



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS E CIÊNCIAS EXATAS
Curso de Pós - Graduação em GEOCIÊNCIAS
Área de Concentração em GEOLOGIA REGIONAL

***ANÁLISES ESTATÍSTICA MULTIVARIADA E FILOGENÉTICA DOS
DIPNOIFORMES BRASILEIROS. COMPARAÇÕES BIÓTICAS COM O
GONDWANA OCIDENTAL***

CARLOS EDUARDO VIEIRA TOLEDO

Rio Claro (SP)

2006



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS E CIÊNCIAS EXATAS
Curso de Pós - Graduação em GEOCIÊNCIAS
Área de Concentração em GEOLOGIA REGIONAL

***ANÁLISES ESTATÍSTICA MULTIVARIADA E FILOGENÉTICA DOS
DIPNOIFORMES BRASILEIROS. COMPARAÇÕES BIÓTICAS COM O
GONDWANA OCIDENTAL***

CARLOS EDUARDO VIEIRA TOLEDO

ORIENTADOR: REINALDO J. BERTINI

CO-ORIENTADORA: MARTHA RICHTER

Tese de Doutorado elaborada junto ao
Curso de Pós-Graduação em Geociências
Área de Concentração em Geologia Regional,
para obtenção do Título de Doutor em Geociências.

Rio Claro (SP)

2006

560 Toledo, Carlos Eduardo Vieira
T649a Análises estatística multivariada e filogenética dos
Dipnoiformes brasileiros. Comparações bióticas com o
Gondwana ocidental / Carlos Eduardo Vieira Toledo. – Rio
Claro : [s.n.], 2006
212 f. : il., tabs., fots., mapas

Tese (doutorado) – Universidade Estadual Paulista,
Instituto de Geociências e Ciências Exatas
Orientador: Reinaldo José Bertini
Co-orientador: Martha Richter

1. Paleontologia. 2. Análise estatística multivariada. 3.
Histologia. 4. Análise filogenética. I. Título.

Ficha Catalográfica elaborada pela STATI – Biblioteca da UNESP

Campus de Rio Claro/SP

Comissão Examinadora

Prof. Dr. Reinaldo J. Bertini

Prof. Dr. Paulo Milton Barbosa Landim

Prof. Dr. Marcello Simões

Profa Dra. Valéria Gallo da Silva

Prof. Dr. Paulo Marques Machado Brito

Carlos Eduardo Vieira Toledo

Rio Claro, 10 de Março de 2006.

Resultado:

*“Pensamos demasiadamente e sentimos muito pouco.
Necessitamos mais de humildade que de máquinas.
Mais de bondade e ternura que de inteligência.
Sem isso, a vida se tornará violenta e tudo se perderá.”*

Charles Chaplin

A DENISE, LUÍSA E GABRIEL

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. Reinaldo J. Bertini, pela orientação e amizade nestes anos.

A Lília Bertini pelos auxílios técnicos e de laboratório.

A Denise pelo apoio incondicional, pela paciência e dedicação e amor.

Aos meus pais por sua compreensão e apoio.

Aos professores Paulo M. B. Landim, Paulo Brito, Joel C. de Castro, Antenor Zanardo, Solange A. C. Monteiro, Valéria Gallo, Marcello Simões e Maurício Bacci, pelas sugestões, discussões e correções.

Ao Prof. Dr. Manuel Alfredo de Medeiros pelos espécimens do Estado do Maranhão e pela agradável experiência de campo na Ilha do Cajual.

Ao Prof. Dr. Mario Cozzuol pela notável saída de campo no Estado do Acre.

Ao Prof. Dr. Ismar de Souza Carvalho pelas imagens das escavações de dipnoiformes da Formação Ponta Grossa.

A Dr^a Marise Sardenberg Salgado de Carvalho e Dr^a Rita de Cássia Tardin Cassab pelos espécimens de *Lepidosiren megalos*.

A Prof^a Dr^a Maria Claudia Malabarba pelos espécimens de Posto Queimado.

Ao Prof. Edson Guilherme pelos espécimens de *Lepidosiren megalos*.

Ao Prof. Dr. Jorge Ferigolo pelas imagens de dipnoiformes da Formação Santa Maria.

A Prof^ª. Dr^ª. Martha Richter (Natural History Museum – Londres), Prof^ª Dr^ª. Moya Meredith Smith (King's College - Londres), Prof. Dr. Daniel Goujet (Muséum National

d'Histoire Naturelle - Paris), Prof^a. Dr^a. Magdalena Borsuk-Bialynicka (Institute of Paleobiology da Polish Academy of Sciences - Varsóvia), Prof. Dr. Stanislav Stamberg (Natural History Museum of Eastern Bohemia - Hradec Králové – República Tcheca), Prof^a. Dr^a. Gloria Arratia (Museum fur Naturkunde der Humboldt Universitat - Berlin), que possibilitaram a comparação dos espécimens e que muito me auxiliaram na execução deste trabalho.

Aos meus amigos, Rubens, Egaz, José Vicente, Luis Felipe, Gil, Paulo, Dênis, Tadeu, Neto.

Ao Leandro, que muito me auxilio durante meu estágio em Londres. Não tenho palavras para expressar minha gratidão.

Aos técnicos Júnior, Adilson, Alan, Claudio, Vladimir, Cezário, Susi e Moema (Biblioteca), Jaime (Desenhista - I.B.).

A Foto Santa Cruz pelo auxílio técnico na preparação das fotos utilizadas neste trabalho.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo pela bolsa de estudos (01/12570-0) e pelos recursos concedidos.

Aos colegas do Núcleo de Evolução e Paleobiologia de Vertebrados, Rodrigo, Marco, Eliane, Darciléia, Felipe, André, Marco e Mírian por todo o auxílio e companheirismo.

Aos Colegas da Pós-graduação e a todos aqueles que contribuíram para a realização desta Tese de Doutorado.

SUMÁRIO

<i>RESUMO</i>	<i>xv</i>
<i>ABSTRACT</i>	<i>xvi</i>
<i>Introdução</i>	<i>1</i>
<i>Materiais e Métodos</i>	<i>6</i>
<i>Dipnoiformes</i>	<i>28</i>
<i>Dipnoiformes do Gondwana</i>	<i>47</i>
<i>Ocorrências de Dipnoiformes no Brasil</i>	<i>61</i>
<i>Análise Estatística</i>	<i>100</i>
<i>Análise Histológica</i>	<i>136</i>
<i>Análise Filogenética</i>	<i>158</i>
<i>Discussões e Conclusões</i>	<i>174</i>
<i>Referências Bibliográficas</i>	<i>179</i>

ÍNDICE

Introdução	1
Materiais e Métodos	6
Amostragem para preparação	9
Preparação Química	10
Preparação Mecânica	12
Confecção de Lâminas Delgadas	12
Análise Estatística	13
Análise Estatística Multivariada	13
Análise de Agrupamento	14
Análise Fatorial	15
Análise das Componentes Principais	16
Análise de Correspondências	17
Análise Filogenética	18
Ordenação e polarização de caracteres	20
Métodos de consenso e índices	20
Consenso Estrito	21
Consenso Semi-Estrito	21
Consenso de Adams	21
Consenso de Maioria	22
Índice de Consistência	23
Índice de Retenção	24
Índice de Consistência Reescalonado	25
Análise Histológica	25
Dipnoiformes	28
Dipnoiformes do Gondwana	47
Austrália	47
Índia	53

África e Madagascar	54
América do Sul	58
Antártica	59
<i>Ocorrências de Dipnoiformes no Brasil</i>	61
Bacia do Paraná	63
Formação Ponta Grossa	63
Formação Corumbataí	65
Formação Rio do Rasto	73
Formação Santa Maria	75
Bacia do Parnaíba	76
Formação Pedra de Fogo	76
Bacia Bauru	78
Formação Adamantina	79
Bacia do Araripe	80
Formação Brejo Santo	81
Bacia de Iguatu	82
Bacia de São Luís-Grajaú	84
Formação Alcântara	84
Bacia do Acre	93
Formação Solimões	93
<i>Análise Estatística</i>	100
Dipnoiformes da Formação Corumbataí	103
Análise Estatística Multivariada	103
Análise de Agrupamento	103
Análise de Componentes Principais	107
Análise de Correspondência	109
Dipnoiformes da Formação Alcântara	113
Análise Estatística Multivariada	114
Análise de Agrupamento	114
Análise de Componentes Principais	116
Análise de Correspondência	118
Dipnoiformes da Formação Solimões	122

Análise Estatística Multivariada	122
Análise de Agrupamento	122
Análise de Componentes Principais	124
Análise de Correspondência	126
Dipnoiformes Brasileiros	129
Análise Estatística Multivariada	131
Análise de Agrupamento	131
Análise de Componentes Principais	132
Análise de Correspondência	134
<i>Análise Histológica</i>	136
Distribuição de petrodentina nos dipnoiformes	141
Gêneros recentes	142
Gêneros Fósseis	143
Formação Corumbataí	145
Formação Alcântara	149
Formação Solimões	152
Difração de Raio-X	156
<i>Análise Filogenética</i>	158
Conhecimentos atuais sobre a filogenia dos Dipnoiformes	158
Análise Filogenética dos Dipnoiformes Brasileiros	166
<i>Discussões e Conclusões</i>	174
<i>Referências Bibliográficas</i>	179

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1. Bone-bed visto ao microscópio, com aumento de aproximadamente 80 X, com luz polarizada, onde pode-se observar a cimentação carbonática. _____10*
- Figura 2. Três categorias de semelhanças morfológicas, segundo Hennig (1965). A: Plesiomórfico. A': Apomórfico. _____19*
- Figura 3. Cladogramas de um mesmo grupo com topologias diferentes e número de passos iguais para a mesma base de dados. Fonte: Amorim (1997)._____23*
- Figura 4. Cladogramas de consenso para as árvores da Figura 3. A- Consenso de Adams. B- Consenso Estrito. C- Consenso de Maioria. Fonte: Amorim (1997)._____23*
- Figura 5. Placas dentárias tricuspíadas e tetracuspíadas, utilizadas para confecção de lâminas delgadas, provenientes do Afloramento 1 da Formação Corumbataí, pertencentes a UNESP. _____26*
- Figura 6. Placas dentárias de *Neoceratodus africanus*, morfótipos ICA, ICB e ICC , utilizadas para confecção de lâminas delgadas, provenientes da Laje do Coringa, pertencentes a UFMA. ___26*
- Figura 7. Placas dentárias de *Lepidosiren megalos*, utilizadas para confecção de lâminas delgadas, provenientes da Formação Solimões, pertencentes a UFAC. _____27*
- Figura 8. Seção vertical, através de um denticulo da placa dentária, onde podemos observar a distribuição dos canais pulpare na dentina, vindos do osso, e finos túbulos penetrando-a, a partir deles (Gross, 1956 apud Smith 1984 b). _____27*
- Figura 9. Crânio (à direita) e mandíbula (à esquerda) de *Neoceratodus forsteri*, mostrando a disposição das placas dentárias. _____35*
- Figura 10. Perfil oclusal de uma placa dentária de Dipnoiformes. Forma triangular, com três bordos (modificado de Churcher & De Iuliis, 2001). _____35*
- Figura 11. Distribuição atual dos Dipnoiformes. _____36*
- Figura 12. Vista lateral dos crânios de Dipnoiformes recente, A *Neoceratodus forsteri*, B *Protopterus* e C *Lepidosiren paradoxa*. Escala 1centímetro para A e C e 2 centímetros para B. ___37*
- Figura 13. Tipo de dentição em *Holodipterus* (P50999 – NHM), com placas dentárias maciças. _38*

<i>Figura 14. Tipo de dentição em Griphognathus (P52573 – NHM), pálate e mandíbula cobertos por pequenos dentículos.</i>	38
<i>Figura 15: P50999, P46773, P56054, P52568 (NHM), exemplos de Dipnoiformes devonianos, Holodipterus (A), Dipnorhynchus sussmilchi (B), Griphognathus (C) e Chirodipterus australis (D). Escala 2 cm.</i>	48
<i>Figura 16: HGO 7, HGO 49, MRS 1, MJ 11, GDF 1158, HGS 64 (MNHN), exemplos de Dipnoiformes africanos, Protopterus protopterooides (A), Ceratodus tuberculatus (B), Protopterus humei (C), Ceratodus madagascariensis (D), Ptychoceratodus serratus (E), Ceratodus africanus (F) e Asiatoceratodus tiguidiensis (G). Escala 1 cm.</i>	57
<i>Figura 17. Localização das bacias sedimentares brasileiras que apresentam ocorrências de Dipnoiformes (www.anp.gov.br).</i>	62
<i>Figura 18. UFRJ-DG14-1C. Escavação de dipnoiformes da Formação Ponta Grossa. Escala 2 cm.</i>	65
<i>Figura 19. Vista geral do Afloramento localizado na Rodovia SP 191.</i>	68
<i>Figura 20. Perfil geológico do Afloramento 1, detalhando o bone-bed superior.</i>	69
<i>Figura 21. Vista do Afloramento localizado na Rodovia Raposo Tavares, km 209.</i>	70
<i>Figura 22. Vista do Afloramento localizado na Rodovia Ívens Vieira, km 1,2.</i>	70
<i>Figura 23. URCP.270 e URCP.271, placas dentárias de Dipnoiformes provenientes da Formação Corumbataí. Região do Município de Angatuba.</i>	71
<i>Figura 24. URCP.261 à URCP.269, placas dentárias de Dipnoiformes provenientes da Formação Corumbataí, mostrando os morfótipos identificados.</i>	73
<i>Figura 25. MCP 4267-PV, placa dentária de Dipnoiformes proveniente da Localidade de Posto Queimado.</i>	74
<i>Figura 26. FZB/RS 3464, placa dentária de Dipnoiformes proveniente da Formação Santa Maria.</i>	75
<i>Figura 27. URCP.10, placa dentária de Dipnoiformes proveniente da Formação Adamantina.</i>	80
<i>Figura 28. MN-4345-V, placa dentária de Dipnoiformes proveniente da Formação Brejo Santo.</i>	82
<i>Figura 29. Vista geral da Laje do Coringa.</i>	86

<i>Figura 30. Detalhe da Laje do Coringa onde podemos observar bioclastos laterizados.</i>	87
<i>Figura 31. Detalhe da Falésia do sismo.</i>	88
<i>Figura 32. UFMA 1.40.128, 1.40.73, 1.40.033, 1.40.037, 1.40.039, 1.40.454, placas dentárias de Dipnoiformes provenientes da Formação Alcântara. Morfótipos ICA, ICB e ICC e <i>Ceratodus africanus</i> (1), <i>Archaeoceratodus</i> (2), <i>Asiatoceratodus tiguidiensis</i> (3) e <i>Protopterus humei</i> (4). Escala 2 cm e para o espécimen 3 1 cm.</i>	92
<i>Figura 33. UFAC 2651, 3448, 2588, 1589, 4318, placas dentárias de Dipnoiformes provenientes da Formação Solimões.</i>	94
<i>Figura 34. Vista geral do afloramento localizado na Rodovia BR-364, Km 29.</i>	95
<i>Figura 35. Detalhe de placa dentária de Dipnoiformes, coletada no Afloramento da BR-364, Km 29.</i>	96
<i>Figura 36. Vista geral da localidade de Sítio Talismã.</i>	97
<i>Figura 37. Vista geral da localidade de Sítio Talismã à montante.</i>	98
<i>Figura 38. Detalhe de placas dentárias de Dipnoiformes coletadas na localidade de Sítio Talismã à montante.</i>	98
<i>Figura 39. Vista geral do Sítio Toma Cuidado.</i>	99
<i>Figura 40: Variáveis da Análise Estatística.</i>	102
<i>Figura 41. Diferentes padrões de dentina em vertebrados primitivos, mostrando o arranjo celular e suas conexões com os processos celulares (Smith & Sanson, 2000).</i>	138
<i>Figura 42. Padrão de distribuição dos canais pulpares na superfície de trituração. Pode-se observar o arranjo paralelo nos <i>Ceratodontidae</i> e o ramificado em <i>Protopterus</i> e <i>Lepidosiren</i> (Smith, 1984 b).</i>	145
<i>Figura 43. Vista geral mostrando a forma ramificada e a distribuição dos canais pulpares, além das linhas de crescimento. Sem nicóis cruzados e aumento de 10 x.</i>	147
<i>Figura 44. Vista geral mostrando a forma paralela e a distribuição dos canais pulpares, além das linhas de crescimento. Sem nicóis cruzados e aumento de 10 x.</i>	147
<i>Figura 45. Vista geral da placa dentária, mostrando as linhas de crescimento e a distribuição dos canais pulpares, perpendiculares à superfície de trituração. Aumento de 3.5 x.</i>	147

- Figura 46. Detalhe da superfície de trituração, mostrando os canais pulpares preenchidos por argilominerais. Aumento de 12.5 x. _____147*
- Figura 47. Detalhe da petrodentina, em corte transversal aos canais pulpares, mostrando as cores de primeira ordem, a textura fibrosa e o crescimento das fibras a partir dos canais pulpares (placa dentária tricuspíada). Nicóis cruzados e aumento de 25 x. _____147*
- Figura 48. Detalhe da petrodentina, mostrando as cores de primeira ordem (placa dentária tetracuspíada). Nicóis cruzados e aumento de 10 x. _____147*
- Figura 49. Detalhe de dentina e petrodentina, mostrando as linhas de crescimento da dentina. Aumento de 25 x. _____147*
- Figura 50. Detalhe das linhas de crescimento da dentina circumpulpar e preenchimento dos canais pulpares. Aumento de 25 x. _____147*
- Figura 51. Detalhe das linhas de crescimento da dentina circumpulpar e preenchimento dos canais pulpares. Aumento de 40 x. _____147*
- Figura 52. Detalhe da dentina, mostrando as cores de primeira ordem, a textura granular, o crescimento ao redor dos canais pulpares e o preenchimento dos mesmos por hematita/goetita (placa dentária tricuspíada). Nicóis cruzados e aumento de 40 x. _____147*
- Figura 53. Detalhe da dentina com crescimento concêntrico e seus túbulos, que saem do canal pulpar (placa dentária tricuspíada). Sem nicóis cruzados e aumento de 40 x. _____147*
- Figura 54. Detalhe da dentina, mostrando as cores de primeira ordem, a textura granular, o crescimento ao redor dos canais pulpares e o preenchimento dos mesmos por hematita/goetita (placa dentária tetracuspíada). Nicóis cruzados e aumento de 40 x. _____147*
- Figura 55. Vista geral, mostrando a forma paralela e a distribuição dos canais pulpares em *Ceratodus africanus*. Sem nicóis cruzados e aumento de 25 x. _____148*
- Figura 56. Vista geral da placa dentária, mostrando a cavidade pulpar e a forma paralela de distribuição dos canais pulpares. Aumento de 10 x. _____148*
- Figura 57. Detalhe da superfície de formação da placa dentária. Aumento de 25 x. _____148*
- Figura 58. Detalhe da cavidade pulpar, preenchida por sedimento, osso mandibular e placa dentária. Aumento de 25 x. _____148*
- Figura 59. Contato osso com petrodentina. Aumento de 50 x. Filtro Nomarski. _____148*

- Figura 60. Detalhe da petrodentina no Morfótipo ICB, em corte transversal aos canais pulpares, mostrando a textura fibrosa e o crescimento das fibras a partir dos canais pulpares. Nicóis cruzados e aumento de 50 x. _____148*
- Figura 61. Detalhe da petrodentina no Morfótipo ICB, mostrando a textura fibrosa. Nicóis cruzados e aumento de 200 x. _____150*
- Figura 62. Detalhe do crescimento da dentina. Aumento de 100 x. _____150*
- Figura 63. Detalhe da dentina no Morfótipo ICA, com crescimento concêntrico, e seus túbulos, que saem do canal pulpar. Sem nicóis cruzados e aumento de 50 x. _____150*
- Figura 64. Detalhe dos túbulos com os processos celulares. Aumento de 200 x. _____150*
- Figura 65. Detalhe do preenchimento da zona neutra, formada entre as colunas de petrodentina. Aumento de 100 x. _____150*
- Figura 66. Detalhe do osso mandibular, contendo os processos celulares. Aumento de 25 x. ____150*
- Figura 67. Protopterus aethiopicus Owen. A formação de petrodentina, a partir dos petroblastos na superfície pulpar e dentina primária, partindo dos odontoblastos. Em b extensão da dentina pela secreção contínua dos petroblastos. O espaço criado para este crescimento é formado pela reabsorção do osso (Smith, 1984 b). Pe - petroblastos, od - odontoblastos, r - superfície de reabsorção, 1°d - dentina primária. _____153*
- Figura 68. Vista geral da placa dentária, mostrando os cones de petrodentina. Aumento de 10 x.151*
- Figura 69. Detalhe mostrando a cavidade pulpar, o osso mandibular e a petrodentina. Aumento de 15 x. _____151*
- Figura 70. Detalhe do cone de petrodentina. Aumento de 50 x. _____151*
- Figura 71. Detalhe do cone de petrodentina, com Nicóis cruzados. Aumento de 50 x. _____151*
- Figura 72. Detalhe do cone de petrodentina e o osso mandibular. Aumento de 50 x. _____154*
- Figura 73. Detalhe da superfície de formação e do osso mandibular. Aumento de 50 x. _____154*
- Figura 74. Detalhe da superfície de formação da petrodentina, da cavidade pulpar e osso mandibular. Aumento de 50 x. _____154*
- Figura 75. Detalhe da dentina circumpulpar ao redor dos canais pulpares. Aumento de 50 x. ____154*

<i>Figura 76. Detalhe da petrodentina, mostrando a textura fibrosa. Nicóis cruzados e aumento de 100 x.</i>	154
<i>Figura 77. Detalhe do osso celular. Sem nicóis cruzados e aumento de 50 x.</i>	154
<i>Figura 78. Difratoograma de Raio X, onde podemos observar o padrão da estrutura cristalina da placa dentária. (A) Família Lepidosirenidae (Ishiyama & Teraki, 1990); (B) Lepidosiren megalos; (C) Morfótipo PF; (D) Morfótipo PH e (E) Família Ceratodontidae, proveniente da Ilha do Cajual.</i>	157
<i>Figura 79. Filogenia dos Dipnoiformes. Por Miles (1977).</i>	160
<i>Figura 80. Cladograma da evolução dos dipnoiformes. Baseado em Campbell & Barwick, 1983.</i>	161
<i>Figura 81. Cladograma da evolução dos dipnoiformes. Baseado em Miles (1977).</i>	162
<i>Figura 82: Árvore obtida através do método de neighbour-join, para os caracteres descritos por Martin (1982).</i>	165
<i>Tabela 20. Caracteres utilizados na análise filogenética, já codificados.</i>	167
<i>Figura 83. Cladograma obtido para o conjunto de placas dentárias dos Dipnoiformes brasileiros, mais parcimonioso, com Número de Passos = 231, IC = 0,8095 e IR = 0,6452.</i>	168
<i>Figura 84. Uma das 28 árvores mais parcimoniosas, obtidas para o conjunto de dados dos dipnoiformes brasileiros.</i>	169
<i>Figura 85. Única árvore mais parcimoniosa, obtida após a adição do grupo externo.</i>	170
<i>Figura 86. Árvore de Consenso estrito, obtida com a adição do grupo externo e de um táxon.</i>	171
<i>Figura 87. Árvore de Consenso estrito, obtida para todos os taxons brasileiros.</i>	173
<i>Figura 88. Árvore obtida através do método de “neighbour-join”, para todos os taxons brasileiros.</i>	173

ÍNDICE DE TABELAS

<i>Tabela 1: Lista de material figurado</i>	<u>8</u>
<i>Tabela 2: Abreviações Institucionais</i>	<u>8</u>
<i>Tabela 3. Conjunto de autovalores, que explicam o agrupamento obtido para o conjunto de dados de Placas Dentárias Geral.</i>	<u>107</u>
<i>Tabela 4. Conjunto de autovalores, que explicam o agrupamento obtido para o conjunto de dados de Placas Dentárias Geral, onde a variável mais importante está assinalada.</i>	<u>108</u>
<i>Tabela 5. Conjunto de autovalores, que explicam o agrupamento obtido para o conjunto de dados de Placas Dentárias Geral.</i>	<u>110</u>
<i>Tabela 6. Conjunto de autovalores, que explicam o agrupamento obtido para o conjunto de dados de Placas Dentárias Geral, onde a variável mais importante está assinalada.</i>	<u>110</u>
<i>Tabela 7. Conjunto de autovalores, que explicam o agrupamento obtido para o conjunto de dados de Placas Dentárias Geral.</i>	<u>116</u>
<i>Tabela 8. Conjunto de autovalores, que explicam o agrupamento obtido para o conjunto de dados de Placas Dentárias Geral. A variável mais importante está assinalada.</i>	<u>117</u>
<i>Tabela 9. Conjunto de autovalores, que explicam o agrupamento obtido para o conjunto de dados de Placas Dentárias Geral.</i>	<u>119</u>
<i>Tabela 10. Conjunto de autovalores, que explicam o agrupamento obtido para o conjunto de dados de Placas Dentárias Geral, onde a variável mais importante está assinalada.</i>	<u>119</u>
<i>Tabela 11. Conjunto de autovalores, que explicam o agrupamento obtido para o conjunto de dados de Placas Dentárias Geral.</i>	<u>125</u>
<i>Tabela 12. Conjunto de autovalores, que explicam o agrupamento obtido para o conjunto de dados de Placas Dentárias Geral. A variável mais importante está assinalada.</i>	<u>125</u>
<i>Tabela 13. Conjunto de autovalores, que explicam o agrupamento obtido para o conjunto de dados de Placas Dentárias Geral.</i>	<u>127</u>
<i>Tabela 14. Conjunto de autovalores, que explicam o agrupamento obtido para o conjunto de dados de Placas Dentárias Geral, onde a variável mais importante está assinalada.</i>	<u>127</u>

<i>Tabela 15. Valores de média das variáveis, obtidos para o conjunto de dados de placas dentárias dos Dipnoiformes brasileiros.</i>	130
<i>Tabela 16. Conjunto de autovalores, que explicam o agrupamento obtido para o conjunto de dados de Placas Dentárias Geral.</i>	132
<i>Tabela 17. Conjunto de autovalores, que explicam o agrupamento obtido para o conjunto de dados de Placas Dentárias Geral. A variável mais importante está assinalada.</i>	133
<i>Tabela 18. Conjunto de autovalores, que explicam o agrupamento obtido para o conjunto de dados de Placas Dentárias Geral.</i>	134
<i>Tabela 19. Conjunto de autovalores, que explicam o agrupamento obtido para o conjunto de dados de Placas Dentárias Geral, onde a variável mais importante está assinalada.</i>	134
<i>Tabela 20. Caracteres utilizados na análise filogenética, já codificados.</i>	167

ÍNDICE DE GRÁFICOS

<i>Gráfico 1: Dendograma mostrando a relação entre as variáveis.</i>	104
<i>Gráfico 2: Dendograma mostrando a relação entre as amostras, onde foram utilizadas todas as variáveis.</i>	105
<i>Gráfico 3: Dendograma mostrando a relação entre as amostras, onde foram utilizadas apenas as variáveis angulares.</i>	106
<i>Gráfico 4. Gráfico de distribuição das amostras (grupos propostos) em relação às duas componentes principais.</i>	109
<i>Gráfico 5. Gráfico de distribuição das amostras (grupos propostos) em relação às duas componentes principais.</i>	109
<i>Gráfico 6. Gráfico de distribuição das amostras (grupos propostos) em relação às duas componentes principais.</i>	111
<i>Gráfico 7. Gráfico de distribuição das amostras (grupos propostos) em relação às duas componentes principais.</i>	111
<i>Gráfico 8. Gráfico de distribuição das amostras em relação às duas componentes principais, obtido pelo software Statistica 5.5.</i>	112
<i>Gráfico 9. Gráfico de distribuição das amostras, em relação às duas componentes principais, obtido pelo software Statistica 5.5.</i>	112
<i>Gráfico 10. Dendograma mostrando a relação entre as variáveis.</i>	115
<i>Gráfico 11. Dendograma mostrando a relação entre as amostras, onde foram utilizadas todas as variáveis.</i>	115
<i>Gráfico 12. Gráfico de distribuição das amostras (grupos propostos) em relação às duas componentes principais.</i>	118
<i>Gráfico 13. Gráfico de distribuição das amostras (grupos propostos) em relação às duas componentes principais.</i>	120
<i>Gráfico 14. Gráfico de distribuição das amostras (grupos propostos) em relação às duas componentes principais.</i>	120

<i>Gráfico 15. Gráfico de distribuição das amostras (grupos propostos) em relação às duas componentes principais.</i>	<i>121</i>
<i>Gráfico 16. Dendograma mostrando a relação entre as variáveis no conjunto placas dentárias da Formação Solimões.</i>	<i>123</i>
<i>Gráfico 17. Dendograma mostrando a relação entre as amostras, onde foram utilizadas todas as variáveis no conjunto placas dentárias da Formação Solimões.</i>	<i>124</i>
<i>Gráfico 18. Gráfico de distribuição das amostras (grupos propostos) em relação às duas componentes principais no conjunto placas dentárias da Formação Solimões.</i>	<i>126</i>
<i>Gráfico 19. Gráfico de distribuição das amostras (grupos propostos) em relação às duas componentes principais no conjunto placas dentárias da Formação Solimões.</i>	<i>128</i>
<i>Gráfico 20 Gráfico de distribuição das amostras (grupos propostos) em relação às duas componentes principais no conjunto placas dentárias da Formação Solimões.</i>	<i>128</i>
<i>Gráfico 21 Gráfico de distribuição das amostras (grupos propostos) em relação às duas componentes principais no conjunto placas dentárias da Formação Solimões.</i>	<i>129</i>
<i>Gráfico 22 Dendograma mostrando a relação entre as variáveis.</i>	<i>131</i>
<i>Gráfico 23 Dendograma mostrando a relação entre as amostras.</i>	<i>132</i>
<i>Gráfico 24. Gráfico de distribuição das amostras (grupos propostos) em relação às duas componentes principais.</i>	<i>133</i>
<i>Gráfico 25. Gráfico de distribuição das amostras (grupos propostos) em relação às duas componentes principais.</i>	<i>135</i>
<i>Gráfico 26. Gráfico de distribuição das amostras (grupos propostos) em relação às duas componentes principais e às variáveis importantes para esta distribuição.</i>	<i>135</i>

RESUMO

Dipnoiformes não têm sido particularmente bem estudados no Brasil, devido à falta de espécimens e da aparente distribuição paleobiogeográfica limitada. A descoberta de novas localidades mudou isto. No momento foram identificados Dipnoiformes nas seguintes bacias sedimentares brasileiras: Paraná, estados de Rio Grande do Sul (Triássico), Paraná (Permiano Superior), São Paulo (Permiano Superior), Mato Grosso (Devoniano); Bauru, Estado de São Paulo (Cretáceo Superior); Parnaíba, Estado do Maranhão (Permiano Inferior); Araripe, Estado de Ceará (Jurássico Superior/Cretáceo Inferior); São Luís-Grajaú, Estado do Maranhão (Cretáceo médio); Acre, Estado do Acre (Mioceno superior/Plioceno inferior). As maiores diversidades de Dipnoiformes são encontradas nas bacias de Paraná e São Luís-Grajaú. As espécies até o momento identificadas no Brasil são *Neoceratodus* sp., *Ceratodus africanus*, *Asiatoceratodus tiguidiensis*, *Protopterus humei*, *Lepidosiren megalos* e o Gênero *Archaeoceratodus*. Muitas destas espécies são encontradas no continente Africano e outras semelhantes na Austrália, evidenciando a troca faunística que ocorreu no Gondwana durante Paleozóico e Mesozóico. A Análise Estatística Multivariada foi utilizada como uma ferramenta para auxiliar na classificação de fósseis. Seu objetivo foi propor uma classificação para o material ainda não descrito formalmente, com base na grande variação morfológica observada nos espécimens, simultaneamente levando-se em conta as diversas variáveis morfométricas dos fósseis. A Análise Histológica corroborou a Análise Estatística, evidenciando a observação de dois conjuntos de placas, o primeiro relacionado às famílias Ceratodontidae e Neoceratodontidae, o segundo a Família Gnathorhizidae. A Análise Filogenética apresentada é sustentada pelas características das placas dentárias, que pode abranger um número muito maior de espécies pois, com exceção de *Lepidosiren megalos*, nenhum outro Dipnoiformes brasileiro apresenta crânio completo. Para esta análise foram utilizados os caracteres de Martin (1982), além de outros que foram levantados. Novas espécies ocorrem nas bacias de Paraná e São Luís-Grajaú, associadas às famílias Ceratodontidae e Gnathorhizidae, constatas após as análises realizadas.

Palavras-chaves: Dipnoiformes, Brasil, Análise Estatística Multivariada, Histologia, Análise Filogenética

ABSTRACT

Dipnoiformes have not been very well studied in Brazil, due to the lack of specimens and apparent limited paleobiogeographical distribution. The discovery of new localities has changed this scenario. To date, Dipnoiformes have been identified in the following Brazilian sedimentary basins: Paraná, in the states of Rio Grande do Sul (Lower/Middle Triassic), Paraná (Upper Permian), São Paulo (Upper Permian), and Mato Grosso (Devonian); Bauru, in the State of São Paulo (Upper Cretaceous); Parnaíba, in the State of Maranhão (Lower Permian); Araripe, in the State of Ceará (Upper Jurassic/Lower Cretaceous); São Luís-Grajaú, in the State of Maranhão (middle Cretaceous); Acre, in the State of Acre (upper Miocene/lower Pliocene). The largest Dipnoiformes diversities are found in the Paraná and São Luís-Grajaú basins. The species until now identified in Brazil are *Neoceratodus* sp., *Ceratodus africanus*, *Asiatoceratodus tiguidiensis*, *Protopterus humei*, *Lepidosiren megalos* and the Genus *Archaeoceratodus*. Many of these species are found in Africa and Australia, evidencing the faunistic changes in Gondwana during Paleozoic and Mesozoic era. The Multivariate Statistical Analysis was used as a tool to aid in the classification of the fossils. The main objective of this analysis was to propose a classification for the material not described formally, based on the great morphologic variation observed in the specimens, simultaneously taking into account the several variables morfometrics of the fossils. The Histological Analysis corroborated the Statistical Analysis, allowing the identification of two groups of dental plates, the first related to the families Ceratodontidae and Neoceratodontidae, the second to the Family Gnathorhizidae. A Phylogenetic Analysis is presented and sustained by the characteristics of the dental plates because, except for *Lepidosiren megalos*, none other Brazilian Dipnoiformes presents complete skulls. The characters proposed by Martin (1982) were used, besides other ones identified to this study. There are new species in the Paraná and Saint Luís-Grajaú basins, associated to the families Ceratodontidae and Gnathorhizidae, identified and verified after the cladistic analyses made.

Key Words: Dipnoiformes, Brazil, Multivariate Statistical Analysis, Histology, Filogenetic Analysis.

INTRODUÇÃO

Dipnoiformes são peixes pertencentes à Classe Sarcopterygii, os quais compreendem animais com nadadeiras carnosas que originaram os vertebrados terrestres. Possuem dois tipos de respiração: aérea e aquática e, para isto, utilizam-se de pulmões funcionais e brânquias. Por utilizarem os primeiros órgãos, são chamados, coloquialmente, de peixes pulmonados (Benton, 1990). Possuem um corpo alongado e uma única nadadeira caudal e apresentam características comuns entre peixes e vertebrados continentais terrestres.

Dipnoiformes fósseis são conhecidos por esqueletos completos, incluindo crânios em três dimensões, do Devoniano australiano e, por placas dentárias isoladas, materiais estes utilizados nas descrições da maioria das espécies pós-paleozóicas.

A escassez de trabalhos publicados no Brasil e os poucos estudos realizados devido, até então à pequena quantidade de ocorrências conhecidas, contrasta com a situação de outros países, onde previamente foram publicadas boas descrições e correlações. Este grupo de peixes foi, durante muitos anos, considerado como ancestral dos tetrápodos, sendo por isso amplamente estudado.

Atualmente são encontrados em território nacional, principalmente, placas dentárias isoladas, sendo registrados em depósitos permianos das Bacias do Paraná (estados do Rio Grande do Sul, Paraná, São Paulo e Mato Grosso) e Parnaíba (Estado do Maranhão), depósitos triássicos da Formação Santa Maria, depósitos cretáceos das Bacias do Araripe e Iguatu (Estado do Ceará), São Luís-Grajaú (Estado do Maranhão) e Bauru (Estado de São Paulo) e depósitos cenozóicos da Bacia do Acre (Estado do Acre e do Amazonas) (Voguel, 1976, Silva Santos 1987, Gayet & Brito 1989, Bertini *et al.* 1993, Silva & Azevedo 1996, Richter & Langer 1998, Toledo 2001, Richter 2001, Dutra & Malabarba, 2001; Toledo & Bertini, 2003, 2005; Toledo *et al.*, 2005a).

As mais importantes localidades fossilíferas ocorrem nas bacias de Paraná, São Luís-Grajaú e Acre, cujos espécimens apresentam grande abundância e variabilidade morfológica quando comparados com as demais.

O presente trabalho contempla o levantamento, caracterização e correlação das ocorrências de Dipnoiformes em território brasileiro, tendo como objetivo a figuração, a descrição e a comparação dos mesmos com as outras espécies descritas na literatura,

especialmente das localidades do Gondwana Ocidental e a aplicação dos métodos estatísticos multivariados, filogenético e histológico como ferramentas principais de comparação.

A utilização da Análise Estatística Multivariada como uma nova ferramenta no auxílio da taxonomia de vertebrados, em conjunto com a análise histológica e a análise filogenética, é utilizada neste trabalho de forma inédita. Observou-se que as análises não só forneceram resultados eficientes, como se complementaram, resultando no primeiro trabalho desta natureza realizado com dipnoiformes, em âmbito nacional.

Além das importâncias evolutiva e cronológica, pretende-se focar aspectos paleoambientais, paleogeográficos e paleobiológicos, no âmbito do contexto geológico, no qual as ocorrências são encontradas.

Peixes pulmonados formam um grupo de peixes de relações incertas, mas com características altamente distintas. Seu surgimento data do Devoniano Inferior (Maisey, 1996), tendo neste período sua grande explosão filogenética e ocupando ambientes marinhos e continentais em escala global. A partir do Jurássico sua ocorrência aparece restrita ao Hemisfério Sul e à América do Norte. Durante o Paleogeno, limitaram-se apenas a porções de terra que fizeram parte do Supercontinente Gondwana, ocorrendo na América do Sul (*Lepidosiren*), na África (*Protopterus*) e na Austrália (*Neoceratodus*). Entre os peixes atuais que surgiram no Ordoviciano e no Siluriano não são numerosos, mas fazem parte da enorme radiação de vários grupos de peixe que aconteceu durante o Devoniano.

Os mais antigos dipnóicos conhecidos são *Uranolophus wyomingensis* (Denison 1968) (Formação Beartooth Butte, Wyoming), *Diabolepis speratus* (Chang & Yu, 1984) (Formação Xitun, Yunnan, China) e *Speonesydrion iani* (Campbell & Barwick, 1983) (“Bloomfield Limestone”, New South Wales, Austrália) do Pragiano.

Os dipnoiformes alcançaram seu pico de diversidade e distribuição no Devoniano e durante o Triássico. Dipnoiformes do Devoniano Inferior já apresentam diferenciação na dentição (Denison, 1974) e no padrão incomum dos ossos do teto craniano, entretanto apresentam semelhança na forma corporal com alguns crossopterygios como *Osteolepis* (Miles, 1977a). Nos primórdios, os peixes pulmonados eram marinhos sendo improvável que eles pudessem, ou que respirassem ar, uma vez que, viveram em águas profundas.

Durante o Carbonífero, várias formas incomuns surgiram e muitas espécies adotaram um estilo de vida em água doce. A diversidade dos dipnoiformes declinou durante o Mesozóico, não ocorrendo o mesmo com sua distribuição geográfica, pelo menos até o Cretáceo, quando eles desapareceram do Hemisfério Norte. Peixes pulmonados continuam sendo um componente

proeminente de faunas fósseis no Gondwana e ainda são encontrados na África, na América do Sul e na Austrália, em ambientes de água doce.

Embora evidências relativas à origem dos dipnoiformes em relação a outros grupos de peixes sejam tênues e os argumentos são freqüentemente especulativos (Miles, 1977), uma progressão evolutiva dentro do grupo pode ser traçada sem dificuldade. Mudanças na morfologia e na estrutura da dentição (Kemp, 2001), redução no número de ossos do crânio e rearranjo específicos da estrutura craniana (Kemp, 1998), e alterações na estrutura das escamas podem ser seguidas ao longo da história do grupo.

Uma das características principais do grupo é apresentar dentes fundidos, formando placas dentárias, de tamanhos variados. Cada animal apresenta seis placas dentárias, sendo duas localizadas na porção anterior do maxilar, denominadas de Volmer, duas nos ossos pré-articulares e duas nos entopterigóides.

Placas dentárias são conhecidas do Emsiano ao Holoceno. Dois outros tipos distintos de dentição são reconhecidos: placas de dentina (*Dipnorhynchus*) e tipos providos de elementos denticulados (*Uranolophus* e *Griphognathus*).

Campbell & Barwick (1983, 1986, 1990) asseguram que os dipnóicos são divididos em duas linhagens caracterizadas pela dentição: os tipos denticulados e aqueles com placas dentárias. Entretanto esta hipótese não é parsimoniosa (Schultze & Marshall 1993; Cloutier 1996), baseada na congruência dos caracteres cranianos e pós-cranianos.

Os principais gêneros do Devoniano possuem placas dentárias em cristas radiantes que se desenvolveram de cúspides inicialmente isoladas, sendo este design incorporado na grande maioria dos descendentes. Também apresentam características ultraestruturais, com uma dentina especializada só encontrada em dipnoiformes. Este tipo de dentina contém cristais prismáticos de hidroxiapatita, organizados para prevenir propagação de rachaduras na placa dentária, uma função executada em outros vertebrados pelo esmalte ou enamelóide. Placas dentárias de dipnoiformes apresentam esmalte, uma camada fina e frágil, facilmente removida da placa dentária pelo atrito. Os crânios de espécies do Devoniano apresentam pequenos ossos superficiais, fundidos a um condrocânio ossificado. Nos descendentes, esta característica foi refinada gradualmente a um padrão mais simples, que consiste em poucos ossos externos recobrimdo o condrocânio cartilaginoso. Na espécie australiana recente, os ossos cranianos podem ser removidos da cartilagem subjacente, e os ossos mais posteriores estão separados do condrocânio através de músculos. O condrocânio dos peixes pulmonados africanos recentes é parcialmente ossificado. Em todas as espécies atuais e em algumas fósseis, o osso da mandíbula

superior é unido de um modo incomum com o teto craniano, um arranjo que confere força considerável e versatilidade às mandíbulas.

As relações entre dipnoiformes e tetrápodos vem sendo discutidas continuamente desde que foram descritos os primeiros peixes pulmonados, há mais de cem anos. No entanto, pouco esclarece sobre suas origens ou suas relações com outros grupos de peixe (Miles, 1977). Rosen *et al.* (1981) argumentaram sobre a presença de maxilares, pré-maxilares e coanas em dipnóicos, baseados nas observações de *Griphognathus whitei*. Arcos branquiais e hióides foram descritos por Miles (1977) para os gêneros do Frasniano, *Chirodipterus* e *Griphognathus*.

As relações com os outros peixes de nadadeiras lobadas, fósseis e recentes, são claras, mas algumas características estruturais de peixes pulmonados atuais, como o crânio cartilaginoso da espécie australiana, sugerem ligações com elasmobrânquios (Jarvik, 1980). Outros caracteres, como as formas incomuns de dentina nas placas dentárias, sugerem poucas relações com outros grupos de peixe ou com os tetrápodos (Kemp, 2003).

Historicamente, a primeira publicação sobre estes vertebrados ocorreu em 1811, por James Parkinson.

Segundo Long (1995), o primeiro registro de dipnóicos modernos foi feito por Johann Natterer em 1836, que coletou espécimens de *Lepidosiren* na foz do Rio Amazonas e os enviou para Leopold Fitzinger, que os descreveu como um réptil. No ano seguinte, Richard Owen observou um espécimen proveniente do Rio Gâmbia, na África. O animal encontrado apresentava características tanto de peixe como de anfíbio, mas foi descrito como pertencente ao primeiro grupo e lhe foi proposto o nome *Protopterus*. *Neoceratodus* foi encontrado em Queensland em 1870, trinta e dois anos após o gênero *Ceratodus* ser descrito por Agassiz. No ano sucessivo, Gunther apresentou a primeira descrição anatômica do morfótipo australiano, o qual foi, então, reconhecido como o mais primitivo entre os peixes pulmonados atuais.

Muller propôs o nome Dipnoi em 1844, mas houve uma grande confusão sobre como deveriam ser classificados os Dipnoiformes fósseis e viventes, surgindo vários nomes nas duas décadas seguintes (Long, 1995).

Schultze (1992) identificou dezoito famílias, sendo nove devonianas, duas carboníferas, duas permianas, uma carbonífera/permiana, uma mesozóica e três meso/cenozóicas.

As famílias paleozóicas são Uranolophidae (1 gênero e 3 espécies); Dipnorhynchidae (3 gêneros e 7 espécies); Dipteridae (3 gêneros e 26 espécies); Chirodipteridae (4 gêneros e 17 espécies); Phaneropleuridae (4 gêneros e 7 espécies); Stomiahykidae (2 gêneros e duas espécies); Família Indeterminada (2 gêneros e duas espécies); Holodontidae (4 gêneros e 15 espécies);

Fleurantiidae (3 gêneros e 4 espécies); Rhynchodipteridae (4 gêneros e 9 espécies); Conchopomidae (1 gênero e 6 espécies); Uronemidae (1 gênero e 3 espécies); Ctenodontidae (5 gêneros e 12 espécies); Sagenodontidae (3 gêneros e 21 espécies) e Gnathorhizidae (3 gêneros e 18 espécies).

Muitos dos gêneros paleozóicos são conhecidos por material craniano relativamente completo.

As famílias pós-paleozóicas são Lepidosirenidae (3 gêneros e 11 espécies); Neoceratodontidae (3 gêneros e 9 espécies); Arganodontidae; Ptychoceratodontidae (3 gêneros e 10 espécies) e Ceratodontidae (5 gêneros e 57 espécies) (Martin 1982, 1984).

Sabe-se atualmente que os dipnoiformes são compostos por aproximadamente 280 espécies, divididas em 64 gêneros, muitos representados apenas por placas dentárias (cerca de 125 de todos os taxa).

A morfologia dos dipnóicos devonianos é bem documentada, graças ao material australiano da Formação Gogo (*Chirodipterus australis* e *Griphognathus whitei*), dos depósitos de Caithness Flagstones da Escócia (*Dipterus valenciennesi*) e da unidade geológica Escuminac de Quebec (*Scaumenacia curta* e *Fleurantia denticulata*). No entanto, a anatomia das espécies do neo-Paleozóico, Mesozóico e Cenozóico é pouco conhecida, pois muitas espécies são representadas apenas por restos isolados.

As duas divisões principais de dipnoiformes atuais, representados por *Neoceratodus* na Austrália, *Lepidosiren* na América do Sul e o *Protopterus* na África, podem ser rastreadas a partir de sua origem comum no Mesozóico. A progressão evolutiva entre os peixes pulmonados não é uma degeneração ou regressão a um estado básico, mas sim um processo de refinamento, resultando em espécies que são adaptadas para seus ambientes naturais.

MATERIAIS E MÉTODOS

O trabalho iniciou-se com compilações bibliográficas para a determinação das ocorrências a serem investigadas, seguido de saídas de campo para coletar material.

O trabalho de campo foi dividido em três etapas, cobrindo as principais ocorrências de dipnoiformes descritas na literatura.

A primeira saída de campo ocorreu na região dos municípios de Rio Claro e Angatuba, em áreas de exposição da Formação Corumbataí (Grupo Passa Dois, de idade permiana), como cortes ferroviários e rodoviários, e frentes de lavra em pedreiras, visitando pontos onde já se havia coletado material e procurando por outros inéditos. Segundo Toledo (2001) a região de Rio Claro apresenta a maior concentração de placas dentárias de dipnoiformes no Estado de São Paulo, servindo para ampliar o número de espécimens a serem analisados e permitindo também a realização de cortes histológicos e difração de raios-X. A região de Angatuba foi descrita por Ragonha (1984) como portadora da maior concentração de elasmobrânquios do estado e, após contato com moradores locais, foi possível visitar uma coleção particular e constatar a presença de várias placas dentárias de dipnoiformes de tamanhos diminutos, quando comparados com outros materiais provenientes da mesma unidade geológica. Observou-se que as rochas provenientes destas duas localidades respondiam melhor a uma preparação química, liberando grande quantidade de material para ser examinado em estereomicroscópio.

A segunda saída de campo aconteceu na Ilha do Cajual, Estado do Maranhão, onde existe uma grande concentração de restos de vertebrados em um *bone-bed* chamado de Laje do Coringa. A Laje do Coringa ocorre na região costeira e encontra-se submersa, sendo que a coleta ocorre apenas nos períodos de maré baixa (cerca de 4 horas) e as amplitudes de marés são as maiores do Brasil. Esta coleta foi muito importante, pois além de podermos visualizar uma grande concentração de placas dentárias de dipnoiformes também foi possível estudar os espécimens previamente coletados e depositados na coleção da Universidade Federal do Maranhão, sendo que posteriormente, todo o material de dipnoiformes depositado foi cedido por empréstimo, para a realização deste trabalho. Duas espécies eram conhecidas, provenientes deste estado, *Ceratodus africanus* e *Asiatoceratodus tiguidiensis*.

A terceira coleta ocorreu no Estado do Acre, em cortes rodoviários e ao longo das margens do Rio Purus. Esta ocorrência apresenta placas dentárias mais dispersas e também o único crânio parcialmente completo, descrito por Silva Santos (1987) como *Lepidoiren megalos*,

um dipnoiformes de grandes proporções. Também foi possível observar os espécimens depositados na coleção da Universidade Federal do Acre, e com isso analisar uma grande quantidade de placas dentárias associadas a este dipnoiformes. A coleta ocorreu durante o período de seca do Rio Purus que expõe uma grande quantidade de bons afloramentos, ricamente fossilíferos e com muitos restos de crocodilomorfos. Inicialmente, os pontos escolhidos foram os que já haviam sido visitados por pesquisadores da UFAC, mas novas localidades visitadas revelaram um grande potencial fossilífero. Diferente da etapa de campo anterior, todo o material teve que ser estudado na UFAC e, por motivos burocráticos, não se pode solicitar as placas dentárias de dipnoiformes por empréstimo.

A etapa seguinte foi obter material de dipnoiformes pertencentes aos acervos de outras Instituições, sendo solicitado o empréstimo destes materiais para estudo. As solicitações foram atendidas pelo Museu de Ciência e Tecnologia da PUC do Rio Grande do Sul e pela CPRM (Serviço Geológico do Brasil). O material depositado na Universidade Federal do Rio Grande do Sul estava emprestado e o depositado no Museu Nacional, também por motivos burocráticos não estava disponível para empréstimo.

Após as etapas de campo, as amostras que puderam ser coletadas e emprestadas foram devidamente preparadas e todas as placas dentárias de dipnoiformes foram fotografadas para o estudo biométrico.

As fotos foram feitas em laboratório fotográfico, utilizando sempre o mesmo tipo de filme e os mesmos padrões para a realização. Após os filmes serem processados, foi colado papel Tercrom, para que as medidas de ângulos pudessem ser feitas e obtidas com transferidor.

Com estas medidas foi feita uma análise morfométrica para separar as placas semelhantes e preparar uma planilha com os dados tabulados para as análises estatísticas descritiva e multivariada e para a análise filogenética.

Para a análise histológica foram escolhidas amostras para encaminhamento à laminação. Os cortes aplicados nas placas dentárias foram escolhidos cortes em duas direções de forma que as seções pudessem revelar a maior quantidade de informações, o primeiro corte paralelo à superfície de formação ou à superfície de trituração e, o segundo, perpendicular a estas superfícies, mas paralelo às cúspides.

Os materiais utilizados para as análises (Tabela 1) correspondem a placas dentárias isoladas de dipnoiformes provenientes de diversas localidades brasileiras, depositadas em museus e universidades nos estados de Rio Grande do Sul, São Paulo, Rio de Janeiro, Acre e Maranhão.

Materiais comparativos de instituições do exterior (Tabela 2) foram utilizados para ilustrar características de dipnoiformes, apresentados nos capítulos seguintes.

TABELA 1: LISTA DE MATERIAL FIGURADO

Número do espécimen	Descrição	Local de Coleta
UFRJ-DG14-1C	Escavação tubular	Município de Dom Aquino - MT
URC P.261	Placa dentária da Formação Corumbataí	Município de Rio Claro -SP
URC P.269	Placa dentária da Formação Corumbataí	Município de Rio Claro - SP
URC P.270	Placa dentária da Formação Corumbataí	Município de Angatuba - SP
URC P.271	Placa dentária da Formação Corumbataí	Município de Angatuba - SP
MCP4267-PV	Placa dentária da Formação Rio do Rasto	Município de São Gabriel -RS
URC P.10	Placa dentária da Formação Adamantina	Município de Santo Anastácio – SP
MN-4345-V	Placa dentária da Formação Brejo Santo	Município de Missão Velha –CE
UFMA 1.40.128	Placa dentária da Formação Alcântara	Ilha do Cajual – MA
UFMA 1.40.73	Placa dentária da Formação Alcântara	Ilha do Cajual – MA
UFMA 1.40.033	Placa dentária da Formação Alcântara	Ilha do Cajual – MA
UFMA 1.40.037	Placa dentária da Formação Alcântara	Ilha do Cajual – MA
UFMA 1.40.039	Placa dentária da Formação Alcântara	Ilha do Cajual – MA
UFAC 2651	Placa dentária da Formação Solimões	Rio Purus – AC
UFAC 3448	Placa dentária da Formação Solimões	Rio Purus – AC
UFAC 2588	Placa dentária da Formação Solimões	Rio Purus – AC
UFAC 1589	Placa dentária da Formação Solimões	Rio Purus – AC
UFAC 4318	Placa dentária da Formação Solimões	Rio Purus – AC

TABELA 2: ABREVIACÕES INSTITUCIONAIS

MCP	Museu de Ciências e Tecnologia	Porto Alegre - RS
MN	Museu Nacional do Rio de Janeiro	Rio de Janeiro – RJ
UFAC	Universidade Federal do Acre	Rio Branco – AC
UFMA	Universidade Federal do Maranhão	São Luís – MA
UFRJ	Universidade Federal do Rio de Janeiro	Rio de Janeiro – RJ
URC	Universidade Estadual Paulista Campus de Rio Claro	Rio Claro – SP
MNHN	Muséum National d’Histoire Naturelle	Paris - França
NHM	Natural History Museum	Londres - Inglaterra

Para a realização deste trabalho foram realizadas etapas de campo nos estados de São Paulo, Maranhão e Acre. Possibilitaram coleta de diversos grupos de peixes, representados por material ósseo diversificado.

Após coleta tornou-se necessário à preparação das amostras e para que o material pudesse ser examinado de maneira apropriada, e utilizado em análises Estatística, Filogenética e Histológica, foi importante a obtenção de uma conveniente desagregação das amostras.

A metodologia desenvolvida na preparação das amostras utilizou duas técnicas:

- preparação química, com desagregação por ácidos;
- preparação mecânica, com uso de estiletes na remoção dos fósseis, quando a química não se aplicava.

Esta preparação visou separar o material paleoictiológico, composto por restos de peixes (placas dentárias de Dipnoiformes e Petalodontiformes, escamas de “Palaeonisciformes”, dentes de “Palaeonisciformes” e Xenacanthiformes) que exibem agregação, concentração e cimentação muito intensas, de uma matriz silto/argilosa/carbonática, no caso das amostras da Formação Corumbataí.

Após a preparação, as amostras foram comparadas e separadas em grupos preliminares, para a aplicação das análises Estatística Descritiva e Multivariada.

Toda a preparação do material coletado no campo foi feita no Laboratório de Paleontologia do Departamento de Geologia Aplicada do Instituto de Geociências e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista, *Campus* Rio Claro.

AMOSTRAGEM PARA PREPARAÇÃO

As amostras utilizadas na preparação foram coletadas nas formações Corumbataí, Alcântara e Solimões. Para aquelas provenientes da primeira unidade utilizaram-se preparações química (Toledo & Bertini, 1999) e mecânica. Para as demais unidades geológicas foi utilizada apenas a preparação mecânica.

PREPARAÇÃO QUÍMICA

Foram confeccionadas lâminas delgadas de amostras provenientes da Formação Corumbataí, observando-se a presença de matriz carbonática abundante (Figura 1). A partir desta observação sentiu-se a necessidade de uma preparação química para o material, utilizando-se ácidos, que dissolveriam o cimento carbonático, liberando o material orgânico fosfático e parte das frações argilosas.

Foi utilizado o ácido acético glacial (CH_3COOH) e ácido fórmico (HCOOH), em concentrações inferiores a 10%, que apresentavam o melhor resultado, levando em consideração as microfraturas dos fósseis, preenchidas por carbonato de cálcio.

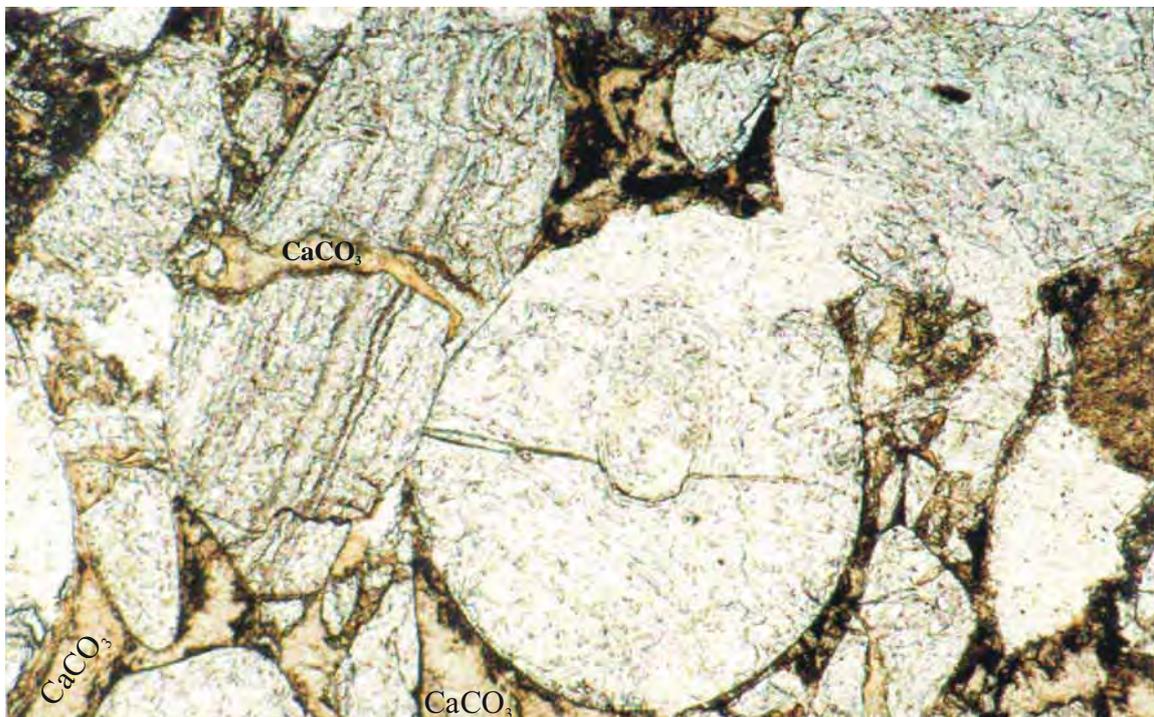


FIGURA 1. *BONE-BED* VISTO AO MICROSCÓPIO, COM AUMENTO DE APROXIMADAMENTE 80 X, COM LUZ POLARIZADA, ONDE PODE-SE OBSERVAR A CIMENTAÇÃO CARBONÁTICA.

Haviam duas possibilidades para a preparação: submersão total das amostras na solução de ácido acético glacial, dissolvido na concentração escolhida; ou imersão parcial de apenas uma porção da amostra. Neste segundo caso a desagregação ocorria por completo, devido à dissociação do carbonato de cálcio por capilaridade, desagregando a rocha, mas mantendo ainda uma pequena estruturação do material que, com um leve toque, se desmancharia.

A segunda técnica mostrou-se mais adequada, pois possibilitava, de imediato, observar dentes de Xenacanthiformes, que normalmente apresentam microfraturas preenchidas por calcita, tendo em vista sua maior fragilidade em relação aos outros materiais encontrados.

Uma terceira possibilidade era cobrir a amostra com uma fina camada de *plexi-gomme*, dissolvida na concentração de 80 % de acetato de etila. Isto faria com que se aderisse uma camada protetora no material, impedindo seu fraturamento.

Além destas possibilidades, a adição de cálcio trifosfato impediria a corrosão do material fóssil, pela saturação da solução em fosfato.

A utilização de cálcio trifosfato segue uma regra, onde a concentração seria de 5 g/l em concentrações de ácido acético glacial inferiores a 10 %. Com o tempo de exposição sendo de 24 horas.

Buscando separar o material fóssil em tamanhos diferenciados, e mais apropriados para observação em estereomicroscópio, as amostras foram passadas por uma bateria de 10 peneiras, separando as frações em ordem decrescente, segundo valores da ABNT em 4, 10, 16, 30, 40, 50, 60, 80, 100 e 200. As respectivas aberturas em milímetros são 4.75, 2.0, 1.18, 0.6, 0.42, 0.3, 0.25, 0.177, 0.15, 0.0074.

Após alguns minutos em estufa, as amostras estavam prontas para observação sob estereomicroscópio.

Para as amostras que ficaram retidas nas peneiras, com valores ABNT 50, 60, 80, 100 e 200, utilizou-se uma batea mecânica para separar os grãos fosfáticos dos argilo-minerais. Inclinação e velocidade de rotação foram estabelecidas manualmente, observando o movimento dos grãos e sua densidade. Obteve-se uma separação com cerca de 70 % do material fosfático, em relação ao argilo-mineral.

As melhores frações para observação, em busca de material micropaleontológico, são as peneiras de valores ABNT 16 e 30. Nestas são encontrados respectivamente dentes de Xenacanthiformes, elementos dentários e escamas de “Palaeonisciformes”, placas dentárias de Petalodontiformes.

Na peneira de valor ABNT 4 ficam retidos materiais com dimensões superiores a 4.75 mm, incluindo placas dentárias de Dipnoiformes e Petalodontiformes, e dentes de Xenacanthiformes. Estes últimos estão também presentes na peneira de número ABNT 10.

PREPARAÇÃO MECÂNICA

A preparação mecânica foi utilizada quando, no campo, eram encontradas placas dentárias de Dipnoiformes e Petalodontiformes, por serem dimensionalmente maiores e apresentarem uma dureza maior em relação aos outros materiais fósseis encontrados. Apesar destes fatores, o material apresentava ainda algumas pequenas fraturas preenchidas por carbonato de cálcio, o que acabava provocando a ruptura da superfície. A restauração foi feita a olho nu ou sob estereomicroscópio, dependendo das dimensões dos espécimens, utilizando-se *plexi-gomme* na concentração de 80 % de acetato de etila.

Na preparação mecânica foram utilizados estiletes, pinças, pequenos martelos, agulhas, brocas e trepanadores. Com o objetivo de separar o material detrítico que envolvia os espécimens.

CONFECÇÃO DE LÂMINAS DELGADAS

A metodologia utilizada na confecção das lâminas foi à técnica da impregnação, com araldite. Facilitou o corte das amostras, devido a seu tamanho e sua dureza.

Esta técnica é bastante utilizada pelo Laboratório de Geologia Aplicada na Universidade Estadual Paulista-Rio Claro, na confecção de lâminas delgadas de materiais pulverulentos ou de tamanhos muito pequenos.

Os procedimentos para a impregnação são descritos abaixo.

A solução de impregnação consiste na mistura de corante em álcool etílico e em outra de resina epoxi. Utiliza-se 30 ml de álcool etílico e uma pitada de corante azul.

Na solução de resina utiliza-se 8,5 ml de endurecedor (HY-951) e 61,5 ml de araldite (MY-750).

A primeira solução é adicionada à segunda, tendo-se assim a solução de impregnação.

Os trabalhos de impregnação são realizados em capela, com exaustão apropriada.

Derrama-se sobre as amostras contidas no recipiente metálico a solução de impregnação. As amostras devem ficar completamente cobertas por ela. A vidraria é lavada com álcool comercial.

Deixam-se as amostras em bandeja de madeira forrada com papel toalha, na capela, por 24 horas, quando pode-se iniciar o processo de preparação da face da amostra para laminação.

ANÁLISE ESTATÍSTICA

O conjunto inicial de dados foi transformado para a Análise Estatística Multivariada, que foi utilizada com o objetivo de verificar a validade dos grupos inicialmente descritos com base na morfometria, através do método da Análise de Agrupamento (modos Q e R). Com isto extrai-se o significado estatístico dos agrupamentos observados.

Nesta etapa todos os ângulos das cúspides das placas dentárias de Dipnoiformes foram transformados em relação ao valor do número π .

Nas relações trigonométricas π corresponde a 180° e possui valor de 3,141592654. Como resultado obtivemos novos valores. Após a transformação revelaram que todas as variáveis apresentavam tal distribuição, diferentes dos não transformados, onde algumas não apresentavam distribuição normal.

Para estabelecer a correlação entre as variáveis procedeu-se à Análise de Agrupamento, utilizando-se o Coeficiente de Pearson entre as variáveis e a Distância Euclidiana entre amostras.

Utilizou-se para tanto o “software” MVSP Plus versão 3.1 para Windows 98 e o Statistica versão 5.5.

Após a Análise de Agrupamentos foram efetuadas as análises de Componentes Principais e de Correspondências (Associações). Os valores resultantes são mostrados em gráficos e tabelas, com seus respectivos autovalores e autovetores.

ANÁLISE ESTATÍSTICA MULTIVARIADA

Segundo Landim (2000), quando observamos uma única variável em um conjunto de amostras, no sentido estatístico, esta análise é feita por intermédio da Estatística Univariada.

Se pudermos medir diversas variáveis no mesmo grupo de amostras, as técnicas para esta análise serão fornecidas pela Estatística Multivariada ou Multidimensional.

Esta análise estatística, de mensurações múltiplas, efetuada sobre uma amostra, fornece um melhor entendimento na razão direta do número de variáveis utilizadas. Permite considerar simultaneamente a variabilidade existente nas diversas propriedades medidas.

Segundo Kendal (1963) pode-se afirmar que a Análise Estatística Multivariada é a área que se preocupa com as relações entre variáveis. Como tal apresenta duas características principais:

- (1) os valores das diferentes variáveis devem ser obtidos sobre os mesmos indivíduos,
- (2) as mesmas devem ser interdependentes e consideradas simultaneamente.

Segundo Davis (1986) os métodos multivariados são poderosos, permitindo ao pesquisador manipular diversas variáveis simultaneamente. Mas são complexos, tanto na estrutura teórica como na metodologia operacional. Em alguns casos os testes estatísticos a serem utilizados exigem requisitos rígidos e, em outros, quando quer relacioná-los com problemas reais, não apresentam base estatística teórica, e deste modo impossibilidade de significância.

De qualquer modo são métodos promissores para a análise de dados geológicos. Tendo em vista que a maioria das situações geológicas envolvem conjuntos complexos de fatores atuando no sistema, sendo impossível isolá-los e estudá-los isoladamente.

O desenvolvimento dos estudos, nas Ciências Naturais, exige que se levem em conta muitas variáveis simultaneamente, sendo necessário o tratamento estatístico multivariado. Muitas outras áreas científicas começam a utilizar técnicas multivariadas.

Entre os métodos mais utilizados em Geociências destacam-se as análises de Agrupamentos, Fatorial e Discriminante (Landim, 2000).

Análise de Agrupamento

Análise de Agrupamento (*cluster analysis*) é termo usado para descrever diversas técnicas numéricas, cujo propósito é classificar os valores de uma matriz de dados sob estudo, em grupos discretos.

Permite a classificação de amostras por matriz de similaridades. Deste agrupamento pode-se deduzir diversas hipóteses, que tenham significado reconhecido por um especialista.

A Análise de Agrupamento é utilizada quando deseja-se explorar as similaridades entre indivíduos (Modo Q) ou entre variáveis (R), definindo-os em grupos. Considera-se

simultaneamente, no primeiro caso, todas as variabilidades observadas em cada indivíduo. No segundo todos os indivíduos nos quais foram feitas as mesmas medidas.

Segundo este método, desenvolvido inicialmente em Zoologia por taxidermistas numéricos, procura-se por agrupamentos homogêneos de itens, representados por pontos em um espaço n-dimensional, em número conveniente de grupos. São relacionados através de coeficientes de similaridade ou de distâncias.

A aplicação desta análise é controversa entre os pesquisadores, pois pouco se sabe a respeito dos pressupostos estatísticos dos seus vários métodos. Apenas testes limitados são conhecidos para verificar a significância dos resultados. Na introdutória de matrizes torna-se, porém bastante eficiente, para auxiliar na formulação de hipóteses a respeito da homogeneidade ou não dos dados.

Segundo Davis (1986) existem quatro tipos gerais de métodos para a Análise de Agrupamentos: de partição, com origem arbitrária, por similaridade mútua e grupos hierárquicos.

Análise Fatorial

A Análise Fatorial é um conjunto de técnicas de análise multivariada, que permite interpretar estruturas de um conjunto de dados multivariados, a partir de sua matriz de variâncias-covariâncias e de suas correlações.

Existem basicamente quatro técnicas de análise fatorial.

- Análise de Fatores Principais (*AFP*),
- Análise de Componentes Principais (*ACP*),
- Análise Hierárquica de Fatores (*AHF*),
- Análise de Correspondência (*AC*).

As principais aplicações das técnicas de Análise Fatorial são:

1. reduzir o número de variáveis;
2. detectar estruturas nas relações entre variáveis, que é essencialmente classificá-las.

Os principais passos da Análise Fatorial são as que seguem.

1. Cálculo da carga dos fatores, que é um conjunto de novas variáveis que possuem valores de variância para cada variável.
2. Rotacionar os eixos, ou seja, as variáveis, alterando assim o fator de carga, mas sem mudar a posição relativa dos pontos, de forma a identificar padrões na estrutura dos dados. As estratégias

de rotação são *varimax*, *biquartimax*, *quartimax* e *equamax*. Maximizam a variância dos fatores ou das variáveis (ou ambos juntos).

3. Interpretação da estrutura dos fatores obtidos, embora a questão seja quantos considerar.

Para se escolher o número de fatores que serão considerados, no caso da ACP, existem dois critérios principais.

- *Critério de Kaiser*, onde serão escolhidos aqueles fatores que têm autovalores (*eigenvalues*) superiores a 01 (um), sendo o mais usado;
- *Teste de “Scree”*, método gráfico onde se plotam os autovalores por fator, onde são retidos os fatores até onde o ponto de inflexão entre um fator e o seguinte se encontra subparalelo à horizontal.

Às vezes o primeiro critério retém muitos fatores e o segundo poucos. A opção por um ou outro é pessoal.

Análise das Componentes Principais

É o mais antigo método de ordenação, o melhor conhecido e com maior aplicação em Geologia. Análise das Componentes Principais. É o cálculo dos autovalores e correspondentes autovetores de uma matriz de variâncias-covariâncias. Ou de coeficientes de correlação entre variáveis.

Quando as variáveis, devido a escalas diferentes de mensurações empregadas, não podem ser comparadas, torna-se necessária a padronização. De modo que as transformadas passem a ter média zero e variância unitária, o que é conseguido pela transformação Z.

Nestes casos, variáveis padronizadas, matrizes de variâncias-covariâncias, e coeficientes de correlação, tornam-se idênticos. Tal padronização acarreta uma forte influência na estrutura da matriz e conseqüentemente nos resultados geológicos em estudo e no enfoque que se pretende dar.

É uma técnica de transformação de variáveis. Cada variável medida pode ser considerada como um eixo da variabilidade, estando usualmente correlacionada com outras. Esta análise transforma os dados de tal modo a descrever o conjunto de variabilidades existente, com o mesmo número de eixos originais, porém não mais correlacionados entre si.

Graficamente pode ser descrita como a rotação de pontos existentes em um espaço multidimensional. Origina eixos ou componentes principais. Dispostos espacialmente, a duas dimensões, representam variabilidade suficiente que possa indicar algum padrão interpretado.

A análise inicia-se com o cálculo dos autovetores, e correspondentes, de uma matriz de variâncias-covariâncias, ou de correlações entre variáveis. Tal procedimento é conhecido como Modo R.

Os autovetores correspondem às componentes principais e são o resultado do carregamento das variáveis originais em cada um deles. Podem ser considerados como uma medida da relativa importância de cada variável.

Para esta análise os valores originais são transformados, para serem interpretados como probabilidades condicionais. Pela natureza desta transformação, as relações entre colunas e linhas da tabela transformada são as mesmas que da matriz original de dados. As soluções para os modos Q e R são equivalentes. O produto final mostra, em um espaço bidimensional, definido pelos dois mais importantes autovetores, a distribuição simultânea de amostras e variáveis.

Este método é, porém, susceptível à presença de valores anômalos (*outliers*).

Quando presentes valores muito diferentes, os primeiros eixos fatoriais os apresentarão acumulados em uma das extremidades do eixo. Os demais agrupados na outra.

Este problema pode ser contornado com a eliminação dos anômalos. Ou então, se mantidos, ignorar o primeiro eixo e verificar os eixos subsequentes.

Análise de Correspondências

Tanto a Análise das Componentes Principais, como a Fatorial, exigem dados mensurados em escala numérica e não são apropriadas para os nominais, tais como contagem de números de diversos tipos de fósseis em um nível estratigráfico. Ou informações do tipo presente/ausente.

Nos casos em que os dados podem ser agrupados em categorias, os autovalores são extraídos a partir de tabelas de contingências. A técnica é conhecida como “Análise das Correspondências”.

Talvez o termo que melhor descreva este método seja “Análise das Associações” (entre variáveis e espécimens). Na tabela de contingência os valores originais são transformados de modo a serem interpretados como probabilidades condicionais. Pela natureza da transformação, as relações entre colunas e linhas da tabela transformada são as mesmas que aquelas da matriz original de dados. Isto significa que as soluções para os modos Q e R são equivalentes. Desta maneira o produto final mostra em um espaço bidimensional, definido pelos dois mais importantes autovetores, a distribuição simultânea tanto das amostras como das variáveis.

Mas este método é bastante susceptível à presença de valores anômalos (*outliers*).

Quando presentes valores muito diferentes dos demais, os primeiros eixos fatoriais os apresentarão acumulados em uma das extremidades do eixo, os demais agrupados na outra.

Este problema pode ser contornado com a eliminação dos valores anômalos ou então, se mantidos, ignorar o primeiro eixo e verificar os eixos subsequentes.

ANÁLISE FILOGENÉTICA

Os fundamentos da Sistemática Filogenética foram elaborados no início da década de 50 por Willi Hennig. Mas apenas a partir da publicação dos seus trabalhos em inglês, nos anos 60, suas idéias se difundiram no meio científico.

Hennig (1965) achava necessário justificar os princípios da Sistemática Filogenética sob um ponto de vista darwinista. Desta forma, para definir o conceito de relacionamento filogenético, se baseava no fato da reprodução sexuada, na maioria dos organismos, ocorrer dentro de comunidades reprodutivamente confinadas, as quais são chamadas de espécies.

Assim sendo, dadas três espécies A, B e C, o conceito de relação filogenética implica em:

- a espécie B pode estar mais relacionada a C do que com A;
- desta forma B e C têm um ancestral comum, que não é o mesmo gerador da espécie A (Figura 2).

O objetivo então da Sistemática Filogenética é descobrir o grau de relação filogenética de um determinado grupo de organismos. Este pode ser representado por um dendrograma (Hennig, 1965) (Figura 2).

O principal fundamento da escola desenvolvida por Hennig é que o grau de relação filogenética não pode ser estabelecido através da semelhança morfológica. Em outras palavras, alguns caracteres podem permanecer inalterados durante o processo de especiação. Desta forma, a presença de um estado de caráter primitivo (plesiomórfico) não é evidência de proximidade filogenética entre quem os possui. Assim sendo, a relação de parentesco entre espécies pode ser demonstrada apenas pela posse, em comum, de estados de características derivados, ou seja, as sinapomorfias (Hennig, 1965).

Como os fundamentos da Sistemática Filogenética estão centrados na comparação de características derivadas (apomorfias) entre os organismos, torna-se fundamental definir o termo Homologia.

Apesar do termo ter sido definido no Século XIX, sob o ponto de vista da Sistemática Filogenética as proposições sobre Homologia envolvem relações entre estruturas em indivíduos diferentes. Ou seja, a afirmação de que diferentes características, em organismos distintos, são homólogas, apontaria para uma ancestralidade comum entre eles (Amorim, 1997).

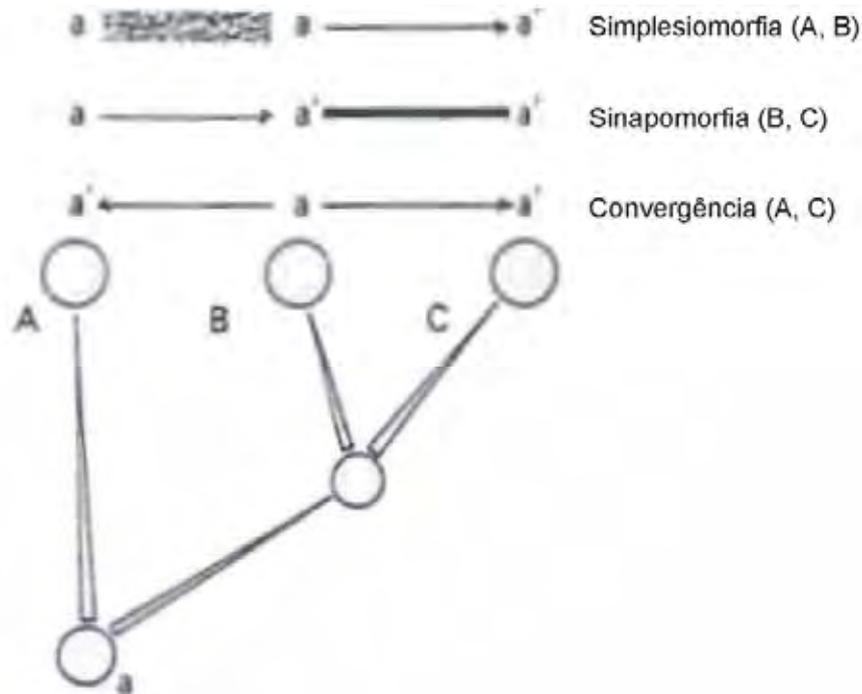


FIGURA 2. TRÊS CATEGORIAS DE SEMELHANÇAS MORFOLÓGICAS, SEGUNDO HENNIG (1965). A: PLESIOMÓRFICO. A': APOMÓRFICO.

Segundo Amorim (1997), como não podemos ter acesso às reais histórias evolutivas dos organismos, a suposição de que duas estruturas são homólogas se baseia apenas em evidências indiretas.

Em última análise Homologia é um sinônimo de sinapomorfia. Desta forma, a criação de hipóteses de caracteres nada mais é do que eleger pretensas homologias, onde o cladograma reúne e as testa da melhor maneira possível, através da Parcimônia (Marques, *informação verbal* 2000).

Como primeira etapa da Metodologia Cladista está a definição dos grupos (espécimens) a serem estudados. Como visto Hennig (1965) tenta justificar a Sistemática Filogenética sob um

ponto de vista evolutivo, onde considera uma espécie como uma comunidade de organismos reprodutivamente isolada das demais.

Obviamente este conceito de espécie, e os demais baseados em processos evolutivos, não podem ser testados e/ou aplicados em organismos extintos.

Desta forma, durante a análise cladística de fósseis, deve-se trabalhar com espécimens de interesse para o estudo, e quando concluído o cladograma, serão consideradas espécies os ramos terminais do cladograma.

ORDENAÇÃO E POLARIZAÇÃO DE CARACTERES

Existe certa resistência, entre alguns autores, sobre utilizar ordenação e polarização de caracteres, *a priori*, com base na registro estratigráfico, entre eles Nelson & Platnick (1981), por entenderem que muitas vezes tal registro é incompleto, dando assim margem a interpretações ambíguas.

De acordo com Amorim (1997) existem casos de caracteres multiestados que podem ser ordenados. O autor cita o exemplo hipotético de uma estrutura que pode apresentar as condições grande, pequena ou ausente, onde a primeira seria plesiomórfica, argumentando não existirem motivos para que a seqüência grande→ausência→pequena seja a mais provável.

Desta forma pode-se aceitar a condição “ordenada” como grande→pequeno→ausente, codificando-os respectivamente como 0,1 e 2.

MÉTODOS DE CONSENSO E ÍNDICES

Muitas vezes são encontrados mais de um cladograma com o mesmo número de passos, demonstrando as relações filogenéticas de um determinado grupo, neste caso indicando que existe incongruência na informação filogenética disponível para o grupo.

Com o objetivo de sintetizar a informação filogenética, contida em distintas árvores, são realizados métodos de Consenso (Amorim, 1997).

De acordo com Amorim (1997), a presença de cladogramas com topologias diferentes, e o mesmo número de passos, se deve especialmente à utilização de grande número de táxons e ao número razoável de caracteres sujeitos à Homoplasia.

Desta forma, em algumas análises, são obtidas árvores mais parcimoniosas com topologias iguais e com diferentes distribuições de caracteres, além de cladogramas com situações topológicas e distribuição distinta de características.

CONSENSO ESTRITO

Este método é o mais conservador de todos os tipos, onde uma árvore preserva apenas as informações totalmente congruentes com as árvores originais. Ainda que menos informativo é plenamente congruente com todas as árvores mais parcimoniosas (Ferrarezzi & Marques, 1997).

Na Figura 4.B está representado o Consenso Estrito para os cladogramas da Figura 3, onde apenas o grupo $\{D, E\}$ está presente. Desta forma, a árvore apresentará apenas um agrupamento monofilético menor, permanecendo $\{A\}$, $\{B\}$ e $\{C\}$ em politomia com $\{D, E\}$ (Amorim, 1997).

CONSENSO SEMI-ESTRITO

Representa uma variação direta do anterior. Este método preserva todas as combinações possíveis de cada árvore original, desde que estas não apresentem contradições. Ou seja, para duas árvores mais parcimoniosas, quando houver uma politomia para determinado grupo em uma delas, o qual se encontra resolvido na outra, a topologia do consenso adotada será aquela do cladograma melhor resolvido.

Caso não ocorram politomias no conjunto inicial não existirão diferenças entre consensos Estrito e Semi-Estrito (Ferrarezzi & Marques, 1997).

A topologia obtida por este método pode ser diferente de todas as árvores originais, pois pode ser mais resolvida. Entretanto o Consenso Semi-Estrito preserva toda a informação de que se dispõe no momento da análise e a otimiza da melhor maneira possível (Ferrarezzi & Marques, 1997).

CONSENSO DE ADAMS

Este tipo de consenso basicamente utiliza os grupos monofiléticos, que não são expressamente conflitantes em outros cladogramas, para construir a árvore final. Como exemplo,

o grupo monofilético $\{D, E\}$ existe nos três cladogramas (Figura 3). Desta forma estará presente no cladograma de Consenso de Adams, pois o taxon $\{C\}$ aparece tanto com $\{D, E\}$ como com $\{B\}$ e $\{A, B\}$.

Portanto não é possível obter um agrupamento monofilético que inclua $\{C\}$. Os grupos $\{A\}$ e $\{B\}$ constituem um grupo monofilético na Figura 3.A. O mesmo ocorre em 2.B, com a exclusão de $\{C\}$, e não há incongruência com 2.C. Portanto o Consenso de Adams, para estes três cladogramas, é representado pela Figura 4.A (Amorim, 1997).

Ressalte-se que o Consenso de Adams busca preservar ao máximo a resolução das árvores, mesmo que isto produza um cladograma com topologia diferente do conjunto original daquelas mais parcimoniosas. Este é um dos principais argumentos para a pouca aceitação de tal método.

Esta técnica é útil para mostrar quais táxons têm posição inconstante. Ou seja, que aparecem em diversas posições no conjunto de árvores original, pois no Consenso de Adams eles surgem em uma politomia basal, junto aos grupos com posição mais constante (Ferrarezzi & Marques, 1997).

CONSENSO DE MAIORIA

A árvore é construída com base em grupos monofiléticos presentes na maioria das árvores mais parcimoniosas do conjunto original, independentemente de haver ou não conflito entre eles (Amorim, 1997; Ferrarezzi & Marques, 1997).

Na Figura 4.C é representado o consenso de maioria para as árvores da Figura 3, onde estão incluídos os grupos $\{B, C\}$ e $\{D, E\}$, uma vez que o grupo monofilético $\{B, C\}$ aparece em dois cladogramas e $\{D, E\}$ em todos os demais (Amorim, 1997).

Segundo Ferrarezzi & Marques (1997) este tipo de consenso é interessante, pois também inclui as informações contidas no Estrito, cuja topologia seria formada apenas pelos componentes com valor de 100%.

Com relação aos índices, de maneira geral são utilizados como medidores da informação contida em um cladograma (Amorim, 1997).

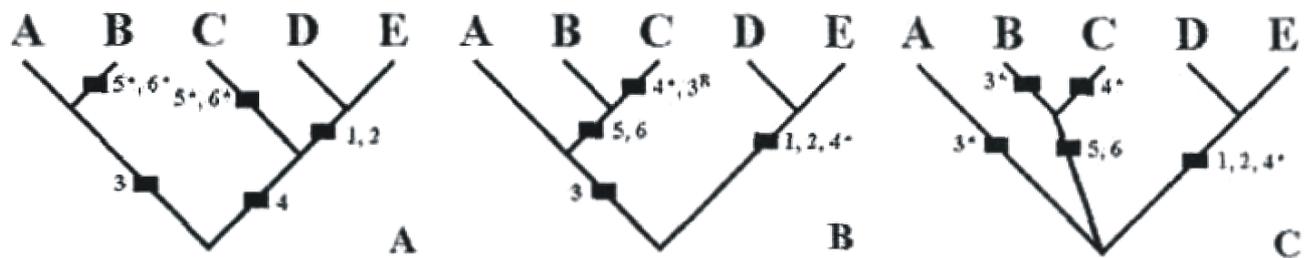


FIGURA 3. CLADOGRAMAS DE UM MESMO GRUPO COM TOPOLOGIAS DIFERENTES E NÚMERO DE PASSOS IGUAIS PARA A MESMA BASE DE DADOS. FONTE: AMORIM (1997).

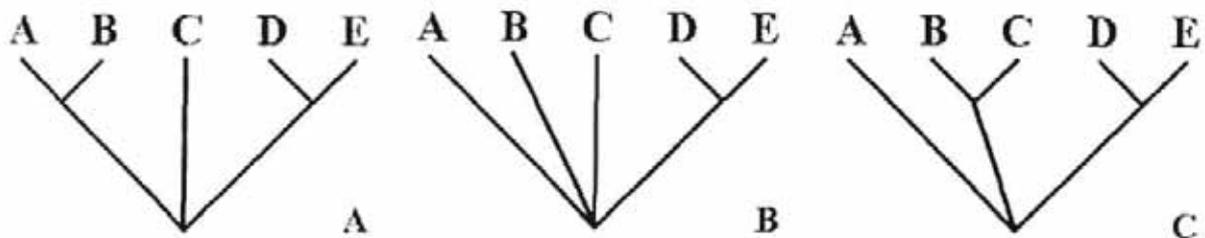


FIGURA 4. CLADOGRAMAS DE CONSENSO PARA AS ÁRVORES DA FIGURA 3. A- CONSENSO DE ADAMS. B- CONSENSO ESTRITO. C- CONSENSO DE MAIORIA. FONTE: AMORIM (1997).

ÍNDICE DE CONSISTÊNCIA

Representa a medida do número de eventos homoplásticos para um determinado caráter ou cladograma. Portanto pode ser aplicado tanto para uma característica isoladamente quanto para cladogramas, onde:

$$ci = m/s,$$

sendo ci o índice de consistência, m o número mínimo de passos (transformações) que um carácter ou cladograma podem apresentar e s a quantidade efetiva de intervalos apresentada por um ou outro.

Quando o Índice de Consistência de um cladograma for igual a 1.0, significa que não há qualquer Homoplasia na evolução do grupo, pelo menos de acordo com a informação depositada no cladograma (Amorim, 1997).

Segundo Amorim (1997) o Índice de Consistência aparentemente é apenas descritivo, ou seja, não é possível estabelecer como norma se a evolução deve ser pouco ou muito parcimoniosa, ou se ela contém mais homoplasias que outros grupos. Desta forma cladogramas com topologias diferentes, mas com mesmo número de passos, apresentam o mesmo Índice de Consistência.

Em alguns casos o Índice de Consistência de um caráter não se altera com a mudança de posição das condições apomórficas (autapomorfias ou sinapomorfias). Ou seja, cada um dos surgimentos múltiplos de uma Homoplasia corresponde a uma autapomorfia, enquanto em outros casos uma ou mais condições apomórficas homoplásticas correspondem a sinapomorfias (Amorim, 1997).

ÍNDICE DE RETENÇÃO

Segundo Amorim (1997) mesmo autor, para distinguir os dois casos citados acima foi criado o Índice de Retenção, que indica a fração de sinapomorfias aparentes em relação às verdadeiras. Considera outra variável, que é o número máximo possível de surgimentos de um caráter em determinado cladograma (g).

Hipoteticamente em uma politomia com n ramos terminais, o número máximo de surgimentos de um caráter é n , caso a condição apomórfica ocorra em todos eles.

Esta condição, na pior das hipóteses, pode ter surgido p vezes na evolução do grupo. Por outro lado, se um caráter ocorre em sua forma derivada em um único ramo terminal (autapomorfia), g será igual a 1.0.

Logo g pode variar de 1.0 ao número total de ramos terminais (Amorim, 1997).

O Índice de Retenção (r) é calculado por

$$r = (g - s)/(g - m).$$

Segundo Amorim (1997), três situações podem ocorrer:

- (1) quando o número efetivo de passos for igual à quantidade máxima de surgimentos possíveis, o Índice de Retenção será sempre zero, ou seja, quando todos os aparecimentos corresponderem a autapomorfias, sendo elas homoplásticas ou não;

- (2) se o número efetivo de passos for igual à quantidade mínima ($s = m$), r será 1.0, exceto quando g e s forem iguais ($r = 0$); desta forma r terá valor máximo quando um caráter não apresentar homoplasias e não for uma autapomorfia;
- (3) quando o número efetivo de passos for diferente da quantidade mínima, r terá valor entre 0 e 1.0; exceto quando g e s forem iguais; portanto quando um caráter for homoplástico e pelo menos um de seus aparecimentos for sinapomórfico para algum nível, $0 < g < 1.0$.

Quanto maior o número efetivo de passos, menor será r . Portanto a ocorrência de poucas homoplasias, e em níveis mais amplos de generalidade, eleva o valor de r .

ÍNDICE DE CONSISTÊNCIA REESCALONADO

É o produto do Índice de Consistência pelo de Retenção,

rc = r.ci.

A diferença entre os índices de Consistência e Retenção é que, no primeiro, todas as homoplasias têm valor maior que zero, enquanto no segundo apenas aquelas não-autapomórficas possuem-no maior que zero.

A diferença entre índices de Retenção e de Consistência Reescalonado é que as homoplasias com surgimento não-autapomórfico terão um valor particularmente mais baixo que aquelas de aparecimento único (Amorim, 1997).

ANÁLISE HISTOLÓGICA

Foram confeccionadas lâminas delgadas, em cortes transversais às cúspides das placas dentárias provenientes das formações Corumbataí (Permiano da Bacia do Paraná) (Figura 5), Alcântara (eo-Cenomaniano da Bacia de São Luís) (Figura 6) e Solimões (Mioceno da Bacia do Acre) (Figura 7).

A metodologia utilizada na confecção das lâminas foi à técnica da impregnação, com araldite, que facilitou o corte das amostras, devido a seu tamanho e sua dureza.

Para a observação em microscópio, utilizou-se um líquido com índice de refração 1.56, próximo àquele da araldite utilizada na confecção da lâmina, diminuindo o contraste entre ar, objeto e cola. Com isto aumentou-se a nitidez.



FIGURA 5. PLACAS DENTÁRIAS TRICUSPIDADAS E TETRACUSPIDADAS, UTILIZADAS PARA CONFEÇÃO DE LÂMINAS DELGADAS, PROVENIENTES DO AFLORAMENTO 1 DA FORMAÇÃO CORUMBATAÍ, PERTENCENTES A UNESP.



FIGURA 6. PLACAS DENTÁRIAS DE *NEOCERATODUS AFRICANUS*, MORFÓTIPOS ICA, ICB E ICC , UTILIZADAS PARA CONFEÇÃO DE LÂMINAS DELGADAS, PROVENIENTES DA LAJE DO CORINGA, PERTENCENTES A UFMA.



FIGURA 7. PLACAS DENTÁRIAS DE *LEPIDOSIREN MEGALOS*, UTILIZADAS PARA CONFECÇÃO DE LÂMINAS DELGADAS, PROVENIENTES DA FORMAÇÃO SOLIMÕES, PERTENCENTES A UFAC.

A terminologia de Smith (1979) será usada no presente trabalho. Os canais vasculares que ascendem em direção à superfície de trituração são denominados de pulpares. Túbulos de Dentina são finas estruturas, nas quais se alojam os processos celulares dos odontoblastos.

À medida que dentina é secretada, os túbulos são incluídos neste tecido, o que permite sua secreção na região adjacente (Figura 8). Esta deposição é centrífuga em relação à cavidade pulpar.

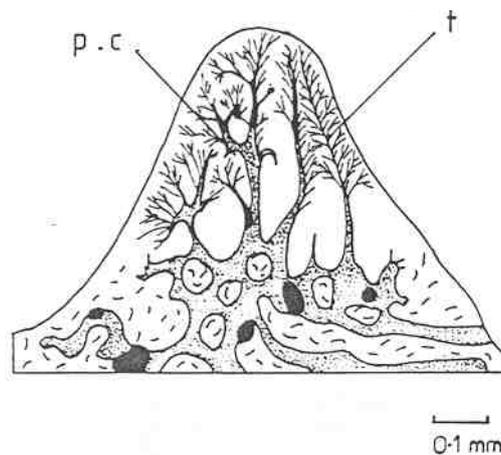


FIGURA 8. SEÇÃO VERTICAL, ATRAVÉS DE UM DENTÍCULO DA PLACA DENTÁRIA, ONDE PODEMOS OBSERVAR A DISTRIBUIÇÃO DOS CANAIS PULPARES NA DENTINA, VINDOS DO OSSO, E FINOS TÚBULOS PENETRANDO-A, A PARTIR DELES (GROSS, 1956 APUD SMITH 1984 B).

Os gêneros diferem na microestrutura de seus tecidos, no arranjo dos canais vasculares e na proporção de petrodentina em relação à dentina trabecular. Estas diferenças incluem o padrão das bandas de cristais fibrosos, como ramificações e extensão da penetração nos túbulos, a partir das células nos canais pulpares.

DIPNOIFORMES

Os peixes ósseos, também denominados Osteichthyes, etimologicamente do grego *osteos* = osso e *ichthys* = peixe, originaram-se provavelmente no Siluriano, pois os primeiros registros fósseis são conhecidos no final deste período. Esta classe dividiu-se em duas linhagens, os Actinopterygii, de nadadeiras raiadas e os Sarcopterygii, raízes também de origem grega *sarcos* = carnosos e *pterygium* = nadadeira. O segundo grupo compreende animais com nadadeiras carnosas, que deram origem aos vertebrados terrestres.

Os Actinopterygii são uns dos maiores e mais diversificados grupos de vertebrados atuais, tornaram-se relativamente abundantes no Carbonífero Inferior e experimentaram grande diversidade a partir dos períodos Triássico e Jurássico (Janvier, 1996).

Os Sarcopterygii foram um grupo de vertebrados dominantes durante o Paleozóico, apresentando uma diversidade maior que os actinoptérgios, até mesmo ao nível de sua anatomia interna. Dividem-se em duas ordens, os Crossopterygii, do grego *cross* = franja e *pterygium* = nadadeira e Dipnoi, etimologicamente das raízes gregas *di* = dupla e *pnoe* = respiração.

Dipnoi são peixes com respirações aérea e aquática. Para isto utilizam-se de pulmões funcionais e brânquias. Por utilizarem os primeiros órgãos são chamados de peixes pulmonados (Benton, 1990). Todos os peixes pulmonados possuem pulmões bem desenvolvidos, *Neoceratodus* apresenta um pulmão enquanto que a Família Lepidosirenidae apresentam dois, com alvéolos, glote e circulação sanguínea muito similar aos tetrápodos. Os lepidosirenidos respiram exclusivamente pelos pulmões, suas gueltras são reduzidas e as fendas branquiais são muito pequenas, enquanto que *Neoceratodus* usa essencialmente as gueltras (Janvier, 1996).

Cloutier (1993) uniu as ordens Diabolepidida e Dipnoi na Infraclasse Dipnoiformes.

Os restos de Sarcopterygii mais antigos conhecidos são representados por peixes pulmonados. O registro mais antigo da Ordem Dipnoi é do Gediniano, baseado em material ainda inédito, do Sul da China (Schultze, 1993), mas alguns restos isolados de peixes pulmonados foram registrados no Siluriano Superior da China (Janvier, 1996).

O primeiro Dipnoiformes verdadeiro é *Diabolepis speratus* (Long, 1995), que significa “devil scale”, do Devoniano Inferior da região de Yunnan (Formação Xitun, China) (Chang & Yu, 1984).

Dentre os representantes mais antigos, destacam-se *Uranolophus wyomingensis*, proveniente da América do Norte (Formação Beartooth Butte, Wyoming), mas o mais

importante depósito localiza-se na Austrália e possui uma grande diversidade de Dipnoiformes primitivos como *Dipnorhynchus* e *Speoneshydrion*, de idade Devoniano Inferior (Emsiano).

Estes primeiros registros ocorrem em calcários e folhelhos com uma abundante fauna de invertebrados marinhos. Indicando que os primeiros representantes habitavam preferencialmente águas marinhas com pouca lâmina d'água (Long, 1995). A partir do Carbonífero são encontrados também em estuários (Janvier, 1996).

Sarcopterígio, fósseis e recentes, são caracterizados principalmente pela articulação monobasal das nadadeiras pareadas cuja musculatura se estende em um lóbulo basal mais ou menos desenvolvido. Outros caracteres são o urohial endo-esquelético, o último arco branquial que articula com o precedente, mais de quatro placas escleróticas, e um processo ascendente do palatoquadrado (Janvier, 1996).

Na década de 1970, um grande número de material proveniente do Devoniano Inferior e Superior da Austrália e do Devoniano Inferior da China, aumentaram significativamente o conhecimento sobre os sarcopterígio primitivos, especialmente com a preparação química de peixes pulmonados australianos (*Speonesydrion*, *Dipnorhynchus*, *Gryphognathus*, *Chirodipterus* e *Holodipterus*) que proveram muitas informações novas. Adicionalmente, outros estudos com *Powichthys*, *Youngolepis* e *Diabolepis*, ajudaram a responder questões sobre as afinidades dos peixes pulmonados (Janvier, 1996).

A morfologia dos Dipnoiformes devonianos é bem documentada, graças ao material australiano da Formação Gogo (*Chirodipterus australis* e *Gryphognathus whitei*) dos depósitos de “Caithness Flagstones” da Escócia (*Dipterus valenciennesi*) e da Formação Escuminac de Québec (*Scaumenacia curta* e *Fleurantia denticulata*). Mas a anatomia das espécies de neo-Paleozóico, Mesozóico e Cenozóico é pouco conhecida, pois muitas espécies representam-se apenas por restos isolados.

Dipnoiformes experimentaram, durante o Devoniano, grande explosão filogenética, com até o momento descrito cerca de 85 espécies, ocupando águas marinhas e continentais, de maneira quase cosmopolita. Outro pico de diversidade foi no Triássico, com 45 representantes formalmente propostos (Cloutier & Ahlberg, 1996). No correr da evolução, mais precisamente no Jurássico, gradativamente confinaram-se ao Hemisfério Sul e a partir do Terciário são registrados exclusivamente em três continentes, América do Sul, África e Oceania. Os primeiros Dipnoiformes parecem ter sido marinhos e formavam um grupo distinto entre os Osteichthyes. Distinguiam-se pela perda da articulação entre os ossos prémaxilares e maxilares e fusão do palatoquadrado com o crânio maciço. Os dentes do palato estão fundidos entre si e formam duas

placas dentígeras palatares laterais. Houve redução no número de ossos dérmicos cefálicos, que formavam um mosaico, e também no revestimento de cosmina (Pough *et al.*, 1993).

Os músculos adutores da maxila inferior prendem-se em vários pontos do neurocrânio. Ao longo de sua história evolutiva, o aparelho alimentar triturador (durofágico), persistiu em todas as formas. Durante o Devoniano desenvolveram forma corpórea característica e distinta. A nadadeira dorsal anterior foi perdida e as nadadeiras dorsal posterior e anal são contíguas entre si.

Análises biomecânicas do hyóide e arcos branquiais em peixes pulmonados devonianos mostram que eles eram completamente dependentes da respiração branquial, e provavelmente não poderiam capturar o ar, como fazem os Lepidosirenidae atuais. Eles viviam em ambientes marinhos próximos à costa, preferencialmente entre recifes de corais, e não invadiram ecossistemas de água doce antes do Carbonífero. Porém, peixes pulmonados do Devoniano Superior podem ter sido encontrados em ambiente estuarinos ou fluviais (Janvier, 1996).

Peixes pulmonados são caracterizados por várias características únicas. Schultze & Campbell (1986), excluíram *Diabolepis* dos dipnóicos, e definem o grupo por 21 características exclusivamente derivadas. Em qualquer caso, peixes pulmonados são melhor caracterizados por placas dentárias grandes, derivadas de modificações dos entopterygóides e préarticular respectivamente, como também por uma rede de túbulos dentro do focinho e na parte sinfiseal da mandíbula inferior. Característica para a maioria dos membros do grupo é que as duas narinas são abertas ventralmente, a anterior à extremidade da boca, e a posterior dentro da boca. Poucos taxa elevaram tantos debates quanto peixes pulmonados. Isto ocorreu por causa das relações presumidas com os tetrápodos. Os principais problemas avaliando as relações dos peixes pulmonados é o fato de sua anatomia ser derivada em relação aos osteictes, e também que eles exibem um pouco de semelhanças aos tetrápodos, em caráter que são conhecidos por ter aparecido independentemente dentro do grupo. Peixes pulmonados devonianos não diferem basicamente dos recentes, exceto que seus esqueletos eram mais ossificados. Além de serem muito mais diversificados que os pós-Devonianos (Janvier, 1996).

Os Dipnoiformes mostram uma grande variação intraespecífica, particularmente no padrão da superfície craniana (Cloutier, 1996). E provavelmente a maior diversidade no padrão de características do teto craniano dérmico, no âmbito dos sarcopterígios.

Segundo Janvier (1996), os ossos cranianos apresentam um padrão de mosaico nos ossos dérmicos o que dificulta a comparação com outros Osteichthyes. A presença de um grande osso mediano na porção posterior do teto craniano, os 5 extraescapulares, e a série de pequenos ossos

incluindo o canal da linha sensorial supra-orbital, são exemplos de características únicas mais notáveis dos peixes pulmonados. Também, a falta de maxila e o fato da mandíbula ser fortemente modificada ao ponto do dentário e infradentários serem difíceis de distinguir. Os vômeres ainda podem estar presentes, mas o palatino, ectopterygóides e coronóides ou estão perdidos ou fundiram-se as placas dentárias (Smith & Chang 1990). O parasfenóide não separa os entopterygóides completamente, mas estende-se posteriormente debaixo da região ótico-occipital.

O crânio dos peixes pulmonados devonianos é uma estrutura óssea maciça na qual o palato-quadrado está presumivelmente incorporado. Esta estrutura não apresenta nenhum traço de uma junta intracraniana ou fissura ventral. Esta condição provavelmente está associada com hábitos de durófagos (Janvier, 1996).

A superfície dorsal do crânio é presa firmemente anteriormente ao teto craniano, mas posteriormente os dois componentes de crânio só estão conectados por setas medianas e laterais estreitas ou cristas entre as quais passa a musculatura epaxial e alguns dos grandes músculos da mandíbula. A notocorda penetra uma pequena distância no crânio, mas não se estende adiante como em sarcopterígios generalizados. Em visão palatal, o crânio apresenta grandes cavidades para os órgãos olfativos (Janvier, 1996).

O esqueleto das nadadeiras pareadas e não pareadas são pobremente conhecidos, são raramente ossificados, até mesmo para as formas devonianas cujos esqueletos são bem ossificados. Os radiais das nadadeiras não pareadas parecem articular em uma grande placa basal, e os últimos radiais da segunda nadadeira dorsal formam uma estrutura ramificada. Da forma geral das nadadeiras peitorais, pode ser deduzido que o endoesqueleto era semelhante aos peixes pulmonados atuais, com uma longa série de mesomeros, e pós e pré-axiais radiais (Janvier, 1996).

O endoesqueleto dos peixes pulmonados, os das formas devonianas em particular, é fortemente ossificado, peri e endocondralmente, como em qualquer outro Osteichthyes. O exoesqueleto da maioria dos peixes pulmonados do Devoniano é coberto por um tipo de cosmina, o esmalte geralmente enfileira em forma de garrafa. Além disso, a cosmina dos peixes pulmonados apresenta linhas mais ou menos concêntricas de descontinuidade, as linhas de Westoll, interpretadas como sendo devido à cíclica reabsorção e re-deposição durante crescimento (Orvig, 1969) e é uma característica sem igual deste grupo. A partir do Devoniano Superior, peixes pulmonados apresentam uma tendência para redução de osso e perda da cosmina. Isto conduz à condição em formas recentes em que somente parte do teto craniano, na

forma de poucos ossos coberta por pele, e onde o endoesqueleto é largamente cartilaginoso. Como no Carbonífero Inferior, peixes pulmonados recentes apresentavam-se pobremente ossificados (Janvier, 1996).

O esqueleto dos peixes pulmonados atuais é pobremente ossificado e o endoesqueleto consiste em grande parte por cartilagem, mas os fósseis mostram que ocorreu um processo de redução secundário que se iniciou no Devoniano, a cerca de 360 milhões de anos atrás. Similarmente, as nadadeiras, que em peixes pulmonados primitivos mostravam o padrão dos gnatostomados (duas dorsais, uma anal, a nadadeira caudal epicerca), modificaram-se em uma nadadeira caudal única e dificerca e as nadadeiras pareadas são alongadas (Janvier, 1996).

O esqueleto axial da maioria dos peixes pulmonados devonianos consiste em vértebras com um centro ossificado que deriva da envoltura cordal. Os arcos neurais são situados entre centros adjacentes, considerando que os arcos hemais são prendidos aos respectivos centros. Em todos os peixes pulmonados pós-devonianos, o centro cordal desaparece, mas algumas formas exibem costelas prolongadas, como no *Neoceratodus* atual. Os peixes pulmonados devonianos são normalmente robustos com nadadeiras peitoral e pélvica alongadas e duas nadadeiras dorsal na região posterior. As escamas nos peixes pulmonados do Devoniano Inferior São mais ou menos na forma de diamantes e cobertas por cosmina, mas nas formas mais avançadas elas tendem a ser mais arredondadas (Janvier, 1996).

No final do Devoniano, cerca de 355 milhões de anos atrás, adquiriram os formatos de corpo e nadadeira que mantém até hoje.

Os primeiros representantes do grupo possuem, com exceção de *Diabolepis* (Chang & Yu, 1984), a característica região cefálica dos Dipnoiformes. Mas o esqueleto pós-craniano não sofreu muitas modificações em relação a outros sarcopterígio. Durante Meso/Neo-Devoniano novos grupos de Dipnoiformes (Fleurantiidae, Phaneropleuridae) surgiram, com morfologia pós-craniana derivada. Também apresentavam nadadeiras medianas com base ampla (Ahlberg & Trewin, 1995; Cloutier, 1996).

Todos os demais Dipnoiformes conhecidos possuem um pós-crânio muito derivado. Além da nadadeira dificerca franjada (Ahlberg & Trewin, 1995).

Paralela a estas mudanças morfológicas existe uma componente ambiental, com a passagem de ambientes marinhos a não-marinhos pouco oxigenados dos pântanos continentais (Campbell & Barwick, 1988). Estruturas esqueletais associadas à respiração aérea são ausentes nos Dipnoiformes primitivos marinhos, mas surgem durante o Meso-Devoniano. Esta característica define um grupo previamente conhecido como clado Dipnoi (Long, 1993).

As mudanças na morfologia da nadadeira mediana, durante o Paleozóico, foram utilizadas por Dollo (1895) para inferir sobre a evolução do grupo. Pedomorfose foi sugerido como processo primário neste grupo, em relação à fusão das nadadeiras medianas, redução de lepidotríquias e da ossificação (Bemis, 1984), além do padrão de dentição (Cloutier *et al.*, 1993; Long, 1993).

Uma das principais adaptações, em relação aos aspectos anatômicos dos Dipnoiformes primitivos, é a habilidade de produzir uma mordida poderosa. Os numerosos ossos do teto craniano, firmemente interligados, possibilitam a inserção dos músculos da mandíbula. Junte-se a isto a espessura na região da sínfise, a fusão do palato ao teto craniano, os tecidos dentários especializados, possibilitando ao crânio uma forte mordida (Long, 1995).

Peixes pulmonados são caracterizados por placas dentárias maciças, cujas superfícies são adornadas com cristas radiais de dentina. Estas placas dentárias encontram-se sobre o palato e dentro da mandíbula inferior. Correspondem respectivamente aos entopterygóides e préarticulares dos outros Osteichthyes. Adicionalmente existem placas dentárias superiores pequenas pareadas e uma não pareada placa dentária inferior (sinfiseal). Elas devem ser derivadas dos vômeres e dentário respectivamente. Dipnóicos devonianos exibem uma diversidade relativamente alta envolvendo diferenças nas proporções cranianas e na histologia das placas dentárias. A condição de focinho longo, exemplificada por *Griphognathus* é derivada e provavelmente surgiu várias vezes de modos diferentes. As diferenças no aspecto e crescimento dos ossos dérmicos da boca (placas dentárias e parasfenóide) conduziu a discussões relativas a filogenia. Campbell & Barwick (1990) consideraram que o recobrimento dos entopterygóides, parasfenóide, e préarticulares de formas do Devoniano Inferior *Uranolophus* e *Griphognathus* apareceram independentemente das típicas placas dentárias achadas na maioria dos outros peixes pulmonados como *Dipnorhynchus*, *Chirodipterus* e *Dipterus*. Eles também consideram que entre os outros peixes pulmonados existem uma diferença fundamental entre placas dentárias que crescem com a adição de dentículos nas margens das placas dentárias, e aquelas que crescem pela deposição sucessiva de camadas de dentina (Janvier, 1996).

Cada animal apresenta seis placas dentárias, sendo duas localizadas na porção anterior do maxilar, denominadas de Vomer, duas nos ossos pré-articulares e duas nos entopterygóides (Figura 9).

Apresentam normalmente uma forma triangular, sendo que a superfície superior é denominada de trituração ou face oclusal, a inferior denomina-se de formação ou aboral.

A superfície de formação é a região ligada à cavidade pulpar e ao osso, a de trituração liga-se ao interior da cavidade bucal. As placas apresentam três margens, denominadas de bordos labial, lingual e mesial (Figura 10) (Tabaste, 1963).

O bordo labial corresponde à porção da placa dentária que está voltada, como o próprio nome diz, para os lábios. No lingual, voltado para o interior, a área de contato com a língua. O mesial diz respeito à região da sínfise mandibular.

Em relação a proporções, os bordos labial e lingual são correspondentes e maiores que o bordo mesial.

O ângulo formado pela interseção das margens mesial e lingual é conhecido como mesiointerno.

A composição química das placas dentárias de Dipnoiformes corresponde a um agregado criptocristalino de flúor e hidroxiapatita. Estes minerais estão presentes em um tecido hipermineralizado, denominado de petrodentina.

Segundo Lison (1941) o termo petrodentina corresponde a uma dentina mais mineralizada, encontrada nas placas dentárias de Dipnoiformes, com dureza semelhante a do esmalte.

Esta dureza pode ser o maior responsável pela preservação destas placas dentárias no registro fossilífero.

Há apenas três gêneros vivos e cada um é encontrado em um único continente (Figura 11). O australiano é *Neoceratodus* (Figura 12), na América do Sul *Lepidosiren* (Figura 12) e *Protopterus* (Figura 12) na África.

Embora *Neoceratodus* seja encontrado atualmente apenas na Austrália, foram achados fósseis deste gênero, e do morfótipo relacionado *Ceratodus*, quase mundialmente, em estratos da Era Mesozóica. Indicam que este grupo teve uma distribuição muito ampla (<http://www.ucmp.berkeley.edu/vertebrates/sarco/dipnoi.html>).

Trata-se de um grupo bastante estudado e seu registro ocorre especialmente através de placas dentárias isoladas. Mas vários exemplares completos têm sido descritos.

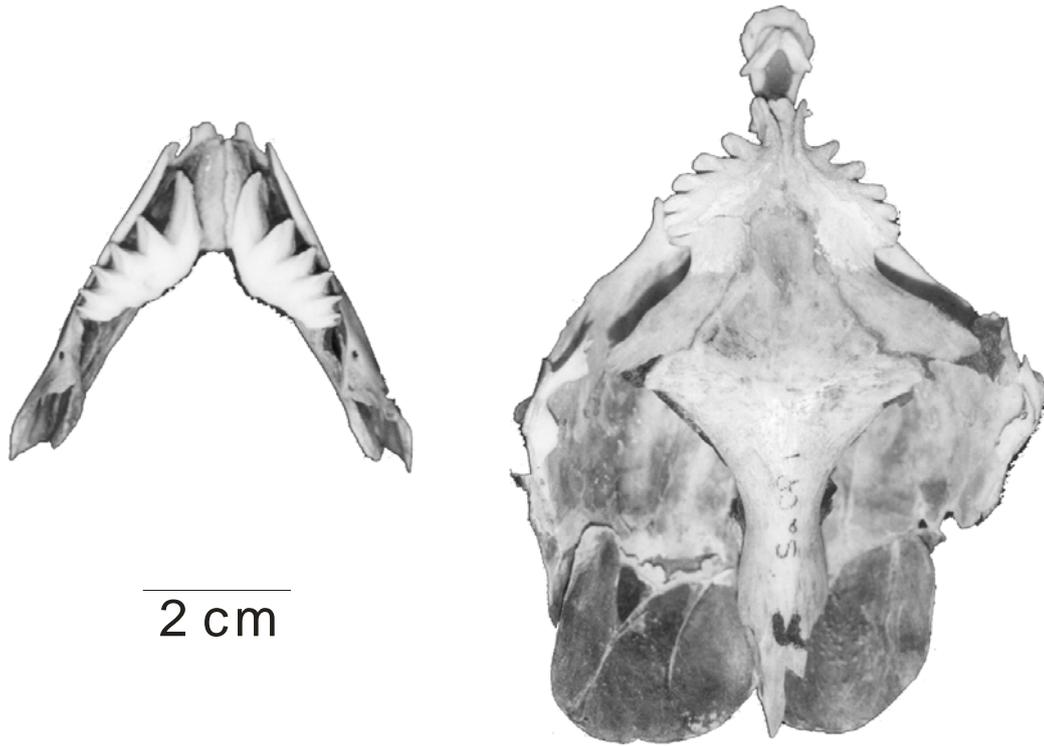


FIGURA 9. CRÂNIO (À DIREITA) E MANDÍBULA (À ESQUERDA) DE *NEOCERATODUS FORSTERI*, MOSTRANDO A DISPOSIÇÃO DAS PLACAS DENTÁRIAS.

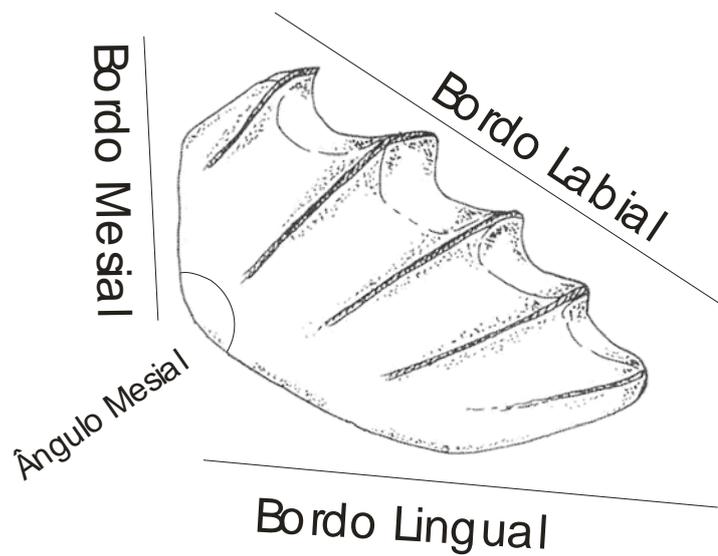


FIGURA 10. PERFIL OCLUSAL DE UMA PLACA DENTÁRIA DE DIPNOIFORMES. FORMA TRIANGULAR, COM TRÊS BORDOS (MODIFICADO DE CHURCHER & DE IULIIS, 2001).

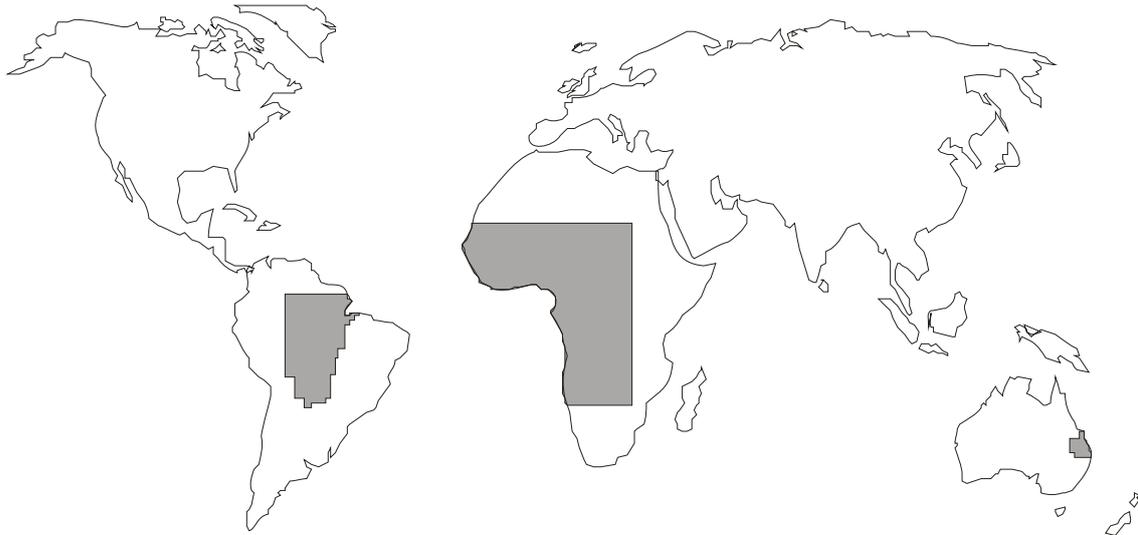


FIGURA 11. DISTRIBUIÇÃO ATUAL DOS DIPNOIFORMES.

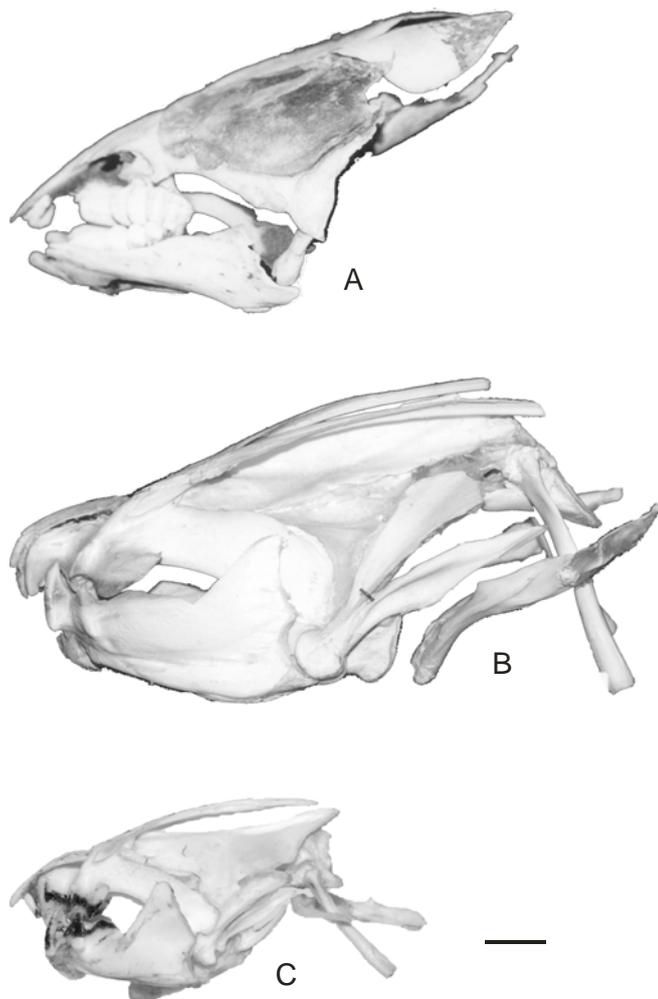


FIGURA 12. VISTA LATERAL DOS CRÂNIOS DE DIPNOIFORMES RECENTE, A *NEOCERATODUS FORSTERI*, B *PROTOPTERUS* E C *LEPIDOSIREN PARADOXA*. ESCALA 1CENTÍMETRO PARA A E C E 2 CENTÍMETROS PARA B.

Rosen *et al.* (1981) argumentou sobre a presença de maxilares, pré-maxilares e coanas em Dipnoiformes, baseado nas observações de *Griphognathus whitei*. Arcos branquiais e hyóides foram descritos por Miles (1977) para os gêneros do Frasniano, *Chirodipterus* e *Griphognathus*. Dipnoiformes são caracterizados por um peculiar tipo de dentição. Em muitos deles faltam dentes marginais e maxilares e pré-maxilares, quando presentes, são muito reduzidos, possuindo apenas poucos elementos dentários (*Scaumenacia*, *Andrejevichthys* e *Ganorhynchus*). Placas dentárias pré-articulares e entopterygóides pareados constituem o aparato dentário primário de muitas espécies. A condição em *Uranolophus* ou *Griphognathus* seria derivada, independentemente, pela amplificação de placas denticuladas e a perda da organização radial dos denticulos, e que em outros peixes pulmonados seria derivado por uma redução das colunas de denticulos e a tendência para uma fusão em cristas ou uma cobertura dental contínua (Janvier, 1996).

Placas dentárias são conhecidas do Emsiano ao Holoceno. Dois outros tipos distintos de dentição são reconhecidos: carapaça de dentina (*Dipnorhynchus*) e tipos providos de elementos denticulados (*Uranolophus* e *Griphognathus*).

Podem ser divididos em dois grandes grupos, com base na dentição. Aqueles que possuem placas dentárias maciças (que esmagavam o alimento) (Figura 13) ou palato e mandíbula inferior cobertos por pequenos denticulos (Figura 14). Este último grupo é confinado ao Paleozóico e abundantes no Devoniano.

O grupo dos que possuem placas dentárias corresponde àqueles que possuem as verdadeiras. Significa crescimento por adição de novas camadas de tecido dentário, a partir das margens da placa dentária e com cavidade pulpar abaixo da placa.

Tecidos hipermineralizados, como a petrodentina, colaboraram para o desenvolvimento ainda maior do poder da mordida. Possibilitaram uma nova dieta, baseada em animais conchíferos.

No Meso-Devoniano os dois tipos de dentição encontravam-se dividindo o mesmo paleoambiente, mostrando que as estratégias alimentares dos dois grupos não se sobrepunham.

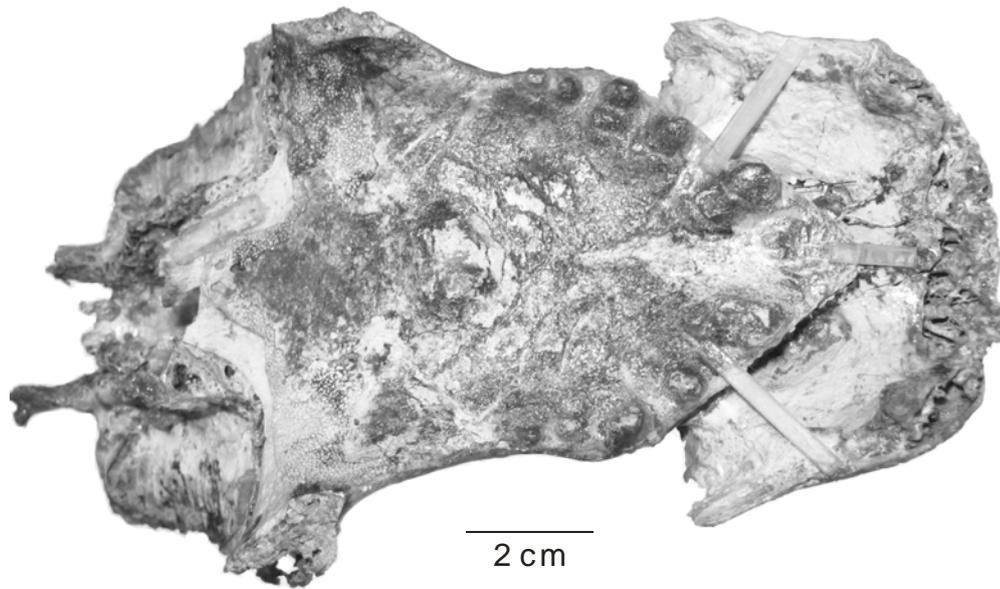


FIGURA 13. TIPO DE DENTIÇÃO EM *HOLODIPTERUS* (P50999 – NHM), COM PLACAS DENTÁRIAS MACIÇAS.

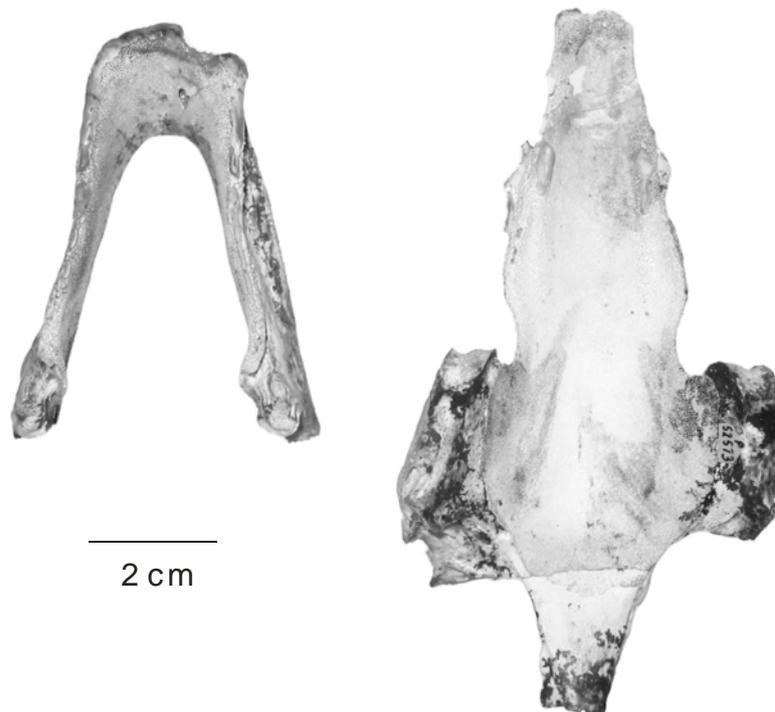


FIGURA 14. TIPO DE DENTIÇÃO EM *GRIPHOGNATHUS* (P52573 – NHM), PÁLATO E MANDÍBULA COBERTOS POR PEQUENOS DENTÍCULOS.

O último representante dos Dipnoiformes com dentículos é *Conchopoma*, Permiano da Alemanha.

O representante dos Dipnoiformes com as maiores placas dentárias é *Palaeodaphus insignis*, Devoniano Superior marinho da Bélgica.

Por existir uma constante abrasão durante o esmagamento, e/ou na superfície de trituração, os Dipnoiformes apresentam um tecido hipermineralizado preenchendo a cavidade pulpar nas placas dentárias, a previamente chamada petrodentina (Smith, 1984 a).

Segundo Martin (1980) as diferenças entre as placas dentárias superiores e inferiores, nos Ceratodontidae europeus, em *Neoceratodus forsteri* Kreft 1870, nos Dipnoiformes cretácicos africanos, em *Ceratodus madagascariensis* Priem, 1924 e em *Arganodus atlantis* Martin, 1979 são as mesmas. Foram também observadas por Tabaste (1963). Podem ser identificadas como:

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

O clado dipnoiformes é diagnosticados por cinco caracteres derivados (Cloutier, 1996):

- ausência de dentes marginais na mandíbula;
- presença de placas dentárias nos entopterygóide e pré-articular;
- um Osso B mediano, localizado anteriormente ou separando parietais e pós-parietais;
- ocorrência de parietais na margem anterior das órbitas;
- presença de cavidade labial.

Dipnoiformes também são caracterizados pela ausência de dentes vomerianos, supra-temporal, fossa autopalatina e juntas intracranianas. Muitos dos caracteres diagnósticos refletem as naturezas peculiares de dentição e arquitetura craniana.

Schultze (1992) propôs dezoito famílias para os Dipnoiformes, das quais nove pertencendo ao período Devoniano, duas ao Carbonífero, uma ao Carbo/Permiano, duas ao Permiano, apenas uma exclusiva do Mesozóico e três ao Mesozóico/Cenozóico (Tabela 1).

As famílias paleozóicas são:

Uranolophidae (um gênero e três espécies);

Dipnorhynchidae (três gêneros e sete espécies);

Dipteridade (três gêneros e vinte e seis espécies);

Chirodipteridae (quatro gêneros e dezessete espécies);

Phaneropleuridae (quatro gêneros e sete espécies);

Stomiahykidae (dois gêneros e duas espécies);

Família Indeterminada (dois gêneros e duas espécies);

Holodontidae (quatro gêneros e quinze espécies);

Fleurantiidae (três gêneros e quatro espécies);

Rhynchodipteridae (quatro gêneros e nove espécies);

Conchopomidae (um gênero e seis espécies);

Uronemidae (um gênero e três espécies);

Ctenodontidae (cinco gêneros e doze espécies);

Sagenodontidae (três gêneros e vinte e uma espécies);

Gnathorhizidae (três gêneros e dezoito espécies).

Muitos dos gêneros paleozóicos são conhecidos por material craniano relativamente completo.

As famílias pós-paleozóicas são:

Lepidosirenidae (três gêneros e onze espécies);

Neoceratodontidae (três gêneros e nove espécies);

Arganodontidae;

Ptychoceratodontidae (três gêneros e dez espécies);

Ceratodontidae (cinco gêneros e cinquenta e sete espécies) (Martin 1982, 1984).

As Ordens Dipnoi e Diabolepidida foram unidas formando a Infraclasse Dipnoiformes, ambos grupos-irmãos (Schultze, 1993).

Uma lista das famílias da Infraclasse Dipnoiformes combina informações de Miles (1977), Campbell & Barwick (1990), Long (1992), Schultze (1993), Schultze & Marshall (1993) e Cloutier (1996).

1. Família Diabolepididae Schultze, 1993.

Possuem apenas um representante do Eo-Devoniano, *Diabolepis speratus*, conhecido por material craniano (Chang & Yu, 1984) e elementos dentários isolados (Smith & Chang, 1990). O material é proveniente da Formação Cuifengshan, do Membro Xitun, Yunnan, China.

2. Família Uranolophidae Miles, 1977.

Inclui os Dipnoiformes primitivos do Eo-Devoniano, providos de pálato denticulado. Como em *Diabolepis* e *Dipnorhynchus*, o Osso B mediano separa os parietais mas não os pós-parietais.

Uranolophus wyomingensis é a única espécie que pertence a esta família, conhecida por um único espécimen completo e por vários crânios e mandíbulas (Denison, 1968 a, b; Campbell & Barwick, 1988), provenientes das formações Water Canyon e Beartooth Butte, Utah, Idaho e Wyoming, Estados Unidos da América.

3. Família Dipnorhynchidae Berg, 1940.

Inclui os Dipnoiformes do Eo-Devoniano que apresentam placas dentárias com dentina e características plesiomórficas na superfície craniana.

Este grupo compreende os gêneros *Dipnorhynchus* e *Speonesydrion*, provenientes respectivamente do Calcário Warroo, Região de Taemas, New South Wales, Austrália e de Hunsrückschiefer (Pragian), Rhineland-Platinate, Alemanha.

Campbell & Barwick (1990) consideram *Speonesydrion* como um dos membros basais da linhagem que apresenta placas dentárias.

Todas as espécies pertencentes a esta família são conhecidas por material craniano parcial e mandíbulas (Campbell & Barwick 1982, 1983, 1984). O neurocrânio de *Dipnorhynchus suessmilchi* é o melhor conhecido de todos os Dipnoiformes do Eo-Devoniano.

4. Família Chirodipteridae Campbell & Barwick, 1990.

Compreende os Dipnoiformes de Meso a Neo-Devoniano.

Esta família é caracterizada por um tipo peculiar de dentição, que inclui tuberosidades de dentina com distribuição radial.

Seus gêneros são *Chirodipterus*, *Pillararhynchus*, *Gogodipterus* e *Palaedaphus*. *C. australis*, (Formação Gogo, Frasniano inferior da Austrália, é o representante melhor conhecido (Miles, 1977).

5. Família Stomiahykidae Bernacsek, 1977.

Inclui gêneros do Neo-Devoniano (*Stomiahykus* e *Archaeonectes*) que apresentam uma grande tuberosidade na região anterior da linha média da placa dentária entopterygóide (Campbell & Barwick, 1990). Long (1992) considera esta família próxima de Chirodipteridae.

6. Família Dipteridae Owen, 1846.

É um grupo parafilético de Dipnoiformes de Meso/Neo-Devoniano, com formas que apresentam nadadeira dorsal curta e não muito desenvolvida.

Dipterus valenciennesi, Grupo Caithness Flagstone, Eifeliano-Givetiano da Escócia, é o representante melhor conhecido, através de espécimens completos, com regiões cefálicas bem preservadas (Forster-Cooper, 1937; White, 1965; Ahlberg & Trewin, 1995).

Mais de 20 espécies relacionadas ao gênero *Dipterus* são conhecidas, a partir de placas dentárias isoladas (Schultze, 1992 b).

O registro mais antigo é *Dipterus* sp, da Formação Water Canyon, Idaho, Estados Unidos da América e a mais recente é *Conchodus jerofejewi* da Formação Zagare, Estônia.

7. Família Rhynchodipteridae Berg, 1940.

Inclui Dipnoiformes do Meso/Neo-Devoniano, de focinho longo e pálateo denticulado. *Rhynchodipterus*, *Griphognathus*, *Soederberghia* e *Fleurantia* pertencem a este grupo. A anatomia do segundo gênero foi descrita em detalhe por Miles (1977) e Campbell & Barwick (1988).

Fleurantia é caracterizado pela seqüência de características cranianas listadas a seguir:

- (1) parte rostral do crânio alongada,
- (2) boca com grande abertura,
- (3) um único Osso B mediano,
- (4) ossos longos L1 + L2 estendidos ao Osso M;
- (5) entopterygóides alongados, suportando grandes dentes cônicos e numerosos denticulos menores, ambos organizados em linhas radiais (Cloutier, 1996).

Fleurantia denticulata da Formação Escuminac, Quebec, Canadá, é o primeiro registro da família, e o último, *Soederberghia groenlandica*, da Série Remigolepis, Leste da Groenlândia.

8. Família Phaneropleuridae Huxley, 1861.

Inclui os peixes pulmonados do Meso/Neo-Devoniano, com grandes ossos B, C e E, com ausência quase sempre do Osso D (*Scaumenacia*, *Phaneropleuron* e *Pentlandia*). O comprimento da nadadeira dorsal posterior é maior em 1/4 do comprimento total (Cloutier, 1996).

Schultze & Marshall (1993) consideram esta família parafilética. Phaneropleuridos são considerados próximos a fleurantidos.

Scaumenacia curta, da Formação Escuminac, Quebec, Canadá e *Oervigia nórdica*, da Série Remigolepis do Leste da Groenlândia são os registros respectivamente mais antigos e mais novos.

9. Família Uronemidae Traquair, 1890.

É um grupo monogenérico do Carbonífero, representado por *Ganopristodus* (= *Uronemus*), caracterizado por placas dentárias altamente diferenciadas, com crista lingual longa e linhas laterais reduzidas (Smith *et al.*, 1987) e um único osso substituindo intertemporal e supratemporal.

Ganopristodus lobatus de Burdiehouse Limestone, Midlothian, Escócia é o registro mais antigo e o mais novo é *Ganopristodus splendens* de Burghlee Ironstone, Namuriano E₁, Midlothian, Escócia.

10. Família Sagenodontidae Romer, 1966.

Inclui os Dipnoiformes do Carbonífero com um grande Osso B mediano (em contato com L1 + L2), parietais e Osso E reduzidos (*Sagenodus*). As nadadeiras anal e dorsal posterior são separadas da nadadeira caudal dificerca (Chorn & Schultze, 1989).

O primeiro registro é de *Proceratodus wagneri*, do Folhelho Cleveland, Cleveland, Ohio, Estados Unidos da América e o último *Sagenodus periprion*, Formação Vale do Grupo Hennessey, Oklahoma, Estados Unidos da América.

11. Família Ctenodontidae Woodward, 1891.

É composta por Dipnoiformes do Carbonífero, com um único grande osso substituindo os ossos intertemporais e L1 + L2 (*Ctenodus*, *Tranodis* e *Straitonia*). Os padrões do crânio dos dois primeiros gêneros são similares aos encontrados nos uronemidos. A posição taxonômica do terceiro gênero é questionável, pois apresenta um osso entre os ossos E e B, como em *Sagenodus*.

Ctenodus romeri é proveniente da base do “lower Calciferous Sandstone Measures”, Berwickshire, Escócia. Esta espécie é o primeiro registro e *Ctenodus purchisoni*, de Phalen Coal, Sydney Coalfield, Nova Scotia, Canadá, o último.

12. Família Conchopomatidae Berg, 1940.

É uma família monogenérica (*Conchopoma*) de Dipnoiformes do Carbonífero/Permiano, caracterizada pelo paraesfenóide denticulado, com a margem anterior arredondada, margem do Osso B anteriormente côncava, e uma única nadadeira mediana franjada. Schultze (1975) revisou o gênero em questão.

Conchopoma edesi, da Formação Carbondale, Pensilvaniano Médio, Illinois, Estados Unidos da América, é o registro mais antigo e *Conchopoma gadiforme* (Grupo Lebach, Rotliengend inferior, Palatine, Alemanha, o mais recente.

13. Família Gnathorhizidae Miles, 1977.

Inclui formas distribuídas de Neo-Carbonífero a Eo-Triássico.

Exemplos seriam *Palaeophichthys parvus*, proveniente do Folhelho Francis Creek da Formação Carbondale, Illinois, Estados Unidos da América e *Gnathorhiza bogdensisi*, *G. otschevi* e *G. triassica* da Série Baskunchek, Bacia de Mezen River, Rússia. No último gênero o canal auricular atravessa o pós-parietal e há numerosos casos de redução de ossos dérmicos,

como o grande Osso E mediano; um único elemento ósseo ocupando o espaço dos elementos ósseos 3, L1, L2 e M; aparente fusão de intertemporal, supratemporal e tabular. Na mandíbula o canal oral atravessa os infradentários (Schultze & Marshall, 1993).

Gnatorrizidos têm sido considerados como grupo-irmão de Lepidosirenidae por Lund (1970). Mas não por outros autores.

14. Família Ceratodontidae Gill, 1872.

É um grupo parafilético, que inclui espécies distribuídas de Triássico (*Paraceratodus germaini* do Grupo Middle Sakamena, Madagascar) ao Cenozóico (*Ceratodus humei*, In Farghas, Norte da África).

Os padrões do crânio dos ceratodôntidos mostram uma redução no número de ossos nas séries mediana e lateral.

Mais de 40 espécies de *Ceratodus* foram descritas, muitas baseadas apenas em placas dentárias. Esta família pode ser parafilética em relação aos neoceratodôntidos.

Schultze (1981) investigou as relações entre os ceratodôntidos *Ptychoceratodus*, *Microceratodus*, *Arganodus*, *Tellerodus* e *Paraceratodus*.

15. Família Neoceratodontidae Miles, 1977.

Inclui formas distribuídas do Triássico Inferior (*Epiceratodus* sp. da Região de Orenburg, Sul dos Urais) ao Holoceno (*Neoceratodus*) que apresentam um pós - parietal reduzido e um único osso ocupando o espaço dos ossos parietal, L1, L2 e M.

Schultze (1981) sugere que *Asiatoceratodus* é próximo de *Ceratodus* devido a presença, nos dois gêneros, de um único osso substituindo os ossos A, B e C.

16. Família Lepidosirenidae Bonaparte, 1841.

Esta família inclui dois dos gêneros modernos (*Protopterus* e *Lepidosiren*) e representantes extintos como *Protopterus ? regulatus* do Cretáceo, seu registro mais antigo, proveniente da Formação Mut, Campaniano do Egito.

O crânio é altamente derivado, se comparado com outros Dipnoiformes (Miles, 1977; Schultze & Marshall, 1993). Não existem parietal e pós-parietal, vomer reduzido a um discreto elemento ósseo.

Os representantes atuais ocorrem na Austrália, *Neoceratodus forsteri*, o peixe pulmonado de Queensland (Kemp, 1987). Caracteriza-se pelas nadadeiras largas iguais à barbatanas e presença de um único pulmão. Na África existe *Protopterus aethiopicus*, chamado de peixe pulmonado marmóreo; *Protopterus amphibius*, conhecido como peixe pulmonado do Leste

africano; *Protopterus annectens*, peixe pulmonado africano e *Protopterus dolloi*, peixe pulmonado esbelto (Greenwood, 1987). Na América do Sul ocorre *Lepidosiren paradoxa*, o peixe pulmonado sul-americano.

Segundo Pough *et al.* (1993), entre os representantes atuais, *Lepidosiren* e *Protopterus* distinguem-se por terem brânquias filamentosas e muito delicadas, mas que são responsáveis pela eliminação do gás carbônico, não sendo suficientes para fornecer o oxigênio necessário para a respiração destes animais. Por isto usam os dois pulmões regularmente. O corpo é recoberto por escamas e apresenta forma serpentiforme, podendo atingir de 1 a 2 m de comprimento. Possui nadadeiras pares modificadas em forma de apêndices filamentosos de grande mobilidade. O esqueleto destes dois gêneros é mais cartilaginoso que ossificado. *Neoceratodus* ocorre exclusivamente em águas continentais e sua população natural está restrita a região Sudeste de Queensland, pode pesar até 45 kg.

O mais recente dos peixes pulmonados do Carbonífero, *Megapleuron*, apresentam o mesmo aspecto do recente *Neoceratodus*, com nadadeiras peitorais muito grandes em forma de lâmina. Parece assim que a morfologia e os modos de vida atuais surgiram durante Carbonífero e Permiano (Janvier, 1996).

Fósseis australianos de Lightning Ridge (New South Wales) mostram que a espécie atual permaneceria inalterada há cerca de 100 milhões de anos (Long, 1995).

Dipnoiformes modernos de África e América do Sul podem sobreviver quando os corpos de água secam, em um processo determinado de estivação. É induzida pela diminuição da umidade no ambiente.

Algumas drenagens têm fluxo de água contínuo durante o período chuvoso, secando totalmente no período de estiagem. Por este motivo os Dipnoiformes alimentam-se muito durante o período chuvoso, com uma dieta bastante variada, exceto moluscos, e desta maneira aumentam sua biomassa significativamente.

Quando a freqüência das chuvas diminui estes peixes cavam uma galeria com cerca de 1 m de profundidade, que termina em uma ampla câmara, variando de tamanho conforme as dimensões do animal. Quando se inicia a seca tornam-se pouco ativos e permanecem no interior da câmara, respirando ar atmosférico através da abertura da galeria. Quando a água de dentro da galeria seca, o peixe entra no estado final da estivação, enrolando-se na forma de um U e colocando a cauda sobre os olhos.

O corpo é protegido por um espesso envoltório mucoso, produzido desde sua entrada na galeria. Esta camada mucosa torna-se cada vez mais densa e seca com o avanço da estação não

úmida. Apesar do pequeno gasto de energia durante a estivação, o metabolismo é mantido e a energia consumida provém das proteínas musculares.

O período de estivação é normalmente menor que seis meses, mas os peixes podem ficar nestas condições por até quatro anos, no que é chamado de estivação forçada. Com o retorno do período chuvoso deixam a câmara e tornam-se ativos rapidamente, alimentando-se vorazmente de moluscos, crustáceos e peixes, recuperando em cerca de um mês a biomassa perdida (Pough *et al.*, 1993).

Lepidosirenidae podem escapar do período de estiagem através de um processo denominado estivação, que consiste em cavar a lama e se incluindo em um casulo protetor de muco. O casulo é perfurado por uma abertura pela qual os peixes podem respirar por até um ano e meio. Peixes pulmonados apresentam um desenvolvimento larval e metamorfose. As larvas possuem brânquias externas grandes e vagamente se assemelham a anfíbios.

Buracos de estivação, comparáveis aos feitos pelos Lepidosirenidae atuais, foram primeiramente registrados para o Permiano Inferior, contendo restos de *Gnathorhiza* (McAllister, 1992).

DIPNOIFORMES DO GONDWANA

Dipnoiformes foram um grupo cosmopolita, sendo registrados como fósseis tanto na Laurásia como no Gondwana.

Atualmente ocorrem apenas em continentes que fizeram parte do Gondwana, mas no passado geológico ocuparam todas as porções de terra deste supercontinente.

São mais bem conhecidos na Austrália, que possui o registro mais completo, seguido de África e América do Sul. O local menos estudado está na Antártida, com apenas duas ocorrências registradas.

AUSTRÁLIA

Os Dipnoiformes apresentam seu registro mais completo na Austrália, incluindo crânios em 3 dimensões (Figura 15) da região de New South Wales e no Oeste do país, do período Devoniano.

O registro australiano é bastante significativo, sendo encontrados representantes em quase todos os períodos da história geológica, desde o seu surgimento há cerca de 400 milhões de anos atrás (Long, 1995). Contribuem para o entendimento da evolução do grupo com representantes marinhos do Eo-Devoniano (*Dipnorhynchus*) e de águas continentais do Holoceno (*Neoceratodus forsteri*) (Ritchie, 1981).

O registro de Dipnoiformes paleozóicos australianos é composto por:

Griphognathus whitei, *Holodipterus gogoensis*, *Chirodipterus australis*, *C. paddyensis*, *Dipterus microsoma*, *Dipnorhynchus kiandrensis*, *D. süssmilchi*, *Speonesydrion iani* no Devoniano Inferior;

Ichnomyx kurnai, *Chirodipterus potteri*, *Holodipterus longi*, *Holodipterus elderae*, *H. meemanae*, *Dipnorhynchus cathlesae*, *D. kiandrensis*, *Pillararhynchus longi*, *Howidipterus donnae*, *Barwickia downunda*, *Soederberghia*, *Eoectenodus microsoma*, *Gogodipterus paddyensis*, Devoniano Inferior/Médio/Superior (Miles, 1977; Campbell & Barwick 1982, 1999; Marshall, 1986; Long 1992, 1992b; Long *et al.*, 1994; Pridmore *et al.*, 1994; Barwick & Campbell, 1996 e Kemp, 2000).

Um dos principais depósitos australianos devonianos é a Formação Gogo.

A paleoictiofauna triássica australianas melhor conhecida provém da Bacia de Sydney. Três grandes faunas são reconhecidas e são, em ordem estratigráfica, de Gosford, Brookvale e Saint Peters.

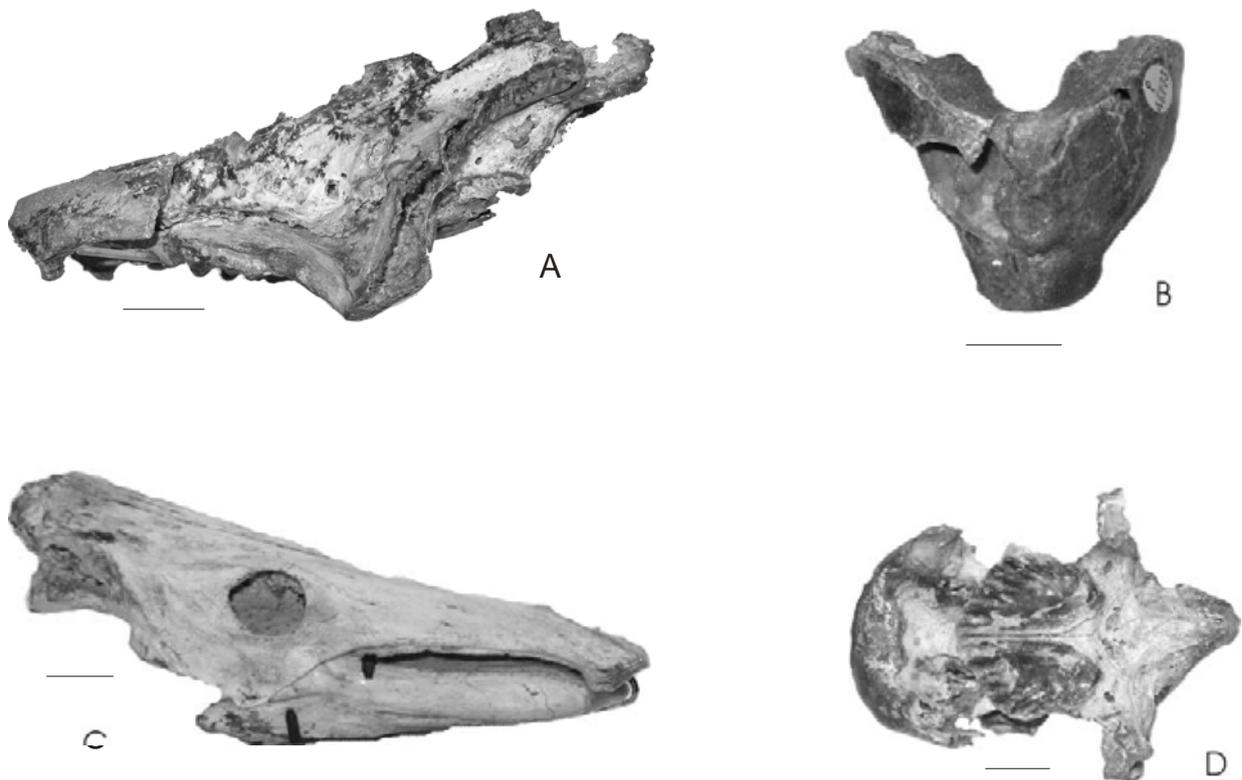


FIGURA 15: P50999, P46773, P56054, P52568 (NHM), EXEMPLOS DE DIPNOIFORMES DEVONIANOS, *HOLODIPTERUS* (A), *DIPNORHYNCHUS SUSSMILCHI* (B), *GRIPHOGNATHUS* (C) E *CHIRODIPTERUS AUSTRALIS* (D). ESCALA 2 CM.

A fauna de Gosford provém do Grupo Narabeen, Eo-Triássico; a de Brookvale é derivada do Grupo Hawkesbury, cuja idade é anisiana; a de Saint Peters é encontrada no Grupo Wianamatta, Anisiano tardio (Balme, 1990).

Ceratodôntidos são conhecidos nestas três faunas (Kemp 1991).

Outras localidades com peixes fósseis do Triássico não são bem conhecidas, mas algumas apresentam fósseis importantes como *Ptychoceratodus philippsi* do Triássico Inferior da

Formação Arcadia do Grupo Rewan em Queensland; a Formação Knocklofty da Bacia da Tasmânia; o Folhelho Blina, marinho, da Bacia de Canning no Oeste da Austrália (Kemp 1996).

Estas ocorrências estendem a distribuição geográfica de *Ptychoceratodus* no Hemisfério Sul. A Biocronologia situa-se no Triássico Inferior / Médio.

As ocorrências de *Ptychoceratodus philippsi* no Hemisfério Sul são mais velhas que as europeias, porque as ocorrências em Austrália e África do Sul estão localizadas logo acima do limite Permiano-Triássico (Kemp, 1996).

O registro triássico é composto pelas famílias Sagenodontidae, Gnathorhizidae, Ceratodontidae e Neoceratodontidae, cujos representantes formalmente descritos são: *Ceratodus formosus*, *Ceratodus avus*, *Gosfordia truncata* (Marshall, 1986; Antunes *et al.*, 1990; Long *et al.*, 1992; Kemp, 1994);

Ceratodus cf. C. philippsi e *Ceratodus cf. C. tigidensis* (Long *et al.*, 1992; Kemp, 1996);

Aphelodus anapes e *Namatozodia pitikanta* (Kemp, 1993);

Ariguna formosa (Kemp, 1994);

Archaeoceratodus avus (Kemp 1997).

O Gênero *Gosfordia* é conhecido de Gosford e Brookvale.

Segundo Ritchie (1981) o primeiro registro de *Gosfordia truncata* é de 1880, vindo de uma camada de folhelho próximo ao topo da Formação Gosford (Eo-Triássico) do Grupo Narrabeen da Bacia de Sydney. O primeiro espécimen completo do *Gosfordia* veio da área de Somersby Falls, 6/7 km a Nordeste da localidade tipo e descrita por Ritchie (1981). Corresponde a um animal completo com 50 cm de comprimento e depositado no Australian Museum (AM F.60621).

Gosfordia truncata é o Dipnoiformes triássico melhor conhecido da Austrália. Existem vários espécimens, inclusive um apresentando crânio e corpo quase perfeitos em vista lateral (Kemp, 1994).

Padrões no teto craniano sugerem possíveis afinidades entre *Gosfordia truncata* e *Paraceratodus germaini* (Triássico, Sudoeste de Madagascar) (Kemp, 1994).

Após examinar os ossos cranianos de *Gosfordia truncata*, e uma reconstituição tridimensional do crânio de *Ceratodus formosus*, Kemp (1994) pode esclarecer as relações entre estas duas espécies e propor um novo gênero, baseado na característica dos ossos cranianos, chamado *Ariguna*. Portanto *C. formosus* passou a ser chamado de *Ariguna formosa*.

Existem duas ocorrências de *Ceratodus* na Bacia de Sydney. Um peixe pequeno, com 9.5 cm de comprimento, descrito por Wade (1935), proveniente de Hawkesbury Sandstone

(Triássico Médio), como *Ceratodus formosus* (BMNH P16828). O outro é *Ceratodus laticeps*, representado por um espécimen incompleto do Grupo Wianamatta (Triássico Médio) (Ritchie, 1981).

Segundo Kemp (1996) *Ceratodus* cf. *C. philippsi* pertence ao Gênero *Ptychoceratodus*, que ocorre em depósitos do Triássico Inferior na Austrália e também estão presentes na Biozona *Cynognathus*, próximo a Bergersdorp (Orange Free State-África do Sul).

Ptychoceratodus philippsi foi descrito baseado em ossos cranianos bem preservados, mandíbulas e placas dentárias da África. Placas dentárias, associadas a alguns restos cranianos foram encontradas em Queensland. Placas dentárias mal preservadas foram coletadas no Oeste da Austrália e Tasmânia.

Ptychoceratodus philippsi possui placas dentárias de cúspides altas, com cavidade pulpar restrita e cúspides originadas anteriormente. Possuem cinco cúspides na maxila e quatro na mandíbula, sendo que a última cúspide é sempre paralela à face lingual.

As pontuações são simples e arranjadas em padrão, os tubérculos oclusais são ausentes e a quilha médio-lingual presente. A extremidade mediana das mandíbulas é curvada.

A cúspide 1 é curvada nas placas dentárias do maxilar e reta nas mandibulares. Há um declive nesta cúspide, presente nos espécimens das duas maxilas. Processos pterygopalatinos estão presentes, com sulco pterygopalatino raso e préarticular duplo (sulco anterior vestigial).

As placas dentárias superiores e inferiores são próximas, mas não contínuas na sínfise.

Ceratodus cf. *C. tiguidiensis* é conhecido pela impressão de uma placa dentária em arenito grosso da Formação Blina (Long *et al.*, 1982).

Archaeoceratodus avus pertence à Família Neoceratodontidae. Provém do Folhelho Ashfield (Triássico) e corresponde a um espécimen incompleto (MMF 24788-Mining and Metallurgical Museum, Sydney).

Placas dentárias deste gênero são caracterizadas por cúspides extremamente curtas e robustas, padrão de pontuação complexo na superfície oclusal e prolongamento estreito (Kemp, 1997). A distribuição cronológica do Gênero é Triássico e Cretáceo de depósitos do Sudeste da Austrália.

Kemp (1993) descreveu *Aphelodus anapes* e *Namatozodia pitikanta* baseado respectivamente em placas dentárias, osso préarticular, vários ossos calvários isolados e um único calvário.

Aphelodus anapes é proveniente das formações Blina (Oeste da Austrália) e Arcadia (Crater-Queensland). *Namatozodia pitikanta* também vem desta última. São localidades neo-triássicas (Thulborn 1986).

Aphelodus (UCMP 63083-Museum of Vertebrate Paleontology-University da Califórnia em Berkeley) pertence à Família Sagenodontidae e as características do gênero são placas dentárias planas e de cúspides baixas; cavidade pulpar das placas dentárias ampla; dentina limitada; três cúspides curtas e relativamente agudas, situadas posteriormente; cúspide 1 curta, robusta e aguda, estreita na maxila e ampla na mandíbula; placas dentárias inferiores amplamente separadas; sínfise do osso préarticular linear e livremente suturada; sulco préarticular único e raso; pontuações simples; tubérculos oclusais presentes.

Namatozodia pitikanta pertence à Família Gnathorhizidae e é representado por apenas um espécimen que corresponde a um crânio muito pequeno, com 7 cm de comprimento por 3.5 cm de altura.

Segundo Kemp (1993, 1997a, 1982a, 1997b) o registro cretácico compreende apenas duas famílias, Ceratodontidae e Neoceratodontidae.

A Família Ceratodontidae é representada por:

Ceratodus sp. e *Ceratodus avus*, provenientes de Victoria, dos grupos Strzelecki (Cretáceo Inferior) e Otway (Aptiano-Albiano);

Ceratodus sp. e *Ceratodus wollastoni*, de New South Wales, das formações Griman Creek (Cretáceo Inferior) e Coreena;

Ceratodus wollastoni e *Ceratodus* sp., de Queensland, formações Mackunda (Albiano) e Winton (Cretáceo Superior);

Ceratodus wollastoni, de sedimentos do Aptiano-Albiano do Grupo Rolling Downs;

Ceratodus diutinus, Lightning Ridge, Canary Station (Albiano);

Metaceratodus ellioti, Levelle Dows Station, Manarinna Hill, Chiltern Hills, Península Babbage (Cretáceo Superior), Sudeste e Centro da Austrália;

Metaceratodus wollastoni, Lightning Ridge, White Cliffs, Clarafeld Station (Cretáceo Inferior), Winton, Lake Eyre, Longreach, Manarinna Hill, Solitary Hill (Cretáceo Superior), Deserto Simpson (Cretáceo ou Terciário), Sudeste e Centro da Austrália.

Os representantes da Família Neoceratodontidae são:

Neoceratodus nargun, Cape Otway (Albiano), Eagle's Nest Rock, Punchbowl (Valangiano-Aptiano);

Neoceratodus forsteri, Lightning Ridge (Albiano médio);

Archaeoceratodus avus, Triássico e Cretáceo do Sudeste da Austrália;

Neoceratodus nargun, proveniente de Victoria, grupos Strzelecki (Cretáceo Inferior) e Otway (Aptiano-Albiano);

Neoceratodus forsteri e *Ceratodus wollastoni*, de New South Wales, formações Griman Creek (Cretáceo Inferior) e Coreena.

O registro de Dipnoiformes cenozóicos australiano é bastante diversificado, abrangendo quase todo o continente, pertencentes às famílias Ceratodontidae e Neoceratodontidae.

Os representantes cenozóicos de Ceratodontidae e Neoceratodontidae são:

Ceratodus diutinus, proveniente de Lake Pinpa (Oligoceno superior-Mioceno médio);

Metaceratodus bonei, Lake Palankarina, Frome Dows (Oligoceno superior-Mioceno médio), Lawson Daily Quarry (? Pleistoceno), formações Namba e Etadunna, no Centro da Austrália;

Metaceratodus plameri, Darling Downs (Pleistoceno), Chinchilla Sands (Plioceno inferior a médio), Eight Mile Plains, Brisbane (pós-Plioceno), Leste australiano;

Epiceratodus, Lake Kanunka, Cooper Creek (Pleistoceno);

Ceratodontidae indet, Cooper Creek (Pleistoceno);

Ceratodus wollastoni (Cretáceo Inferior-Mioceno);

Archaeoceratodus djelleh, proveniente da Bacia de Duinga, Lago Pitikanta (Oligoceno superior-Mioceno médio);

Archaeoceratodus cf. A. djelleh, de Billeroo Creek (Mioceno médio ou Pleistoceno);

Archaeoceratodus rowleyi, de Rundle (Eoceno);

Archaeoceratodus theganus, dos lagos Pinpa e Kanunga (Oligoceno superior-Mioceno médio);

Mioceratodus anemosyrus, Riversleigh (Mioceno médio), Lago Pinpa, Localidade Leaf (Oligoceno superior-Mioceno médio);

Mioceratodus diaphorus, Lago Pinpa, Frome Dows (Oligoceno superior-Mioceno médio), Bullock Creek (Mioceno médio);

Mioceratodus gregoryi, Baixo Cooper Creek (Plioceno), Frome Downs, lagos Pinpa e Kanunka, Pedreira Ericmas (Oligoceno superior-Mioceno médio), Bullock Creek (Mioceno médio), Redband Plains (Eoceno);

Mioceratodus poastrus, lagos Pinpa, Kanunka e Ngapakldi, Pedreira Stirton (Oligoceno superior-Mioceno médio), Cooper's Creek;

Neoceratodus eyrensis, Baixo Cooper (Plioceno), Riversleigh (Mioceno médio), Lago Pinpa (Oligoceno superior-Mioceno médio);

Neoceratodus forsteri, Chinchilla Sands (Plioceno), Formação Etadunna (Oligoceno superior-Mioceno médio), Formação Wipajiri (Plioceno-Quaternário);

Neoceratodus nargun, Riversleigh (Mioceno médio), Lago Kanunka (Oligoceno superior-Mioceno médio);

Neoceratodus denticulatus, Redbank Plains, Grupo Queensland (Eoceno);

Neoceratodus sp, Lago Palankarina (Mioceno a Plioceno médio), segundo Estes (1984), Hills (1934, 1941), Kemp (1982a, 1982b, 1993, 1997a, 1997b), Kemp & Molnar (1981), Long & Turner (1984), Molnar (1996), Molnar & Kurz (1997), Pledge (1984), Turner (1982), Vickers-Rich & Molnar (1996), Tedford *et al.*, (1977), Williams (1980).

ÍNDIA

O primeiro registro de *Ceratodus* na Índia é proveniente da Formação Maleri, sendo estabelecidas por Oldham (1859) quatro espécies, *Ceratodus hislopianus*, *C. hunterianus*, *C. virapa* e *C. oblongus*. Miall (1878) propôs que as três primeiras são válidas, mas a última não. Jain *et al.* (1964) sugerem a existência de apenas duas espécies do gênero nesta unidade geológica, entretanto não nomeiam nenhuma.

Jain (1968) descreveu dentes vomerianos de *Ceratodus* da Formação Maleri (Triássico Superior) de Deccan. São dois espécimes, segundo o autor provavelmente de duas espécies.

Marshall (1986) reconhece apenas uma espécie de ceratodôntido na Índia, *Ceratodus hislopianus* (Triássico Superior).

Martin *et al.* (1999) descrevem *Ptychoceratodus hislopianus* e *P. virapa*.

Ptychoceratodus hislopianus, da Formação Maleri, apresenta placas dentárias grandes. Apresenta cinco cúspides radiais triturantes, o ângulo interno é obtuso e o bordo lingual é levemente curvado. Alguns denticulos estão presentes na porção das cúspides que não sofreram abrasão no bordo labial, nas placas pequenas e juvenis, sendo que o primeiro entalhe é largo (Martin *et al.*, 1999).

Martin *et al.* (1999) consideram *nomen dubium* *Ceratodus hunterianus* e *C. oblongus*.

ÁFRICA E MADAGASCAR

O registro fóssil de Dipnoiformes para o continente africano é, em sua maior parte, de placas dentárias referentes aos gêneros *Arganodus* (= *Asiatoceratodus* “sensu” Kemp, 1998), *Ceratodus* e *Protopterus* (Figura 16).

O registro de Dipnoiformes triássicos na África é composto por *Arganodus atlantis*, *Ceratodus arganensis* e *Microceratodus angolensis* (Teixeira, 1954; Martin, 1979; Marshall, 1986), todos pertencentes à Família Ceratodontidae.

Na região Norte de Angola, o Supergrupo Karoo (Série Cassanga, Triássico Inferior) apresenta aparentemente uma fauna diversificada, mas pouco conhecida, com a presença de *Microceratodus* (Murray 2000).

Outros afloramentos do Supergrupo Karoo apresentam apenas um único táxon, o *Ptychoceratodus* proveniente da Fazenda Vaalbank, próximo a Burgersdorp, Orange Free State, Triássico Inferior da porção Superior da Série Beaufort.

Fora do Sistema Karoo, depósitos triássicos que apresentam restos de peixes também são conhecidos em Tanzânia, Congo, Líbia e Marrocos. Uma fauna pouco conhecida, com Dipnoiformes referentes a *Asiatoceratodus*, é conhecida de sedimentos de Argana Valley (Triássico Superior), no Marrocos (Murray, 2000).

Segundo Antunes *et al.* (1990), os Dipnoiformes representados no Triássico Inferior de Angola correspondem a um único táxon, *Ceratodus angolensis*, descrito por Teixeira (1949) e redescrito e assinalado ao Gênero *Microceratodus* pelo mesmo autor em 1954. Os materiais são compostos por espécimens completos. Ocorre também *Arganodus atlantis* (Martin 1979), no Triássico Superior do Marrocos.

Segundo Antunes *et al.* (1990) *Microceratodus*, com base em seu teto craniano, pode ser o ancestral do Gênero *Neoceratodus*.

Os peixes pulmonados de Madagascar são compostos por *Paraceratodus germaini* e *Beltanodus ambilobensis* (Marshall 1986; Antunes *et al.*, 1990); *Ptychoceratodus* cf. *P. hislopianus* e *P. acutus* (Martin *et al.*, 1999).

Segundo Martin *et al.* (1999) *Ptychoceratodus* cf. *P. hislopianus* de Madagascar possui cinco cúspides com padrão radial e o ângulo interno claramente obtuso. O mesmo ângulo esta presente na placa dentária de *P. ornatus*, Eo-Triássico da África do Sul, mas as relações entre *P. ornatus* e o espécimen de Índia e Madagascar não são claras.

Martin *et al.* (1999) referem-se a espécie de Madagascar como *Ptychoceratodus cf. hislopianus*, apenas porque a quinta cúspide é sempre mais longa que a quarta, em relação ao material indiano.

Ptychoceratodus acutus possui quatro cúspides dispostas de forma radial, sendo que o bordo lingual apresenta-se ligeiramente curvad. O ângulo interno é obtuso.

No Triássico Superior de Madagascar, *Ptychoceratodus cf. P. hislopianus* e *P. acutus* respectivamente são proximamente relacionados a *P. hislopianus* e *P. virapa*. Estes últimos viveram em ambientes continentais, no Neo-Triássico da Índia (Martin *et al.*, 1999).

Paraceratodus germaini, *Beltanodus ambulobensis* e *Microceratodus angolensis* não possuem placas dentárias associadas. *Paraceratodus germaini*, Triássico do Sudoeste de Madagascar, e *Beltanodus ambulobensis*, Eo-Triássico do Norte de Madagascar, são conhecidos apenas pelo osso calvário isolado (Kemp, 1994).

A Formação Tiouraren (Barremiano) da Bacia Iullemeden (Níger) apresenta uma fauna pouco conhecida, composta por Hybodontiformes (*Hybodus* sp.), Celacanthiformes (*Mawsonia tegamensis*), Dipnoiformes (*Asiatoceratodus tiguidiensis*) e Semionotiformes (*Lepidotes* sp.) (Serenó *et al.* 1994, 1999; Murray, 2000).

Para depósitos de idade albiã são conhecidas duas localidades no continente Africano. Na República do Congo, proveniente de Bokungu Beds, ocorre *Ceratodus* sp.. De Níger, Gadofaoua, Formação Elrhaz do Grupo Tegama, foram citados *Asiatoceratodus tiguidiensis* e *Ceratodus africanus* (López-Arbarello, 2004).

Para o Cretáceo Superior, Kem Kem Beds de Marrocos, ocorre *Ceratodus africanus* e *Protopterus humei*.

Os Dipnoiformes que ocorrem na Formação Wadi Milk são *Protopterus humei*, *Protopterus protopteroides*, *Protopterus* sp., *Ceratodus tuberculatus*.

Nos depósitos de idade Coniaciano-Santoniano também ocorrem *Ceratodus africanus* e *Protopterus* sp.

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

Tabaste (1963) registra cerca de sete espécies, *Ceratodus africanus*, *C. humei*, *C. tuberculatus*, *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). A amostragem inclui material de Jurássico a Paleoceno, porém a maior parte é do Cretáceo Inferior, conhecido como “Continental Intercalaire”.

Martin (1979) atribui *Ceratodus tiguidiensis* ao gênero *Arganodus*. Posteriormente Martin (1984a) revisou as quatro primeiras espécies citadas e as reposicionou no gênero *Neoceratodus*.

Wenz (1975), Martin (1981) e Murray (2000) assinalam a presença de *Ceratodus africanus* e *C. tiguidiensis*, em sedimentos aptianos de Gadoufaoua, Formação In Becetem, no Níger. *C. africanus* havia sido registrado anteriormente para o eo-Cenomaniano (Formação Bahariya) do Egito (Peyer, 1924).

Para sedimentos do Cretáceo Superior da Formação Wadi Milk (Sudão) são registrados *Protopterus* sp., *P. humei*, *P. protopteroïdes* e *Neoceratodus tuberculatus* (Werner, 1994).

Protopterus humei é chamado de *Ceratodus* por Churchil & De Iullis (2001).

Quatro táxons são conhecidos para o Egito, *Neoceratodus africanus*, *Ceratodus humei*, *N. tuberculatus* e *Protopterus crassidens*. Somente *N. africanus* foi coletado em sedimentos do Cenomaniano, os demais são do Campaniano (Churcher & De Iullis, 2001), provenientes de folhelhos da Formação Mut, Grupo Qusseir (Cretáceo Superior) no Leste do Oásis de Dakhleh.

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 Qusseir (Egito), ao Sul de Kharga Oásis, de idade Santoniano-Campaniano.

Os mais antigos registros, de *Lepidosiren*, são do Senoniano inferior de In Beceten (Níger) (Broin *et al.*, 1974) e do Sudão (Werner, 1993).

A região conhecida como Gadoufaoua, Aptiano superior do Níger, apresenta uma fauna de Dipnoiformes composta por *Ceratodus tiguidiensis* (= *Asiatoceratodus tiguidiensis*) e *Ceratodus africanus* (Martin, 1981).

Existem placas dentárias da Família Lepidosirenidae, provenientes de Argélia, Marrocos e Mali, de idade Paleoceno e Eoceno, associadas às espécies *Lavocatodus giganteus*, *Protopterus elongus*. O registro mais antigo do grupo é *Lavocatodus protopteroïdes* da Argélia, Cretáceo Inferior (Martin, 1995).

Outros registros de Dipnoiformes terciários foram apresentados por Marshall (1986). As espécies *Protopterus protopteroïdes*, por Tabaste (1963), Martin (1982) e *Ceratodus humei*, nos trabalhos de Priem (1924) e Martin (1981).

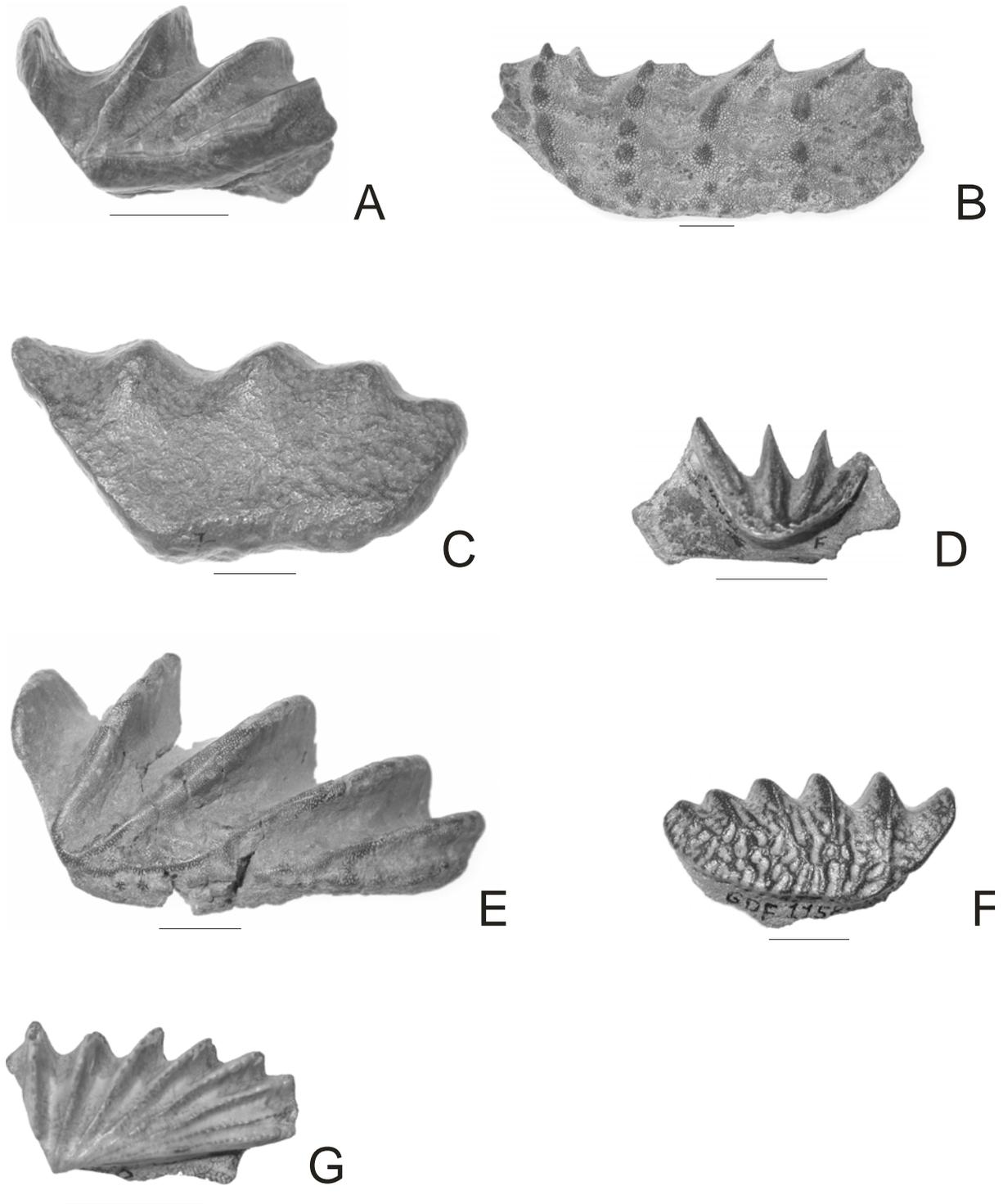


FIGURA 16: HGO 7, HGO 49, MRS 1, MJ 11, GDF 1158, HGS 64 (MNHN), EXEMPLOS DE DIPNOIFORMES AFRICANOS, *PROTOPTERUS PROTOPTEROIDES* (A), *CERATODUS TUBERCULATUS* (B), *PROTOPTERUS HUMEI* (C), *CERATODUS MADAGASCARIENSIS* (D), *PTYCHOCERATODUS SERRATUS* (E), *CERATODUS AFRICANUS* (F) E *ASIATOCERATODUS TIGUIDIENSIS* (G). ESCALA 1 CM.

AMÉRICA DO SUL

O registro na América do Sul, assim como na Austrália, vem do Paleozóico ao Holoceno. Mas diferentemente o registro é incompleto e representado basicamente por placas dentárias isoladas.

Ocorrências brasileiras de Dipnoiformes serão tratadas no próximo capítulo.

Segundo Arratia & Cione (1996), o primeiro registro de Ceratodontidae na América do Sul data de 1898, quando Florentino Ameghino nomeou uma nova espécie, *Ceratodus iheringi*, baseado em uma única placa dentária, proveniente de Par Aike, Rio Shehuen, Formação Mata Amarilla, Província de Santa Cruz (Argentina). O material nunca foi formal e detalhadamente descrito, embora tenha sido eventualmente figurado em 1904 e 1906.

Outros materiais associados a *Ceratodus iheringi* foram coletados na mesma localidade (Wichmann 1924, 1927) e também do Sul da Província de Mendoza (Pascual & Bondesio, 1976). Cione & Lafitte (1980) citam restos para a Formação Coli Toro, Província de Rio Negro.

Placas dentárias de Ceratodontidae, provenientes das províncias de Santa Cruz e Río Negro, assemelham-se a equivalentes do Jurássico Superior da América do Norte (Ameghino, 1906; Wichmann, 1927; Cione, 1987) e do Cretáceo Inferior do Norte africano (Schultze, 1992b).

Segundo Martin (1981a) existe uma relação próxima entre *Ceratodus iheringi* e *C. madagascariensis*, baseada na presença de apenas quatro cúspides e na aquisição da superfície de trituração no início da fase ontogenética. Mas segundo Schultze (1992b) não existe nenhum caráter distinto para suportar a relação entre as placas dentárias da Patagônia com nenhuma outra, de Ceratodontidae, de Jurássico ou Cretáceo.

Ceratodus sp. também foi registrado para Puesto de Marileo, Ingeniero Jacobacci, Formação Coli Toro (Cretáceo Superior), Província de Rio Negro. O gênero também é reconhecido para o Maastrichtiano da Formação Vilquechico, Laguna Umayo, no Peru.

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

O mais antigo registro de fósseis de Lepidosirenidae para a América do Sul é descrito com base em placas dentárias provenientes de sedimentos cretácicos da Formação El Molino, na Bolívia (Schultze, 1991). Interpretadas como *Lepidosiren* cf. *L. paradoxa*, são muito similares a equivalentes do Paleoceno (Schultze, 1992).

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

Lundberg (1997) registra que não existem diferenças entre a espécie descrita por Silva Santos (1987) e *Lepidosiren paradoxa*. *L. megalos* foi descrita com base no tamanho maior, mas sugere que diferenças em tamanho são questionáveis taxonomicamente, particularmente quando se trata de espécimens de terciários em relação aos recentes. O autor sugere que as duas espécies sejam consideradas sinonímias até que novos caracteres diagnósticos sejam levantados, além dos mensuráveis.

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 da família para a América do Sul.

Também existem espécimens procedentes de várias localidades entre as serras Del Mal Paso e Aguilar, Formação Lumbrera, Eoceno da Argentina (Stirton, 1953; Fernández *et al.*, 1973). Do eo-Paleoceno da Bolívia (Formação Santa Lúcia) Schultze (1991) e Arratia & Cione (1986) mencionam restos de Lepisirenidae.

Bondesio & Pascual (1977) descreveram Dipnoiformes de Honda Beds, Mioceno da Colômbia.

Savage (1951b) e Bondesio & Pascual (1977) descrevem Dipnoiformes da fauna de La Venta, relacionados a *Lepidosiren* cf. *L. paradoxa*. Esta assembléia mostra grande semelhança entre as placas dentárias e mandíbulas dos fósseis encontrados e a espécie atual.

Lepidosiren está entre os peixes mais comuns em La Venta. Também são encontrados espécimens que sugerem tamanho semelhante a *L. megalos*, com cerca de 2 m de comprimento.

ANTÁRTICA

O registro de Dipnoiformes na Antártica é composto por apenas duas placas dentárias isoladas, provenientes de sedimentos de idades devoniana e triássica.

Segundo Campbell & Barwick (1986) existe uma placa dentária não identificada, proveniente de Mount Green, Montanhas Lashly, Devoniano Superior.

No Triássico da Antártica apenas uma única placa dentária de Dipnoiformes, associada a *Ceratodus*, é conhecida (Young, 1991). De acordo com Dzięwa (1980) o material corresponde a um espécimen (AMNH 8230) com três cúspides afiadas, proveniente de depósitos continentais da Formação Fremouw, Triássico Inferior.

A placa dentária está fragmentada em dois fragmentos. Um deles mostra uma seção ao longo das três cúspides e o outro uma porção da terceira cúspide e um resto ósseo indeterminado.

OCORRÊNCIAS DE DIPNOIFORMES NO BRASIL

No Brasil, até o momento, existem relativamente poucos trabalhos que tratam de Dipnoiformes, sendo alguns deles Price (1960), Voguel (1976 e 1976a), Cunha & Ferreira (1980), Silva Santos (1987, 1989), Ragonha (1989, 1991), Gayet & Brito (1989), Bertini *et al.* (1993), Silva & Azevedo (1996), Richter & Langer (1998), Richter (2001), Toledo & Bertini (1996, 1996 a, 1997, 1998, 1999, 1999 a, 2000, 2000 a, 2001, 2001 a, 2003, 2005), Toledo *et al.* (1997, 1997 a, 1998, 1998 a, 2000, 2002, 2003, 2004, 2004 a, 2005, 2005 a, 2005 b), Toledo (1999, 2000, 2001), Fernandes & Carvalho (2000, 2002), Dutra & Malabarba (2001), Medeiros & Schultz (2001), Castro *et al.* (2003, 2004) e Sousa *et al.* (2003, 2004, 2005).

Existem relativamente poucas ocorrências deste grupo no Brasil, sendo distribuídos do Paleozóico ao Cenozóico, em diversas bacias sedimentares. A raridade do grupo era um fator limitante ao estudo. Isto mudou nos últimos anos, com a descoberta de novas localidades, sendo que as mais importantes ocorrem nas bacias de Paraná (região de Rio Claro, Estado de São Paulo), São Luís (Estado do Maranhão) e Acre (região de Rio Branco). Estas áreas apresentam maior abundância e variabilidade morfológica.

Atualmente são encontrados em (Figura 17):

- Bacia do Paraná (cinco localidades, devonianas, permianas e triássicas), estados de Rio Grande do Sul, Paraná e São Paulo;
- Bacia do Parnaíba (uma localidade permiana), Estado do Maranhão;
- Bacia Bauru (uma localidade cretácica), Estado de São Paulo;
- Bacia do Araripe (uma localidade juro-cretácica);
- Bacia de Iguatu (uma localidade cretácica);
- Bacia de São Luís/Grajaú (duas localidades cretácicas);
- Bacia do Acre, Estado do Acre (uma localidade cenozóica).

As ocorrências paleozóicas estão situadas em:

- Bacia do Paraná, estados de:
 - (a) Rio Grande do Sul (Formação Rio do Rasto, Município de São Gabriel),
 - (b) Paraná (Formação Ponta Grossa, Município de Ponta Grossa; Formação Rio do Rasto, Município de Santo Antonio da Platina),
 - (c) São Paulo (Formação Corumbataí, municípios de Rio Claro e Angatuba);
- Bacia do Parnaíba, Estado do Maranhão (Formação Pedra de Fogo, Município de Pastos Bons).

Além das ocorrências paleozóicas são encontrados em:

- Bacia do Paraná, Estado do Rio Grande do Sul (Formação Santa Maria, Triássico Médio/Superior, Município de São Joaquim do Polésine);
- Bacia Bauru (Estado de São Paulo, Formação Adamantina, Campaniano/Maastrichtiano, Município de Santo Anastácio);
- Bacia do Araripe (Estado do Ceará, Formação Brejo Santo, Jurássico Superior/Cretáceo Inferior, Município de Missão Velha);
- Bacia de Iguatu (Estado do Ceará);
- Bacia de São Luís/Grajaú (Estado do Maranhão, Cretáceo Inferior, Município de São Luís);
- Bacia do Acre (Estado do Acre, Mioceno superior/Plioceno inferior).

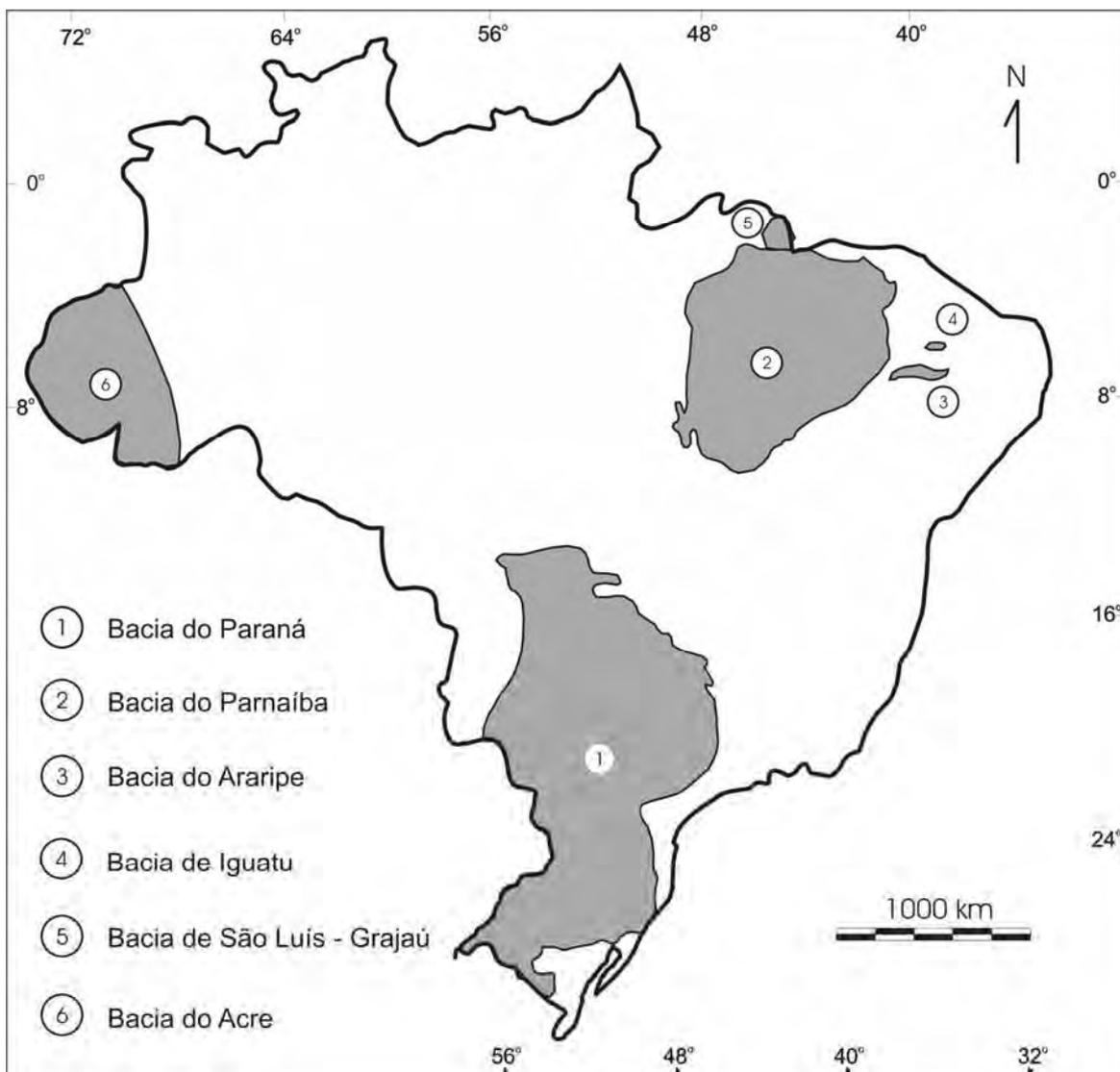


FIGURA 17. LOCALIZAÇÃO DAS BACIAS SEDIMENTARES BRASILEIRAS QUE APRESENTAM OCORRÊNCIAS DE DIPNOIFORMES (WWW.ANP.GOV.BR).

BACIA DO PARANÁ

Segundo Milani (1997) a Bacia do Paraná é uma vasta região sedimentar posicionada na porção Centro-Oriental do continente sul-americano, com um pacote sedimentar-magmático cujo intervalo temporal se estende do Neo-Ordoviciano (± 450 Ma) ao Neo-Cretáceo (± 65 Ma).

Estabeleceu-se no Neo-Ordoviciano, sobre um embasamento previamente consolidado pelos processos geotectônicos ligados ao Ciclo Brasileiro. A unidade cratônica basal assenta-se em uma discordância de idade Eo/Neo-Ordoviciano. Ocorreram sucessivos episódios de subsidência durante o Fanerozóico, o que permitiram acumulações e preservações de seu pacote sedimentar, totalizando um intervalo temporal com cerca de 385 Ma.

A Bacia do Paraná inclui áreas situadas em Brasil, Paraguai, Argentina e Uruguai. Trata-se de uma ampla sinéclise, cuja área ultrapassa 1400000km^2 (Milani, 1997).

É composta pelos grupos Rio Ivaí, Paraná, Itararé, Guatá, Passa Dois, São Bento e Rosário do Sul. Como citado previamente as ocorrências de dipnóicos estão presentes nos grupos Paraná (Formação Ponta Grossa), Passa Dois (formações Corumbataí e Rio do Rasto) e Rosário do Sul (Formação Santa Maria).

FORMAÇÃO PONTA GROSSA

A Formação Ponta Grossa foi descrita inicialmente para o Estado do Paraná e aqui é dividida em três membros: Jaguariaíva, Tibagi e São Domingos.

Segundo Goulart & Jardim (1982 *apud* Milani, 1997) a Formação Ponta Grossa (Devoniano Inferior a Superior) ocorre geograficamente a partir do Estado do Paraná até os estados de Mato Grosso e Goiás. Sua espessura em superfície é da ordem de 200 m e em sub-superfície pode alcançar 650 m. É constituída por folhelhos, siltitos localmente carbonosos, com intercalações de arenitos de coloração cinza-clara, finos a muito finos (Schneider *et al.*, 1974).

O mais antigo registro de Dipnoiformes para a Bacia do Paraná foi descrito por Fernandes & Carvalho (2002). Trata-se de uma escavação tubular vertical (Figura 18), de forma levemente afunilada e encurvada, de seção transversal elíptica, apresentando externamente corrugamentos transversais normais, ou inclinados, em relação ao eixo longitudinal. Apresenta 13 cm de comprimento e 5 cm de diâmetro. Esta estrutura foi encontrada em uma sucessão de folhelhos e arenitos da Formação Ponta Grossa, de idade devoniana e ambiente marinho,

confirmado pelo conteúdo fossilífero abundante, constituído por icnofósseis, escolecodontes, moluscos, braquiópodos, trilobitas, equinodermos e quitinozoários (Fernandes & Carvalho, 2002).

Segundo os autores, a ausência de fósseis corporais de dipnoiformes e de outros vertebrados na Formação Ponta Grossa, dificulta a atribuição definitiva dessa estrutura à atividade desses animais.

A evidência concreta que peixes pulmonados produzem escavações são os representantes modernos e as escavações fossilizadas com restos de peixes pulmonados no seu interior, prova de que nem todos os peixes pulmonados sobrevivem ao período de estivação. Locais com grande quantidade de escavações aumentam potencialmente a possibilidade de se encontrar restos ósseos associados (McCallister, 1988).

Romer & Olson (1954) descreveram um grande número de escavações do Permiano do Texas, feitas por peixes pulmonados, sendo que alguns continham restos do Gênero *Gnathorhiza*, mas a grande maioria das escavações não continha material ósseo associado. Carroll (1965) descreveu cinco escavações que não apresentavam material ósseo associado, mas apresentavam fragmentos de vegetais.

Mas, nem todos os peixes pulmonados atuais produzem escavações e nem todos os peixes que as fazem irão fazer se o sedimento não possuir a consistência apropriada e saturação de umidade, e alguns peixes não vivem em ambientes intermitentes e por isso não produzem escavações (McCallister, 1988).

A única maneira de ter certeza de que as escavações foram feitas por peixes é encontrar dentro restos ósseos ou em escavações similares na mesma unidade estratigráfica e que esta possua restos de dipnoiformes. Estruturas similares às conhecidas como as produzidas por estivação de peixes pulmonados são suspeitadas de serem produzidas por peixes pulmonados e a confiança nesta identificação e interpretação é muito pequena (McCallister, 1988).

Outras informações que podem ser utilizadas na comparação entre novas ocorrências de escavações com as já descritas na literatura e com as produzidas pelos peixes recentes são as estruturas sedimentares e fauna e flora associadas. Estas informações podem colaborar com as condições ambientais associadas às escavações (McCallister, 1988).



FIGURA 18. UFRJ-DG14-1C. ESCAVAÇÃO DE DIPNOIFORMES DA FORMAÇÃO PONTA GROSSA.

ESCALA 2 CM.

FORMAÇÃO CORUMBATAÍ

A área de estudo escolhida abrange a região do Município de Rio Claro, na faixa de afloramento da Formação Corumbataí (Grupo Passa Dois), na quadrícula de Rio Claro (SF 23-M I-4), na porção Centro-Leste do Estado de São Paulo (Toledo, 2001).

São afloramentos da Formação Corumbataí, em cortes rodoviários (rodovias SP-310, SP-191 e estradas vicinais próximas). Além de algumas lavras a céu aberto, para exploração de material argiloso proveniente desta unidade geológica.

O acesso para a área pode ser feito, a partir de São Paulo, pela Rodovia SP-330 (Anhangüera), que atravessa a cidade de Sul para Norte, distante 180 km a partir da capital.

A Formação Corumbataí constitui o topo do Grupo Passa Dois no Estado de São Paulo, também composto pelas formações Irati e Rio do Rasto. Esta última ocorre apenas no Sul do País.

O Grupo Passa Dois aflora especialmente na margem Leste da Bacia do Paraná, desde Santa Catarina até São Paulo, próximo ao limite com o Estado de Minas Gerais, onde não está presente. No Estado de São Paulo corresponde a uma estreita faixa, com orientação aproximada Nordeste/Sudoeste.

A Formação Corumbataí corresponde, a grosso modo, a três outras unidades geológicas, aflorantes nos estados de Santa Catarina, Paraná e Sudeste de São Paulo: formações Serra Alta, Teresina e Rio do Rasto (Milani *et al.*, 1994).

A Formação Corumbataí é considerada de idade Permiano Superior (Toledo *et al.*, 1997). Constitui o topo do Grupo Passa Dois no Estado de São Paulo, também composto pela Formação Irati. A Unidade Rio do Rasto ocorre apenas no Sul do País.

A Formação Corumbataí é constituída, na base, por siltitos maciços, de colorações cinza-escura ou arroxeadas-acinzentada, por vezes avermelhada. Mais raramente por lentes de arenitos finos e camadas de calcários, silicificados ou não, com a presença de fratura conchoidal (Maranhão, 1995).

As características litológicas e sedimentares da parte inferior da Formação Corumbataí indicam deposição em sistema marinho, de águas talvez progressivamente mais rasas, em condições climáticas redutoras (Petri & Fulfaro, 1983).

Nas porções médias e superiores a Formação Corumbataí é composta por finos ritmitos de siltitos arroxeados e arenitos finos, às vezes com marcas onduladas e apresentando lâminas lenticulares nestes últimos, que são geralmente ictiofossilíferos. Também ocorrem coquinas de bivalvíos, tal como descrito por Ragonha (1984).

A porção superior é resultado da deposição em águas rasas, em condições climáticas oxidantes, sob influências de marés, com freqüentes avanços progracionais de depósitos litorâneos (Petri & Fulfaro, 1983).

A espessura da Formação Corumbataí é variável, podendo atingir cerca de 200 m (Maranhão, 1986).

As estruturas sedimentares mais comuns são laminações plano-paralelas, camadas maciças, marcas onduladas, *hummockys*, *flasers*, diques clásticos e gretas de contração.

Segundo Souza (1985) os sistemas deposicionais da Formação Corumbataí devem ser interpretados como marinhos, com depósitos de (a) alto-mar (*offshore*), da zona de transição entre praia (*shoreface*); (b) mar pouco mais profundo; (c) de planície de maré progradante; (d) de barras; (e) de lagunas. Os dois últimos de ocorrência restrita.

Toledo *et al.* (1997 a) sugerem que o sistema deposicional da Formação Corumbataí provavelmente tenha sido um ambiente marinho plataformal, evidenciado pelas estruturas sedimentares associadas, tais como gretas de contração e estratificações cruzadas do tipo *hummocky*.

Würdig-Maciél (1975) considerou como Permiano Superior (Kazaniano e Tatariano inferior) a sedimentação da Formação Estrada Nova, modernamente conhecida como Teresina, Grupo Passa Dois do Sul do País.

Thomaz Filho *et al.* (1976) estipularam, através de datações geocronológicas pelo método Rb-Sr, uma idade de 243 ± 14 Ma, correspondendo ao Permiano Superior (Kazaniano) para a Formação Estrada Nova no Sul do País, correlacionável à unidade Corumbataí da porção Nordeste da Bacia do Paraná.

Maranhão (1995), através de análises palinológicas de material coletado na Rodovia Castelo Branco, Km 161.5, encontrou espécies relacionáveis ao “intervalo” da zona *Lueckisporites virkkiae* de Marques-Toigo (1991). Concluiu por uma idade kazaniana (Permiano Superior) para os níveis estratigráficos destes materiais palinomórficos.

Em trabalhos mais recentes Toledo *et al.* (1997 a), Toledo & Bertini (1998) e Toledo & Bertini (no prelo) noticiaram a existência de petalodontes na Formação Corumbataí, o que auxilia na definição cronológica desta unidade, como definitivamente permiana superior, e não triássica. Petalodontiformes foi um grupo de peixes cartilagosos que não ultrapassou o limite Permiano/Triássico. Além disto, estas ocorrências permitem a interpretação de um sistema marinho restrito plataformal para estes depósitos, visto que teriam preferências por ambientes costeiros, durante o Antracólítico.

Três ocorrências de Dipnoiformes foram registradas para a Formação Corumbataí.

A primeira localizada na Rodovia Wilson Finardi (SP-191), no cruzamento com a Rodovia Washington Luiz (SP-310), Município de Rio Claro, S 22° 22'55.3" e W 46° 42'43.0".

Neste local a Formação Corumbataí está exposta em um afloramento com aproximadamente 22 m de altura e 200 m de comprimento (Figura 19).

Há duas sucessões sedimentares. A inferior com 12 m e a superior com 10 m de espessura. A segunda apresenta níveis fossilíferos (coquinas e *bone-beds*).

O afloramento é composto por siltitos avermelhados laminados, intercalados por pequenas lâminas e lentes de arenitos com até 20 cm de espessura. Constituem-se de areia muito fina, de coloração esbranquiçada.

Laminações e estratificações cruzadas truncantes (*hummockys*) são observadas localmente, tanto nos níveis silticos como também nos areníticos. Comprovam eventos de tempestades de intensidades variáveis, que podem ser corroboradas devido à presença de dentes muito fragmentados e placas dentárias bastante arredondadas, indicando a existência de um significativo transporte pré-deposicional.



FIGURA 19. VISTA GERAL DO AFLORAMENTO LOCALIZADO NA RODOVIA SP 191.

Há dois níveis de *bone-beds* neste afloramento (Figura 20). O primeiro deles, no topo da exposição, apresenta uma geometria lenticular, espessura com cerca de 3 cm e 30 m de exposição horizontal. Ocorrem placas dentárias de Dipnoiformes e Petalodontiformes, dentes e escamas de “Palaeonisciformes”. Este nível é composto por um agregado de material fosfático e quartzo, com cimentação carbonática. Eventualmente este *bone-bed* pode estar situado sobre uma coquina silicificada, composta essencialmente por bivalvíos.

Trata-se do mais importante nível fossilífero do afloramento, devido ao seu conteúdo paleoictiológico.

O segundo nível está localizado na porção mediana do afloramento. Com espessura bem inferior ao primeiro, cerca de 0.5 cm, também apresenta dentes e escamas de “Palaeonisciformes” e alguns dentes isolados de Xenacanthiformes.

Todo o material paleoictiológico é preservado por conservação parcial. Distribui-se em uma assembléia composta por aproximadamente 60-70 % de dentes e escamas de “Palaeonisciformes, placas dentárias de Dipnoiformes e Petalodontiformes e elementos dentários de Xenacanthiformes. Os 30-40 % restantes são constituídos por siltes e argilas e eventualmente grãos de quartzo.

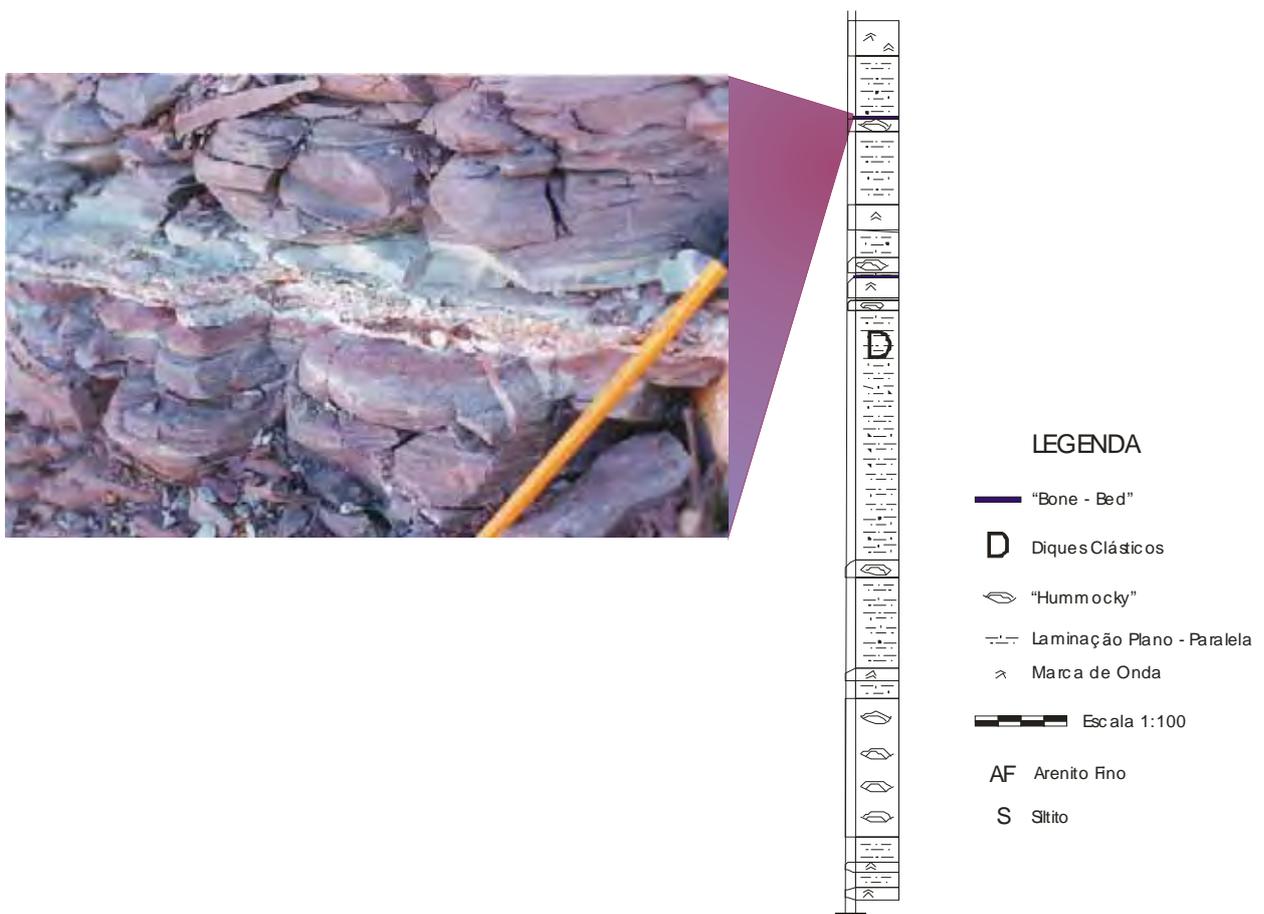


FIGURA 20. PERFIL GEOLÓGICO DO AFLORAMENTO 1, DETALHANDO O BONE-BED SUPERIOR.

A segunda localidade situa-se na Rodovia Raposo Tavares, Km 209 - S 23° 31'54.4" e W 48° 26'22.2". Segundo Ragonha (1984) neste afloramento ocorre a maior concentração de restos de Elasmobranchii na Formação Corumbataí, no Estado de São Paulo.

Trata-se de um corte rodoviário com cerca de 150 m de extensão horizontal e 7 m de altura média (Figura 21).

A litologia predominante constitui-se de siltitos e argilitos de coloração que varia de cinza-esverdeada a avermelhada, com intercalações de lâminas de arenitos muito finos. Há intensa matriz carbonática.



FIGURA 21. VISTA DO AFLORAMENTO LOCALIZADO NA RODOVIA RAPOSO TAVARES, KM 209.

A camada com concentração de restos de Elasmobranchii ocorre na porção inferior, possuindo uma espessura com cerca de 5 cm. Compõe-se de arenito muito fino, com grãos arredondados e matriz carbonática. Apresenta diversos fragmentos de eventuais placas dentárias de Dipnoiformes, dentes cônicos alongados de “Palaeonisciformes” e espinhos cefálicos e dentes isolados de Xenacanthiformes e Hybodontiformes.

A terceira localidade situa-se na Rodovia Ívens Vieira, acesso ao Município de Angatuba, Km 1.2 - S 23° 31'10.5” e W 48° 23'43.2”.

Trata-se de um corte rodoviário com cerca de 100 m de extensão horizontal e 5 m de altura média (Figura 22).



FIGURA 22. VISTA DO AFLORAMENTO LOCALIZADO NA RODOVIA ÍVENS VIEIRA, KM 1,2.

A litologia predominante é constituída por intercalações de arenitos de coloração creme e siltitos/argilitos cremes a avermelhados.

A camada com concentração dos restos de peixes fósseis ocorre na porção inferior. Possui uma espessura com cerca de 30 cm. É composta por arenitos muito finos, com grãos arredondados e matriz carbonática, possuindo muitos fragmentos de sílex. Apresenta placas dentárias de Dipnoiformes (Figura 23), dentes cônicos alongados de “Palaeonisciformes” e diversos fragmentos de espinhos cefálicos e dentes isolados de Xenacanthiformes.

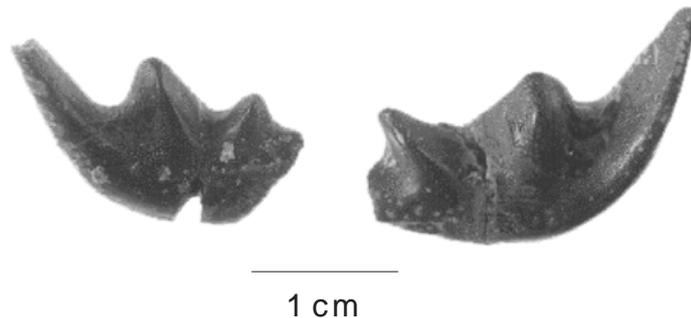


FIGURA 23. URCP.270 e URCP.271, PLACAS DENTÁRIAS DE DIPNOIFORMES PROVENIENTES DA FORMAÇÃO CORUMBATAÍ, REGIÃO DO MUNICÍPIO DE ANGATUBA.

Segundo Toledo (2001), o afloramento localizado na Rodovia SP 191 apresenta a maior diversidade de Dipnoiformes do Estado de São Paulo, e esta variação morfológica permitiu distinguir 10 grupos, além daquelas placas dentárias que não puderam ser encaixadas em nenhum grupo, e outros fragmentos indeterminados. Os agrupamentos foram informalmente denominados A, B, C, D, E, F, G, H, I e J (Toledo & Bertini, 2000 b).

O Tipo A (Figura 24) apresenta quatro cúspides, sendo caracterizado por uma cúspide mais desenvolvida e duas outras menores, e uma quarta muito menor que as outras.

A cúspide maior está localizada na lateral da placa dentária, ou seja, é a primeira na região mais anterior. As placas apresentam coloração que varia de cinza clara a escura, às vezes um pouco avermelhadas/esbranquiçadas, exibindo ornamentação típica, distribuída sobre toda a superfície.

O Tipo B (Figura 24) apresenta quatro cúspides, que são semelhantes no tamanho, mas a principal característica é a morfologia da base da placa, em forma de meia-lua. A coloração varia de cinza escura a preta e apresenta dois tipos de ornamentação, uma distribuída ao longo da superfície e a outra nas cúspides.

O Tipo C (Figura 24) apresenta três cúspides, onde a mais anterior é a maior, formando com a base da placa um ângulo próximo a 90°. As demais são menores que a primeira.

A coloração é tipicamente cinza clara e apresenta dois tipos de ornamentação, uma distribuída ao longo da superfície e outra nas cúspides.

O Tipo D (Figura 24) apresenta três cúspides, onde a central é maior que as laterais, e estas apresentam quase o mesmo tamanho. A coloração varia da cinza clara a escura e a ornamentação distribui-se ao longo de toda a superfície da placa.

O Tipo E (Figura 24) apresenta três cúspides, onde a central é a maior e as laterais são menores.

A mais importante característica desta placa é o comprimento maior que a altura, e uma das cúspides laterais é menor que as demais, apresentando grande espessura. A coloração é tipicamente cinza escura e apresenta ornamentação ao longo de toda a superfície.

O Tipo F (Figura 24) apresenta três cúspides, onde as duas primeiras possuem quase o mesmo tamanho. A principal característica é o comprimento maior que a altura, e uma das cúspides laterais é maior que as demais. A coloração varia da cinza escura à preta e apresenta ornamentação ao longo de toda a superfície.

O Tipo G (Figura 24) apresenta três cúspides, onde as duas laterais estão mais distantes da central. A principal característica é o comprimento maior que a altura, com um espessamento na direção de uma das cúspides laterais. A coloração varia da cinza escura a preta e existe ornamentação ao longo de toda a superfície.

O Tipo H (Figura 24) é tricuspídado, com as duas primeiras cúspides possuindo quase a mesma altura e a terceira apresentando-se mais afastada.

De maneira geral todas as cúspides possuem a mesma altura e a principal característica é o comprimento maior que a altura, havendo um espessamento para a cúspide lateral. A coloração varia da cinza clara a preta e apresenta dois tipos de ornamentação, ao longo de toda a superfície da placa, através de pontos e anéis.

O Tipo I (Figura 24) é tetracuspídado, sendo a quarta cúspide mais desenvolvida que no B, as quatro cúspides possuindo tamanhos variados. A coloração varia do cinza escuro ao preto e apresenta ornamentação ao longo de toda a superfície da placa.

O Tipo J (Figura 24) apresenta quatro cúspides, todas com tamanho variado.

As principais características desta placa são a extremidade das cúspides voltadas para a face interna e a base com formato de meia - lua.

A coloração varia do cinza claro/escuro a preto e apresenta ornamentação ao longo de toda a superfície.

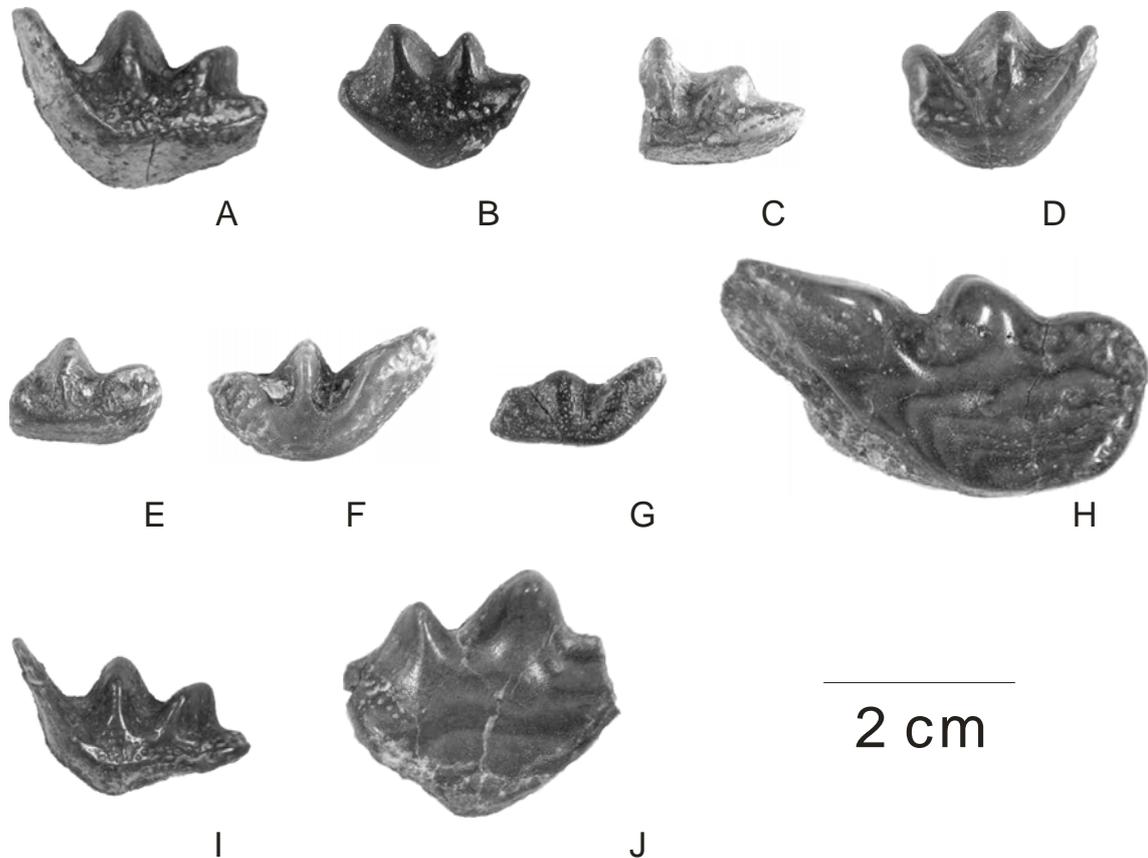


FIGURA 24. URCP.261 À URCP.269, PLACAS DENTÁRIAS DE DIPNOIFORMES PROVENIENTES DA FORMAÇÃO CORUMBATAÍ, MOSTRANDO OS MORFÓTIPOS IDENTIFICADOS.

FORMAÇÃO RIO DO RASTO

White (1908 *apud* Rohn, 1988) nomeou as Camadas Vermelhas do Rio do Rasto, nome homônimo ao rio próximo a seção tipo no Estado de Santa Catarina. A incluiu na Série São Bento e considerou os depósitos de Santa Maria, no Rio Grande do Sul, como parte da mesma seqüência.

Com o avanço da estratigrafia na Bacia do Paraná, a unidade passou a ser chamada de Formação Rio do Rasto e situada no topo do Grupo Passa Dois.

Duas ocorrências são registradas para a Formação Rio do Rasto, estados de Paraná e Rio Grande do Sul.

Ragonha (1989) cita a ocorrência de placas dentárias de Dipnoiformes no Nordeste do Estado do Paraná, Município de Santo Antônio da Platina, Km 42 da Rodovia BR-153. Trata-se de uma camada de arenito lamítico calcífero, de granulometria muito fina, bem selecionado e sub-arredondado, coloração castanho-avermelhada.

Corresponde à porção superior da Formação Rio do Rasto, que na área apresenta cerca de 110 m de espessura (Rohn, 1988). Associadas às placas dentárias de Dipnoiformes são encontrados “Palaeonisciformes” quase completos, escamas ganóides, ossos cranianos, lepidotríquias e dentes isolados de Actinopterygii indeterminados e Xenacanthiformes, escamas ciclóides e Conchostraca.

Segundo Richter & Langer (1998), restos de peixes foram coletados em uma localidade no Município de São Gabriel, denominada Posto Queimado, pertencente à Formação Rio do Rasto.

A litologia é composta por conglomerados de coloração marrom, com níveis de siltitos avermelhados friáveis que, segundo Lavina (1991), seriam de origem continental.

A associação faunística é composta por Hybodontiformes (fragmentos de espinho de nadadeira), Dipnoiformes e “Palaeonisciformes” (escamas romboédricas, osso lamelar e fibras de *sharpe*).

O Dipnoiformes (Figura 25) é representado por uma placa dentária com cerca de 1,98 cm de comprimento e 0,9 cm de espessura. Apresenta três cúspides, cujo componente principal é a petrodentina. Segundo Richter & Langer (1998) seria provisoriamente inserida na Família Gnathorhizidae, sugerida por morfologia e idade, que para esta localidade seria Kazaniano-Tatariano. Possivelmente seria o primeiro registro do grupo na América do Sul.



FIGURA 25. MCP 4267-PV, PLACA DENTÁRIA DE DIPNOIFORMES PROVENIENTE DA LOCALIDADE DE POSTO QUEIMADO.

FORMAÇÃO SANTA MARIA

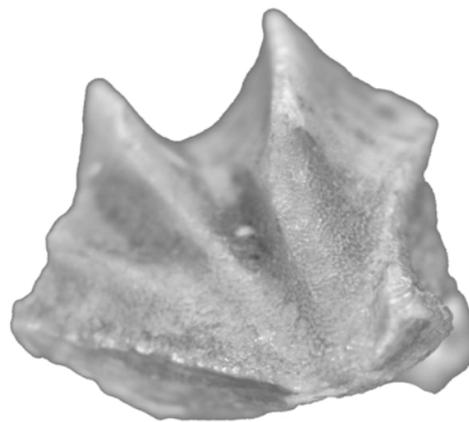
A definição das “Camadas Santa Maria” foi proposta de Moraes Rego (1930 *apud* Milani, 1997) para pelitos inseridos em uma espessa seção predominantemente arenosa. Trata-se de um pacote de *red-beds*, cuja área de ocorrência é restrita ao Sul do Brasil. Caracteriza-se pela presença de répteis triássicos.

Segundo Petri & Fúlfaro (1983) a Formação Santa Maria corresponde à porção mediana do Grupo Rosário do Sul, também constituído pelas formações Caturrita (superior) e Sanga do Cabral (inferior).

Richter (2001) descreve uma nova localidade fossilífera para Dipnoiformes no Município de São João do Polêsine, na Formação Santa Maria. A associação faunística é composta por escamas de “Palaeonisciformes”, ossos de anfíbios e uma placa dentária dipnoiforme associada a possíveis ossos cranianos.

A placa dentária (Figura 26) apresenta-se fragmentada, possui quatro cúspides e um típico formato ceratodôntido, interpretada como inferior esquerda. O fragmento apresenta 11 mm de comprimento e a reconstituição 20 mm.

Trata-se do segundo registro de Dipnoiformes para o Estado do Rio Grande do Sul e a primeira vez que ocorre a associação dipnoiforme e anfíbio para esta unidade geológica.



0.5 cm

FIGURA 26. FZB/RS 3464, PLACA DENTÁRIA DE DIPNOIFORMES PROVENIENTE DA FORMAÇÃO SANTA MARIA.

BACIA DO PARNAÍBA

A Bacia intracratônica do Parnaíba é sobretudo uma estrutura bacinal paleozóica, cuja espessura sedimentar chega a 3000 m, sendo que 2500 m são depósitos paleozóicos. É caracterizada por três megaciclos de deposição (Mesner & Wooldridge 1964) relacionados com transgressões e regressões marinhas nos períodos Siluriano/Devoniano-Carbonífero, Carbonífero/Permo-Triássico e Cretáceo.

Segundo Petri & Fúlfaro (1983) a seqüência neo-carbonífera/permiana da Bacia do Parnaíba é constituída pelas formações Piauí, Pedra de Fogo, Motuca e possivelmente Sambaíba.

FORMAÇÃO PEDRA DE FOGO

A Formação Pedra de Fogo foi proposta por Plummer (1946), para designar as camadas ricas em *chert* e fósseis de vegetais *Psaronius*, que afloram no Vale do Rio Pedra de Fogo, entre os municípios de Pastos Bons e Nova York.

Segundo Cruz *et al.* (1973) esta unidade pode ser dividida em três intervalos, inferior, médio e superior.

O inferior é representado por uma sucessão de folhelhos e siltitos cinzas e pretos, com laminações plano-paralelas, intercalados com camadas de arenitos finos esbranquiçados providos de estratificações *flaser*.

A porção média é representada por arenitos e restos de vegetais (impressões de folhas).

O intervalo superior representa-se por arenitos cremes a esbranquiçados e cinza-esverdeados finos, maciços ou com estratificações plano-paralelas e cruzadas.

Faria Jr & Trunckendrodt (1980) dividiram esta unidade em três membros.

O Membro Sílex Basal, cuja espessura média é de 20 m, ocorre amplamente na bacia e é composto por folhelhos cinzas, marrons e arroxeados, intercalados com bancos dolomíticos de concreções silicosas.

O Membro Médio corresponde a arenitos e siltitos que se estendem até as intercalações de folhelhos, com sílex contendo brechas intraformacionais. Estas areias apresentam cerca de 44 m de espessura e também pode ser chamadas de Arenito Custódio.

As brechas intraformacionais marcam o início do Membro Superior, também denominado Trisidela. Apresenta espessura média de 40 m e ocorre principalmente nas porções Central e Oeste da bacia.

Segundo os mesmos autores, a Formação Pedra de Fogo foi depositada em ambiente marinho restrito raso, do tipo epicontinental, parcialmente transicional.

São comuns também troncos silicificados com cerca de 50 cm de diâmetro nas porções inferior e superior desta unidade geológica, considerados como do Gênero *Psaronius*. Além de restos de pecoptéridas e gimnospermas (Lima Filho, 1998).

O conteúdo fóssilífero apresenta diferentes grupos de Chondrichthyes [Xenacanthiformes e Ctenacanthiformes de acordo com Silva Santos (1946) e holocéfalos segundo Silva Santos (1990)]. Os Osteichthyes estão representados por “Palaeonisciformes”, Celacanthiformes e placas dentárias de Dipnoiformes (Silva Santos, 1990). Há também anfíbios labirintodontes (*Prionosuchus plummeri*). Ocorrem também estromatólitos, citados por Faria Jr & Truckendrodt (1980).

Inicialmente os Dipnoiformes coletados foram diagnosticados por Silva Santos (1990) como pertencentes às famílias Sagenodontidae, Lepidosirenidae e Ceratodontidae.

O material descrito por Silva Santos (1990) é proveniente de um afloramento localizado cercas de 6 Km ao Sul do Município de Pastos Bons, na antiga Rodovia Pastos Bons-Nova York. Procedem de um horizonte composto por delgada camada de brecha com cimento limonítico, contendo pequenos fragmentos de ossos, dentes, espinhos de nadadeiras, escamas e coprólitos. Muitos fósseis apresentam-se desgastados e fragmentados, indicativos de transporte pré-deposicional.

A Formação Pedra de Fogo aflora quase continuamente nas porções Centro-Leste, Oeste e principalmente na faixa Centro-Sul da Bacia do Parnaíba. Apresenta espessura que varia de 25 a 189 m, constatada em sub-superfície.

O contato inferior com a Formação Piauí é em geral concordante e o superior, com a Unidade Motuca, é gradacional.

Lima & Leite (1978) sugerem um ambiente de origem continental lagunar e fluvial, com contribuição eólica, ocorrendo incursões marinhas com ciclos evaporíticos. Variação climáticas de ambientes úmido a árido seriam responsáveis por mudanças de ambientes redutor a oxidante.

Mesner & Wooldrigde (1964) sugerem uma idade eo-perminiana para a Formação Pedra de Fogo. Baseia-se na presença dos anfíbios labirintodontes, juntamente com assembléias de pólenes, ostrácodos e peixes. Cruz *et al.* (1971), através de estudos palinológicos, também

sugerem uma idade Permiano Inferior, baseada em micrósporos alados. *Psaronius* é de idade Permiana (Dolianiti 1972). Segundo Barberena (1972) o anfíbio labirintodonte apresenta características primitivas, permitindo admitir Eo-Permiano, reforçado pela presença de Ctenacanthiformes. Lima & Leite (1978), com base em esporomorfos, organismos de paleoflora (*Psaronius*) e paleoictiofauna (*Psaronius*) confirmam a idade eo/meso-permiana.

Esta unidade seria depositada em condições regressivas, pois os peixes foram considerados marinhos por Ragonha (1978). A lâmina de água seria pouco espessa, devido aos Ctenacanthiformes.

Os estromatólitos, que ocorrem em vários níveis, estão ligados a ambientes marinhos pouco profundos, inframaré raso e intermaré baixo, com pequena agitação de ondas e correntes. Segundo Faria Jr & Truckendrodt (1980) o caráter ecologicamente cíclico da Formação Pedra de Fogo estaria ligado apenas a variações periódicas do nível do mar.

Os vegetais sugerem condições terrestres nas regiões Leste e Sudeste da bacia, onde alguns são encontrados na posição vertical, o que sugere posição de vida, confirmado pela presença de anfíbios labirintodontes. Nestas regiões haveriam ambientes com planícies baixas e grande número de lagos (Petri & Fúlfaro, 1983).

Coimbra (1983) admite a influência de marés, baseado na Petrografia Sedimentar e estruturas sedimentares.

BACIA BAURU

As rochas pertencentes ao Grupo Bauru ocupam a maior parte do Planalto Ocidental de São Paulo, ocorrendo também em Triângulo Mineiro, Sul de Goiás e Sudeste de Mato Grosso.

A base do Grupo Bauru é uma superfície de erosão pouco irregular. Tanto no Centro-Leste, como no Nordeste da bacia, são freqüentes os contatos entre Formação Botucatu e Grupo Bauru, refletindo altos topográficos ou estruturais na superfície dos basaltos Serra Geral.

A superfície pré-Bauru encontra-se sobre mais de 1500 m de sedimentos no Centro-Leste da bacia. Esta espessura reduz-se para Nordeste, onde o Cretáceo Superior chega a sobrepor-se diretamente sobre o pré-Cambriano a Norte do Rio Grande em Minas Gerais (Soares & Landim, 1975 *apud* Landim *et al.*, 1980).

Segundo Milani (1997) a Seqüência Bauru localiza-se na porção Centro-Norte da antiga Bacia do Paraná. Sucede aos derrames basálticos.

Corresponde a uma seção predominantemente areno-conglomerática. Assenta-se em discordância erosiva sobre os basaltos. Apresenta espessura máxima com cerca de 300 m. Trata-se de uma unidade predominantemente arenosa, relacionada a um contexto deposicional com grande contribuição de processos alúvio-fluviais e eólicos.

Fernandes & Coimbra (1994) descrevem depósitos essencialmente arenosos, acumulados em ambiente fluvial entrelaçado, com lagos efêmeros e leques aluviais marginais.

É composto pelas formações Araçatuba, Adamantina, São José do Rio Preto, Uberaba e Marília. Além dos Analcimitos Taiúva.

FORMAÇÃO ADAMANTINA

A Formação Adamantina foi formalmente proposta por Soares *et al.* (1979 *apud* Landim *et al.*, 1980) como denominação a um conjunto de fácies cuja principal característica é a presença de bancos de arenitos de granulações fina a muito fina, de cores rósea a castanha, com estratificações cruzadas e espessura variando de 2 a 20 m.

Alternam-se com bancos de lamitos, siltitos e arenitos lamíticos de cores marrom-avermelhada a cinza-acastanhada, maciços ou com acamamento plano paralelo grosso, com marcas de ondas e micro-estratificações cruzadas.

É a unidade de maior distribuição em superfície. Espessuras máximas da ordem de 160 a 190 m (Landim *et al.*, 1980).

Esta unidade é ricamente fossilífera, apresentando restos de ostrácodos, conchóstracos, moluscos, peixes, testudinos, crocodilomorfos, teropodomorfos, sauropodomorfos e mamíferos.

Bertini *et al.* (1993) registram a ocorrência da Família Neoceratodontidae em sete placas dentárias associadas a *Neoceratodus sp.* Provenientes de uma pedreira localizada no Município de Santo Anastácio. O material figurado corresponde a um fragmento de placa dentária com três cúspides e cerca de 1 cm de comprimento por 0,6 cm de altura (Figura 27).



FIGURA 27. URCP.10, PLACA DENTÁRIA DE DIPNOIFORMES PROVENIENTE DA FORMAÇÃO ADAMANTINA.

BACIA DO ARARIPE

A Bacia do Araripe é a mais extensa das bacias interiores do Nordeste do Brasil, ocupando cerca de 9000 km² (Assine, 1992). Abrange parte dos estados de Piauí, Pernambuco e Ceará, sendo que a maior parte de sua área ocorre no último. Contém sedimentos paleozóicos e mesozóicos, sendo estes últimos de grande importância paleontológica, devido às ocorrências de peixes nos sedimentos do Grupo Araripe, nas formações Santana e Exu.

A Formação Santana é subdividida nos membros Crato e Romualdo. Estas unidades representam uma fase marinha na bacia, que iniciou-se com uma sedimentação continental devido a um intenso tectonismo iniciado durante o Cretáceo Inferior, relacionado à deriva dos continentes (Beurlen, 1967).

Segundo Assine (1992) a Bacia do Araripe é composta por:

- Formação Cariri;
- Grupo Juazeiro do Norte (formações Brejo Santo, Missão Velha e Abaiara),
- Formação Barbalha;
- Formação Santana;
- Formação Exu.

Associam-se a seqüências estratigráficas denominadas Paleozóica, Juro-Neocomiana, Aptiano-Albiana e Albiano-Cenomaniana.

A Formação Brejo Santo está associada à Seqüência Juro-Neocomiana.

FORMAÇÃO BREJO SANTO

A Formação Brejo Santo foi definida por Gasparly & Anjos (1964) e sua área de ocorrência abrange a porção Leste da região do Araripe. Apresenta espessura de aproximadamente 450 m. Constitui-se por folhelhos e argilitos vermelhos, sílticos, calcíferos, localmente listrados ou manchados de verde claro, entre os quais ocorrem camadas decimétricas a métricas de arenitos finos a médios e delgadas lâminas de calcário argiloso. Depósitos ricos em ostrácodos, sendo também comum a presença de restos de vertebrados como peixes (Assine, 1992).

Segundo Assine (1992) o registro de formas exclusivamente não-marinhas indica uma sedimentação continental, em depressões amplas e rasas, onde se desenvolveram sistemas aluviais/fluviais/lacustres caracterizados por condições oxidantes. Ambientes propícios a formação de camadas vermelhas (*red-beds*).

Neoceratodus foi noticiado para a Chapada do Araripe com base em uma placa dentária superior, proveniente da Formação Brejo Santo, coletada em um afloramento de corte de estrada, aproximadamente 10 m da margem esquerda da Rodovia Missão Velha-Milagres, cerca de 2 km de Missão Velha, em direção a Milagres, Estado do Ceará (Silva & Azevedo, 1996).

Berthou (1990) atribui idade eo-cretácica, e Viana & Cavalcante (1989) paleoambiente flúvio/lacustre, para a Formação Brejo Santo.

Trata-se do primeiro registro de Dipnoiformes para a Chapada do Araripe.

Segundo Silva & Azevedo (1996) a placa dentária palatal esquerda alongada possui 40 mm de comprimento por 15 mm de largura (Figura 28). A superfície mastigatória é convexa, desgastada, com seis cúspides, sendo que as duas mais posteriores são melhor definidas. O exemplar é alongado, apresentando uma margem convexa, cristas mal definidas e uma ornamentação pontuada na superfície oclusal, devido ao desgaste da placa.

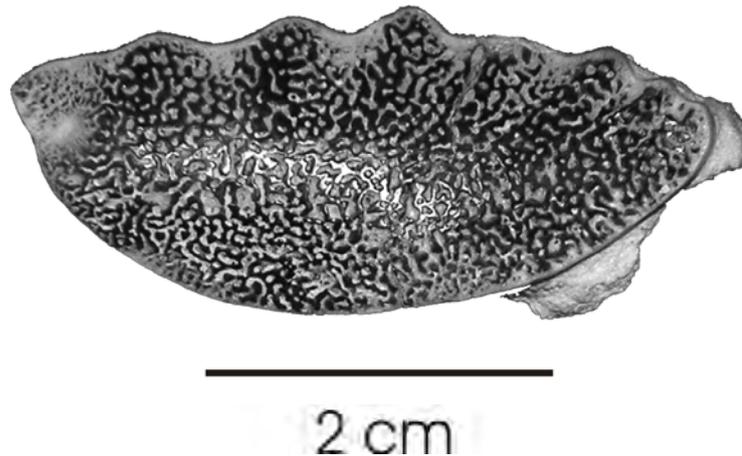


FIGURA 28. MN-4345-V, PLACA DENTÁRIA DE DIPNOIFORMES PROVENIENTE DA FORMAÇÃO BREJO SANTO.

BACIA DE IGUATU

As Bacias do Iguatu localizam-se no centro-sul do Estado do Ceará, a cerca de 80 quilômetros ao norte da Bacia do Araripe-Cariri (Ghignone *et al.*, 1986) e compreende quatro sub-bacias geneticamente relacionadas: Iguatu, Malhada Vermelha, Lima Campos e Icó (Ponte Filho, 1994), perfazendo cerca de 1200 km² (Cavalcanti & Viana, 1992) e espessura máxima de 1760 metros (Castro, 1999).

As Bacias de Iguatu estão implantadas sobre a Província Borborema e associadas a grandes lineamentos Brasileiros com orientação W-SW. Apresentam configuração estrutural de semi-grabens (Ponte Filho, 1994).

O Grupo Iguatu, composto pelas formações Icó, Malhada Vermelha e Lima Campos (membros Cascudo e Superior), correlaciona-se total ou parcialmente com as demais unidades litoestratigráficas incluídas na Seqüência Rife das bacias do Nordeste do Brasil, tais como o Grupo Rio do Peixe, das bacias de mesmo nome e a Formação Abaiara da Bacia do Araripe.

Small (1914) foi o primeiro autor a assinalar a Bacia do Iguatu em mapa geológico, correlacionado-a ao Arenito Inferior da Bacia do Araripe.

O Termo Iguatu foi citado pela primeira vez por Oliveira (1940), definindo depósitos sedimentares que ocorrem no Município de Iguatu, Estado do Ceará.

Cruz (1961) dividiu esta unidade geológica em três membros. O inferior composto por arenitos grosseiros e conglomerados; o médio caracterizado por uma litologia variada, onde predominam arenitos finos e siltitos, ocorrendo subordinadamente calcários, folhelhos e leitos conglomeráticos; e o superior, onde predominam arenitos conglomeráticos e arenitos siltosos de cores variadas.

SUDENE-ASMIC (1967) definiu como Série Iguatu os depósitos das bacias Iguatu, Malhada Vermelha, Lima Campos e Icó, sendo que esta série seria caracterizada por uma predominância de fácies argilosas com margas.

Cruz & França (1970) utilizaram o termo Formação Iguatu, caracterizando-a por uma alternância de fácies argilosas-margosas, dispostas em camadas delgadas e concordantes, correlacionadas aos sedimentos da Bacia do Rio do Peixe.

Albuquerque (1970), denominou os depósitos da Bacia do Rio do Peixe como Grupo Rio do Peixe, que foi subdividido em três unidades geológicas, a Formação Antenor Navarro, inferior, composta por arenitos, arenitos conglomeráticos e arcósios, que apresentam estratificação cruzada e em contato discordante com o embasamento cristalino; Formação Sousa, intermediária, composta por uma alternância de siltitos e argilitos variados, predominantemente de coloração avermelhada a esverdeada, com estratificação plano-paralela e, às vezes, com intercalações de bancos margosos, calcários e areníticos e Formação Rio Piranhas, superior, constituída por arenitos finos bem cimentados, localmente ferruginosos, de cor cinza, amarelo e vermelho, com intercalações de leitos conglomeráticos.

Campos *et al.*, (1976) estenderam o termo Grupo Rio do Peixe de Albuquerque (1970) à Bacia Iguatu e as adjacentes.

Ghignone *et al.*, (1986) estabeleceram uma divisão estratigráfica informal para a Bacia de Iguatu, na qual as unidades litoestratigráficas foram numeradas de 1 a 4.

Srivastava (1990) definiu a presença de três unidades informais, denominadas de Unidade I, Unidade II e Unidade III.

Cavalcanti & Viana (1992) descrevem para esta bacia as Unidades Inferior, Intermediária e Superior, onde os fósseis são encontrados nas camadas pelíticas da Unidade Intermediária, onde foram coletadas escamas de lepidotes, ossos de répteis e peixes, moldes de bivalvíos, conchostráceos, ostracodes e pegadas de dinossauros.

O conteúdo fóssilífero é composto por associações de ostrácodos não-marinhos, conchostráceos e restos de ossos do crânio e da cintura escapular, escamas e lepidotríquias das nadadeiras, pertencentes a *Lepidotes iguatuensis*, associados a restos de hibodontídeos, uma

placa dentárias de dipnoiformes, além de pólenes, esporos e fragmentos vegetais (Voguel, 1976 e 1976a; Ponte Filho, 1994), sendo a idade mais provável neo-Rio da Serra (Ponte *et al.*, 1991), baseada na biozona de ostrácodos NRT-004 e NRT-005, definidas pela espécie-guia *Cypridea* cf. *C. vulgaris*.

A placa dentária de dipnoiformes citada por Voguel (1976) nunca foi figurada ou descrita formalmente, sendo seu paradeiro atualmente, desconhecido.

BACIA DE SÃO LUÍS-GRAJAÚ

A Bacia de São Luís-Grajaú localiza-se em grande parte no Estado do Maranhão, ocupando uma área com cerca de 250.000 km², cujos 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).

Segundo Mesner & Wooldridge (1964) esta estrutura bacinal diferenciou-se durante o Cretáceo médio, devido às altas taxas de subsidência.

Seu preenchimento sedimentar ocorre no intervalo cronológico compreendido entre Aptiano e Mioceno/Plioceno (Klein & Ferreira, 1979; Góes *et al.*, 1999; Góes & Rossetti, 2001), sendo representado pelas unidades litoestratigráfica denominadas de formações Codó, Grajaú e Itapecuru (unidades cretácicas) (Mesner & Wooldridge, 1964) e pelas formações Pirabas e Barreiras (sedimentos cenozóicos), sendo que a primeira é de distribuição restrita (Rossetti, 2001a).

FORMAÇÃO ALCÂNTARA

A Formação Itapecuru foi descrita inicialmente como Formação Serra Negra por Campbell (1949). Corresponde a arenitos avermelhados de granulometrias fina à grossa, com faixas conglomeráticas, bastante argilosos, com estratificações plano-paralelas incipientes e cruzadas. Ocorrem intercalações de argilitos e siltitos argilosos de coloração variada, distribuídos ao longo do Rio Itapecuru, nas proximidades da Cidade de Itapecurú-Mirim, no Estado do Maranhão.

Apresenta extensa e contínua faixa de exposição. Sua espessura aflorante é cerca de 200 m. Em sub-superfície pode alcançar 600 m.

O contato inferior com as formações Codó e Grajaú é concordante. É recoberta discordantemente por material argilo-arenoso de idades terciária/quadernária.

Rossetti (1997) e Rossetti & Truckenbrodt (1997) subdividiram o que então era conhecida como Formação Itapecuru, através de características litológicas, em 3 intervalos estratigráficos denominados Unidade Indiferenciada e formações Alcântara (Albiano superior a Cenomaniano inferior) e Cujupe (Turoniano-Terciário Inferior?), reunidas no que passou a ser chamado de Grupo Itapecuru.

A Formação Alcântara foi proposta inicialmente por Cunha (1968) para depósitos aflorantes no Município de Alcântara, de idade cenomaniana. Corresponde a um pacote sedimentar com cerca de 30 a 35 m de espessura, composta por arenitos, argilitos e calcários de colorações marrom achocolatada a cinza esverdeada, gerados por eventos de tempestades com grande intensidade e correntes de marés, em ambientes *shoreface*, *foreshore*, canais de maré e laguna *washover* (Rossetti 1997, 2001b). São atribuídos ao preenchimento de um vale estuarino inciso, com sistema de ilha-barreira, caracterizados pela mistura de faunas de águas continentais, marinhas e salobras (Klein & Ferreira, 1979; Rossetti, 2001b) com uma possível conexão com um sistema estuarino dominado por ondas (Rossetti 1997, 2001a).

Lima & Leite (1978) sugerem um ambiente continental acentuadamente fluvial, com faixas lacustrinas, e de planícies de inundação, em clima semi-árido, devido ao caráter oxidante dos sedimentos.

A presença de calcretes com horizontes paleocársticos, e fenestras formadas por dissolução meteórica (região de Alcântara), indicam alternâncias de climas seco a úmido (Rossetti & Toledo, 1996; Rossetti *et al.*, 2001).

Análises palinológicas apresentam idades entre Albiano superior e Cenomaniano inferior, com um clima quente com tendência à aridez (Pedrão *et al.* 1993b; Rossetti, 2001b; Rossetti *et al.*, 2001).

Ocorre na porção Norte da bacia, em cortes de rodoviários localizados entre as localidades Pinheiro/Guimarães e Bacuritiba/Cajapió, e também em vários pontos da Baía de São Marcos (Rossetti & Truckenbrodt, 1999).

O mais expressivo afloramento desta unidade é a Laje do Coringa (Figura 29) (UTM 234,008 e 7539,685), situada na Ilha do Cajual (Baía de São Marcos). Foi descrita pela primeira

vez por Martins (1996). Reúne um grande aglomerado de fósseis retrabalhados, cuja fauna é representada por peixes, crocodilomorfos, dinossauros, além de troncos permineralizados.

Ocupa uma área com cerca de 4 hectares, onde os níveis fossilíferos são erodidos pela ação das ondas do mar, expondo os fósseis e na maioria das vezes liberando-os da matriz.



FIGURA 29. VISTA GERAL DA LAJE DO CORINGA.

A Laje do Coringa é composta por conglomerados polimíticos laterizados, onde ocorrem bioclastos de tamanhos centimétricos a decimétricos (Figura 30) compostos por escamas, dentes e ossos de diversos grupos de vertebrados. Este nível apresenta colorações amarelada a avermelhada, devido aos óxidos de ferro, com forte cimentação limonítica. Os fósseis encontram-se dispersos neste conglomerado e apresentam peso elevado, devido à impregnação por óxido de ferro. São observados e coletados quando a maré está baixa.

Segundo Medeiros & Schultz (2001) foram encontrados escamas de *Lepidotes*, espinhos de nadadeiras de Hybodontiformes, fragmentos de ossos e lepidotríquias de *Mawsonia* e placas dentárias de Dipnoiformes.

As placas dentárias apresentam-se isoladas, quase sempre atachadas ao osso e correspondem a *Asiatoceratodus tiguidiensis* (Figura 32), *Ceratodus africanus* (Figura 32),

Protopterus humei (Figura 32), *Archaeoceratodus* (Figura 32), além de três morfótipos (Figura 32) ainda não identificados, denominados informalmente de ICA, ICB e ICC, depositados na coleção da Universidade Federal do Maranhão.

Outro afloramento na área é a Falésia do Sismito (Figura 31), composta por arenitos, com estratificações cruzadas, que gradam para siltitos, intercalados com dois níveis de conglomerados polimíticos, onde o inferior é laterizado e o superior não. Em ambos ocorrem bioclastos de tamanhos sub-centimétrico a centimétrico, associados a diversos grupos de vertebrados.

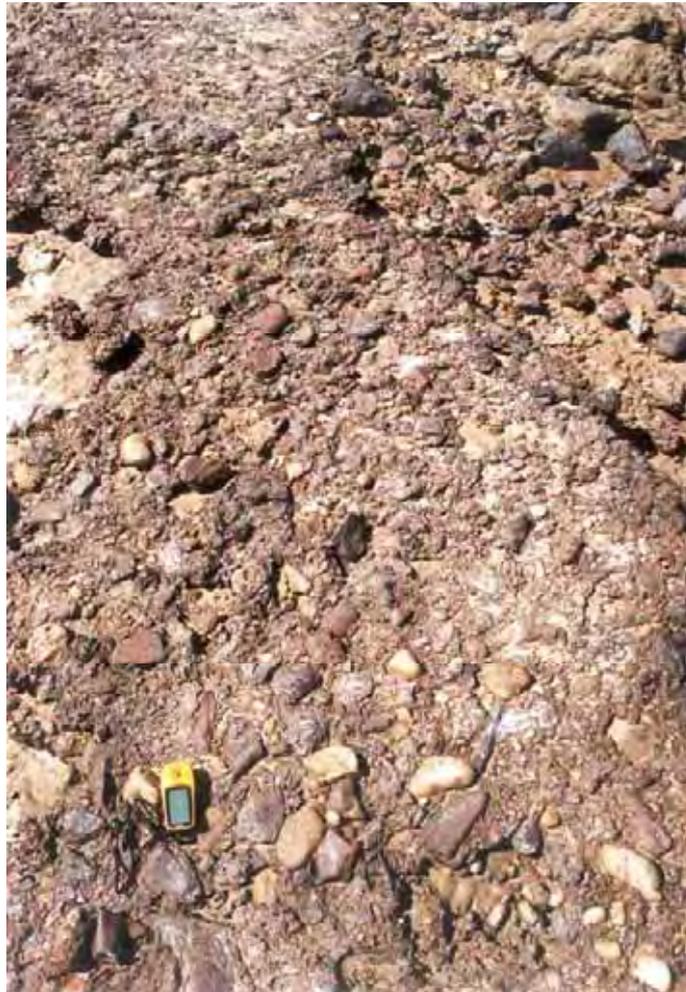


FIGURA 30. DETALHE DA LAJE DO CORINGA ONDE PODEMOS OBSERVAR BIOCLASTOS LATERIZADOS.

O nível inferior de conglomerados polimíticos apresenta colorações amarelada a avermelhada, devido aos óxidos de ferro. O superior possui tonalidades brancas, devido ao grande número de seixos de quartzo leitoso.

Os materiais apresentam-se bastante fragmentados. São numerosos e variados, representados por grupos de vegetais, peixes, crocódilomorfos, teropodomorfos, sauropodomorfos. Apresentam um grande transporte pré-deposicional, sendo retrabalhados de diferentes áreas e idades. Os fósseis originaram-se de depósitos pré-existentes, o que implicaria em um *time-averaging* (Kowalewski, 1966).

Outra ocorrência de Dipnoiformes foi registrada por Cunha & Ferreira (1980). Estes autores descreveram placas dentárias encontradas juntamente com folhas de angiospermas e dentes de répteis. Foram coletados nas barrancas do Porto de Itaqui, na Ilha de São Luís, nos sedimentos da Formação Itapecuru, de idade cretácica.

Segundo Cunha & Ferreira (1980) estas placas pertenceriam ao gênero *Ceratodus*. Foram descritas como *C. brasiliensis*, sendo o holótipo uma placa mandibular esquerda e o parátipo uma palatal direita. Apresenta 38 mm de comprimento e 20 mm de altura, com cinco cristas nítidas quase retas, paralelas, orientadas ligeiramente para trás, com exceção da primeira cúspide que é mais robusta.

Mais tarde esta espécie caiu em sinonímia com relação a *Ceratodus africanus* (Martin, 1984).



FIGURA 31. DETALHE DA FALÉSIA DO SISMITO.

Asiatoceratodus tiguidiensis

Foram encontrados até o momento quatro espécimens, sendo três provenientes da Laje do Coringa e um da Falésia do Sismito, descritos por Castro *et al.*, 2004.

Trata-se de um Dipnoiformes de pequenas proporções, cujas placas dentárias apresentam forma de triângulo retângulo, coloração avermelhada (devido à impregnação com óxidos de ferro), cerca de 1 cm de comprimento e sete cúspides bem desenvolvidas. A primeira cúspide apresenta-se levemente curvada e as demais, retilíneas, inclinadas em direção ao bordo lingual. O sulco entre as cristas é profundo e se inicia na extremidade do bordo lingual (Figura 32).

Ocorre ornamentação na superfície de trituração.

Ceratodus africanus

Trata-se da espécie mais abundante na Laje do Coringa, com cerca de trinta placas dentárias, quase todas fragmentadas.

Estas placas apresentam formato triangular, quase sempre fundidas ao osso da mandíbula, com sete a nove cúspides bem desenvolvidas, levemente curvadas para trás. As primeiras quatro apresentam-se quase paralelas. O bordo mesial é curvado e o lingual retilíneo e em alguns casos levemente curvado. Apresenta vales profundos e, entre as três primeiras cristas, se estendem até os bordos mesial e/ou lingual. A espessura das placas diminui progressivamente em direção à porção distal.

Apresentam coloração avermelhada, devido à impregnação com óxidos de ferro, e ornamentação na superfície de trituração.

Protopterus humei

Trata-se da espécie da Laje do Coringa que possui as maiores e mais robustas placas dentárias, apresentado grande espessura se, comparadas as outras espécies.

Possuem forma triangular, com quatro a cinco cúspides curtas e espessas. A primeira é bastante robusta, e as seguintes aumentam em altura, culminando na terceira. A partir desta a altura diminui, chegando ao patamar da segunda.

A coloração é tipicamente marrom e apresenta uma ornamentação pontuada ao longo da superfície de trituração, onde também aparecem pequenas depressões.

Archaeoceratodus

Foi encontrado até o momento apenas um único espécimen pertencente a este gênero.

Trata-se de uma placa dentária com seis cúspides, alongada, de coloração marrom-escuro, com 57.03 milímetros de comprimento, 21.43 milímetros de altura e espessura de 9,16 milímetros na região da sínfise mandibular. As cúspides são pouco desenvolvidas e a espessura diminui do bordo lingual para o labial. As cristas das cúspides, a partir da segunda, tornam-se paralelas.

Ocorre ornamentação na superfície de trituração.

Este material pode ser comparado com uma réplica de *Archaeoceratodus djelleh* figurado em Kemp (1997; Figura 5, N. 2, Pg. 718).

Morfótipo ICA

São placas dentárias com quatro cúspides mal definidas, especialmente nas extremidades, onde são arredondadas. As cúspides são paralelas e quase sempre perpendiculares ao bordo lingual, sendo que a primeira inclina-se levemente para a direção anterior e a última volta-se para a parte distal. Apresenta perfil oclusal alongado e plano. Ocorre na superfície de trituração uma típica ornamentação, reticulada, que se estende do bordo labial ao lingual, podendo em alguns casos se ramificar.

Morfótipo ICB

As placas dentárias pertencentes a este morfótipo possuem cinco cúspides pouco definidas, de extremidades arredondadas e que apresentam praticamente a mesma altura. A superfície oclusal é alongada e o bordo lingual curvado. Os vales entre as cúspides são pouco pronunciados. As cúspides, exceto primeira e última, estão dispostas paralelamente entre si e perpendiculares em relação ao bordo lingual.

As colorações são avermelhada a amarronzada e apresenta dois tipos de ornamentação bem marcadas, ao longo de toda a superfície de trituração. A reticulada, com um número maior de ramificações e a pontuada, também visível na porção reticulada.

A mais importante característica destas placas dentárias é o comprimento muito maior que a altura. A espessura diminui em direção ântero-posterior e a ornamentação é típica.

Em alguns espécimens preserva-se parte do osso mandibular, onde é possível visualizar a localização do processo pterygopalatino, posicionado abaixo da quarta cúspide e também a região da sínfise mandibular.

Morfótipo ICC

O Morfótipo ICC apresenta cinco cúspides. As três primeiras apresentam extremidades mais agudas e levemente inclinadas para trás. A quinta cúspide é mais arredondada e mais curta. A coloração é tipicamente marrom-avermelhada, podendo ocorrer algumas colorações mais escuras, tendendo ao preto. Apresentam ornamentação ao longo de toda a superfície.

A ornamentação dominante é a reticulada, que apesar de irregular, ocorre em toda a superfície de trituração, mas também ocorre a pontuada.

Estas placas dentárias possuem um aspecto triangular, com bordo mesial retilíneo. Indica que a posição das placas na sínfise mandibular era muito próxima ou até mesmo encontrada e o bordo lingual era curvado.

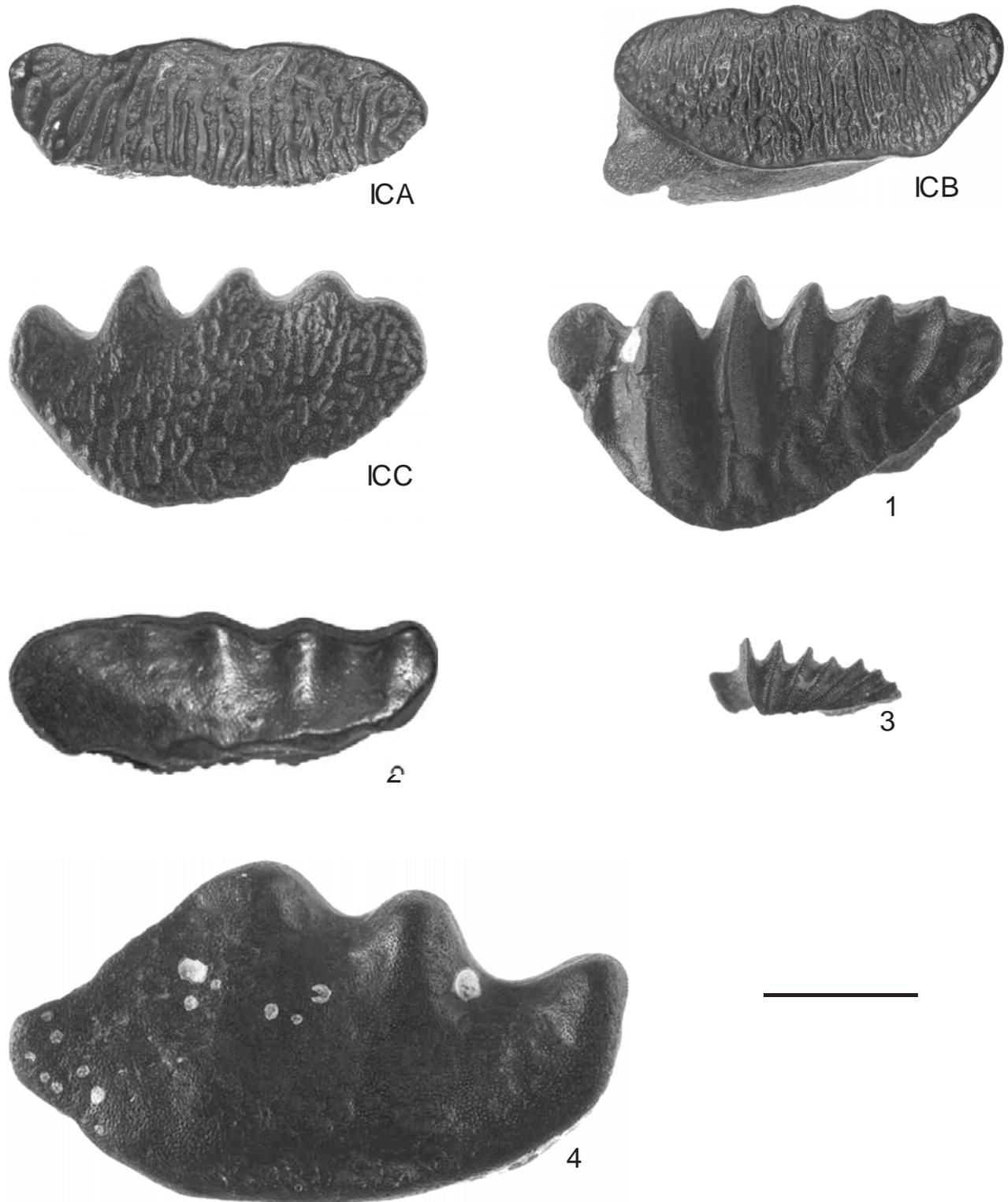


FIGURA 32. UFMA 1.40.128, 1.40.73, 1.40.033, 1.40.037, 1.40.039, 1.40.454, PLACAS DENTÁRIAS DE DIPNOIFORMES PROVENIENTES DA FORMAÇÃO ALCÂNTARA. MORFÓTIPOS ICA, ICB E ICC E *CERATODUS AFRICANUS* (1), *ARCHAEOCERATODUS* (2), *ASIATOCERATODUS TIGUIDIENSIS* (3) E *PROTOPTERUS HUMEI* (4). ESCALA 2 CM E PARA O ESPÉCIMEN 3 1 CM.

BACIA DO ACRE

Caputo *et al.* (1971 *apud* Santos, 1984) propuseram a revalidação do termo criado por Moraes Rego (1930 *apud* Santos, 1984), elevando a Série Solimões à categoria de formação, para a cobertura sedimentar que recobre grande parte dos estados de Acre e Amazonas, de idade Paleoceno ao Pleistoceno.

A Formação Solimões ocupa uma área com cerca de 1000000km² em território brasileiro, não ocorrendo à Leste do Alto de Purus.

Maia *et al.* (1977 *apud* Santos, 1984) reconheceram a existência de duas biozonas na Formação Solimões, uma miocênica e outra pliocênica.

Segundo Latrubesse *et al.* (1997) sedimentos terciários recobrem quase a totalidade da Amazônia Ocidental. Estão associados à Formação Solimões.

FORMAÇÃO SOLIMÕES

Esta unidade é composta por arenitos, siltitos e argilitos de origem continental. Apresenta espessura máxima de 70 m em afloramentos, mas em sub-superfície pode chegar a 1800 m. Aflora ao longo dos rios Acre, Iacó, Purus, Juruá e Moa.

Podem ser identificadas duas fácies. Uma de alta energia (Fácies de Canal) composta por arenitos com pequena quantidade de cascalho, de colorações avermelhada a marrom, com estratificações cruzadas. Outra de baixa energia (ambientes *flodplain-lacustrine-paludal*), composta por argilitos de colorações cinza a verde e siltitos com laminações plano-paralelas a estruturas maciças (Latrubesse *et al.*, 1997).

Silva Santos (1987) descreveu *Lepidosiren megalos* (Figura 33), baseado em esqueleto cefálico parcial e cinco placas dentárias. Este material é proveniente dos estratos cenozóicos (Terciário-Mioceno superior ?) que afloram nos vales dos rios Juruá e Purus, Estado do Acre.

Este material está depositado no Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo e quatro das cinco placas no Departamento Nacional de Produção Mineral.

O esqueleto cefálico é composto por neurocrânio parcialmente preservado, a dentição superior, o ramo mandibular direito com a dentição e uma placa dentária palatal direita. Foram coletados em um barranco do Rio Purus, cuja localização aproximada é 09°19'S, 70°20'W°.

Este achado contribui para o conhecimento da estrutura craniana dos Lepidosirenidae fósseis.

Trata-se de um Dipnoiformes de grandes proporções, que devido às medidas dos fósseis, poderia ter cerca de 2 m de comprimento. A placa fóssil é cerca de quatro vezes maior que o *Lepidosiren* vivente, cujo comprimento total é por volta de 50 cm. As placas dentárias apresentam três cúspides, que se irradiam como um leque, comprimento com cerca de 4 cm e crânio possuindo aproximadamente 10 cm de longitude (Silva Santos, 1987).

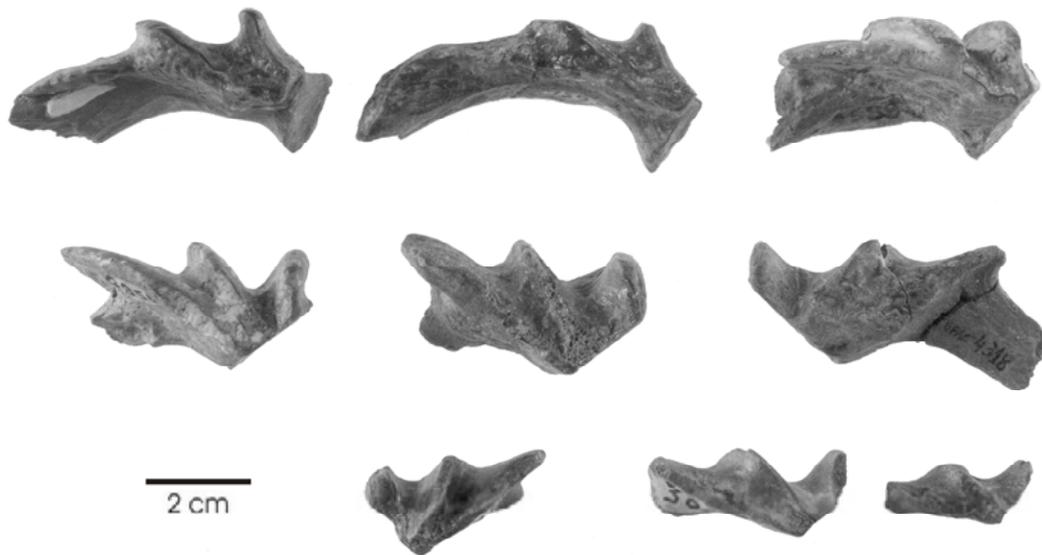


FIGURA 33. UFAC 2651, 3448, 2588, 1589, 4318, PLACAS DENTÁRIAS DE DIPNOIFORMES PROVENIENTES DA FORMAÇÃO SOLIMÕES.

As diferenças entre as placas fósseis e as recentes são inexpressivas, com pequenas variações angulares. A diferença principal está no tamanho. Entretanto as distinções osteológicas são mais marcantes.

Segundo Silva Santos (1987) o gigantismo não se restringe apenas a este Dipnoiformes. Também foram coletadas escamas de Osteoglossoidei de grandes proporções.

Gigantismo é observado em vários representantes da fauna terciária da Amazônia, como em peixes, répteis e mamíferos.

Apesar deste Dipnoiformes apresentar gigantismo, outros associados a este gênero, e de idade semelhante, coletados em Eoceno da Argentina e Oligoceno da África, exibem tamanhos similares à espécie atual *Lepidosiren paradoxa*. Mas os representantes deste gênero na

Amazônia, de idade Mioceno superior/Plioceno, eram de grandes proporções, como citado acima.

Vários afloramentos foram visitados, tanto em cortes rodoviários como nas barrancas do Rio Purus, expostos apenas no período de seca. Destacam-se aqueles onde foram encontradas placas dentárias:

Afloramento em corte rodoviário localizado na Rodovia BR-364, Km 29 (sentido Tarauacá-Feijó), UTM 336,466 e 9095,990, entre os município de Feijó e Tarauacá, com cerca de 100 m de extensão e 20 m de altura (Figura 34).

O corte rodoviário apresenta siltitos e argilitos com colorações que variam do esverdeado ao amarronzado. São maciços, eventualmente com laminações plano-paralelas. Apresentam-se bioturbados, localmente oxidados com bolas de argila retrabalhadas, intercalados com arenitos finos aparentemente sem estruturas e friáveis.

Foram encontrados neste afloramento restos de *Purusaurus* (crânio parcial, ramo mandibular direito e vários dentes), um elemento craniano completo de Gavialidae, mandíbula de Crocodilidae, placa dentária de Dipnoiformes (Figura 35), vértebras de aves e mamíferos, pinças de crustáceos e fragmentos de peixes (restos cranianos e elementos vertebrais).

Existem dois níveis fossilíferos, compostos por siltitos esverdeados levemente oxidados. São maciços, com fraturamento conchoidal, sendo que o basal apresenta material mais completo e melhor preservado.



FIGURA 34. VISTA GERAL DO AFLORAMENTO LOCALIZADO NA RODOVIA BR-364, KM 29.



FIGURA 35. DETALHE DE PLACA DENTÁRIA DE DIPNOIFORMES, COLETADA NO AFLORAMENTO DA BR-364, KM 29.

O Sítio Talismã (UTM 336,466 e 9095,990) localiza-se na margem direita do Rio Purus, com dois níveis fossilíferos.

No nível inferior foram coletados um *Caiman brevisrostris* completo (crânio com cerca de 20 cm e pós-crânio aproximadamente 1 m de comprimento). Além de dentes, várias vértebras e osteodermos de crocodilomormos fósseis, possivelmente associados a *Purusaurus*, Gavialidae e Aligatoridae. Acrescentem-se fragmentos de carapaças de testudinos.

No nível superior vértebras de ofídios, fragmentos de peixes, dentes de roedores e vértebras de mamíferos indeterminados.

O afloramento é composto por siltitos e argilitos com colorações que variam do branco/esverdeado ao marrom (Figura 36). São maciços e fraturados, localmente apresentando pelotas de argilitos retrabalhadas e manchas de oxidação.



FIGURA 36. VISTA GERAL DA LOCALIDADE DE SÍTIO TALISMÃ.

A localidade de Sítio Talismã à montante (Figura 37) situa-se na margem direita do Rio Purus, cerca de 300 m da primeira.

Apresenta basicamente as mesmas litologia e disposição das camadas do Sítio Talismã. O afloramento compõe-se por siltitos e argilitos com colorações que variam do branco/esverdeado ao marrom. São maciços e fraturados, localmente apresentando pelotas de argilitos retrabalhadas, manchas de oxidação e óxido de manganês.

Foram coletados uma mandíbula de Gavialidae, ossos indeterminados, duas placas dentárias de Dipnoiformes (Figura 38), fragmentos de carapaças e plastrões de testudinos, dentes isolados e osteodermos de crocodilomorfos, vértebras de peixes e ofídios.



FIGURA 37. VISTA GERAL DA LOCALIDADE DE SÍTIO TALISMÃ À MONTANTE.



FIGURA 38. DETALHE DE PLACAS DENTÁRIAS DE DIPNOIFORMES COLETADAS NA LOCALIDADE DE SÍTIO TALISMÃ À MONTANTE.

O Sítio Toma Cuidado (UTM 336,466 e 9095,990) (Figura 39) localiza-se na margem esquerda do Rio Purus, com cerca de 250 m de extensão, onde quase no final da exposição, ao nível da água, afloravam ossos diversos de crocódilomorfos como vértebras, fêmures, úmeros, mandíbulas, dentes e osteodermos.

Apresenta siltitos e argilitos com colorações que variam do esverdeado ao amarronzado. São maciços, fraturados e preenchidos por calcita, localmente apresentando pelotas de argilitos retrabalhadas, manchas de oxidação e óxido de manganês.

Logo acima do nível da água ocorre uma camada lenticular com cerca de 30 cm de espessura, de um fluxo de lama, com grande concentração de material fosfático composto por vértebras e escamas de peixes, elementos vertebrais, dentes e osteodermos de crocodilomorfos menores, além de fragmentos indeterminados.



FIGURA 39. VISTA GERAL DO SÍTIO TOMA CUIDADO.

As placas dentárias de *Lepidosiren megalos* apresentam forma triangular e as cúspides encontram-se levemente curvadas para trás.

ANÁLISE ESTATÍSTICA

Inventários bióticos tradicionalmente resultam em matrizes onde se registram presença ou abundância de cada espécie em um dado local ou ambiente. Como estas matrizes podem facilmente ultrapassar várias dezenas de espécies e algumas dezenas de locais, a visualização dos padrões de ocorrência, e co-ocorrência das morfótipos pelos ambientes ou locais, é uma tarefa difícil.

Em muitas ocasiões dispõe-se ainda de variáveis ambientais dos locais, e assim deseja-se também correlacionar as distribuições das espécies com características do meio.

Para explorar estes padrões de uma maneira analítica e quantitativa foram criados muitos procedimentos estatísticos exploratórios, conhecidos em seu conjunto como análises multivariadas (Gauch, 1982; Pielou, 1984; Manly, 1994; Jongman *et al.*, 1995).

As análises multivariadas objetivam reduzir um grande número de variáveis a poucas dimensões, com o mínimo de perda da informação, permitindo a detecção dos principais padrões de similaridade, de associação e de correlação entre as variáveis. Estes métodos podem ser usados para qualquer conjunto de objetos ou entidades das quais se tenham tomado várias medidas e, de fato, alguns deles foram criados ou desenvolvidos no âmbito de outras ciências, como Taxonomia, Antropologia Física, Sociologia e Psicologia (Sneath & Sokal, 1973; Dillon & Goldstein, 1984; Manly, 1994).

A despeito do uso de análises multivariadas, em diversas áreas de conhecimento, há poucas iniciativas para padronizá-las e, muitas vezes, os mesmos procedimentos recebem designações diferentes meramente por razões históricas e devido à falta de diálogo interdisciplinar (e.g. Dillon & Goldstein, 1984; Bernstein *et al.*, 1988; Manly, 1994).

Além disto, embora os procedimentos estatísticos sejam os mesmos, há diferenças importantes nos protocolos de análise e nas questões enfatizadas, e raramente uma única área de conhecimento esgota todo o potencial das análises multivariadas que utiliza.

A ferramenta utilizada nesta investigação foi a Análise Multivariada, composta por análises de Agrupamento, Componentes Principais e Correspondências.

O processamento multivariado foi separado por unidade litoestratigráfica e sendo também apresentada uma análise final com toda a assembléia.

A metodologia utilizada foi a mesma utilizada na assembléia fossilífera estudada por Toledo *et al.* (1998, 2000) e Toledo (2001), composta por placas dentárias, provenientes de um *bone-bed* da Formação Corumbataí, localizado nos arredores do Município de Rio Claro.

O objetivo básico desta análise é propor um agrupamento para materiais ainda não descritos formalmente, com base na grande variação morfológica observada nos espécimens, levando em consideração as diversas variáveis obtidas na morfometria dos fósseis.

A hipótese desse trabalho é que o valor absoluto dos ângulos, observados nas placas dentárias de Dipnoiformes (variáveis 1-16, Figura 40), não varia com o desenvolvimento do animal. A variação observada no número de cúspides corresponde a espécies diferentes, o que possibilitaria estabelecer uma série de parâmetros para a análise.

Não foram estabelecidas diferenças entre as placas dentárias localizadas na maxila (superior) e na mandíbula (inferior).

No caso desta hipótese não ser verdadeira, o uso desta ferramenta não seria possível na presente análise.

Inicialmente foi realizada uma classificação manual, baseada nas observações das características das placas dentárias: número, ornamentação, forma, desenvolvimento e orientação das cúspides, propondo grupos compostos pelo conjunto de amostras semelhantes.

Em seguida foi necessário selecionar as variáveis que poderiam ser utilizadas e obter seus respectivos valores. Para tal foram medidas 22 variáveis (Figura 40), identificadas abaixo:

- 1- Ângulo formado entre os eixos das 1° (primeira) e 2° (segunda) cúspides
- 2- Ângulo formado entre os eixos das 2° (segunda) e 3° (terceira) cúspides
- 3- Ângulo formado entre os eixos das 3° (terceira) e 4° (quarta) cúspides
- 4- Ângulo formado entre os eixos das 1° (primeira) e 3° (terceira) cúspides
- 5- Ângulo formado entre os eixos das 1° (primeira) e 4° (quarta) cúspides
- 6- Ângulo formado entre os eixos das 2° (segunda) e 4° (quarta) cúspides
- 7- Ângulos internos formados entre as laterais das 1° (primeira) e 2° (segunda) cúspides
- 8- Ângulos internos formados entre as laterais das 2° (segunda) e 3° (terceira) cúspides
- 9- Ângulos internos formados entre as laterais das 3° (terceira) e 4° (quarta) cúspides
- 10- Ângulos internos formados entre as laterais das 1° (primeira) e 3° (terceira) cúspides
- 11- Ângulos internos formados entre as laterais das 1° (primeira) e 4° (quarta) cúspides
- 12- Ângulos internos formados entre as laterais das 2° (segunda) e 4° (quarta) cúspides
- 13- Ângulo da crista da 1° (primeira) cúspide

- 14- Ângulo da crista da 2° (segunda) cúspide
- 15- Ângulo da crista da 3° (terceira) cúspide
- 16- Ângulo da crista da 4° (quarta) cúspide
- 17- Peso
- 18- Número de cúspides
- 19- Comprimento total
- 20- Altura total
- 21- Espessura
- 22 – ângulo formado entre o eixo da 1° (primeira) e da última cúspide.

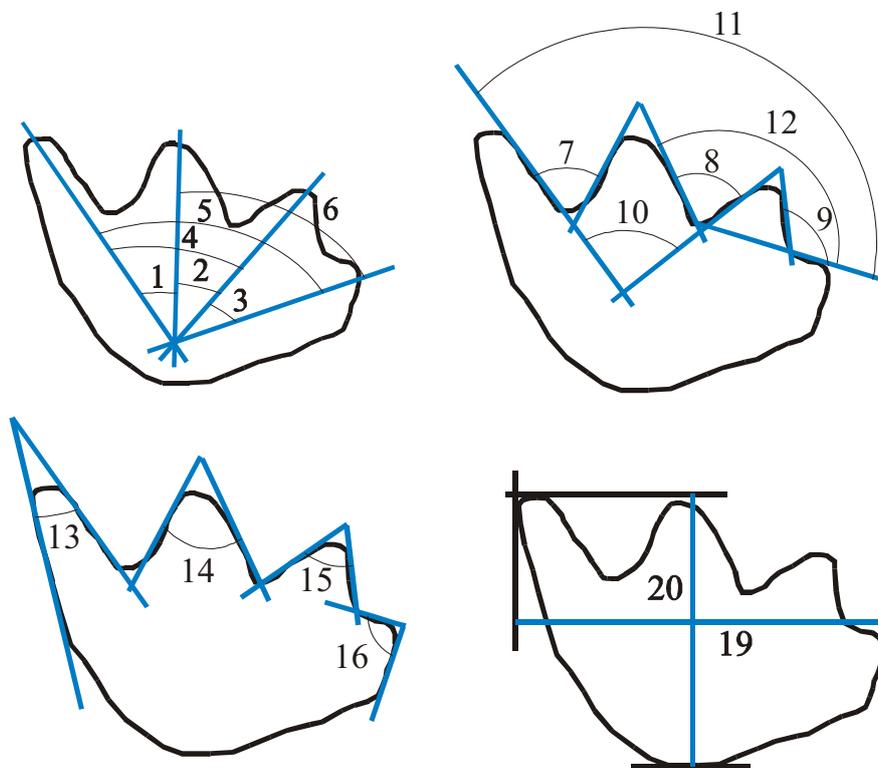


Figura 40: Variáveis da Análise Estatística.

Após este levantamento inicial foram feitos testes estatísticos para verificar quanto significativa eram estas variáveis e saber a influência de cada uma na análise. Era importante o conhecimento se uma variável poderia ser retirada da análise, sem alterar o resultado obtido.

DIPNOIFORMES DA FORMAÇÃO CORUMBATAÍ

Para estas análises foram utilizadas as placas dentárias de Osteichthyes Dipnoiformes, coletadas na Formação Corumbataí, Estado de São Paulo.

A variação morfológica permitiu distinguir 10 grupos, além daquelas placas dentárias que não puderam ser encaixadas em nenhum grupo, além de outros fragmentos indeterminados. Os agrupamentos foram informalmente denominados A, B, C, D, E, F, G, H, I e J (Toledo & Bertini, 2000 b; Toledo, 2001).

ANÁLISE ESTATÍSTICA MULTIVARIADA

O objetivo deste encaminhamento analítico foi verificar a validade dos grupos inicialmente descritos com base na morfometria, através da Análise de Agrupamento. Com isto extrair o significado estatístico dos agrupamentos observados.

Para estabelecer a correlação entre os elementos que variavam precedeu-se à Análise de Agrupamento, utilizando-se o Coeficiente de Pearson entre variáveis e a Distância Euclidiana entre amostras.

Utilizou-se para tanto o *software* MVSP Plus, versão 3.1 para Windows 98.

Após a Análise de Agrupamento foram efetuadas as análises de Componentes Principais e de Correspondência. Os valores resultantes são mostrados em gráficos e tabelas, com seus respectivos autovalores e autovetores.

Para este conjunto de dados,

- as variáveis 1, 2, 4, 7, 8, 10, 13, 14 e 15 correspondem a medidas de ângulos,
- a variável 17 corresponde à medida de peso expressa em gramas,
- a variável 18 corresponde ao número de cúspides;
- as variáveis 19, 20 e 21 correspondem a comprimentos expressos em centímetros.

Análise de Agrupamento

No Gráfico 1 podemos observar que existem dois conjuntos de variáveis.

O primeiro conjunto é composto pelas variáveis 17, 19, 20 e 21.

O segundo conjunto é constituído pelas variáveis 1, 2, 4, 7, 8, 10, 13, 14 e 15. Este é representado por aquelas que representam medidas angulares.

Os grupos não apresentam correlação entre si. Implica que os grupos formados por ângulos não variam em relação àquele formado pelas medidas de comprimento, altura, espessura e peso. Mais uma vez confirma a hipótese de que as medidas angulares não variam com idade e tamanho dos espécimens. Observa-se, entretanto que existe uma correlação intragrupo.

No segundo grupo, as variáveis mais importantes são aquelas ligadas às 2^a (segunda) e 3^a (terceira) cúspides (1, 2, 4, 7, 8, 10, 14 e 15).

No Gráfico 2, utilizando-se todas as variáveis, observam-se no nível 3 três grupos, sendo o primeiro formado pelas amostras do tipo H, o segundo apresenta uma mistura de amostras, predominando os tipos C, D e J e o terceiro, constituído pelas amostras dos tipos A, B e I. Este pode ainda ser subdividido em 3 subgrupos, sendo constituídos pelas amostragens respectivamente dos tipos H, A, B e I.

No Gráfico 3, utilizando-se apenas as variáveis angulares, tornam-se mais evidentes os subgrupos constituídos pelas amostras dos tipos D, H, B e J, e A e I.

O subgrupo composto pelos tipos F e G é comprovado pelas análises de Componentes Principais e de Correspondência, do conjunto de dados tricuspidados.

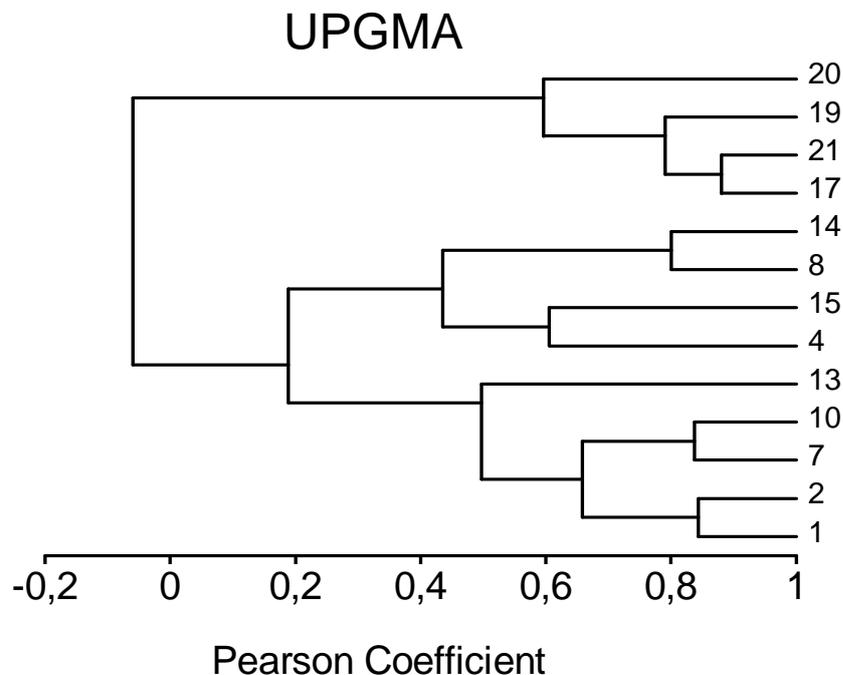


Gráfico 1: Dendrograma mostrando a relação entre as variáveis.

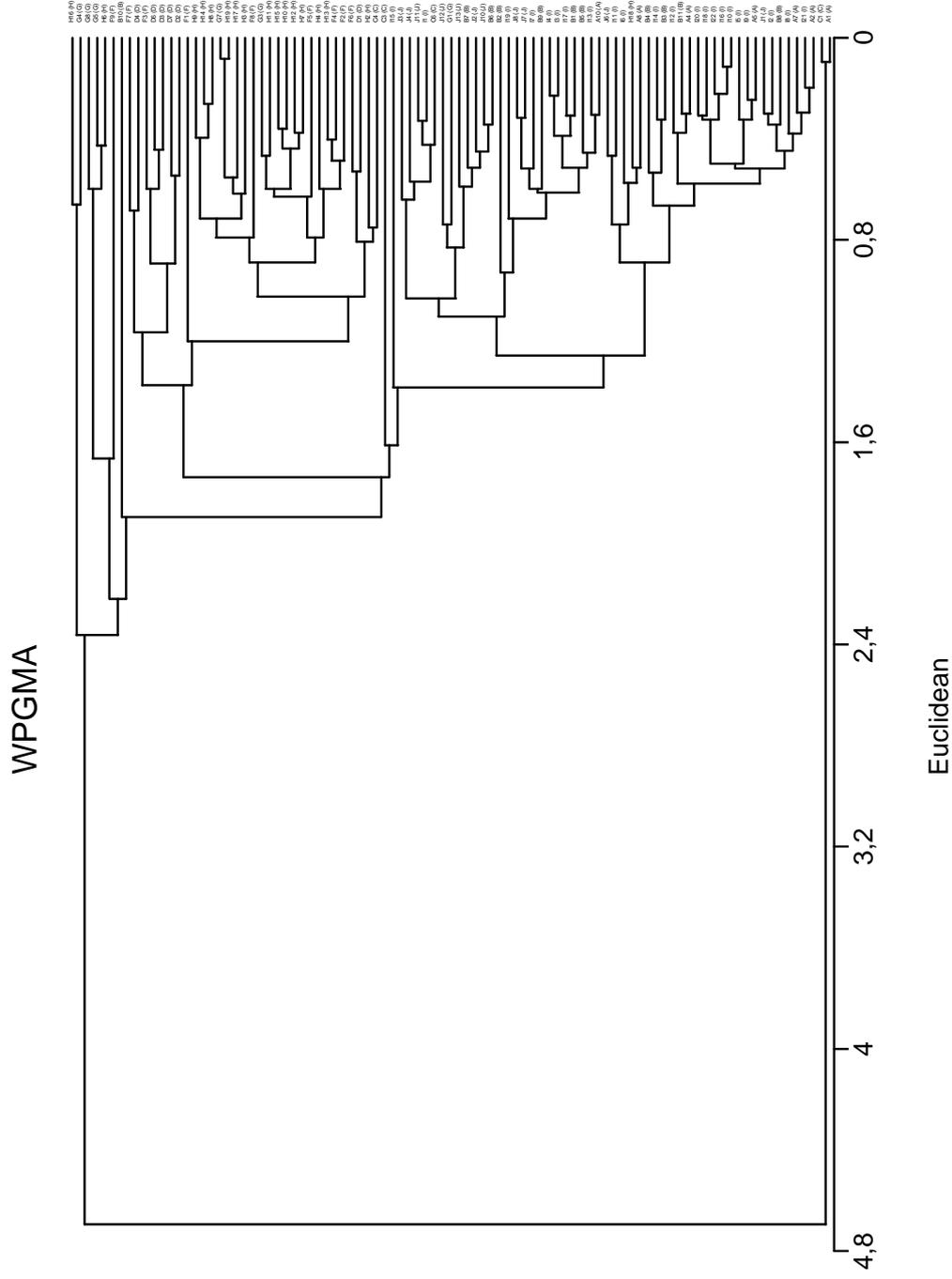


Gráfico 3: Dendrograma mostrando a relação entre as amostras, onde foram utilizadas apenas as variáveis angulares.

Análise de Componentes Principais

Na Tabela 3 podemos observar o conjunto de autovalores que explicam o agrupamento obtido, juntamente com a porcentagem acumulada. Os três primeiros eixos são os mais explicativos, correspondendo a 90,251%.

Na Tabela 4 são apresentados os autovalores, para todas as variáveis. Os valores destacados correspondem àqueles para a variável mais importante, em relação ao eixo.

Os gráficos 4 e 5 mostram a distribuição das amostras, incluindo a espacial, em relação aos três principais eixos. Neste dois gráficos podemos observar quatro grupos.

O primeiro composto por amostras do Tipo H.

O segundo por amostras de tipologias A e I.

O terceiro pelas amostras do tipo J.

O quarto composto por amostras dos tipos F e G.

Os dois primeiros grupos são mais fáceis de visualização.

O Gráfico 5 separa dois conjuntos. O superior de placas dentárias tetracuspíadas e o inferior das tricuspíadas.

Tabela 3. Conjunto de autovalores, que explicam o agrupamento obtido para o conjunto de dados de Placas Dentárias Geral.

	Eixo 1	Eixo 2	Eixo 3	Eixo 4	Eixo 5	Eixo 6	Eixo 7
Autovalores	2,182	0,894	0,363	0,108	0,071	0,052	0,036
Porcentagem	57,275	23,459	9,517	2,828	1,86	1,36	0,952
Porcentagem							
Acumulada	57,275	80,734	90,251	93,079	94,94	96,3	97,252

Tabela 4. Conjunto de autovalores, que explicam o agrupamento obtido para o conjunto de dados de Placas Dentárias Geral, onde a variável mais importante está assinalada.

	Eixo 1	Eixo 2	Eixo 3	Eixo 4	Eixo 5	Eixo 6	Eixo 7
Variável 1	-0,012	0,55	-0,436	0,287	0,129	0	0,344
Variável 2	-0,008	0,219	-0,079	0,319	-0,123	0,01	0,08
Variável 4	-0,035	0,05	0,319	0,26	-0,334	0,195	-0,491
Variável 7	0,006	0,456	0,184	-0,484	-0,036	-0,353	-0,119
Variável 8	-0,025	0,254	0,354	0,258	0,482	0,126	-0,035
Variável 10	0,004	0,549	0,137	0,037	-0,398	0,086	-0,018
Variável 13	-0,012	0,175	0,014	-0,541	-0,087	0,124	-0,057
Variável 14	-0,017	0,15	0,333	-0,09	0,542	-0,026	-0,046
Variável 15	-0,022	-0,073	0,624	0,14	-0,164	0,09	0,509
Variável 17	0,923	0,031	-0,003	-0,087	0,007	0,34	0,061
Variável 18	0,195	-0,108	0,094	-0,057	0,082	-0,494	0,297
Variável 19	0,125	0,051	-0,079	0,148	0,314	-0,041	-0,474
Variável 20	0,303	0,004	0,088	0,306	-0,179	-0,655	-0,191
Variável 21	-0,012	0,55	-0,436	0,287	0,129	0	0,344

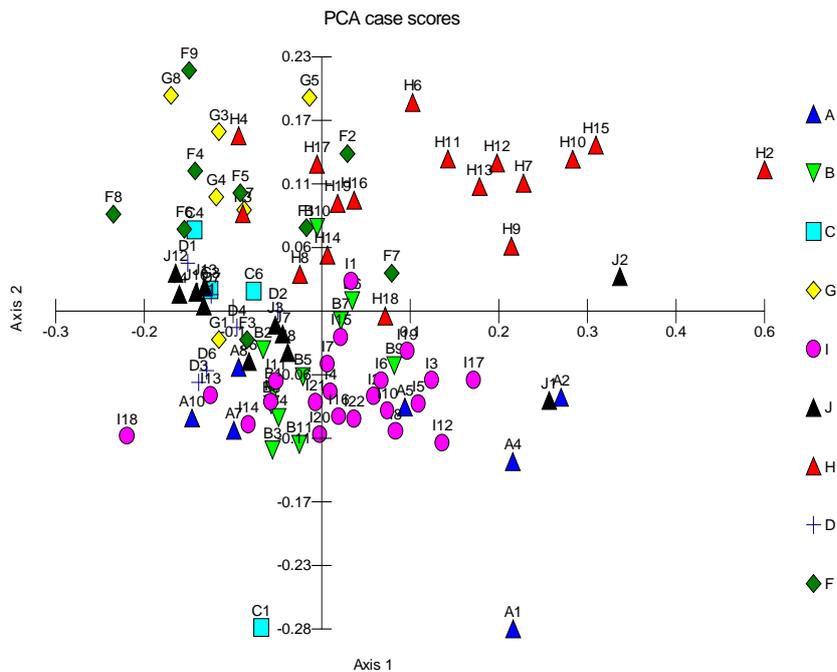


Gráfico 4. Gráfico de distribuição das amostras (grupos propostos) em relação às duas componentes principais.

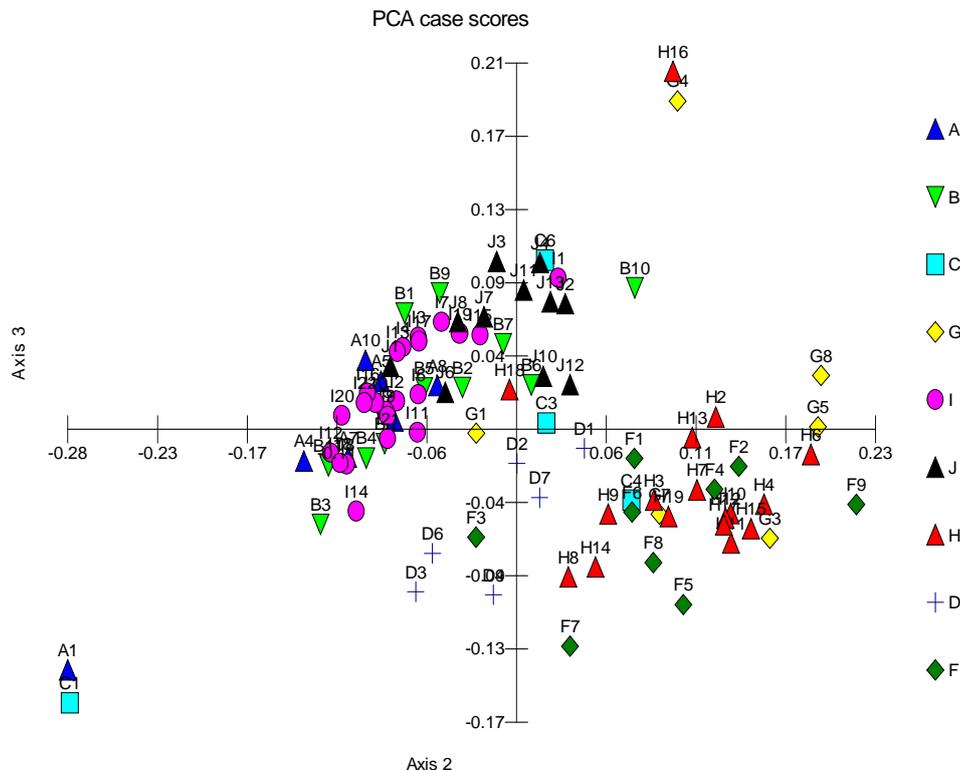


Gráfico 5. Gráfico de distribuição das amostras (grupos propostos) em relação às duas componentes principais.

Análise de Correspondência

Na Tabela 5 podemos observar o conjunto de autovalores que explicam o agrupamento obtido, juntamente com a porcentagem acumulada. Os três primeiros eixos são os mais explicativos, correspondendo a 84,639%.

Na Tabela 6 são apresentados os autovalores, para todas as variáveis. Os valores destacados correspondem àqueles para a variável mais importante, em relação ao eixo.

Os gráficos 6 e 7 mostram a distribuição das amostras, incluindo a espacial, em relação aos três principais eixos.

O Gráfico 6, 8 e 9 apresentam dois grupos, o superior das placas dentárias tricuspíadas e o inferior das tetracuspíadas.

O Gráfico 7 mostra a presença de dois grupos. O primeiro composto pelas amostras dos tipos A, B, I e J. O segundo pelas amostragens dos tipos F, G e H.

Tabela 5. Conjunto de autovalores, que explicam o agrupamento obtido para o conjunto de dados de Placas Dentárias Geral.

	Eixo 1	Eixo 2	Eixo 3	Eixo 4	Eixo 5	Eixo 6	Eixo 7
Autovalores	0,063	0,03	0,008	0,005	0,004	0,003	0,002
Porcentagem	52,577	25,316	6,745	4,568	3,298	2,127	1,439
Porcentagem Acumulada	52,577	77,893	84,639	89,207	92,505	94,632	96,071

Tabela 6. Conjunto de autovalores, que explicam o agrupamento obtido para o conjunto de dados de Placas Dentárias Geral, onde a variável mais importante está assinalada.

	Eixo 1	Eixo 2	Eixo 3	Eixo 4	Eixo 5	Eixo 6	Eixo 7
Variável 1	-1,31	2,472	-1,017	0,01	-0,244	1,06	-0,772
Variável 2	-0,893	0,843	-1,822	0,784	0,978	0,247	-1,097
Variável 4	-0,506	-1,24	-0,893	0,675	1,656	-2,436	-1,227
Variável 7	-0,764	0,229	1,249	0,155	0,048	0,248	1,151
Variável 8	-0,619	-0,52	-0,338	0,397	-1,509	-0,183	-0,562
Variável 10	-0,739	0,271	0,103	0,552	0,521	-0,081	1,421
Variável 13	-0,923	0,453	3,587	-1,235	1,321	-0,892	-1,512
Variável 14	-0,546	-0,775	0,573	-0,167	-2,208	-0,057	-1,257
Variável 15	-0,17	-2,435	-0,163	1,089	0,095	1,639	0,74
Variável 17	2,044	0,739	0,508	1,341	-0,119	-0,074	-0,329
Variável 18	0,783	-0,457	-0,141	-1,851	0,454	1,218	-0,739
Variável 19	0,691	0,516	-0,849	-1,722	-1,646	-2,434	1,826
Variável 20	0,6	-0,179	-0,628	-0,984	0,637	0,234	0,38
Variável 21	-1,31	2,472	-1,017	0,01	-0,244	1,06	-0,772

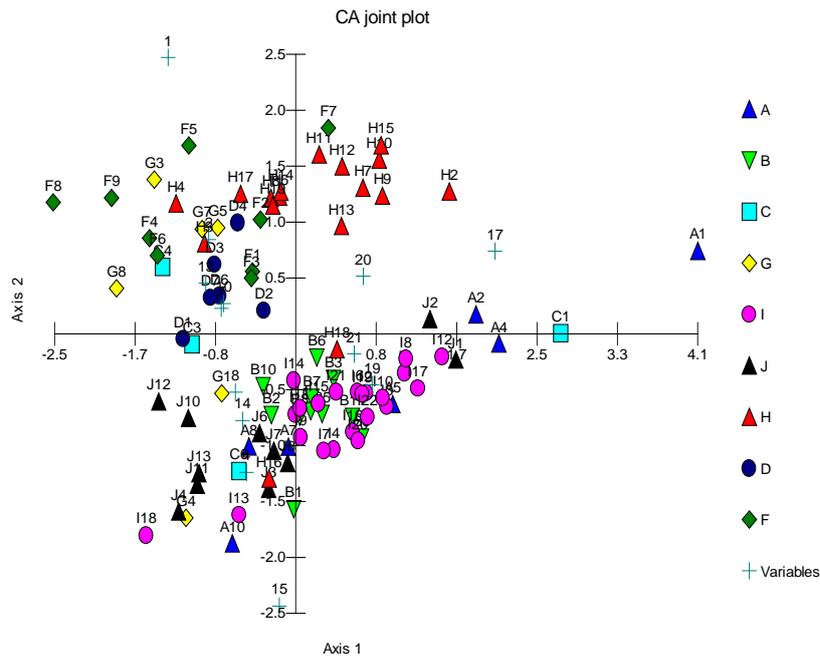


Gráfico 6. Gráfico de distribuição das amostras (grupos propostos) em relação às duas componentes principais.

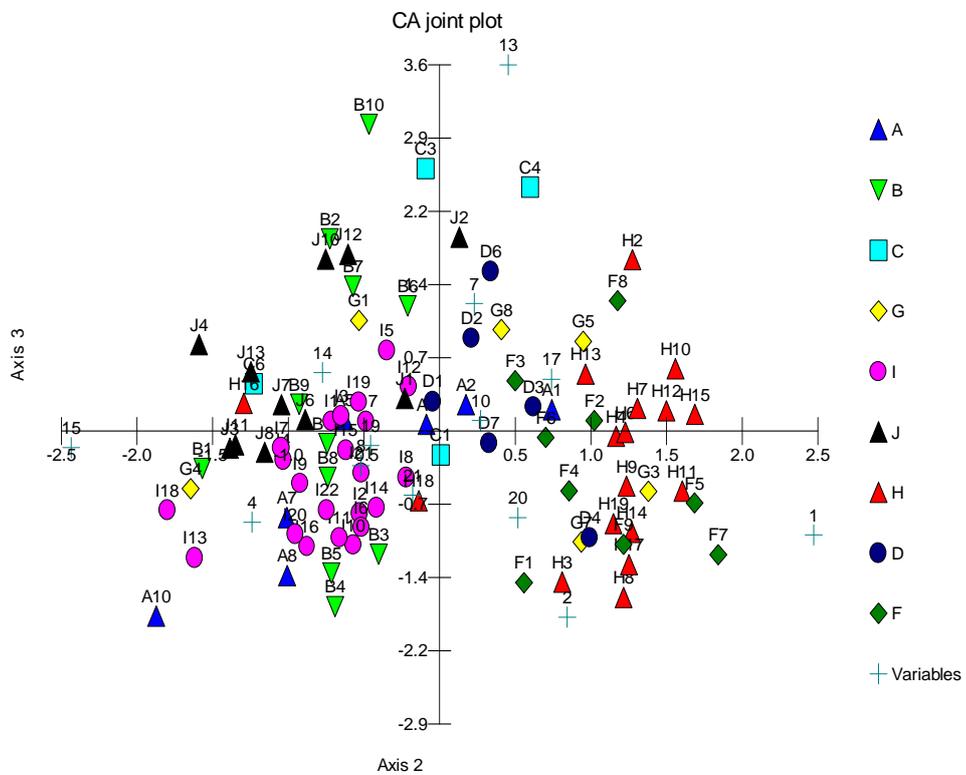


Gráfico 7. Gráfico de distribuição das amostras (grupos propostos) em relação às duas componentes principais.

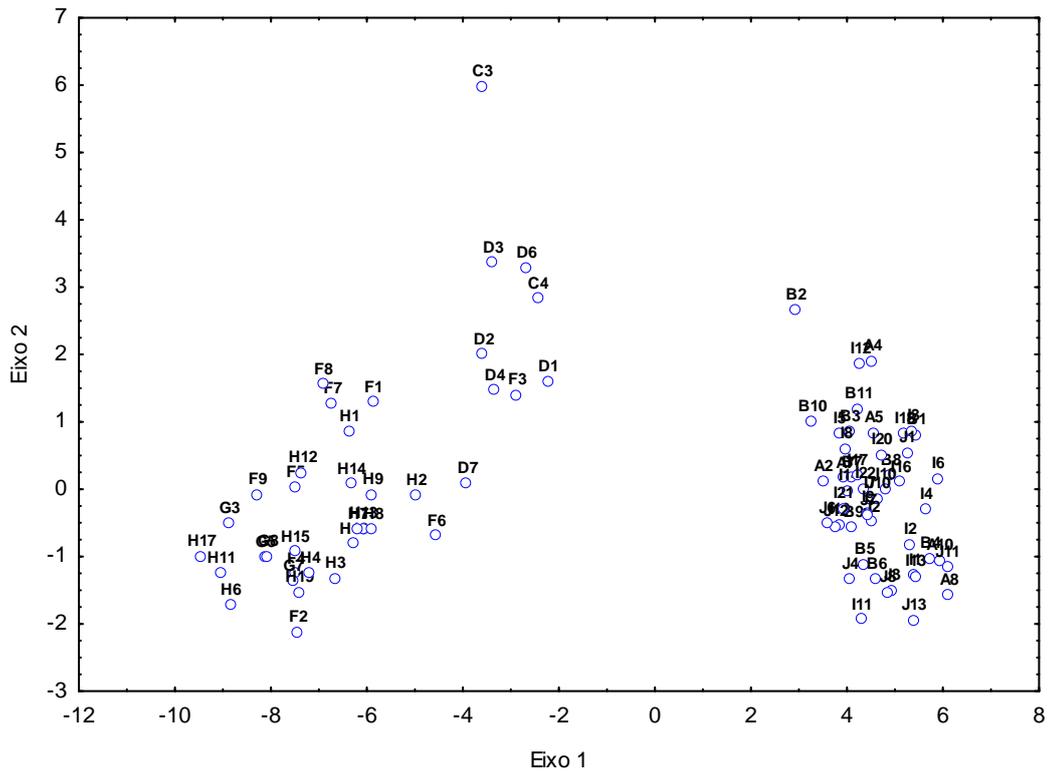


Gráfico 8. Gráfico de distribuição das amostras em relação às duas componentes principais, obtido pelo software Statistica 5.5.

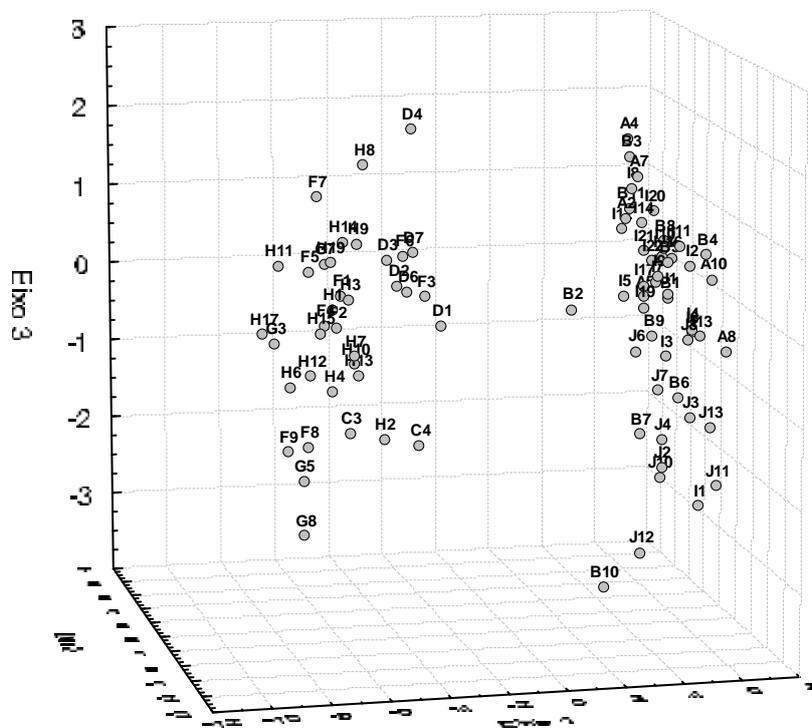


Gráfico 9. Gráfico de distribuição das amostras, em relação às duas componentes principais, obtido pelo software Statistica 5.5.

Para este conjunto de dados, a Análise de Agrupamentos mostrou a presença de subgrupos, comprovados pelas análise multivariadas nos outros conjuntos de dados tricuspídeos e tetracuspídeos. Podem indicar a separação de indivíduos juvenis.

A Análise de Componentes Principais mostrou a presença de quatro grupos, observados no Gráfico 4.

A Análise de Correspondência (Gráfico 7), mostrou apenas a presença de dois grupos.

Tanto a Análise de Componentes Principais, como aquela de Correspondência, separam fortemente os conjuntos tricuspídeos dos tetracuspídeos.

DIPNOIFORMES DA FORMAÇÃO ALCÂNTARA

As variáveis utilizadas nesta análise foram as mesmas usadas para os Dipnoiformes da Formação Corumbataí. Foi incluída a Variável 22 (ângulo formado entre os eixos da primeira e da última cúspides) e descartadas as características variantes peso e espessura. Justifica-se porque as placas dentárias apresentam-se impregnadas por óxidos de ferro e quase sempre estão fundidas aos ossos maxilares ou mandibulares.

A assembléia é composta por placas dentárias de colorações amarronzada a avermelhada, com quatro, cinco, seis, sete, oito e nove cúspides. Foram coletadas em um afloramento localizado na Ilha do Cajual (Estado do Maranhão), onde também verificou-se uma grande variabilidade morfológica.

Esta variação morfológica permitiu distinguir três grupos. Além daquelas placas dentárias que não puderam ser encaixadas em nenhum grupo, de outros fragmentos indeterminados, três espécies conhecidas (*Ceratodus africanus*, *Asiatoceratodus tiguidienses* e *Protopterus humei*) e um gênero conhecido (*Archaeoceratodus*).

Os agrupamentos foram informalmente denominados ICA, ICB e ICC.

ANÁLISE ESTATÍSTICA MULTIVARIADA

Para estabelecer a correlação entre as variáveis precedeu-se à Análise de Agrupamento, utilizando-se o Coeficiente de Pearson entre variáveis e a Distância Euclidiana entre amostras.

Utilizou-se para tanto o *software* MVSP Plus, versão 3.1 para Windows 98 e Statistica versão 5.5.

Após a Análise de Agrupamento foram efetuadas as análises de Componentes Principais e de Correspondência. Os valores resultantes são mostrados em gráficos e tabelas, com seus respectivos autovalores e autovetores.

Análise de Agrupamento

Para este conjunto de dados as variáveis 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16 e 22 correspondem a medidas de ângulos, as variáveis 19 e 20 a comprimentos expressos em milímetros.

No Gráfico 10 podemos observar que existem três conjuntos de variáveis.

O primeiro é composto pelas variáveis 19 e 20.

O segundo pelas variáveis 7, 8, 9, 10, 11, 12, 14, 15 e 16.

O terceiro é representado pelas variáveis 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7 e 22.

Os dois últimos conjuntos agrupam as variáveis angulares.

Os grupos apresentam baixos valores de correlação. Observa-se entretanto que existe uma correlação intragrupo.

No Gráfico 11 observa-se que as placas de *Asiatoceratodus tiguidiensis* estão bem separadas das demais.

No nível 10 podemos observar três grupos. O primeiro é composto basicamente pelas placas dentárias de *Ceratodus africanus*, o segundo pelos morfótipos ICB, ICC e por *Archaeoceratodus* e o terceiro pelos morfótipos ICA, ICB e por *Protopterus humei*.

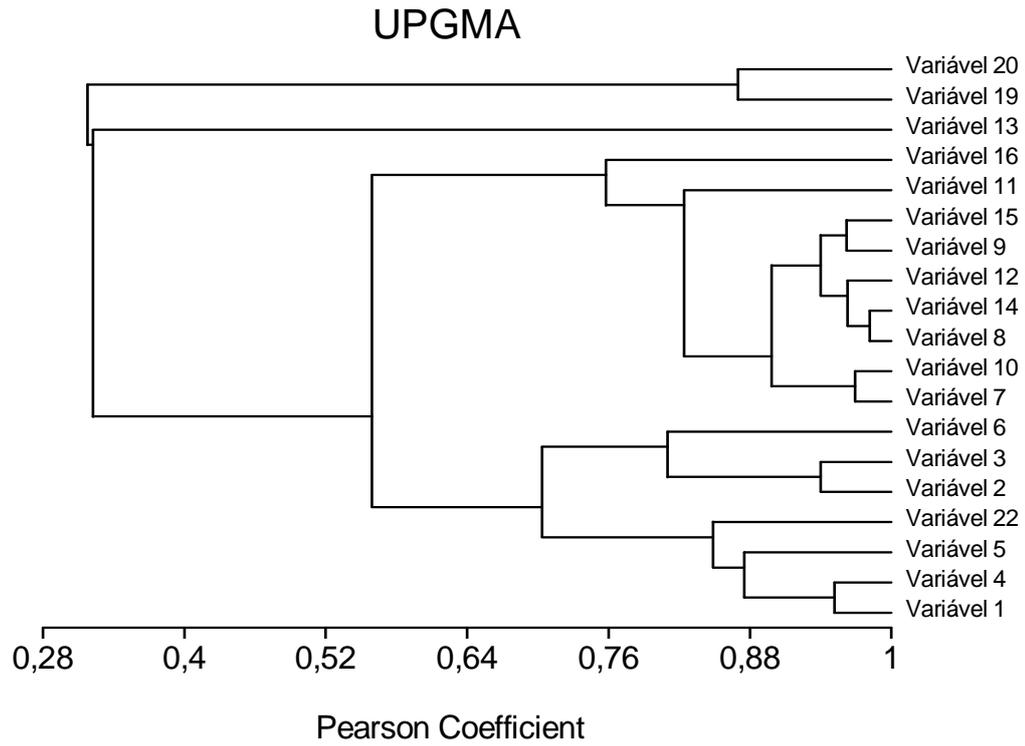


GRÁFICO 10. DENDOGRAMA MOSTRANDO A RELAÇÃO ENTRE AS VARIÁVEIS.

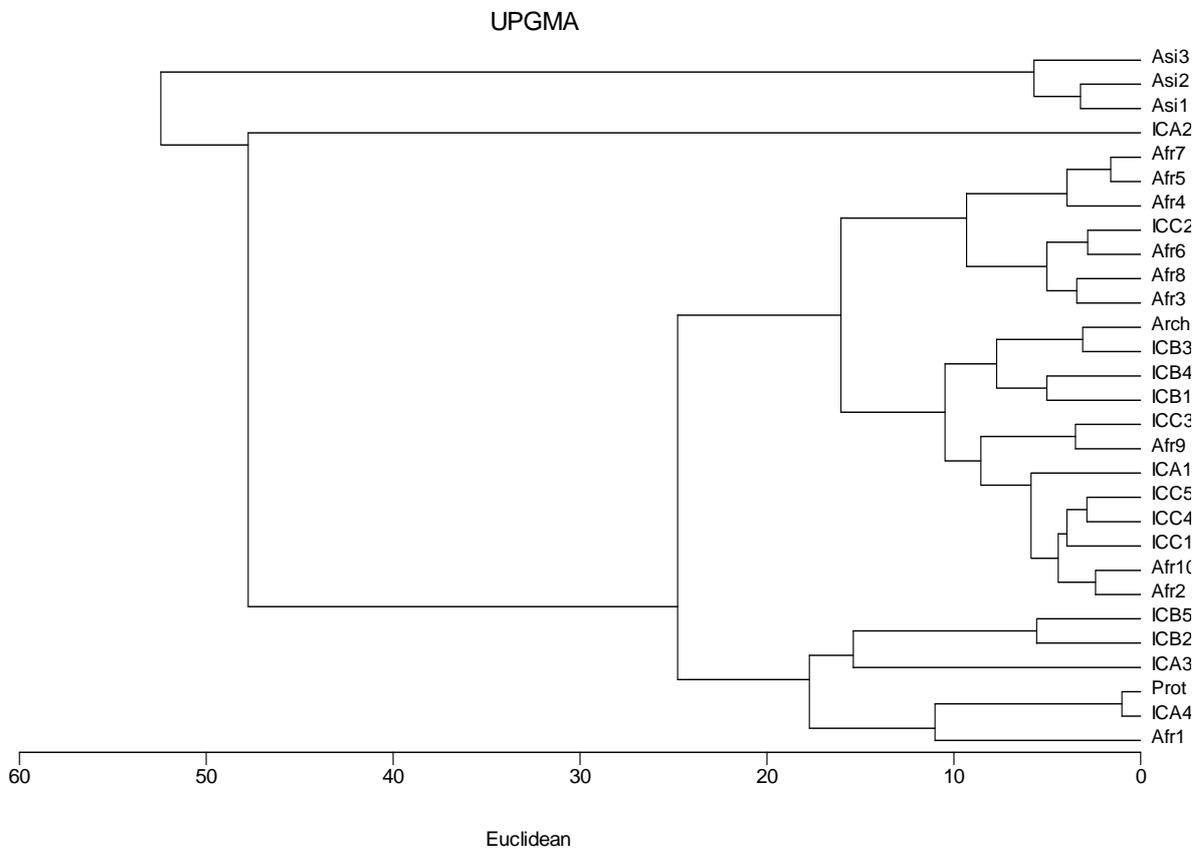


GRÁFICO 11. DENDOGRAMA MOSTRANDO A RELAÇÃO ENTRE AS AMOSTRAS, ONDE FORAM UTILIZADAS TODAS AS VARIÁVEIS.

Análise de Componentes Principais

Na Tabela 7 podemos observar o conjunto de autovalores que explicam o agrupamento obtido, juntamente com a porcentagem acumulada. Os dois primeiros eixos são os mais explicativos, correspondendo a 99,447%.

Na Tabela 8 são apresentados os autovalores, para todas as variáveis. Os valores destacados correspondem àqueles para a variável mais importante, em relação ao eixo.

O Gráfico 12 mostram a distribuição das amostras, incluindo a espacial, em relação aos dois principais eixos. Neste gráfico podemos observar quatro grupos. O primeiro composto por amostras de *Asiatoceratodus tiguidiensis*; o segundo por aquelas dos morfótipos ICC e de *Ceratodus africanus*; o terceiro pelo Morfótipo ICA e por *Protopterus humei*; o quarto composto por amostras do tipo ICB e *Archaeoceratodus*.

TABELA 7. CONJUNTO DE AUTOVALORES, QUE EXPLICAM O AGRUPAMENTO OBTIDO PARA O CONJUNTO DE DADOS DE PLACAS DENTÁRIAS GERAL.

	Eixo 1	Eixo 2
Autovalores	474,368	25,066
Porcentagem	94,456	4,991
Porcentagem Acumulada	94,456	99,447

TABELA 8. CONJUNTO DE AUTOVALORES, QUE EXPLICAM O AGRUPAMENTO OBTIDO PARA O CONJUNTO DE DADOS DE PLACAS DENTÁRIAS GERAL. A VARIÁVEL MAIS IMPORTANTE ESTÁ ASSINALADA.

	Eixo 1	Eixo 2
Variável 1	Eixo 3	Eixo 4
Variável 2	0,052	-0,213
Variável 3	0,04	-0,086
Variável 4	0,04	-0,088
Variável 5	0,093	-0,301
Variável 6	0,155	-0,407
Variável 7	0,1	-0,222
Variável 8	0,269	-0,043
Variável 9	0,325	0,104
Variável 10	0,405	0,161
Variável 11	0,293	-0,07
Variável 12	0,311	-0,367
Variável 13	0,352	0,159
Variável 14	0,103	0,429
Variável 15	0,313	0,248
Variável 16	0,324	0,099
Variável 19	0,237	0,017
Variável 20	-0,106	0,01
Variável 22	0,124	-0,008

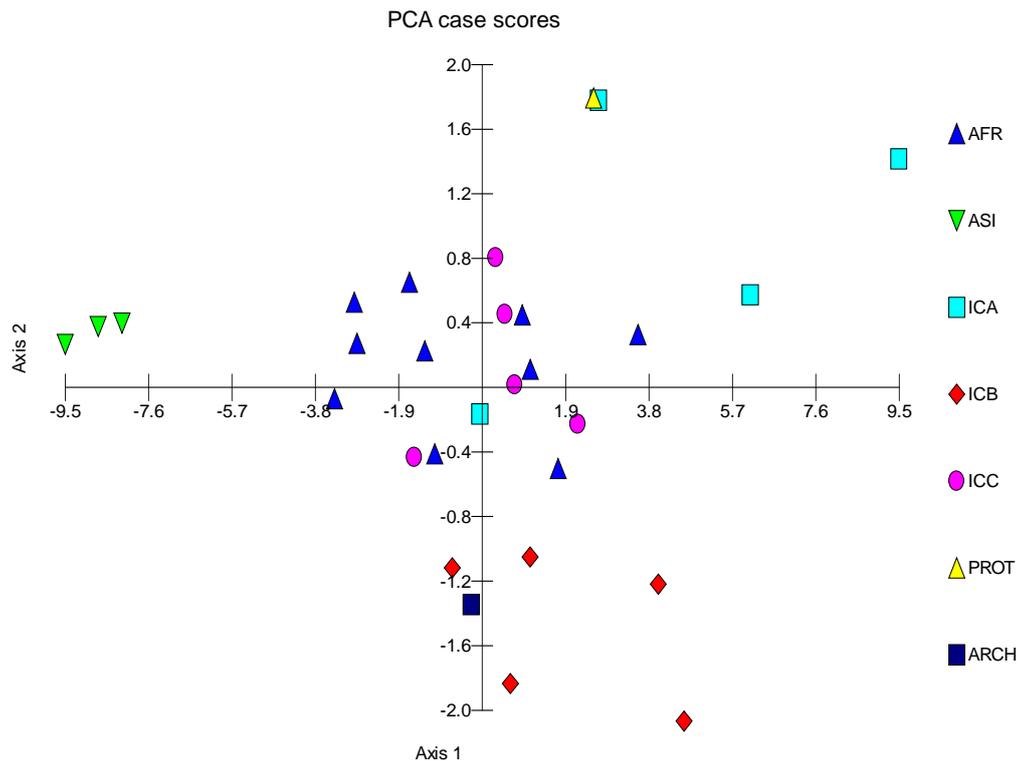


GRÁFICO 12. GRÁFICO DE DISTRIBUIÇÃO DAS AMOSTRAS (GRUPOS PROPOSTOS) EM RELAÇÃO ÀS DUAS COMPONENTES PRINCIPAIS.

Análise de Correspondência

Na Tabela 9 podemos observar o conjunto de autovalores que explicam o agrupamento obtido, juntamente com a porcentagem acumulada. Os três primeiros eixos são os mais explicativos, correspondendo a 89,128%.

Na Tabela 10 são apresentados os autovalores, para todas as variáveis. Os valores destacados correspondem àqueles para a variável mais importante, em relação ao eixo.

Os gráficos 13, 14 e 15 mostram a distribuição das amostras, incluindo a espacial, em relação aos três principais eixos.

O Gráfico 13 apresenta quatro grupos. O primeiro composto por *Asiatoceratodus tiguidiensis*, o segundo pelo morfótipo ICC, o terceiro por *Ceratodus africanus* e o quarto por morfótipo ICB e *Archaeoceratodus*.

O Gráfico 14 mostra a presença de três grupos. O primeiro composto por *A. tiguidiensis*, o segundo pelos morfótipos ICB e ICC, o terceiro por *C. africanus*.

O Gráfico 15 apresenta três grupos. O primeiro composto por *A. tiguidiensis*, o segundo por *C. africanus* e o terceiro por morfótipo ICB.

TABELA 9. CONJUNTO DE AUTOVALORES, QUE EXPLICAM O AGRUPAMENTO OBTIDO PARA O CONJUNTO DE DADOS DE PLACAS DENTÁRIAS GERAL.

	Eixo 1	Eixo 2	Eixo 3
Autovalores	0,027	0,005	0,003
Porcentagem	68,143	13,033	7,952
Porcentagem Acumulada	68,143	81,176	89,128

TABELA 10. CONJUNTO DE AUTOVALORES, QUE EXPLICAM O AGRUPAMENTO OBTIDO PARA O CONJUNTO DE DADOS DE PLACAS DENTÁRIAS GERAL, ONDE A VARIÁVEL MAIS IMPORTANTE ESTÁ ASSINALADA.

	Eixo 1	Eixo 2	Eixo 3
Variável 1	1,139	-0,828	-4,310
Variável 2	2,708	2,279	-5,193
Variável 3	2,580	3,093	-4,833
Variável 4	1,757	0,457	-4,734
Variável 5	1,968	0,989	-4,254
Variável 6	2,602	2,484	-3,878
Variável 7	2,058	-0,002	0,288
Variável 8	2,262	0,320	1,343
Variável 9	2,099	0,165	1,658
Variável 10	2,046	0,491	-0,022
Variável 11	1,722	1,052	-0,622
Variável 12	1,989	0,689	1,435
Variável 13	1,391	-0,193	3,466
Variável 14	2,324	-0,198	1,981
Variável 15	2,224	0,039	1,541
Variável 16	1,928	-0,446	1,236
Variável 19	-0,300	-0,836	-0,156
Variável 20	-0,798	1,360	0,261
Variável 22	1,825	0,831	-3,163

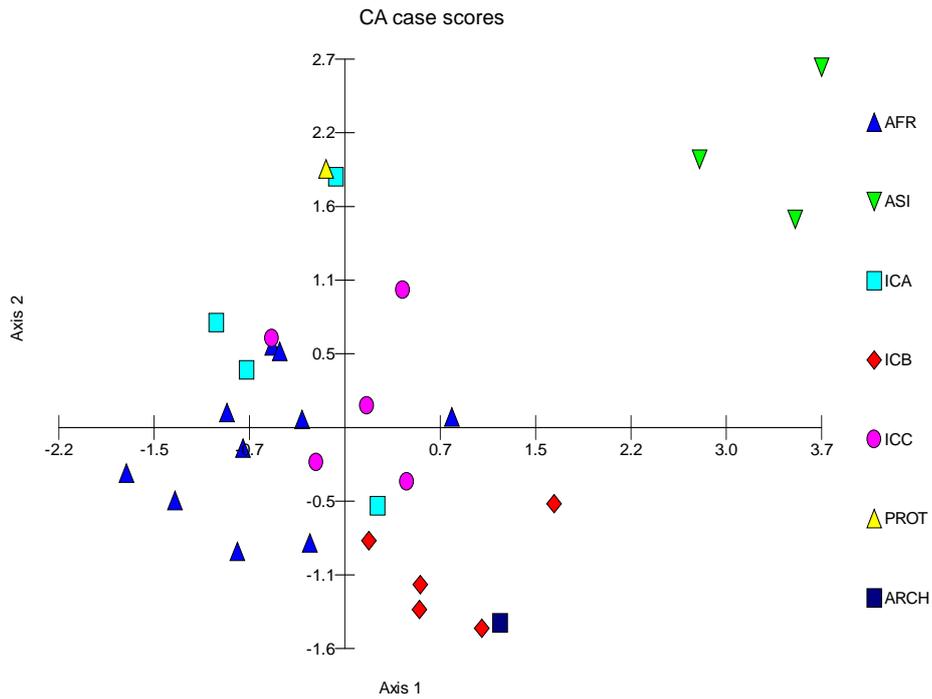


GRÁFICO 13. GRÁFICO DE DISTRIBUIÇÃO DAS AMOSTRAS (GRUPOS PROPOSTOS) EM RELAÇÃO ÀS DUAS COMPONENTES PRINCIPAIS.

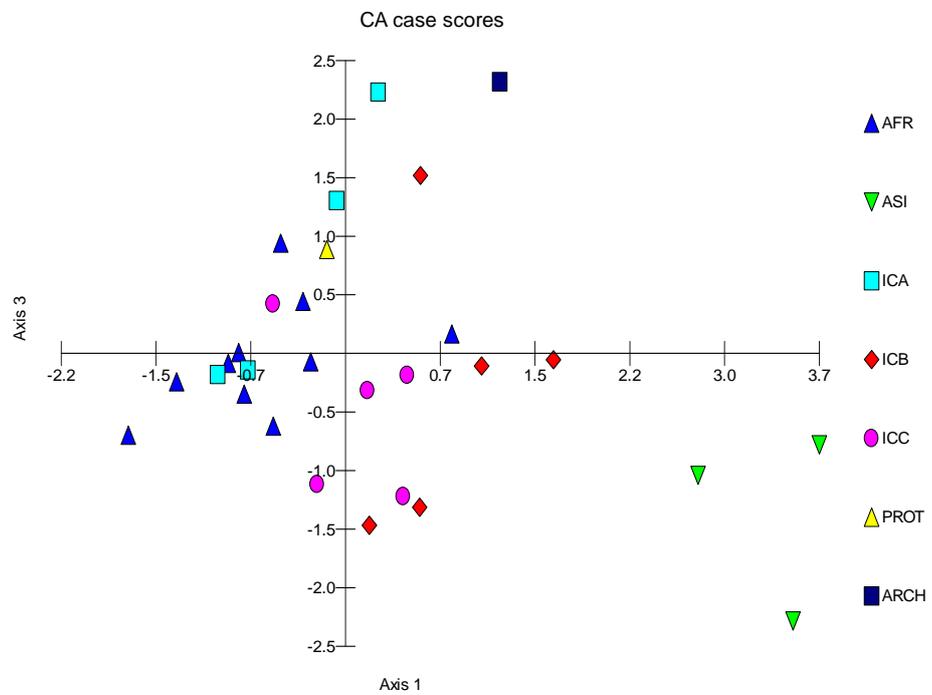


GRÁFICO 14. GRÁFICO DE DISTRIBUIÇÃO DAS AMOSTRAS (GRUPOS PROPOSTOS) EM RELAÇÃO ÀS DUAS COMPONENTES PRINCIPAIS.

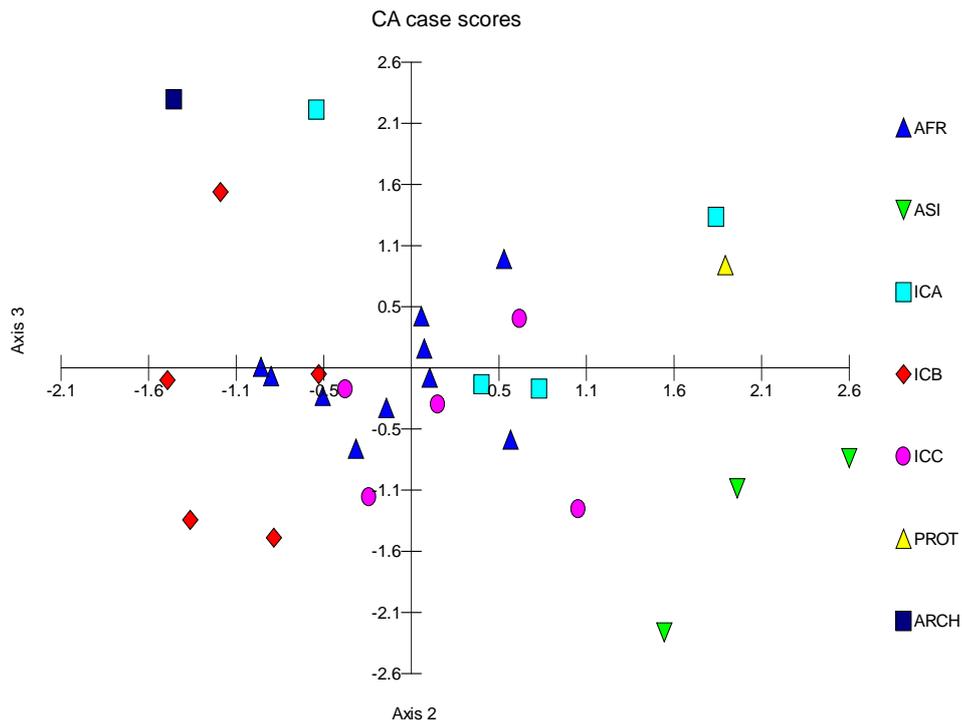


GRÁFICO 15. GRÁFICO DE DISTRIBUIÇÃO DAS AMOSTRAS (GRUPOS PROPOSTOS) EM RELAÇÃO ÀS DUAS COMPONENTES PRINCIPAIS.

Para este conjunto de dados, a Análise de Agrupamentos mostrou a presença de subgrupos, comprovados pelas análises multivariadas. Fica evidenciada a separação dos tipos *Asiatoceratodus tiguidiensis*, *Ceratodus africanus*, ICC e ICC.

As Análises de Componentes Principais e de Correspondência mostraram a presença de quatro grupos, observado nos gráficos 12 e 15.

Tanto a Análise de Componentes Principais, como a de Correspondência, separam fortemente os tipos *A. tiguidiensis*, *C. africanus*, ICB e ICC.

DIPNOIFORMES DA FORMAÇÃO SOLIMÕES

As variáveis utilizadas nesta análise foram às mesmas usadas para os Dipnoiformes das formações Corumbataí e Itapecuru. Foram descartadas as variantes peso e espessura. Justifica-se porque as placas dentárias apresentam-se quase sempre fundidas aos ossos maxilares ou mandibulares.

Inicialmente foi realizada uma classificação manual, baseada nas observações das características das placas dentárias: número, ornamentação, forma, desenvolvimento e orientação das cúspides.

A assembléia é composta por placas dentárias de colorações amarronzada ou branco-acinzentada, com três cúspides. Foram coletadas em afloramentos localizados na Bacia do Acre, ao longo do curso do Rio Purus. Verificou-se uma pequena variabilidade morfológica, sendo associada a uma espécie conhecida (*Lepidosiren megalos*).

Os agrupamentos foram informalmente denominados AA, AB e AC.

ANÁLISE ESTATÍSTICA MULTIVARIADA

Para estabelecer a correlação entre as variáveis precedeu-se à Análise de Agrupamento, utilizando-se o Coeficiente de Pearson entre variáveis e a Distância Euclidiana entre amostras.

Utilizou-se para tanto o *software* MVSP Plus, versão 3.1 para Windows 98 e Statistica versão 5.5.

Após a Análise de Agrupamento foram efetuadas as análises de Componentes Principais e de Correspondência. Os valores resultantes são mostrados em gráficos e tabelas, com seus respectivos autovalores e autovetores.

Para este conjunto de dados, as variáveis 1, 2, 4, 7, 8, 10, 13, 14 e 15 correspondem a medidas de ângulos, as variáveis 19 e 20 a comprimentos expressos em milímetros.

Análise de Agrupamento

No Gráfico 16 podemos observar que existem dois conjuntos de variáveis. O primeiro é composto pelas 2, 8, 14, 15 e 20 e o segundo pelas 1, 4, 7, 10, 13 e 19.

Os grupos apresentam baixos valores de correlação. Observa-se, entretanto que existe uma correlação intragrupo.

No Gráfico 17 observa-se no nível 12, dois grupos, o que pode indicar a presença de um novo morfótipo.

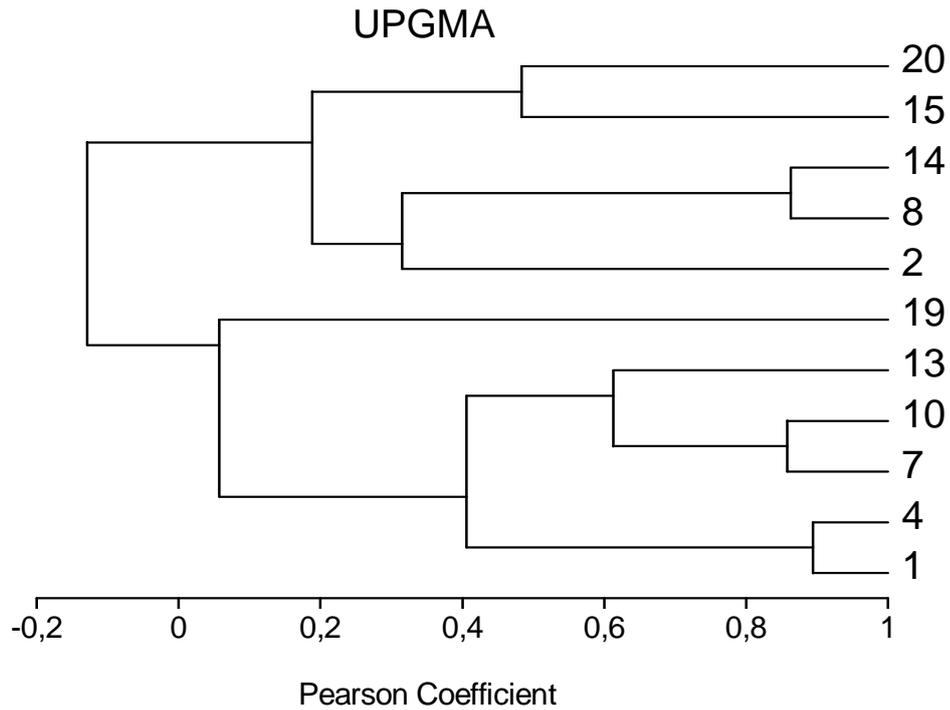


GRÁFICO 16. DENDOGRAMA MOSTRANDO A RELAÇÃO ENTRE AS VARIÁVEIS NO CONJUNTO PLACAS DENTÁRIAS DA FORMAÇÃO SOLIMÕES.

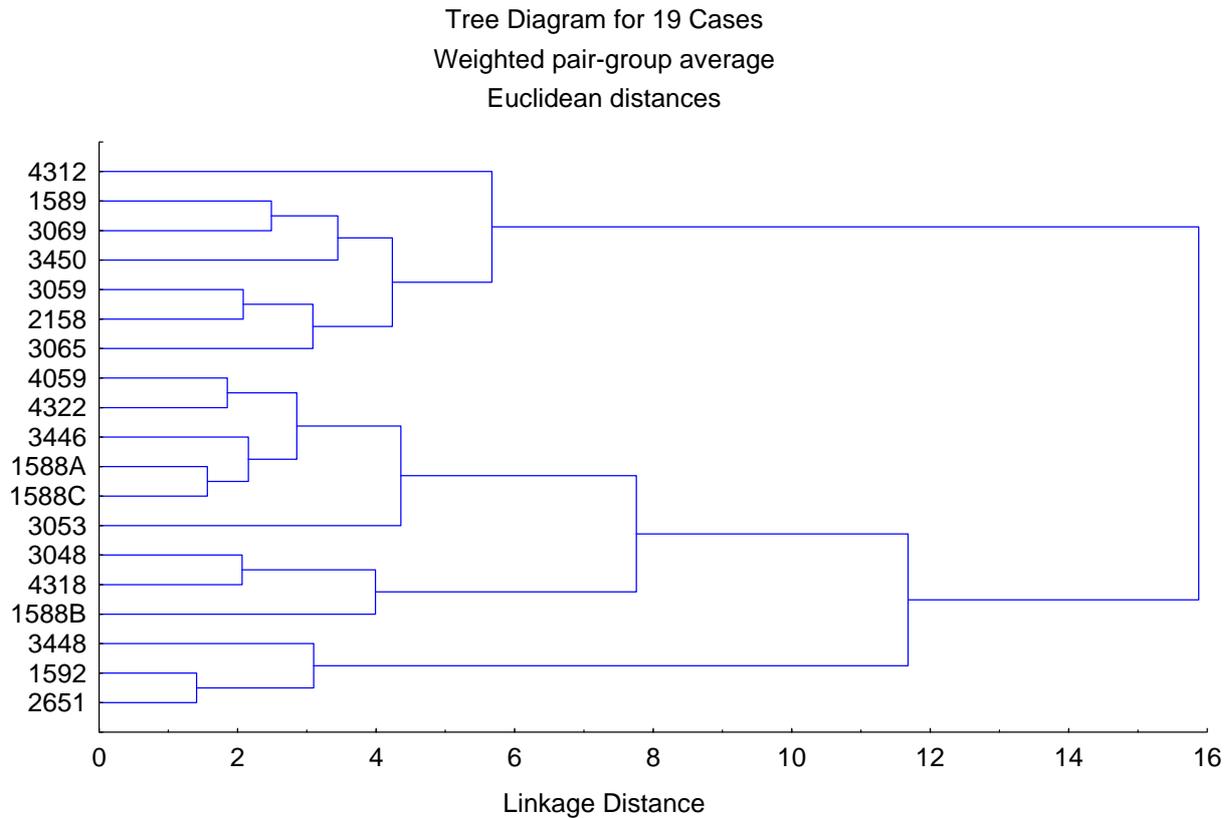


GRÁFICO 17. DENDOGRAMA MOSTRANDO A RELAÇÃO ENTRE AS AMOSTRAS, ONDE FORAM UTILIZADAS TODAS AS VARIÁVEIS NO CONJUNTO PLACAS DENTÁRIAS DA FORMAÇÃO SOLIMÕES.

Análise de Componentes Principais

Na Tabela 11 podemos observar o conjunto de autovalores que explicam o agrupamento obtido, juntamente com a porcentagem acumulada. Os dois primeiros eixos são os mais explicativos, correspondendo a 99,886%.

Na Tabela 12 são apresentados os autovalores para todas as variáveis. Os valores destacados correspondem àqueles para a variável mais importante, em relação ao eixo.

O Gráfico 18 mostra a distribuição das amostras, incluindo a espacial, em relação aos dois principais eixos. Podemos ainda observar três grupos.

TABELA 11. CONJUNTO DE AUTOVALORES, QUE EXPLICAM O AGRUPAMENTO OBTIDO PARA O CONJUNTO DE DADOS DE PLACAS DENTÁRIAS GERAL.

	Eixo 1	Eixo 2
Autovalores	48,51	8,907
Porcentagem	83,546	15,339
Porcentagem Acumulada	83,546	98,886

TABELA 12. CONJUNTO DE AUTOVALORES, QUE EXPLICAM O AGRUPAMENTO OBTIDO PARA O CONJUNTO DE DADOS DE PLACAS DENTÁRIAS GERAL. A VARIÁVEL MAIS IMPORTANTE ESTÁ ASSINALADA.

	Eixo 1	Eixo 2
Variável 1	0,001	-0,022
Variável 2	-0,004	0,004
Variável 4	-0,003	-0,018
Variável 7	0,003	-0,027
Variável 8	-0,027	0,004
Variável 10	-0,002	-0,009
Variável 13	0,01	-0,03
Variável 14	-0,018	-0,005
Variável 15	-0,007	0,024
Variável 19	0,999	-0,039
Variável 20	0,04	0,998

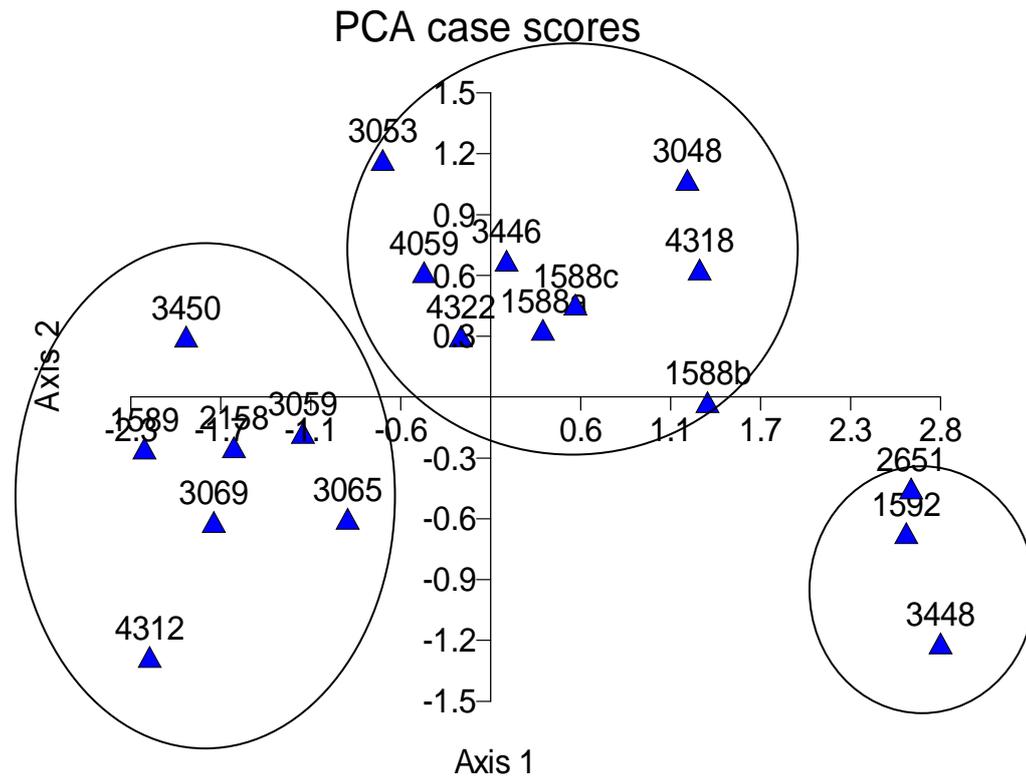


GRÁFICO 18. GRÁFICO DE DISTRIBUIÇÃO DAS AMOSTRAS (GRUPOS PROPOSTOS) EM RELAÇÃO ÀS DUAS COMPONENTES PRINCIPAIS NO CONJUNTO PLACAS DENTÁRIAS DA FORMAÇÃO SOLIMÕES.

Análise de Correspondência

Na Tabela 13 podemos observar o conjunto de autovalores que explicam o agrupamento obtido, juntamente com a porcentagem acumulada. Os três primeiros eixos são os mais explicativos, correspondendo a 88,785%.

Na Tabela 14 são apresentados os autovalores, para todas as variáveis. Os valores destacados correspondem àqueles para a variável mais importante, em relação ao eixo.

Os gráficos 19, 20 e 21 mostram a distribuição das amostras, incluindo a espacial, em relação aos três principais eixos.

O Gráfico 19 apresenta dois grupos e o 20 mostra a presença de um grupo bem marcado.

O Gráfico 21 apresenta uma distribuição mais ampla das amostras, não podendo ser evidenciado um grupo.

TABELA 13. CONJUNTO DE AUTOVALORES, QUE EXPLICAM O AGRUPAMENTO OBTIDO PARA O CONJUNTO DE DADOS DE PLACAS DENTÁRIAS GERAL.

	Eixo 1	Eixo 2	Eixo 3
Autovalores	0,01	0,006	0,003
Porcentagem	48,284	27,39	13,11
Porcentagem Acumulada	48,284	75,675	88,785

TABELA 14. CONJUNTO DE AUTOVALORES, QUE EXPLICAM O AGRUPAMENTO OBTIDO PARA O CONJUNTO DE DADOS DE PLACAS DENTÁRIAS GERAL, ONDE A VARIÁVEL MAIS IMPORTANTE ESTÁ ASSINALADA.

	Eixo 1	Eixo 2	Eixo 3
Variável 1	-0,038	-1,743	-5,16
Variável 2	1,485	-0,504	-0,353
Variável 4	0,559	-1,259	-3,271
Variável 7	0,265	-1,309	-2,782
Variável 8	3,058	-3,351	1,31
Variável 10	0,692	-0,979	-2,188
Variável 13	-0,431	-1,709	-2,22
Variável 14	3,502	-4,657	3,945
Variável 15	2,715	0,083	0,664
Variável 19	0,582	-0,37	-0,739
Variável 20	-0,757	-0,158	0,332

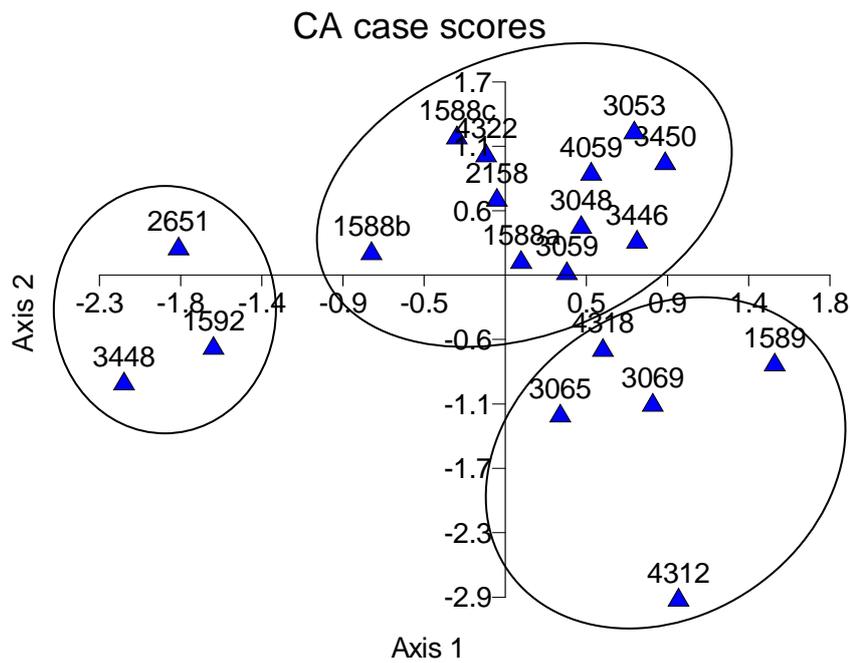


GRÁFICO 19. GRÁFICO DE DISTRIBUIÇÃO DAS AMOSTRAS (GRUPOS PROPOSTOS) EM RELAÇÃO ÀS DUAS COMPONENTES PRINCIPAIS NO CONJUNTO PLACAS DENTÁRIAS DA FORMAÇÃO SOLIMÕES.

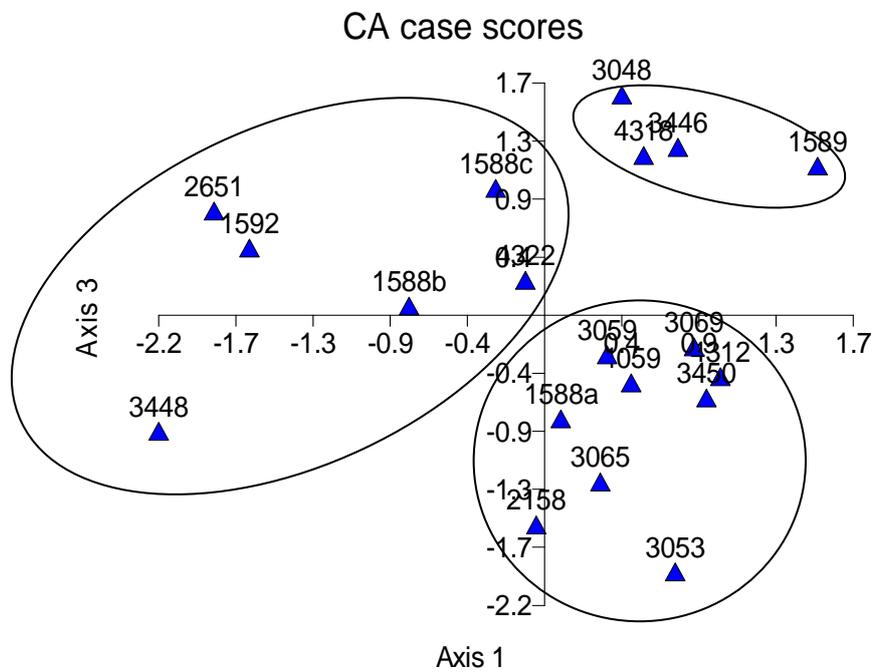


GRÁFICO 20 GRÁFICO DE DISTRIBUIÇÃO DAS AMOSTRAS (GRUPOS PROPOSTOS) EM RELAÇÃO ÀS DUAS COMPONENTES PRINCIPAIS NO CONJUNTO PLACAS DENTÁRIAS DA FORMAÇÃO SOLIMÕES.

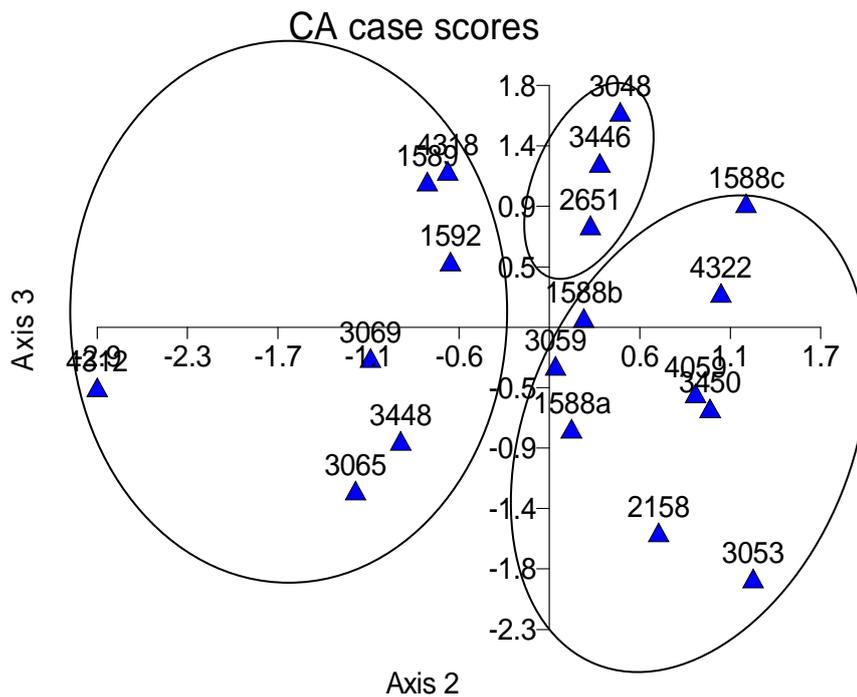


GRÁFICO 21 GRÁFICO DE DISTRIBUIÇÃO DAS AMOSTRAS (GRUPOS PROPOSTOS) EM RELAÇÃO ÀS DUAS COMPONENTES PRINCIPAIS NO CONJUNTO PLACAS DENTÁRIAS DA FORMAÇÃO SOLIMÕES.

Para este conjunto de dados, a Análise de Agrupamentos mostrou a presença de subgrupos, comprovados pelas análises multivariadas. Fica evidenciada a separação de dois grupos.

Tanto a Análise de Componentes Principais, como a de Correspondência, mostraram a presença de três grupos, sendo melhor observados na Análise de Componentes Principais.

DIPNOIFORMES BRASILEIROS

Para estas análises foram utilizadas as placas dentárias de Osteichthyes Dipnoiformes coletadas nas regiões dos estados de São Paulo, Acre e Maranhão, além de outras previamente coletadas que se encontram nas coleções da Universidade Federal do Acre (UFAC),

Universidade Federal do Maranhão (UFMA), Universidade Estadual Paulista (*Campus* Rio Claro), Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (PUCRS) e Museu Nacional (MN).

As variáveis utilizadas nesta análise foram às mesmas usadas para os Dipnoiformes das formações Corumbataí, Itapecuru e Solimões. Foram descartadas as variantes que não eram comuns a todos os morfótipos. Justifica-se porque as placas dentárias apresentam número de cúspides variáveis e, em alguns casos, estão sempre fundidas aos ossos maxilares ou mandibulares, mascarando espessura e peso da placa dentária.

Inicialmente foi realizada uma Análise Estatística Descritiva, utilizando as variáveis comuns. Os valores adotados para as análises multivariadas foram de suas médias.

Os agrupamentos foram informalmente denominados PA, PB, PC, PD, PE, PF, PG, PH, PI, PJ e PPQ (para amostras provenientes da Bacia do Paraná); ICA, ICB, ICC, Afr, Asi, Prot e Arch (para aquelas da Bacia de São Luís / Grajaú-Ilha do Cajual); e AA, AB, AC e AD para as provenientes da Bacia do Acre.

O conjunto das médias das variáveis é apresentado na tabela abaixo (Tabela 15):

TABELA 15. VALORES DE MÉDIA DAS VARIÁVEIS, OBTIDOS PARA O CONJUNTO DE DADOS DE PLACAS DENTÁRIAS DOS DIPNOIFORMES BRASILEIROS.

	1	2	4	7	8	10	13	14	15	18	19	20	22
PA	0,482	0,518	1,000	1,051	1,333	1,473	0,293	0,911	1,129	4	1,500	0,695	1,498
PB	0,530	0,470	0,992	1,480	1,307	1,737	0,579	1,001	1,057	4	1,399	0,701	1,526
PC	0,559	0,576	1,134	1,588	1,134	1,798	0,838	0,942	0,750	4	1,400	0,635	1,798
PD	0,535	0,567	1,102	1,300	1,379	1,678	0,547	0,998	0,797	3	1,257	0,592	1,102
PE	0,559	1,169	1,710	1,553	1,571	2,234	1,309	0,908	0,401	3	1,370	1,140	1,710
PF	0,855	0,935	1,790	1,451	1,805	2,345	0,502	0,906	0,708	3	0,979	0,591	1,790
PG	0,864	0,846	1,710	1,870	2,155	2,522	0,544	1,513	1,318	3	0,958	0,576	1,710
PH	0,814	0,889	1,703	1,583	2,065	2,360	0,544	0,992	0,726	3	1,471	1,103	1,703
PI	0,489	0,507	0,996	1,150	1,344	1,473	0,376	0,931	1,047	4	1,456	0,683	1,523
PJ	0,582	0,568	1,150	1,709	1,596	2,099	0,714	1,200	1,269	4	1,368	0,482	1,634
AA	0,567	0,401	0,969	1,344	1,274	1,806	0,816	0,803	0,480	3	39,783	18,515	0,969
AB	0,628	0,456	1,084	1,337	1,710	1,822	0,779	1,108	0,476	3	40,445	19,693	1,084
AC	0,635	0,349	0,984	1,543	0,859	1,874	1,054	0,450	0,321	3	47,202	17,738	0,984
AD	0,698	0,332	1,030	1,510	0,908	1,920	0,873	0,489	0,480	3	40,075	22,250	1,030
Afr	0,244	0,155	0,387	1,096	1,000	1,199	0,742	0,881	0,932	8	51,983	27,151	0,939
Asi	0,198	0,244	0,442	1,169	1,088	1,280	0,547	0,954	0,954	7	13,240	7,073	1,041
ICA	0,441	0,196	0,637	1,889	1,837	1,942	1,239	1,780	1,815	5	73,658	43,995	1,187
ICB	0,634	0,349	0,983	2,432	2,455	2,525	1,193	2,333	2,356	4	66,097	24,423	1,478
ICC	0,514	0,289	0,800	1,882	1,598	1,997	1,042	1,474	1,608	5	60,350	29,716	1,351

ANÁLISE ESTATÍSTICA MULTIVARIADA

Para estabelecer a correlação entre as variáveis precedeu-se à Análise de Agrupamento, utilizando-se o Coeficiente de Pearson entre variáveis e a Distância Euclidiana entre amostras.

Utilizou-se para tanto o *software* MVSP Plus, versão 3.1 para Windows 98 e Statistica versão 5.5.

Após a Análise de Agrupamento foram efetuadas as análises de Componentes Principais e de Correspondência. Os valores resultantes são mostrados em gráficos e tabelas, com seus respectivos autovalores e autovetores.

Análise de Agrupamento

No Gráfico 22 podemos observar que existem dois conjuntos de variáveis. O primeiro é composto pelas variáveis 1, 2, 4 e 22 e o segundo por 8, 10, 13, 14, 15, 18 e 19.

Os grupos apresentam baixos valores de correlação. Observa-se, entretanto que existe uma correlação intragrupo.

No Gráfico 23 observa-se no nível 15 três grupos, ficando bem marcado o agrupamento entre aquelas das bacias de Paraná, Acre e São Luís / Grajaú.

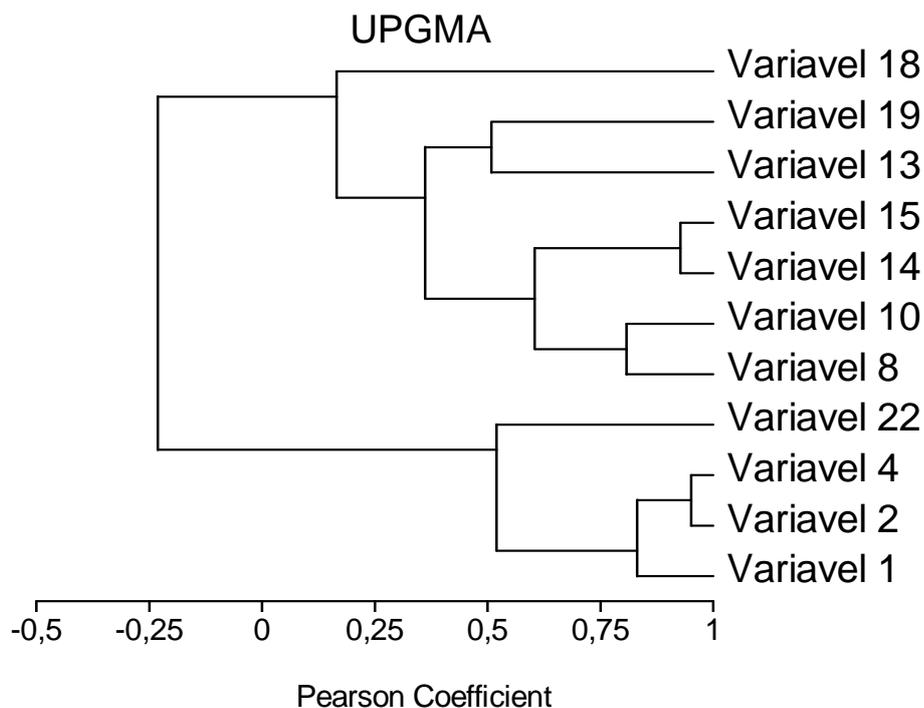


GRÁFICO 22 DENDOGRAMA MOSTRANDO A RELAÇÃO ENTRE AS VARIÁVEIS.

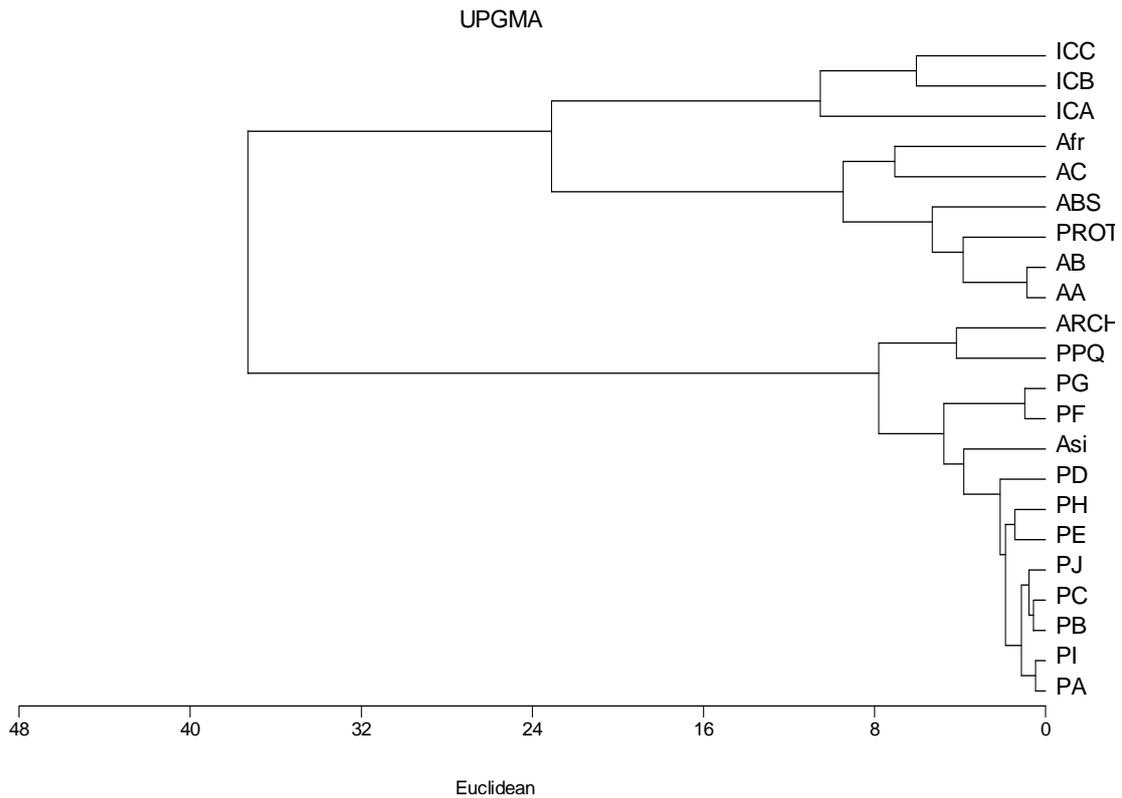


GRÁFICO 23 DENDOGRAMA MOSTRANDO A RELAÇÃO ENTRE AS AMOSTRAS.

Análise de Componentes Principais

Na Tabela 16 podemos observar o conjunto de autovalores que explicam o agrupamento obtido, juntamente com a porcentagem acumulada. Os dois primeiros eixos são os mais explicativos, correspondendo a 99,735%.

Na Tabela 17 são apresentados os autovalores, para todas as variáveis. Os valores destacados correspondem àqueles para a variável mais importante, em relação ao eixo.

O Gráfico 24 mostra a distribuição das amostras, incluindo a espacial, em relação aos dois principais eixos.

TABELA 16. CONJUNTO DE AUTOVALORES, QUE EXPLICAM O AGRUPAMENTO OBTIDO PARA O CONJUNTO DE DADOS DE PLACAS DENTÁRIAS GERAL.

	Eixo 1	Eixo 2
Autovalores	415,980	2,543
Porcentagem	99,129	0,606
Porcentagem Acumulada	99,129	99,735

TABELA 17. CONJUNTO DE AUTOVALORES, QUE EXPLICAM O AGRUPAMENTO OBTIDO PARA O CONJUNTO DE DADOS DE PLACAS DENTÁRIAS GERAL. A VARIÁVEL MAIS IMPORTANTE ESTÁ ASSINALADA.

	Eixo 1	Eixo 2
Variável 1	-0,002	-0,105
Variável 2	-0,009	-0,103
Variável 4	-0,011	-0,198
Variável 8	0,004	-0,013
Variável 10	0,001	-0,089
Variável 13	0,010	0,046
Variável 14	0,010	0,086
Variável 15	0,012	0,145
Variável 18	0,022	0,949
Variável 19	0,999	-0,027
Variável 22	-0,007	-0,010

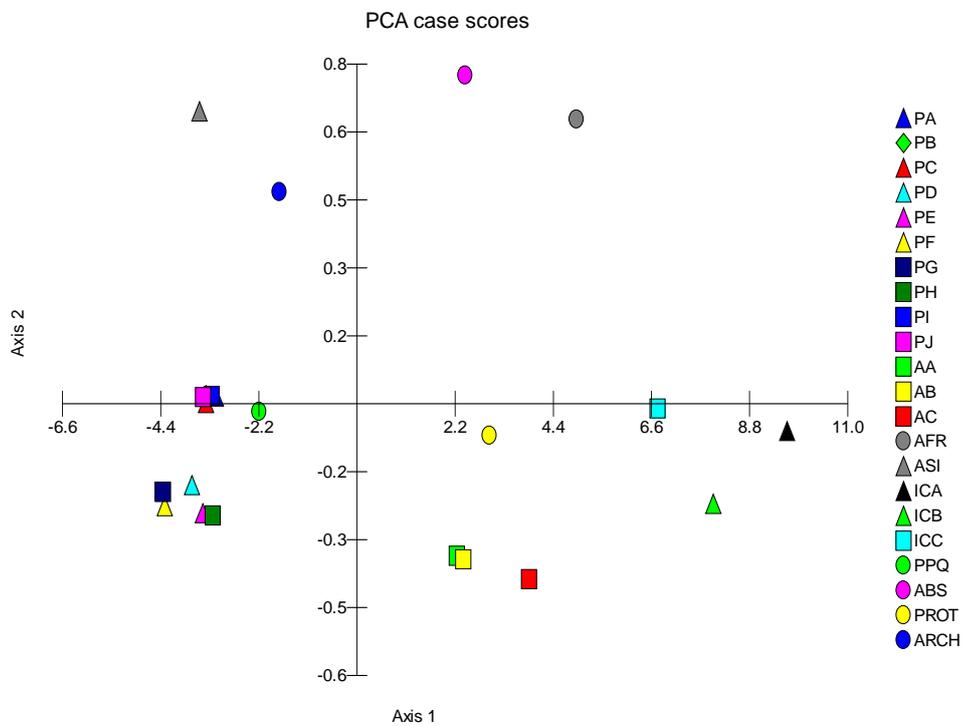


GRÁFICO 24. GRÁFICO DE DISTRIBUIÇÃO DAS AMOSTRAS (GRUPOS PROPOSTOS) EM RELAÇÃO ÀS DUAS COMPONENTES PRINCIPAIS.

Análise de Correspondência

Na Tabela 18 podemos observar o conjunto de autovalores que explicam o agrupamento obtido, juntamente com a porcentagem acumulada. Os dois primeiros eixos são os mais explicativos, correspondendo a 90,132%.

Na Tabela 19 são apresentados os autovalores, para todas as variáveis. Os valores destacados correspondem àqueles para a variável mais importante, em relação ao eixo.

Os gráficos 25 e 26 mostram a distribuição das amostras, incluindo a espacial, em relação aos dois principais eixos. O Gráfico 26 apresenta ainda as variáveis que são mais importantes para os subgrupos observados na Análise de Agrupamentos.

TABELA 18. CONJUNTO DE AUTOVALORES, QUE EXPLICAM O AGRUPAMENTO OBTIDO PARA O CONJUNTO DE DADOS DE PLACAS DENTÁRIAS GERAL.

	Eixo 1	Eixo 2
Autovalores	0,098	0,020
Porcentagem	74,743	15,389
Porcentagem Acumulada	74,743	90,132

TABELA 19. CONJUNTO DE AUTOVALORES, QUE EXPLICAM O AGRUPAMENTO OBTIDO PARA O CONJUNTO DE DADOS DE PLACAS DENTÁRIAS GERAL, ONDE A VARIÁVEL MAIS IMPORTANTE ESTÁ ASSINALADA.

	Eixo 1	Eixo 2
Variável 1	1,885	-2,485
Variável 2	2,757	-3,056
Variável 4	2,305	-2,761
Variável 8	1,427	-0,238
Variável 10	1,514	-0,767
Variável 13	0,721	0,478
Variável 14	1,072	0,971
Variável 15	0,953	1,731
Variável 18	1,016	2,223
Variável 19	-0,672	-0,177
Variável 22	1,848	-0,432

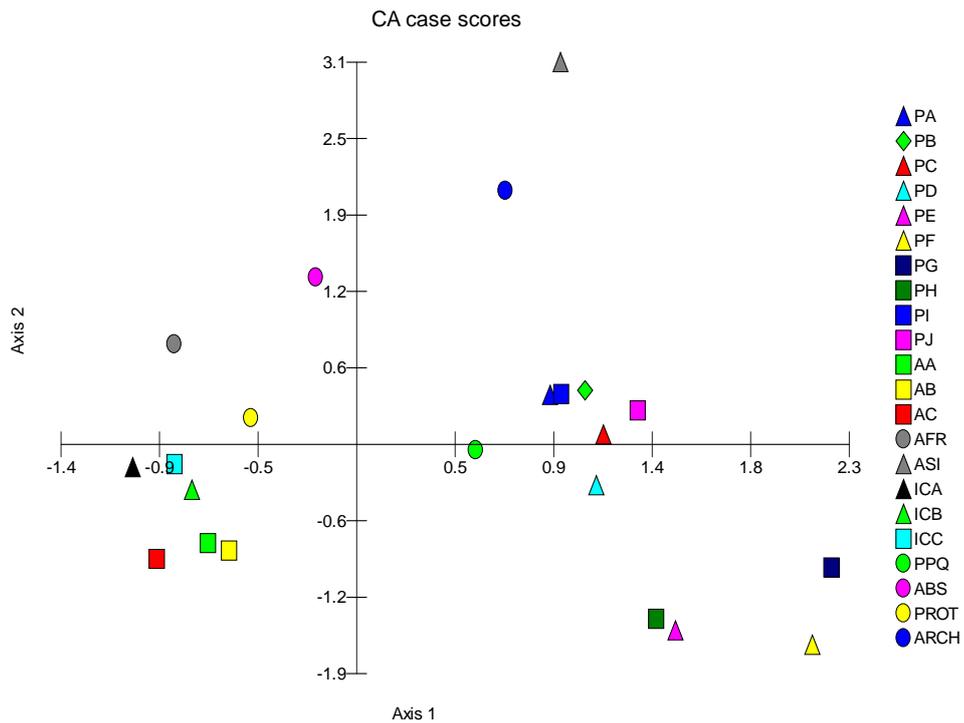


GRÁFICO 25. GRÁFICO DE DISTRIBUIÇÃO DAS AMOSTRAS (GRUPOS PROPOSTOS) EM RELAÇÃO ÀS DUAS COMPONENTES PRINCIPAIS.

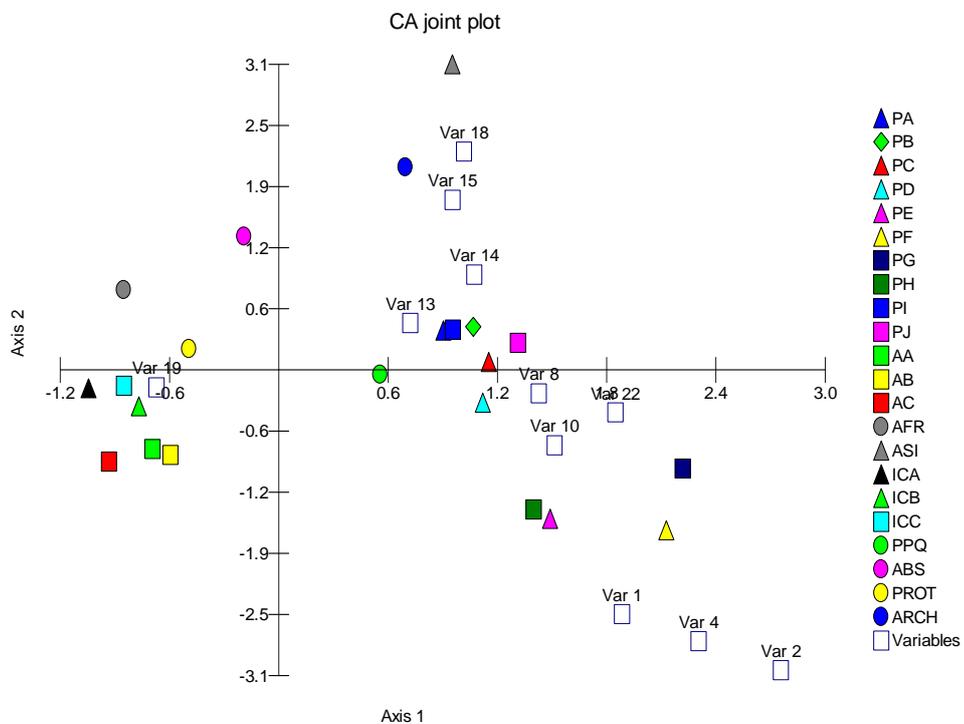


GRÁFICO 26. GRÁFICO DE DISTRIBUIÇÃO DAS AMOSTRAS (GRUPOS PROPOSTOS) EM RELAÇÃO ÀS DUAS COMPONENTES PRINCIPAIS E ÀS VARIÁVEIS IMPORTANTES PARA ESTA DISTRIBUIÇÃO.

ANÁLISE HISTOLÓGICA

Röse (1892) foi o primeiro autor a descrever feições microscópicas de estruturas histológicas de placas dentárias. Dois tecidos foram reconhecidos como constituintes das placas dentárias, a vitrodentina e a dentina.

A dentina tem um papel central no apoio e na função do dente, sendo formada na interface do epitélio dentário e mesênquima dental, sendo a ligação vital, ou barreira seletiva, entre os suplementos sensoriais e vasculares da polpa e a superfície funcional do dente (Smith & Sansom, 2000).

Segundo Smith & Sansom (2000) existe uma notável confusão na literatura, descrevendo tecidos exoesqueléticos, quase tanto como a variação histológica encontrada em dentes de peixes fósseis e atuais. Muito disto origina-se na concepção de que a dentina deveria ser comparada com o osso, a níveis macroscópico do arranjo do tecido e de composição celular e matriz.

Os primeiros registros de dentina são do Cambriano Superior, cerca de 510 milhões de anos. Ocorreu rápida diversificação de tecidos durante Ordoviciano e Siluriano Inferior. A variedade de tecidos encontrada nestes períodos é maior que em toda a evolução dos vertebrados nos 450 milhões de anos subseqüentes.

Segundo Lumsden (1987), o surgimento inicial da dentina no exoesqueleto, em grande parte como uma cobertura protetora da pele, provavelmente deu-se nos agnatos do Ordoviciano, para descobertas táteis, de temperatura e mudanças osmóticas. Células derivadas da crista neural, inicialmente com função sensorial, tornaram-se uma população de elementos histológicos esqueletogênicos, possibilitando uma função sensorial (Smith & Sansom, 2000).

Segundo Wheeler *et al.* (1982) a dentina é um tecido densamente calcificado, que constitui a maior parte do dente. Muito semelhante ao osso quanto a sua composição. Porém mais mineralizado e, portanto mais duro.

Os odontoblastos são as células responsáveis pela formação da dentina. Diferenciam-se na superfície da papila dentária, formando uma camada única de células colunares altas, que se justapõe àquela de ameloblastos do órgão do esmalte.

Os odontoblastos iniciam a formação do dente através da deposição de matriz dentinária orgânica, entre as camadas odontoblásticas e ameloblásticas. A calcificação desta, a partir de dentina, induz a formação de esmalte pelos ameloblastos.

A formação de dentina prossegue graças à deposição contínua, pelos odontoblastos, de matriz orgânica e sua subsequente calcificação. Ao contrário dos ameloblastos, cada odontoblasto deixa atrás de si um delgado prolongamento citoplasmático, o qual está alojado em um delicado túbulo de matriz dentinária, que se irradia para a periferia.

Quando a dentina está completamente formada, fica entremeada por prolongamentos odontoblásticos que se irradiam a partir dos corpos celulares situados na superfície da papila dentária, agora reduzidos, que constituem a polpa.

Após a formação completa do dente, uma pequena quantidade de dentina menos organizada, chamada secundária, continua a ser produzida, resultando na obliteração progressiva da cavidade pulpar, à medida que o indivíduo envelhece.

A destruição do tecido, que ocorre com certa frequência pelo próprio desgaste do dente, provoca uma reação nos odontoblastos, que reiniciam a síntese de nova dentina. Esta apresentará uma estrutura menos regular que a existente (Junqueira & Carneiro, 1990).

Diferenças no desenvolvimento, representados por estágio na série evolutiva, são explicados por um processo progressivo de retração dos odontoblastos em direção centrípeta à cavidade pulpar. No início os corpos celulares eram presos em uma matriz (odontocitos) e posteriormente ficavam livres dentro da cavidade pulpar. Esta evolução está acompanhada por aumento na polaridade dos odontoblastos e redução para um único processo celular, com tendência para formar uma única camada na superfície da polpa, ou ainda agrupamentos separados de células em grupos retidos em separado, com pequenos canais pulpares.

Os quatro padrões em dentinas primitivas, tidas como uma série de transformação, são denominadas mesodentina, semi-dentina, metadentina e ortodentina. São baseadas nos padrões de distribuição das células e nos processos na matriz de dentina. (Smith & Sansom, 2000) (Figura 41).

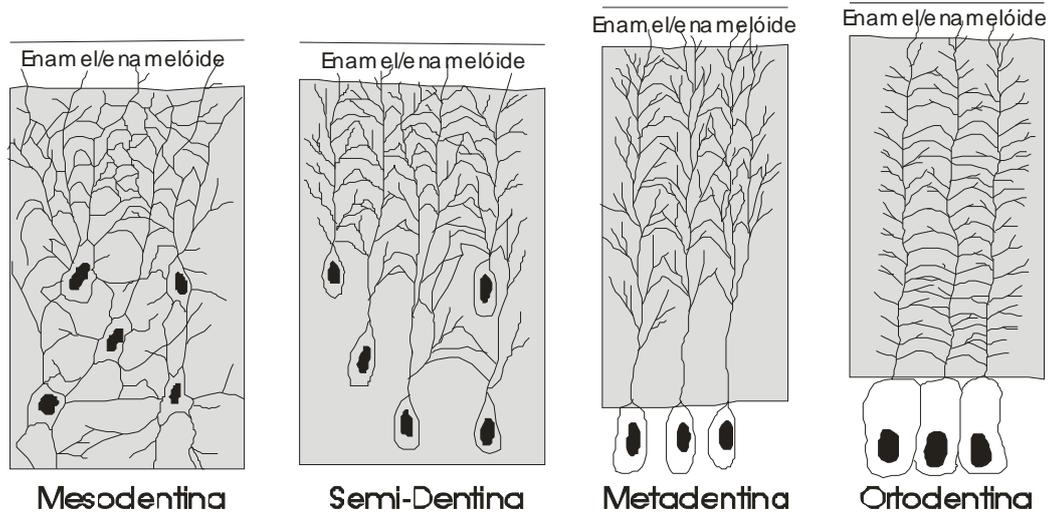


FIGURA 41. DIFERENTES PADRÕES DE DENTINA EM VERTEBRADOS PRIMITIVOS, MOSTRANDO O ARRANJO CELULAR E SUAS CONEXÕES COM OS PROCESSOS CELULARES (SMITH & SANSON, 2000).

Alguns tipos de dentina, como palial (manto) e circumpulpar, distribuídas ao redor da cavidade pulpar aberta, apresentam um padrão de distribuição paralelo, mas ramificado, dos túbulos. São então consideradas como Ortodentina, cuja variação ainda incluem Plicidentina, que ocorre na base de dentes cônicos e Vasodentina, onde capilares são inclusos na Dentina Circumpulpar.

Na Ortodentina a matriz tem fibras grossas radiais para a borda exterior na camada do manto (dentina palial), e fibras finas paralelas à superfície de formação na Dentina Circumpulpar.

Onde a cavidade pulpar é preenchida com dentina, incorporando o suprimento vascular pulpar, denomina-se osteodentina. Inicialmente desenvolve-se como dentina trabecular e posteriormente torna-se compacta, preenchendo os espaços do tecido macio ao redor dos vasos sanguíneos.

Um arranjo especial de osteodentina é encontrado em dentes triturantes planos, adaptados a resistir à abrasão, apresentando arranjo regular e vertical dos canais vasculares, dando à dentina uma aparência tubular. É então chamada de dentina tubular.

Na dentina colunar cada canal é cercado por dentina circumvascular. Mas ao contrário, uma osteodentina mais irregular ocorre, uma dentina hipermineralizada muito especializada, chamada de petrodentina.

Lison (1941) foi o primeiro a tratar da histogênese da vitrodentina, o principal tecido componente das placas dentárias, designando-o como petrodentina.

Em peixes, o termo petrodentina refere-se a uma dentina hipermineralizada, que se desenvolve muito próxima da dentina trabecular, diferenciando-se desta pelo grau de mineralização (Lison, 1941).

Segundo Denison (1974) a petrodentina é depositada por células idênticas às que depositam a osteodentina, outro importante tecido constituinte das placas dentárias. Mas Smith (1985) informa que células especializadas, denominadas petroblastos, secretam a petrodentina.

—rvig (1976 b) comparou a dentina em vários gêneros de Dipnoiformes, com a petrodentina definida por Lison (1941). Concluiu que um tipo hipermineralizado, com feições estruturais equivalentes a petrodentina, está presente em formas tão antigas como aquelas do Devoniano.

Denison (1974) também descreveu dentina hipermineralizada em muitos outros gêneros de Dipnoiformes, incluindo *Dipterus fleischeri*, do Devoniano. Embora não tenha se referido a petrodentina.

Um tecido comparável, com uma alta porcentagem mineral, e baixa de matriz orgânica, derivada pela modificação da dentina matriz, é o capuz apical de enamelóide, presente nos dentes de elasmobrânquios e teleósteos (Smith, 1980).

Entretanto o arranjo da petrodentina nas placas dentárias apresenta características que a distinguem do enamelóide.

Smith (1984 b) apresenta três aspectos da dentina hipermineralizada, presente nas placas dentárias de Dipnoiformes:

- 1 - arranjo, microestrutura e crescimento da petrodentina nas placas dentárias das formas atuais;
- 2 - caracteres usados para identificação da petrodentina para observação em luz polarizada, microrradiografia e microscopia eletrônica;
- 3 - análise da distribuição da petrodentina nas placas dentárias, através do registro fóssil,

O tecido das placas dentárias de Dipnoiformes, chamado de petrodentina (Lison, 1941) foi primeiramente descrito por Owen (1839) em *Protopterus annectens*, como substância mais clara em relação à coloração de dentina e osso.

Por sugestão de Lison (1941), um novo termo deveria ser usado para este tipo de dentina, sendo necessário diferenciar o tecido hipermineralizado dos Dipnoiformes dos outros

encontrados em Elasmobranchii e Holocephali, chamados de vitrodentina. Tanto Kerr (1903), quanto Nielsen (1932), caracterizaram-na pela extrema dureza.

—rvig (1967) e Schmidt & Keil (1971) discutiram a estrutura do tecido encontrado nas placas dentárias de Dipnoiformes, em relação à durodentina, sinônimo de enamelóide para Poole (1967), em dentes de Elasmobranchii e Actinopterygii.

Todos estes termos foram empregados para um único componente estrutural da placa dentária. E em suas propriedades de dureza e translucidez.

Outros termos para tecidos dentais são derivados do arranjo composicional dos tecidos moles e duros, sendo denominados sindentina (Thomasset 1928, 1930), dentina tubular (Nielsen, 1932; Moy-Thomas, 1939), osteodentina pseudohaversiana (Lison, 1941), pleromin vascular ou compacta (—rvig, 1976 b), dentina trabecular (Denison, 1974) e dentina colunar central (Kemp, 1979).

O termo dentina tubular (Denison, 1974) é baseado no arranjo paralelo dos canais vasculares, que vão da superfície de formação àquela de trituração, nas placas dentárias.

—rvig (1951) estudou tecidos em placodermos e elasmobrânquios, reconhecendo que dentina tubular é um tecido distintivo, diferente da trabecular (osteodentina) muito encontrada em dentes de peixes. O autor chegou a esta conclusão observando que a primeira possui um caminho ontogênético e uma estrutura diferente da segunda.

Esta afirmação é fundamental na diferente origem celular no tecido intersticial. Mesmo assumindo que a componente tubular seja análoga a osteodentina.

Lison (1941) constatou a mesma dificuldade, em relação à terminologia para o tecido ao redor da petrodentina em toda a placa dentária. Chamou este tecido de osteodentina pseudohaversiana. Este termo é desnecessário, pois aceita-se que o componente da dentina, disposto em camadas concêntricas, ao redor dos canais vasculares, pode ser comparado ao *osteon* (*denteon*).

Estes podem formar ambos, por analogia ao osso compacto, com ou sem reabsorção de tecido intersticial.

—rvig (1967) diz que o termo osteodentina inclui todas as dentinas que começam em trabéculas de tecidos mineralizados (com fibras alternadas e feixes grosseiros = *woven-fibred, coarse-bundled*). Tornam-se compactas pelo crescimento ao redor de vasos sanguíneos de camadas concêntricas de dentina (*denteons*).

A osteodentina é um tecido encontrado na margem das colunas triturais em placas dentárias de Dipnoiformes e Holocephali.

Para –rving (1967) *pleromin* é um tecido hipermineralizado, formado inicialmente na posição superficial, com crescimento contínuo em direção à base. É o maior componente das cristas das placas dentárias, sendo equivalente à petrodentina.

–rving (1967a, b) propôs o reconhecimento de dois tipos de pleromin. O primeiro é o vascular, sinônimo de dentina tubular, encontrado em *Neoceratodus* e *Ceratodus*. O segundo é o compacto, formado por blocos ou colunas de petrodentina, sem canais vasculares, exceto na margem da coluna tritural. Foi tipicamente descrito para *Neoceratodus*, *Monongahela* e *Lepidosiren*.

Kemp (1979) rejeitou todos os termos anteriores, criando a dentina colunar central para as placas dentárias de *Neoceratodus forsteri*.

DISTRIBUIÇÃO DE PETRODENTINA NOS DIPNOIFORMES

Todos os tecidos de Dipnoiformes, descritos por –rving (1967, 1976 a, b) como pleromin, possuem as mesmas propriedades do tecido descrito por Lison (1941) como petrodentina (Smith, 1984 b).

Schmidt & Keil (1971) notaram que a petrodentina se forma sem contato com as células dentais epiteliais, diferentemente do enamelóide.

–rving (1967 a, b) considera que a produção de pleromin é feita pelos pleromoblastos, um tipo especial de células cuja histogênese é diferente do enamelóide. Mas Lison (1941) originalmente descreveu duas populações de células que se desenvolvem na cavidade pulpar:

- petroblastos, células que secretam petrodentina;
- odontoblastos, células responsáveis pela produção de dentina.

Os caracteres utilizados para descrever a petrodentina são apresentados abaixo, segundo Smith (1984 b):

- 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 pertencente ao mineral componente, bandas cruzadas em altos ângulos;

6 - sinais opostos de birrefringência em regiões adjacentes, cada banda inclinada 45° em relação ao eixo vertical;

7 - formação ocorrendo de uma matriz fibro-basal, com cristais em grupos que retêm a orientação da fibra;

8 - continuação dos cristais-fibras com as bandas de colágeno-fibra nas margens;

9 - extrema redução de matriz orgânica, concomitante com a mineralização;

10 - crescimento seqüencial contínuo para a superfície abtriturada a partir de células pulpares;

11 - desenvolvimento posterior na histogênese dos tecidos de cada dentículo ou região;

12 - formadas nos primeiros estágios ontogenéticos das placas dentárias.

Os caracteres mais importantes para a distinção entre petrodentina e enamelóide são os itens 10 e 11, segundo Smith (1984 b). Observam-se linhas de crescimento, paralelas à superfície superior da cavidade pulpar, em muitos gêneros fósseis, mostrando que o crescimento é contínuo e extensivo (caráter 10).

GÊNEROS RECENTES

O primeiro registro de histologia em placas dentárias de Dipnoiformes foi de Owen (1839, 1841) para de *Protopterus annectens* e em 1845 para *Lepidosiren paradoxa*. Günther (1871) descreveu uma substância clara entre os canais vasculares em *Neoceratodus forsteri*.

Lison (1941) demonstrou o desenvolvimento de petrodentina em estágios larvais de *Protopterus aethiopicus*, mostrando que este tecido está presente desde o início do estágio ontogenético.

Segundo Smith (1984 a) nos Dipnoiformes recentes a petrodentina é secretada a partir de células pulpares. Após a formação de um cone primário de dentina.

Kemp (1979), estudando *Neoceratodus forsteri*, mostrou que petrodentina começa a formar-se a partir de células pulpares dentro da dentina primária, com crescimento contínuo a partir desta superfície, contribuindo para a massa de tecido da placa dentária.

Tomes (1904) mostrou, em seção de placa dentária de *Lepidosiren paradoxa*, a aparente superposição de camadas de material translúcido (petrodentina). Denison (1974) ilustrou algo similar da mesma espécie, descrevendo a mesma região como hipermineralizada.

—rvig (1976 b) também ilustrou, em seções horizontais, a birrefringência da petrodentina e as características microestruturais em luz polarizada das bandas radiais, ao redor dos canais vasculares.

Estudos preliminares mostraram, através de micro-radiografias, que petrodentina é quatro vezes e meio mais densa que a dentina (Smith 1980, 1984 a).

O arranjo da dentina hipermineralizada em *Protopterus* e *Lepidosiren* foi descrito por Denison (1974), com alternância de colunas de petrodentina e dentina trabecular.

Petrodentina está presente em todas as formas atuais, sendo a única diferença o arranjo dos canais vasculares pulpais e seu ângulo da frente de formação, presentes na superfície de trituração. Muitas das feições gerais de histogênese e crescimento são divididas entre representantes recentes e fósseis.

Por isto o crescimento da petrodentina ocorre da superfície anterior para aquela de trituração, no espaço formado pela reabsorção do osso. Esta região de crescimento pode ser extensa ou estreita, mas em ambos os casos o crescimento é diferenciado.

Nos locais onde os canais vasculares pulpais incluem-se na superfície como uma invaginação, o crescimento da petrodentina é interrompido. Estes canais começam a estreitar-se por um lineamento da dentina circumpulpa acamada por odontoblastos, cada um deixando finas ramificações na petrodentina e nos túbulos, conectando-os com os canais pulpares.

Lison (1941) sugeriu dois possíveis métodos de origem da dentina trabecular pelos canais. O primeiro por reabsorção, o segundo pela ausência de crescimento localizado na superfície da câmara pulpar.

GÊNEROS FÓSSEIS

A ultraestrutura da petrodentina nos Ceratodontidae foi mostrada por *—rvig* (1976 b) em gêneros do Triássico, e em Lepidosirenidae, apresentando cristais fibrosos e entrelaçados a bandas fibrosas.

—rvig (1976 b) referiu-se a petrodentina (pleromin) como um tecido entre os canais vasculares. Isto tinha sido previamente concluído por Lison (1941).

Aparentemente todas as formas das famílias Lepidosirenidae e Ceratodontidae possuem petrodentina como a maior componente em suas placas dentárias. Mas sua distribuição nos fósseis mostra-se em vários outros gêneros, como *Neoceratodus*, *Gnathorhiza* e também em várias formas do Devoniano (Smith, 1984 b).

Os Dipnoiformes do Devoniano são de grande importância na distribuição da petrodentina através do registro estratigráfico. Denison (1974) sugeriu que dentina especializada (tubular / pleromin vascular) ocorre apenas em morfótipos pós-devonianos.

—rvig (1967) assumiu que a dentina hipermineralizada (petrodentina) ocorre em muitos Dipnoiformes do Devoniano e citou como exemplo *Scaumenacia* e *Rhinodipterus*.

Campbell & Barwick (1983) sugeriram que os Dipnoiformes devonianos apresentam dois tipos diferentes de dentição: placas de dentina ou pequenos denticulos, com cristas marginais de dentina.

Se for aceito que o caráter placas dentárias é derivado, e que o primitivo é a ausência destas, isto gera discussão sobre o surgimento da petrodentina. Ou seja, se este tipo de tecido está presente apenas em Dipnoiformes mais evoluídos, associado apenas a placas dentárias, ou se encontrava-se previamente nos peixes pulmonados primitivos, que não as possuíam.

A morfologia da superfície de trituração das placas dentárias é afetada pela distribuição de petrodentina e dentina trabecular (Tabaste, 1963).

Segundo Smith (1984 b) a petrodentina não está confinada aos Dipnoiformes avançados, mas é presente nas formas como *Dipterus* e *Chirodipterus*, do Meso-Devoniano.

Denison (1974) e —rvig (1976) sugerem que um tipo de dentina hipermineralizada está presente em várias formas do Devoniano. Em *Dipterus* está confinada aos denticulos de cada crista. Mas em *Chirodipterus* está presente em grande parte da placa dentária.

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* (Figura 42).

Os gêneros diferem na microestrutura de seus tecidos, no arranjo dos canais vasculares e na proporção de petrodentina em relação à dentina trabecular. Estas diferenças incluem o padrão das bandas de cristais fibrosos, como ramificações e extensão da penetração nos túbulos, a partir das células nos canais pulpares.

A petrodentina difere da dentina trabecular por sua extrema dureza, resultado de altos níveis de mineralização e redução de matriz orgânica. É produzida por células especializadas na superfície pulpar, ou cavidade e / ou canal pulpar, em uma seqüência relativamente contínua de crescimento, caracterizando-a como um tecido único.

A microestrutura da petrodentina madura, na qual predominam relativamente grandes cristais, é agrupada em bandas paralelas, mas os túbulos onde ocorrem os processos celulares dos odontoblastos estão ausentes.

As linhas de crescimento podem ser observadas em muitas formas fósseis, funcionando como guia na identificação das áreas e da direção de crescimento (Smith, 1984 b).

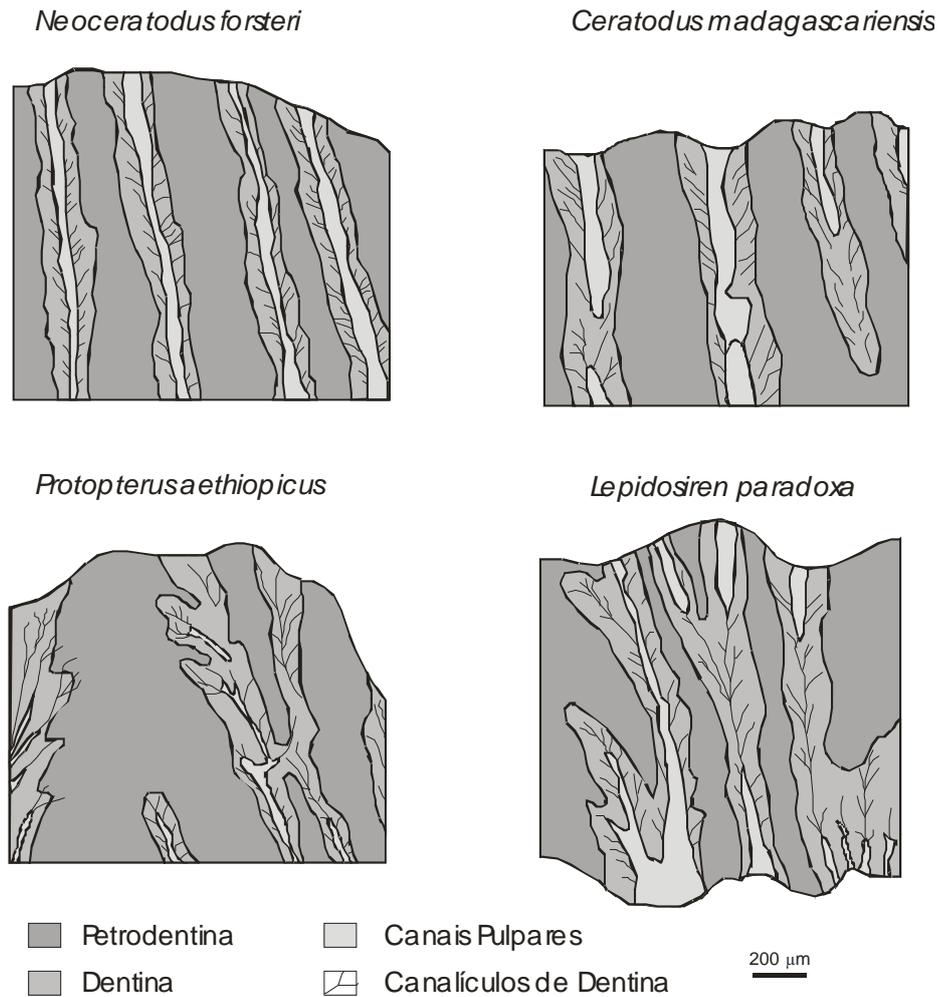


FIGURA 42. PADRÃO DE DISTRIBUIÇÃO DOS CANAIS PULPARES NA SUPERFÍCIE DE TRITURAÇÃO.

PODE-SE OBSERVAR O ARRANJO PARALELO NOS CERATODONTIDAE E O RAMIFICADO EM *PROTOPTERUS* E *LEPIDOSIREN* (SMITH, 1984 B).

FORMAÇÃO CORUMBATAÍ

Seções verticais, juntamente com horizontais, mostraram a distribuição de tecidos, o arranjo dos canais pulpares, as composições de dois tipos de tecidos. Estes tecidos puderam ser comparados com os descritos em Smith (1984).

Tanto nas formas tricuspidadas, como nas tetracuspidadas, pode-se observar que os canais pulpares passam da superfície de formação e chegam à superfície de trituração. Diferenciam-se porque nas formas tricuspidadas apresentam um padrão ramificado (Figura 43),

que pode ser comparado à Figura 42, como típico das famílias Gnathorizidae e Lepidosirenidae, enquanto as tetracuspidadas apresentam distribuição paralela (Figura 44), pertencentes as famílias Ceratodontidae e Neoceratodontidae.

As linhas de crescimento são bem marcadas e mostram o paralelismo nas camadas de petrodentina (Figura 45), desde a superfície de formação até a superfície de trituração (Figura 46).

Em seções horizontais foi possível visualizar a distribuição de dois tipos de tecidos, dentina circumpulpar e petrodentina.

Nestas seções a petrodentina apresenta, para as formas tricuspidadas e tetracuspidadas, as mesmas propriedades. É translúcida e em luz polarizada apresenta birrefringência baixa (figuras 47 e 48), 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 dos canais pulpares, que apresentam extinção paralela e alongação negativa.

As fibras apresentam em média 0,2 mm de comprimento e o diâmetro dos canais pulpares varia entre 0,04 a 0,08 mm.

A dentina circumpulpar apresenta birrefringência baixa (figuras 49 e 50), mas mais baixa que da petrodentina, com cores de primeira ordem que variam do cinza ao cinza-claro, podendo chegar ao amarelo-pálido. Ocorre crescimento concêntrico da dentina ao redor dos canais pulpares (Figuras 51 e 52) e esta apresenta uma textura granular. Localmente apresenta maior cristalinidade e relevo mais alto, o que implica numa maior birrefringência.

Na Figura 49 podemos observar os túbulos de dentina que saem do canal pulpar e cruzam toda a dentina circumpulpar, não avançando na petrodentina.

Os túbulos (Figura 53) de dentina apresentam cerca de 0,075 mm de comprimento. Sua espessura ao redor dos canais pulpares varia de 0,0125 a 0,1 mm.

Observou-se que em algumas seções os canais pulpares apresentam-se preenchidos por hematita/goetita, carbonatos e argilominerais (Figura 54).

Observou-se que os Dipnoiformes da Formação Corumbataí apresentam petrodentina como maior componente de suas placas. Tanto para as formas tricuspidadas, como para as tetracuspidadas.

As propriedades ópticas de dentina e petrodentina não variam entre estes dois grupos.

FIGURA 43. VISTA GERAL MOSTRANDO A FORMA RAMIFICADA E A DISTRIBUIÇÃO DOS CANAIS PULPARES, ALÉM DAS LINHAS DE CRESCIMENTO. SEM NICÓIS CRUZADOS E AUMENTO DE 10 X.

FIGURA 44. VISTA GERAL MOSTRANDO A FORMA PARALELA E A DISTRIBUIÇÃO DOS CANAIS PULPARES, ALÉM DAS LINHAS DE CRESCIMENTO. SEM NICÓIS CRUZADOS E AUMENTO DE 10 X.

FIGURA 45. VISTA GERAL DA PLACA DENTÁRIA, MOSTRANDO AS LINHAS DE CRESCIMENTO E A DISTRIBUIÇÃO DOS CANAIS PULPARES, PERPENDICULARES À SUPERFÍCIE DE TRITURAÇÃO. AUMENTO DE 3.5 X.

FIGURA 46. DETALHE DA SUPERFÍCIE DE TRITURAÇÃO, MOSTRANDO OS CANAIS PULPARES PREENCHIDOS POR ARGILOMINERAIS. AUMENTO DE 12.5 X.

FIGURA 47. DETALHE DA PETRODENTINA, EM CORTE TRANSVERSAL AOS CANAIS PULPARES, MOSTRANDO AS CORES DE PRIMEIRA ORDEM, A TEXTURA FIBROSA E O CRESCIMENTO DAS FIBRAS A PARTIR DOS CANAIS PULPARES (PLACA DENTÁRIA TRICUSPIDADA). NICÓIS CRUZADOS E AUMENTO DE 25 X.

FIGURA 48. DETALHE DA PETRODENTINA, MOSTRANDO AS CORES DE PRIMEIRA ORDEM (PLACA DENTÁRIA TETRACUSPIDADA). NICÓIS CRUZADOS E AUMENTO DE 10 X.



Figura 43



Figura 44



Figura 45



Figura 46



Figura 47

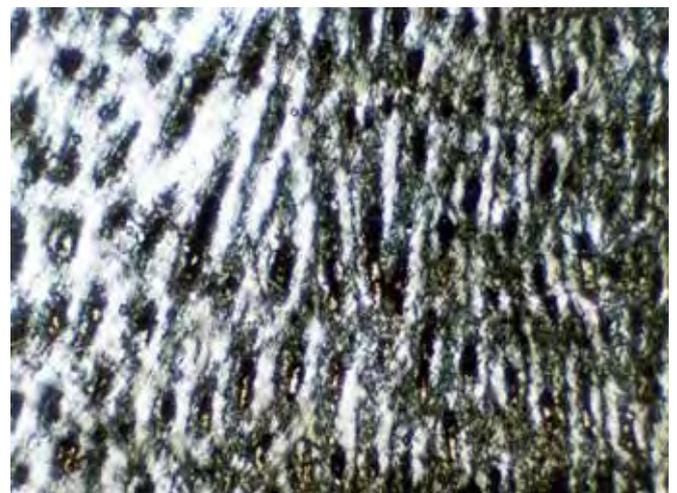


Figura 48

FIGURA 49. DETALHE DE DENTINA E PETRODENTINA, MOSTRANDO AS LINHAS DE CRESCIMENTO DA DENTINA. AUMENTO DE 25 X.

FIGURA 50. DETALHE DAS LINHAS DE CRESCIMENTO DA DENTINA CIRCUMPULPAR E PREENCHIMENTO DOS CANAIS PULPARES. AUMENTO DE 25 X.

FIGURA 51. DETALHE DAS LINHAS DE CRESCIMENTO DA DENTINA CIRCUMPULPAR E PREENCHIMENTO DOS CANAIS PULPARES. AUMENTO DE 40 X.

FIGURA 52. DETALHE DA DENTINA, MOSTRANDO AS CORES DE PRIMEIRA ORDEM, A TEXTURA GRANULAR, O CRESCIMENTO AO REDOR DOS CANAIS PULPARES E O PREENCHIMENTO DOS MESMOS POR HEMATITA/GOETITA (PLACA DENTÁRIA TRICUSPIDADA). NICÓIS CRUZADOS E AUMENTO DE 40 X.

FIGURA 53. DETALHE DA DENTINA COM CRESCIMENTO CONCÊNTRICO E SEUS TÚBULOS, QUE SAEM DO CANAL PULPAR (PLACA DENTÁRIA TRICUSPIDADA). SEM NICÓIS CRUZADOS E AUMENTO DE 40 X.

FIGURA 54. DETALHE DA DENTINA, MOSTRANDO AS CORES DE PRIMEIRA ORDEM, A TEXTURA GRANULAR, O CRESCIMENTO AO REDOR DOS CANAIS PULPARES E O PREENCHIMENTO DOS MESMOS POR HEMATITA/GOETITA (PLACA DENTÁRIA TETRACUSPIDADA). NICÓIS CRUZADOS E AUMENTO DE 40 X.

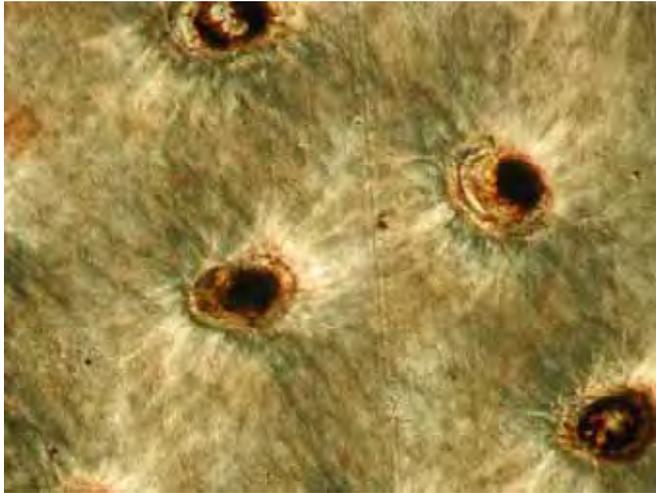


Figura 49



Figura 50



Figura 51

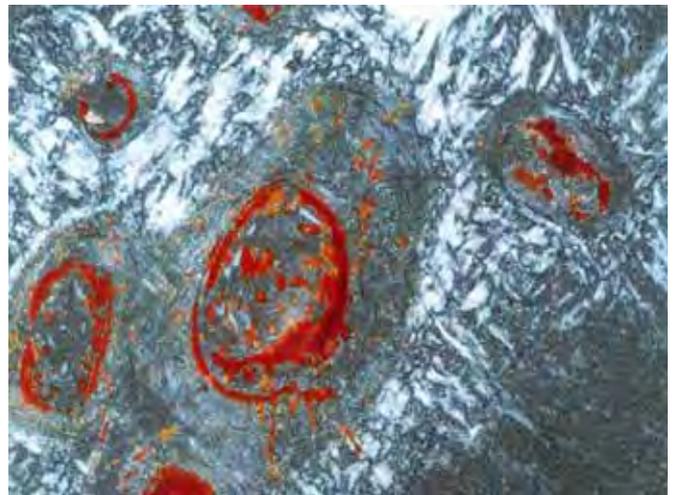


Figura 52



Figura 53

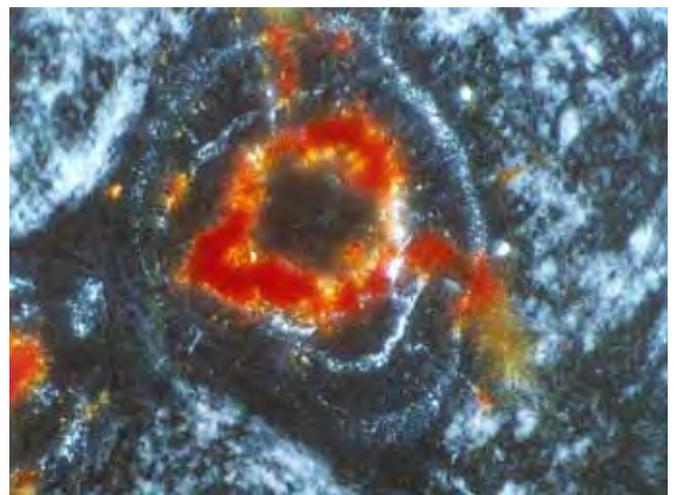


Figura 54

FORMAÇÃO ALCÂNTARA

Foram observadas lâminas de *Ceratodus africanus* e dos morfótipos ICA, ICB e ICC.

Em todos os morfótipos estudados pode-se observar que os canais pulpares passam da superfície de formação e chegam à superfície de trituração, apresentando apenas um padrão de distribuição, o paralelo (figuras 55 e 56), típico das famílias Ceratodontidae e Neoceratodontidae.

Pode-se observar, como nos Dipnoiformes da Formação Corumbataí, dois tipos de tecidos, petrodentina e dentina circumpulpar.

As propriedades ópticas destes dois tecidos não variaram nas lâminas estudadas.

Nas figuras 57 e 58 podemos observar a cavidade pulpar, preenchida por sedimento, além de detalhes da superfície de formação da placa dentária.

A petrodentina apresenta-se translúcida e em luz polarizada apresenta birrefringência baixa (figuras 59, 60 e 61), 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 dos canais pulpares, que apresentam extinção paralela e alongação negativa.

O pacote de fibras (Figura 61) apresenta em média 0,17 mm de comprimento e o diâmetro dos canais pulpares varia em torno de 0,06 mm.

A dentina circumpulpar apresenta birrefringência baixa, mas mais baixa que da petrodentina, com cores de primeira ordem que variam do cinza ao cinza-claro, podendo chegar ao amarelo-pálido. Ocorre crescimento concêntrico da dentina ao redor dos canais pulpares (figuras 62 e 63) e esta apresenta uma textura granular. Localmente apresenta maior cristalinidade e relevo mais alto, o que implica numa maior birrefringência.

Na Figura 64 podemos observar os túbulos de dentina que saem do canal pulpar e cruzam toda a dentina circumpulpar.

Os túbulos de dentina apresentam cerca de 0,075 mm de comprimento. Sua espessura ao redor dos canais pulpares varia de 0,0125 a 0,1 mm.

Observou-se que na maioria das seções os canais pulpares apresentam-se preenchidos por hematita/goetita e ocasionalmente argilominerais.

Na Figura 65 podemos observar a zona neutra. Trata-se de uma região de contato entre as fibras de petrodentina que crescem dos canais pulpares.

Na Figura 66 podemos visualizar detalhes do osso mandibular, com os espaços dos processos celulares.

FIGURA 55. VISTA GERAL, MOSTRANDO A FORMA PARALELA E A DISTRIBUIÇÃO DOS CANAIS PULPARES EM *CERATODUS AFRICANUS*. SEM NICÓIS CRUZADOS E AUMENTO DE 25 X.

FIGURA 56. VISTA GERAL DA PLACA DENTÁRIA, MOSTRANDO A CAVIDADE PULPAR E A FORMA PARALELA DE DISTRIBUIÇÃO DOS CANAIS PULPARES. AUMENTO DE 10 X.

FIGURA 57 DETALHE DA SUPERFÍCIE DE FORMAÇÃO DA PLACA DENTÁRIA. AUMENTO DE 25 X.

FIGURA 58. DETALHE DA CAVIDADE PULPAR, PREENCHIDA POR SEDIMENTO, OSSO MANDIBULAR E PLACA DENTÁRIA. AUMENTO DE 25 X.

FIGURA 59. CONTATO OSSO COM PETRODENTINA. AUMENTO DE 50 X. FILTRO NOMARSKI.

FIGURA 60. DETALHE DA PETRODENTINA NO MORFÓTIPO ICB, EM CORTE TRANSVERSAL AOS CANAIS PULPARES, MOSTRANDO A TEXTURA FIBROSA E O CRESCIMENTO DAS FIBRAS A PARTIR DOS CANAIS PULPARES. NICÓIS CRUZADOS E AUMENTO DE 50 X.



Figura 55



Figura 56

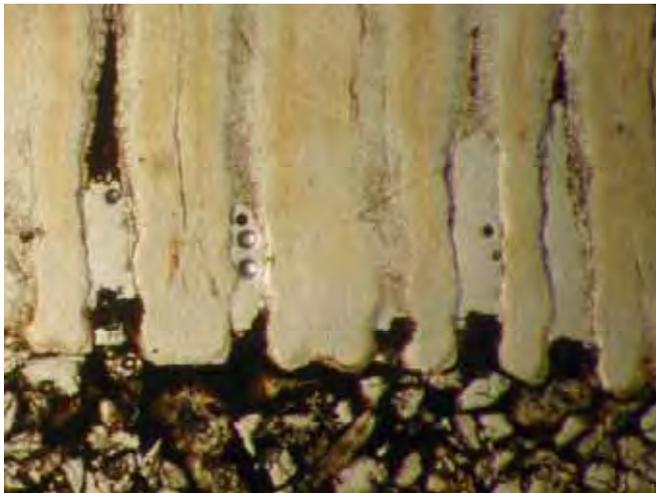


Figura 57

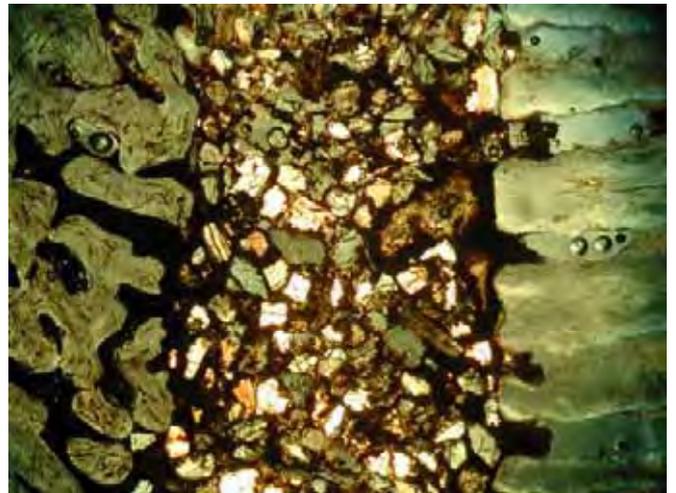


Figura 58

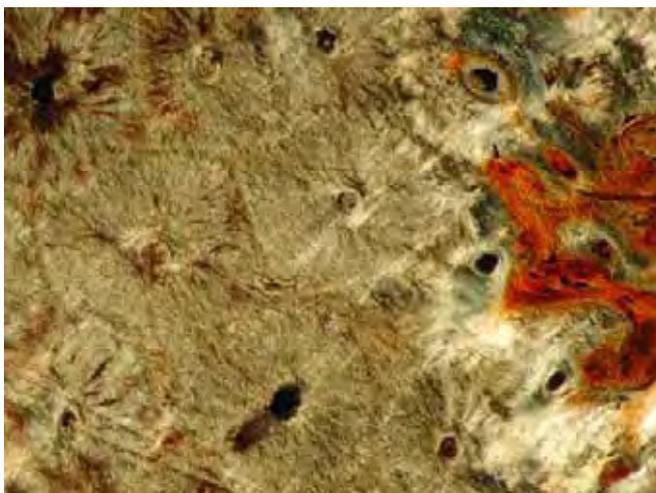


Figura 59

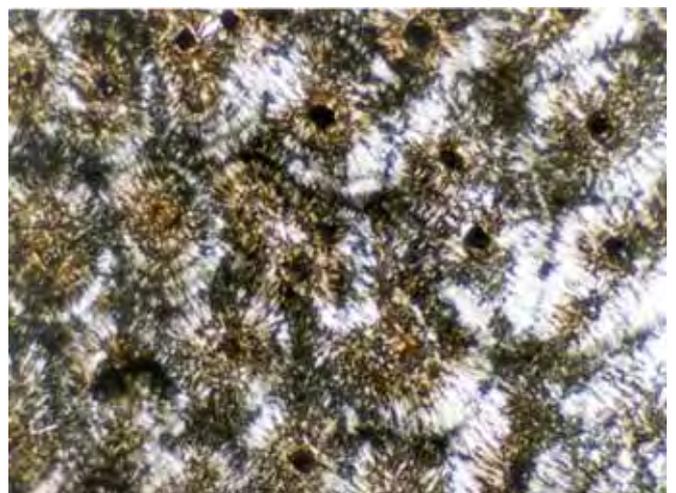


Figura 60

FIGURA 61. DETALHE DA PETRODENTINA NO MORFÓTIPO ICB, MOSTRANDO A TEXTURA FIBROSA. NICÓIS CRUZADOS E AUMENTO DE 200 X.

FIGURA 62. DETALHE DO CRESCIMENTO DA DENTINA. AUMENTO DE 100 X.

FIGURA 63. DETALHE DA DENTINA NO MORFÓTIPO ICA, COM CRESCIMENTO CONCÊNTRICO, E SEUS TÚBULOS, QUE SAEM DO CANAL PULPAR. SEM NICÓIS CRUZADOS E AUMENTO DE 50 X.

FIGURA 64. DETALHE DOS TÚBULOS COM OS PROCESSOS CELULARES. AUMENTO DE 200 X.

FIGURA 65. DETALHE DO PREENCHIMENTO DA ZONA NEUTRA, FORMADA ENTRE AS COLUNAS DE PETRODENTINA. AUMENTO DE 100 X.

FIGURA 66. DETALHE DO OSSO MANDIBULAR, CONTENDO OS PROCESSOS CELULARES. AUMENTO DE 25 X.

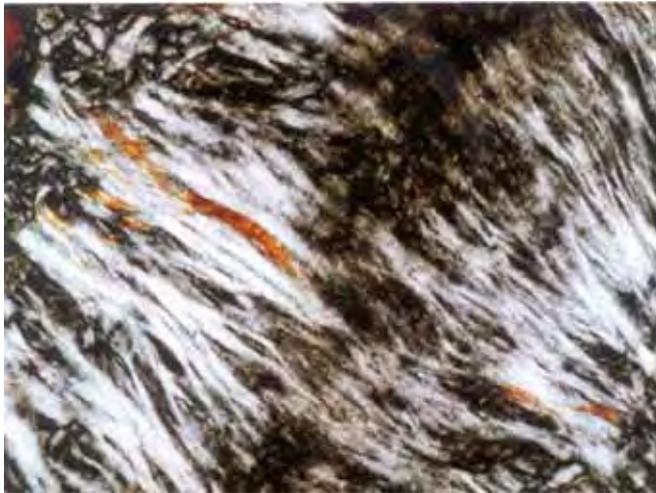


Figura 61

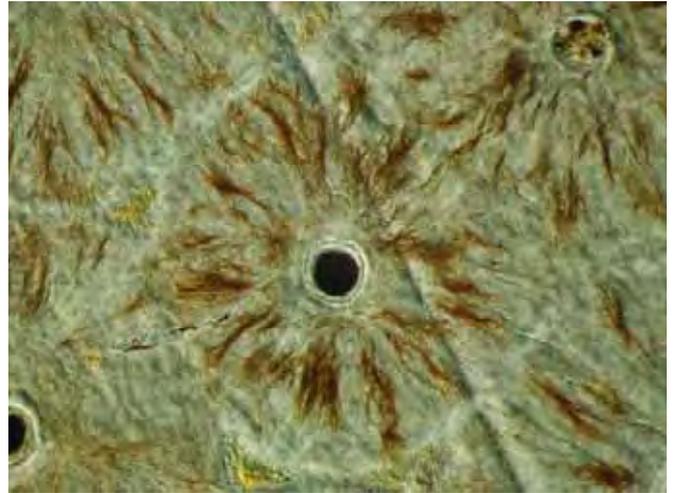


Figura 62

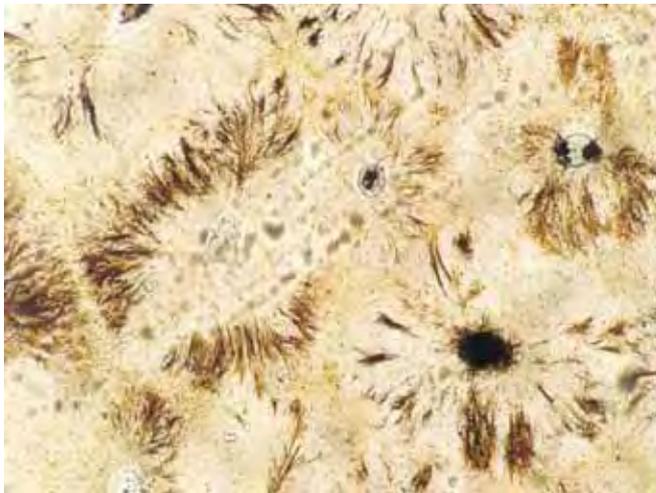


Figura 63



Figura 64



Figura 65



Figura 66

FORMAÇÃO SOLIMÕES

Segundo Ishiyama & Teraki (1990) as placas dentárias pertencentes à Família Lepidosirenidae (Figura 68) podem ser consideradas, a grosso modo, divididas em duas porções, a apical (coroa) e a basal (raiz) (Figura 71).

A porção basal (Figura 69) é composta uniformemente por osteodentina esponjosa, enquanto que a apical é composta por osteodentina compacta e por petrodentina. A superfície lateral desta última porção é recoberta por uma fina camada de esmalte, exceto nas áreas da superfície oclusal.

A petrodentina (Figura 72) ocorre no eixo central da porção apical e corresponde à cerca de 70 a 80% desta, sendo contínua a partir da superfície oclusal para a cavidade pulpar, onde uma das extremidades fica exposta.

Na superfície de trituração, o tecido predominante nas cúspides é a petrodentina (Figura 78), suportada nos lados por osso (Figura 79). Ocorre uma camada de dentina unindo osso à petrodentina. Esta dentina (Figura 77) contém canais pulpares.

As cúspides apresentam um cone de petrodentina (figuras 70, 73 e 74), que vai desde a cavidade pulpar, chegando à superfície de trituração.

Este arranjo foi observado por Smith (1984 a), que estudou uma série ontogenética de *Protopterus aethiopicus*, observando que o desenvolvimento da petrodentina ocorre no início da formação das placas dentárias. No primeiro estágio de desenvolvimento discretos dentículos podem ser reconhecidos. O cone de dentina palial é formado na margem da papila dental.

No estágio seguinte de desenvolvimento do dentículo, duas populações de células são estabelecidas dentro da polpa. Ambas secretam a dentina primária, formando as paredes do cone. Os odontoblastos geram um tecido distinto dentro dele. Petroblastos secretam petrodentina (Figura 69).

Estas diferenças da dentina retêm um pouco de matriz orgânica e, por esta razão, presume-se que tenha uma elevada proporção mineral.

Com o crescimento ocorre aumento da altura do dentículo e os odontoblastos continuam secretando a dentina primária, estendendo a palial até o pedestal (Smith, 1984 a), o qual, em parte, é formado por osso. Dentro desta estrutura petrodentina é adicionada à frente formativa, e paralela a esta encontra-se a linha de crescimento, com grande concentração de matriz orgânica.

Isto contrasta com a nova petrodentina formada agora, livre de matriz orgânica, sendo substituída por hidroxiapatita.

Reabsorção do tecido pedestal ocorre com a formação da frente de petrodentina. As novas dentina e petrodentina crescem no espaço reabsorvido de osso basal da placa dentária.

O crescimento contínuo da petrodentina substituirá o que for perdido por desgaste na superfície de trituração.

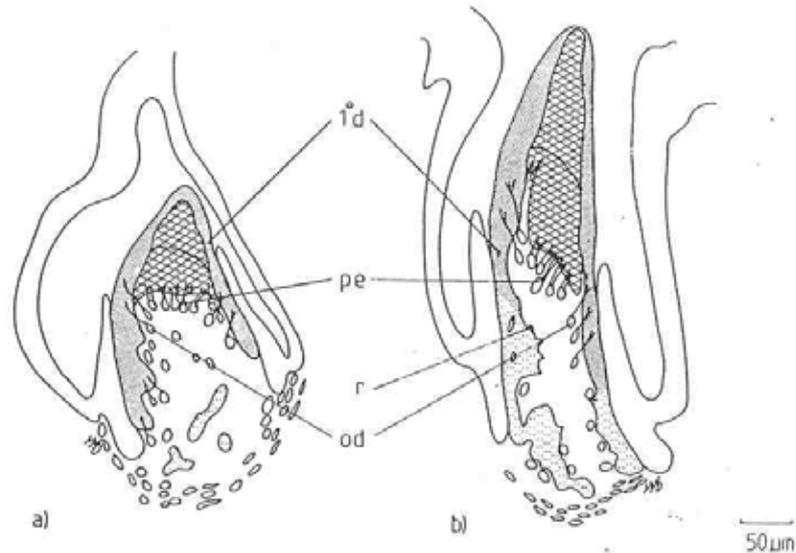


FIGURA 67. *PROTOPTERUS AETHIOPICUS* OWEN. A FORMAÇÃO DE PETRODENTINA, A PARTIR DOS PETROBLASTOS NA SUPERFÍCIE PULPAR E DENTINA PRIMÁRIA, PARTINDO DOS ODONTOBLASTOS. EM B EXTENSÃO DA DENTINA PELA SECREÇÃO CONTÍNUA DOS PETROBLASTOS. O ESPAÇO CRIADO PARA ESTE CRESCIMENTO É FORMADO PELA REABSORÇÃO DO OSSO (SMITH, 1984 B). PE - PETROBLASTOS, OD - ODONTOBLASTOS, R - SUPERFÍCIE DE REABSORÇÃO, 1° D - DENTINA PRIMÁRIA.

A petrodentina é translúcida e em luz polarizada apresenta birrefringência baixa, com cores de primeira ordem que variam do cinza ao amarelo pálido, com pleocroísmo fraco e textura fibrosa (Figura 75 e 76). Apresenta textura fibrosa, com extinção paralela e alongação negativa.

FIGURA 68. VISTA GERAL DA PLACA DENTÁRIA, MOSTRANDO OS CONES DE PETRODENTINA. AUMENTO DE 10 X.

FIGURA 69. DETALHE MOSTRANDO A CAVIDADE PULPAR, O OSSO MANDIBULAR E A PETRODENTINA. AUMENTO DE 15 X.

FIGURA 70. DETALHE DO CONE DE PETRODENTINA. AUMENTO DE 50 X.

FIGURA 71. DETALHE DO CONE DE PETRODENTINA, COM NICÓIS CRUZADOS. AUMENTO DE 50 X.



Figura 68



Figura 69



Figura 70

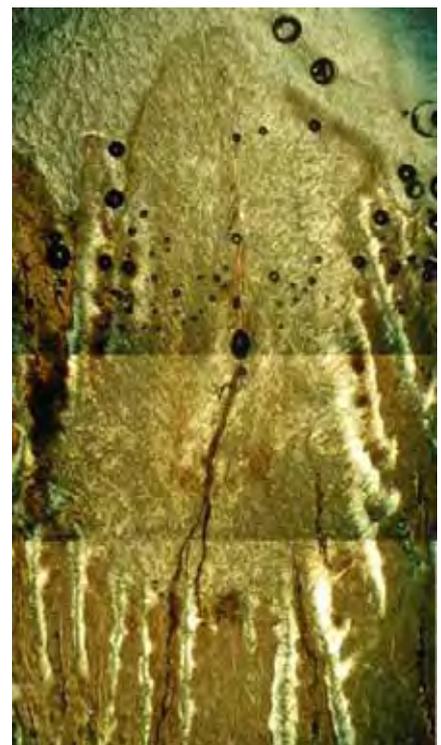


Figura 71

FIGURA 72. DETALHE DO CONE DE PETRODENTINA E O OSSO MANDIBULAR. AUMENTO DE 50 X.

FIGURA 73. DETALHE DA SUPERFÍCIE DE FORMAÇÃO E DO OSSO MANDIBULAR. AUMENTO DE 50 X.

FIGURA 74. DETALHE DA SUPERFÍCIE DEFORMAÇÃO DA PETRODENTINA, DA CAVIDADE PULPAR E OSSO MANDIBULAR. AUMENTO DE 50 X.

FIGURA 75. DETALHE DA DENTINA CIRCUMPULPAR AO REDOR DOS CANAIS PULPARES. AUMENTO DE 50 X.

FIGURA 76. DETALHE DA PETRODENTINA, MOSTRANDO A TEXTURA FIBROSA. NICÓIS CRUZADOS E AUMENTO DE 100 X.

FIGURA 77. DETALHE DO OSSO CELULAR. SEM NICÓIS CRUZADOS E AUMENTO DE 50 X.



Figura 72



Figura 73

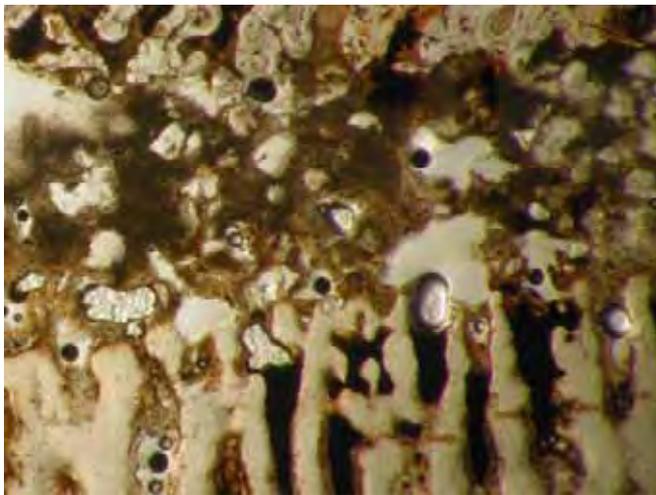


Figura 74



Figura 75

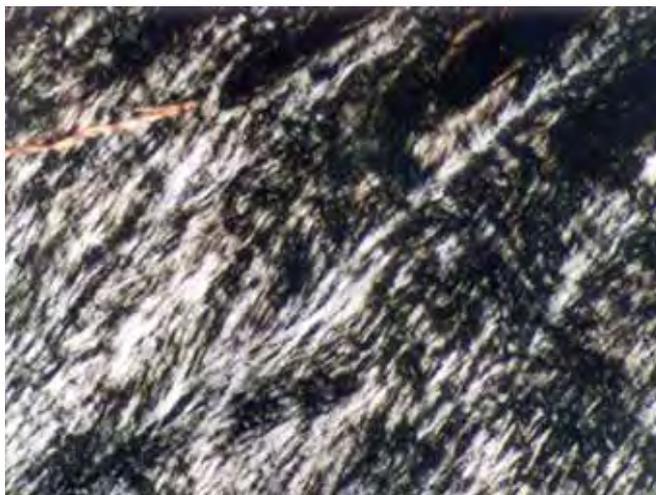


Figura 76



Figura 77

DIFRAÇÃO DE RAIOS-X

Para a identificação da composição cristalográfica da petrodentina, foram realizadas difrações de Raios-X.

Análise de Difração de Raios X mostrou que as placas dentárias apresentam estrutura cristalina, correspondente a flúor-apatita $[Ca_5F(PO_4)_3]$ (Figura 78). Esta se apresenta como uma massa criptocristalina, com propriedades ópticas iguais ou muito semelhantes a flúor-apatita.

A apatita é normalmente uniaxial, com alongação negativa. A variedade com flúor (flúor-apatita) apresenta índices de refração mais baixos em relação às outras variedades.

Os domínios de menor cristalinidade apresentam-se com birrefringência mais baixa, quase isotropas, devido ao efeito de polarização conjunta provocada pela massa de cristalitos (Deer *et al.*, 1981).

Segundo Ishiyama & Teraki (1990), a análise cristalográfica das placas dentárias pertencentes a Família Lepidosirenidae apresentam hidroxilapatita como componente, evidenciados pelos picos obtidos no difratograma.

Para *Lepidosiren megalos*, os valores obtidos no difratograma mostram que a estrutura cristalina é hidroxilfluorapatita, com valores diferentes dos obtidos por Ishiyama & Teraki (1990).

Dois morfótipos encontrados na Bacia do Paraná foram analisados e o resultado obtido foi o mesmo para os dois, padrão de fluorapatita para PF e para PH.

Já o espécimen proveniente da Ilha do Cajual, pertencente a Família Ceratodontidae apresenta padrão de hidroxilfluorapatita.

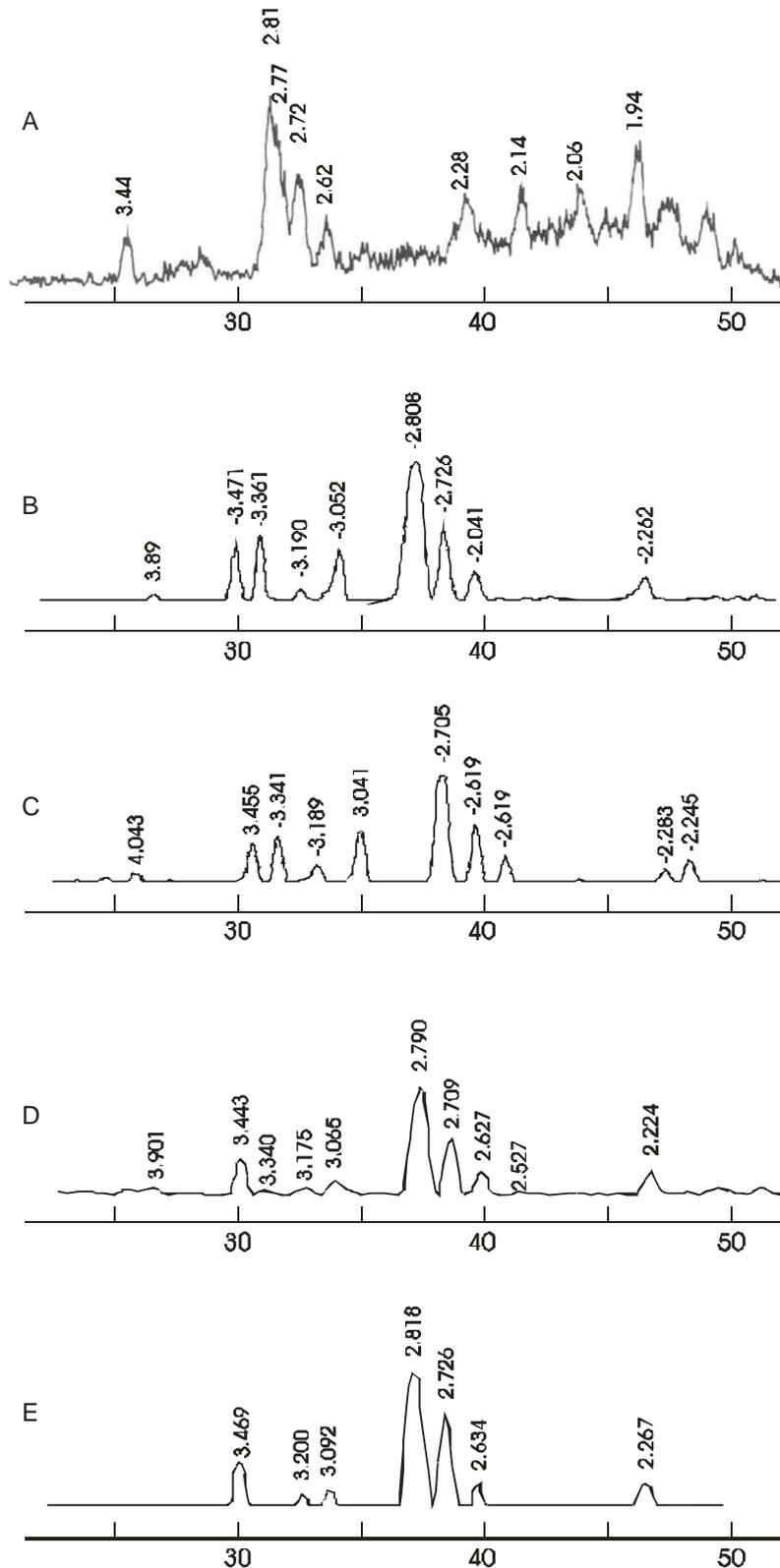


FIGURA 78. DIFRATOGRAMA DE RAIOS X, ONDE PODEMOS OBSERVAR O PADRÃO DA ESTRUTURA CRISTALINA DA PLACA DENTÁRIA. (A) FAMÍLIA LEPIDOSIRENIDAE (ISHIYAMA & TERAKI, 1990); (B) *LEPIDOSIREN MEGALOS*; (C) MORFÓTIPO PF; (D) MORFÓTIPO PH E (E) FAMÍLIA CERATODONTIDAE, PROVENIENTE DA ILHA DO CAJUAL.

ANÁLISE FILOGENÉTICA

CONHECIMENTOS ATUAIS SOBRE A FILOGENIA DOS DIPNOIFORMES

Segundo Schultze (1992, 1993) Dipnoiformes são compostos por 280 espécies extintas, divididas em 64 gêneros, muitos representados apenas por placas dentárias (cerca de 125 de todos os taxons). Muitas formas paleozóicas são conhecidas por material craniano relativamente completo.

Os Dipnoiformes são diagnosticados por cinco caracteres derivados (Clouthier, 1996):

- ausência de dentes marginais na mandíbula;
- presença de placas dentárias nos entopterigóide e pré-articular;
- um Osso B mediano, localizado anteriormente, ou separando parietais e pós-parietais;
- ocorrência de parietais na margem anterior das órbitas;
- presença de cavidade labial.

A morfologia dos Dipnoiformes devonianos é bem documentada, graças ao material australiano da Formação GoGo (*Chirodipterus australis* e *Griphognathus whitei*), dos depósitos de Caithness Flagstones da Escócia (*Dipterus valenciennesi*) e da unidade geológica Escuminac de Quebec (*Scaumenacia curta* e *Fleurantia denticulata*). Mas a anatomia das espécies neopaleozóicas, mesozóicas e cenozóicas é pouco conhecida, pois muitos taxons representam-se por restos isolados, incluindo especialmente placas dentárias.

Os Dipnoiformes mostram uma grande variação intraespecífica, particularmente no padrão da superfície craniana (Clouthier, 1996). Provavelmente apresentam a maior diversidade no padrão de características do teto craniano dérmico, entre os sarcopterígios.

Dipnoiformes são caracterizados por peculiar tipo de dentição. Em muitos deles faltam dentes marginais, maxilares são ausentes e pré-maxilares, quando presentes, são reduzidos, possuindo poucos elementos dentários (*Scaumenacia*, *Andreyevichthys* e *Ganorhynchus*). Placas dentárias pré-articulares e entopterigóides pareadas constituem o aparato dentário primário de muitas espécies.

Placas dentárias são conhecidas do Emsiano ao Holoceno.

Segundo Forey (1986) existem apenas seis espécies de peixes pulmonados atualmente, um legado de 380 milhões de anos na evolução dos Dipnoiformes.

Eventualmente este grupo é introduzido na discussão sobre a origem dos tetrápodos. Muitos trabalhos apresentam similaridades entre peixes pulmonados e anfíbios, em trocas gasosas e fisiologia excretora, circulação pulmonar e estrutura cardíaca, demonstrando que deveriam ser agrupados (Bischoff, 1840; Goodrich, 1924; Kerr, 1932; Kesteven, 1950; Fox, 1965; Rosen *et al.*, 1981).

Os primeiros estudos envolvendo filogenia de Dipnoiformes surgiram através de pesquisas visando entender origem de tetrápodos. No início tinha-se como ênfase determinar quais próximos eram os peixes pulmonados de outros Pisces ou Tetrapoda (Forey, 1986).

Quando os peixes pulmonados foram descobertos, nos anos 1830, houve desentendimento sobre como classificá-los, peixes ou anfíbios. Bischoff em 1840 foi o primeiro a sugerir que Dipnoiformes e Anamniota fossem classificados juntos. Reconhecia estruturas comuns como coanas; pulmões conectados ao esôfago; redução de guelras; coração com dois aurículos, o esquerdo recebendo sangue dos pulmões e cone com válvulas, separando sangue pulmonar de branquial.

Outros autores da mesma época, como Agassiz (1843), os consideram peixes, pela presença de escamas, canais sensoriais, ossos operculares e fraco desenvolvimento de coluna vertebral.

Um terceiro grupo, como Heckel (1851), sugere ser impossível dizer se Dipnoiformes seriam Pisces ou Amphibia, pois apresentam-se claramente intermediários em estrutura.

Estas idéias podem ser traduzidas em termos cladísticos. A Teoria de Bischoff e seguidores coloca peixes pulmonados como grupo-irmão de tetrápodos. Agassiz sugeria que Dipnoiformes são tetrápodos primários. Esta idéia é suportada por caracteres conhecidos nos dois grupos. A terceira hipótese sugere a existência de distintos grupos, cujo parentesco necessita ser estabelecido.

A teoria de que peixes pulmonados são parentes próximos dos tetrápodos é rejeitada atualmente, em favor de teorias baseadas em dados paleontológicos (Romer, 1966).

Os primeiros trabalhos sobre as relações entre Dipnoiformes foram feitos por Bertmar (1968), Thomson & Campbell (1971) e Miles (1977). O último apresentou Análise Cladística, utilizando o Princípio da Parsimônia para concluir que seriam um grupo monofilético.

A Figura 79 apresenta a filogenia conseguida por Miles (1977), onde os números indicam a aquisição de caracteres derivados. Os últimos três caracteres não foram colocados, mas são discutidos, pois os considerou não parsimoniosos.

Campbel & Barwick (1983) apresentaram novas filogenias para Dipnoiformes, baseadas em estudos de dentição. Dados estratigráficos e inferências funcionais foram cruciais na argumentação.

Os autores reconhecem duas formas distintas de dentição nos Dipnoiformes:

i - camadas de dentina adicionadas durante o crescimento do animal.

Este tipo de dentição surge no Eo-Devoniano, com os gêneros *Dipnorhynchus* e *Speonesydrion*. Todas as formas que apresentam placas dentárias estão associadas a este grupo.

ii - dentição com pequenos dentículos.

Uranolophus do Eo-Devoniano é o primeiro representante conhecido. Os membros deste grupo são indicados pelo símbolo “#” na Figura 79.

A Figura 80 é cladograma baseado nestas conclusões. Formas com dentição ii compõem grupo monofilético, constituindo neomorfia, mais que caráter primitivo.

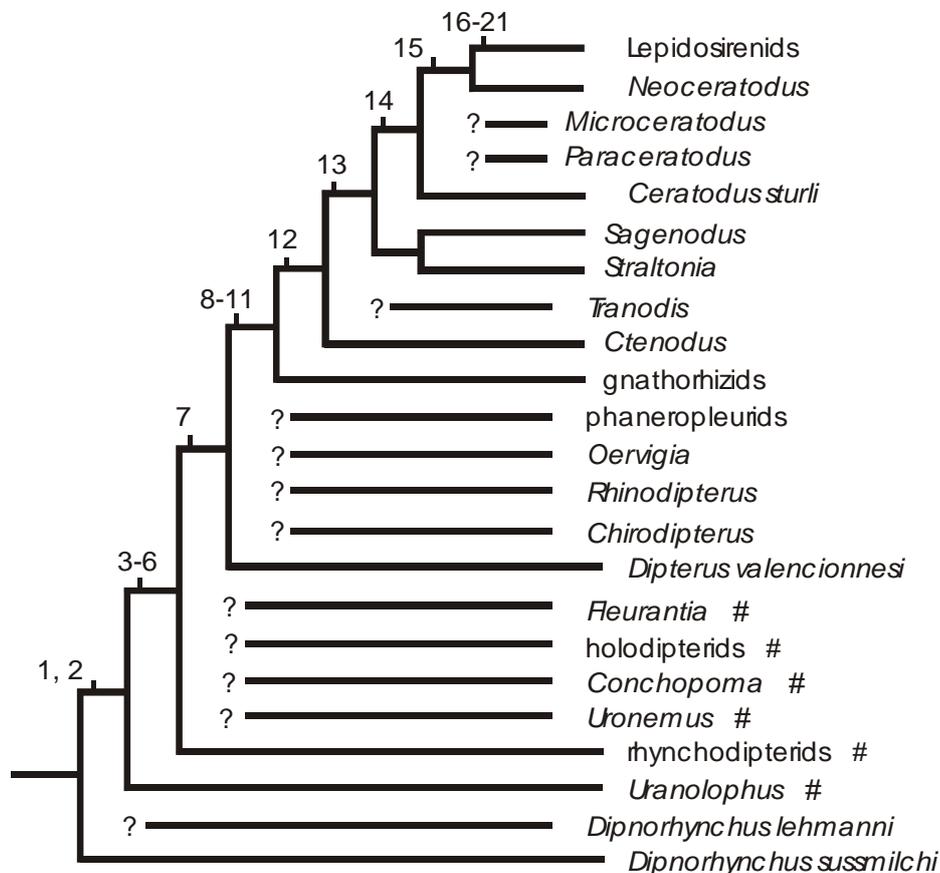


FIGURA 79. FILOGENIA DOS DIPNOIFORMES. POR MILES (1977).

A Figura 81 é resultado da análise de Miles (1977), usando parsimônia, da filogenia apresentada na Figura 79.

Campbell & Barwick (1983, 1987, 1990) asseguram que os Dipnoiformes são divididos em duas linhagens, caracterizadas pela dentição: tipos denticulados e aqueles com placas dentárias. Entretanto esta hipótese não é parsimoniosa (Schultze & Marshall, 1993; Clouthier, 1996), baseada na congruência dos caracteres cranianos e pós-cranianos.

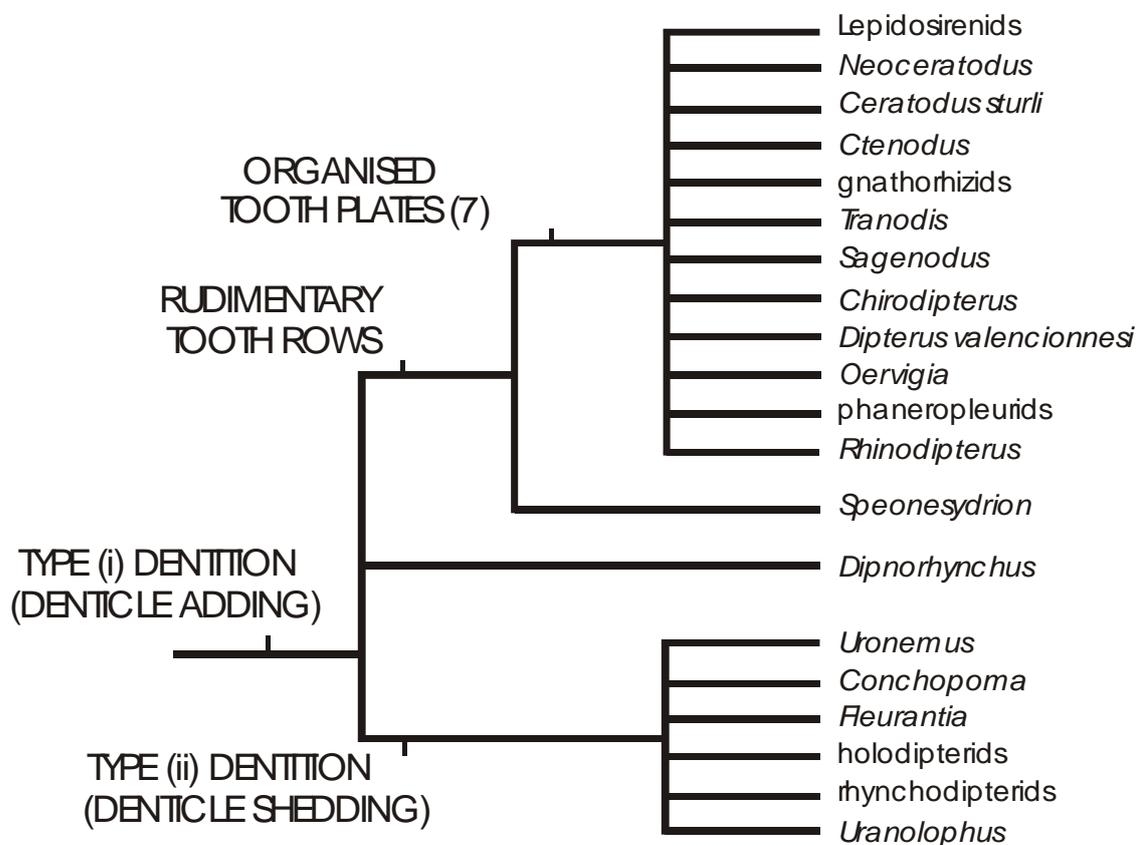


FIGURA 80. CLADOGAMA DA EVOLUÇÃO DOS DIPNOIFORMES. BASEADO EM CAMPBELL & BARWICK, 1983.

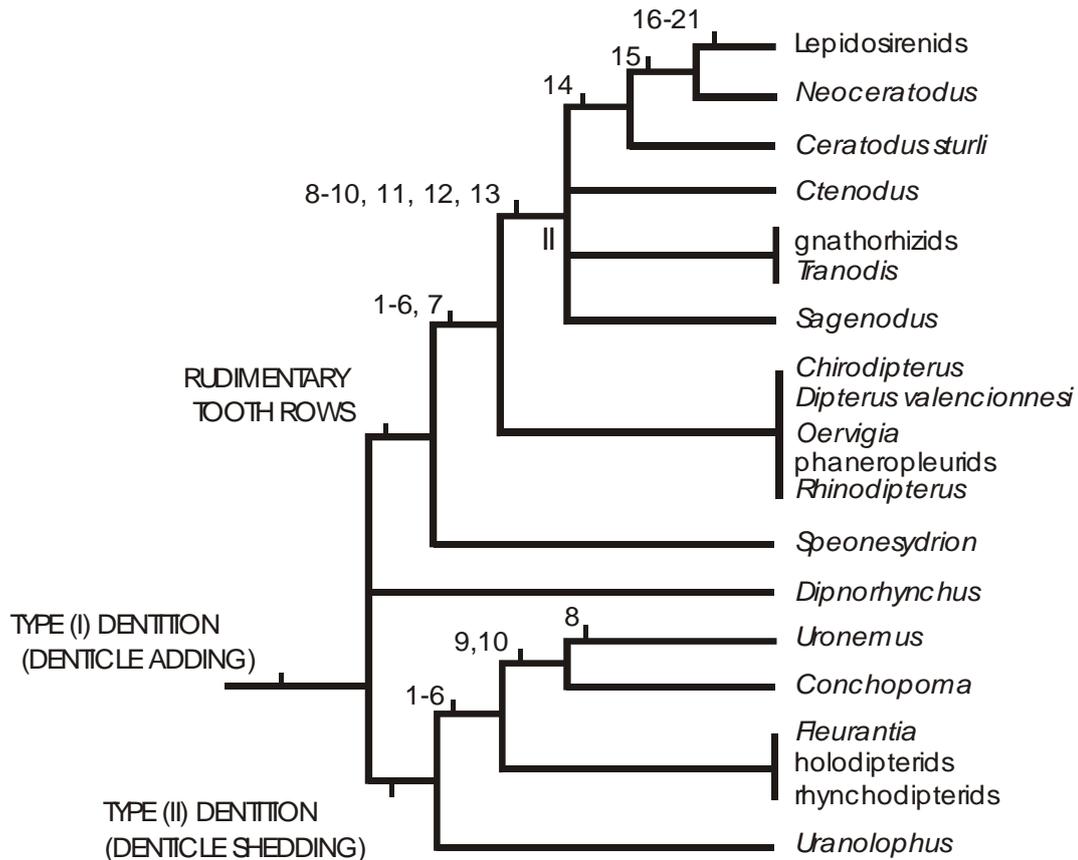


FIGURA 81. CLADOGAMA DA EVOLUÇÃO DOS DIPNOIFORMES. BASEADO EM MILES (1977).

A re-análise de Miles (1977) e Campbell & Barwick (1983) foi dividida em duas partes. Uma usando apenas os dados dos gêneros definidos e outra utilizando todos os clados estudados. Ambas compreendem todos os 23 caracteres definidos. O caráter 24 foi removido, pois não apresentava informações suficientes para todos as formas.

Para as duas análises foi utilizada a Rotina de Wagner (algoritmo Farris desenvolvido por Don Colless), que procura árvores curtas com uma busca por pares de gêneros.

Árvores de consenso, que produzem sumários das curtas, foram obtidas usando o algoritmo desenvolvido por Swofford e modificado por Colless. Foi utilizado como grupo externo *Dipnorhynchus susmilchi*, como na análise de Miles (1977).

Na primeira etapa foram conseguidas 8 árvores de 26 passos. A árvore de Consenso Estrito mostra que este grupo é monofilético. Os nódulos indicam diferenças entre elas. Os caracteres 7 (presença de placas dentárias organizadas) e 22 (perda de cosmina) são responsáveis pela baixa resolução no nódulo 1.

A baixa resolução do nóculo 2 pode ser explicada por reversão ou aquisição independente dos caracteres 12 (características especiais do paraesfenóide em *Ctenodus* e *Sagenodus*) e 13 (perda de C como um osso independente) (Figura 79).

Miles (1977) atribuiu peso aos caracteres e ignorou aqueles que geravam árvores não parsimoniosas, utilizando em sua análise apenas os 21 primeiros.

Na segunda etapa 16 árvores, com 28 passos, foram geradas.

Tanto na primeira, como na segunda etapa, os caracteres 7 e 22 geram homoplasias .

A árvore apresenta dois nóculos, chamados 2 e 3, de baixa resolução.

O nóculo 2 apresenta as mesmas variações, envolvendo caracteres 12 e 13.

A baixa resolução do nóculo 3 é dada por reversão ou aquisição independente dos caracteres 9 (comissura do supraoccipital passando através do Osso B) e 10 (Z integrado ao teto craniano).

Estas duas análises implicam na existência de dois grupos monofiléticos, definidos por possuírem placas dentárias organizadas. Esta diferença é responsável pela monofilia da Figura 79.

Miles (1977) não poderia apresentar a filogenia mais parcimoniosa, com a presença dos Dipnoiformes que apresentam placas dentárias, e aqueles que possuem dentição denticulada, como um grupo monofilético.

Placas dentárias estão presentes em todas as formas atuais e em muitos fósseis, mas algumas formas paleozóicas não as apresentam. Foram consideradas caráter primitivo por muitos autores.

Os mais primitivos Dipnoiformes apresentam placas dentárias e também uma intensa ossificação, não observada nos não devonianos. Por este motivo Schultze & Campbell (1986) utilizaram 21 caracteres, baseados nos ossos cranianos, e os definem como um grupo monofilético. Estas características também servem para diferenciar peixes pulmonados de outros sarcopterígeos.

Martin (1982) apresentou novos dados sobre a filogenia de Dipnoiformes pós-paleozóicos (famílias Ceratodontidae, Ptychoceratodontidae, Arganodontidae, Neoceratodontidae, Lepidoserinidae). Baseavam-se em estudos biométrico e morfológico de placas dentárias, por estas serem mais freqüentes no registro fóssilífero e estarem presentes em todas as formas atuais.

Utilizou para tanto 9 caracteres morfológicos, previamente citados, em grande parte, por Thomson (1926 *apud* Martin 1982), apresentados abaixo (D = derivado e P = primitivo):

- 1 - número de cristas inferior a 7 ou muito superior a 7, 13 ou mais (D) ou comprimido entre 7 e 12 (P);
- 2 - ângulo interno nitidamente obtuso ou agudo (D) ou reto (P);
- 3 - cristas paralelas (D) ou irradiadas (P);
- 4 - cristas trituradoras (D) ou irradiadas (P);
- 5 - vértice do ângulo interno arredondado, impossível de distinguir (D) ou nítido (P);
- 6 - contato simétrico (D) entre as placas dentárias, ou ausência de contato (P);
- 7 - primeira crista mais curta que o bordo lingual (D) ou longa (P);
- 8 - primeiro vale tão longo quanto os seguintes (D) ou mais longo (P);
- 9 - processo pterygopalatino atrás da 2ª crista (D) ou após esta (P)

Todas as características, exceto 4 e 9, ocorrem apenas em indivíduos adultos, observadas através do estudo do crescimento de placas dentárias em *Neoceratodus forsteri* (Kemp, 1977). Caracteres 2, 5 e 7 estão associados às placas inferiores.

Após análise Ceratodontidae revelou-se grupo-irmão dos Ptychoceratodontidae e estas duas famílias são grupos-irmãos de outras três.

Arganodontidae é grupo-irmão de Neoceratodontidae mais Lepidosirenidae.

Usualmente os Dipnoiformes de habitat continental são encontrados em porções continentais próximas ou conectadas, como Texas e Marrocos, Índia e Madagascar, China e Tailândia, durante Neo-Triássico. América do Sul e África o eram durante Cretáceo Inferior, pelo fato de serem descritas as ocorrências de *Ceratodus africanus* em Brasil e África.

Estas distribuições geográficas contribuem para o entendimento da Paleogeografia baseada em diferentes dados. Algumas espécies podem ser utilizadas como fósseis-guia.

A matriz apresentada por Martin (1982) foi analisada utilizando o método de “neighbor-joining”, resultando em apenas em uma árvore, mas não houve suporte para nenhum dos cladogramas obtidos (Figura 82).

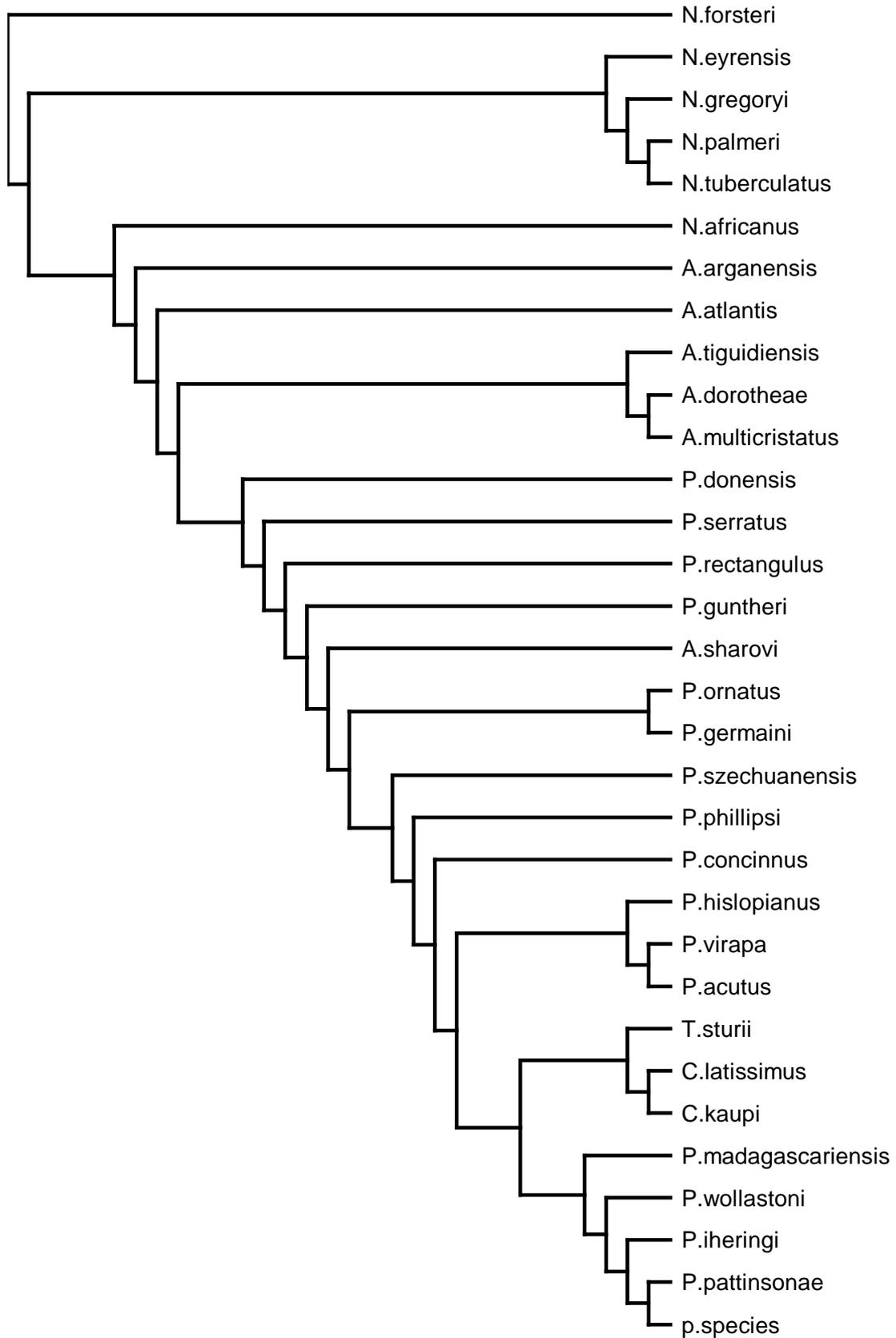


FIGURA 82: ÁRVORE OBTIDA ATRAVÉS DO MÉTODO DE NEIGHBOUR-JOIN, PARA OS CARACTERES DESCRITOS POR MARTIN (1982).

ANÁLISE FILOGENÉTICA DOS DIPNOIFORMES BRASILEIROS

Nesta etapa, os ângulos das cúspides das placas dentárias de Dipnoiformes, transformados em relação ao número π , foram retrabalhados, sendo modificados em valores de porcentagem e novamente classificados segundo granulação 20.

A granulação nada mais é que dividir os valores encontrados no intervalo de 0 a 100 (referentes a porcentagem) em intervalos determinados.

No caso da granulação 20 existe este número de intervalos, o primeiro com os valores de porcentagem de 1 a 5, o segundo de 6 a 10, o terceiro de 11 a 15 e assim sucessivamente, até o vigésimo intervalo de 96 a 100. Esta transformação permite agrupar os valores semelhantes, evidenciando a diferença que ocorre entre os grupos.

Para esta análise foram utilizados os 29 caracteres (Tabela 20). Aqueles de números 1 a 21 correspondem aos utilizados na análise estatística, com exceção do 17 (Peso), 22 é ângulo formado entre eixo da primeira cúspide com equivalente da última cúspide, 23 a 30 correspondem aos caracteres utilizados por Martin (1982).

Para as análises utilizou-se o software PAUP versão para Windows.

A simbologia aqui utilizada é a mesma da Análise Estatística, onde PA, PB, PC, PD, PE, PF, PG, PH, PI e PJ correspondem aos espécimens provenientes da Bacia do Paraná, Tipos A, B, C, D, E, F, G, H, I e J aqueles da Formação Corumbataí; PRR, Bacia do Paraná, Formação Rio do Rasto; Asi (*Asiatoceratodus tiguidiensis*), Afr (*Ceratodus africanus*), Pro (*Protopterus humei*), Arc (Gênero *Archaeoceratodus*), ICA, ICB e ICC, morfótipos coletados na Ilha do Cajual, Bacia São Luís-Grajaú, Formação Alcântara; e AA, AB e AC, espécimens vindos da Bacia do Acre, Formação Solimões.

Utilizou-se como grupo externo o gênero devoniano *Dipterus*.

TABELA 20. CARACTERES UTILIZADOS NA ANÁLISE FILOGENÉTICA, JÁ CODIFICADOS.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	
DIP	D	F	F	F	J	J	P	N	Q	M	Q	O	E	M	P	N	6E	D	N	?	L	1	0	0	0	0	0	0	0	
PRR	K	L	K	N	S	Q	J	I	M	H	O	N	D	H	I	I	4E	K	E	I	R	1	1	0	0	0	0	0	0	
ABS	C	C	D	D	F	F	P	P	O	M	Q	P	O	N	P	P	8J	C	I	?	T	0	1	0	0	0	1	?	1	
PA	I	G	T	J	T	I	J	M	I	Q	P	D	H	G	K	K	4E	I	E	E	S	1	1	0	0	0	0	?	0	
PB	J	K	J	L	R	P	J	L	O	J	R	R	C	I	I	K	4D	J	C	D	Q	1	1	0	0	0	0	?	1	
PC	J	K	?	M	?	?	?	I	?	K	?	?	I	H	F	?	3D	J	C	D	S	1	0	0	0	0	0	?	1	
PD	J	J	?	L	?	?	?	L	?	J	?	?	H	L	F	?	3D	J	C	D	L	1	1	0	0	0	0	?	0	
PE	T	K	?	S	?	?	?	L	?	N	?	?	E	H	K	?	3D	T	E	D	S	1	1	0	0	0	0	?	0	
PF	M	Q	?	I	?	?	?	Q	?	P	?	?	E	J	F	?	3C	M	D	E	R	1	1	0	0	0	0	?	0	
PG	N	J	?	N	?	?	?	T	?	T	?	?	T	Q	J	?	3B	N	C	D	N	1	1	0	0	0	0	?	0	
PH	N	T	?	T	?	?	?	O	?	O	?	?	G	H	G	?	3D	N	F	E	T	1	1	0	0	0	0	?	0	
PI	I	M	K	M	S	S	J	J	O	I	Q	Q	C	I	H	E	4D	I	C	E	R	1	1	0	0	0	0	?	0	
PJ	I	J	J	L	Q	O	Q	K	S	N	S	T	J	J	I	N	4G	I	D	E	P	1	1	0	0	0	0	?	0	
Afr	F	C	C	F	G	E	J	I	G	H	J	J	I	J	F	F	7O	F	N	?	J	0	0	1	0	1	0	1	1	
Asi	E	E	D	F	H	G	J	L	H	H	I	J	D	K	I	F	7D	E	D	?	L	0	0	0	0	0	0	1	1	
Prot	Q	E	D	F	L	K	N	R	P	M	Q	S	K	P	Q	L	4P	Q	S	T	K	1	1	0	1	0	1	0	?	1
Arch	M	C	D	E	F	E	S	S	T	N	Q	T	R	T	S	T	6N	M	J	Q	N	1	1	0	1	0	1	1	?	1
ICA	G	E	I	G	K	K	L	M	P	L	P	O	J	K	N	H	5T	G	T	?	P	1	1	1	1	0	1	?	1	
ICB	K	H	H	K	O	L	T	T	Q	T	T	K	T	T	Q	Q	4N	K	J	?	N	1	1	1	1	0	1	?	1	
ICC	G	F	E	G	J	H	M	L	L	K	N	N	M	L	J	K	5L	G	J	?	L	1	0	0	0	0	0	?	1	
AA	I	G	?	J	?	?	J	I	?	K	?	?	J	E	E	?	3I	I	I	?	I	1	1	0	1	0	1	0	1	1
AB	H	K	?	K	?	?	I	N	?	K	?	?	F	Q	E	?	3K	H	J	?	K	1	1	0	1	0	1	0	1	1
AC	Q	G	?	O	?	?	N	F	?	N	?	?	L	C	C	?	3N	Q	G	?	N	1	1	0	1	0	1	0	1	1

Análise Filogenética

A Figura 83 mostra a árvore obtida para o conjunto de dados das médias das variáveis para cada grupo estabelecido. Neste cladograma podemos observar que formou-se um clado com os espécimens pertencentes a Família Gnathorhizidae e este é grupo-irmão de um outro, composto por representantes das famílias Ceratodontidae e Lepidosirenidae.

É clara uma separação cronológica na porção inferior do cladograma, seguida de uma mistura de espécimens do Mesozóico com aqueles do Cenozóico. Não há significado, com exceção do agrupamento obtido para *Ceratodus africanus* e *Asiatoceratodus tiguidiensis*, e outro conseguido com os morfótipos ICA e ICC.

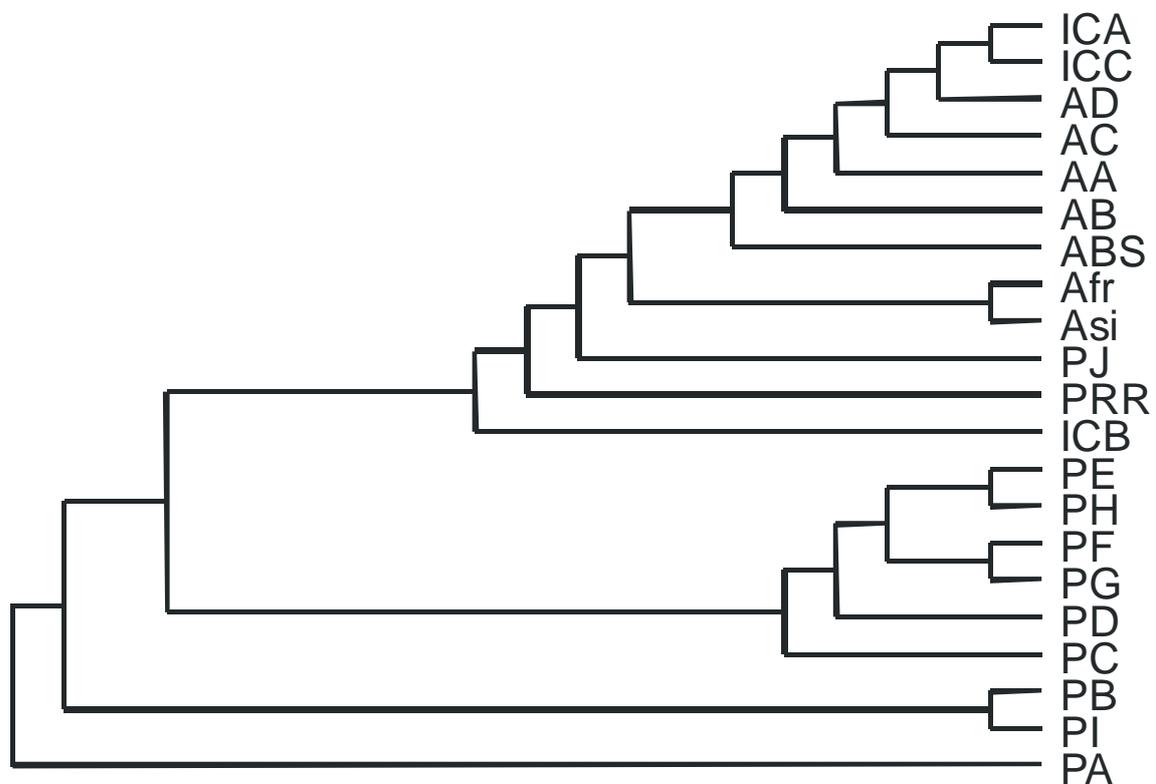


FIGURA 83. CLADOGRAMA OBTIDO PARA O CONJUNTO DE PLACAS DENTÁRIAS DOS DIPNOIFORMES BRASILEIROS, MAIS PARCIMONIOSO, COM NÚMERO DE PASSOS = 231, IC = 0,8095 E IR = 0,6452.

Com o intuito de comparar os resultados obtidos, montou-se uma nova matriz, considerando cada espécimen como pertencente a uma espécie distinta com um representante e não com a média das variáveis.

A Figura 84 é uma das 28 árvores mais parcimoniosas, resultante da análise por parcimônia de 29 caracteres de 20 táxons de Dipnoiformes, selecionada através do processo de re-pesagens sucessivas de Farris (1969). O número de passos é de 234, com Índice de Consistência = 0,7949 e Índice de Retenção = 0,5514.

Os números à frente dos clados indicam os valores de “bootstrap” obtidos, a partir de 100 buscas heurísticas, cada uma delas com 10 réplicas, sendo mostrados apenas aqueles valores maiores que 50.

Nesta árvore podemos observar que os espécimens pertencentes à Família Gnathorhizidae estão associados àqueles da Família Lepidosirenidae (porção inferior), como sugerido por alguns pesquisadores. As únicas exceções são dois representantes da Família Ceratodontidae, ICB e PJ.

Na porção mediana visualizamos um clado composto por espécimens da Família Ceratodontidae, provenientes da Bacia São Luís-Grajaú, mostrando grande proximidade entre *Ceratodus africanus*, o espécimen da Bacia do Araripe e *Asiatoceratodus tiguidiensis*.

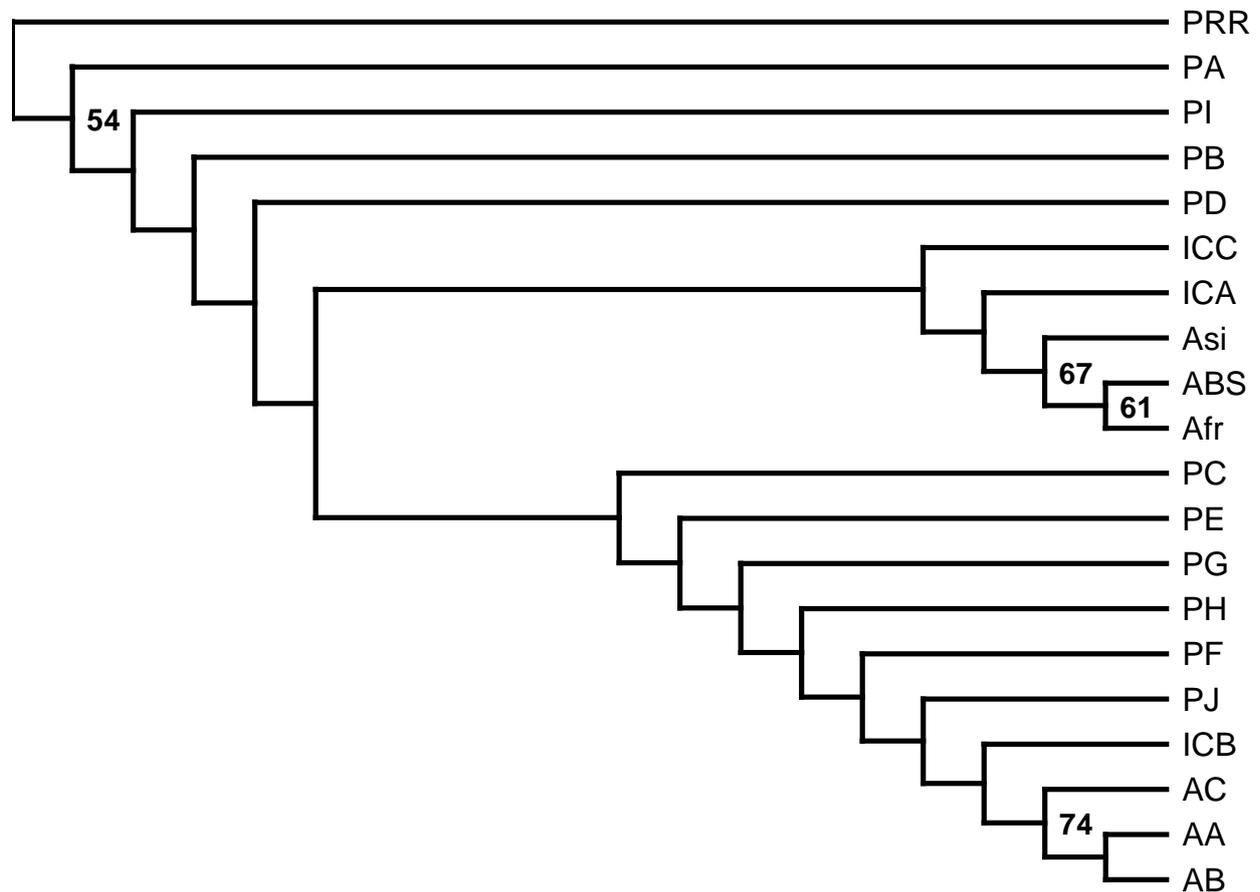


FIGURA 84. UMA DAS 28 ÁRVORES MAIS PARCIMONIOSAS, OBTIDAS PARA O CONJUNTO DE DADOS DOS DIPNOIFORMES BRASILEIROS.

O passo seguinte foi à adição dos caracteres utilizados por Martin (1982), juntamente com um grupo externo, o gênero devoniano *Dipterus*.

A Figura 85, como na anterior, também considera cada espécimen como uma espécie distinta. Uma única árvore mais parcimoniosa foi obtida, a partir de 26 caracteres informativos (para parcimônia) de 21 táxons. O número de passos foi de 249 e $IC = 0,7642$; $IR = 0,5462$. Valor de “bootstrap”, 100 réplicas, cada uma delas com 10 pseudo-réplicas, estão anotados à frente dos clados, sendo omitidos aqueles valores abaixo de 50.

Nesta árvore podemos observar 3 clados distintas, o primeiro composto por espécimens provenientes das bacias São Luís-Grajaú e Araripe (Família Ceratodontidae); o segundo por aqueles da Bacia do Paraná (Família Ceratodontidae); o terceiro por materiais provenientes das bacias de Paraná (associadas a Família Gnathorhizidae), São Luís-Grajaú (Família Ceratodontidae) e Acre (Família Lepidosirenidae). O agrupamento inferior é esperado, com exceção dos espécimens ICA e ICB.

As formas tetracuspidadas da Bacia do Paraná, formações Corumbataí e Rio do Rasto, aparecem associadas, mostrando que o espécimen proveniente da localidade de Posto Queimado, descrito inicialmente como pertencente a Família Gnathorhizidae, pertence na verdade a Família Ceratodontidae, também observado na Análise Histológica.

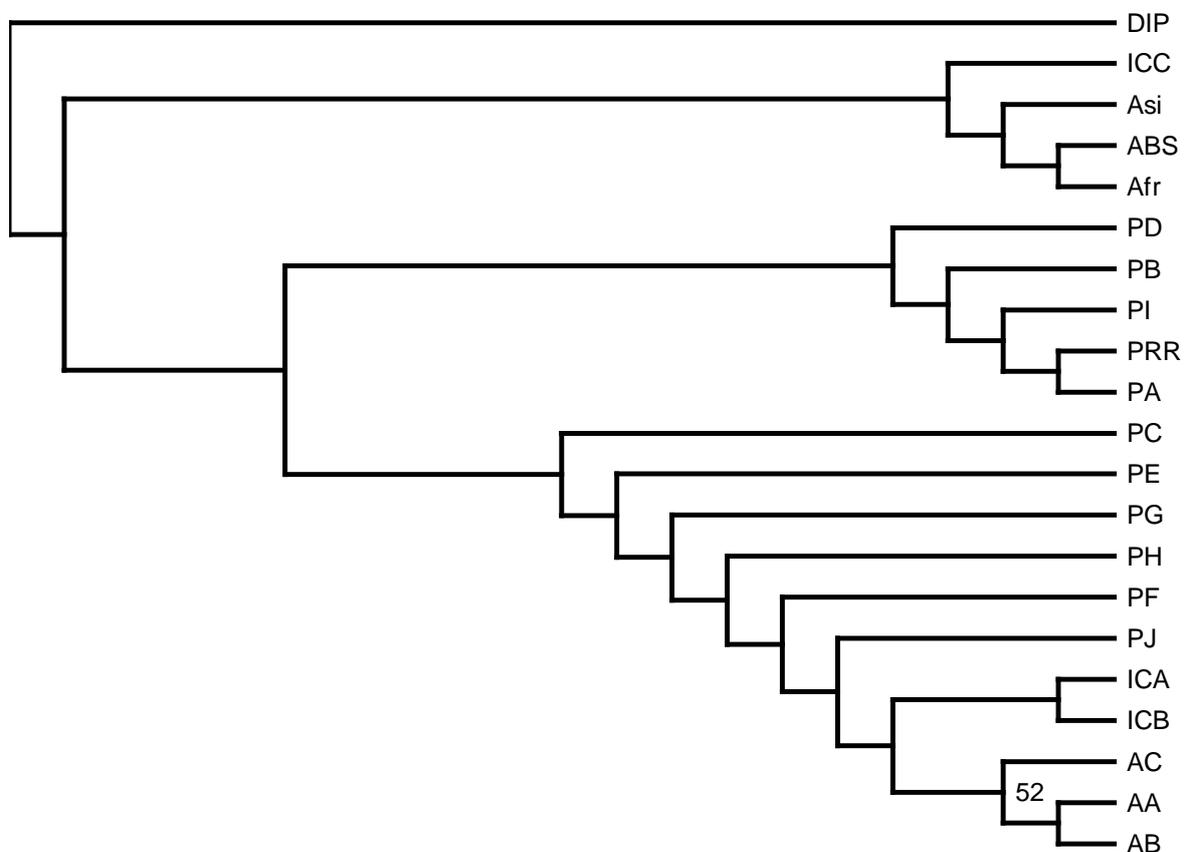


FIGURA 85. ÚNICA ÁRVORE MAIS PARCIMONIOSA, OBTIDA APÓS A ADIÇÃO DO GRUPO EXTERNO.

Uma nova análise foi realizada, com a adição de um novo táxon identificado para a Bacia São Luís-Grajaú, *Protopterus humei*.

A Figura 86 é a Árvore de Consenso estrito, entre as 3 árvores mais parcimoniosas obtidas a partir de 26 caracteres informativos (para parcimônia) de 22 táxons. Passos = 263; IC = 0,7531; IR = 0,5385. Valores de “bootstrap”, 100 réplicas, cada uma delas com 10 pseudo-réplicas, foram inferiores a 50.

Esta árvore apresenta dois clados, sendo o primeiro composto por espécimens das famílias Ceratodontidae e Lepidosirenidae, o segundo por morfótipos das famílias Gnathorhizidae e Ceratodontidae.

O táxon inserido apresentou-se agrupado com *Lepidosiren megalos*. *Protopterus humei*, inicialmente descrito por Priem (1914) e Tabaste (1963) como *Ceratodus humei*, foi renomeado por Martin (1984). As características histológicas de *Protopterus huemi* são de um Ceratodontidae, e esta espécie é considerada ancestral da Família Lepidosirenidae. Com esta árvore obtida fica a dúvida se Martin (1984) estava correto ao reposicionar *Protopterus humei*, ou se o posicionamento original é o correto.

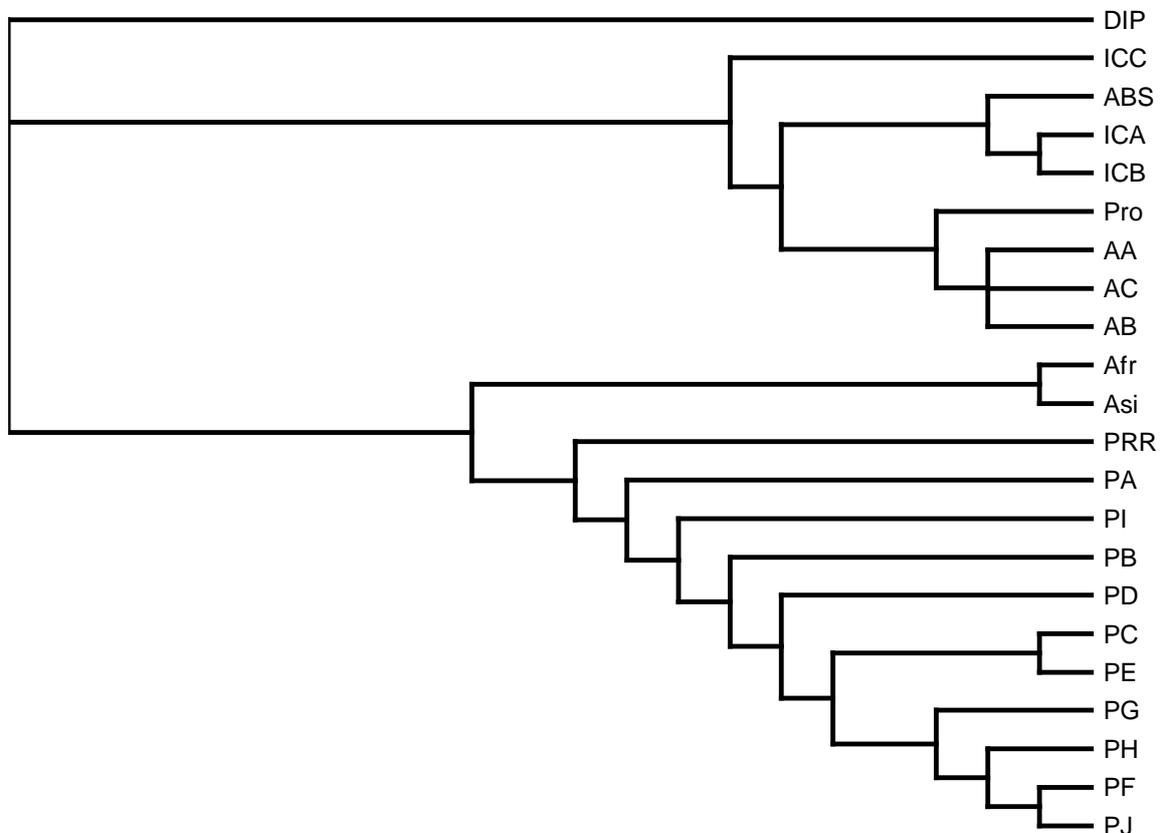


FIGURA 86. ÁRVORE DE CONSENSO ESTRITO, OBTIDA COM A ADIÇÃO DO GRUPO EXTERNO E DE UM TÁXON.

Uma nova análise foi realizada, com a adição de um novo táxon identificado para a Bacia São Luís-Grajaú, o gênero *Archaeoceratodus*.

A Figura 87 é a árvore de Consenso estrito entre as 7 árvores mais parcimoniosas, obtidas a partir de 27 caracteres informativos (para parcimônia) de 23 táxons. Passos = 275; IC = 0,7519; IR = 0,5448. Valores de “bootstrap”, 30 réplicas, cada uma delas com 10 pseudo-réplicas, estão anotados à frente dos clados, sendo omitidos aqueles abaixo de 50. A repesagem sucessiva resultou na recuperação dos clados Afr-Asi e ICC-ABS-ICA-Pro-AC-Arc-ICB.

Foi observado que, com a adição de novos táxons, a resolução obtida foi menor, indicando que os caracteres utilizados não são os mais apropriados para análise. A grande desvantagem em trabalhar com placas dentárias isoladas é o pequeno número de caracteres observados, como previamente relatado por outros autores. Mas considerando que a grande maioria das espécies descritas de Dipnoiformes é baseada apenas em placas dentárias isoladas, as tentativas de utilização de caracteres angulares é válida. Exemplos destes caracteres foram utilizados nos trabalhos de Martin, mas a análise dos caracteres utilizados em Martin (1982) mostrou que o resultado obtido não apresenta suporte.

A Figura 88 foi obtida através do método de *neighbor-joining*, resultando apenas em uma árvore. Podemos observar dois clados, o primeiro composto por espécimens pertencentes às famílias Ceratodontidae e Gnathorhizidae, o segundo pertencentes às família Ceratodontidae e Lepidosirenidae. Mais uma vez pudemos observar a proximidade de *Protopterus humei* com os Lepidosirenidae da Bacia do Acre.

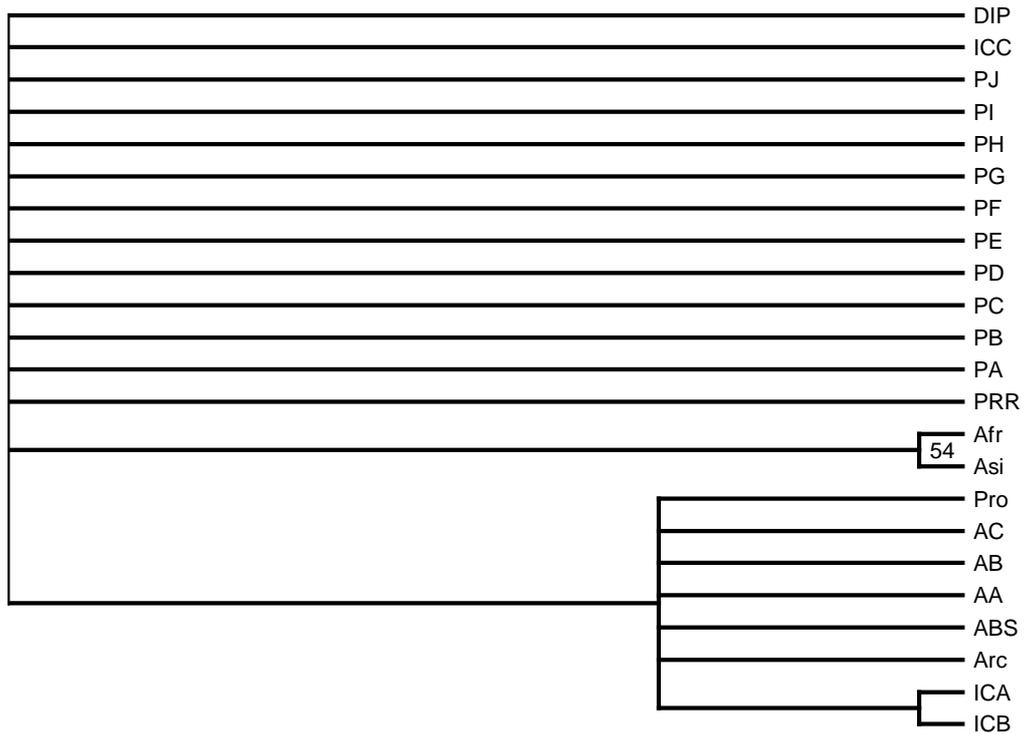


FIGURA 87. ÁRVORE DE CONSENSO ESTRITO, OBTIDA PARA TODOS OS TAXONS BRASILEIROS.

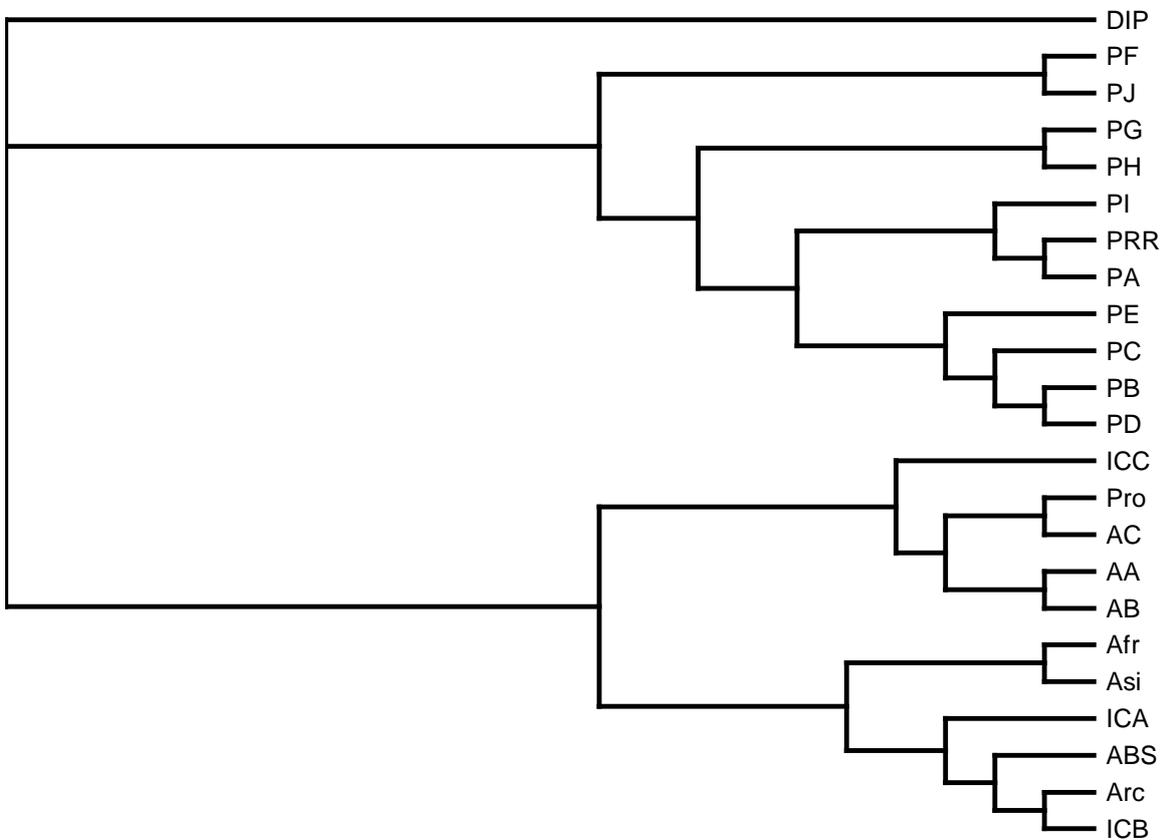


FIGURA 88. ÁRVORE OBTIDA ATRAVÉS DO MÉTODO DE “NEIGHBOUR-JOIN”, PARA TODOS OS TAXONS BRASILEIROS.

DISCUSSÕES E CONCLUSÕES

1. As maiores ocorrências de placas dentárias de Dipnoiformes em território brasileiro ocorrem nas formações Corumbataí (Bacia do Paraná), Alcântara (Bacia São Luís-Grajaú) e Solimões (Bacia do Acre). A primeira apresenta a maior concentração de espécimens pertencentes a duas famílias distintas. A segunda mostra a maior abundância de gêneros (quatro). A última possui apenas um gênero conhecido.
2. Os registros de Dipnoiformes brasileiros apresentam-se apenas placas dentárias isoladas, com exceção de *Lepidosiren megalos*, descrito por Silva Santos (1987), onde existe um crânio parcialmente completo.
3. É bastante questionável o registro mais antigo, de uma escavação par estivação, descrita por Fernandes & Carvalho (2002), para um dipnoiformes em ambiente marinho. Dipnoiformes recentes e fósseis estiveram para fugir de estiagem. Seria muito pouco provável que, em ambiente marinho, estes animais necessitassem deste tipo de etologia.
4. O material descrito por Richter & Langer (1998) proveniente da Formação Rio do Rasto, e então associado à Família Gnathorhizidae apresenta grandes semelhanças morfológicas e histológicas com os Ceratodontidae da Formação Corumbataí. Portanto o citado material da Formação Rio do Rasto estaria associados a esta família.
5. Assumindo que as formas tetracuspidadas, de placas dentárias, para as formações Corumbataí e Rio do Rasto, pertenceriam a *Ceratodus madagascariensis*, estes seriam os registros mais antigos, desta espécie, em relação a outros depósitos em América do Sul e África. Poderia ser que a espécie teria surgido na Bacia do Paraná, migrando para África, enquanto os continentes estivessem unidos, e aí permanecendo por mais tempo. Entretanto *Ceratodus madagascariensis* apresenta placas dentárias inferiores com quatro cúspides e superiores com cinco. Seria talvez difícil haver uma seleção preferencial, para que fossem encontradas, na Bacia do Paraná, apenas placas dentárias inferiores. Este conjunto de observações nos leva a crer que este Ceratodontidae pertença a uma nova espécie.

6. A Análise Estatística Multivariada foi utilizada como uma ferramenta para auxiliar na classificação de fósseis. Seu objetivo foi propor uma classificação para o material ainda não descrito formalmente, com base na grande variação morfológica observada nos espécimens, simultaneamente levando-se em conta as diversas variáveis morfométricas dos fósseis. Com relação às amostras, o dendograma resultante apresenta quatro grupos distintos, que podem ser interpretados como pertencentes a duas famílias. A primeira apresenta características muito próximas à Família Gnathorizidae, podendo constituir um agrupamento familiar novo. Quatro taxa foram reconhecidos e comparados com materiais da Polônia. Estes apresentam basicamente a mesma morfologia, a única diferença sendo o tamanho, o material brasileiro cerca de 5 vezes maior. A segunda família é Ceratodontidae, que estaria representada por duas espécies. Tais constatações forneceram suporte para a possível definição de seis diferentes espécies de Dipnoiformes na paleoictiofauna da Formação Corumbataí. Mostra a aplicabilidade desta metodologia em estudos paleontológicos, de caráter taxonômico. No âmbito da Formação Corumbataí, as placas dentárias tricuspíadas estão bem separadas das tetracuspíadas, podendo ser visualizados nos gráficos de Análise de Componentes Principais e Análise de Correspondência.

7. A análise histológica corroborou a análise estatística, evidenciando a observação de dois conjuntos de placas. O primeiro relacionado às famílias Ceratodontidae e Neoceratodontidae, o segundo a Família Gnathorizidae. Justificável devido a distribuição dos canais pulpares, respectivamente paralelos e ramificados. Está presente, nas diversas formas de placas dentárias da Formação Corumbataí, um tecido hipermineralizado chamado petrodentina, componente principal dessas placas.

8. A nova ocorrência de Dipnoiformes, registrada para o Triássico do Estado do Rio Grande do Sul, e mencionada por Richter (2001), é associada a *Ptychoceratodus cf. philippsi*. Este é seu primeiro registro para a América do Sul, ampliando a distribuição paleobiogeográfica da espécie.

9. Dipnoiformes foram registrados por Silva Santos (1990), para a Formação Pedra de Fogo, como pertencentes às famílias Sagenodontidae, Lepidosirenidae e Ceratodontidae. Estes materiais nunca foram figurados. São questionadas estas ocorrências para a Formação Pedra de Fogo, especialmente aquela da Família Sagenodontidae, cuja distribuição cronológica é

carbonífera, sabendo-se que esta unidade geológica teria idade Permiano Inferior, não Carbonífero.

10. A presença da Família Neoceratodontidae seria questionável para depósitos cretácicos brasileiros. O gênero *Neoceratodus*, segundo Kemp (1997), seria restrito aos depósitos cretácicos, terciários e ao representante atual da Austrália. Embora reconheça que o material descrito por Pascual & Bondesio (1976), para depósitos cretácicos da Argentina, poderia ser associado a esta família.

11. A Bacia do Araripe, conhecida mundialmente pela sua assembléia paleoictiológica, até o momento não apresentou Dipnoiformes completos, sendo representada apenas por placas dentárias isoladas provenientes da Formação Brejo Santo. O espécimen, inicialmente descrito como *Neoceratodus* por Silva & Azevedo (1996), foi sinonimizado com *Neoceratodus africanus* por Martin (1984). Mas as análises mostraram que este espécimen não está associado a *Ceratodus africanus*, podendo ser pertencente a uma nova espécie.

12. O registro cretácico mais importante está localizado na Bacia de São Luiz-Grajaú, mais especificamente na Laje do Coringa, Ilha do Cajual, cujas rochas pertencem a Formação Alcântara. Nestes depósitos são encontradas placas dentárias pertencentes a quatro gêneros previamente conhecidos: *Ceratodus*, *Asiatoceratodus*, *Archaeoceratodus* e *Protopterus*.

13. *Ceratodus africanus* é conhecido em depósitos da Formação Alcântara, mas uma análise mais detalhada é necessária nestas placas. Segundo Kemp (comunicação pessoal, 1998) as diferenças entre *Ceratodus africanus*, *C. pectinatus* e *C. tuberculatus* são pequenas e sutis. Estas espécies podem ocorrer no Cretáceo da Bacia de São Luís-Grajaú, uma vez que a fauna é muito semelhante a depósitos africanos de mesma idade.

14. *Asiatoceratodus tiguidiensis* foi registrado pela primeira vez no Brasil por Dutra & Malabarba (2001), para uma ocorrência de idade albiana no Município de Itapecuru-Mirim, no Estado do Maranhão. Posteriormente Medeiros (2001) cita, pela primeira vez a ocorrência do gênero na Laje do Coringa, que foi posteriormente formalmente descrita por Castro *et al.* (2004). Segundo estes autores, esta ocorrência contribuiu para ampliar a distribuição cronológica do gênero e da espécie para o eo-Cenomaniano.

15. Foi encontrado, até o momento apenas um único espécimen pertencente ao gênero *Archaeoceratodus*. Este material pode ser comparado com uma réplica de *Archaeoceratodus djelleh* figurado em Kemp (1997; Figura 5, Número 2, Página 718). Mas o material brasileiro é maior. Não há dúvidas quanto à presença deste gênero na Bacia São Luís-Grajaú, podendo ser uma nova espécie. Trata-se da primeira ocorrência na América do Sul. Até o momento *Archaeoceratodus* era restrito a depósitos australianos do Triássico e Cretáceo no Sudeste daquele continente, e no Terciário médio em localidades em Norte, Leste e Centro.

16. *Protopterus humei* é o dipnoiformes, encontrado na Laje do Coringa, de maiores proporções. É muito similar a placas dentárias descritas por Tabaste (1963), como *Ceratodus humei*. Martin (1984b) renomeu esta espécie como *Protopterus humei*. Trata-se do primeiro registro deste táxon para América do Sul, sendo registrados no continente africano em depósitos do Campaniano. Portanto seria a ocorrência brasileira mais antiga para este morfótipo. Faz-se necessária uma revisão desta espécie, pois as características histológicas observadas são típicas da Família Ceratodontidae, anulando a proposta de Martin (1984). Se confirmada, seria a primeira ocorrência de *Ceratodus humei* na América do Sul.

17. Os padrões morfológicos dos morfótipos ICA e ICB não foram observados em nenhum táxon descrito em literatura, podendo ser considerados novas espécies. O Morfótipo ICA apresenta uma típica ornamentação que o difere dos outros espécimens encontrados na Bacia de São Luís-Grajaú. A morfologia destas placas dentárias assemelha-se ao gênero *Archaeoceratodus*. O Morfótipo ICC é muito semelhante a um Ceratodontidae citado por Schultze (1991), proveniente de depósitos do Paleoceno inferior da Formação Santa Lúcia, na localidade de Tiupampa na Bolívia. As placas dentárias apresentam a mesma morfologia e o mesmo tipo de ornamentação. Se este morfótipo for associado a este material, apenas citado por Schultze (1991), a ocorrência brasileira seria a mais antiga, aumentando a distribuição cronológica do Cretáceo ao Paleoceno.

18. A análise histológica mostrou que para todos os espécimens analisados existe um único padrão de distribuição dos canais pulpares, associados as famílias Ceratodontidae e Neoceratodontidae.

19. O registro de Dipnoiformes africanos, provenientes de depósitos do Cretáceo, como *Gadoufaoua* (Níger), é muito similar àquele da Bacia São Luís-Grajaú, com ocorrências de *Asiatoceratodus tiguidiensis*, *Ceratodus africanus*, *Protopterus humei*. Mostra que poderia ter ocorrido uma grande troca faunística, também evidenciada por outros grupos de vertebrados.

20. *Lepidosiren megalos* é um dipnoiforme de grandes proporções, encontrado na Bacia do Acre, evidenciando o fenômeno do gigantismo que ocorre nesta bacia cenozóica, também observado em outros peixes e répteis (especialmente em testudinos e crocodilomorfos) e em mamíferos.

21. A Análise Estatística mostra dois agrupamentos de espécimens para as placas dentárias da Formação Solimões. Poderiam ser interpretados como diferenças entre as placas superiores e inferiores, ou mostrar a presença de outra espécie, *Lepidosiren paradoxa* que ocorre em depósitos de mesma idade, em países vizinhos.

22. O padrão ramificado de distribuição dos canais pulpares foi observado em espécimens provenientes da Formação Solimões e comparados com Smith (1984) que também o observou em seções das placas dentárias de *Protopterus aethiopicus* e *Lepidosiren paradoxa*. Esta distribuição é característica da Família Lepidosirenidae, que também apresenta cones de petrodentina nas cúspides, também observados.

23. Existem duas linhagens de pesquisa para a filogenia dos Dipnoiformes. Uma baseada em caracteres cranianos, com poucos representantes, e outra sustentada pelas características das placas dentárias, que pode abranger um número muito maior de espécies. A Análise Filogenética apresentada segue o padrão da segunda linhagem, pois nenhum dos Dipnoiformes brasileiros apresenta crânios completos.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AGASSIZ, J.R.L. Recherches sur les Poissons Fossiles. Vol II. Neuchâtel: Imprimerie de Petitpierre, pp. 2-46, 1843.

AHLBERG, P. E.; TREWIN, N. H. The postcranial skeleton of the Middle Devonian lungfish *Dipterus valenciennesi*. **Transactions of the Royal Society of Edinburgh. Earth Sciences**, Edinburgh, v. 85, p. 159-175, 1995.

ALBUQUERQUE, J. P. T. **Inventário hidrogeológico básico do Nordeste, Folha nº 15 – Jaguaribe – SE**. Recife: SUDENE, 1970. 187 p. (Brasil, SUDENE. Hidrogeologia, 32).

AMEGHINO, 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 de Buenos Aires**, Buenos Aires, v. 15, p. 1-568, 1906.

AMORIM, D. S. **Elementos básicos de sistemática filogenética**. Ribeirão Preto: Editora Holos, 1997. 276p.

ANTUNES, M. T.; MAISEY, J. G.; MARQUES, M. M.; SCHAFFER, B.; THOMSON, K. S. Triassic fishes from the Cassange Depression (R. P. de Angola). **Ciências da Terra**, número especial, p. 1-64, 1990.

ARAMBOURG, C.; JOLEAUD, L. Vertébrés fossiles du Bassin du Niger. **Bulletin Du Service Des Mines, Afrique Occidentale Francaise**, Dakar, v. 7, p. 27-84, 1943.

ARRATIA, G.; CIONE, A. L. The record of fossil fishes of Southern South America. **Miinchner Geowissenschaftliche Abhandlungen, Reihe A**, Munchen, v. 30, p. 9-72, 1996.

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

BALME, B. E. Australian Phanerozoic Timescales: 7, Triassic. Biostratigraphic charts and explanatory notes. **Bureau of Mineral Resources, Geology and Geophysics, Australia Record**, Canberra, 1989/37, p. 1-28, 1990.

BARBERENA, M. C. South American Late Paleozoic Tetrapods. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 44, supl., p. 67-75, 1972.

BARWICK, R. E.; CAMPBELL, K. S. W. A Late Devonian dipnoan, *Pilliararhynchus*, from Gogo, Western Australia, and its relationships. **Palaeontographica. Abt. A, Palaeozoologie, Stratigraphie**, Stuttgart, v. 239, p. 1-42, 1996.

BEMIS, W. E. Paedomorphosis and the evolution of the Dipnoi. **Paleobiology**, Jacksonville, v. 10, p. 293-307, 1984.

BENTON, M. J. **Vertebrate palaeontology**. London: Unwin Hyman, 1990. 377p.

BERG, L. S. Classification of fishes, both recent and fossil. **Trudy Zool. Inst. Leningr.**, Leningrado, v. 5, 517p, 1940.

BERNACSEK, G. M. A lungfish cranium from the Middle Devonian of the Yukon Territory, Canada. **Paleontographica**, Stuttgart, v. 157, p. 150-153, 1977.

BERTHOUS, P.Y. 1990. Lês Bassin d'Araripe et lês petis bassins intracontinentaux voisins (NE du Brésil): formation et evolution dans lês cadre de l'ouverture de l'Atlantique Equatorial. Comparaison avec lês bassins ouest - africains situes dans lês même contexte. In: SIMPÓSIO SOBRE BACIA ARARIPE E BACIAS INTERIORES DO NORDESTE, 1, 1990, Crato. **Atas... Crato: DNPM**, 1990. p. 113-134.

BERTINI, R. J.; MARSHALL, L. G.; GAYET, M.; BRITO, P. 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 Palaontologie. Abhandlungen**, Stuttgart, v. 188, p. 71-101, 1993.

BERTMAR, G. Phylogeny and Evolution in Lungfishes. **Acta Zool.**, Stockholm, v. 49, p. 189-201, 1968.

BEURLEN, K. Bacias sedimentares no bloco brasileiro. **Estudos Sedimentológicos**, Natal, v. 1, p. 7-31, 1967.

BISCHOFF, T.L.W. Description anatomique du *Lepidosiren paradoxa*. **Ann. Sci. Nat.**, v. 14, p. 116-159, 1840.

BONDESIO, P.; PASCUAL, R. Restos de Lepidosirenidae (Osteichthyes, Dipnoi) del Grupo Honda (Mioceno tardio) de Colombia, y sus denotaciones paleoambientales. **Revista de la Asociación Geologica Argentina**, Buenos Aires, v. 32, p. 34-43, 1977.

BROIN, F; BUFFETAUT, E.; KOENIGER, J. C.; RAGE, J. C.; RUSSELL, D; TAQUET, P.; VERGNAUD-GRAZZINI, M.; WENS, S. La faune de vertébrés continentaux du gisement d'In Beceten (Sénonien du Niger). **Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, D**, Paris, v. 279, p. 469-472, 1974.

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

CAMPBELL, K. S. W.; BARWICK, R. E. A new species of the lungfish *Dipnorhynchus* from New South Wales. **Palaeontology**, Cambridge, v. 25, p. 509-527, 1982.

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

CAMPBELL, K. S. W.; BARWICK, R. E. *Speonesydron*, an Early Devonian dipnoan with primitive toothplates. **Paleo Ichthyologica**, Munique, v. 2, p. 1-48, 1984.

CAMPBELL, K. S. W.; BARWICK, R. E. Paleozoic Lungfishes - a review. **Journal of Morphology**, New York, suppl. 1, p. 93-131, 1986.

CAMPBELL, K. S. W.; BARWICK, R. E. Paleozoic lungfishes – a review. **Journal of Morphology**, Filadélfia, Supplement 1, p. 93-131, 1987.

CAMPBELL, K. S. W.; BARWICK, R. E. *Uranolophus*: a reappraisal of a primitive dipnoan. **Memoirs of the Association of the Australasian Palaeontologists**, Sydney, v. 7, p. 87-144, 1988.

CAMPBELL, K. S. W.; BARWICK, R. E. Paleozoic dipnoan phylogeny: functional complexes and evolution without parsimony. **Paleobiology**, Jacksonville, v. 16, p. 143 – 169, 1990.

CAMPBELL, K. S. W.; BARWICK, R. E. A new species of the Devonian lungfish *Dipnorhynchus* from Wee Jasper, New South Wales. **Records of the Australian Museum**, Sydney, v. 51, p. 123-140, 1999.

CAMPOS, M.; BRAGA, A. P. G.; SOUSA, E. M.; SILVA, F. A. F.; FRANÇA, J. B. **Projeto Rio Jaguaribe**; relatório final. Recife: DNPM; CPRM, 1976. 15 v.

CARROLL, R. L. Lungfish burrows from the Michigan Coal Basin. **Science**, Massachusetts, v. 148, p. 963-964, 1965.

CASTRO, D. F.; TOLEDO, C. E. V.; SOUSA, E. P.; MEDEIROS, M. A. Ocorrência de *Asiatoceratodus* (= *Arganodus*) no Cenomaniano do Estado do Maranhão. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 18, 2003, Brasília. **Boletim de Resumos...** Brasília: Universidade de Brasília, 2003. p. 98-99.

CASTRO, 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, p. 245-248, 2004.

CASTRO, D. L. Modelagem gravimétrica 3-D das bacias rifte do vale do Cariri – NE do Brasil. In: SIMPÓSIO NACIONAL DE ESTUDOS TECTÔNICOS, 7, 1999, Salvador. **Anais...** Salvador: SBG/BA-SE/ABGP, 1999. v. 3, p. 60-62.

CAVALCANTI, V. M. M.; VIANA, M. S. S. Considerações sobre o Cretáceo da Bacia Iguatu. Nordeste do Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 64, n. 1, p. 63-70, 1992.

CHANG, M. M.; YU, X. Structure and phylogenetic significance of *Diaboliichtys speratus* gen. et sp. nov., a new dipnoan like form from the Lower Devonian of Eastern Yunnan, China. **Proceedings Linnean Society**, New South Wales, v. 107, p. 171-184, 1984.

CHORN, J.; SCHULTZE, H. - P. A complete specimen of *Sagenodus* (Dipnoi) from the Upper Pennsylvanian of the Hamilton Quarry, Kansas. In: Regional Geology and Paleontology of Upper Paleozoic Hamilton Quarry Area in Southeastern Kansas (G. Mapes and R. Mapes, eds.). **Kansas Geological Survey Guidebook**, Series 6, p. 173-176, 1989.

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**, Los Angeles, v. 15, p. 845-849, 1995.

CHURCHER, C. S.; 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. **Palaeontology**, Cambridge, v. 44, p. 305-323, 2001.

CIONE, A. L. The Late Cretaceous fauna of Los Alamitos, Patagonia, Argentina. **Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia y Instituto Nacional de Investigacion de las Ciencias Naturales. Paleontologia**, Buenos Aires, v. 3, p. 111-120, 1987.

CIONE, 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: Instituição, 1980. v. 2, p. 35-46.

CLOUTIER, R. Dipnoi: Sarcopterygii. In: SCHULTZE, H.-P.; CLOUTIER, R. (Ed.). **Devonian fishes and plants from Miguasha, Quebec, Canada**. Munich: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 1996. p. 198-226.

CLOUTIER, R.; SMITH, M. M.; KRUPINA, N. I. Growth of the dental system of the Famennian dipnoan *Andreyevichthys epitomus* from Russia: morphometrics and morphogenesis of the entopterygoid tooth plate. In: THE GROSS SYMPOSIUM, 1993, Göttingen. **Abstracts...** Göttingen: Université des Sciences et Technologies de Lille, Villeneuve d'Ascq., 1993.

COIMBRA, A. M. **Estudos sedimentológico e geoquímico do Permo-Triássico da Bacia do Maranhão**. 1983. 259 f. Tese (Doutorado) - Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 1983.

CRUZ, W. B. **Geologia da região oeste de José de Alencar – Iguatu, Estado do Ceará**. Recife: Universidade do Recife/Escola de Geologia, 1961. 45 p. Relatório de Graduação.

CRUZ, W. B.; FRANÇA, H. M. **Inventário hidrogeológico básico do Nordeste, folha nº 14 – Jaguaribe – SO**. Recife: SUDENE, 1970. 222 p. (Brasil. SUDENE. Hidrogeologia, 31).

CRUZ, W. B. C.; LIMA, E. A. M.; LEITE, J. F.; QUINO, J. S.; ANGELIM, L. A. A. **Projeto carvão da Bacia do Parnaíba**. Rio de Janeiro: CPRM/DNPM, 1973. (Relatório final das 1ª, 2ª e 3ª etapas).

CUNHA, F. L. S.; FERREIRA, C. S. Um dipnói na Formação Itapecuru (Cenomaniano), Maranhão, Brasil. In: CONGRESO ARGENTINO DE PALEONTOLOGÍA Y BIOESTRATIGRAFÍA, 2.; CONGRESSO LATINOAMERICANO DE PALEONTOLOGIA, 1., 1978, Buenos Aires. **Actas...** Buenos Aires: 1980. v. 2, p. 1-9.

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

DAVIS, J. C. **Statistics and data analysis in geology**. 2nd ed. New York: John Wiley and Sons, 1986. 646p.

DEER, W. A.; HOWIE, R. A.; ZUSSMAN, J. **Minerais constituintes das rochas - uma introdução**. Lisboa: Editora Fundação Calouste Gulbenkian, 1981. 558p.

DENISON, R. H. Early Devonian lungfishes from Wyoming, Utah and Idaho. **Fieldiana. Geology**, Chicago, v. 17, p. 353-413, 1968.

DENISON, R. H. The evolutionary significance of the earliest known lungfish *Uranolopus*. In: **Current Problems of Lower Vertebrate Phylogeny** (T. Ørvig, ed.), Nobel Symposium, Stockholm, v. 4, p. 247 - 258. Almqvist & Wiksell, 1968b.

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

DILLON, W. R.; GOLDSTEIN, M. **Multivariate analysis. Methods and applications**. New York: John Wiley & Sons, 1984. 445 p.

DOLIANITI, E. Relações entre as floras paleozóicas do Brasil. Simpósio Internacional Sistemática Carbonífero e Permiano América do Sul. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 44, supl., p. 113-118, 1972.

DOLLO, L. Sur la phylogénie des dipneustes. **Bulletin de la Societe Belge de Geologie, de Paleontologie et d' Hydrologie**, Bruxelles, v. 9, p. 79-128, 1895.

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. (Org.). **O Cretáceo da Bacia de São Luís-Grajaú**. Belém: Ed. Museu Paraense Emílio Goeldi, 2001. p. 191-208. (Friedrich Katzer).

DZIEWA, T. J. Note on a dipnoan fish from the Triassic of Antarctica. **Journal of Paleontology**, Ithaca, v. 54, p. 488-490, 1980.

ESTES, R. Fish, amphibians and reptiles from the ETadunna Formation, Miocene of South Austrália. **Australian Zoologist**, Sydney, v. 21, p. 335-343, 1984.

FARIA JR., L. E.; TRUCKENDRODT, W. Estratigrafia e petrografia da Formação Pedra de Fogo, Permiano da Bacia do Maranhão. In: CONGRESSO BRASILEIRO GEOLOGIA, 31., 1980, Camboriú. **Anais...** Camboriú: SBG, 1980. v. 2, p. 740-754.

FERNANDES, A. S.; CARVALHO, I. S. Uma escavação de dipnóico na Formação Ponta Grossa, Devoniano da Bacia do Paraná. In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, 2., 2000, Rio de Janeiro. **Boletim de Resumos...** Rio de Janeiro: Museu Nacional, 2000. p. 24.

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, p. 207-211, 2002.

FERNANDES, L. A.; COIMBRA, A. M. O Grupo Caiuá (Ks): revisão estratigráfica e contexto deposicional. **Revista Brasileira de Geociências**, São Paulo, v. 24, p. 164-176, 1994.

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

FERRAREZZI, H.; MARQUES, A. C. Análise cladística numérica e recursos computacionais. In: AMORIM, D. S. **Elementos básicos de Sistemática Filogenética**. São Paulo: Holos, 1997. 276 p.

FOREY, P.L. Relationships of lungfishes. **Journal of Morphology**, Philadelphia, Supplement 1, p. 75-91, 1986.

FORSTER-COOPER, C. The Middle Devonian fish fauna of Achanarras. **Transactions Royal Society Edinburgh**, Edinburgh, v. 59, p. 223 – 240, 1937.

FOX, H. Early development of the head and pharynx of *Neoceratodus* with a consideration of its phylogeny. **J. Zool**, London, v. 146, p. 470-554, 1965.

GASPARY, J.; ANJOS, N. F. R. **Estudo hidrogeológico de Juazeiro do Norte-Ceará**. Recife: Superintendência para o Desenvolvimento do Nordeste, 1964. 25 p. (Hidrogeologia, 3).

GAUCH, H. G. J. **Multivariate analysis in community ecology**. Cambridge: Cambridge University Press, 1982. 295 p.

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

GHIGNONE, J. I.; COUTO, E. A.; ASSINE, M. L. Estratigrafia e estrutura das bacias do Araripe, Iguatu e Rio do Peixe. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 34., 1986, Goiânia. **Anais...** Goiânia: S.B.G., 1986. v. 1, p. 271-285.

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

GÓES, 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).

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

GOODRICH, E.S. The origin of land vertebrates. **Nature**, London, v. 114(2878), p. 935-936, 1924.

GREENWOOD, P. H. The natural history of African lungfishes. **Journal of Morphology**, New York, suppl. 1, p. 163-179, 1987.

GUNTHER, A. Description of *Ceratodus*, a genus of ganoid fishes, recently discovered in rivers of Queensland, Australia. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London**, London, v. 161, p. 511-571, 1871.

HECKEL, J. Uber einer neue Fish-Species aus dem Weissen Nil, *Protopterus aethiopicus*. **Sitzber. Akad. Wiss, Wein**, v. 6, p. 685-689, 1851.

HENNIG, W. Phylogenetic systematics. **Annual Review of Entomology**, Stanford, v. 10, p. 97-116, 1965.

HILLS, E. S. Tertiary fresh water fishes from Southern Queensland. **Memoirs of the Queensland Museum**, Brisbane, v. 10, p. 157-182, 1934.

HILLS, E. S. The cranial roof of *Dipnorhynchus sussmilchi*. **Records of the Australian Museum**, Sydney, v. 21, p. 45-55, 1941.

HUXLEY, T. H. Preliminary Essay upon the Systematic Arrangement of the Fishes of the Devonian Epoch. **Mem. Geol. Surv. U.K.**, London, Dec. X, p. 1-40, 1861.

INTRODUCTION to the Dipnoi: the lungfish. Disponível em: <<http://www.ucmp.berkeley.edu/vertebrates/sarco/dipnoi.html>>. Acesso em: mar. 2005.

ISHIYAMA, M.; TERAOKI, Y. The fine structure and formation of hypermineralized petrodentine in the tooth plate of extant lungfish (*Lepidosiren paradoxa* and *Protopterus* sp.). **Archives of Histology and Cytology**, Niigata, v. 53, p. 307-321, 1990.

JAIN, S. L. Vomerine teeth of *Ceratodus* from the Maleri Formation (Upper Triassic, Deccan, Índia). **Journal of Paleontology**. Ithaca, v. 42, p. 96-99, 1968.

JAIN, S. L.; ROBINSON, P. L.; CHOWDHURY, T. A new vertebrate fauna from the Triassic of the Deccan, India. **Quarterly Journal of Geology**, London, v. 120, p. 115-124, 1964.

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

JARVIK, E. **Basic structure and evolution of vertebrates**. New York: Academic Press, 1980. v. 1.

JONGMAN, R. H. G.; TER BRAAK, C. J. F.; VAN TONGEREN, O. F. R. **Data analysis in community and landscape ecology**. 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press, 1995. 299 p.

JUNQUEIRA, L. C.; CARNEIRO, J. **Histologia básica**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 1990. 388 p.

KEMP, A. The histology of tooth formation in the Australian lungfish, *Neoceratodus forsteri* Krefft. **Zoological Journal Of The Linnean Society**, London, v. 66, p. 251-287, 1979.

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

KEMP, A. *Neoceratodus djelleh*, a new ceratodont lungfish from Duaringa, Queensland. **Alcheringa**, Sydney, v. 6, p. 151-155, 1982a.

KEMP, A. Australian Mesozoic and Cenozoic lungfish. In: RICH, P. V.; THOMPSON, M. (Ed.). **The fossil vertebrate record of Australia**. Melbourne: Monash University Publications Committee, 1982b. p. 133-139.

KEMP, A. The biology of the Australian lungfish, *Neoceratodus forsteri*. **Journal of Morphology**, New York, suppl., v. 1, p. 181-198, 1987.

KEMP, A. Australian Mesozoic and Cenozoic lungfish. In: VICKERS-RICH, P.; MONAGHAN, J. M.; BAIRD, R.F.; RICH, T. (Ed.). **Vertebrate palaeontology of Australasia**. Melbourne: Monash University Publications Committee, 1991. chapter 14, p. 465-496.

KEMP, A. Problematic Triassic Dipnoans from Australia. In: LUCAS, S. G.; MORALES, M. (Ed.). **The nonmarine Triassic**. Albuquerque: New Mexico Museum of Natural History & Science, 1993. p. 223-227. (New Mexico Museum of Natural History & Science Bulletin, 3).

KEMP, A. Australian Triassic Lungfish Skulls. **Journal of Paleontology**, Ithaca, v. 68, p. 647-654, 1994.

KEMP, A. Triassic lungfish from Gondwana. In: ARRATIA, G.; VIOHL, G. (Ed.). **Mesozoic Fishes - systematics and paleoecology**. Munique: Verlag F. Pfeil, 1996. p. 409-416.

KEMP, A. Four species of *Metaceratodus* (Osteichthyes, Dipnoi, Family Ceratodontidae) from Australia Mesozoic and Cenozoic deposits. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Los Angeles, v. 17, p. 26-33, 1997a.

KEMP, 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**, Ithaca, v. 71, p. 713-733, 1997b.

KEMP, A. Skull structure in post-paleozoic lungfish. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Los Angeles, v. 18, p. 43-63, 1998.

KEMP, A. *Chirodipterus potteri*, a new Devonian lungfish from New South Wales, Australia, and the ontogeny of Chirodipterid tooth plates. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Los Angeles, v. 20, p. 665-674, 2000.

KEMP, A. Petrodentine in derived dipnoan dentitions. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Los Angeles, v. 21, p. 422-437, 2001.

KEMP, A. The ultrastructure of developing tooth plates in the Australian lungfish, *Neoceratodus forsteri*. **Tissue and Cell**, Essex, v. 35, p. 401-426, 2003.

KENDAL, M. G. Discrimination and classification. [S.l.]: C.E.I.R. Ltda., 1963.

KERR, J. G. The development of *Lepidosiren paradoxa*. 3. Development of the skin and its derivatives. **Quarterly Journal of Microscopical Science**, Oxford, v. 46, p. 417-460, 1903.

KERR, J.G. Archaic fishes - *Lepidosiren*, *Protopterus*, *Polypterus* - and bearing upon problems of vertebrate morphology. **Jena Zeitschr**, Naturwies, v. 67, p. 419-433, 1932.

KESTEVEN, H.L. The origin of the tetrapods. **Proc. R. Soc. Victoria**, Melbourne, v. 59, p. 93-138, 1950.

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, p. 523-533, 1979.

KOVACH COMPUTING SERVICES. **MVSP PLUS. Multi-Variate Statistical Package Version 3.1**. Anglesey, 1998.

LANDIM, P. M. B. **Análise estatística de dados geológicos multivariados**. Rio Claro: Laboratório de Geomatemática, 2000. 89 p. (Texto Didático 03).

LANDIM, P. M. B.; SOARES, P. C.; GAMA-JR., E. G. **Estratigrafia do Nordeste da Bacia Sedimentar do Paraná**. Rio Claro: DGGA/IGCE/UNESP, 1980. 77 p. Curso de Especialização - Convênio IPT/UNESP.

LATRUBESSE, E. M.; BOCQUENTIN, J.; SANTOS, J. C. R.; RAMONELL, C. G. Paleoenvironmental model for the Late Cenozoic of Southwestern Amazônia: paleontology and geology. **Acta Amazônica**, Manaus, v. 27, p. 103-118, 1997.

LAVINA, E. L. **Geologia sedimentar e paleogeografia do Neopermiano e Eotriássico (intervalo Kazaniano-Scytiano) da Bacia do Paraná.** 1991. 335 f. Tese (Doutorado em Geociências) – Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1991.

LIMA FILHO, F. P. **A seqüência permo-pensilvaniana da Bacia do Parnaíba.** 1998. 155 f. Tese (Doutorado em Geociências) – Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 1998.

LIMA, E. A. M.; LEITE, J. F. **Projeto estudo global dos recursos minerais da Bacia Sedimentar do Parnaíba. Integração Geológica Metalogenética.** Recife: Departamento Nacional de Produção mineral/CPRM, 1978. v. 16.

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

LONG, J. A. Cranial anatomy of two new Late Devonian lungfishes (Pisces: Dipnoi) from Mount Howitt, Victoria. **Records of the Australian Museum**, Sydney, v. 44, p. 299-318, 1992a.

LONG, J. A. *Gogodipterus paddyensis* (Miles), gen. nov., a new Chirodipterid lungfish from the Late Devonian Gogo Formation, Western Australia. **The Beagle, Northern Territory Museum**, v. 9, p. 11-20, 1992b.

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

LONG, J. A. **The rise of fishes.** Sydney: University of New South Wales Press, 1995. 223 p.

LONG, J. A.; TURNER, S. A checklist and bibliography of Australian fossil fish. In: ARCHER, M.; CLAYTON, G. (Ed.). **Vertebrate zoogeography and evolution in Australasia.** Carlisle: Hesperian Press, 1984. p. 235-254.

LONG, J.; TURNER, S.; KEMP, A. Contributions to Australian Fossil Fish Biostratigraphy. In: **The Fossil Vertebrate Record of Australasia**: 119-143, 1982.

LONG, J. A.; CAMPBELL, K. S. W.; BARWICK, R. E. A new Dipnoan genus, *Ichnomylox*, from the Lower Devonian of Victoria, Australia. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Los Angeles, v. 14, p. 127-131, 1994.

LÓPEZ-ARBARELLO, A. The record of Mesozoic fishes from Gondwana (excluding India and Madagascar). In: ARRATIA, G.; TINTORI, A. (Ed.). **Mesozoic Fishes 3** - systematics, paleoenvironments and biodiversity. Munchen: Fredrich Pfeil, 2004. p. 597-624.

LUND, R. Fossil fishes from Southwestern Pennsylvania. Part I: Fishes from the Duquesne Limestone (Cone Maugh, Pennsylvania). **Annals Carnegie Museum**, Peensylvania, v. 44, p. 71-101, 1970.

LUNDBERG, J.G. Freshwater fishes and their paleobiotic implications. In: KAY, R. F.; MADDEN, R. H.; CIFELLI, R. L.; FLYNN, J. J. (Ed.). **Vertebrate paleontology in the neotropics. The Miocene fauna of La Venta, Colombia**. Washington: Smithsonian Institution Press, 1997. p. 67-91.

MAISEY, J. G. **Discovering fossil fishes**. New York: Henry Holt, 1996. 223 p.

MANLY, B. F. J. **Multivariate statistical methods: a primer**. 2nd ed. London: Chapman & Hall, 1994. 214 p.

MARANHÃO, M. S. A. S. **Contribuição ao conhecimento da malacofauna das camadas basais da Formação Corumbataí (Permiano), Estado de São Paulo**. 1986. 88 f. Dissertação (Mestrado) – Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 1986. Inédita.

MARANHÃO, M. S. A. S. **Fósseis das formações Corumbataí e Estrada Nova do Estado de São Paulo**: subsídios ao conhecimento paleontológico e bioestratigráfico. 1995. 362 f. Tese (Doutorado) – Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 1995. Inédita.

MARQUES-TOIGO, M. Palynobiostratigraphy of the Southern Brazilian Neopaleozoic Gondwana sequence. In: INTERNATIONAL GONDWANA SYMPOSIUM, 7., 1991, São Paulo. **Proceedings...** São Paulo: Instituto de Geociências/USP, 1991. p. 503-515.

MARSHALL, C. R. A list of fossil and extant Dipnoans. **Journal of Morphology**, New York, suppl. 1, p. 15-23, 1986.

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

MARTIN, M. Revision of *Ceratodus concinnus* Plieninger. **Stuttgarter Beitrage zur Naturkunde. Serie B, Geologie und Palaeontologie**, v. 56, p. 1-15, 1980.

MARTIN, M. Les Ceratodontiformes (Dipnoi) de Gadoufaoua (Aptien supérieur, Niger). **Bulletin du Museum National D' Histoire Naturelle**, Paris, Ser. 4, Section C 3, p. 267-283, 1981a.

MARTIN, M. Les Dipneustes mésozoïques malgaches, leurs limites et leur intérêt paléobiogéographique. **Bulletin/Societe Geologique de France**, Paris, v. 23, p. 579-585, 1981b.

MARTIN, M. Nouvelles données sur la phylogénie et la systématique des dipneustes postpaléozoïques, conséquences stratigraphiques et paléogéographiques. **Geobios**, Lyon, mémoire spécial, v. 6, p. 53-64, 1982a.

MARTIN, M. Nouvelles données sur la phylogénie et la systématique des Dipneustes postpaléozoïques. **Annales Academie des Sciences de Paris**, v. 294, série II, p. 611-614, 1982b.

MARTIN, M. Révision des Arganodontidés et des Néoceratodontidés (Dipnoi, Ceratodontiformes) du Crétacé africain. **Neues Jahrbuch fur Geologie und Palaontologie. Abhandlungen**, Stuttgart, v. 169, p. 225-260, 1984b.

MARTIN, M. Nouveaux Lepidosirenides (Dipnoi) du Tertiaire Africain. **Geobios M. S.**, v. 19, p. 275-280, 1995.

MARTIN, M.; BARBIERI, L.; CUNY, G. The Madagascan Mesozoic Ptychoceratodontids (Dipnoi): systematic relationships and paleobiogeographical significance. **Oryctos**, v. 2, p. 3-16, 1999.

McALLISTER, J.A. Lungfish burrows in the Upper Triassic Chinle and Dolores Formations, Colorado Plateau – Comments on the Recognition Criteria of Fossil Lungfish Burrows. **J. Sediment. Petrol.**, Lawrence, v. 58, p. 365-369, 1988.

McALLISTER, J. A. *Gnathorhiza* (Dipnoi): life aspects, and lungfish burrows. In: **Fossil fish as living animals**, (Ed. E. MARK-KURIK), Akademia, v. 1, p. 91-105, 1992.

MEDEIROS, 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. (Org.). **O Cretáceo na Bacia de São Luís-Grajaú**. Belém: Ed. Museu Paraense Emílio Goeldi, 2001. p. 209-221. (Friedrich Katzer).

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

MIALL, L. C. **Monograph of the Sirenoid and Crossopterygian Ganoids**. London: Palaeontographic Society, 1878. v. 32, 36 p.

MILANI, E. J. **Evolução tectono-estratigráfica da Bacia do Paraná e seu relacionamento com a geodinâmica fanerozóica do Gondwana sul-ocidental**. 1997. 255 f. Tese (Doutorado em Geociências) – Instituto, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1997.

MILANI, E. J.; FRANÇA, A. B.; SCHNEIDER, R. L. Bacia do Paraná. **Boletim de Geociências da Petrobrás**, Rio de Janeiro, v. 8, p. 69-82, 1994.

MILES, R. S. Dipnoan (lungfish) skulls and the relationships of the group: a study based on new specimens from the Devonian of Western Australia. **Zoological Journal Of The Linnean Society**, London, v. 61, p. 1-328, 1977a.

MILES, R. S. **Palaeozoic fishes**. New York: Academic Press, 1977b.

MOLNAR, R. E. Preliminary report on a new ankylosaur from the Early Cretaceous of Queensland, Australia. **Memoirs of the Queensland Museum**, Brisbane, v. 39, p. 653-668, 1996.

MOLNAR, R. E.; KURZ, C. The distribution of Pleistocene vertebrates on the Eastern Darling Downs, based on the Queensland Museum collections. **Proceedings of the Linnean Society of New South Wales**, Kingsford, v. 117, p. 107-134, 1997.

MOY-THOMAS, J. A. The early evolution and relationships of the elasmobranchs. **Biological Reviews**, Cambridge, v. 14, p. 1-26, 1939.

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

NELSON, G.; PLATNICK, N. **Systematics and biogeography**: cladistics and vicariance. New York: Columbia University Press, 1981.

NIELSEN, E. **Permo-Carboniferous fishes from East Greenland**. Kopenhagen: Meddelelser om Grønland, 1932. v. 86, 63 p.

OLDHAM, M. T. On some fossil Fish-teeth of the Genus *Ceratodus* from Maledi, South of Nagpur. **Memoirs/Geological Survey Of Índia**, New Delhi, v. 1, p. 295-309, 1859.

ORR, R. T. **Biologia dos vertebrados**. São Paulo: Roca, 1986. 508 p.

ØRVIG, T. Histologic studies of placoderms and fossil elasmobranchs. **Arkives Zoologie**, Stockholm, v. 2, p. 321-454, 1951.

ØRVIG, T. Phylogeny of tooth tissues: evolution of some calcified tissues in early vertebrates. In: MILES, A. E. W. (Ed.). **Structural and chemical organization of teeth**. New York: Academic Press, 1967. v. 1, p. 45-110.

ØRVIG, T. Cosmine and cosmine growth. **Lethaia**, Oslo, v. 2, p. 241-260, 1969.

ØRVIG, T. Palaeohistological notes 3. The interpretation of pleromin (pleromic hard tissue) in the derma skeleton of psammosteid heterostracans. **Zoologica Scripta**, Stockholm, v. 5, p. 35-47, 1976a.

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

OWEN, R. Description of *Lepidosiren annectens*. **Transactions of the Linnean Society of London**, London, v. 18, p. 327-361, 1839.

OWEN, R. On a new species of the genus *Lepidosiren* of Fitzinger and Natterer. **Proceedings of the Linnean Society of London**, London, v. 1, p. 27-32, 1839.

PASCUAL, R. & BONDESIO, P. Notas sobre vertebrados de la frontera Cretácica-Terciaria. III: Ceratodontidae (Peces, Osteichthyes, Dipnoi) de la Formation Coli-Toro y de otras unidades del Cretácico Tardío de Patagonia y Sur de Mendoza. Sus implicancias paleobiogeográficas. In: CONGRESO GEOLOGICO ARGENTINO, 6, 1977, Buenos Aires. **Actas...** Buenos Aires, 1977, v. 1, p. 565 - 577.

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

PEYER, B. Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stormes, in der Wusten *Aegyptens*. II. Wirbeltier Reste der Baharije Stufe (Unterste Cenoman) 6, Die *Ceratodus* – Funde. **Abhande Bayer Akad Wissen, Mathematical Naturischen Abteilung**, Munique, v. 30, p. 1-23, 1924.

PIELOU, E.C. **The interpretation of ecological data; a primer on classification and ordination**. New York: Wiley, 1984. 261 p.

PLUMMER, F. B. **Bacia do Parnaíba**. Rio de Janeiro: Conselho Nacional de Petróleo, 1946. p. 87-143. Relatório.

PONTE FILHO, F. C. Sistemas deposicionais nas Bacias Sedimentares do Iguatu: Estado do Ceará. In: SIMPÓSIO SOBRE O CRETÁCEO DO BRASIL, 3., 1994, Rio Claro. **Boletim...** Rio Claro: UNESP, 1994. p. 141-146.

PONTE, F. C.; DINO, R.; SILVA-TELLES JR., A. C.; ARAI, M. **Geologia das bacias sedimentares do Iguatu, Estado do Ceará**. Rio de Janeiro: Petrobrás/Cenpes/Divex/Sebipe, 1991. Inédito.

POOLE, D. F. G. Phylogeny of tooth tissues: enameloid and enamel in recent vertebrates, with a note on the history of cementum. In: MILES, A. E. W. (Ed.). **Structural and chemical organization of teeth**. New York: Academic Press, 1967. p. 111-147.

POUGH, F. H.; HEISER, J. B.; MCFARLAND, W. N. **A vida dos vertebrados**. São Paulo: Atheneu, 1993. 878 p.

PRICE, 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.

PRIDMORE, P. A.; CAMPBELL, K. S. W.; BARWICK, R. E. Morphology and phylogenetic position of the holodipteran dipnoans of the Upper Devonian Gogo Formation of Northwestern Australia. **Philosophical Transactions Of The Royal Society Of London. Series B, Biological Sciences**, London, v. 344, p. 105-164, 1994.

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

PRIEM, F. Paléontologie de Madagascar. XII. Lês Poissons fossiles. **Annales de Paleontologie**, Paris, v. 13, p. 1-28, 1924.

RAGONHA, E. W. **Taxionomia de dentes e espinhos isolados de Xenacanthodii (Chondrichthyes, Elasmobranchii) da Formação Corumbataí. Considerações cronológicas e paleoambientais.** São Paulo: IG/USP, 1984. 166 p.

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: SBP, 1989. v. 1, p. 195-206.

RAGONHA, E. W. Peixes pulmonados triássicos de Rio Claro, Estado de São Paulo. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 12., 1991, São Paulo. **Boletim de Resumos...** São Paulo: SBP, 1991. p. 18.

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. **Boletim...** Rio Branco: SBP, 2001. p. 121.

RICHTER, M.; LANGER, M. C. Fish remains from the Upper Permian Rio do Rasto Formation (Paraná Basin) of Southern Brazil. **Journal of African Earth Sciences**, Oxford, v. 27, p. 158-159, 1998.

RITCHIE, A. First complete specimen of the Dipnoan *Gosfordia truncata* Woodward from the Triassic of New South Wales. **Records of the Australian Museum**, Sydney, v. 33, p. 606-616, 1981.

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, Natal. **Anais...** Natal: SBG, 1990. v. 1, p. 124-135.

ROHN, R. **Bioestratigrafia e paleoambientes da Formação Rio do Rasto da borda Leste da Bacia do Paraná (Permiano Superior, Estado do Paraná)**. 1988. 331 f. Dissertação (Mestrado em Geociências) – Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 1988.

ROMER, A. S.; OLSON, E. C. Aestivation in a Permian lungfish. **Mus. Comp. Zool. Cambridge**, Massachusetts, v. 30, p. 1-8, 1954.

ROMER, A.S. **Vertebrate Paleontology**. Univ. Chicago Press, Chicago, 3. ed., 1966. 468 pp.

RÖSE, C. Über Zahnbau und Zahnwechsel der Dipnoer. **Anatomischer anzeiger**, Jena, v. 7. p. 821-839, 1892.

ROSEN, D. E.; FOREY, P. L.; GARDINER, B. G.; PATTERSON, C. Lungfishes, tetrapods, paleontology and plesiomorphy. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, New York, v. 167, p. 159-276, 1981.

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

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

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

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

ROSSETTI, 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. Serie Ciencias da Terra**, Belém, v. 9, p. 29-41, 1997.

ROSSETTI, 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, Rio Claro. **Boletim...** Rio Claro: UNESP, 1999. p. 485-490.

ROSSETTI, 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. (Org.). **O Cretáceo na Bacia de São Luís-Grajaú**. Belém: Ed. Museu Paraense Emílio Goeldi, 2001. p. 101-117. (Friedrich Katzer).

SANTOS, J. O. S. A parte setentrional do Cráton Amazônico (Escudo das Guianas) e a Bacia Amazônica. In: SCHOBENHAUS, C. (Coord.). **Geologia do Brasil**. Brasília: DNPM, 1984. p. 57-91.

SCHMIDT, W. J.; KEIL, A. **Polarizing microscopy of dental tissues**. Translated by D. F. G. Poole and A. L. Darling. Oxford: Pergamon Press, 1971.

SCHNEIDER, R. L.; MUHLMANN, H.; TOMMASI, E.; MEDEIROS, R. A.; DAEMON, R. F.; NOGUEIRA, A. A. Revisão estratigráfica da Bacia do Paraná. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 28., 1974, Porto Alegre. **Anais...** Porto Alegre: SBG, 1974. v. 1, p. 41 - 65.

SCHULTZE, H.-P. Die lungenfisch-gattung Comchopoma (Pisces, Dipnoi). **Senckenbergiana Lethaea**, Frankfurt, v. 56, p. 191 - 231, 1975.

SCHULTZE, H-P. Das Schädeldach eines ceratodontiden Lungfishes aus der Trias Süddeutschlands (Dipnoi, Pisces). **Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde**, Serie B, v. 70, 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**. La Paz: Centro de Tecnologia Petrolera, 1991. v. 1, p. 441-448. Revista Técnica de Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos, 12).

SCHULTZE, H.-P. Dipnoi. In: WESTPHAL, F. (Ed.). **Fossilium Catalogus. I: Animalia. Pars 131**. Amsterdam: Kugler Publications, 1992a. p. 1-464.

SCHULTZE, H.-P. A new long-headed dipnoan (Osteichthyes) from the Middle Devonian of Iowa, USA. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Los Angeles, v. 12, p. 42-58, 1992b.

SCHULTZE, H.-P. Osteichthyes: Sarcopterygii. In: BENTON, M. J. (Ed.). **The Fossil Record 2**. London: Chapman & Hall, 1993. p. 657 - 663.

SCHULTZE, H.-P.; CAMPBELL, K. S. W. Characterization of the Dipnoi, a Monophyletic Group. **J. Morphology**, New York, Suppl. 1, p. 25-37, 1986.

SCHULTZE, H.-P.; MARSHALL, C. R. Contrasting the use of functional complexes and isolated characters in lungfish evolution. **Memoirs of the Association of the Australasian Palaeontologists**, Sydney, v. 15, p. 211-224, 1993.

SERENO, P. C.; WILSON, J. A.; LARSSON, H. C. E.; DUTHEIL, D. B.; SUES, H.-D. Early Cretaceous dinosaurs from the Sahara. **Science**, Washington, v. 266, p. 267-271, 1994.

SERENO, P. C.; BECK, A. L.; DUTHEIL, D. B.; LARSSON, H. C. E.; LYON, G. H.; MOUSSA, B.; SADLER, R. W.; SIDOR, C. A.; VARRICCHIO, D. J.; WILSON, G. P.; WILSON, J. A. Cretaceous sauropods from the Sahara and the uneven rate of skeletal evolution among dinosaurs. **Science**, Washington, v. 286, p. 1342-1347, 1999.

SIGÉ, B. La faunule de mammifères du Crétacé Supérieur de Lguna Umayo (Andes péroviennes). **Bulletin du Muséum National d'Histoire naturelle de Paris**, Paris, Sciences de la Terre, v. 99(19), p. 375-409, 1968.

SILVA SANTOS, R. da. Duas novas formas de elasmobrânquios do Paleozóico do Meio Norte do Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 18, p. 281-285, 1946.

SILVA SANTOS, R. da. *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.

SILVA SANTOS, R. da. A ictiofáunula da Formação Pedra de Fogo, Bacia do Parnaíba, NE do Brasil: Sarcopterygii - Actinista e Dipnoi. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 11., 1989, Curitiba. **Resumo das Comunicações...** Curitiba: SBP, 1989. p. 33-34.

SILVA SANTOS, R. da. 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, p. 347-355, 1990.

SILVA, V. G.; AZEVEDO, S. A. 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.

SMALL, H. L. **Geologia e suprimento d'água subterrânea no Piauí e parte do Ceará**. Rio de Janeiro: Inst. Obr. Contra Secas, 1914. 146 p. (Série I.D., Publ., 32).

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

SMITH, M. M. Hypermineralized dentine in lungfish (dipnoan) tooth plates. A microradiographic and SEM study. **Journal of Dental Research**, Washington, v. 59, special issue D, n. 1, p. 1816, 1980.

SMITH, M. M. 1984a. The pattern of histogenesis and growth of tooth plates in larval stage of dipnoans (MS).

SMITH, M. M. Petrodentine in extant and fossil dipnoan dentitions: microestruure, histogenesis and growth. **Proceedings of the Linnean Society of New South Wales**, Kingsford, v. 107, p. 367-407, 1984b.

SMITH, M. M.; CHANG, M. M. The dentition of *Diabolepis speratus* Chang & Yu, with further consideration of its relationships and the primitive dipnoan dentition. **Journal Vertebrate Paleontology**, Los Angeles, v. 10, p. 420 – 433, 1990.

SMITH, 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. (Org.). **Development, function and evolution of teeth**. Cambridge: Cambridge University Press, 1999. p. 65-81.

SMITH, M. M.; SMITHSON, T. R.; CAMPBELL, K. S. W. The relationships of *Uronemus*: a Carboniferous dipnoan with highly modified tooth plates. **Philosophical Transactions Royal Society London**, Londres, (B), v. 317, p. 299-327, 1987.

SNEATH, P. H. A.; SOKAL, R. R. **Numerical taxonomy**. San Francisco: W.H. Freeman, 1973.

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: SBP, 2003. p. 276-277.

SOUSA, E. P.; MEDEIROS, M. A.; BERTINI, R. J.; PEREIRA, A. A.; TOLEDO, C. E. 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.

SOUSA, E. P.; TOLEDO, C. E.; BERTINI, R. J.; MEDEIROS, M. A. 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: SBP, 2005. p. 252.

SOUZA, S. H. M. **Fácies sedimentares das formações Estrada Nova e Corumbataí no Estado de São Paulo**. 1985. 142 f. Dissertação (Mestrado em Paleontologia e Estratigrafia) – Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 1985.

SRIVASTAVA, N. K. Aspectos geológicos e sedimentológicos das bacias de Iguatu, Lima Campos e Malhada Vermelha (Ceará). In: SIMPÓSIO SOBRE A BACIA DO ARARIPE E BACIAS INTERIORES DO NORDESTE, 1., 1990, Crato. **Atas...** Crato: DNPM/PICG/CPCA; SBP; SBG-NF, 1990. p. 209-222.

STATISTICA for Windows (2000) - StatSoft Inc., Versão 5.5.

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

SUDENE-ASMIC. **Grupo de Estudos do Vale do Jaguaribe**. Recife: SUDENE/ASMIC, 1967. 245 p. (Hidrogeologia, 7).

TABASTE, N. Étude des restes de poissons du Crétace Saharien. **Memoire IFAN, Mélanges Ichthyologiques**, Dakar, v. 68, p. 437-481, 1963.

TEDFORD, R. H.; ARCHER, M.; BARTHOLOMAI, A.; PLANE, M.; PLEDGE, N. S.; RICH, T.; RICH, P.; WELLS, R. T. The discovery of Miocene vertebrates, Lake Frome area, South Australia. **BMR Journal of Australian Geology and Geophysics**, Canberra, v. 2, p. 53-57, 1977.

TEIXEIRA, C. La faune de poissons du Karroo de l'Angole et du Congo Belge. **Boletim Museo Laboratório Mineralogia Geologia, Faculdade Ciências Universidade Lisboa**, v. 6, p. 27-31, 1949.

TEIXEIRA, C. Sur un Ceratodontidé du Karoo de l'Angola. **Memorias da Academia das Ciencias de Lisboa. Classe de Ciências**, Lisboa, tomo 7, p. 15-23, 1954.

THOMASSET, J. J. Essai de classification des variétés de dentine chez les poissons. **Comptes Rendus Hebdomadaires Des Seances De L' Academie Des Sciences**, Paris, v. 187, p. 1075-1076, 1928.

THOMASSET, J. J. Recherches sur les tissus dentaires des poissons fossiles. **Archives Anatomy Histology Embryology**, Strasbourg, v. 10-11, p. 5-153, 1930.

THOMAZ FILHO, A.; CORDANI, U. G.; KAWASHITA, K. Aplicação do método Rb-Sr na datação de rochas sedimentares argilosas da Bacia do Paraná. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 29., 1976, Ouro Preto. **Anais...** Belo Horizonte: SBG, 1976. p. 289-302.

THOMSON, K.S.; AMPBELL, K.S.W. The Structure and Relationships of the Primitive Devonian Lungfish - *Dipnorhynchus sussmilchi* (Etheridge). **Bull. Peabody Mus. Natur. Hist.**, Connecticut, Yale Univ., New Haven, 109 p., 1971.

THULBORN, R.. Early Triassic tetrapod faunas of Southeastern Gondwana. **Alcheringa**, Sydney, v. 10, p. 297-313, 1986.

TOLEDO, C. E. V. Paleoiictiologia da Formação Corumbataí (Permiano Superior), borda Nordeste da Bacia do Paraná no Estado de São Paulo. In: SEMINÁRIO DA PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS, 2., 1999, Rio Claro. **Anais...** Rio Claro: UNESP, 1999. p. 94.

TOLEDO, C. E. V. Fossil fishes from Corumbataí Formation, Paraná Basin, São Paulo, Brazil. 60th Annual Meeting of the Society of Vertebrate Paleontology, Lawrence. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Los Angeles, v. 20, n. 3, suppl., p. 73A, 2000.

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

TOLEDO, C. E. V.; BERTINI, R. J. Uma técnica de preparação para fósseis de vertebrados. In: CONGRESSO DE INICIAÇÃO CIENTÍFICA DA UNESP, 8., 1996a, Guaratinguetá. **Resumos...** São Paulo: UNESP, 1996a. p. 66.

TOLEDO, C. E. V.; BERTINI, R. J. Uma técnica de preparação para fósseis de vertebrados, com a utilização de Ácido Acético Glacial. In: SIMPÓSIO DE INICIAÇÃO CIENTÍFICA, 2., 1996, Rio Claro. **Resumos...** Rio Claro: UNESP, 1996b. p. 276-279.

TOLEDO, C. E. V.; BERTINI, R. J. Ocorrência de petalodontes na Formação Corumbataí, Permiano Superior da Bacia do Paraná. In: CONGRESSO DE INICIAÇÃO CIENTÍFICA DA UNESP, 9., 1997, Ilha Solteira. **Resumos...** São Paulo: UNESP, 1997. p. 85.

TOLEDO, C. E. V.; BERTINI, R. J. Variações morfológicas em placas dentárias de dipnóicos, presentes na Formação Corumbataí, Permiano Superior da Bacia do Paraná. In: CONGRESSO DE INICIAÇÃO CIENTÍFICA DA UNESP, 10., 1998, Marília. **Resumos...** São Paulo: UNESP, 1998. p. 93.

TOLEDO, C. E. V.; BERTINI, R. J. Uma técnica de preparação para fósseis de vertebrados, com a utilização de ácido acético glacial. **Geociências**, São Paulo, v. 18, p. 235-244, 1999a.

TOLEDO, 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: SBP, 1999b. p. 119-120.

TOLEDO, C. E. V.; BERTINI, R. J. First occurrence of amphibian fossils in the Corumbataí Formation (Upper Permian), São Paulo State, Brazil. In: INTERNATIONAL GEOLOGICAL CONGRESS, 31., 2000b, Rio de Janeiro. **Annals...** Rio de Janeiro: CPRM, 2000a.

TOLEDO, C. E. V.; BERTINI, R. J. Variações morfológicas observadas em placas dentárias de Dipnoi coletadas na Formação Corumbataí (Permiano Bacia do Paraná) no Estado de São Paulo. In: PALEO2000, Botucatu: UNESP/Sociedade Brasileira de Paleontologia/Núcleo São Paulo, p. 22, 2000b.

TOLEDO, C. E. V.; BERTINI, R. J. Análise histológica das placas dentárias dos dipnóicos da Formação Corumbataí. In: PALEO, 2001a, Rio Claro. **Boletim de Resumos...** Rio Claro: UNESP, 2001a. p. 20-21.

TOLEDO, 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: SBP, 2001b. p.128.

TOLEDO, C. E. V.; BERTINI, R. J. Estado atual dos conhecimentos bióticos, ecológicos e biocronológicos sobre os vertebrados da Formação Corumbataí, Permiano Superior da Bacia do Paraná no Estado de São Paulo. Perspectivas investigativas futuras. In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, 3., 2003a, Rio de Janeiro. **Livro de Resumos...** Rio de Janeiro: UERJ, 2003a. p. 60-61.

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., 2003b, Utrecht. **Abstracts...** Utrecht: TNO/KNGMG/University Utrecht, 2003b. p. 539-540.

TOLEDO, 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, p. 47-56, 2005.

TOLEDO, C. E. V.; BRITO, P. M. M.; BERTINI, R. J. Chronological meaning about the presence of petalodonts (*Holocephali incertae sedis*) in the Corumbataí Formation of São Paulo State (Brazil). In: CONGRESSO BRASILEIRO PALEONTOLOGIA, 15., 1997, Local. **Boletim de Resumos...** São Pedro: UNESP, 1997. p. 80.

TOLEDO, C. E. V.; LANDIM, P. M. B.; BERTINI, R. J. Análise Estatística Multivariada aplicada a placas dentárias de Dipnoi. In: CONGRESSO BRASILEIRO GEOLOGIA, 40., 1998, Belo Horizonte. **Anais...** Belo Horizonte: SBG, 1998. p. 443.

TOLEDO, C. E. V.; RIBEIRO, L. F. B.; BERTINI, R. J. Ocorrências de traços de fissão nucleares em placas dentárias de Dipnoi da Formação Corumbataí (Permiano Superior-Bacia do Paraná). Análises através de diferentes ataques químicos. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 40., 1998, Belo Horizonte. **Anais...** Belo Horizonte: SBG, 1998. p. 450.

TOLEDO, C. E. V.; MONTEIRO, R. C.; LANDIM, P. M. B.; BERTINI, R. J. Análise Estatística Multivariada como ferramenta à Paleontologia de Vertebrados: exemplo aplicado sobre placas dentárias de Dipnoi. In: SIMPÓSIO DE QUANTIFICAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS, 8., 2000d, Rio Claro. **Anais...** Rio Claro: IGCE/UNESP, 2000. p. 209 - 212.

TOLEDO, C. E. V.; RICHTER, M.; BERTINI, R. J. Análise histológica de placas dentárias de dipnóicos procedentes da Formação Corumbataí, Permiano Superior da Bacia do Paraná. In: CONGRESSO LATINO-AMERICANO DE PALEONTOLOGIA. 5., 2002, Santa Cruz de la Sierra. **Resumenes...** Santa Cruz de la Sierra: Asociacion Boliviana de Paleontologia, 2002. p. 26-27.

TOLEDO, 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: Universidade de Brasília, 2003. p. 300.

TOLEDO, 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. **Boletim de Resumos...** Rio Claro: UNESP, 2004. p. 71-72.

TOLEDO, C. E. V.; BERTINI, R. J.; LANDIM, P. M. B.; GUILHERME, E. Análise estatística multivariada aplicada à placas dentárias de dipnóicos da Formação Solimões, Bacia do Acre. In:

SIMPÓSIO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, 4., 2004, Rio Claro. **Boletim de Resumos...** Rio Claro: UNESP, 2004. p. 73-74.

TOLEDO, C. E. V.; BERTINI, R. J.; SOUSA, E. P.; MEDEIROS, M. A. First occurrence of *Protopterus humei* (Dipnoiformes) in South America. In: CONGRESSO LATINO-AMERICANO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, 2., 2005, Rio de Janeiro. **Boletim de Resumos...** Rio de Janeiro: SBP, 2005a. p. 262-263.

TOLEDO, 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., 2005, Rio de Janeiro. **Boletim de Resumos...** Rio de Janeiro: Museu Nacional, 2005. p. 263-265.

TOLEDO, C. E. V.; SOUSA, E. P.; BERTINI, R. J.; MEDEIROS, M. A. Dipnoans from the Alcântara Formation (São Luís-Grajaú Basin), eo-Cenomanian of Maranhão State, Brazil. In: INTERNATIONAL MEETING ON MESOZOIC FISHES - SYSTEMATICS, HOMOLOGY, AND NOMENCLATURE, 4., 2005, Miraflores de la Sierra, Madrid. **Extended Abstracts...** Miraflores de la Sierra, Madrid: Universidad Autónoma de Madrid, 2005b. p. 259-262.

TOMES, C. S. **A manual of dental anatomy, human and comparative.** London: J. & A. Churchill, 1904. p. 288 - 290.

TRAQUAIR, R. H. Notes on the Devonian fishes of Scaumenac Bay and Campbelltown in Canada. **Geol. Mag.**, Londres, (3), v. 7, p. 15-22, 1890.

TURNER, S. A catalogue of fossil fish in the Queensland Museum. **Memoirs of the Queensland Museum**, Brisbane, v. 20, p. 599-611, 1982.

VIANA, M. S. S.; CAVALCANTE, V. M. M. 1989. Faciologia das formações Missão Velha e Brejo Santo, na região de Missão Velha, Bacia do Araripe, Ceará. In: SIMPÓSIO DE GEOLOGIA DO NORDESTE, 13., 1989, Fortaleza. **Atas...** Fortaleza: SBGEO, 1989. p. 166-169.

VICKERS-RICH, P.; MOLNAR, R. E. The foot of a bird from the Eocene Redbank Plains Formation of Queensland, Australia. **Alcheringa**, Sydney, v. 20, p. 21–29, 1996.

VOGEL, M. A. C. Contribuição a Paleontologia da Bacia de Iguatu, CE. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 29., 1976a, Ouro Preto. **Resumo dos trabalhos...** Ouro Preto: SBP; UnB, 1976a. p. 384.

VOGEL, M. A. C. **Sobre um semionotídeo da Bacia de Iguatu – CE**. 1976. 80 f. Dissertação (Mestrado) - Centro de Ciências Matemáticas e da Natureza, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 1976b.

WADE, R. T. **The Triassic Fishes of Brookvale, New South Wales**. London: British Museum Natural History, 1935.

WENZ, S. Un nouveau Coelacanthide du Crétacé Inférieur du Niger, remarques sur la fusion des os dermiques. **Colloques Internationaux du Centre National Recherches Scientifique**, Paris, v. 218, p. 175-190, 1975.

WERNER, C. Eine Neue Fundstelle terrestrischer wirbeltiere aus der Kreide der Sudan. **Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen, Reihe E**, Berlin, v. 9, p. 201-209, 1993.

WERNER, C. Die kontinentale Wirbeltierfauna aus der unteren Oberkreide des Sudan (Wadi Milk Formation). **Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen, Reihe E**, Berlin, v. 13, p. 221-249, 1994.

WHEATER, P. R.; BURKITT, H. G.; DANIELS, V. G. **Histologia funcional**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 1982. 275 p.

WHITE, E. I. The head of *Dipterus valenciennesi*. **Bulletin British Museum (Natural History) Geology**, Londres, v. 11, p. 3 – 45, 1965.

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

WICHMANN, R. Sobre la facies lacustre senoniana de los estratos com dinosaurios y su fauna. **Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Cordoba**, Cordoba, v. 30, p. 383-405, 1927.

WILLIAMS, D. L. G. Catalogue of Pleistocene vertebrate fossils and sites in South Australia. **Transactions/Royal Society of South Australia**, Local, v. 104, p. 101-115, 1980.

WOODWARD, A. S. Catalogue of the fossil fishes in the British Museum (Natural History). Part II. Containing the Elasmobranchii (Acanthodii), Holocephali, Ichthodorulites, Ostracodermi, Dipnoi and Teleostomi. **British Museum Natural History**, London: 576 p., 1891.

WÜRDIG-MACIEL, N. L. Ictiodontes e ictiodorulitos (Pisces) da Formação Estrada Nova e sua aplicação na estratigrafia do Grupo Passa Dois. **Pesquisas**, Porto Alegre, v. 5, p. 165, 1975.

YOUNG, G. C. Fossil fishes from Antarctica. In: TINGEY, R. J. (Ed.). **The geology of Antarctica**. Oxford: Oxford University Press, 1991. chapter 15, p. 538-567. (Oxford Monographs on Geology and Geophysics).