

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

Elasmobrânquios fósseis da Serra do Cadeado, estado do Paraná (Formação Rio do Rasto,
Permiano Superior)

Carolina Rettondini Laurini

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e
Letras de Ribeirão Preto da USP, como parte das exigências
para a obtenção do título de Mestre em Ciências, Área:
Biologia Comparada

RIBEIRÃO PRETO -SP

2010

Livros Grátis

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

Elasmobrânquios fósseis da Serra do Cadeado, estado do Paraná (Formação Rio do Rasto, Permiano Superior)

Carolina Rettondini Laurini

Orientador: Max Cardoso Langer

Dissertação apresentada à Faculdade
de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da
USP, como parte das exigências para a obtenção do
título de Mestre em Ciências, Área: Biologia
Comparada

RIBEIRÃO PRETO - SP

2010

Trabalho realizado nos Laboratório de Paleontologia, Departamento de Biologia, FFCLRP, USP, Departamento de Paleontologia, Natural History Museum, Londres. Laboratório de Paleontologia do Museu de Ciências e Tecnologia, PUC-RS, Laboratório de Microscopia Eletrônica de Varredura e Microanálise, Departamento de Química, FFCLRP, USP e Núcleo de apoio à pesquisa/ Microscopia Eletrônica Aplicada à Pesquisa Agropecuária, Esalq, USP.



Orientador: Max Cardoso Langer

Programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada
Departamento de Biologia
Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto
Universidade de São Paulo
Ribeirão Preto, São Paulo, Brasil



Agradecimentos

Agradeço primeiramente à minha mãe e a minha irmã, pelo amor incondicional e pela eterna paciência.

Agradeço também a minha avó Ernestina, pelo carinho e dedicação.

Aos meus amigos, Giovana, Leonardo, Preta, Carlinha e Flávia por todas as risadas, todos os almoços, todas as conversas, todos os estímulos em momentos difíceis, toda a paciência e carinho dispensados a mim, principalmente nas horas mais necessárias.

A Gabi e a Mari, minhas companheiras de método, pela amizade, carinho e cumplicidade que persistem mesmo a tantos quilômetros de distância.

Aos meus ‘amigos de interbio’ que através do grupo de email mais divertido de todos fazem com que os meus dias sejam mais suaves e mais fáceis de viver.

Aos meus queridos colegas de laboratório, pelo prazeroso convívio e por tantos bons momentos compartilhados.

Ao Prof. Dr. Max Langer, pela oportunidade de trabalhar em seu laboratório, pela orientação e pela paciência durante a realização deste trabalho.

A Dra. Martha Richter pela orientação, pelas valiosas discussões, por toda atenção a mim dispensada, pelas dicas turísticas e por ter feito que eu me sentisse tão querida mesmo tão longe de casa.

Ao Dr. Richie Abel pela assistência com o escaneamento do material e a ajuda com o tratamento dos dados, além de sua solicitude e eterna paciência com os meus erros, dúvidas e com o meu “bad english”. Thanks!

A Prof. Dra. Maria Claudia Malabarba por ter disponibilizado o uso do laboratório e aparelhos para a confecção das secções delgadas e pela orientação durante todo o processo.

Aos Profs. Francisco Tanaka e Elliot Kitajima e ao Dr. Rodrigo Silva por disponibilizarem e me orientarem no uso do microscópio eletrônico de varredura.

Este trabalho foi fomentado pela Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), através de uma bolsa de mestrado (Proc. 2008/52374-3).

Resumo

Os Chondrichthyes são gnastotomados não-tetrapodos com esqueleto interno essencialmente cartilaginoso. Fortes evidências sugerem que o grupo seja monofilético, estando dividido em dois grupos irmãos, Elasmobranchii e Holocephali. Os Chondrichthyes são componentes comuns das faunas aquáticas do Paleozóico, mas a preservação de esqueletos parciais é rara devido à natureza cartilaginosa do mesmo. Assim, o registro paleontológico é composto basicamente pelas mais partes mineralizadas, tais como dentes, denticulos dérmicos e espinhos de nadadeira. Dentes isolados de tubarões paleozóicos ocorrem em depósitos marinhos e continentais ao redor do mundo, sendo o registro mais antigo datado do Devoniano. Eles são compostos por tecidos mineralizados por hidroxiapatita, sendo constituídos por orto ou osteodentina e recobertos por esmaltoide. Os dentes cladodontes tratados aqui são provenientes de rochas do Permiano Superior (Formação Rio do Rasto, Bacia do Paraná), da Serra do Cadeado, norte do Estado do Paraná. Eles consistem no primeiro registro do grupo para a região, que possui importantes afloramentos de rochas paleozóicas e mesozóicas incluídas no contexto das unidades litoestratigráficas que compõem a Bacia do Paraná. Após a preparação mecânica e química do material, oito dentes praticamente completos e dez fragmentos, além de aproximadamente 100 denticulos dérmicos foram recuperados. Os dentes são osteodontes, multicuspidados, com as cúspides dispostas em linha e levemente comprimidas lábio-lingualmente. As coroas são ornamentadas com linhas bem marcadas. As bases são mesio-distalmente alongadas, com uma expansão lingual e numerosas perfurações. Levando-se em conta a problemática existente na classificação e atribuição de elementos esqueléticos isolados a táxons extintos, tentou-se resolver a afinidade taxonômica dos espécimes tratados aqui até o nível taxonômico menos inclusivo possível, com base tanto na comparação da anatomia dentária com materiais depositados em coleção e dados disponíveis na literatura, quanto em variadas metodologias para a análise ultra-estrutural e histológica. O estudo comparativo dos dentes indica que o material pode ser atribuído a um Euselachii, relacionado à Hybodontiformes.

Abstract

Isolated shark teeth are found worldwide in both marine and continental rocks dating as far back as the lower Devonian (Lochkovian), some 409 mya. They are important as palaeoenvironmental proxies and provide valuable biostratigraphic data for global correlation. Teeth are the main record of fossil chondrichthyans, because they are composed of mineralized tissues with hydroxyl-apatite. Most shark teeth are basically made up of enameloid and ortho- and/or osteodentine. The chondrichthyan teeth dealt here were collected in Late Permian rocks of the Serra do Cadeado area in north of Paraná, Brazil, in the litoestratigrafic context of the Rio do Rasto Formation (Paraná Basin). These remains represent the first record of Chondrichthyans in the area, where there are important outcrops of Paleozoic and Mesozoic rocks, providing a important paleontological window to the Late Permian of South America. Following mechanical preparation of the collected samples eight nearly complete teeth and ten tooth fragments were isolated. In addition, some 100 dermal denticles were recovered after chemical preparation. The teeth show a “Cladodont” morphology, including a mesio-distally elongated multicusped crown with a central main cusp. The cusp and cusplets are disposed in line, some of which are slightly labio-lingually compressed. The crowns are ornamented with strong, straight to slightly curved ridges. Tooth bases are mesio-distally elongated, and there is a lingual torus at the base. Numerous small foramina form a row right below the crown-base junction, while irregular, large pores perforate the basal surface of the tooth base. Various methodologies were used to study the specimens, including thin sections, scanning electronic microscopy and CT-scan. The crow and base morphology of these teeth are reminiscent of those ascribed to hiodontiform sharks.

Índice

1. Introdução

1.1 Geologia Regional.....	1
1.1.1 Serra do Cadeado.....	1
1.1.2 Formação Rio do Rasto.....	3
1.2 Chondrichthyes.....	6
1.2.1 Inter-relações entre Chondrichthyes.....	8
1.2.2 Ocorrências de Chondrichthyes no Paleozóico do Brasil.....	13
1.3 Dentes, dentículos dérmicos e denticção.....	15
1.3.1 Aspectos histológicos.....	18

2. Objetivos.....23

3. Material e Métodos

3.1 Coleta.....	23
3.2 Preparação.....	25
3.3 Secções delgadas.....	25
3.4 Microscopia eletrônica de varredura (MEV).....	28
3.5 Fotos com cloreto de Amônio.....	29
3.6 CT-scan.....	29
3.7 Estudo comparativo.....	30

4. Resultados

4.1 Morfologia externa geral dos dentes.....	31
4.1.1 Medidas.....	31
4.1.2 Descrições Individuais.....	32
4.1.3 Cloreto de Amônio.....	39
4.1.4 CT-scan.....	40
4.2 Análise Histológica e ultra-estrutural dos dentes.....	40
4.2.1 Microscópio óptico e Microscópio eletrônico de varredura.....	40
4.2.2 CT-scan.....	45
4.3 Dentículos dérmicos.....	46

5. Discussão

5.1 Considerações taxonômicas.....	47
5.2 Considerações paleoecológicas.....	56

6. Conclusão.....	58
7. Referências Bibliográficas.....	58
8. Anexos	
Anexo 1.....	70
Anexo 2.....	71

1. Introdução

O presente trabalho trata do estudo de dentes de elasmobrânquios provenientes de rochas do Permiano Superior (Formação Rio do Rasto), da Serra do Cadeado, norte do Estado do Paraná. Eles representam o primeiro registro do grupo para a região, que possui importantes afloramentos de rochas paleozóicas e mesozóicas incluídas no contexto das unidades litoestratigráficas que compõem a Bacia do Paraná. As localidades fossilíferas dessa região associadas à Formação Rio do Rasto forneceram um dos mais importantes registros paleontológicos do Permiano Superior na América do Sul (Langer *et al.*, 2008), incluindo espécies de vertebrados e.g.: peixes, anfíbios e sinápsidos, com diversas formas endêmicas (Barberena *et al.*, 1985; Vega-Dias *et al.*, 2000), invertebrados e plantas (Cazzulo-Klepzig & Correia, 1981; Rohn, 1994).

1.1 Geologia Regional

1.1.1 Serrado Cadeado

A Bacia do Paraná, originada no Ordoviciano-Siluriano, é uma bacia sedimentar intracratônica com área de aproximadamente 1.600.000 km² (Fig. 1). Ela corresponde a uma depressão da plataforma brasileira formada em função da subsidência termal da crosta após múltiplas colisões durante o Ciclo Orogênico Brasileiro- Panafricano (Zalán *et al.*, 1990), onde se acumularam seqüências de sedimentos marinhos, seguidas de sedimentos continentais que não sofreram dobramento ou metamorfismo significativos (Schobbenhaus *et al.*, 1984). A bacia é preenchida por mais de 6.000 m de rochas sedimentares e vulcânicas. Durante o preenchimento da Bacia do Paraná, antigas falhas do embasamento foram várias vezes reativadas, influenciando a distribuição e espessura das unidades sedimentares (Soares *et al.*, 1978, Zalán *et al.*, 1987, Rostirolla *et al.*, 2002).

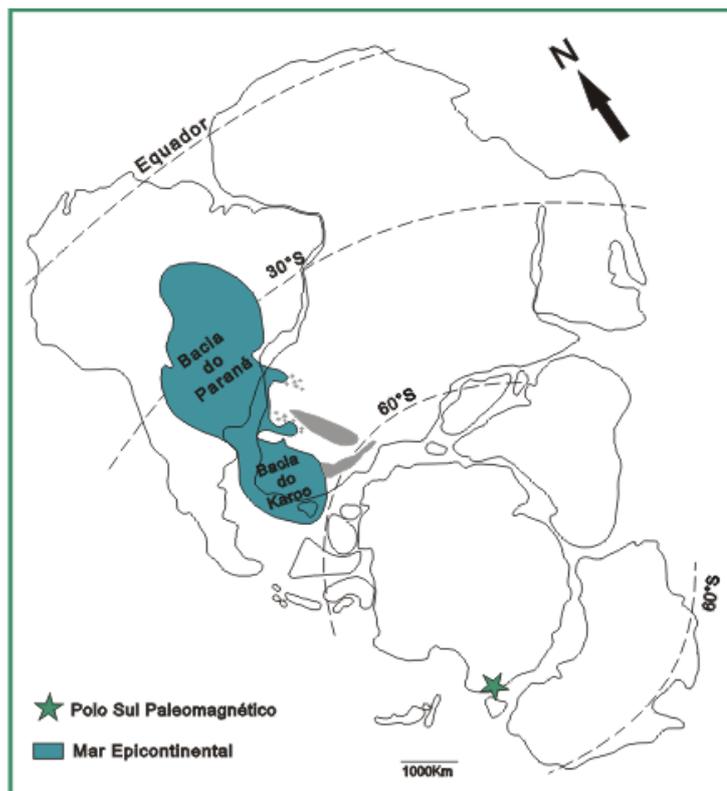


Figura 1: Bacia do Paraná no contexto paleogeográfico do Permiano (modificado de Faure & Cole, 1999).

A Serra do Cadeado, localizada no centro-norte do estado do Paraná (Fig. 2), representa uma porção do escarpamento juro-cretácico da Bacia do Paraná, nela afloram rochas das formações Teresina, Rio do Rasto, Pirambóia, Botucatu e Serra Geral. O pacote sedimentar que inclui as quatro formações é representativo da passagem de um ambiente de águas rasas, possivelmente transicional para um francamente continental de clima semi-árido (Barberena *et al.*, 1980). Essas unidades estratigráficas mostram uma sucessão granocrescente da base para o topo com pelitos e calcários na Formação Teresina, siltitos com intercalações de arenitos muito finos na parte inferior da Formação Rio do Rasto e fácies predominantemente areníticas finas, às vezes com intercalações de finas brechas, na parte superior dessa unidade estratigráfica. As formações Pirambóia e Botucatu são constituídas, principalmente, por arenitos finos de origem eólica, com intercalações conglomeráticas de origem fluvial (Langer *et al.*, 2008). Finalmente, as rochas basálticas da Formação Serra Geral (Marques & Ernesto, 2004) representam o topo do pacote estratigráfico representado na Serra do Cadeado.

Segundo Milani (2000; 2004) as formações Rio do Rasto e Pirambóia estão inseridas no contexto da Superseqüências Gondwana I, enquanto, a Formação Botucatu

representa o início de um outro ciclo sedimentar a Supersequência Gondwana III. A região da Serra do Cadeado apresenta um registro parcial, porém significativo, dessa duas Supersequências. As Formações Rio do Rasto e Pirambóia, que formam a parte final da Supersequência Gondwana I, se destacam pela presença de depósitos de topo da Formação Rio do Rasto com importantes registros de tetrapodes (Barberena *et al.*, 1980). Adicionalmente, esta Supersequência também é importante pela sugerida passagem gradacional entre a Formação Rio do Rasto e a Formação Pirambóia (Riccomini *et al.*, 1984), reconhecidamente incomum nas partes marginais da Bacia do Paraná. Essas características fornecem um retrato paleobiológico diferenciado e fazem da Serra do Cadeado uma importante área para o estudo da passagem permo-triássica no território sul-americano (Langer *et al.*, 2008).

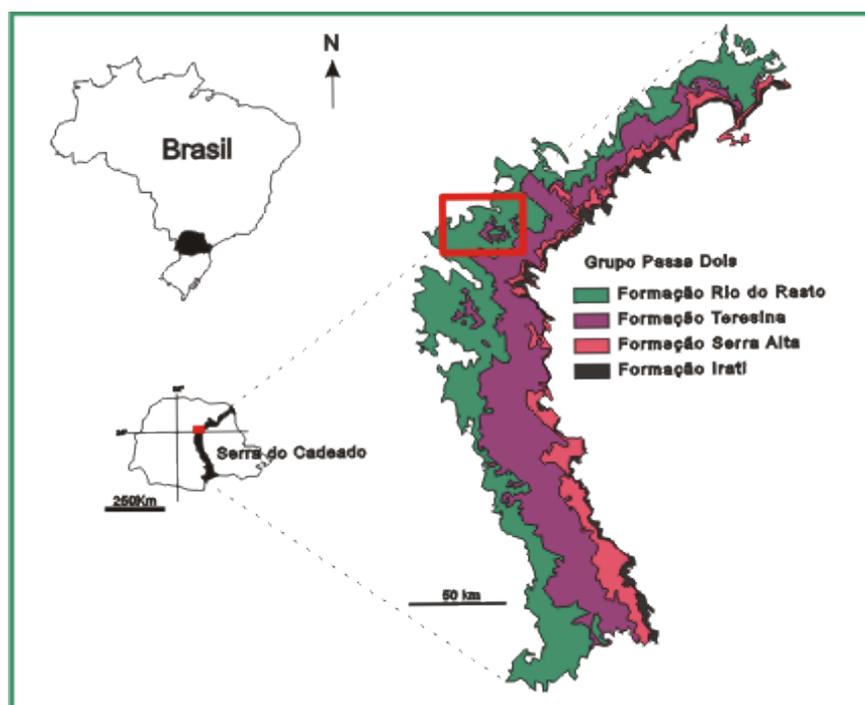


Figura 2: Faixa de afloramentos das formações Irati, Serra Alta, Teresina e Rio do Rasto no Estado do Paraná (modificado de Mineopar, 2008).

Formação Rio do Rasto

A Formação Rio do Rasto compreende um limite temporal, ainda incerto, da parte inferior do Permiano Superior ao Triássico Inferior (Rohn, 1994). O termo “Rio do Rasto” foi introduzido por White (1908), para designar a seqüência sedimentar compreendida entre os folhelhos Estrada Nova e o arenito São Bento (atual Botucatu), em Santa Catarina. Foi indicada como seção-tipo uma sucessão de camadas vermelhas,

expostas nas cabeceiras do Rio do Rasto, situado ao longo da estrada entre os municípios de Lauro Müller e São Joaquim. Posteriormente, Gordon Jr. (1947) subdividiu a Formação Rio do Rasto em dois membros, o inferior, denominado Serrinha, e o superior, Morro Pelado (Fig. 3).

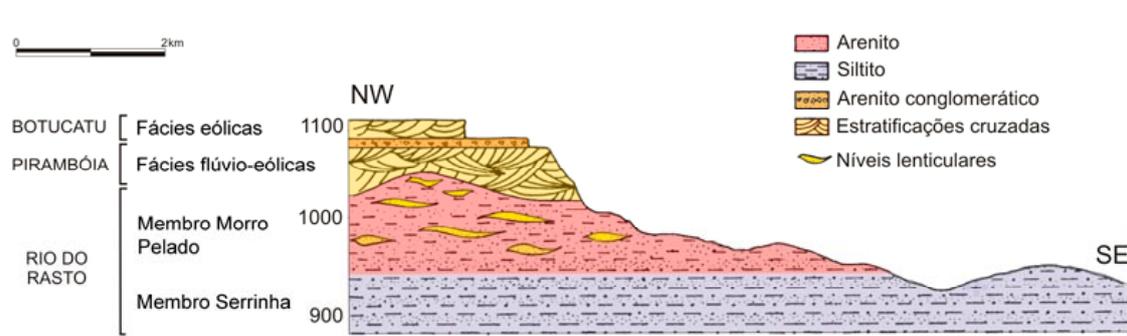


Figura 3: Seção geológica esquemática da Serra do Cadeado (modificado de Barberena *et al.*, 1980)

O Membro Serrinha, em termos litológicos, é formado por arenitos finos, bem selecionados, intercalados com siltitos e argilitos, podendo localmente conter lentes ou horizontes de calcário. Os arenitos e siltitos possuem laminação cruzada, ondulada, sendo, às vezes, maciços. As camadas sílto-argilosas mostram laminação plano-paralela. Os siltitos e argilitos exibem desagregação esferoidal bastante desenvolvida, a qual serve como um critério para a identificação desta unidade (Schneider *et al.*, 1974; Schobbenhaus *et al.*, 1984). O Membro Morro Pelado, por sua vez, é caracterizado, principalmente, por um aumento da proporção de arenitos e pela geometria comumente lenticular dos corpos (Barberena *et al.*, 1980). Ele é constituído por lentes de arenitos finos, avermelhados, intercalados em siltitos e argilitos. Suas principais estruturas sedimentares são as estratificações cruzadas acanaladas e laminações plano-paralela (Schneider *et al.*, 1974; Schobbenhaus *et al.*, 1984).

As características dos ambientes deposicionais que deram origem aos membros que compõem a Formação Rio do Rasto não são consensuais. Schneider *et al.*, 1974 consideram que os depósitos do Membro Serrinha são resultantes de avanços progracionais de planícies de maré, caracterizando um ambiente de transição entre aqueles geradores dos depósitos de águas rasas da Formação Teresina e os continentais do Membro Morro Pelado. Por outro lado, o ambiente deposicional do Membro Morro

Pelado seria caracterizado por lagos e planícies aluviais localmente recobertos por dunas de areia submetidos a condições climáticas áridas.

Para Gama Jr. (1979), a deposição da Formação Rio do Rasto seria resultado da progradação de um sistema deltáico definido pelo autor como “Sistema Deltáico Serra do Espigão”. No entanto esse modelo recebeu críticas por parte de Mendes (1984), devido a inexistência de fósseis indubitavelmente marinhos e também pela paleogeografia incoerente. Faltam evidências sedimentares e paleogeográficas de ambientes distais verdadeiramente marinhos para sustentar a hipótese de que toda a bacia estaria ocupada por ambientes transicionais. Adicionalmente, também é problemática a passagem abrupta para o ambiente fluvial do Membro Morro Pelado.

Alternativamente, mas de forma mais aceita atualmente, Rohn (1988; 1994) e Lavina (1991) inferem que o ambiente gerador da Formação Rio do Rasto seria, no início, basicamente lacustre, dominado por grandes lagos influenciados por ondas de tempestade, no caso do Membro Serrinha. Posteriormente, considerando o Membro Morro Pelado, o ambiente deposicional seria caracterizado por pequenos corpos d’água temporários, canais fluviais formados durante chuvas torrenciais e desenvolvimento de dunas eólicas, em condições cada vez mais secas. A interpretação de que a parte inferior do Membro Serrinha é continental está baseada na ocorrência de “conchostráceos” que não toleram água salgada (Rohn, 1994; Ferreira-Oliveira, 2007).

As localidades fossilíferas da região da Serra do Cadeado associadas à Formação Rio do Rasto fornecem um dos mais importantes registros paleontológicos do Neopermiano continental da América do Sul, que inclui “peixes”, “anfíbios” e sinápsidos (Barberena *et al.*, 1985), além de invertebrados e plantas (Rohn, 1994). Microfósseis, invertebrados, restos de plantas e restos isolados de peixes (geralmente escamas de paleonisciformes e coelacantiformes) são comuns ao longo da BR367, que cruza a Serra do Cadeado, ocorrendo tanto no Membro Serrinha quanto no Membro Morro Pelado (Rohn, 1994). Por outro lado, os tetrápodes tem sua distribuição praticamente restrita aos níveis mais altos da seqüência (Barberena *et al.*, 1980).

1.2 Chondrichthyes

Chondrichthyes (Huxley, 1880) são gnastotomados não-tetrapodos com esqueleto interno essencialmente cartilaginoso, possuindo apenas ossificação pericondral (Richter *et al.* 2004). Fortes evidências sugerem a monofilia do grupo e varias características podem ser utilizadas para defini-lo, mas duas sinapomorfias são geralmente mais aceitas: calcificação prismática de cartilagem e a presença de cláspers (Grogan & Lund, 2004). Seus representantes atuais são tradicionalmente divididos em dois grupos, Elasmobranchii e Holocephali (Maisey, 1984; Grogan & Lund, 2000), que se diferenciam de acordo com o tipo de suspensão mandibular, dentição e características do crânio (Grogan & Lund, 2000). No presente trabalho, o termo Chondrichthyes se refere a *Isurus oxyrinchus* Rafinesque, 1810 e *Chimaera monstrosa* Linnaeus, 1758 e todos os organismos mais próximos a eles do que a *Thelodus macintoshi* Stetson, 1928 (Thelodonti), *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758 (Osteichthyes), *Culmacanthus stewarti* Long, 1983 (Acanthodii) e *Austrophyllolepis ritchiei* Long, 1984 (Placodermi).

A espécie mais antiga, tradicionalmente, atribuída a Chondrichthyes, *Elegestolepis grossi*, foi proposta a partir de dentículos dérmicos isolados, registrados em sedimentos marinhos do Siluriano Superior da Sibéria (Smith & Sansom, 1997). Registros isolados relacionados à Chondrichthyes, tais como dentículos dérmicos e espinhos, são abundantes em rochas Paleozóicas, principalmente durante o Devoniano (Karatajute-Talimaa, 1992; Cappetta *et al.*, 1993; Rodina, 2002). Com base nesses registros é sugerido que a máxima irradiação do grupo se deu durante o Devoniano Superior com a origem dos ctenacantídeos, hibodontiformes e protacrotodontídeos (Karatajute-Talimaa, 1992). No entanto, a afinidade desses registros isolados com tais grupos é duvidosa, tendo em vista a grande semelhança entre esses fósseis e as peças do esqueleto dérmico de Thelodonti e Acanthodii (Rodina, 2002).

Levando em consideração a problemática dos elementos isolados, registros seguros do grupo deveriam se basear em características diagnósticas. Assim, Grogan & Lund (2004) apontam como o registro mais antigo e seguro do grupo fragmentos de cartilagem mineralizada provindos de depósitos marinhos do Devoniano da Bolívia. Nesses mesmos depósitos, em estratos do Devoniano Médio foi encontrado o neurocrânio de *Pucapampella rodrigae* (Janvier & Suarez-Riglos, 1986), que além de confirmar a presença de Chondrichthyes no Devoniano Médio, representa o registro mais antigo do grupo no qual foi possível estudar detalhes do neurocrânio.

Pucapampella pode ser um representante basal de Chondrichthyes, filogeneticamente posicionado antes da divergência entre holocéfalos e elasmobrânquios (Maisey, 2001).

Desde que Huxley (1880) definiu Chondrichthyes, e suas subdivisões Elasmobranchii e Holocephali, várias classificações foram propostas para o grupo, algumas incluindo apenas representantes fósseis, e outras incluindo também fósseis (Woodward, 1921; Lund, 1977, Zangerl, 1981; Maisey, 1984; Lund & Grogan, 1997), mas inexistente consenso geral quanto as inter-relações dos mesmos. Segundo Grogan & Lund (2000), tais incertezas podem ser atribuídas a falta de fósseis completos e bem preservados. Adicionalmente, o registro fóssil indica a existência de uma variabilidade morfológica muito maior do que a observada atualmente. Lund & Grogan (1997) afirmam que essa variação é tão grande que a maioria das formas fósseis não pode ser claramente atribuída nem a Elasmobranchii, nem a Holocephali.

A classificação seguida nesse trabalho segue aquela proposta por Nelson (2006), no qual os Chondrichthyes são divididos em Holocephali e Elasmobranchii. Holocephali, por sua vez, é subdividido em Paraselachiomorpha e Holocephalimorpha. Dentre os Paraselachiomorpha estão incluídos grupos paleozóicos como os Orodontiformes, Petalodontiformes, Helodontiformes, Iniopterygiformes, Debeeriiformes e Eugeneodontiformes. Os Holocephalimorpha são divididos em Psammodontiformes, Copodontiformes, Squalorajiformes, Chondrenchelyformes, Menaspiformes, Cochiliodontiformes e Chimeriformes, no último estão incluídas as quimeras viventes. Dentro do grupamento denominado Elasmobranchii (*sensu* Gaudin, 1991; Carvalho, 1996) estão formas do Devoniano e Pennsylvaniano que apresentam relações incertas ou que são baseados apenas em material isolado, tornando difícil sua classificação segura. Nesse estão incluídos “*Cladodus*”, *Coronodus*, Symoriidae, Falcatidae e Stetacanthidae. Adicionalmente, o grupamento é composto também por Cladoselachiomorpha, Xenacanthiomorpha e Euselachii, este último incluindo os Neuselachii somados à formas paleozóicas e mesozóicas possivelmente relacionadas a eles. No presente trabalho, o termo Elasmobranchii refere-se à *Isurus oxyrinchus* Rafinesque, 1810 e todos os organismos mais próximos a ele do que a *Chimaera monstrosa* Linnaeus, 1758.

1.2.1 Inter-relações entre Chondrichthyes

O registro fóssil dos Chondrichthyes indica uma extensa irradiação durante o Devoniano (Long, 1995; Benton, 2008), que resultou em formas genericamente semelhantes aos gêneros modernos, com grande número de convergências morfológicas. Isso, somado ao fato do registro desses grupos ser escasso, muito fragmentado ou baseado apenas em peças esqueléticas isoladas, torna extremamente difícil a tarefa de elucidar suas relações taxonômicas. O problema é agravado pela escassez de partes anatômicas diretamente comparáveis entre os grupos devido a problemas de preservação, como já mencionado, ou a extensa divergência entre suas especializações morfológicas.

As primeiras tentativas de estudar a filogenia dos Chondrichthyes com base na análise cladística de caracteres morfológicos datam do início da década de 1980 (e.g. Schaeffer, 1981; Young, 1982; Maisey, 1984), e desde o início existem muitas incongruências entre as propostas (Janvier, 1996). Nos parágrafos a seguir é feita uma listagem sucinta dos principais grupos de tubarões paleozóicos, discutindo o posicionamento filogenético dos mesmos de acordo com trabalhos recentes. Especial atenção é dada aos Hybodontiformes, vista a relação sugerida com os espécimes estudados no trabalho. Nesse trabalho o termo tubarão é aplicado genericamente a todos os Chondrichthyes não-Holocephali e não-Batoidea.

Os **Cladoselachidae**, em especial, os *Cladoselache* estão entre os Chondrichthyes mais bem estudados do Devoniano (e.g., Woodward & White, 1938; Harris, 1938). Dentre os registros do grupo estão incluídos além de restos isolados, esqueletos parciais articulados com alguns traços de tecido mole preservados, a maioria provinda dos depósitos de Cleveland Shale, em Ohio, Estados Unidos. O grupo apresentava uma combinação de características morfológicas derivadas e primitivas. Os representantes possuíam corpo fusiforme, neurocrânio curto, com um processo pós-orbital longo, mandíbulas com sustentação do tipo anfistílica, coluna vertebral alongada no lobo dorsal da nadadeira caudal, porém com o lobo ventral desenvolvido (Zangerl, 1981). Ainda segundo Zangerl (1981), a maior parte da superfície do corpo é livre de esqueleto dérmico, mas dentículos multicuspidados aparecem na margem das nadadeiras e dentículos especializados circundam os olhos. O grupo apresenta dentição cladodonte com retenção ou substituição lenta (Willians, 2001). Entre suas características distintivas estão a presença de duas nadadeiras dorsais e espinhos de

nadadeira diferenciados. Além disso, estes se diferenciam de todos os outros Chondrichthyes pela ausência de cláspers (Janvier, 1996). Os Cladoselachidae são considerados entre os Chondrichthyes mais basais (Fig. 4), estando posicionados externamente à dicotomia Holocephali + Elasmobranchii (Maisey, 1984) ou na base da linhagem Elasmobranchii (Gaudin, 1991). Ginter (2005), propõe um grupo monofilético composto por Cladoselachidae juntamente com ctenacantídeos e 'Symmoriida' (Fig. 4). Alternativamente, Cladoselachidae pode ser posicionado, como grupo irmão de todos os simoriformes, ou ainda em um clado junto com simoriformes e holocéfalos (Coates & Sequeira, 2001 a,b).

Os '**Symmoriida**' representam um grupo possivelmente parafilético de Chondrichthyes paleozóicos (Gaudin, 1991) onde estão incluídos gêneros como *Stethacanthus*, *Damocles*, *Falcatus*, *Akmonistion*, *Cobelodus* e *Danaea*. Os simorídeos são os tubarões com corpo fusiforme, com a boca terminal e um pequeno rostro (Zangerl, 1981). Como características diferenciais eles possuem uma única nadadeira dorsal, localizada sobre a área pélvica, e o processo pós-orbital do crânio estende-se ventralmente, apoiando o processo ótico do palatoquadrado lateralmente e anteriormente. O grupo compartilha algumas características com os Cladoselachidae como a dentição cladodonte (Benton, 2008). Assim como os cladoseláquios (Fig. 4), esses podem se posicionar externamente à Holocephali + Elasmobranchii (Maisey, 1984) ou na base tanto de Elasmobranchii (Gaudin, 1991), quanto de Holocephali (Coates & Sequeira, 2001 a,b).

Três grupos de Chondrichthyes paleozóicos - Petalodontiformes, Eugeneodontiformes e Orodontiformes - têm posição filogenética pouco compreendida. Na hipótese proposta por Ginter (2005), eles formam um clado politômico juntamente com Holocephali (Fig. 4). **Petalodontiformes** são formas predominantemente marinhas, com abundantes registros provenientes do Carbonífero e Permiano, no entanto, esse grupo é pouco entendido, pois com raras exceções, é registrado apenas por dentes isolados de padrões variados, que formam uma dentição pavimentada (Zangerl, 1981). Os **Eugeneodontiformes** são fósseis comuns do Carbonífero e Permiano (Zangerl, 1981). O grupo é conhecido quase exclusivamente por seus dentes, os sinfisiais da mandíbula inferior são muito grandes e os dentes substituídos se acumulam, formando um complexo espiral, enquanto os laterais formam um pavimento esmagador (Derycke-Khatir, *et al.*, 2003). O restante do esqueleto é pouco conhecido, mas provavelmente

comparável com outros tubarões contemporâneos (Benton, 2008). Os **Orodontida** são tubarões marinhos sem espinhos e com formato corpóreo semelhante ao de uma enguia, alongado e com nadadeiras relativamente pequenas (Zangerl, 1981). O conhecimento do grupo se baseia em um grande número de dentes isolados e poucos esqueletos parciais associados *Orodus*, sendo que ao menos 30 espécies pertencentes a esse gênero foram descritas apenas com base em dentes (Zangerl, 1981).

Os **Xenacanthiformes** são representados por tubarões tipicamente dulcícolas, em contraste com a maioria das formas paleozóicas, que são encontrados em depósitos marinhos. Em algumas hipóteses filogenéticas (Fig. 4) o grupo é considerado como elasmobrânquios basais (Gaudin, 1991; Coates & Sequeira, 2001a,b). Alternativamente, Maisey (1984) considera os xenacantiformes grupo irmão de ctenacantiformes, formando um clado irmão do agrupamento formado por *Tritychius*, *Hybodus*, *Hopleacanthus* e *Neoselachii* (Fig. 4). Os representantes do grupo possuíam corpo fusiforme e um espinho primitivamente associado á nadadeira dorsal, mas secundariamente anexado à cintura escapular ou à parte posterior no neurocrânio (Zangerl, 1981). Os dentes ‘diplodontes’ característicos do grupo possuem a coroa com duas cúspides laterais mais desenvolvidas e uma ou duas cúspides centrais menores ou ausentes (Janvier, 1996). Na base é observado um pequeno botão que possibilitaria a articulação entre os dentes de uma mesma fileira. A estrutura das nadadeiras é altamente especializada, a dorsal se estende desde a parte de traz da cabeça até o nível da nadadeira caudal, que possui forma dificerca.

Os **Ctenacanthiformes** são representados por um grande número de dentes, espinhos de nadadeira e dentículos dérmicos distribuídos em sedimentos do Devoniano e Carbonífero (Janvier, 1996). A maioria dos táxons incluídos no grupo são pouco conhecidos, com exceção de *Ctenacanthus* e um pequeno número de outros gêneros. Alguns trabalhos (Fig. 4) posicionam o grupo na base de Elasmobranchii (Gaudin, 1991; Coates e Sequeira, 2001a,b.), mas publicações mais recentes (Ginter, 2005) propõe que esse táxon seja afim aos cladoseláquios. Os ctenacantiformes apresentam muitas características comuns dos tubarões primitivos, tais como ausência de costelas calcificadas, nadadeiras peitorais axiais e dentição cladodonte (Zangerl, 1981). O grupo se assemelha bastante aos ‘Symmoriida’ e Cladoselachida, mas apresenta como características distintivas a estrutura das nadadeiras e a natureza dos espinhos das mesmas (Maisey, 1982).

Os **Hybodontiformes** são tradicionalmente considerados afins à *Neoselachii* (Young 1982; Maisey, 1989; Ginter, 2005). Segundo Maisey (1989), o grupo inclui *Onychoselache* e *Tristychius* como táxons basais, sendo clado irmão de *Neoselachii* (Fig. 4). Diferentemente, Gaudin (1991) posiciona *Onychoselache* e *Tristychius* como grupos irmão sucessivos do clado formado por *Neoselachii* e *Hybodus* (Fig. 4).

Os Hybodontiformes possuem uma longa história paleozóica, provavelmente, tendo se originado no Devoniano (Zangerl, 1981). Mas o registro fossilífero anterior ao Triássico é pouco conhecido e as relações entre os táxons estão longe de serem resolvidas (Rees & Underwood, 2006). Alguns gêneros pertencentes ao grupo, *Hybodus*, *Acrodus*, *Asteracanthus*, *Lonchiodion* e *Lissodus*, foram os tubarões dominantes durante a maior parte da Era Mesozóica (Maisey, 1982), incluindo formas de grande tamanho assim como alguns dos menores tubarões conhecidos (Maisey *et al.*, 2004). Embora muitos Hybodontiformes fossem marinhos, existem sugestões de que alguns representantes do grupo pudessem tolerar certas diferenças de salinidade, e como alguns tubarões recentes, colonizar ambientes de água doce (e.g. Cuny *et al.*, 2008). Um grande número de fósseis desses tubarões tem sido descoberto em sedimentos não marinhos da América do Norte e do Sul, Europa, África e Ásia, reforçando a hipótese de que algumas formas fossem tolerantes a água doce ou ambientes estuarinos.

Segundo Brough (1935) os Hybodontiformes possuíam corpo fuziforme, nadadeira anal posicionada posteriormente, dentes separados, nunca fundidos, nadadeiras dorsais desiguais, a primeira possuindo um espinho formando um ângulo agudo com o dorso sem nenhuma cartilagem radial e a segunda com espinho posicionado em uma angulação maior que a primeira e com uma linha de cartilagem radial. Esses espinhos de nadadeira são ornamentados por uma série de perfurações longitudinais e por uma série de dentículos na face posterior. As mandíbulas eram maciças, provavelmente com suspensão anfistílica ou quase hiostílica.

Restos isolados atribuídos ao grupo, na maioria das vezes dentes, são muito frequentes em sedimentos do Paleozóico Superior e Mesozóico. Os Hybodontiformes apresentam uma grande variedade de padrões de dentição, desde dentes com coroa baixa e plana, que formam um pavimento triturador, até dentes perfurantes com coroa alta e delgada (Rees & Underwood, 2006). Essa grande variação morfológica provavelmente reflete uma grande variedade de hábitos alimentares e comportamentos (Maisey, 1989). A morfologia dentária é um importante critério na

classificação dos Hybodontiformes visto que muitos táxons relacionados ao grupo foram primeiramente reconhecidos com base em dentes isolados (Agassiz, 1837). Somada à morfologia, a histologia também se mostra como uma importante fonte de dados, mas é mais uniforme quando comparada com a variação morfológica (Maisey, 1989).

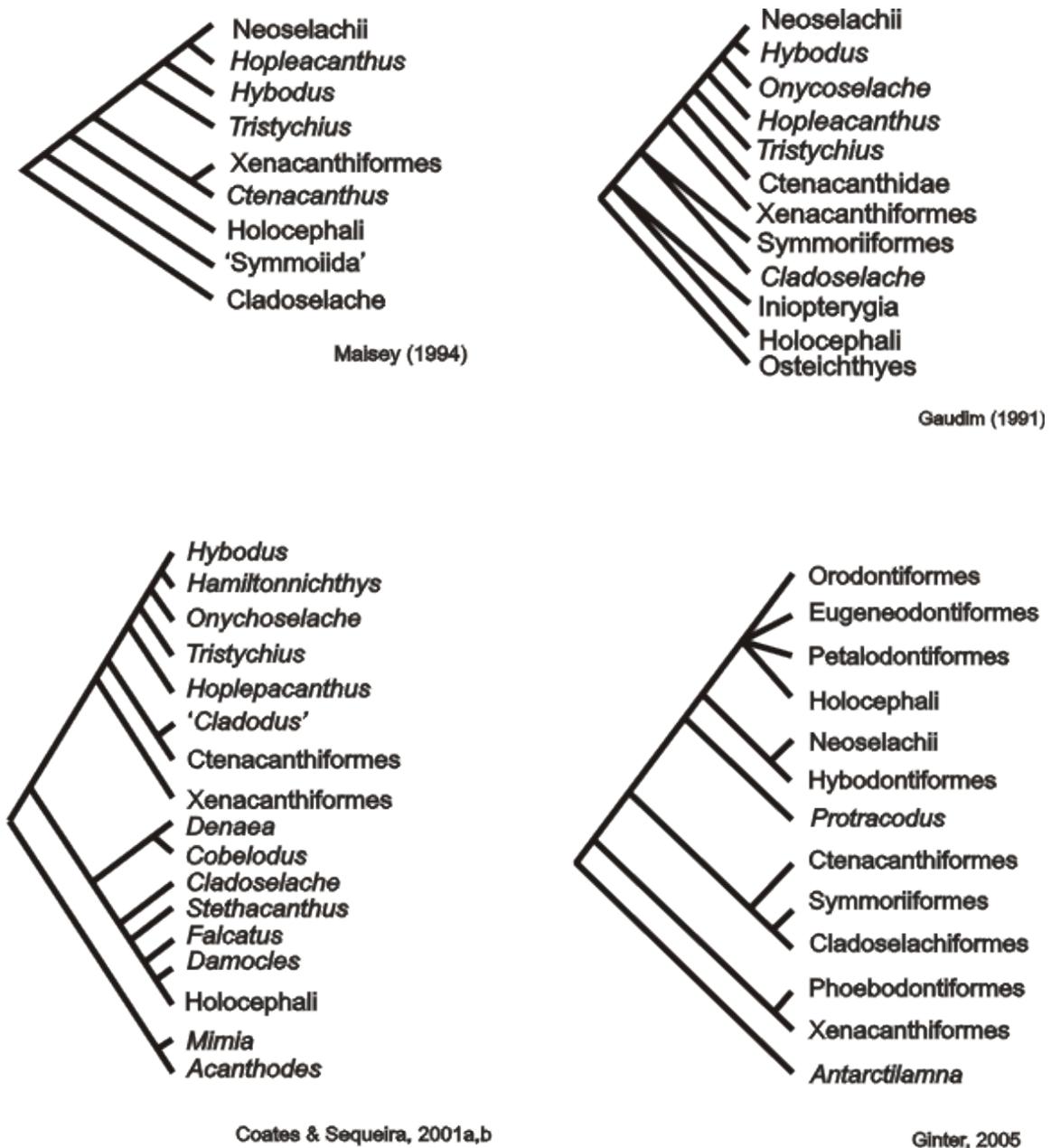


Figura 4: Inter-relações entre os maiores grupos de Chondrichthyes paleozóicos e mesozóicos.

1.2.2 Ocorrências de Chondrichthyes no Paleozóico do Brasil

No Brasil, Chondrichthyes paleozóicos ocorrem nas bacias do Amazonas (Formação Itatuba), do Parnaíba (Formações Pimenteiras, Pedra de Fogo e Poti) e do Paraná (Formações Irati, Teresina, Rio do Rasto e Corumbataí), nos períodos Carbonífero e Permiano (Richter *et al.*, 2004). Todos os registros citados a seguir são baseados em material isolado, dentes e/ou espinhos.

A presença de **Petalodontes** na Bacia do Paraná foi primeiramente mencionada por Ragonha (1978), o autor descreveu dentes provenientes da transição entre as formações Tatuí e Irati como sendo da mesma espécie de outros registros encontrados na Formação Pedra do Fogo, Bacia do Parnaíba. A espécie citada só foi descrita formalmente por Silva Santos (1990) como *Itapyrodus punctatus*, a partir de material proveniente dessa última unidade estratigráfica. Tal espécie foi provisoriamente identificada em diversos afloramentos da transição entre os grupos Tubarão e Passa Dois em Rio Claro e Ipeúna (Chahud & Fairchild, 2003, 2005). Chahud *et al.* (2010) reportam dentes sinfisiais parcialmente preservados relacionados à *Itapyrodus punctatus* na Formação Irati. Existe ainda o registro do grupo feito por Toledo & Bertini (2001) a partir de placas dentárias na Formação Corumbataí, Grupo Passa Dois.

Citações sobre a ocorrência de dentes pertencentes ao gênero '*Cladodus*' são comuns para diversas unidades estratigráficas do Carbonífero e Permiano brasileiro. Silva Santos (1967) descreve '*Cladodus*' *pirauariensis* para a Formação Itaiatuba (AM), com base em um único dente. Já os registros de **Eugeneodontida** são representados por apenas duas espécies *Anisopleurodontis pricei*, descrita com base em dentes isolados coletados na Formação Pedra de Fogo, Bacia do Parnaíba (MA) (Silva Santos, 1994) e *Tiaraju tenuis* descrita a partir de um único dente lateral proveniente de uma localidade próximo ao município de São Gabriel (RS) Formação Teresina, Bacia do Paraná (Richter, 2007). Os **Orodontiformes** também são bastante raros, com apenas duas espécies formalmente descritas. *Orodus milleri*, descrita a partir de um único dente encontrado na fácies Caveira da Formação Estrada Nova (RS), Bacia do Paraná. Este material foi inicialmente atribuído a um holocefálo por Würdig-Maciel (1975). Na Bacia do Paraná, Formação Irati, *Orodus ipeunaensis* foi descrito por Chahud *et al.* (2010) com base em um único dente. Ainda nessa unidade estratigráfica, Chahud & Fairchild (2005) reportam a existência de dois dentes associados a Orodontiformes na transição dos grupos Tubarão e Passa Dois na região de Rio Claro e Ipeúna.

Os **xenacantídeos** são comuns no Paleozóico brasileiro. Na Bacia do Paraná, Würdig-Maciel (1975) descreve *Xenacanthus pricei* e *Xenacanthus santosi*. A primeira é conhecida com base em três dentes isolados coletado num furo de sondagem em Minas do Leão, Formação Irati (RS). A segunda espécie foi estabelecida a partir de treze dentes isolados coletados nas fácies Caveiras e Armada da Formação Estrada Nova (RS). *Wurdigneria obliterata* (Richter, 2005), é reconhecida a partir de dentes coletados na região de Tiarajú no município de São Gabriel (RS), Formação Teresina. Ainda na Bacia do Paraná, o gênero *Xenacanthus* é reportado por Würdig-Maciel (1975), na Formação Corumbataí (SP), sendo o registro composto por dentes. Nessa mesma formação, Ragonha (1984), em sua tese de doutorado, descreveu cinco novas espécies de *Xenacanthus*, todas baseadas em registros isolados. *Xenacanthus santaritensis* e *X. taquaritubensis* foram descritas a partir de espinhos cefálicos, enquanto *Xenacanthus angatubensis*, *X. camaquensis* e *X. ferrazensis*, a partir de dentes isolados. Nenhum desses nomes foi validamente publicado, de forma que todos são *nomina nuda*. Maranhão (1995) e Toledo (2001) registram a ocorrência de vários dentes de Xenacanthiformes em localidades da Formação Corumbataí no estado de São Paulo. O grupo também é reportado para a Bacia do Parnaíba. *Xenacanthus albuquerquei* foi descrito a partir de um dente incompleto coletado no município de Pastos Bons (MA), em sedimentos da Formação Pedra de Fogo (Silva Santos, 1946). Silva Santos & Salgado (1970) descreveram *Xenacanthus tocantiensis* com base em um espinho de 0,03m, coletado na Formação Poti (MA). Adicionalmente, Xenacanthiformes também são reportados para a Formação Pimenteiras (Alves *et al.*, 2008).

Dentre os **ctenacantídeos**, *Ctenacanthus maranhensis* é conhecido somente através de um espinho incompleto coletado em estratos da Formação Pedra de Fogo (MA), Bacia do Parnaíba (Silva Santos, 1947). Nessa mesma Bacia, restos de ctenacantídeos também foram encontrados na Formação Pimenteiras (Alves *et al.*, 2008). Silva Santos (1947) descreve *Ctenacanthus gondwanus*, a partir da impressão de um espinho coletado na localidade de Taió, município de Rio do Sul (SC), Bacia do Paraná. Também na Bacia do Paraná, foi registrado na facies Caveiras da Formação Corumbataí um espinho atribuído à *Ctenacanthus* sp. (Würdig-Maciel, 1975). Ainda nessa Bacia, Chahud & Fairchild (2003, 2005) reportam um espinho de um ctenacantídeo proveniente da transição Tatuí-Irati da região de Rio Claro e Ipeúna. Em um trabalho

posterior, este espinho foi associado à uma espécie nova de *Sphenacanthus*, e a partir dele foi descrito *Sphenacanthus sanpauloensis* (Chahud *et al.*, 2010).

Os **Hybodontiformes** brasileiros são representados por um fragmento de espinho de nadadeira proveniente da localidade Posto Queimado, Formação Rio do Rasto (RS), Bacia do Paraná (Richter & Langer, 1998; Malabarba *et al.*, 2003) e por *Hybodus florencei*, espécie proveniente da Formação Corumbataí (SP) e designada por Ragonha & Silva Santos (1987). Tais autores verificaram que *Dentalium florencei* Moraes Rego 1936, descrito originalmente como uma impressão vegetal e posteriormente reinterpretado como um molusco era, de fato, um molde de espinho de nadadeira dorsal muito bem preservado.

Além dos registros baseados em restos esqueléticos isolados, alguns icnofósseis registrados para as Bacias do Parnaíba e do Paraná também são relacionados a elasmobrânquios. Coprólitos espiralados, com padrão heteropolar foram registrados nas formações Corumbataí, SP (Ragonha 1987), Pedra de Fogo, MA (Schwanke & Souto, 2007) e Rio do Rasto, RS (Dentzen & Cisneros, 2008).

1.3 Dentição, Dentes e Dentículos Dérmicos

A maior parte dos fósseis de tubarões paleozóicos ocorre na forma de pequenos elementos isolados e desarticulados, como dentes, dentículos dérmicos e espinhos (Cuny, 1998). A preservação de esqueletos completos articulados é rara devido à sua natureza cartilaginosa. Os componentes esqueléticos mineralizados citados são facilmente fossilizáveis e estão entre os fósseis mais abundantes entre os vertebrados (Donogue, 2002). Na maioria das vezes, a falta de registros completos faz com que as diagnoses sejam baseadas nas características identificadas nos registros isolados (Silva Santos, 1994). Assim, é de se esperar que estes registros tenham um papel importante na classificação de representantes do grupo fósseis e viventes (e.g. Agassiz, 1833-1844; Owen, 1840-1845) e em reconstruções filogenéticas (Maisey, 1989; Rees, 2008).

A variedade de formas dos dentes encontradas em tubarões paleozóicos deve ser entendida como especializações que podem ou não diferenciar linhagens filéticas. Segundo Zangerl (1981) o tipo mais simples de especialização é o aumento de tamanho, que pode decorrer do aumento de tamanho corpóreo, mas também pode estar relacionado com os hábitos alimentares e/ou preferência por determinadas presas. Um segundo tipo, seria o aumento do número de cúspides, evento especialmente

pronunciado nos dentes cladodontes. Esse tipo de dente apresenta como forma mais simples, uma coroa alongada e pontiaguda com uma base pequena sua a diferenciação envolve a expansão da base e a adição de cúspides.

A identificação e atribuição de dentes isolados a táxons extintos não são triviais por diferentes motivos. A variação individual de elementos isolados, assim como, as variações ontogenéticas, sexuais, ecológicas são um problema para a atribuição taxonômica desses fósseis (Baszio, 2008). Além disso, a qualidade de preservação é, muitas vezes, baixa depois de transporte hidrodinâmico. Também é significativo que elementos esqueléticos isolados não são necessariamente conhecidos nos esqueletos articulados, dificultando a associação destes. No caso dos tubarões paleozóicos, soma-se a esses fatores a existência de heterodontia em alguns grupos. Dessa forma, a identificação baseada somente na morfologia de dentes isolados é altamente insegura. Na tentativa de contornar esses problemas muitos estudos se utilizam de dados histológicos para inferências taxonômicas (Hampe & Long, 1999; Gillis & Donoghue, 2007). Isso é possível, pois quando comparado aos ossos, os dentes são histologicamente menos variáveis, mais densos e menos vulneráveis a mudanças *post mortem* (Kallaste & Nemliher, 2005) além da existência de uma grande diversidade histológica, além da morfológica, características de alguns grupos de ‘peixes’ (Karatajute–Talimaa, 1998).

Como os tubarões modernos, os tubarões paleozóicos possuíam fileiras dentárias múltiplas, com dentes funcionais e de substituição e, provavelmente, também possuíam um sistema de substituição dos dentes funcionais. A substituição contínua dos dentes proporciona a manutenção do formato dos dentes funcionais na bateria dentária, e é um fenômeno bem conhecido em tubarões atuais (Williams, 2001). No entanto, segundo Moss (1977), esse mecanismo, que atualmente é conhecido apenas em Carcharhiniformes, Lamniformes e alguns Squaliformes, só foi plenamente desenvolvido durante o Cretáceo. Alguns estudos indicam que a velocidade da substituição em tubarões com dentição cladodonte seria bem menor do que a observada atualmente (Williams, 1990). A dentição cladodonte não é restrita apenas aos Cladoselachida, sendo talvez mais comum entre os ctenacantídeos. O termo cladodonte não possui um significado claro, algumas vezes é usado para indicar vagamente quatro grupos de elasmobrânquios: cladoseláquios, xenacantidos, ctenacantidos e hybodontes. O termo pode ainda ser usado descrever um tipo de morfologia de dentes

multicuspidados encontrados em várias linhagens de Chondrichthyes, porém sem nenhuma aplicação filogenética (Maisey, 2001).

Os dentes de Chondrichthyes são ancorados à mandíbula por fibras de tecido conjuntivo que são contínuas aos tecidos da cavidade pulpar (Carlson, 1990) (Fig. 5). Estruturalmente, a forma mais básica de um dente inclui uma coroa cônica de dentina, coberta por enamelóide e que circunda uma cavidade pulpar. Esta, por sua vez, se comunica com os canais vasculares da base. Segundo Zangerl (1993), nos Chondrichthyes o início do desenvolvimento ontogenético dos dentes ocorre ao longo da face medial do aparato maxilo mandibular (Fig. 5). O revestimento interno da cavidade bucal desenvolve quatro dobramentos, denominados lâmina dental (Fig. 5). O epitélio da mucosa adjacente a cada lamina lateral, de cada um dos dobramentos, desenvolve estruturas em forma de cogumelos, preenchidas por células mesenquimais, cada uma dessas estruturas corresponde ao início da formação de um dente e consistem em dois territórios celulares bem definidos separados pela ‘membrana própria’. A síntese dos tecidos mineralizados do dente começa com a diferenciação de algumas células mesenquimais em escleroblastos, e o alinhamento destes ao longo da superfície interna da ‘membrana própria’.

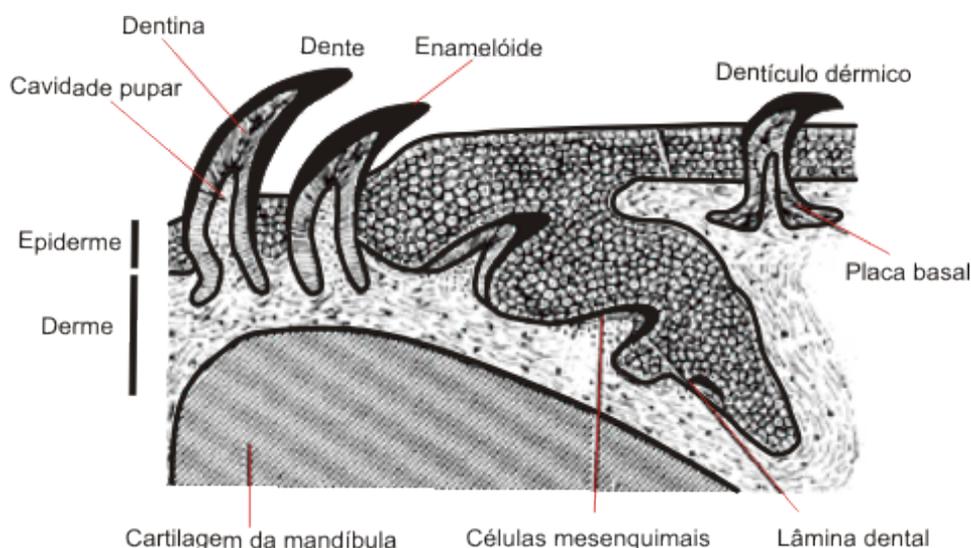


Figura 5: Representação esquemática do esqueleto dérmico de Chondrichthyes e do processo de substituição dentária.

A mineralização do dente é dividida, basicamente, em três estágios, baseados nas características morfológicas das células que constituem os germes dentais e no grau de mineralização do enamelóide (Sassagawa, 2002). O primeiro estágio é a formação da

matriz do enamelóide, seguido pela mineralização do enamelóide. Nesse estágio a matriz da dentina é formada, e finalmente ocorre a maturação do enamelóide, onde simultaneamente a dentina mineralizada é sintetizada. A formação da base também ocorre durante esse último estágio na sua fase final (Sassagawa, 2002). Ainda segundo Sassagawa (2002), no primeiro estágio, durante o processo de formação do enamelóide, a matriz é sintetizada entre o epitélio dental e os odontoblastos, estando as células mesenquimais profundamente envolvidas na formação do enamelóide. Tal característica do desenvolvimento desse tecido o distingue do desenvolvimento do esmalte mamaliano (Sassagawa, 2002), onde apenas células epiteliais estão envolvidas (Carlson, 1990).

1.3.1 Aspectos Histológicos

Recherches sur les Poissons Fossiles de Louis Agasiz (1837-1844) e *Ondontography* de Richard Owen (1840- 1845) foram os primeiros trabalhos sobre características anatômicas microscópicas dos tecidos dos dentes de condrictes paleozóicos. O primeiro foi desenvolvido com material do Carbonífero inglês, e o segundo apresenta um estudo mais detalhado. Na época o método de preparação dos espécimes consistia basicamente na confecção de secções delgadas de dentes fósseis e recentes. As técnicas de preparação não sofreram muitas modificações desde então, mas os métodos de investigação avançaram devido o uso de microscópios petrográficos com luz polarizada, microscópios eletrônicos de varredura e microscopia de fluorescência (Hampe & Long, 1999).

O estudo histológico de tecidos mineralizados de vertebrados fósseis se faz possível, pois esses são frequentemente preservados de forma que muitos detalhes da estrutura original podem ser recuperados. Componentes como células, processos celulares ou vasos sanguíneos que podem ter muita relevância do ponto de vista histológico, não se preservam integralmente no registro fóssil. Porém muitas informações sobre a forma e distribuição destes podem ser deduzidas a partir dos espaços deixados por essas estruturas, que geralmente são preenchidos secundariamente por minerais (Ørvig, 1967).

Sutis diferenças são observadas entre tecidos homólogos em dentes fósseis de diferentes ‘peixes’ (Radinsky, 1961). A análise da estrutura interna permite a determinação dos diversos tipos de tecidos mineralizados que formam o dente. A

presença, estrutura e distribuição dos tecidos que formam coroa e base, bem como a morfologia dentária geral e a natureza do sistema de vascularização são importantes caracteres taxonômicos. (Karatajute–Talimaa, 1998).

Dentina

É notável que uma revisão mais abrangente e a redefinição da terminologia empregada para os tipos de dentina ainda são necessárias (Smith & Sansom, 2000). No entanto foi adotada nesse trabalho a terminologia pré-existente, proposta por Ørvig (1951), por ser mais simples e prática que o projeto de classificação proposto posteriormente pelo mesmo autor (Ørvig, 1967).

A dentina possui um importante papel estrutural e funcional no dente. Este tecido é formado na interface do epitélio e mesênquima dentários e se trata de uma conexão vital entre os sistemas circulatório e nervoso da cavidade pulpar e a superfície funcional do dente (Smith & Sansom, 2000). Como dito anteriormente, alguns dos primeiros trabalhos a tratar da formação e caracterização dos tecidos dentários, consideravam a dentina como um tecido que havia evoluído a partir do osso, e consideravam também que alguns tipos de tecidos mineralizados encontrados no registro fóssil dos primeiros vertebrados poderiam representar um série de transformações (Ørvig, 1967). Mesmo que nenhuma dessas hipóteses seja confirmada, os termos mesodentina, semidentina, metadentina e ortodentina (Fig. 7) são resquícios destes trabalhos, sendo termos que classificam padrões de distribuição das células e de processos na matriz da dentina, que teoricamente comporiam uma série evolutiva (Smith & Sansom, 2000).

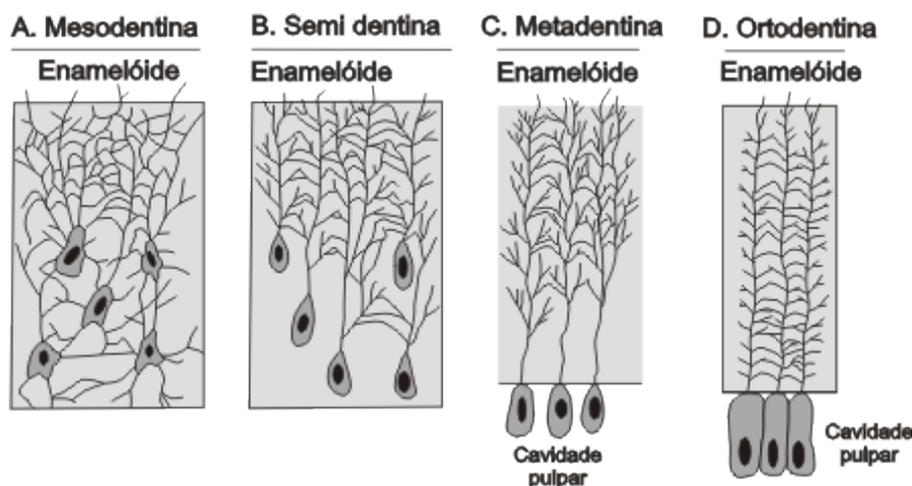


Figura 6: Padrões de organização celular e de processos celulares encontrados na dentina de vertebrados basais (modificado de Smith & Sansom, 2000).

Considerando os tecidos encontrados nos dentes de ‘peixes’, três variações principais podem ser encontradas. O termo ortodentina refere-se a um tipo de dentina que apresenta túbulos paralelos, porém ramificados na matriz e inclui a dentina palial, mais externa e a dentina circumpulpar, distribuída ao redor da cavidade pulpar (Fig. 7a). A plicidentina e a vasodentina, que tem capilares incluídos na dentina circumpulpar são variações da ortodentina. A condição onde a cavidade pulpar é preenchida com dentina, com a incorporação de suprimento vascular pulpar é denominada osteodentina. Esse tecido desenvolve-se inicialmente como dentina trabecular e posteriormente torna-se compacta e preenche os espaços do tecido macio ao redor dos vasos sanguíneos (Fig. 7b). Em dentes trituradores achatados adaptados a resistir ao desgaste, um arranjo especial da osteodentina é encontrado. Nesse caso, o tecido apresenta os canais vasculares arranjados verticalmente, de maneira regular, dando a dentina um aspecto tubular.

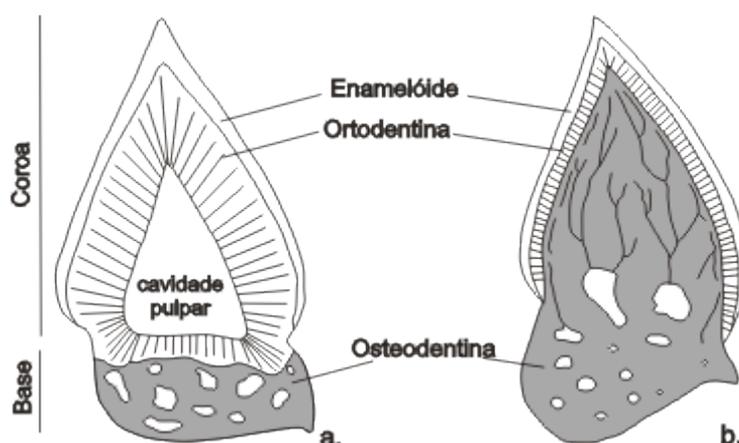


Figura 7: Esquema de dois tipos diferentes de padrões de distribuição dos tipos de dentina encontrados em Chondrichthyes. **a.** dente ortodonte. **b.** dente osteodonte (modificado de Zangler, 1993).

Enamelóide

O enamelóide é um tecido hipermineralizado que, como dito anteriormente, é sintetizado na interface epitélio-mesenquima, onde as secreções celulares de odontoblastos e ameloblastos resultam na sua formação. Dentes de Chondrichthyes e Actinopterygi são recobertos por esse tecido. Tendo em vista as similaridades histológicas e no desenvolvimento de tais tecidos nesses dois táxons, foi sugerida a existência de homologia entre os tecidos (e.g. Moss, 1977). No entanto, diferenças na composição orgânica e nos padrões de mineralização (Sassagawa, 2002), assim como a ausência de enamelóide em elasmobrânquios basais (Gross, 1973; Hampe & Long,

1999) leva outros autores a especular a possibilidade desses tecidos serem produtos de convergência evolutiva (Sassagawa, 2002).

O enamelóide encontrado nos tubarões, assim como os tecidos hipermineralizados que recobrem os dentes de todos os vertebrados, é formado por duas séries distintas de cristais de apatita com diferentes tamanhos e formatos. Os maiores (aproximadamente 15% de todos os cristais) tem dimensões aproximadas de 500 x 1000 Å, enquanto os menores apresentam 400 x 500 Å (Kallaste & Nemliher, 2005). Ambas as séries são distinguíveis através da utilizando difração de raios-X no enamelóide de tubarões recentes, Tendo sido identificados também em formas do Jurássico e Devoniano. O termo ‘apatita’ refere-se a minerais do grupo dos fosfatos que dividem a mesma estrutura básica: $A_4B_6(MO_4)_6X_2$ (Brown & Chow, 1976), uma bioapatita típica apresenta Ca^{++} nas posições A e B, MO_4 é geralmente um grupo fosfato PO_4 e X é ocupado por hidroxila (OH) ou outros íons, a substituição dos elementos menores é bastante comum e dá origem a grande diversidade de minerais inseridos no grupo (Carlson, 1990). Nos estudos que tratam das possíveis alterações na composição da bioapatita dos dentes fósseis através do tempo é reportada uma tendência na diminuição de OH e aumento de F (Kohn *et al.*, 1999). No entanto, as posições dos íons carbonáticos no arranjo dos átomos na apatita, que é um dos fatores mais importantes que determinam a estrutura do cristal, são similares em enamelóides recentes e do Triássico (Botha *et al.*, 2005), somadas as mudanças na composição geoquímica, as alterações *post mortem* podem resultar em recristalização e aumento da dimensão dos cristais (Nemliher *et al.*, 2004)

Basicamente, são encontrados dois padrões de organização e distribuição dos cristais de apatita no enamelóide de Chodrichthyes fósseis e recentes. O mais abundante deles é o *single crystallite enameloid* (SCE) ou ‘pseudo-prismático’ (Fig. 8a), encontrado em condrictes não-neoseláquios. Esse tecido que geralmente recobre toda a coroa, ocorre como uma monocamada sem nenhum grau de diferenciação microestrutural, é composto por cristais discerníveis, randomicamente orientados (Fig. 8b), sem linhas de crescimento, e com traços de túbulos de odontoblastos. Nos dentes de Neoselachii, por outro lado, a microestrutura do enamelóide aparece dividida em três camadas. A primeira delas, *shiny layer enameloid* (SLE) é a camada mais externa com cristais aparentes e randomicamente orientados (Fig. 8c), internamente são encontradas mais duas camadas (Fig. 8d), a *parallel fibered enameloid* (PFE) (Fig. 8e) e *tangle*

fibered enameloid (TFE) (Fig. 8f), que são facilmente definidas, em ambas os cristais não são individualizáveis e estão organizados em feixes finos com diferentes orientações (Reif, 1973).

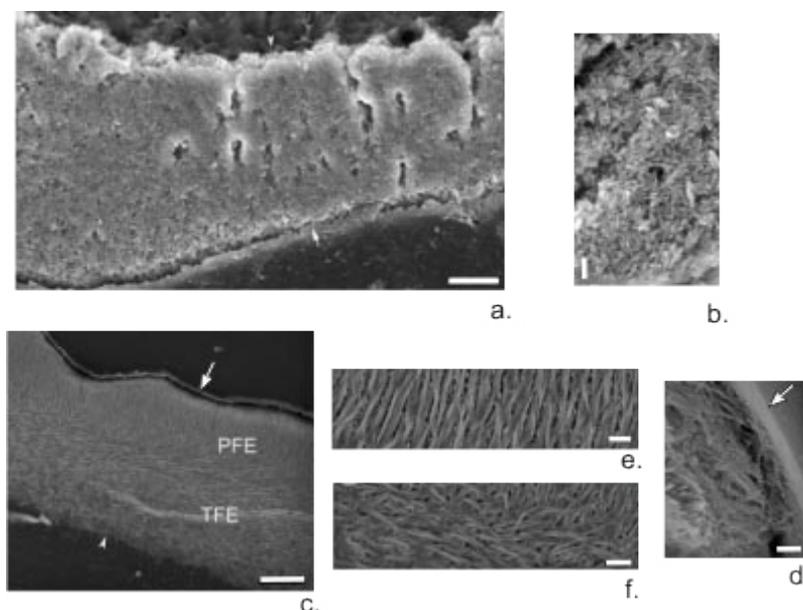


Figura 8: Padrões de organização e distribuição dos cristais de apatita no enamelóide. **a.** *single crystallite enameloid* (SCE), escala: 5μm; **b.** SCE em maior aumento, escala: 1μm; **c.** enamelóide de ‘três camadas’ de Neoselachii, seta indica SLE, escala: 100μm; **d.** seta: *shiny layer enameloid* (SLE), escala: 2μm; **e.** *parallel fibered enameloid* (PFE), escala: 10μm; **f.** *tangle fibered enameloid* (TFE), escala: 20μm (modificado de Gillis & Donogue, 2007).

Gillis & Donoghue (2007) forneceram evidências da homologia do enamelóide encontrado em Chondrichthyes através de um estudo da microestrutura desse tecido que abarcou muito da filogenia do grupo. O trabalho indica que os Chondrichthyes não Neoselachii analisados (i.e., *Cladoselache kepleri*, *Akmonistion zangerli*, *Orthacanthus* sp. *Jalodus australiensis*, *Ctenacanthus compressus*, *Ctenacanthus* sp. “cladodontes”, *Protacodus serra* e *Hybodus nebraskensis*), assim como *Helodus*, um holocefalo basal, possuem uma monocamada de tecido hipermineralizado com cristais individuais (SCE). Ainda no mesmo trabalho, dentes associados a neoseláquios recentes e fósseis, *Carcharhinus plumbeus* e *Charcharias* sp, também foram analisados. O dente serrado do tubarão-areia e o fóssil analisados apresentaram o enamelóide com três camadas microestruturais (SLE, PFE, TFE), característico dos dentes cortantes e perfuradores desses tubarões. Os Hybodontiformes incluídos no estudo (*Hybodus nebraskensis* e *Protracodus serra*), também apresentam uma monocamada homogênea (SCE), sem qualquer diferenciação microestrutural. No entanto, alguns autores defendem que alguns

Hybodontiformes do Triássico, *Hybodus* (Reif, 1977), *Acrodus* e *Polyacrodus* (Cuny *et al.*, 2001) possuem enamelóide dividido em duas camadas.

A análise da distribuição das diferentes microestruturas do enamelóide dentro de Chondrichthyes, tendo como base várias hipóteses filogenéticas alternativas (e.g. Young, 1982; Maisey, 1984; Gaudin, 1991; Maisey, 2001; Coates & Sequeira, 2001a,b; Ginter, 2005) sugere que a monocamada SCE seja uma provável plesiomorfia do grupo (Gillis & Donoghue, 2002). A análise da microestrutura dos dentes dos táxons mais antigos atribuídos a Chondrichthyes (*Leonodus carlsi* e *Celtiberina maderi*) reforça essa hipótese (Botella *et al.* 2009).

2. Objetivo

Levando-se em consideração as informações apresentadas e toda a problemática envolvida na classificação de restos isolados de Chondrichthyes paleozóicos, esse trabalho tem como principal objetivo definir a afinidade dos espécimes tratados aqui até o nível taxonômico menos inclusivo possível.

3. Material e Método

3.1 Coleta

O material em questão foi coletado pela equipe do Laboratório de Paleontologia da FFCLRP-USP, nas margens do km 500,2 da Estrada de Ferro Central do Paraná (EFCP), ao lado da boca Sul de um túnel (Fig. 9), nas coordenadas S 24° 00' 171'' e W 51° 06' 491''. A localidade de coleta se assemelha à descrita na literatura em que Juarez Aumond, no começo da década de setenta, coletou um crânio do dicinodonte *Endothiodon* i.e.: “boca sul do túnel 22”, mas não se sabe se o túnel a beira do afloramento é o mesmo. Na localidade (Fig. 10) foi prospectada a parte posterior de um crânio de temnospôndilo (região do occiput). Associado a ela foram encontrados intercentros e pleurocentros vertebrais e dentes cladodontes, sendo os últimos os materiais estudados neste trabalho. Em função do material de Chondrichthyes coletado essa localidade foi informalmente denominada ‘Tubarão’. No que diz respeito a coleta, o fragmento de rocha sedimentar contendo os fósseis foi retirado do afloramento, com a confecção de uma jaqueta de gesso a fim de proteger o bloco durante a retirada e transporte. No laboratório, a jaqueta foi aberta e o material preparado. Os espécimes

estudados e descritos estão depositados no Laboratório de Paleontologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, em Ribeirão Preto.

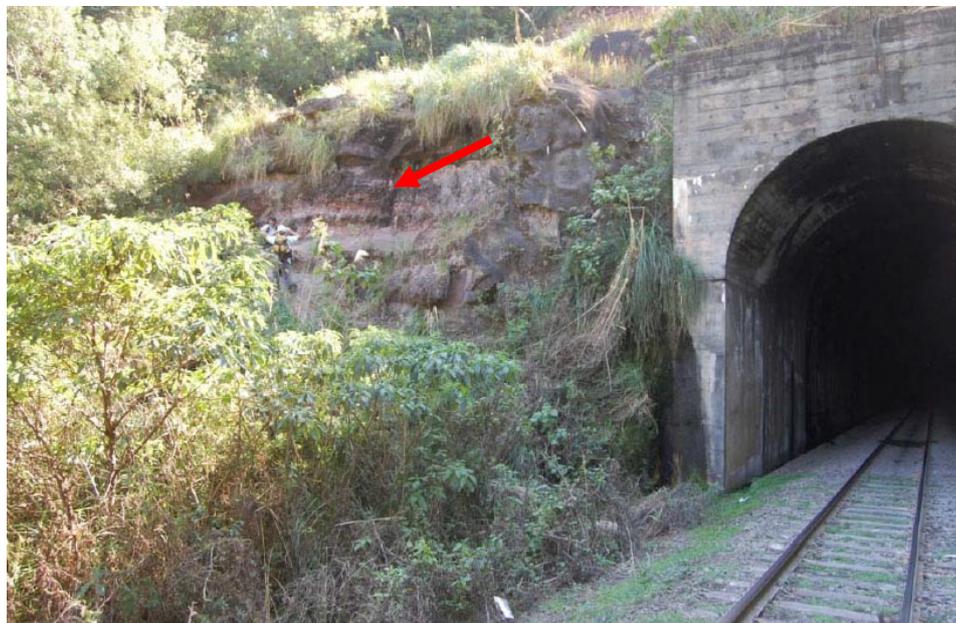


Figura 9: Localidade 'Tubarão'. Afloramento localizado a margem da ferrovia EFCP, ao lado da boca sul do túnel do km 500,2, coordenadas geográficas S 24° 00' 171" e W 51° 06' 491"., seta indica o nível detalhado na figura 10.



Figura 10: Detalhamento do afloramento na localidade 'Tubarão'.

3.2 Preparação

A remoção da matriz sedimentar que envolvia os fósseis foi feita por abrasão mecânica utilizando uma “caneta pneumática gravadora”, da marca 'Palaeotools'. Como resultado desse processo foram isolados oito dentes cladodontes parcialmente completos e dez fragmentos desse tipo de dente. Na matriz que envolvia os materiais maiores foram encontrados dentículos dérmicos abundantes.

Alguns dentículos dérmicos presentes em partes mais friáveis do sedimento foram retirados por abrasão mecânica, com ajuda de uma agulha. No entanto, quando este procedimento não era possível, visto o pequeno tamanho do material, sua fragilidade e a dureza da matriz que o envolvia, foram utilizados banhos de ácido para ajudar a tornar a matriz mais friável.

Para esse procedimento foram utilizados dois Becker de 600ml, um funil 10cm haste curta e um filtro de café. Primeiramente foi preparada uma solução de ácido fórmico 5%, que foi então colocada em Becker. Posteriormente, um funil revestido internamente com o filtro de café e contendo pequenos blocos de sedimento, com aproximadamente 3 cm, foi colocado em outro Becker. A partir disso a solução de ácido foi despejada no funil que continha os fragmentos de rocha. Ao final de 10 minutos a matriz se encontrava parcialmente dissolvida. O funil com o filtro foi então retirado da solução e lavado com água corrente. Ao final o filtro com a matriz foi deixado para secar. Finalmente, os pequenos blocos de matriz resultantes do processo foram analisados sob lupa a fim de prospectar os dentículos.

Ao final do processo de preparação, todo o material fóssil se encontrava isolado da matriz. O material estudado nesse trabalho é constituído por 8 dentes cladodontes parcialmente completos e 10 fragmentos desse tipo de dente e um lote com aproximadamente 130 dentículos dérmicos parcialmente completos, bem como fragmentos dos mesmos.

3.3 Secções delgadas

A confecção de cortes histológicos e a preparação de amostras para análise em microscópio eletrônico de varredura foram realizadas no Laboratório de Paleontologia do Museu de Ciências e Tecnologia da PUC-RS. Para esses procedimentos foram escolhidos os espécimes mais fragmentados. Esse critério de escolha deveu-se ao fato do método ser destrutivo, ainda que muito informativo no que diz respeito à estrutura

dos tecidos que compõe o dente. Foram seccionados os seguintes espécimes: LPRP/USP 0026, LPRP/USP 0027, LPRP/USP 0030, LPRP/USP 0031, LPRP/USP 0032, LPRP/USP 0033 e cinco dentículos dérmicos pertencentes ao lote LPRP/USP0036. Os planos e corte e o tipo de análise feito em cada espécime estão indicado na Tabela 1.

Tabela 1. Espécimes seccionados, plano de corte e método de análise.

Espécimes		Material/ preservação	Plano de corte	Tipo de análise
LPRP/USP0026		Cúspide principal, com coroa e base preservadas	corte longitudinal perpendicular à linha mesio-distal	MEV e Microscópio Óptico
LPRP/USP0027		Fragmentos de base	Corte logitudinal perpendicular à linha mesio-distal	MEV
LPRP/USP0030		Cúspide principal, com coroa e base preservadas	Corte longitudinal paralelo à linha mesio-distal	MEV
LPRP/USP0031		Dente parcialmente completo separado em duas amostras. Amostra 1- Cúspide principal, com coroa e base preservadas. Amostra 2 – Cúspides acessórias, com coroa e base preservadas	Amostra 1 – corte transversal.	Amostra 1 – MEV
			Amostra 2 - corte longitudinal paralelo a linha mesial-distal	Amostra 2 – Microscópio Óptico
LPRP/USP0032		Fragmentos de base	Corte transversal	MEV
LPRP/USP0033		Fragmentos de coroa	Corte transversal	MEV
LPRP/USP0036		Cinco dentículos dérmicos	Cortes oblíquos	MEV

Para o emblocamento do material foi utilizado resina poliéster cristal 2120 AC Plus e o Catalizador Betanex M50, com a proporção de 100ml de resina para 2ml de catalizador. As amostras foram colocadas em apoios de resina já seca depositada em tampas de tubos de filme fotográfico, previamente confeccionadas. A utilização desse

procedimento evita que a amostra desça até o fundo do recipiente e se acomode, isso faria com que um lado da amostra, o que estaria em contato com o recipiente, não ficasse em contato com a resina, dificultando a perfusão dessa. Após esse processo, as amostras embebidas em resina foram colocadas em uma estufa a 35°C por oito horas para que secassem. Os blocos secos foram observados na lupa para a definição dos planos de corte (Fig. 11) e fixados com cola instantânea em lâminas histológicas de vidro. Os blocos fixados nas lâminas foram cortados e polidos em uma politriz (Buehler- Petro – Thin).

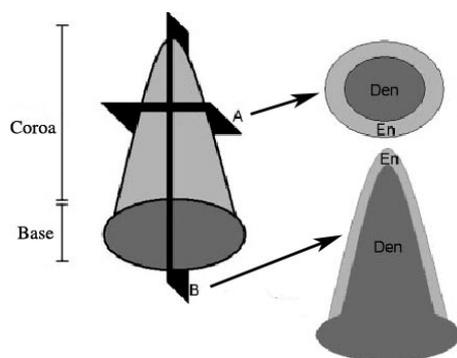


Figura 11: Diagrama esquemático dos planos dos cortes e arranjo espacial relativo dos tipos de tecidos relevantes. **a.** Seção transversal; **b.** Seção longitudinal. den, dentina; en, esmaltoide. (modificado de Gillis & Donoghue, 2007).

O acabamento final dos blocos, que seriam analisados no microscópio eletrônico de varredura foi feito manualmente, sobre uma lâmina de vidro jateado (20x15 cm) com uma das faces polidas sobre a qual se colocou pó abrasivo de 1000 mesh e água, esse passo tem como finalidade apenas igualar a superfície que será esposta ao MEV, retirando as marcas deixadas pela serra. Finalmente, os blocos foram removidos das lâminas histológicas de vidro e foram tratados com ácido clorídrico 2M durante 10 segundos, processo conhecido como *etching*.

Na a confecção das lâminas de secção delgada, para análise em microscópio de luz transmitida, foi utilizada a metade do bloco do espécime LPPR/USP0026. Posteriormente, uma vez que durante a preparação deste primeiro espécime algumas partes do esmaltoide foram perdidas, outro bloco foi preparado com as cúspides laterais do espécime LPRP/USP0031. A confecção dessas lâminas segue o mesmo protocolo descrito anteriormente, até o passo do desgaste manual. No entanto, para a análise no microscópio de luz transmitida, as amostras têm se ser o mais transparente possível. Dessa forma, o desgaste manual feito com pó abrasivo sobre a placa de vidro é mais

intenso, pois a espessura da secção não deve ultrapassar 0.03 mm, garantindo sua transparência. Todo o processo deve ser acompanhado à lupa para que não ocorra um desgaste desigual, a perda de parte de algum tecido ou ainda que espessura mínima seja ultrapassada.

Cinco dentículos dérmicos também foram tentativamente seccionados. Porém a escala milimétrica do material dificultou o posicionamento dos espécimes na resina e as definições dos planos de corte. Assim, nenhuma secção feita nesses espécimes apresentaram resultados satisfatórios. Como resultados dessa etapa foram obtidos 12 blocos para serem analisados no MEV e duas lâminas de secção delgada.

3.4 Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV)

Morfologia dos dentículos dérmicos

Para o estudo morfológico dos dentículos dérmicos foi necessária a utilização de imagens obtidas em seções de microscopia eletrônica de varredura, visto a escala milimétrica dos mesmos. As imagens foram obtidas no Núcleo de Apoio à Pesquisa/Microscopia Eletrônica Aplicada à Pesquisa Agropecuária, Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”. Uma pequena amostra contendo nove dentículos parcialmente completos foi montada sobre stubs e recobertos com ouro, em um sistema de pulverização no equipamento da marca *Balzers MED 010*, com tempo de exposição de 180 segundos e corrente de 50mA. Posteriormente os stubs foram analisados em um microscópio eletrônico de varredura da marca *Zeiss DSM 900*. As imagens foram capturadas em arquivos digitais.

Ultra-estrutura dos dentes

Os blocos contendo os dentes seccionados foram estudados a partir de imagens obtidas no microscópio eletrônico de varredura da marca *Zeiss, modelo EVO 50*. Os materiais antes de serem colocados no microscópio foram recobertos com ouro, o recobrimento dado às amostras foi realizado em um sistema de pulverização em um equipamento *Baltec SCD 050*. A cobertura foi feita no vácuo 2×10^{-1} m Bar, com tempo de exposição de 80 segundos e corrente de 40 mA. Além do recobrimento, os stub foram riscados com tinta condutora a base de prata, esse procedimento descrito em Mannheimer (2002) visa

estabelecer caminhos de contato elétrico entre a amostra e a massa do MEV, evitando assim o carregamento da amostra e possíveis problemas com as imagens.

3.5 Fotos com cloreto de amônio

Três dentes da amostra (LPRP/USP 0021, LPRP/USP 0023 e LPRP/USP 0025) foram recobertos com pó de cloreto de amônio e fotografados, afim de evidenciar detalhes da superfície desses espécimes. A aplicação de pó de cloreto de amônio é há muito tempo empregada por paleontólogos para o estudo detalhado da superfície de fósseis (Weide & Webster, 1967). A aplicação de uma fina camada de cloreto de amônio nas amostras faz com que a luz seja difundida, evitando a perda de detalhes superficiais do dente provocada pela transparência do enamelóide e a reflexão, os dois principais problemas encontrados para fotografar os espécimes. A utilização dessa técnica produziu excelentes resultados, evidenciando muitos detalhes da superfície dos dentes estudados.

3.6 CT-scan

A morfologia externa do dente LPRP/USP0025 e as suas estruturas internas foram reconstruídas em 3D utilizando o *HMX ST CT System* (X-Tek, Tring, Reino Unido) e o *VG Studio Max software* (Volume Graphics, Heidelberg, Alemanha). O mapeamento do dente demorou aproximadamente 20 minutos e o processamento das imagens geradas exigiu dois dias. Esses procedimentos foram realizados no Departamento de Mineralogia do *Natural History Museum*, Londres, Reino Unido. Nesse método a aquisição das imagens se dá através de detectores que registram as diferenças na atenuação dos raios-X, que ocorrem devido às diferentes densidades próprias de cada material. Os raios-X atravessam o objeto de interesse em secções sequenciais, gerando uma série de imagens bidimensionais em planos ortogonais (coronal, sagital ou horizontal). Posteriormente, as imagens obtidas podem ser trabalhadas em softwares específicos para segmentação da imagem conforme as diferenças de densidade, podendo-se medir regiões de interesse ou ainda a gerar imagens tridimensionais do material estudado (Ketcham & Carlson, 2001).

Durante o processamento das imagens foi percebida a possibilidade de traçar os trajetos percorridos pelos canais originados nos foramens localizados no contato base/coroa ao longo da dentina. Isso foi feito utilizando as ferramentas computacionais do programa *VG Studio Max*. Primeiramente, foram marcados os foramens do contato

base/coroa. Cada forâmen marcado era visualizado em três planos de corte, a fim de reconhecer os canais originado a partir de cada um deles (Fig. 12). A partir disso, a faixa de densidade do material que preenche os canais era selecionada e colorida. Assim, todos os locais que apresentavam tal densidade foram coloridos. Assim, com a reconstrução 3D foi possível evidenciar o padrão de distribuição dos canais dentro da dentina.

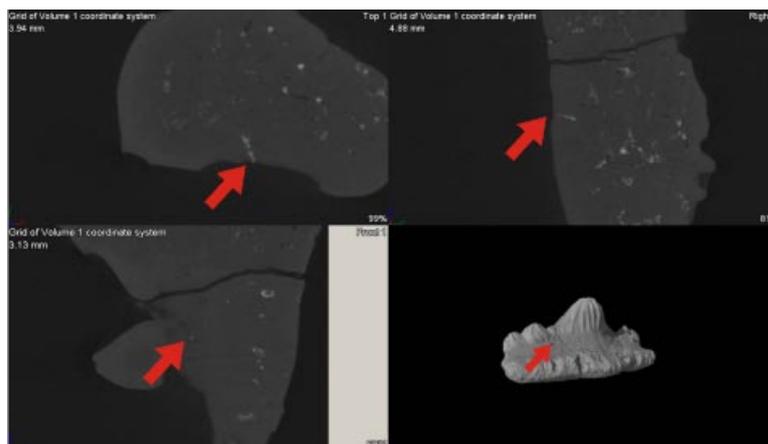


Figura 12: Interface do programa *VG Studio Max* indicando a etapa de seleção dos forâmens e reconhecimento dos canais originados a partir deles.

Estudo Comparativo

Foi realizada a comparação do material estudado com aqueles atribuídos à *Chondrichthyes* depositados na coleção paleontológica do *Natural History Museum*, Londres, Reino Unido. Primeiramente foram definidos os materiais pertencentes à coleção que seriam utilizados para comparação, posteriormente foi elaborada uma tabela (Anexo 1) onde as características observadas e as medidas feitas foram inseridas. No total foram analisadas 80 amostras (Anexo 2). Adicionalmente, foi também realizada a comparação com aqueles descritos na literatura.

A terminologia utilizada para a caracterização da morfologia dos dentes, nome das estruturas e termos direcionais, (Fig. 13) foi modificada a partir do trabalho de Patterson (1966) e da caracterização geral de coroa e base feita por Ginter & Sun (2007). A terminologia aplicada as perfurações de base seguem Yabumoto *et al.* (1997). Já os termos utilizados na descrição das secções delgadas e da ultra-estrutura do dente seguem os trabalhos de Ørvig (1951) e Reif (1973) respectivamente.

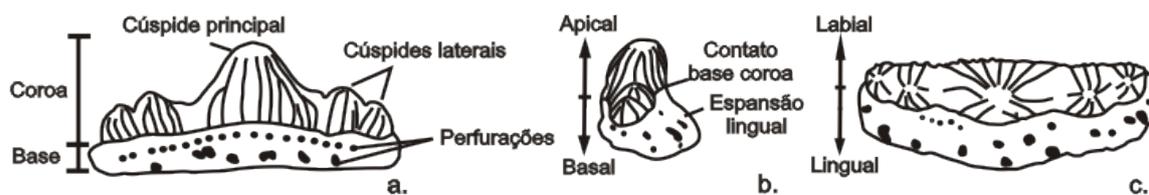


Figura 13 :Terminologia aplicada; a. Vista labial, b. Vista lateral; c. Vista oclusal.

4. Resultados

4.1 Morfologia externa geral dos dentes

Na amostra composta por oito dentes parciais e dez fragmentos de dentes, existe apenas um morfótipo reconhecível, com pequenas variações no formato, altura e número de cúspides laterais. Essas variações podem indicar que os dentes estudados pertenciam a diferentes fileiras dentárias com diferentes posições na mandíbula.

Os dentes são alongados mesio-distalmente e apresentam coroas multicuspíadas, compostas por uma cúspide principal, mais proeminente, e cúspides laterais menores. A cúspide principal é levemente curvada para a face lingual e moderadamente alta, (intermediária entre coroas altas como de *Egernotodus* (Maisey, 1987) e coroas baixas de *Lissidus* (Duncan, 2004)), com a razão altura coroa/base coroa variando entre 0,13 e 0,16. As cúspides laterais apresentam o mesmo formato, porém com metade ou um quarto da altura da cúspide central. As cúspides são dispostas em linha, levemente comprimidas lábio-lingualmente e fundidas basalmente. Todas as cúspides são ornamentadas em ambas as faces, lingual e labial, com linhas bem marcadas e levemente curvadas que percorrem toda a altura da cúspide, do topo até o contato base/coroa. Os dentes apresentam uma constrição na passagem coroa/base, sendo a base mais extensa. As bases dos dentes, tipicamente euseláquias (Ginter & Sun, 2007), são mesio-distalmente alongadas, mais longas que a coroa e levemente deslocadas para a face lingual formando uma pequena expansão lingual. Numerosas perfurações são observadas por toda a base. Nas faces labial, lingual os dentes apresentam uma linha de pequenas perfurações logo abaixo do contato base/coroa, seguidas basalmente por perfurações maiores e irregulares e mais abaixo, próximas a margem basal do dente, perfurações menores e regulares. A face aboral é oblonga e com perfurações menores próximas a margem e perfurações maiores e irregulares na porção central. Tal padrão se enquadra no padrão denominado ‘anulacorhize’ por Casier (1947).

Medidas

Foram medidos os dentes da amostra que se encontram parcialmente completos, dentro desse grupo estão incluídos espécimes com diversos graus de preservação. As medidas feitas nos dentes estão indicadas na figura 14 e os valores obtidos na tabela 2.



Figura 14: Esquema das medidas tomadas. **a.** vista lateral, **b.** Vista lingual. **AcLab**: altura da coroa na face labial; **AcLing**: altura da coroa na face lingual; **Pb**: profundidade da base na face labial; **Eb**: extensão do torus lingual; **Lc**: Largura coroa; **Lb**: Largura da base. **Cc**: comprimento coroa; **Cb**: comprimento base.

Tabela 2: Medidas dos dentes parcialmente completos

	LPRP/USP 0021	LPRP/USP 0022	LPRP/USP 0023	LPRP/USP 0025	LPRP/USP 0028	LPRP/USP 0029	LPRP/USP 0038	LPRP/USP 0039
Cc	17mm	11mm	14,5mm	13mm	(11,5mm)	(11,5mm)	(13,5mm)	9mm##
Cb	18mm	11,5mm	15mm	13,5mm	13mm	12,5mm	14,5mm	9,5mm##
Lc	2,9mm	2,4mm	(3mm)	2,9mm	3mm	3,5mm	4mm	3mm
AcLab	2,8mm#	2,1mm	-	2,6mm	3,6mm#	4,1mm#	4,9mm	3,8mm
AcLing	2,2mm#	1,8mm	-	2,1mm	3,1mm#	2,5mm#	3,1mm	2,8mm
Pb	4mm	1,5mm	(3,1mm)	3mm	2,9mm	3mm	(3mm)	2,1mm
Eb	2,6mm	2,1mm	2,1mm	3mm	2,8mm	2,9mm	(2,5mm)	2,8mm
Lb	4,5mm	3,6mm	(4,9mm)	5mm	(4,8mm)	5mm	4,6mm	4mm

Legenda: () valores estimados; - coroa da cúspide principal perdida; # coroa da cúspide principal sem a parte apical; ## coroa e base das cúspides laterais perdidas.

Descrições Individuais

LPRP/USP 0021 – Coroa e base parcialmente preservados com algumas fraturas (Fig. 15). A coroa possui cinco cúspides, sendo a cúspide principal incompleta devido a um grande desgaste na sua porção apical. As quatro cúspides laterais apresentam fraturas ou partes faltantes. As linhas que ornamentam a coroa sofrem bifurcações na face labial e

lingual do dente. A secção transversal das cúspides laterais apresenta formato circular, enquanto a cúspide principal tem formato elíptico. Em vista lateral a cúspide principal apresenta uma leve curvatura lingual (Fig. 15e-f). O contato base/coroa é arqueado, com o ponto mais alto coincidente com o eixo transversal da cúspide principal, tanto na face lingual quanto na labial (Fig. 15a-b). A parte mais externa da face labial da base foi perdida (Fig. 15b), impedindo que os detalhes superficiais sejam recuperados. A margem basal da base é levemente arqueada (Fig. 15a-b). Em vista aboral o dente apresenta formato oblongo sendo que a margem labial é mais retilínea que a lingual.

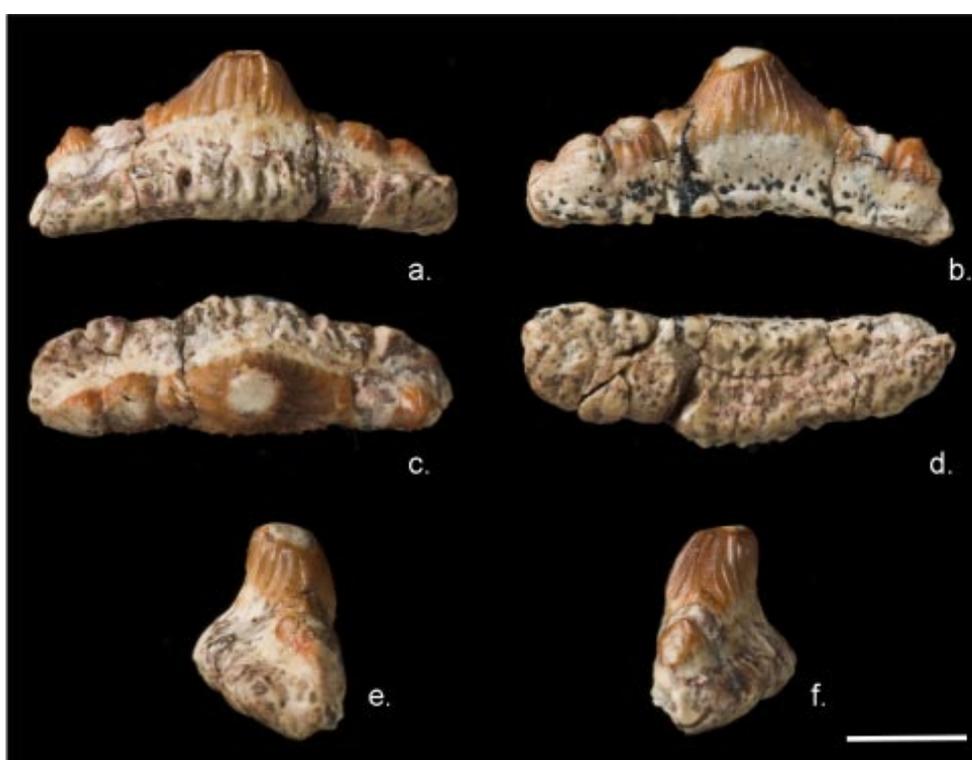


Figura 15: LPRP/USP 0021 a. vista lingual. b. vista labial. c. vista oclusal. d. vista aboral. e. f. vistas laterais. Escala: 5mm.

LPRP/USP 0022 – Dente parcialmente conservado (Fig. 16). A coroa com sete cúspides, sendo as três cúspides laterais de um dos lados ausentes. A cúspide principal é levemente curvada para a face lingual (Fig. 16e-f) e lateralmente na direção das cúspides laterais que estão quebradas. Essa cúspide é relativamente mais alta e estreita quando comparada com as cúspides principais dos demais dentes da amostra. São observadas bifurcações nas linhas de ornamentação na face labial e lingual. O contato base/coroa, na face lingual, é arqueado, com o ponto mais alto coincidente com o eixo transversal da cúspide principal, na face labial esse contato apresenta curvatura menos

acentuada (Fig. 16a-b). Logo abaixo do contato, na face labial da base, pode ser observada uma linha de foramens distribuídos de maneira organizada ao longo de toda a extensão do dente (Fig. 16b). A margem basal do dente, abaixo da linha de forâmen, está quebrada. Lingualmente, a margem basal é levemente arqueada, e a expansão lingual é mais desenvolvida na região da base abaixo da cúspide principal (Fig. 16a). Em vista aboral (Fig. 16 d), é possível observar que o contorno da face labial é retilíneo enquanto o da face lingual é curvo, principalmente na região da expansão lingual. Em vista oclusal e labial observa-se que as linhas de ornamentação da coroa estão menos marcadas na região apical da cúspide principal e das duas cúspides laterais mais próximas (Fig. 16c). Essa característica pode sugerir a ocorrência de desgaste por oclusão no enamelóide.

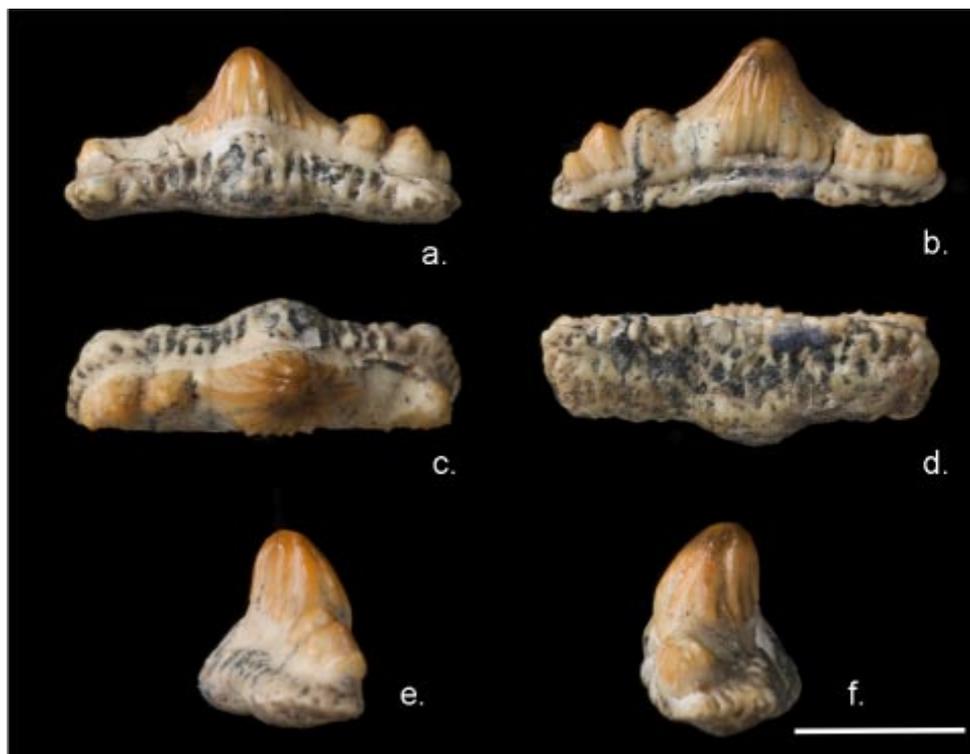


Figura 16: LPRP/USP 0022 a. vista lingual. b. vista labial. c. vista oclusal. d. vista aboral. e. f. vistas laterais. Escala: 5mm.

LPRP/USP 0023 – Coroa e base parcialmente preservadas (Fig. 17). Dente com cinco cúspides, com a cúspide principal quase totalmente perdida, restando apenas a sua porção basal na face lingual (Fig. 17a). A porção labial da base também foi perdida (Fig. 17b). As cúspides laterais estão preservadas em ambos os lados, sendo as mais

externas são menores do que as que flanqueiam a cúspide principal. Assim como observado em LPRP/USP 0022, a expansão lingual é mais desenvolvida na região da base abaixo da cúspide principal. O contato base/coroa na face lingual desse dente é retilíneo, assim como a margem basal do dente em vista lingual. (Fig. 17a). Como ocorre em LPRP/USP 0022, a expansão lingual é mais desenvolvida na região da base abaixo da cúspide principal.



Figura 17: LPRP/USP 0023 a. vista lingual. b. vista labial. c. vista oclusal. d. vista aboral. Escala: 5mm.

LPRP/USP 0025 – Dente parcial completo (Fig. 18). Coroa com cinco cúspides, moderadamente baixa, com uma das cúspides laterais mais próxima a cúspide principal estando perdida. A cúspide principal é mais rombuda quando comparada com os demais dentes da amostra e apresenta uma curvatura lingual mais acentuada (Fig. 18e-f) se comparada com LPRP/USP 0021 e LPRP/USP 0022. Todas as cúspides apresentam secção transversal circular. O contato base/coroa é levemente arqueado na face lingual e quase retilíneo na face labial (Fig. 18a-b). A base é mais robusta lingualmente, com a expansão basal lingual acentuada (Fig. 18c). Na face labial, apesar da perda de grande parte da base é possível observar forâmens dispostos em linha logo abaixo do contato base coroa na região abaixo das cúspides laterais. A margem basal do dente em vista lingual é retilínea. Em vista aboral, o contorno da face lingual tem curvatura mais uniforme (Fig. 18d), quando comparado com LPRP/USP 0022 e LPRP/USP 0023, onde a concavidade está restrita à região abaixo da cúspide principal.

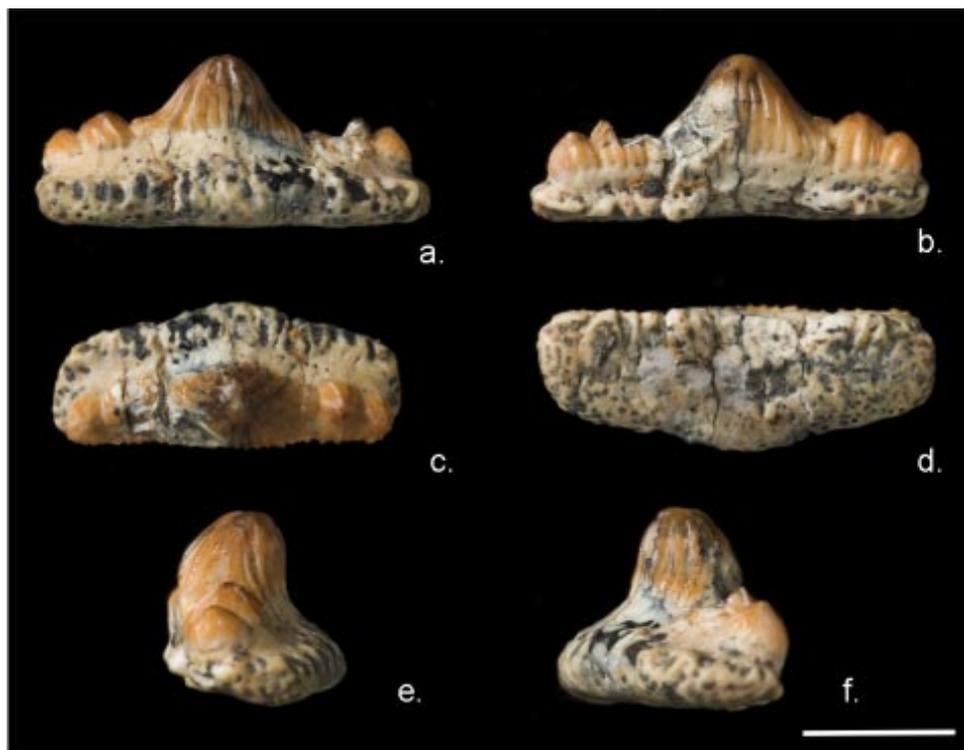


Figura 18: LPRP/USP 0025 a. vista lingual. b. vista labial. c. vista oclusal. d. vista aboral. e. f. vistas laterais. Escala: 5mm.

LPRP/USP 0028 e **LPRP/USP 0029** – Dentes parciais completos, originalmente com cinco cúspides, mais semelhantes entre si do que com os demais espécimes (Fig. 19 - 20). Tanto a base quanto a coroa de ambos os dentes são bastante incompletas. As cúspides principais apresentam intenso desgaste e as bases apresentam fraturas ou partes faltantes. No entanto, é possível observar algumas características específicas desses dois dentes. Eles são menos alongados mesio/distalmente, o contato base/corona e a margem basal do dente são mais arqueadas. A expansão lingual é moderadamente desenvolvido nesses dentes (Fig. 19c-20c). Adicionalmente, em LPRP/USP 0029, que apresenta a cúspide principal melhor preservada, nota-se um formato semelhante á cúspide principal de LPRP/USP 0022.

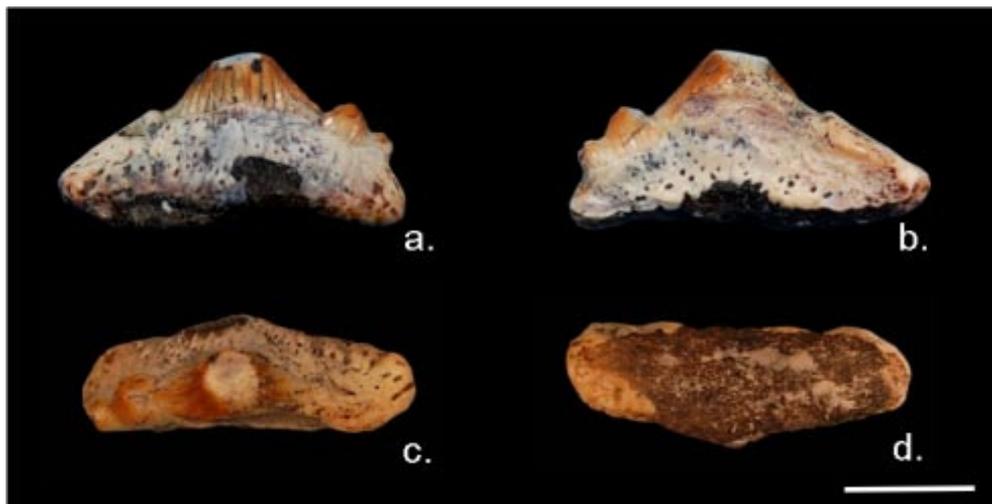


Figura 19: LPRP/USP 0028 a. vista lingual. b. vista labial. c. vista oclusal. d. vista aboral. Escala: 5mm.

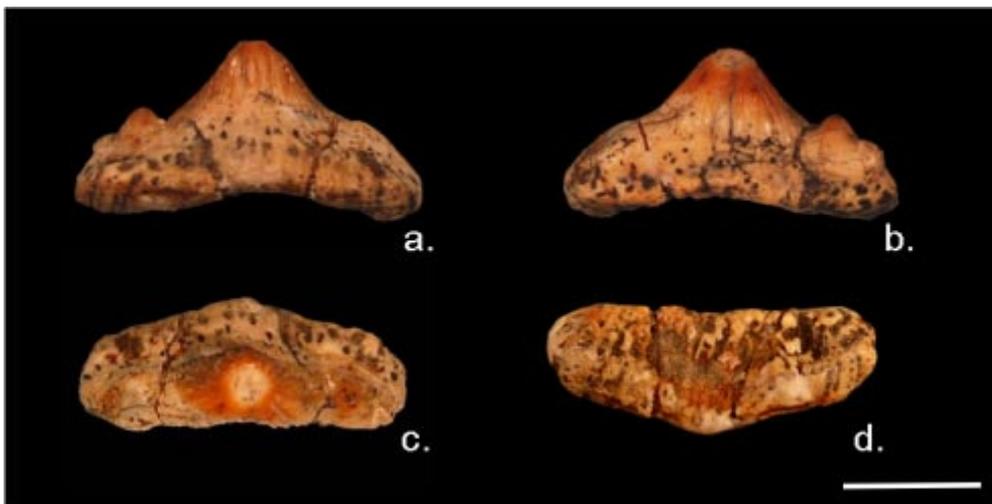


Figura 20: LPRP/USP 0029 a. vista lingual. b. vista labial. c. vista oclusal. d. vista aboral. Escala: 5mm.

LPRP/USP 0038 – Dente parcial completo, porém bastante intemperizado, com grau de preservação inferior aos dos demais, inclusive com coloração alterada (Fig. 21). Nesse dente é possível reconhecer o morfótipo geral dos espécimes da amostra, mas as deformações e fraturas impedem o resgate de características morfológicas mais detalhadas.



Figura 21: LPRP/USP 0038 a. vista lingual. b. vista labial. c. vista oclusal. d. vista aboral. Escala: 5mm.

LPRP/USP 0039 – Dente fragmentado, com apenas a cúspide principal e as laterais de um dos lados conservados (Fig. 22). O padrão geral do dente é bastante semelhante ao de LPRP/USP 0022. No entanto, o ápice da cúspide principal é mais arredondado. Apesar de a base estar fragmentada é possível perceber que, assim como em LPRP/USP 0022, existem forâmens labiais dispostos em linha logo abaixo do contato base/coroa (Fig. 22b). Além disso, em vista aboral (Fig. 22c), observa-se que a expansão lingual é mais desenvolvida na região da base abaixo da cúspide principal. Adicionalmente, em vista lingual e oclusal, percebe-se na região apical da cúspide principal a existência de um pequeno desgaste nas linhas de ornamentação, levemente deslocado para o lado onde as cúspides laterais estão conservadas, indicando um desgaste por oclusão no esmalte.

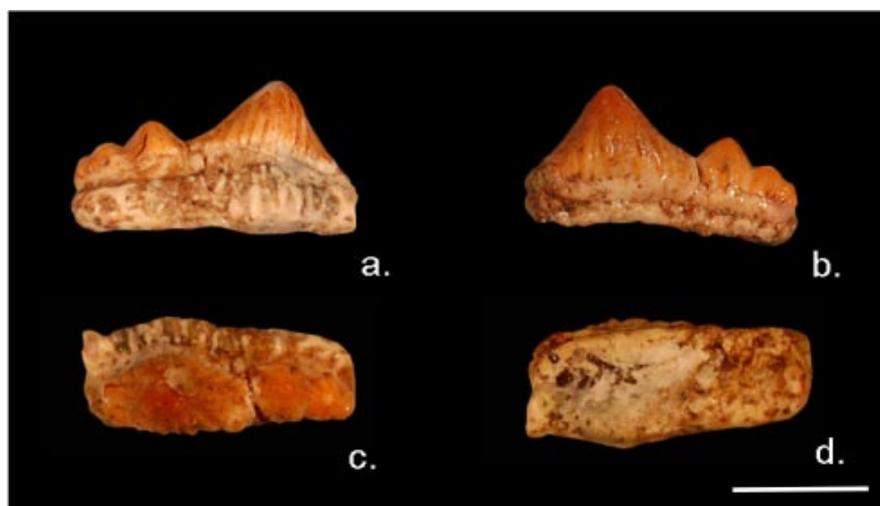


Figura 22: LPRP/USP 0039 a. vista lingual. b. vista labial. c. vista oclusal. d. vista aboral. Escala: 5mm.

4.1.3 Cloreto de Amônio

As fotografias dos espécimes recobertos com pó de cloreto de amônio evidenciaram alguns detalhes superficiais difíceis de serem percebidos em fotografias normais. As imagens mostram mais claramente o padrão de ornamentação dos dentes, que é composto por linhas bem marcadas que recobrem toda a extensão das cúspides, além disso, a visualização de bifurcações nessas linhas é facilitada (Fig. 23). Entretanto, a característica mais significativa observada nas imagens é a presença de forâmens dispostos em linha logo abaixo do contato/base coroa nos exemplares LPRP/USP 0021 e LPRP/USP 0025 (Fig. 23a-f). No espécime LPRP/USP 0022 em vista lingual essas perfurações não são visualizadas dado o pequeno tamanho, no entanto em vista labial estas são visíveis (Fig. 23d). A aplicação do pó também evidencia as fraturas e desgaste dos espécimes.

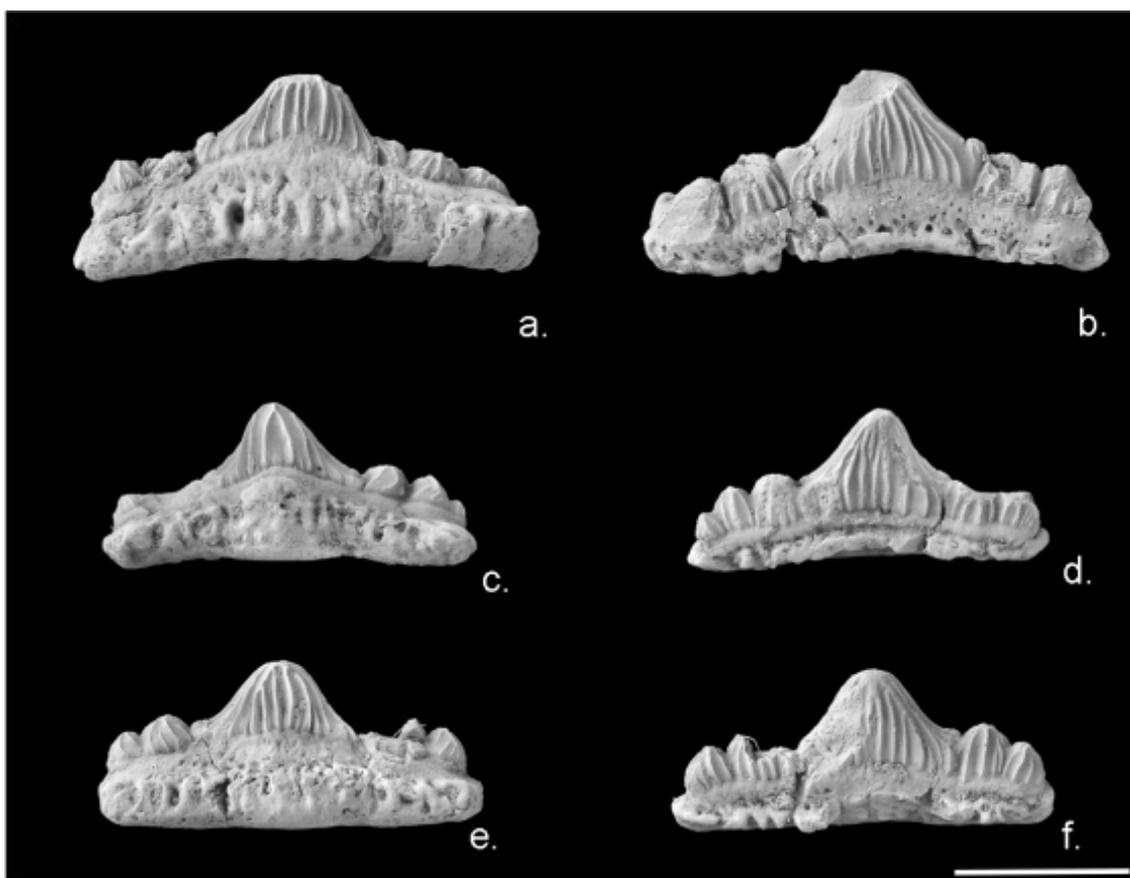


Figura 23: LPRP/USP 0021 **a.** vista lingual. **b.** vista labial. LPRP/USP 0022 **c.** vista lingual. **d.** Vista labial. LPRP/USP 0025 **e.** vista lingual **f.** vista labial. Escala: 5mm.

4.1.4 CT-scan

O espécime LPRP/USP 0025 foi o único espécime analisado com o uso de um aparelho de micro CTscan (ver material e método). Por se tratar de um método não destrutivo algumas características dentárias puderam ser recuperadas através da reconstrução em 3D da morfologia externa (Fig. 24a-b) e das estruturas internas do dente, sem comprometer a integridade do fóssil. A reconstrução 3D possibilitou a melhor visualização das perfurações e linhas de ornamentação, além de artefatos como quebras e fraturas.

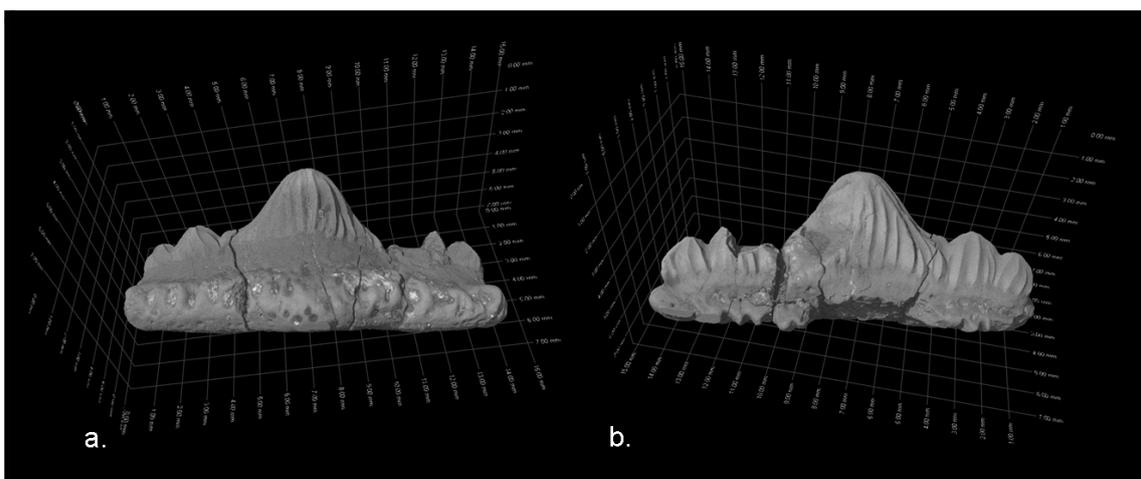


Figura 24: Reconstrução da morfologia dental externa. LPRP/USP 0025, **a.** vista lingual; **b.** vista labial.

4.2 Análise Histológica e ultra-estrutural dos dentes

Diferentes métodos de análise foram empregados para averiguar a distribuição dos tecidos nos dentes estudados. As secções delgadas feitas a partir dos espécimes LPRP/USP 0031 e 0026 foram analisadas no microscópio de luz polarizada, os blocos contendo parte dos espécimes LPRP/USP 0026, 0030 e 0031 foram analisados utilizando um microscópio eletrônico de varredura e a estrutura interna do LPRP/USP 0025 foi investigada utilizando imagens geradas a partir da tomografia do fóssil feita em um micro CT-scan.

4.2.1 Microscópio óptico e Microscópio eletrônico de varredura

Ambas as secções delgadas estudadas sob microscópio óptico são representativas de apenas uma cúspide, nenhum dente parcial completo foi seccionado. LPRP/USP 0026 foi seccionado longitudinalmente no plano labial/lingual da cúspide principal, e

LPRP/USP 0031 no plano mesial/distal da cúspide lateral mais próxima à cúspide principal. A secção delgada do espécime LPRP/USP 0026 apresentou problemas na visualização de estruturas devido a imperfeições na sua confecção, não estando figurado. Por outro lado, na secção de LPRP/USP 0031 são observáveis várias características histológicas importantes para a caracterização do dente (Fig. 25). Nessa lâmina é possível observar que a osteodentina preenche grande parte da cúspide, inclusive a base. Uma camada de ortodentina, caracterizada pela presença de túbulos de dentina paralelos e com ramificações, está presente entre a osteodentina e o tecido mais externo do dente, o enamelóide (Fig. 26).

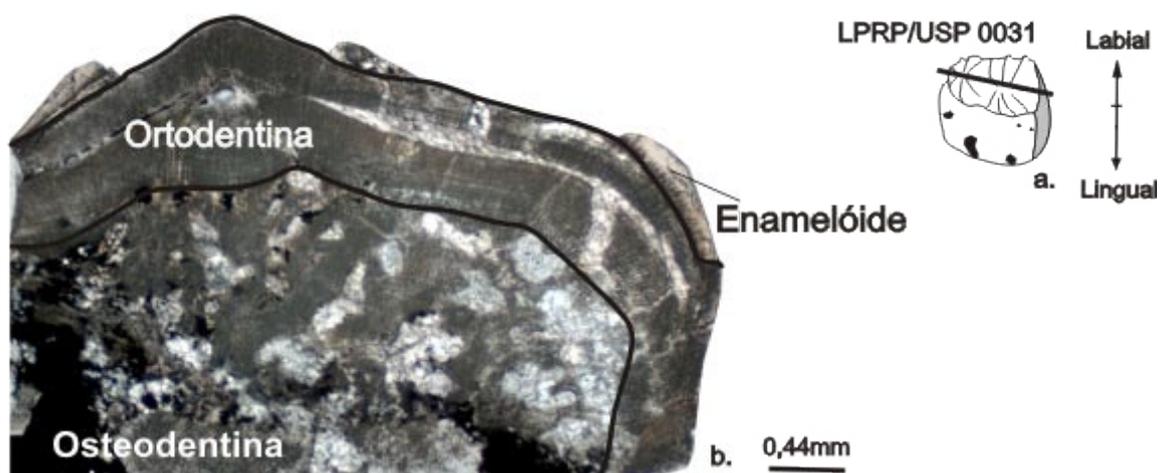


Figura 25: a. esquema do dente em vista oclusal indicando o plano de corte. b. distribuição dos tecidos dentários em uma secção transversal de uma das cúspides acessórias de LPRP/USP 0031

Nessa lâmina, o enamelóide se apresenta como uma massa criptocristalina refringente (Fig. 26). É possível ainda observar que durante o processo de mineralização a inclusão de minerais provocou uma fratura na ortodentina. (Fig. 27).

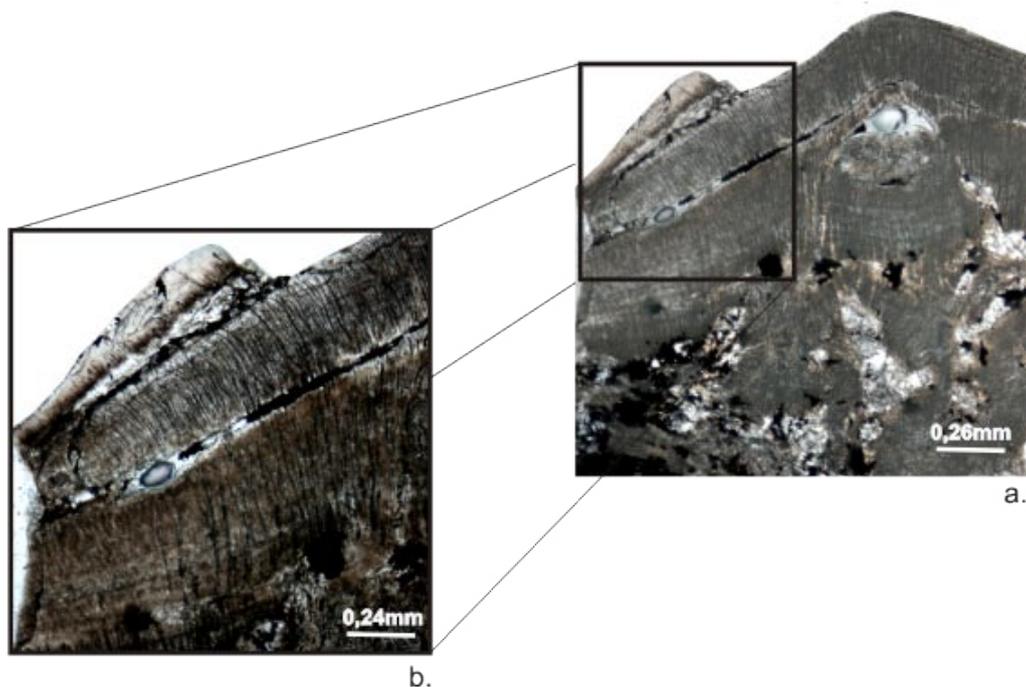


Figura 26: Secção transversal de uma das cúspides acessórias de LPRP/USP 0031. **a.** detalhe para o padrão de distribuição dos túbulos de dentina na ortodentina, e fragmento de enamelóide. **b.** maior aumento.

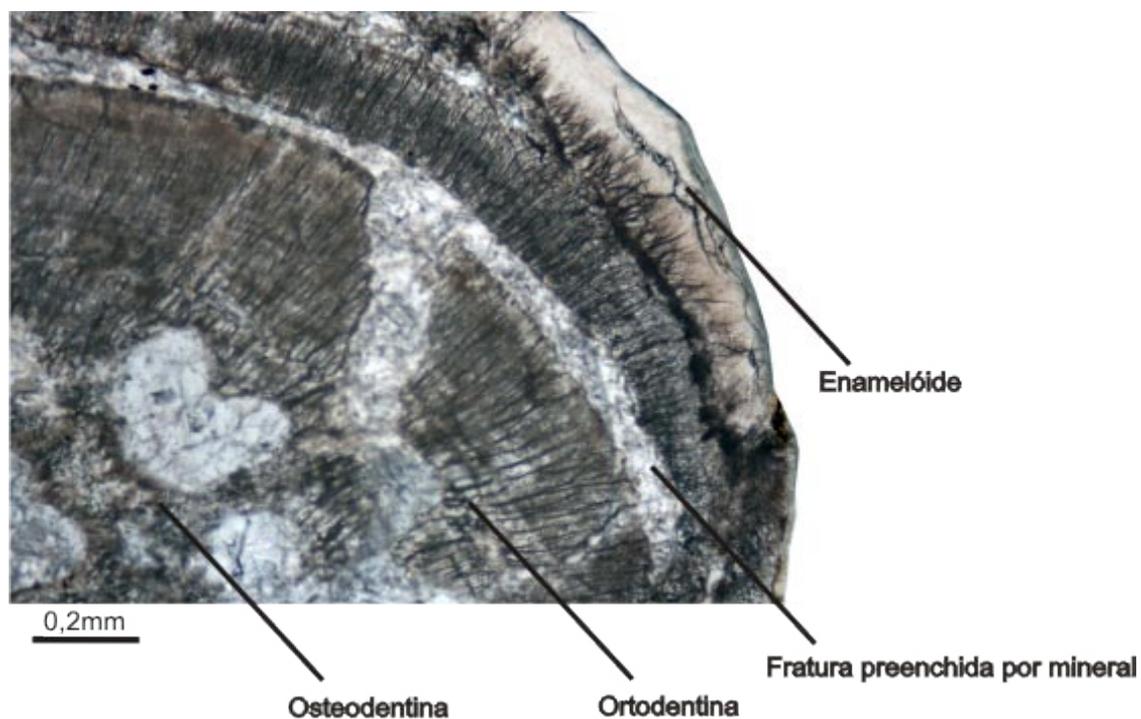


Figura 27: Secção transversal de uma cúspide lateral de LPRP/USP0031, presença de uma fratura preenchida por minerais.

Na secção delgada de LPRP/USP 0031, é possível observar os túbulos de dentina arranjados de maneira diferenciada em um ponto da camada de ortodentina

abaixo do ápice da cúspide (Fig. 28). Nesse ponto os túbulos estão emaranhados, com uma distribuição bastante diferente da encontrada nas adjacências, onde estão distribuídos paralelamente. Esse padrão pode ser um artefato tafonômico, no entanto pode indicar a formação de dentina secundária (reparadora), discutido posteriormente.

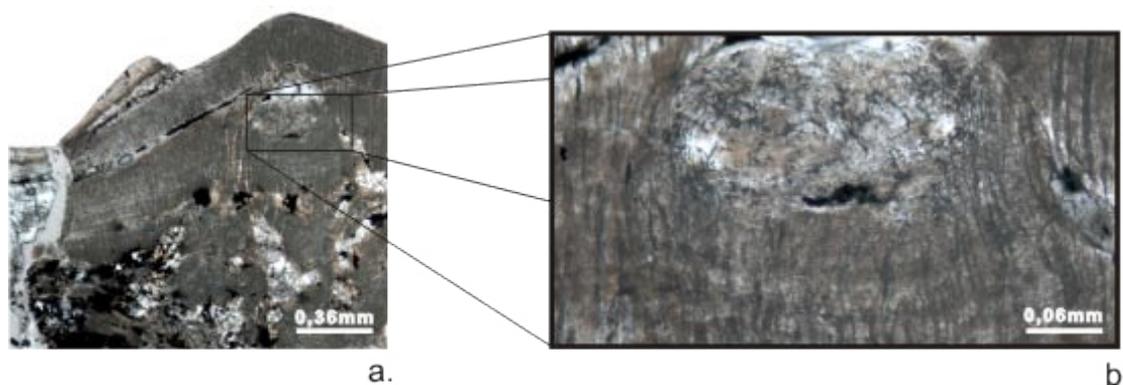


Figura 28: **a.** Corte longitudinal da cúspide acessória de LPRP/USP 0031. **b.** maior aumento evidenciando a possível formação de dentina secundária.

Duas amostras foram analisadas no microscópio eletrônico de varredura (MEV), um bloco contendo a secção longitudinal no plano mesial/distal da cúspide principal de LPRP/USP 0030 e a secção transversal de cúspide principal de LPRP/USP 0031. Nessas duas amostras analisadas é possível diferenciar facilmente o enamelóide dos tecidos internos que compõe o dente, no entanto a diferença entre ortodentina e osteodentina não fica clara (Fig. 29-30). O enamelóide é homogêneo, sem vascularização ou linhas de crescimento e a transição enamelóide/dentina não é bem definida (Fig. 30b-c). Com aumentos maiores (10.00KX- 20.00KX) é possível observar que a cobertura de enamelóide é composta por cristais individualizáveis dispostos sem uma orientação preferencial (Fig. 30d-f). As regiões apical e central do enamelóide são bastante compactas, enquanto na região mais próxima ao contato enamelóide/dentina são observáveis canais perpendiculares a esse contato (Fig. 30b). As características descritas permitem associar o enamelóide encontrado nesses espécimes ao arranjo denominado *single crystallite enameloid* (SCE) bem conhecido para *Chondrichthyes* não-Neoselachii.

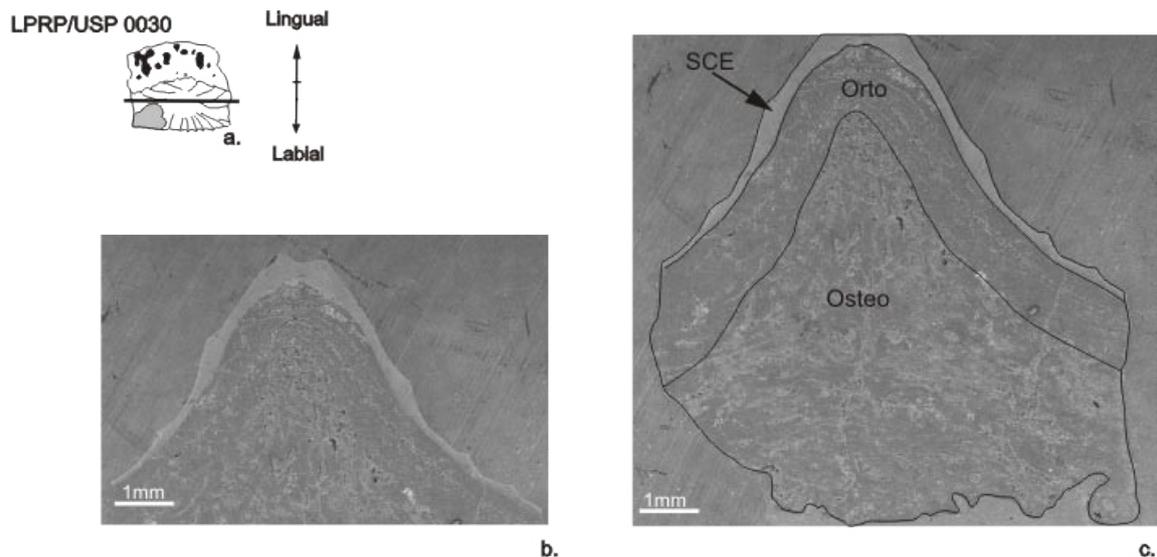


Figura 29: a. esquema do dente em vista oclusal indicando o plano de corte. b. corte longitudinal mesial/distal LPRP/USP 0030; distribuição dos tecidos no dente. a. b. esquema da distribuição dos tecidos.

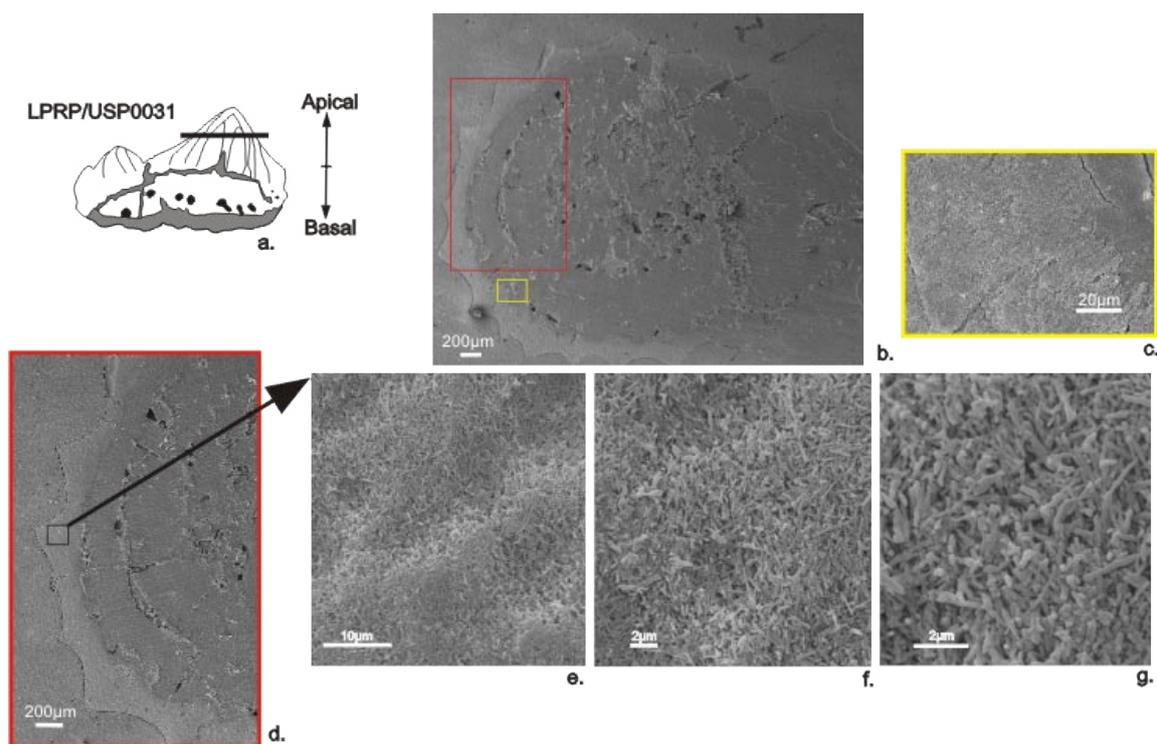


Figura 30: a. esquema do dente em vista oclusal indicando o plano de corte. b. Corte transversal LPRP/USP 0031. c. Maior aumento do contato enamelóide dentina. d. retângulo. detalhe enamelóide. e.-g. Aumentos sucessivos do enamelóide.

Generalizando as características histológicas, dos dentes amostrados observa-se que os tecidos estão distribuídos seguindo o padrão de um dente osteodonte. Estes não

possuem uma cavidade pulpar definida, a osteodentina preenche a maior parte da coroa e a base, permeando os canais vasculares. Uma camada relativamente fina de ortodentina está presente entre a osteodentina e a cobertura de enamelóide. Essa cobertura recobre toda a coroa e é uniforme e não apresenta linhas de crescimento. O enamelóide apresenta diminutos cristais de apatita, facilmente individualizáveis que se encontram distribuídos aleatoriamente por toda a camada, caracterizando um padrão de distribuição conhecido como ‘pseudo-prismático’ ou *single crystallite enameloid* (SCE).

4.2.2 CT Scan

Além da reconstrução morfológica, já mencionada, o arranjo do sistema vascular de LPRP/USP 0025 também foi reconstruído. Por se tratar de um método não destrutivo características internas de dente puderam ser recuperadas sem comprometer a integridade do fóssil. As diferenças de densidade entre o material fóssil e os minerais de preenchimento identificadas nas imagens produzidas pelo micro CTscan permitiram que, através de ferramentas computacionais, fossem evidenciados os canais vasculares e/ou nervosos que percorriam a osteodentina (Fig. 31), confirmando a ausência de uma cavidade pulpar única. Adicionalmente, a identificação dos caminhos percorridos pelos canais que se originavam nas perfurações da base possibilitou diferenciar os forâmens verdadeiros, por onde vasos e nervos penetravam no dente, das perfurações superficiais onde estariam inseridas fibras que ancoravam o dente á mandíbula, os poros. A diferenciação entre perfurações preenchidas por tecido conjuntivo e perfurações preenchidas por canais vasculares e nervosos que suprem o dente foi feita por Yabumoto *et al.*, (1997), em um dente de uma fêmea de *Megachasma pelagios*.

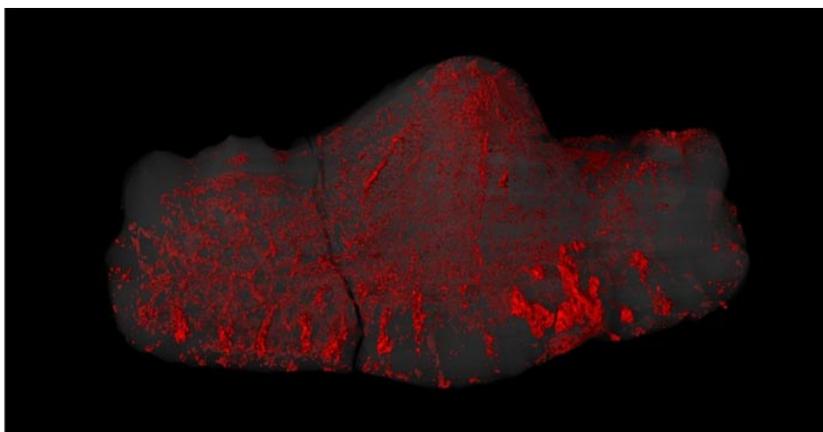


Figura 31: Reconstrução da estrutura interna de LPRP/USP 0025 em 3D, sistema vascular do dente indicado em vermelho.

O estudo completo do espécime mostrou que o CTscan é um método eficiente para indicar a distribuição dos tecidos no dente e determinar a extensão da cobertura de enamelóide. As imagens obtidas a partir do escaneamento do material confirmam a existência de três tecidos, e que o enamelóide recobre toda a coroa (Fig. 32c). No entanto, a resolução desse micro CTscan em particular é muito baixa (15-20 μm) para possibilitar a visualização da distribuição de células e processos na matriz da dentina e a organização dos cristais no enamelóide.

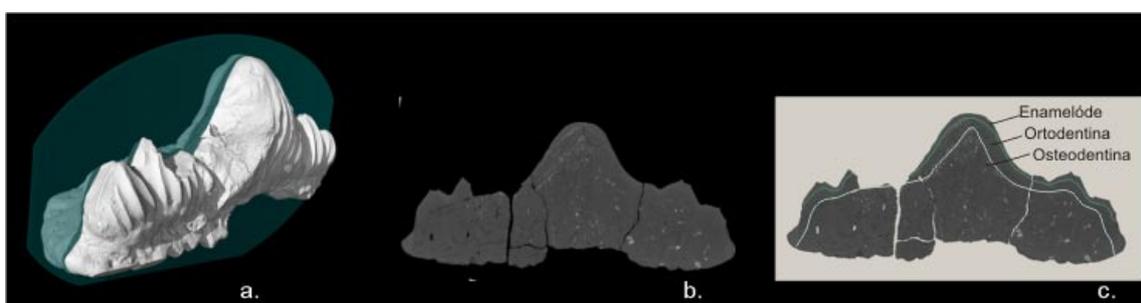


Figura 32: LPRP/USP 0025 a. plano de corte. b. seção virtual; c. seção virtual com representação esquemática da distribuição dos tecidos.

4.2 Dentículos dérmicos

Os números de coleção LPRP/USP 0036 e LPRP/USP 0037 correspondem a lotes de dentículos dérmicos, o primeiro com 63 exemplares mais completos e o segundo com 130 dentículos fragmentados. Visto que todas as tentativas de seccionar essas pequenas peças foram infrutíferas, apenas a morfologia externa dos mesmos foi estudada. A maior parte dos dentículos dérmicos da amostra é semelhante entre si apresentando poucas variações morfológicas e de tamanho. Eles apresentam coroas achatadas, com contorno variável entre circular e elíptico. Os odontodes são fundidos, distribuídos aleatoriamente e ornamentados com cristas bem marcadas (Fig. 33). O contato base/coróa é contínuo, sem nenhuma constrição. A base apresenta aproximadamente o mesmo tamanho da coroa e a face aboral convexa, sendo a curvatura da margem basal mais acentuada nos dentículos menores (Fig. 33d). Em dois espécimes analisados é possível observar a existência de uma perfuração possivelmente associada aos nervos e/ou vasos sanguíneos que supriam o dentículo. No dentículo de maior tamanho e formato elíptico essa perfuração está localizada logo abaixo do contato base coróa (Fig. 33c). Por outro lado,

no dentículo menor de formato circular, esta está localizada em uma região mais basal (Fig. 33d).

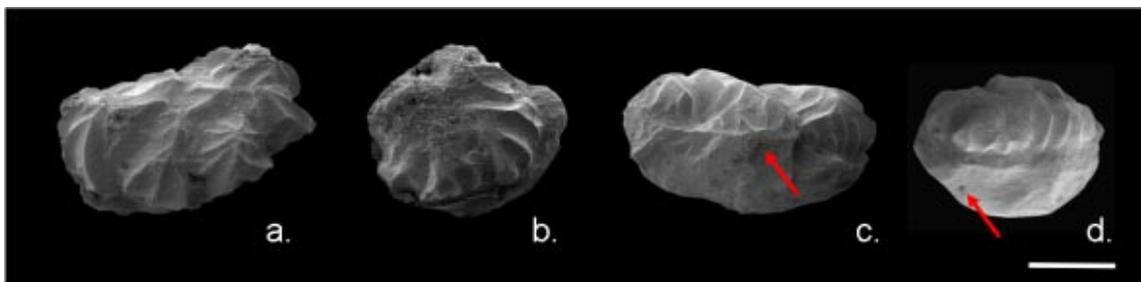


Figura 33: Dentículos dérmicos parcialmente completos da amostra Lote LPRP/USP 0036. a.-b. vista c.-d. vista lateral. seta, foramens. Escala: 1,4mm

5. Discussão

5.1 Considerações taxonômicas

Dentre os Chondrichthyes, a identificação até níveis taxonômicos menos inclusivos, é bastante dificultada quando se possui apenas dentes isolados (Ress, 2008), mas possível quando utilizadas combinações de caracteres (Ress & Underwood, 2008). Mesmo a histologia dentária, tradicionalmente utilizada por vários autores como importante fonte de caracteres (e.g. Patterson, 1966; Reif, 1973, 1978, Maisey, 1982, 1987), parece não ser tão relevante para estabelecer relações filogenéticas entre os táxons. Błażejowski (2004), por exemplo, identificou dentes osteodontes e ortodontes em uma única espécie. O mesmo se dá com relação aos dentículos dérmicos, cujo valor em estudos sistemáticos se mostra bastante limitado (Reif, 1985)

Características dentárias como presença de famílias dentárias de reposição, composição do enamelóide, presença de expansão lingual, formato e número de cúspides, formato da base da coroa e formato da base são utilizadas em alguns trabalhos como caracteres sistemáticos (Gaudin, 1991; Grogan & Lund, 2004). É aceito que dentes multicuspidados, com as cúspides dispostas em linha, seja um caractere derivado dentre Chondrichthyes. Tais dentes multicuspidados, de coroa alta, característicos de uma dentição perfurante, são amplamente distribuídos entre as formas basais, tais como *Cladoselache* e *Sthetacanthide*. A presença de uma expansão lingual é considerada por Gaudin (1991) como uma apomorfia ambígua para Chondrichthyes, enquanto Grogan & Lund (2004) consideram a presença de uma expansão lingual bem desenvolvida, com estruturas de articulação, uma das sinapomorfias de Euselachii.

Considerando o conjunto de características apresentadas pelos dentes descritos, tais como coroa multicuspidada, moderadamente alta e ornamentada, base com muitas perfurações e com expansão lingual, é possível associar o material em questão a *Euselachii* (Grogan & Lund, 2004), que incluiria ctenacantiformes, hibodontiformes e neoseláquios (Nelson, 2006).

Detalhes morfológicos permitem diferenciar os dentes estudados daqueles associados a *Neoselachii* e ctenacantídeos. Com relação aos neoseláquios, a análise da cobertura de enamelóide aponta uma condição que diferencia os dentes da amostra dos dentes atribuídos a esse grupo. Como citado anteriormente, o enamelóide dividido em três camadas é característico de *Neoselachii*. Nesse grupo, o enamelóide que recobre os dentes é composto por duas unidades (Fig. 34a), uma mais superficial, (*shiny layer enameloid*, SLE), composta por cristais aparentes e randomicamente orientados (Fig. 34b) e uma mais interna que apresenta cristais não individualizáveis e organizados em feixes finos com diferentes orientações, divididos em dois padrões distintos o *parallel fibered enameloid* (PFE) (Fig. 34c) e o *tangle fibered enameloid* (TFE) (Fig. 34d) (Reif, 1973). Diferentemente, nos dentes da amostra estudada, o enamelóide apresenta diminutos cristais distribuídos aleatoriamente, estrutura conhecida como *single crystallite enameloid* (SCE) ou ‘pseudo-prismática’, que é típica de *Chondrichthyes* não-*Neoselachii* (Gillis & Donogue, 2007).

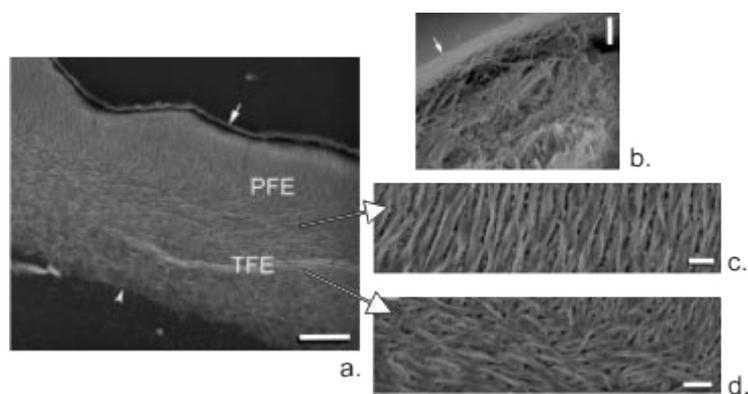


Figura 34: Ultra estrutura do enamelóide de *Neoselachii*. a. enamelóide de ‘três camadas’ escala: 100µm; b. seta: *shiny layer enameloid* (SLE), escala: 2µm; c. *parallel fibered enameloid* (PFE), escala: 10µm; d. *tangle fibered enameloid* (TFE), escala: 20µm (modificado de Gillis & Donogue, 2007).

Os dentes descritos são também facilmente diferenciáveis daqueles atribuídos a *Ctenacantiformes* (Johnson, 2003), que apresentam uma morfologia típica (Fig. 35), com uma profunda depressão basolabial na base da cúspide principal, botões basais orais bem separados e tubérculos aborais. A cúspide principal é bem desenvolvida, com a face labial convexa e face lingual levemente convexa, e com um bordo cortante.

Existem cúspides intermediárias de tamanho bastante reduzido em cada lado da cúspide principal, separando ela das cúspides laterais. As cúspides intermediárias são deslocadas labialmente quando comparada com a cúspide principal e as laterais.



Figura 35: Dente de *Glikmanius occidentalis*- (SMU 69378) Formação Petrolia, Grupo Wichita, Permiano Inferior, Texas , a. vista lingual-oclusal. b. vista lingual; c. vista labial (retirado de Johnson, 2008)

Diferentemente do que ocorre com Neoselachii e Ctenacantidae, o material descrito compartilha muitas características morfológicas da coroa e base com os dentes relacionados à Hybodontiformes. Dentre as mais evidentes estão a coroa moderadamente alta, multicuspíada, alongada mesio-distalmente, ornamentada com linhas bem marcadas, cúspides com a região basal fundida e, principalmente, a presença de uma base ‘anulacorrhize’ *sensu* (Casier, 1947) que é característica do grupo (Maisey, 1987).

Embora o grupo seja bem conhecido, existem ainda grandes incertezas quanto às inter-relações dos Hybodontiformes, principalmente quando considerados os táxons conhecidos apenas com base em dentes isolados (Ress, 2008). Maisey (1987), Duffin (1985), Reif (1973), e Johnson (1981), discutiram os problemas relacionados a sistemática do grupo, mas nenhuma síntese completa dos dados foi feita. Assim, na ausência de uma revisão sistemática do grupo, a inserção dos dentes aqui descritos no contexto de Hybodontiformes é bastante complicada.

Os registros mais comuns de Hybodontiformes são restos isolados, na maioria das vezes dentes, encontrados frequentemente em sedimentos do Paleozóico Superior e Mesozóico. No entanto, mesmo que raros, alguns Hybodontiformes são conhecidos a partir esqueletos parciais ou completos, e.g. *Hybodus*, *Egertonodus*, *Lissodus*, *Tristychius*, *Onychoselache*, *Hamiltonichthys* e *Gansuselache* (Wang *et al.*, 2009). Enquanto *Hybodus* e *Egertonodus* são gêneros mesozóicos típicos, *Tristychius*, *Onychoselache* e *Hamiltonichthys* são do Carbonífero e *Gansuselache* do Permiano Superior. Somada a essa diversidade, alguns gêneros foram descritos com base apenas

em restos isolados, dentes, espinhos de nadadeira ou espinhos cefálicos e.g. *Polyacrodus*, *Priohybodus* (Jaekel, 1889; d'Erasmus, 1960).

Considerando os registros datados do Paleozóico, Jonhson (1981) descreve Hybodontiformes do Permiano Superior do Texas, com base em materiais isolados, dentes e espinhos de nadadeira. O autor atribuiu a grande maioria dos dentes encontrados à *Acrodus* (Agassiz, 1938) e *Polyacrodus* (Jaekel, 1889). Um único fragmento de dente composto por apenas duas cúspides, não figurado no artigo, exibe características distintas dos demais dentes da amostra, tais como a presença de um bordo cortante e de processos linguais e labiais. Segundo o autor, essas características permitem associar esse fragmento ao gênero *Hybodus*, porém uma possível atribuição a *Polyacrodus* não é descartada. Os dentes da amostra aqui estudada podem ser facilmente distinguíveis dos pertencentes aos gêneros *Acrodus* e *Polyacrodus* com base na morfologia da coroa. Os grupos citados apresentam coroas baixas, largas e abauladas e cúspides laterais raramente desenvolvidas, características típicas de elementos de dentição trituradora (Fig. 36a-f). Ainda considerando táxons com dentição trituradora, o gênero *Lissodus* também é conhecido no Paleozóico (Duffin 1985, Lebedev 1996), mas os dentes atribuídos ao gênero apresentam morfologia bastante distinta dos materiais tratados aqui (Fig. 36g-i). Assim como os táxons supracitados, estes possuem coroas baixas, largas e abauladas, cúspides laterais não desenvolvidas e um processo labial desenvolvido (Duncan, 2004).

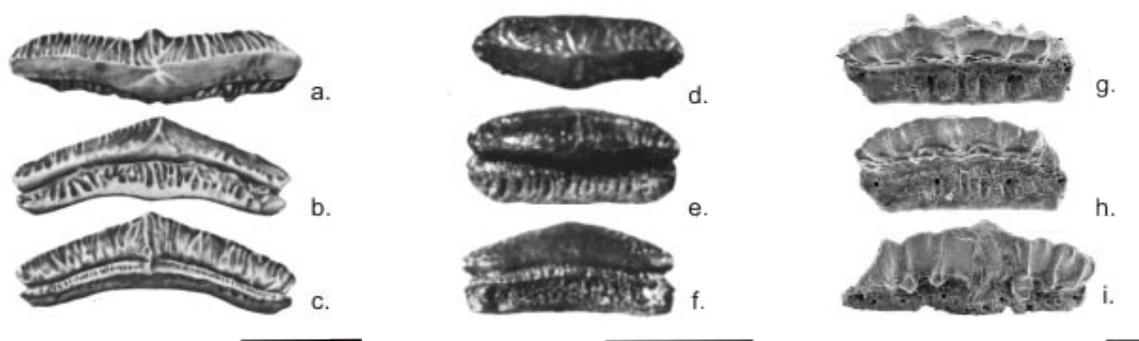


Figura 36: a-c *Acrodus* **a.** vista oclusal, **b.** vista lingual, **c.** vista labial. escala: 4mm (modificado de Jonhson, 1981) d-f *Polyacrodus* **d.** vista oclusal **e.** vista lingual **f.** vista labial. escala: 2mm (modificado de Jonhson, 1981); g-i *Lissodus*: **g.** vista dorso-lingual, **h.** vista lingual, **i.** vista labial. escala: 200µm (modificado de Duncan, 2004).

Os raros registros completos de Hybodontiformes do Paleozóico, *Tristychius arcuatus* (Agassiz, 1837), *Onychoselache traquairi* (Dick, 1978), *Hamiltonichthys mapesi* (Maisey, 1989) e *Gansuselache tungshengi* (Wang *et al.*, 2009) são descritos

com base em esqueletos articulados. Considerando a dentição desses táxons, podemos diferenciar facilmente os dentes descritos nesse trabalho dos atribuídos a *Onychoselache traquairi* e *Hamiltonichthys mapesi*. Tais táxons são provenientes do Carbonífero, o primeiro do Carbonífero Inferior da Escócia e o segundo do Carbonífero Superior do Kansas, Estados Unidos. Ambos apresentam dentição trituradora com dentes abaulados, bastante semelhantes aos descritos para *Lissodus* e *Lonchidion* (Jonhson, 1981). Os dentes são pequenos (menores que 5mm), comprimidos lábio-lingualmente, com coroas baixas, com uma discreta crista, sem cúspides laterais ou acessórias e com um processo labial. A base é profunda sem nenhuma expansão lingual e apresenta múltiplas perfurações, no caso de *Onychoselache traquairi* a face labial é perfurada por grandes forâmens (Coates & Guess, 2007), enquanto *Hamiltonichthys mapesi* apresenta uma linha de pequenos forâmens nessa região (Maisey, 1989).

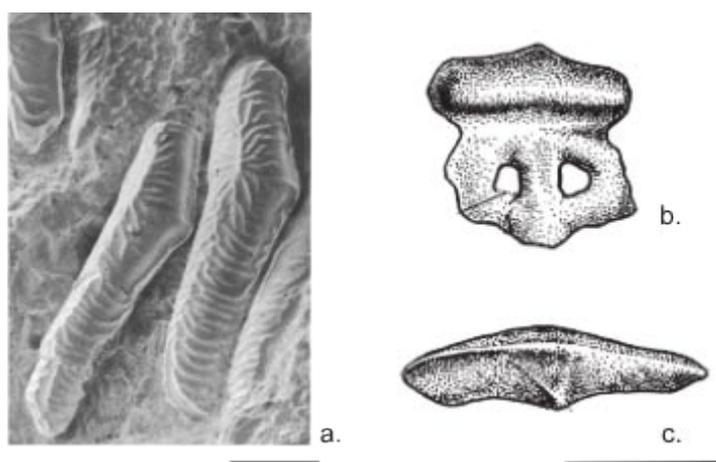


Figura 37: **a.** *Hamiltonichthys mapesi*, vista oclusal. escala: 1mm (retirado de Maisey, 1989). **b-c.** *Onychoselache traquairi*. **b.** vista labial, **c.** vista oclusal. escala: 1mm (retirado de Coates & Guess, 2007).

Diferentemente das espécies supracitadas *Tristychius arcuatus* Agassiz, 1837, também do Carbonífero escocês, originalmente descrito por com base em um único espinho de nadadeira, apresenta dentes semelhantes aos dentes encontrados na amostra aqui estudada. Os dentes associados a essa espécie são multicuspidados, com uma cúspide principal e, geralmente duas cúspides laterais. As cúspides são baixas, eretas, com secção circular e ornamentas com poucas linhas bem marcadas que se dividem uma ou duas vezes na base da coroa (Fig. 38a-b). A base apresenta muitas perfurações e uma grande expansão lingual, muito mais desenvolvida do que a dos dentes aqui estudados. No entanto, os dentes atribuídos a esse táxon são bastante pequenos (até 2mm) diferindo dos aqui tratados que apresentam escala centimétrica.

Assim como *T. arcuatus*, *Gansuselache tungshengi* (Wang *et al.*, 2009) do Permiano Superior da China, também apresenta dentes multicuspidados, com uma cúspide central mais desenvolvida do que as cúspides laterais. Os dentes atribuídos a essa espécie compartilham com o material aqui tratado algumas características, tais como base com aproximadamente a mesma altura da coroa, presença de muitas perfurações na base. Entretanto, esses dentes não apresentam expansão lingual nem linha de foramens labiais. Algumas características da coroa de forma chinesa são ainda mais distintas, principalmente pela presença de um processo labial bem desenvolvido e pela ornamentação que consiste em apenas uma ou três linhas bem marcadas (Fig. 38c-d.).

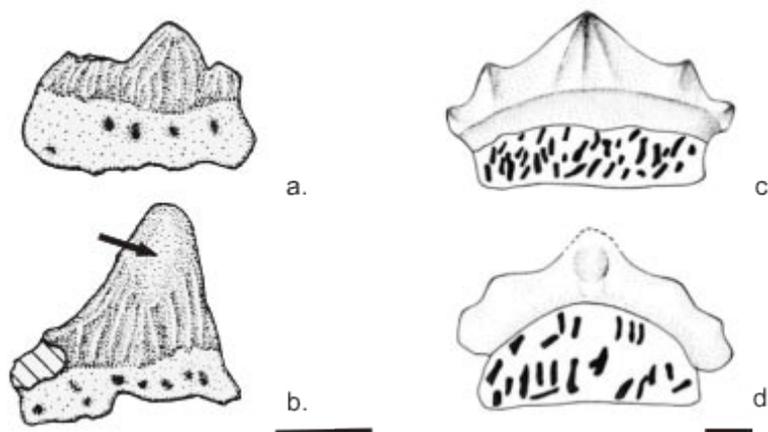


Figura 38: a-b *Tristychius arcuatus* **a.** vista labial. **b.** dente com evidência de desgaste por oclusão, seta. Escala: 1mm (retirado de Dick, 1978). c-d *Gansuselache tungshengi* **c.** vista lingual, **d.** vista labial. escala: 0,5mm (retirado de Wang *et al.*, 2009).

No que diz respeito à diversidade de Hybodontiformes do Mesozóico, o material estudado é bastante semelhante a dentes atribuídos aos gêneros *Hybodus* e *Egertonodus*, visto que dentre todos os Hybodontiformes desse período, eles são os únicos a apresentarem dentes com cúspides definidas (Maisey, 1987). *Hybodus* (Agassiz, 1837) é um gênero mesozóico abundante. Algumas espécies do Jurássico Inferior são conhecidas a partir de esqueletos completos, e.g. *H. reticulatus* (Agassiz, 1837) *H. delabechei* (Charlesworth, 1839) e *H. hauffianus* (Day, 1864). No entanto, a maior parte das espécies atribuídas ao gênero é baseada em registros isolados e são consideradas duvidosas. A disparidade na morfologia dentária encontrada entre as espécies atribuídas ao gênero e dos da espécie tipo, *H. reticulatus*, fez com Underwood & Ress (2002) propusessem que *Hybodus* deveria ser considerado um morfogênero, provavelmente polifilético, até que os problemas taxonômicos sejam resolvidos por trabalhos futuros.

Por outro lado, *Egertonodus* (Maisey, 1987) é um táxon melhor entendido. Maisey (1987), em um estudo sobre a morfologia craniana de *H. reticulatus*, encontrou diferenças significativas entre essa espécie e “*H. basanus*” e “*H. fraasi*”, decidindo então realocar essas duas últimas em um novo gênero, *Egertonodus*. As diferenças apontadas estão associadas com o processo óptico lateral, aos espinhos cefálicos e a articulação do etmo-palatino. Já os dentes atribuídos a esse gênero e à *Hybodus* são muito semelhantes (Underwood & Rees, 2002), sendo bastante difícil diferenciá-los.

Os dentes atribuídos a *H. reticulatus* compartilham muitas características com os dentes da amostra, principalmente em sua base. A coroa apesar de ser semelhante, por ser multicuspidada e com cúspides circulares em secção transversal, se diferencia pelo padrão de ornamentação e a altura das cúspides. Os dentes associados a *H. reticulatus* apresentam coroa alta ornamentada com linhas finas. Por outro lado, a base é bastante semelhante a dos dentes estudados, ambas são mesio-distalmente alongadas numa extensão maior que a da coroa, apresentam uma expansão lingual e possuem uma concavidade aboral. Além disso, são observadas perfurações, típicas de uma base ‘anulacorhize’, com um padrão muito semelhante. Tanto em *H. reticulatus* como nos dentes aqui estudados, é observada uma linha de pequenas perfurações logo abaixo do contato base/coróa, seguidas basalmente por perfurações maiores e irregulares, e mais abaixo na margem basal, perfurações menores e regulares (Fig. 39a-b).



Figura 39: Dente de *Hybodus reticulatus*, a. vista lingual. b. vista aboral. escala: 2mm (retirado de Maisey, 1987).

A linha de forâmens abaixo do contato base/coroa também é encontrada em dentes associados a *H. brevicostatus* e *H. parvidens* (Patterson, 1966). Esta é considerada como uma característica plesiomórfica de Hybodontiformes, perdida em linhagens mais derivadas (Maisey, 1982, 1987). Johnson (1981) e Duffin (1985) se referem a essas perfurações como ‘foramens especializados’. No entanto, segundo Maisey (1987), essa interpretação é equivocada, visto que na definição de ‘anulacorhize’ proposta por Casier (1947), estas perfurações são chamadas de “poros”. O que Johnson (1981) e Duffin (1985) chamam de ‘foramens especializados’ são na realidade perfurações em linha que separam o contato base/coroa do sulco localizado somente na face labial do dente, que é observada em vários gêneros de Hybodontiformes mesozóicos (e.g., *Hybodus*, *Acrodus*, *Polyacrodus*). Existe ainda a terminologia proposta por Yabumoto *et al.*, (1997), que é seguida neste trabalho, e designa poros como perfurações por onde passam os feixes de tecido conjuntivo e foramens perfurações por onde vasos sanguíneos e nervos que suprem o dente.

Independente desta confusão terminológica, que indica a necessidade de uma revisão, o posicionamento diferenciado dessas perfurações, as menores em linha no contato base/coroa e as maiores e irregulares mais basalmente, levou Maisey (1987) a supor que estas seriam funcionalmente diferentes. A fim de testar essa hipótese, o autor tratou um dente de *H. reticulatus* com ácido, e foi evidenciado que os canais maiores localizados abaixo de linha de perfurações do contato base/coroa, penetravam a superfície lingual da base e emergiam na porção média da face aboral. Essa mesma distribuição de canais pode ser observada nas imagens geradas a partir do escaneamento de LPRP/USP 0025. O arranjo dos canais que interligam as perfurações da face lingual e aboral indica que estes seriam passagens de feixes de tecido conjuntivo responsáveis pela ancoragem dos dentes a mandíbula, justificando a utilização da terminologia proposta por Yabumoto *et al.*, (1997), portanto poros.

Diferentes graus de heterodontia são registrados em espécies de *Hybodus* e *Egertonodus* (e.g., *E. basanus*, *H. brevicostatus*). Nesses casos, os dentes maiores com coroas mais altas são posicionados anteriormente enquanto dentes menores e com cúspides menos proeminentes estão posicionados mais próximos à articulação crânio-mandibular (Patterson, 1966; Dick, 1998). As características da coroa dos dentes aqui estudados indicam que estes poderiam pertencem a fileiras dentárias laterais. A discreta variação encontrada nos dentes da amostra indica que estes possam pertencem a fileiras

dentárias distintas. Segundo a reconstituição da dentição de *H. brevicostatus* feita por Patterson (1966), os dentes menos alongados mesio-distalmente e com cúspides mais proeminentes teriam posição mais sinfissal (caso LPRP/USP 0028 e 0029), já os dentes alongados mesio-distalmente, com cúspides rombudas e menos proeminentes estariam mais próximos da articulação mandibular (caso de LPRP/USP 0025), enquanto os dentes maiores e com um maior número de cúspides teriam posição intermediária a esses (caso de LPRP/USP 0021, 0022 e 0039). O posicionamento em fileiras laterais pode ser corroborado pela histologia dos dentes estudados. Błazejowski (2004) mostra que em *Lissodus angulatus* dentes anteriores são ortodontes, enquanto dentes laterais são osteodontes.

Com relação aos dentículos dérmicos, Reif (1978) descreve aqueles de *H. delabechei* provenientes do Triássico Superior de Lyme Regis, Inglaterra, que são bastante semelhantes aos dentículos estudados. Os dentículos descritos por Reif (1978) são, segundo o autor, típicos do gênero *Hybodus*, sendo assim caracterizados por possuírem coroa pontiaguda ou cônica, com linhas de ornamentação bem marcadas que percorrem toda a coroa e sem uma constrição desenvolvida no contato base/coroa. A base é geralmente plana ou levemente arqueada e com muitas perfurações em toda a sua extensão. Os dentículos da amostra estudada compartilham a ornamentação e forma da coroa com os dentículos atribuídos a *H. delabechei*, mas a curvatura acentuada da base e a única perfuração próxima ao contato base coroa são características distintivas.

A partir das características de base e coroas analisadas, observa-se que os dentes aqui estudados são, apesar de diferentes, mais semelhantes aos dos gêneros *Hybodus* e *Egertonodus*. Considerando as topologias propostas por Maisey (1989), Maisey *et al.*, (2004) e Rees (2008), estes poderiam ser afins ao clado formado por *Hybodus* e *Egertonodus* e, portanto, incluído em Hybodontinae (Fig. 40). Estes três trabalhos consideram os Hybodontiformes como grupo irmão monofilético dos Neoselachii. Alternativamente, na topologia proposta por Gaudin (1991) os Hybodontiformes formam um grado incluindo táxons irmãos sucessivos de Neoselachii. Nesse contexto, os dentes aqui estudados devem ter posição mais derivada que *Tristychius*, *Hopleacanthus*, *Onycoselache*, ou seja, corresponderia a um hibodontiforme mais a fim aos Neoselachii (Fig. 40).

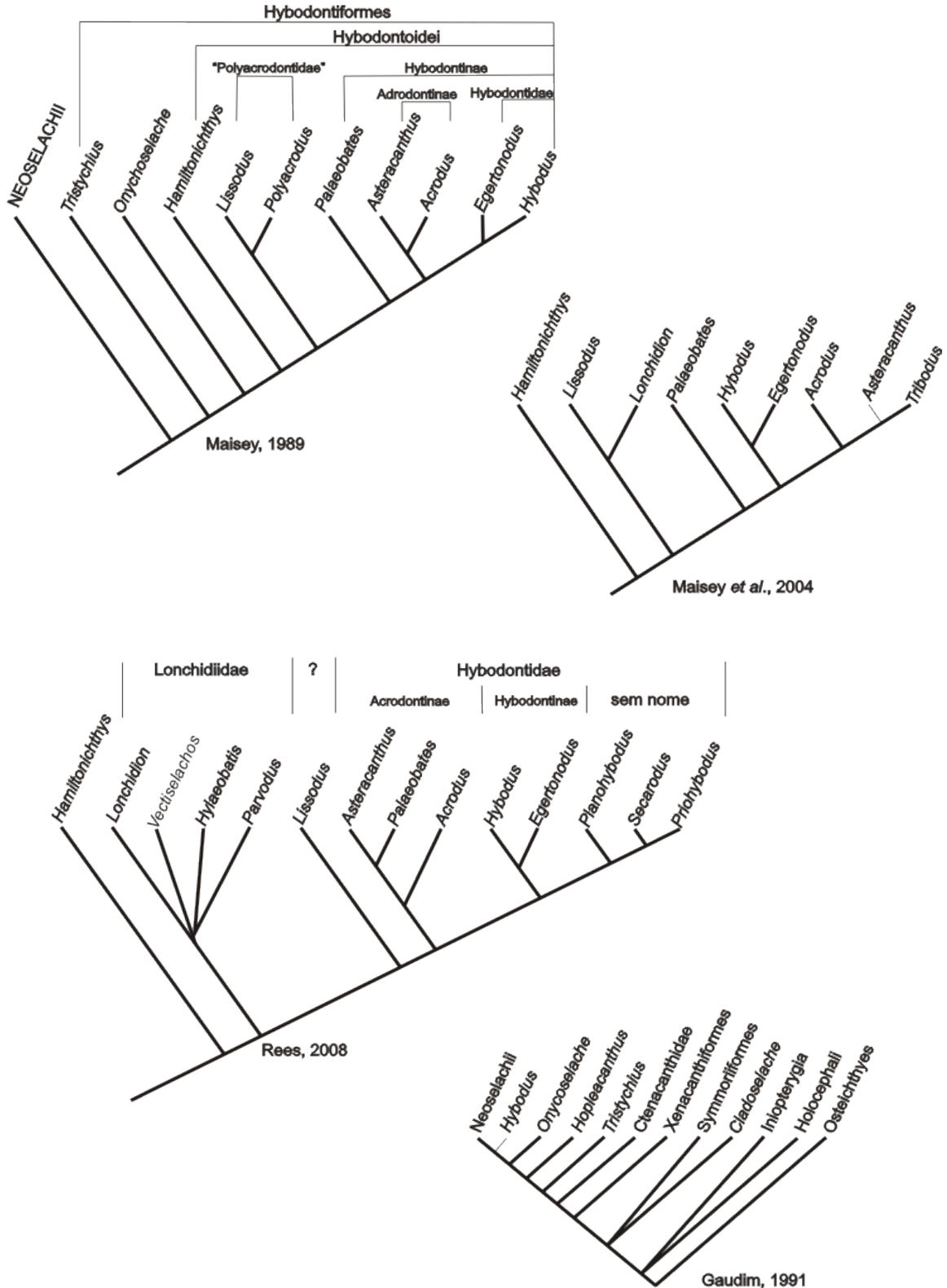


Figura 40: Hipóteses filogenéticas alternativas representando as inter-relações entre Hybodontiformes.

5.2 Considerações paleoecológicas

Como mencionado anteriormente, o ambiente gerador da Formação Rio do Rasto é interpretado, de forma mais concensual, como basicamente lacustre (Rohn, 1988, 1994; Lavina, 1991). Inicialmente, o ambiente teria sido dominado por grandes lagos influenciados por ondas de tempestade (Membro Serrinha) e, posteriormente, por pequenos corpos d'água temporários e canais fluviais formados durante chuvas torrenciais (Membro Morro Pelado). Assim, infere-se que os dentes aqui estudados pertenciam a um hibodontiforme dúlcícola, habitante de tais corpos de água continentais. Restos associados à Hybodontiformes mesozóicos são frequentemente encontrados em depósitos não marinhos (e.g., Patterson, 1966; Cuny *et al.*, 2001), tendendo a possuir morfologia distintiva, com distribuição geográfica restrita (Maisey, 2004).

As preferências alimentares dos Hybodontiformes de água doce não são conhecidas por evidências diretas (conteúdos estomacais preservados), mas o tipo de dieta pode ser deduzido a partir da morfologia dentária (Underwood & Ress, 2002). Como citado anteriormente, os Hybodontiformes apresentam uma grande variedade de padrões de dentição, que inclui desde dentes com coroa baixa e plana, formadores de um pavimento triturador, até dentes perfurantes com coroa alta e delgada (Rees & Underwood, 2006).

A coroa moderadamente alta, com cúspides abauladas, sem bordo cortante, encontrada nos dentes da amostra parece indicar que o portador desses dentes possuía uma dieta durófaga. Essa hipótese é reforçada pela presença de possíveis facetas de desgaste por oclusão em dois dentes da amostra. Esse tipo de desgaste foi documentado em dentes atribuídos a *Tristychius* (Fig. 38b), havendo nesse caso fragmentos de concha associados a um dos espécimes descritos (Dick, 1978). Dentes desgastados também já foram documentados para táxons paleozóicos reconhecidamente durófagos, como *Lissodus* (Rees & Underwood, 2008).

Outra evidência da dieta durófaga seria a formação de dentina secundária, encontrada em LPRP/USP 0031. Esse tipo especial de dentina é um tecido de reparo, formado em resposta a estímulos ambientais danosos ao dente, ou patologias (Smith, 2000). No entanto, Smith (2000) afirma que a formação desse tipo de dentina também pode ocorrer como consequência do funcionamento normal do dente, em resposta ao atrito constante. As facetas de desgaste somadas a dentina secundária não só indicam um possível dieta durófaga como também corroboram a hipótese proposta por Williams

(2001) de que tubarões ‘cladodontes’ apresentavam uma substituição dentária lenta. Visto que em uma dentição de substituição rápida, como a encontrada em tubarões atuais, facetas de desgaste e dentina secundária dificilmente seriam observados.

6. Conclusão

As dificuldades para a identificação e classificação de registros isolados, tais como a variação individual, variações ontogenéticas, sexuais e ecológicas, e também o desconhecimento dos elementos em esqueletos articulados, foram minimizados pela utilização de variados métodos de análise que permitiram o resgate de características morfológicas e ultra-estruturais que possibilitaram inferências mais seguras quanto a afinidade do material aqui estudado. As feições encontradas nos dentes somadas a informações sobre o ambiente deposicional indicam que o material estudado está relacionado a um Hybodontiformes dulcícola de hábito durófago, habitante de lagos rasos. Esse registro se soma a diversidade de vertebrados já conhecida complementando os estudos sobre vertebrados fósseis da Formação Rio do Rasto na região da Serra do Cadeado.

7. Referências Bibliográficas

- Alves, Y.M.; Tavares L.F.S.; Souza F.E.F.; Silva K.R.; Almeida L.O.; Candeiro C.R.A. (2008). Vertebrate Paleontology of Parnaíba Basin (Paleozoic) in southern Maranhão state and northern Tocantins state, Brazil. In: Langer, M.C.; Bittencourt, J.S. & Castro, M.C. (eds.) VI Simpósio Brasileiro de Paleontologia. *Paleontologia em Destaque. Boletim de Resumos*. Ribeirão Preto. 27-28.
- Agassiz, L. (1833-1844). *Reserches sur le poisson fossils*. Neuchatel, 5vol. 1420pp.
- Barberena, M.C.; Araújo, D.C. & Lavina, E. L. (1985). Late Permian and Triassic tetrapods of Southern Brazil. *National Geographic Reseach*. 1: 5-20.
- Barberena, M.C.; Correia, N. R. & Aumond, J. (1980). Contribuição à estratigrafia e bioestratigrafia do Grupo Passa Dois na Serra do Cadeado (Nordeste do Paraná, Brasil). *Revista Brasileira de Geociências*. 10(4): 208-275.
- Baszio, S. (2008). Information from microvertebrate sites, sampling, statistical methods, and taphonomy. In: Sankey, J. & Baszio, S. (Eds.) *Vertebrate Microfossil Assemblages*. Indiana University Press, Bloomington. 3-8.
- Benton, M.J. (2008). *Paleontologia dos Vertebrados*. Atheneu editora São Paulo, 446 pp.
- Błażejowski, B. (2004). Shark teeth from the Lower Triassic of Spitsbergen and their histology. *Polish Polar Research*. 25 (2): 153-167.

- Botella, H; Donoghue, P.C.J.; Martínez-Pérez, C. (2009). Enameloid microstructure in the oldest know chondrichthyan teeth. *Acta Zoologica (Stackholm)*. 90(1): 103-108.
- Botha, J.; Lee-Thorp, J. & Sopenheimer, M. (2004). An Examination of Triassic Cynodont Tooth Enamel Chemistry using Fourier Transform Infrared Spectroscopy. *Calcified Tissue International*. 74: 162-169.
- Brough, J. (1935). On the structure and relationship of the hybodont sharks. *Memoirs and proceedings of the Manchester Literary and Philosophical Society*. 79: 35-50.
- Brown, W.E. & Chow, L.C. (1976). Chemical properties of bone mineral. *Annual Review of Materials Science*. 6:213-236.
- Carlson, S.J. (1990). Vertebrate dental structure. In: Carter J.G.(ed.) *Skeletal Biomineralization: Patterns, Processes and Evolution Trends*. Volume I. Van Nostrand Reinhold, New York. 531-556.
- Carvalho, M.R. de (1996). Higher-level elasmobranch phylogeny, basal squalians, and paraphyly. In: Stiassny, M. Parenti, L.R. & Johnson, G.D.(eds.) *Interrelationships of Fishes*. Academic Press, New York, 35-62.
- Casier, E. (1947). Constitution et évolution de la Racine Dentaire des Euselachii. III. Evolution des principaux caracteres morphologiques et conclusions. *Bulletin de Musee royal d'Histoire naturelle de Belgique*. 23 (15): 1-45.
- Cazzulo-Klepzig, M. & Correia, N. R. (1981). Contribuição ao estudo da tafoflora permiana do Membro Serrinha na Serra do Cadeado, Estado do Paraná, Brasil. *Anais do II Congresso Latino-Americano de Paleontologia*. 233-247.
- Chahud, A. & Fairchild, T.R. (2003). Paleoiictologia da transição das Formações Tatuí e Taquaral (Permiano), no Alto Estrutural do Pitanga. 18° Congresso Brasileiro de Paleontologia, Boletim de Resumos, Brasília, 321.
- Chahud, A. & Fairchild, T.R. (2005). Tubarões paleozóicos da transição entre os Grupos Tubarão e Passa Dois (Permiano), no Alto Estrutural de Pitanga, SP. 19° Congresso Brasileiro de Paleontologia e 6° Congresso Latino Americano de Paleontologia, Boletim de Resumos, Aracaju, CD-ROM.
- Chahud, A.; Fairchild, T.R. & Petri, S. (2010). Chondrichthyans from the base of the Irati Formation (Early Permian, Paraná Basin), São Paulo, Brazil. *Gondwana Research*. 18: 528-537
- Coates, M.I. & Sequeira, S.E.K. (2001). A new Stethacanthid chondrichthyan from the Lower Carboniferous of Bearsden, Scotland. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 21: 438-459.

- Coates, M.I. & Sequeira, S.E.K. (2001). Early sharks and primitive gnathostome interrelationships. In: Ahlberg, E. (ed.) *Major Events in Early Vertebrate Evolution, Palaeontology, phylogeny, genetics and development*. TAYLOR & FRANCIS. London e New York. 241-262.
- Coates, M.I. & Gess, R.W. (2007). A new reconstruction of *Onychoselache traquairi*, comments on early chondrichthyan pectoral girdles and Hybodontiform phylogeny. *Palaeontology*. 50 (6): 1421-1446.
- Cuny, G. (1998). Primitive neoselachian sharks: a survey. *Oryctos*. 1: 3-21.
- Cuny, G.; Rieppel, O. & Sander, P. M. (2001). The shark fauna from the Middle Triassic (Anisian) of North-Western Nevada. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 133:285-301.
- Cuny, G.; Suteethorn, V.; Kamha, S.; Buffetaut, E. (2008). Hybodont sharks from the Lower Cretaceous Khok Kruat Formation of Thailand, and hybodont diversity during the Early Cretaceous. In: Cavin, L., Longbottom, A., Richter, M. (eds.) *Fishes and the break-up of Pangaea*, vol. 295. Geological Society, London. 93-107.
- Dentzen-Dias, P.C & Cisneiros, J.C. (2008). First Record of Spiral Coprolites from the Rio do Rasto Formation (Permian: Guadalupian) of Southern Brazil. In: ICHNIA- The Second International Congress on Ichnology. 2008, Cracóvia. Abstract Book, Cracóvia. 2008. p. 34.
- Derycke-Khatir, C.; Vachard, D.; Dégardin, J-M.; Dios, A.F. de; Buitrón, B. & Hansen, M. (2005). Late Pennsylvanian and Early Permian chondrichthyan microremains from San Salvador Patlanoaya (Puebla, Mexico). *Geobios*. 38: 43-55.
- Dick, J.R.F. (1998). *Sphenacanthus*, a Palaeozoic freshwater shark. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 122: 9-25.
- Donoghue, P.C.J. (2002). Evolution of development of the vertebrate dermal and oral skeletons: unraveling concepts, regulatory theories, and homologies. *Paleobiology*. 28 (4): 474-507.
- Duffin, C.J. (1985). Revision of the hybodont selachian genus *Lissodus* Brough (1935). *Palaeontographica Abt A*. 188: 105-152.
- Duncan, M. (2004). Chondrichthyan genus *Lissodus* from the Lower Carboniferous of Ireland. *Acta Palaeontologica Polonica* 49 (3): 417-428.
- Ferreira-Oliveira, L.G. (2007). Conchostráceos permianos da Bacia do Paraná: taxonomia, evolução, bioestratigrafia e paleobiogeografia. Tese de Doutorado. Universidade Estadual Paulista Júlio Mesquita Filho, UNESP- Rio Claro.
- Gama Jr., E. (1979). A sedimentação do Grupo Passa Dois (Exclusiva Formação Irati): um modelo morfológico. *Revista Brasileira de Geociências*. 9(1): 1-16.

- Gaudin, T.J. (1991). A re-examination of elasmobranch monophyly and chondrichthyan phylogeny. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*. 182:133-160.
- Gillis, J.A. & Donoghue, P.C.J. (2007). The homology and phylogeny of Chondrichthyan tooth enameloid. *Journal of Morphology*. 268: 33-49.
- Ginter, M. (2005). The euselachian type of tooth-bases in Paleozoic chondrichthyans. In: Hairapetian, V. & Ginter, M. (eds.). *Devonian Vertebrates of the Continental Margins*. pp.11-12. Ichyolith Issues, Special Publication 8.
- Ginter, M. & Sun, Y. (2007). Chondrichthyan remains from the Lower Carboniferous of Muhua, southern China. *Acta Palaeontologica Polonica* 52 (4): 705-727.
- Gordon Jr., M. (1947). Classificação das formações gondwânicas do Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul. *Notas Preliminares e Estudos, DNPM/DGM*. 38: 1-20.
- Grogan, E.D. & Lund, R. (1997). Soft tissue pigments of the Upper Mississippian chondrenchelyid, *Harpagofututor volsellorhinus* (Chondrichthyes, Holocephali) from the Bear Gulch Limestone, Montana, USA. *Journal of Paleontology*. 71 (2):337-342.
- Grogan, E.D. & Lund, R. (2000). *Debeerius Eleffseni* (Fam. Nov., Gen. Nov., Spec. Nov.), an Autodiastylic Chondrichthyan From the Mississippian Bear Gulch Limestone of Montana (USA), the Relationships of the Chondrichthyes, and Comments on Gnasthostome Evolution. *Journal of Morphology*. 243: 219-245.
- Grogan, E.D. & Lund, R. (2004). The origin and relationship of Early Chondrichthyes. In: Carrier J.C., Musick J. A. & Heithaus M. R. (eds.) *Biology of sharks and their relatives*. CRC Press. 3-32.
- Gross, W. (1973). Kleinschuppen, flossentacheln und zähne von fischen aus Europäischen und Nordamerikanischen Bonebedsdes Devons. *Paleontographica*. 142: 51-155.
- Hampe, O. & Long, J.A. (1999). The histology of Middle Devonian chondrichthyan teeth from southern Victoria Land, Antarctica. *Records of the Western Australian Museum* 57: 23-36.
- Harris, J.E. (1938). The neurocranium and jaws of Cladosekache. *Scientific Publications, Cleveland Museum of Natural History*. 8: 7-12.
- Huxley, T.H. (1880). On the application of the laws of evolution to the arrangement of the Vertebrata, and more particularly of the Mammalia. *Proceedings of the Zoological Society of London*. 649-662.
- Janvier, P. (1996). Early vertebrates, Oxford Monographs on Geology and Geophysics 33. New York: Academic Press. 393 pp.
- Janvier, P. & Suarez-Riglos, M. (1986). The Silurian and Devonian vertebrates of Bolivia. *Bulletin de l'Institut français d'études andines*.15(3-4):73-114.

- Johnson, G.D. (1981). Hybodontoides (Chondrichthyes) from the Wichita-Albany Group (Early Permian) of Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 1 (1): 1-41.
- Johnson, G.D. (2008). Ctenacanthiform Cladodont teeth from the Lower Permian Wichita Group, Texas, USA. *Acta Geologica Polonica*. 58 (2): 205-209.
- Kallaste, T. & Nemliher, J. (2005). Apatite varieties in extant and fossil vertebrate mineralized tissues. *Journal of Applied Crystallography*. 38: 587-594.
- Karatajute-Talimaa, V. (1992). The early stages of the dermal skeleton formation in chondrichthyans, In: Mark-Kurik, E. (ed.) *Fossil Fishes as Living Animals*. Academy of Sciences of Estonia, Tallinn. 223-232.
- Karatajute-Talimaa, V. (1998). Determination Methods for the Exoskeletal Remains of Early Vertebrates. *Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin. Geowissenschaftliche Reihe*. 1:21-52.
- Ketcham, R.A. & Carlson, W.I. (2001). Acquisition, optimization and interpretation of X-ray computed tomographic imagery: applications to the geosciences. *Computers & Geoscience*. 27: 381-400.
- Kohn, M.J.; Schoeninger, M.J. & Barker, W.W. (1999). Altered states: Effects of diagenesis on fossil tooth chemistry. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 63: 2737-2747.
- Langer, M.C.; Eltink, E.; Bittencour, J.S.; Rohn, R. (2008). Serra do Cadeado, PR - Uma janela paleobiológica para o Permiano continental Sul-americano. In: Winge, M.; Schobbenhaus, C.; Souza, C.R.G.; Fernandes, A.C.S.; Berbert-Born, M.; Queiroz, E.T.; (Eds.) *Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil*.
- Lavina, M.C. (1991). Geologia sedimentar e paleogeografia do Neopermiano e Eotriássico (Intervalo Kazaniano-scithiano) da Bacia do Paraná. Tese de Doutorado. Programa de Pós-graduação em Geociências. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre. 333p.
- Ledebeev, O.A. (1996). Fish assemblage in the Tournaisian-Viséan environments of the East European Platform. In: Strogon, P. Somerville, I.D. & Jones G.L. (eds.) *Recent advances in Lower Carboniferous Geology*. Geological Society special Publication. 107. 387-415.
- Long, J.A. (1995). *The Rise of Fishes: 500 Million Years of Evolution*. Johns Hopkins University Press, 224 pp.
- Lund, R. (1977). *Echinochimaera meltoni* new genus and species (Chimaeriformes) from the Mississippian of Montana. *Annals of the Carnegie Museum*. 46:195-221.
- Lund, R. & Grogan, D. (1997). Relationships of the Chimaeriformes and the basal radiation of the Chondrichthyes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 7: 65-123.
- Maisey, J.G. (1982). Studies on the Paleozoic selachian genus *Ctenacanthus* Agassiz: No.2 *Bythiacanthus* St. John and Worthen, *Amelacanthus*, new genus, *Eunemacanthus* St.

- Jonh and Worthen, Sphenacanthus Agassiz and Wodnika Münster. *American Museum Novitates*, 2722: 1-24
- Maisey, J.G. (1984). Chondrichthyan phylogeny: a look at the evidence. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 4(3): 358-371.
- Maisey, J.G. (1987). Cranial Anatomy of the Lower Jurassic Shark *Hybodus reticulatus* (Chondrichthyes: Elasmobranchii), with comments on Hybodontid Systematics. *American Museum Novitates*, 2878: 1-24.
- Maisey, J.G. (1989). *Hamiltonichthys mapesi*, g. & sp. nov. (Chondrichthyes; Elasmobranchii), from the Upper Pennsylvanian of Kansas. *American Museum Novitates*. 2931: 1-42.
- Maisey, J. G. (2001). C-TScan reveals new carnal features in Devonian chondrichthyans “*Cladodus*” *wildungensis*. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 21: 807-810.
- Maisey, J.G.; Naylor, G.J.P. & Ward, D.J. (2004). Mesozoic elasmobranchs, neoselachian phylogeny and the rise of modern elasmobranch diversity. In: Arratia, G. & Tintori, A. (eds.) *Mesozoic fishes, Vol. 3. Systematics, palaeoenvironments and biodiversity*. Friedrich Pfeil, Munich. 17-56.
- Malabarba, M. C.; Abdala, F.; Weiss, F. E. & Perez, P. A. (2003). New data on the Late Permian Vertebrate fauna of Posto Queimado, Rio do Rasto Formation, southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*. 6:49-54.
- Mannheimer, W. (2002). Microscopia dos Materiais, Uma Introdução. *Edição da Sociedade Brasileira de Microscopia e Microanálise*. p. XII.15.
- Maranhão, M.S.A.S. (1995). Fósseis das formações Corumbataí e Estrada Nova do Estado de São Paulo: subsídios ao conhecimento paleontológico e bioestratigráfico. Curso de pós-graduação, Instituto de Geociências. Universidade de São Paulo. Tese de Doutorado. Vol.1 (texto) 193p. Vol.2 (ilustrações), p.i-xvi+ 362p.
- Marques, L.S.; Ernesto, M. (2004). O magmatismo toleítico da Bacia do Paraná. In: Mantesso Neto, V.; Bartorelli, A.; Carneiro, C.R.; Brito Neves, B.B. (Org.). *O Desvendar de um Continente: a Moderna Geologia da América do Sul e o Legado da Obra de Fernando Flávio de Almeida*. Beca. São Paulo: SBG. 245-263.
- Mendes, J.C. (1984). Sobre os Paleoambientes deposicionais do Grupo Passa Dois. *Revista do Instituto de Geociências*. 5(1/2): 15-24.
- Milani, E.J. (2000). Geodinâmica fanerozóica do Gondwana sul ocidental e a evolução geológica da Bacia do Paraná. In: Holz, M. & Ros, L.F. de (eds.) *Geologia do Rio Grande do Sul*. UFRGS. Porto Alegre. 275-302.
- Milani, E.J. (2004). Comentários sobre a origem e evolução tectônica da Bacia do Paraná. In: Mantesso-Neto, V.; Bartorelli, A.; Carneiro, C.D.; R.; Brito-Neves, B.B. (eds.) *Geologia do*

continente sul-americano: evolução da obra de Fernando Flávio Marques de Almeida. Beca. São Paulo: SBG. 265-279.

Moss, S.A. (1977). Feeding mechanisms in sharks. *American Zoologist*. 17: 355-364.

Nelson, J.S. (2006). *Fishes of the world*. Quarta edição. John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, New Jersey. 601pp.

Nemliher, J.G.; Baturin, G.N.; Kallaste, T.E. & Murdmaa, I.O. (2004). Transformation of Hydroxyapatite of Bone Phosphate from the Ocean Bottom During Fossilization. *Lithology and Mineral Resources*. 39: 468–479.

Ørvig, T. (1951). Histologic studies of ostracoderms, placoderms and fossil elasmobranchs. 1. The endoskeleton, with remarks on the hard tissues of lower vertebrates in general. *Arkiv for Zoologi*. 2: 321-454.

Ørvig, T. (1967). Phylogeny of tooth tissues: Evolution of some calcified tissues in early vertebrates. In Miles, A.E.W. (ed) *Structural and chemical organization of tooth*. Vol. 1, Academic Press, London. 45-110.

Owen, R. (1840–45). *Odontography; or a treatise on the comparative anatomy of the teeth; their physiological relations, mode of development, and microscopic structure in the vertebrate animal*. 2 vols. Hippolyte Bailliere, London. 655 pp.

Patterson, C. (1966). British Wealden Sharks. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*. 11: 251-350.

Radinsky, L. (1961). Tooth histology as a taxonomic criterion for cartilaginous fishes. *Journal of Morphology*. 109: 73-92.

Ragonha, E.W. (1984). Taxionomia de dentes e espinhos isolados de Xenacanthodii (Chondrichthyes, Elasmobranchii) da Formação Corumbataí. Considerações cronológicas e paleoambientais. Curso de pós-graduação, Instituto de Geociências. Universidade de São Paulo. Tese de Doutorado. 166p.

Ragonha, E.W. & Silva Santos, R. (1987). Nova classificação Dentalium florenci Moraes Rego, 1936 (Mollusca, Scaphopoda) para Hybodus (Chondrichthyes, Elasmobranchii). In: Congresso Brasileiro de Paleontologia, 10. rio de Janeiro, 1987. Anais. Riode Janeiro. p.1-6.

Ragonha, E.W. (1987). “Coprolitos espiralados” da Formação Corumbataí. In: D.A. Campos, G. Beurlen, A.C.M.Macedo, I.M. Brito (eds.). *Anais do X Congresso de Paleontologia*. Rio de Janeiro. Vol. 1. 307-317.

Reif, W-E. (1973). Morphologie und Ultrastruktur des Hai-“Schmelzes”. *Zoologica Scripta*, 2: 231–250.

- Reif, W-E. (1977). Tooth enameloid as a taxonomic criterion, Part 1: A new euselachian shark from the Rhaetic-Liassic boundar. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*. 1977:565–576.
- Reif, W-E. (1978). Types of morphogenesis of the dermal skeleton in fossil sharks. *Paläontologische Zeitschrift*. 52 (1-2): 110-128.
- Reif, W-E (1985) Squamation and ecology of sharks. Courier Forschungsinstitut Senckenberg, 78. Frankfurt a.M.
- Ress, J. (2008). Interrelationships of Mesozoic hybodont sharks as indicated by dental morphology – preliminary results. *Acta Geologica Polonica*. 58 (2): 217-221.
- Rees, J. & Underwood, C.J. (2006). Hybodont sharks from the Middle Jurassic of the Inner Hebrides, Scotland. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences*. 96: 351-363.
- Rees, J. & Underwood, C. (2008). Hybodont sharks of the English Bathonian and Callovian (Middle Jurassic). *Palaeontology*. 51 (1): 117-147.
- Richter, M. (1985). Situação da pesquisa paleoictiológica no Paleozóico brasileiro. MME/DNPM, Sér. Geol. (27), Paleontol./Estrat. (2). *Coletânea de Trabalhos Paleontológicos*. 105-110.
- Richter, M. (2005). A new xenacanthid shark (Chondrichthyes) from the Teresina Formation, Permian of the Paraná Basin, southern Brazil. *Revista Brasileira Paleontologia*. 8(2):149-158.
- Richter, M. (2007). First Record of Eugeneodontiformes (Chondrichthyes: Elasmobranchii) from the Paraná Basin, Late Permiano f Brazi. In: Carvalho I.S., Cassab R.C.T., Schwanke C., Carvalho M.A., Fernandes A.C.S., Rodrigues M.A.C., Arai M., Oliveira M.E.Q. (eds). *Cenários de vida*. Vol. 1. 111-120.
- Richter, M. & Langer, M.C. (1998). Fish remain from the Upper Permian Rio do Rasto Formation (Paraná Basin) of southern Brazil. *Journal of African Earth Sciences*. 158 - 159.
- Richter, M.; Viana, M.S.S. & Malababa, M.C.S.L. (2004). Agnatos e Peixes. In: Carvalho I. S. (ed.) *Paleontologia*. Rio de Janeiro. Editora Interciência. 731-761.
- Riccomini, C.; Filho, A. G. & de Almeida, F. F. M. (1984). Considerações sobre a estratigrafia do Permo-Triássico na região da Serra do Cadeado, Paraná. In: Congresso Brasileiro de Geologia, 1984, Rio de Janeiro. *Anais do XXXIII Congresso Brasileiro de Geologia*. 754 - 764.
- Rodina, O.A. (2002). Early Devonian mongolepid vertebrates of western Siberia. In: Yushkin, N. P.; Tsyganko, V. S. & Männik, P. (eds) *Geology of the Devonian System. Proceedings of the International Symposium*. Syktyvkar, Komi Republic. 106.108.

- Rohn, R. (1994). Evolução ambiental da Bacia do Paraná durante o Neopermiano no leste de Santa Catarina e do Paraná. *Tese de Doutorado*. Instituto de Geociências. Universidade de São Paulo. São Paulo. 251 p.
- Rohn, R. (1988). Bioestratigrafia e paleoambientes da Formação Rio do Rasto na borda leste da Bacia do Paraná, (Permiano Superior, Estado do Paraná) Dissertação de Mestrado. Instituto de Geociências. Universidade de São Paulo. São Paulo. 331 p.
- Rostirolla, S.P.; Appi, C.J.; Mancini, F.; Kraft, R.P. & Bartoszeck, M.K. (2002). Fraturas controladoras da migração de fluidos nos Arenitos Vila Velha, Grupo Itararé, Bacia do Paraná. *Revista Brasileira de Geociências*. 31(3): 349-356.
- Sasagawa, I. (2002). Mineralization Patterns in Elasmobranch Fish. *Microscopy Research and Technique*. 59: 396-407.
- Schaeffer, B. (1981). The xenacanth shark neurocranium, with comments on elasmobranch monophyly. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 169:3-66.
- Schneider, R. L.; Muhlmann, H.; Tommasi, R.; Medeiros, R. A.; Daemon R. F. & Nogueira, A.A., (1974). Revisão estratigráfica da Bacia do Paraná In: *Anais do XXVIII Congresso Brasileiro de Geologia*. 1: 41-65.
- Schobbenhaus, C; Campos, D. A; Derze, G. R. & Asmus, H. E. (cord.). (1984). *Geologia do Brasil*. DNPM. Brasília. Santos, R. S. (1946). Duas novas formas de elasmobrânquios do Paleozóico do Meio Norte, Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. Rio de Janeiro, 18 (4): 281-285.
- Schwanke, C & Souto, P.R. (2007). Coprólitos espiralados da Formação Pedra do Fogo, Bacia do Parnaíba. In: Carvalho I.S., Cassab R.C.T., Schwanke C., Carvalho M.A., Fernandes A.C.S., Rodrigues M.A.C., Arai M., Oliveira M.E.Q. (eds). *Cenários de vida*. Vol. 1. 111-120.
- Silva Santos, R. (1947). Um Ctenacanthus do Gondwana Brasileiro. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. Rio de Janeiro. 19 (3): 247-251.
- Silva Santos, R. (1967). Sobre um cladodontídeo do Carbonífero do Rio Parauarí, Amazonas. In: Simpósio sobre a biota Amazônica. *Atas (Geociências)*. 1: 425-430.
- Silva Santos, R. (1990). Paleoictiofauna da Formação Pedra do Fogo, Bacia do Parnaíba, Nordeste do Brasil: Holocephali-Petalodontidae. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. 62(4): 347-355.
- Silva Santos, R. (1994). Paleoictiofauna da Formação Pedra do Fogo, Bacia do Parnaíba, NE do Brasil: II. Eugeneodontida-Agassizodontidae. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. 66 (4): 413-424.
- Silva Santos, R. & Salgado, M. S. (1970). Um espinho de Xenacanthus do Carbonífero do Maranhão. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. Rio de Janeiro. 2: 223:227.

- Smith, A.J. (2000). Pulpo-dentinal interactions in development and repair of dentine. In: Teaford M.F. Smith, M.M. & Ferguson, M.W. J. (eds.) *Development, Function and Evolution of Teeth*. Cambridge University Press, Cambridge. 82-91.
- Smith, M.M. & Sansom, I. J. (2000). Evolutionary origins of dentine in the fossil record of early vertebrates: diversity, development and function. In: Teaford M.F. Smith, M.M. & Ferguson, M.W. J. (eds.) *Development, Function and Evolution of Teeth*. Cambridge University Press, Cambridge. 65-81.
- Smith, M.P. & Sansom, I.J. (1997). Exoskeletal micro-remains of an Ordovician fish from the Harding Sandstone of Colorado. *Paleontology*. 40(3): 645-658.
- Soares, P.C.; Landin, P.M.B. & Fúlfaro, V.J. (1978). Tectonic cycles and sedimentary sequences in the Brazilian intracratonic basins. *Geological Society of America Bulletin*. 89:181-191.
- Toledo, C.E.V. (2001). Análise paleontológica da Formação Corumbataí na Região de Rio Claro, Estado de São Paulo. Curso de pós-graduação em Geociências, Instituto de Geociências e Ciências Exatas. Universidade Estadual Paulista Júlio Mesquita Filho, UNESP- Rio Claro. Dissertação de Mestrado. 146p.
- Toledo, C. E. V.; Bertini, R. J. (2001). Uma nova ocorrência de Dipnoicos e Petalodontes na Formação Corumbataí (Permiano Superior da Bacia do Paraná) na região de Angatuba, Estado de São Paulo. In: XVII Congresso Brasileiro de Paleontologia, 2001, Rio Branco. Anais XVII Congresso Brasileiro de Paleontologia. 128-1
- Underwood, C.J. & Rees, J. (2002). Selachian faunas from the earliest Cretaceous Purbeck Group of Dorset, southern England. *Special Papers in Palaeontology*. 68 : 107-19.
- Vega-Dias, C.; Dias, E. V.; Richter, M. (2000). Actinopterygian remains from the Rio do Rasto Formation, Upper Permian of the Paraná Basin, Brasil. *Acta Geologica Leopoldensia*. 51: 21-31
- Wang, N.-Z.; Zhang, X. Zhu, M. & Zhao, W.-J. (2009). A new articulated hybodontoid from Late Permian of northwestern China. *Acta Zoologica (Stockholm)*. 90 (1): 159-170.
- Weide, D.L. & Webster, .D. (1967). Ammonium powder used in the photography of artifacts. *American Antiquity*. 32 (1):104-105.
- White, I. C. (1908). Relatório final da Comissão de Estudos das Minas de Carvão de Pedra do Brasil. DNPM , 1988. Parte I, p.1-300 ; Parte II, p. 301-617. (ed. Fac-similar). Rio de Janeiro
- Williams, M.E. (1990). Feeding behavior in Cleveland Shale fishes. In: Boucot A.J. (ed.) *Evolutionary Paleobiology of Behavior and Coevolution*. Elsevier, Amsterdam, Oxford, New York, and Tokyo. 273–287

- Williams, M.E. (2001). Tooth retention in cladodont sharks: with a comparison between primitive grasping and swallowing, and modern cutting and gouging feeding mechanisms. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 21(2):214-226.
- Woodward, A.S. (1921). Observations on some extinct elasmobranch fishes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. 75: 1-6.
- Woodward, A.S. & White, E.I. (1938). The dermal tubercles of the Upper Devonian shark, *Cladoselache*. *Journal of Natural History Series 11*. 2 (10): 367-368.
- Würding-Maciel, N. L. (1975). Ichtiodontes e ichtiodorulitos (Pisces) da Formação Estrada Nova e sua aplicação na estratigrafia do Grupo Passa Dois. *Pesquisas*. Porto Alegre. 5: 7-85.
- Yabumoto, Y.; Goto, M.; Yano, K. & Uyeno, T. (1997). Dentition of a female megamouth, *Megachasma pelagios*, collected from Hakata Bay, Japan. In: Yano, K., Morrissey, J.F., Yabumoto, Y. & Nakaya, K. *Biology of megamouth shark*. Tokai University Press, Tokio. 63-75.
- Young, G.C. (1982). Devonian sharks from south-eastern Australia and Antarctica. *Paleontology*. 25: 817-850.
- Zalán, P.V.; Wolff, S.; Conceição, J.C.J.; Astolfi, M.A.M.; Vieira, I.S.; Appi, V.T. & Zanotto, O.A. (1987). Tectônica e sedimentação da Bacia do Paraná. In: Simpósio Sul Brasileiro de Geologia, 3, Curitiba. *Atas*, 1:441-477.
- Zalán, P.V.; Wolff, S.; Astolfi, M.A.M.; Vieira, I.S.; Conceição, J.C.J.; Appi, V.T.; Neto, E.V.S.; Cerqueira, J. R. & Marques, A. (1990). The Paraná Basin, Brazil. Tulsa: American Association of Petroleum Geologists, Bulletin. *Memoir* 51:681-708.
- Zangerl, R. (1981). Chondrichthyes. I. Paleozoic elasmobranchs. *Handbook of Paleoichthyology*. 3A: 1-115.
- Zangerl, R.; Winter, H.F. & Hansen, M.C. (1993). Comparative microscopic dental anatomy in the Petalodontia (Chondrichthyes, Elasmobranchii). *Fieldiana: Geology, N.S.* 26: 1-43.

Anexo 1

	<i>Táxon</i>
	Número de coleção/ Localização
Caracteres da base	
comprimento m-d (mm)	
largura l-l (mm)	
altura da base (mm)	
processo lingual (extensão)	
vascularização (tamanho/organização)	
formato junção coroa base	
Curvatura lingual da base	
Ornamentação	
Formato da base	
Natureza da margem da base	
Caracteres da coroa	
comprimento m-d (mm)	
largura l-l (mm)	
altura da coroa (mm)	
Número de cúspides	
Número de cúspides acessórias	
Tamanho relativo Cúspides	
Grau de fusão das cúspides	
Forma secção transversal das cúspides	
Alinhamento das cúspides	
Curvatura lingual da coroa	
Compressão da coroa	
Padrão e distribuição das estrias na coroa	
Número de estrias na coroa.	
Bifurcação e anostomização entre as estrias	
Diferença entre a ornamentação da face lingual e labial da coroa	
Inclinação em relação a base (l-l)	
relação a própria coroa (m-d)	
Grau de heterodontia	

Anexo 2

Espécimes observados

NHMUK PV P 9272 *Cladoselache clarki*
NHMUK PV P 9288 *Cladoselache kepleri*
NHMUK PV P 51180 *Cladodus mirabilis*
NHMUK PV P 41636-43 *Cladodus* sp.
NHMUK PV P 8408 *Orthacanthus gibbosus*
NHMUK PV P 9296 *Stethacanthus* sp.
NHMUK PV P 62276 *Symorium* sp.
NHMUK PV P 62277a *Symorium* sp.
NHMUK PV P 41642-3 *Cladodus* sp.
NHMUK PV P 2925-9 *Cladodus mibilis*
NHMUK PV P 2925 *Cladodus mibilis*
NHMUK PV P 61388 *Thrinacodus ferox*
NHMUK PV P 8144 *Sphenacanthus* sp.
NHMUK PV P 21975 *Sphenacanthus hybodooides*
NHMUK PV P 1322 *Sphenacanthus hybodooides*
NHMUK PV P 6883 *Hybodont* tooth
NHMUK PV P 10516 *Hybodus minor*
NHMUK PV P 62642-47 *Hybodus minor*
NHMUK PV P 66428 *Hybodus*
NHMUK PV P 59828 *Thristychius*
NHMUK PV P 2123 *Wodnika althausii*
NHMUK PV P 2774 *Wodnika althausii*
NHMUK PV P 38591 *Wodnika althausii*
NHMUK PV P 20142-3 *Goodrichthys*
NHMUK PV P 8326 *Hybodus*
NHMUK PV P 2193,b-c *Hybodus cloacinus*
NHMUK PV P 2771 *Hybodus cloacinus*
NHMUK PV P 5901 *Hybodus plicatilis*
NHMUK PV P 62386-7 *Hybodus plicatilis*
NHMUK PV P 47166-69 *Lonchidion*
NHMUK PV P 29503-6 *Palaebates keuperinus*
NHMUK PV P 46901-10 *Palaebates angustissimus*
NHMUK PV P 54649 *Palaebates* sp.
NHMUK PV P 62403 *Polyacrodus*
NHMUK PV P 53390 *Pseudo Dalatias barnstonensis*
NHMUK PV P 51407 *Pseudo Dalatias barnstonensis*
NHMUK PV P 49718-19 *Acrodus*
NHMUK PV P 49116-17 *Acrodus*
NHMUK PV P 54662 *Acrodus flemingianus*
NHMUK PV P 2181 *Egertodon duffini*
NHMUK PV P 35495 *Egertodon duffini*
NHMUK PV P 66480 *Egertodon duffini*
NHMUK PV P 2791 *Hybodus medius*
NHMUK PV P 2669 *Asteracanthus ornatissimus*
NHMUK PV P 61225 *Asteracanthus* sp.
NHMUK PV P 10908 *Asteracanthus ornatissimus*

NHMUK PV P 5884 *Strophodus ternis*
NHMUK PV P 41378 *Asteracanthus ornatissimus*
NHMUK PV P 47229-60 *Hylaeobatis ornata*
NHMUK PV P 12846 *Pitycodus decurrens*
NHMUK PV P 33251 *Pitycodus polygyens*
NHMUK PV P 14235-47 *Pitycodus mammilaris*
NHMUK PV P 46973 *Hybodus brevicostatus*
NHMUK PV P 11891 *Hybodus brevicostatus*
NHMUK PV P 45927 *Hybodus obtusus*
NHMUK PV P 52523 *Hybodus grossiconus* –*Planohybodus*
NHMUK PV P 35404 *Cestacion acutidens*
NHMUK PV P 46366 *Cestacion acutidens*
NHMUK PV P 58701 *Lissodus wandi*
NHMUK PV P 58702 *Lissodus wandi*
NHMUK PV P 2791 *Hybodus delabechei*
NHMUK PV P 2200 *Hybodus medius*
NHMUK PV P 38105 *Hybodus medius*
NHMUK PV P 52522 *Hybodus obtusus*
NHMUK PV P 11892 *Hybodus parvidens*
NHMUK PV P 2196 *Hybodus cloacinus*
NHMUK PV P 35792 *Hybodus delabechei*
NHMUK PV P 2797 *Hybodus rarricostatus*
NHMUK PV P 24804 *Charcaropis*
NHMUK PV P2297 *Heliocoprion nevadensis*
NHMUK PV P46921 *Hybodus basanus*
NHMUK PV P6881 *Hybodus obtusus*
NHMUK PV P12335 *Synechodus patagonicus*
NHMUK PV P47781 *Synechodus recurvos*
NHMUK PV P20570 *Hybodus pyramidalis*
NHMUK PV P6068 *Hybodus reticulatus*

Livros Grátis

(<http://www.livrosgratis.com.br>)

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)
[Baixar livros de Matemática](#)
[Baixar livros de Medicina](#)
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)
[Baixar livros de Meteorologia](#)
[Baixar Monografias e TCC](#)
[Baixar livros Multidisciplinar](#)
[Baixar livros de Música](#)
[Baixar livros de Psicologia](#)
[Baixar livros de Química](#)
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)
[Baixar livros de Serviço Social](#)
[Baixar livros de Sociologia](#)
[Baixar livros de Teologia](#)
[Baixar livros de Trabalho](#)
[Baixar livros de Turismo](#)