

Curso de Ciências Biológicas - Setor de Ciências Biológicas
Universidade Federal do Paraná

Victor Eduardo Pauliv

Chondrichthyes do Membro Serrinha da Formação Rio do Rasto no Estado do Paraná

Curitiba, 2009

Victor Eduardo Pauliv Cardenes da Costa

Curso de Ciências Biológicas - Setor de Ciências Biológicas
Universidade Federal do Paraná

Chondrichthyes do Membro Serrinha da Formação Rio do Rasto no Estado do Paraná

Monografia apresentada para obtenção de grau de bacharel em Ciências Biológicas pelo Departamento de Zoologia do Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná.

Orientador: Prof. Dr. José Marcelo Rocha Aranha (Dep. Zoologia UFPR).

Co-Orientador: Prof. Dr. Eliseu Vieira Dias (Universidade Positivo).

Curitiba, 2009

AGRADECIMENTOS

Ao Museu de Ciências Naturais do Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná (MCN-SCB-UFPR) na figura do professor Euclides Fontoura da Silva Júnior pelo fornecimento de infra-estrutura necessária para o estudo e pelo apoio.

Ao meu amigo e responsável pela coleção de Paleontologia do MCN-SBC-UFPR, o prof. Fernando Antônio Sedor pelo fornecimento material de estudo, pelas inúmeras horas de orientação e pela amizade durante esses dois anos de convívio.

A Universidade Positivo por ceder o laboratório de Microtécnica para fotografar os exemplares.

Ao professor Dr. José Marcelo da Rocha Aranha por aceitar orientar este trabalho.

Ao professor Eliseu Vieira Dias, que além de ser meu professor durante os meus três anos de graduação na Universidade Positivo, me orientou nos meus outros dois anos de graduação na UFPR. Além disso, foi meu companheiro em várias horas de conversa, me ajudando inúmeras vezes com conselhos, sendo não só um professor, mas também um amigo.

A bióloga Rosane Cavet Martins, secretária do Curso de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná, por me auxiliar várias e várias vezes durante a minha vida acadêmica.

Aos meus professores de universidade, tanto da Universidade Positivo quanto da Universidade Federal do Paraná e também aos meus colegas que conheci em ambas as universidades.

A todos os meus amigos, a minha família, meus primos, tios e tias, em especial ao meu tio Valter pelas inúmeras horas de companhia. Gostaria também de agradecer aos meus irmãos e ao meu pai.

Por último gostaria de agradecer a minha mãe Neide pela educação e por todo o carinho e amor.

SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS	i
SUMÁRIO	ii
ÍNDICE DE FIGURAS	iii
Resumo	1
1. Introdução	3
2. Material e Métodos	5
2.1 Material	5
2.2. Métodos	6
3. Descrição	7
4. Discussão	11
4.1. <i>Sphenacanthus</i>	11
4.2. Xenacanthida	14
4.2.1. Heterodontia e desgaste	17
4.3. Paleoambiente da Formação Rio do Rasto	18
5. Conclusões	20
6. Referências	21

ÍNDICE DE FIGURAS

Estampa I, Figs. A-C – <i>Sphenacanthus</i> sp. MCN.P.440.....	27
Estampa II, Figs. A-C – <i>Sphenacanthus</i> sp. MCN.P. 703.....	28
Estampa III, Figs. A-F - Xenacanthida MCN.P.453 e MCN.P.1091.....	29
Estampa IV Figs. A-F - Xenacanthida MCN.P.1088.....	30
Estampa V Figs. A-F - Xenacanthida MCN.P.1089.....	31
Estampa VI Figs. A-F - Xenacanthida MCN.P.1090.....	32

Resumo

As estruturas com maior possibilidade de fossilização do esqueleto dos Chondrichthyes são aquelas mais mineralizadas, tais como dentes, escamas, espinhos cefálicos e de nadadeiras. Na Formação Rio do Rasto os Chondrichthyes estão representados predominantemente por dentes e espinhos de nadadeiras atribuídos a Ctenacanthiformes, dentes de esfenacantídeos e de xenacantídeos. Foram estudados espécimes coletados em um afloramento do Membro Serrinha da Formação Rio do Rasto próximo ao quilômetro 20 da BR-153 no Município de Jacarezinho (PR). O material corresponde a dois espinhos de nadadeiras: MCN.P.440, MCN.P.703; e cinco dentes: MCN.P.453 e MCN.P.1088, MCN.P.1089, MCN.P.1090 e MCN.P.1091, depositados no Museu de Ciências Naturais do Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná. Os espinhos afilam gradualmente, são levemente curvados posteriormente, com faces anterior e laterais convexas, a face posterior proximal é fortemente côncava formando um sulco, a face distal posterior não apresenta uma crista mediana pronunciada, as faces laterais possuem costelas não pectinadas, separadas por sulcos intercostais, algumas delas bifurcadas e com pequenas e espaçadas tuberculações (nodosas). Estas características permitiram atribuir os espinhos ao gênero *Sphenacanthus*. Os dentes são tricúspides ou bicúspides. As cúspides laterais são maiores, desprovidas de carenas e percorridas por suaves cristas verticais. A terceira cúspide é central e diminuta. Esta pode estar desgastada por oclusão ou ainda por processos tafonômicos. A cúspide central está ausente em dentes bicúspidos. Dependendo da posição na arcada, as cúspides principais são assimétricas ou praticamente simétricas, possuindo tamanhos similares ou desiguais. Esta desigualdade pode ser tanto anatômica quanto relacionada ao grau de desgaste das cúspides por oclusão ou abrasão. A base possui um tubérculo basal pronunciado e arredondado e um botão apical oval elevado. A base apresenta forâmens nutritivos tanto na superfície oclusal quanto na superfície basal. Todos os dentes foram atribuídos aos Xenacanthida e são muito semelhantes às espécies *Xenacanthus santosi* e *Wurdigneria obliterata*, entretanto uma determinação taxonômica mais precisa só será possível com análise histológica. Chondrichthyes esfenacantídeos e xenacantídeos conviveram nos corpos d'água do final do Permiano do sul do Brasil e a associação destes dois grupos fortalece a interpretação da Formação Rio do Rasto como continental e de água doce.

Palavras chave: Chondrichthyes, Xenacanthida, *Sphenacanthus*, Permiano Superior, Formação Rio do Rasto.

Abstract

The chondrichthian skeletal structures with greater potential of fossilization are the most mineralized such as teeth, scales fin spines and cephalic spines. In the Rio do Rasto Formation the Chondrichthyes are represented by fin spines attributed to Ctenacanthiformes, teeth of sphenacanthids and xenacanthids. The samples came from an outcrop of Serrinha Member of the Rio do Rasto Formation, close to kilometer 20, by the road BR-153 in the city of Jacarezinho, State of Paraná. The studied materials are two fin spines: MCN.P.440, MCN.P.703; and five teeth: MCN.P.453, MCN.P.1088, MCN.P.1089, MCN.P.1090, MCN.P.1091, all housed in the “Museu de Ciências Naturais do Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná” - UFPR Natural Sciences Museum. The fin spines are gradually tapered, slightly posteriorly curved with convex anterior and lateral faces. The posterior proximal face is strongly concave forming a furrow and the posterior distal face without a pronounced median crest, and the lateral faces with non pectinated ribs are separated by intercostal grooves some of them bifurcated and with small spaced tubercles. These features allow to attribute the fin spines to the genus *Sphenacanthus*. The teeth are tricuspid or bicuspid. The lateral cusps are bigger, without a carina and with smooth vertical cristae. The third central cuspid is minute. It can be worn by occlusion or by taphonomical abrasion. The central cuspid is absent in bicuspid teeth. Depending on the jaw position the main cuspids are asymmetric or practically symmetric, showing similar or unequal sizes. This inequality can be anatomical when related to the cuspid wearing stage by occlusion or abrasion. The base has a pronounced round basal tubercle and an inflated oval coronal button. The base also presents nutritional foramina in basal view and in occlusal view. All the teeth were attributed to xenacanthid and are very similar to the species *Xenacanthus santosi* and *Wurdigneria obliterated*, however a more precise taxonomic determination will be possible only with histological analysis. Sphenacanthids and xenacanthids chondrichthyans lived together in the end of the Permian water bodies in the south of Brazil and, the association of these two groups reinforces the continental and fresh water interpretation for the Rio do Rasto Formation.

Key words: Chondrichthyes, Xenacanthida, *Sphenacanthus*, Upper Permian, Rio do Rasto Formation.

1. Introdução

O estudo dos Chondrichthyes fósseis iniciou no século XVII, com Nils Stensen (*Nicolau Steno*) reconheceu que objetos anteriormente denominados *glossopetrae* (“línguas petrificadas”) eram na realidade dentes fósseis de tubarões (TEIXEIRA *et al.*, 2003). Desde então, muitos objetos que antes não eram reconhecidos como restos de Chondrichthyes, passaram a ser tratados como tal. Assim como esta, muitas idéias de Steno ajudaram no desenvolvimento das ciências naturais, especialmente a Paleontologia e a Geologia.

Os Chondrichthyes são registrados desde o Período Devoniano até o recente (MOY-THOMAS, 1971). No entanto, segundo Long (1996), os registros mais antigos de organismos semelhantes a tubarões datam do início do Siluriano (aproximadamente 420 milhões de anos atrás). Estes fósseis foram encontrados na Mongólia e consistiam de escamas semelhantes ao padrão dos Chondrichthyes, contudo, a ausência de dentes associados impede uma determinação precisa (LONG, 1996).

Somente a partir do começo do Devoniano Inferior foram encontrados os primeiros dentes fossilizados característicos de tubarões. Estes dentes foram identificados como pertencentes ao gênero *Leonodus*. Já no Devoniano Superior, os tubarões se tornaram um grupo cosmopolita com mais de 30 espécies conhecidas (LONG, 1996).

Após o término do Devoniano, em função da extinção dos placodermes e muitos agnatos, os Chondrichthyes sofreram uma radiação adaptativa que possibilitou o surgimento de novas famílias e gêneros, inclusive com o surgimento dos Holocephalii (LONG, 1996). Dois grupos que se tornaram comuns durante o Carbonífero são os tubarões pertencentes aos Ctenacanthiformes e Xenacanthiformes. (MOY-THOMAS, 1971; LONG, 1996). Estes dois grupos de tubarões extintos são classificados como Elasmobranchii, pertencendo aos Euselachii (BENTON, 2008). Para o mesmo autor, os Chondrichthyes são divididos em Holocephalii ou Subterbranchialia (quimeras e os extintos Iniopterygiformes) e Selachii ou Elasmobranchii (tubarões e raias). Os Elasmobranchii incluem desde formas primitivas, como os *Cladoselache* e *Stetacanthus* até o surgimento dos Euselachii, representados pelos Xenacanthiformes, Ctenacanthiformes e Hybodontiformes. Ao final do Paleozóico surgem os Neoselachii, grupo no qual fazem parte as raias e tubarões atuais.

No território brasileiro ocorrem fósseis de Xenacanthidae e Ctenacanthidae em rochas do final da Era Paleozóica. São conhecidos representantes do gênero *Xenacanthus* na Bacia do Parnaíba, Formação Pedra do Fogo (Maranhão), e na Bacia do Paraná nas formações Irati, Estrada Nova e Terezina (Rio Grande do Sul) e Corumbataí (São Paulo) (RICHTER 1985, 2005). Para a Formação Rio do Rasto há um registro de dentes de Xenacanthidae feito por Figueiredo *et al.* (2008) para o Estado do Rio Grande do Sul. Chahud & Fairchild (2007) citam a presença de Xenacanthiformes no Estado de São Paulo na transição das formações Tatuí e Irati. Neste mesmo estado, Ragonha (1984) descreveu em sua tese de doutoramento inúmeras espécies novas de Xenacanthidae para a Formação Corumbataí, entretanto estas espécies permanecem inéditas.

Já os espécimes de Ctenacanthidae são representados predominantemente por espinhos de nadadeiras, conhecidos também como ictiodorulitos. Estes foram encontrados na Bacia do Parnaíba na Formação Pedra do Fogo (Maranhão) e na Bacia do Paraná nas formações Rio Bonito (Santa Catarina), Estrada Nova (Rio Grande do Sul) e Corumbataí (São Paulo) (RICHTER, 1985). Alves *et al.* (2008b) mencionam um novo espinho também para a Formação Pedra do Fogo (Tocantins), e segundo Chahud & Fairchild (2007) os Ctenacanthidae ocorrem também na transição das formações Tatuí e Irati da Bacia do

Paraná no Estado de São Paulo. Sedor, Pauliv & Dias (2009) relatam pela primeira vez a ocorrência deste grupo para a Formação Rio do Rasto da Bacia do Paraná no Estado do Paraná. Neste mesmo estado, Laurini, Langer & Richter (2009) noticiam a ocorrência de dentes referidos a esfenacantídeos para a mesma unidade estratigráfica. Apesar destes trabalhos, o conhecimento sobre os Chondrichthyes permianos do Estado do Paraná permanece escasso.

A Formação Rio do Rasto é dividida em dois membros, o Membro Serrinha (inferior) e o Membro Morro Pelado (superior) (*sensu* GORDON JR., 1947). A litologia da formação constitui-se de siltitos e argilitos intercalados de arenitos finos arroxeados, esverdeados e avermelhados, com eventuais níveis de sílex e calcário. A laminação pode ser paralela ou cruzada. Este sistema teria sido depositado pelo avanço de sistemas deltaicos em lagos na borda oeste da Bacia do Paraná. Os sedimentos do Membro Serrinha foram depositados em ambiente deltaico e lacustre, predominando grandes lagos sob influência de ondas de tempestades (LAVINA, 1991; LANGER *et al.*, 2008). Já o Membro Morro Pelado foi formado por sedimentos depositados em planícies aluviais, canais fluviais formados por chuvas torrenciais, deltas e baías interdistributárias em lagos menores, assim como pequenos corpos de água temporários em condições áridas podendo ser localmente recoberto por sedimentos eólicos que indicam a presença de dunas, correspondendo à Formação Pirambóia (LAVINA, 1991; LANGER *et al.* 2008).

A Formação Rio do Rasto apresenta fauna e flora bastante diversificada. A flora é composta principalmente por *Schizoneura*, *Paracalamites*, *Glossopteris* e *Pecopteris* dentre outros (e.g. MENDES, 1967; ROHN, BABINSKI & RÖSLER 1984; ROHN *et al.*, 1997; ROHN & RÖSLER, 2000; STOLLHOFEN *et al.*, 2000; LANGER *et al.*, 2008).

A fauna compreende invertebrados (moluscos bivalves, conchostráceos, ostrácodes), vertebrados (peixes, anfíbios e répteis), e icnofósseis de invertebrados e vertebrados. Alguns dos conchostráceos acima mencionados são indicadores de ambiente continental e da existência de água doce tanto em poças de pouca duração quanto em lagos perenes, indicando assim este ambiente a esta formação (LANGER *et al.* 2008).

Diversos autores descrevem os vertebrados encontrados nesta unidade estratigráfica, como peixes Osteichthyes e Chondrichthyes (e.g. Wurdig-Maciel, 1975; Ragonha, 1989a,b; Dias, 1996; Richter & Langer, 1998; Vega-Dias *et al.*, 2000; Sedor *et al.* 2009), anfíbios (e.g. Barberena & Daemon, 1974; Barberena, Correia & Aumond, 1980; Barberena, Araújo & Lavina 1985; Barberena, 1998; Barberena & Dias, 1998; Dias & Barberena, 2001; Dias & Richter, 2002; Dias & Schultz 2003; Malabarba *et al.* 2003), répteis (e.g. Barberena & Araújo, 1976; Barberena, Araújo & Lavina 1985; Araújo-Barberena, 1987; Barberena *et al.*, 1991; Langer, 2000; Malabarba *et al.* 2003; Cisneros *et al.* 2005) e icnofósseis (e.g. Sedor & Silva, 2001; Leonardi *et al.* 2002).

Sabendo da existência desta rica fauna e flora associadas, o conhecimento da diversidade dos Chondrichthyes nesta formação permitirá esclarecer aspectos relacionados ao paleoambiente, relações paleoecológicas entre estes organismos e ainda estabelecer relações destas com as de outras formações gondwânicas, a exemplo de Stollhofen *et al.* (2000).

2. Material e Métodos

2.1 Material

Os materiais estudados correspondem a espinhos de nadadeiras e dentes atribuídos a *Chondrichthyes* procedentes de afloramentos do Membro Serrinha da Formação Rio do Rasto da região nordeste do Estado do Paraná, no Município de Jacarezinho.

Todos os espécimes utilizados no desenvolvimento deste estudo encontram-se depositados na coleção de Paleontologia do Museu de Ciências Naturais do Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná (MCN-SCB-UFPR) e encontram-se registrados neste museu com sigla MCN.P. seguida do número de coleção.

Todos os espécimes, foram coletados em um afloramento próximo ao quilômetro 20 na margem oeste da BR-153 nas coordenadas: 23°10'08.40"S e 49°57'49.48"W.

O material corresponde a dois espinhos de nadadeiras tombados com os seguintes números: MCN.P.440, MCN.P.703. Além destes, um total de cinco dentes, sendo que dois já pertenciam à coleção: MCN.P.453 e MCN.P.1088, e outros três que foram obtidos em uma saída de campo para prospecção de novas amostras, na mesma região no dia 12 de abril de 2009. O material foi depositado no Museu de Ciências Naturais da Universidade Federal do Paraná com os números tombo MCN.P.1089, MCN.P.1090 e MCN.P.1091.

2.2. Métodos

Os espécimes foram preparados através de técnicas mecânicas sob microscópio estereoscópico seguindo a metodologia usual para pequenos vertebrados fósseis (*e.g.* CAMP & HANNA, 1937; SANTOS, 1985; LEIGGI & MAY, 1994).

Durante a atividade de campo, a desagregação foi realizada com martelos e pequenas talhadeiras e as amostras que continham material paleoictiológico foram separadas e embaladas para transporte. Em laboratório, a preparação dos fósseis foi feita mecanicamente, com agulhas de aço, agulhas entomológicas, agulhas de aço Vídea e pincéis. Para que os exemplares não sofressem grandes danos pela preparação, estes foram impregnados com polipropileno dissolvido em xilol para aumentar a resistência. A infraestrutura necessária para a preparação e desenvolvimento deste estudo foi fornecida pelo MCN-SCB-UFPR.

Após a preparação o material foi fotografado por meio da câmera digital Coolsnap Color Media Cybermetic acoplada a um microscópio estereoscópico Olympus SZX9 pertencente ao Laboratório de Microtécnica da Universidade Positivo com o auxílio do programa de computador Image Pro Plus. As amostras maiores foram fotografadas com uma câmera digital Sony DSC H-7 de 8.1 Megapixels. Posteriormente, as imagens foram editadas utilizando como ferramenta o programa Corel 12.

3. Descrição

Paleontologia Sistemática

Chondrichthyes Huxley, 1880

Elasmobranchii Bonaparte, 1838

Euselachii Hay, 1902

Ctenacanthoidae Zangerl, 1981

Sphenacanthidae Maisey, 1982

Sphenacanthus Agassiz, 1837 (*sensu* Maisey, 1982)

Sphenacanthus sp.

Espécime MCN.P.440 (Est. I, Fig. A-C)

O espécime MCN.P.440 corresponde a um espinho de nadadeira quase completo, medindo 10,4 cm de comprimento no eixo ventro-dorsal (proximal-distal) e 2,3 cm de largura máxima no sentido antero-posterior (Est. I, Fig. A).

A porção proximal é robusta e a porção distal afila gradualmente. Parte da porção posterior proximal do espinho está faltando, assim como a sua porção mais distal. O espinho é comprimido lateralmente e possui superfícies laterais convexas que se encontram anteriormente formando uma borda estreita.

A face posterior do espinho, em sua porção mais proximal, apresenta uma concavidade profunda, formando um sulco posterior de bordas arredondadas, melhor visualizado em vista basal (ventral) (Est. I, Fig. B). Na região média do espinho o sulco posterior torna-se mais raso e provavelmente suas bordas laterais se unem formando um forâmen da cavidade pulpar. Da região média até a porção mais apical, não há evidência de concavidade profunda e a superfície da face posterior aparenta ser mais plana e delimitada da face lateral por uma costela marginal. Assim, a região média possui seção transversal subtriangular.

No terço proximal do espinho há uma linha oblíqua suavemente sigmóide que limita a porção intramuscular da porção externa ao corpo do animal (Est. I, Fig.A). Esta porção proximal é mais lisa e com finas estriações, enquanto a porção externa apresenta costelas e tubérculos descritos mais adiante. Na região anterior a porção externa compreende 9,3cm do comprimento e na porção posterior esta corresponde a 7,5cm.

A superfície lateral direita que está exposta apresenta uma série de costelas paralelas (cristas longitudinais) com pequenos tubérculos circulares espaçados entre si ao longo de todo o comprimento da costela. Entre cada uma dessas costelas há um sulco denominado espaço intercostal, que no espécime possui uma largura menor que das próprias costelas. Estas costelas distribuem-se irregularmente na região proximal, ocorrendo ramificação de várias delas no primeiro terço (Est. I, Fig. C). Além disso, os tubérculos desta região são maiores e à medida que percorrem as costelas no sentido proximal-distal vão sofrendo uma redução gradual em diâmetro, tornando-se mais frequentes. Não há evidências de ramificação entre as costelas desde a região mediana até a mais distal.

Espécime MCN.P.703 (Est. II, Fig. A-C)

O espécime MCN.P.703 corresponde a uma porção do terço médio-distal de um espinho (Est. II, Fig. A). Apresenta 1,6 cm de comprimento no eixo ventro-dorsal (proximal-distal) e 0,9 cm no eixo antero-posterior e a secção da extremidade distal apresenta 0,5cm no sentido antero-posterior.

A borda anterior é estreita e formada por uma costela longitudinal que limita cada uma das laterais do espinho e esta diferentemente das costelas das superfícies laterais é praticamente lisa, com somente um tubérculo visível na porção preservada.

A face posterior é quase plana não apresentando uma crista mediana pronunciada sendo delimitada das superfícies laterais por duas linhas de costelas paralelas, uma em cada borda. Nas costelas postero-laterais os tubérculos são maiores que os presentes na superfície lateral e aqueles somados criam uma suave concavidade posterior (Est. I, Fig. B).

Distalmente o espinho afila gradualmente e as costelas e seus tubérculos tornam-se gradativamente mais estreitas e menores respectivamente.

As costelas longitudinais são semelhantes às do espécime anterior (MCN.P.440), mas diferentemente deste, no espinho MCN.P.703 estas costelas apresentam um espaçamento um pouco maior que a largura dos tubérculos presentes nas mesmas, e estas estão separadas por um sulco de superfície lisa.

As superfícies laterais são levemente convexas apresentando de 6 a 8 costelas. Em ambas as laterais observa-se ramificação de pelo menos uma das costelas, sendo que na superfície esquerda a quinta costela ramifica-se com a sexta costela próximo ao terço final do espécime, enquanto que na superfície direita, a primeira costela se ramifica com a segunda, próxima à região média do espécime.

Em secção transversal o canal pulpar é subcircular (Est. II, Fig. C), circundado de porção mais esponjosa, descrita por Maisey (1982) como dentina trabecular, porém confirmação seria necessário estudo histológico impossibilitado em virtude de o material ser único.

Chondrichthyes Huxley, 1880
Elasmobranchii Bonaparte, 1838
Xenacanthida Glikman 1964

Os dentes registrados com os números MCN.P.453, MCN.P.1088, MCN.P.1089, MCN.P.1090 e MCN.P.1091 foram atribuídos à Ordem Xenacanthida. A descrição destes espécimes foi baseada em Ragonha (1984), Johnson (1999), Hampe (2003) e Richter (2005).

Os dentes possuem uma fina cobertura de esmalte, são bi ou tricuspídeos, sendo duas cúspides laterais maiores e uma central (quando presente) diminuta, chamada de cúspida com menos de um quinto do tamanho das outras duas. Os dentes são labiolingualmente maiores que mesiodistalmente.

A base é levemente côncava com um formato oval a quase arredondado em vista basal. Esta face apresenta vários forâmens dispostos predominantemente ao redor do tubérculo basal que por sua vez se encontra mais próximo à margem labial. O tubérculo basal é bem pronunciado e arredondado ocupando cerca de um terço desta superfície.

A base em vista oral apresenta um botão apical, também conhecido como botão coronal. Este é bem desenvolvido, oval, elevado, apresenta um rebordo pronunciado e

ocupa desde a região próxima a borda lingual até a região próxima das cúspides, podendo se estender por entre as cúspides laterais, porém sem tocá-las. Em sua extremidade lingual o botão apresenta um contraforte (*shaft*), ou seja, um prolongamento estreito que se estende desde a margem lingual do botão apical até as proximidades do bordo lingual da base (Est. IV, Fig. C-D). Na superfície oral do botão apical distribuem-se alguns foramens nutritivos diminutos. Ao redor do botão apical assim como ao longo de toda a margem lingual da base, encontram-se foramens, que são maiores próximo ao bordo lingual. Os foramens além de servirem como local de passagem de vasos sanguíneos para a nutrição do dente, também poderiam servir como locais para a ancoragem de fibras de colágeno, responsáveis pela fixação do dente (RICHTER, 2005).

A coroa do dente é tricúspide, com duas cúspides laterais maiores divergentes, denominadas por alguns autores como principal mesial e principal distal, e uma terceira cúspide central, mais diminuta, denominada como cúspide mediana ou cuspícula. Estas estruturas emergem da porção mais labial da base. Eventualmente, os espécimes apresentam-se bicuspídeos, porém, a cuspícula pode ter sido desgastada em vida devido à oclusão, perdida por processos tafonômicos ou está realmente ausente, caso observado em um único exemplar (MCN.P.1091).

Em vista labial, dependendo da posição na arcada, as cúspides principais são assimétricas (MCN.P.1088, MCN.P.1091, MCN.P.453, MCN.P.1090) ou praticamente simétricas (MCN.P.1089). Estas podem possuir tamanhos similares ou serem desiguais. Esta desigualdade pode ser tanto anatômica quanto pode estar relacionada com o estado de desgaste das cúspides por oclusão ou ainda por processos tafonômicos como abrasão.

Em sua região mais proximal as cúspides principais apresentam secção transversal circular e secção longitudinal lanceolada, são desprovidas de carenas laterais e são percorridas por suaves cristas verticais que seguem até o ápice da cúspide. Em geral estas cristas não apresentam ramificação, exceto o exemplar MCN.P.1088. Foi observado desgaste por oclusão nos exemplares MCN.P.1088, MCN.P.1090 e MCN.P.453.

A cuspícula é sempre única, levemente comprimida no sentido labial-lingual. Está ausente no espécime MCN.P.1091, enquanto nos espécimes MCN.P.1088, MCN.P.1090 sua ausência pode ser atribuída ao desgaste.

MCN.P. 453 (Est. III, Fig. A-B)

Dente tricuspídeo com aproximadamente 4,5mm de comprimento, 4mm de largura e 6mm de altura. A cúspide mesial possui 3,5 e a distal 4mm. A cúspide mesial apresenta, em sua superfície lingual, um desgaste na região apical, que aparenta ter sido causado pela oclusão com o dente oposito. Neste exemplar está ausente a região posterior provavelmente perdida durante o processo de coleta. Mesmo assim, em comparação com a área total da superfície superior da base, o botão apical deste exemplar apresenta uma proporção maior que os outros espécimes estudados.

Durante a preparação, com a quebra de uma das cúspides, foi possível observar a presença de uma cúspide central fina, porém, a referida quebra foi reparada impossibilitando temporariamente a observação da cuspícula. Apenas com a continuidade do processo de preparação será possível expor a cúspide central novamente, entretanto, devido à fragilidade do material este processo necessita tempo maior para sua conclusão.

MCN.P.1088 (Est. IV, Fig. A-F)

O exemplar MCN.P.1088 corresponde a um dente originalmente tricuspídeo, porém, a cúspide central está ausente devido ao desgaste por oclusão. O dente possui 5,5mm de comprimento, 5mm de largura e 6,5mm de altura. A cúspide mesial tem 2,5mm e a distal tem 4mm. Esta última apresenta cristas verticais em sua face labial e algumas destas ramificadas.

Neste espécime há um desgaste pronunciado na cúspide mesial em sua face labial interna, tornando plana parte desta face formando uma chanfradura (Est. IV, Fig. F). Outro desgaste é observado na lateral distal da base do dente, lingualmente a cúspide distal. Estes desgastes, assim como o da cuspícula, teriam sido causados pelo contato cruzado entre as cúspides de dentes opostos.

Este exemplar foi encontrado adjacente ao espinho MCN.P.440, atribuído a um *Sphenacanthus* mencionado anteriormente, indicando que estes foram contemporâneos no Membro Serrinha.

MCN.P.1089 (Est. V, Fig. A-F)

Corresponde a um dente tricuspídeo com 4mm de comprimento, 3,5mm de largura e 3,5mm de altura, sendo duas cúspides laterais maiores e uma central com tamanho reduzido. A porção preservada da cuspícula possui cerca de 1/6 do tamanho das cúspides laterais.

Suas cúspides laterais possuem comprimentos similares, cerca de 2,5mm e sendo praticamente simétricas, o que indicaria uma posição mais mesial na arcada. Além disso, observa-se que estas cúspides sofreram pouco desgaste indicando pouco uso.

MCN.P.1090 (Est. VI, Fig. A-F)

Dente originalmente tricuspídeo cuja cuspícula central foi desgastada, possuindo 4,5mm de comprimento, 4mm de largura e 6mm de altura. A cúspide distal tem 4mm e esta é levemente curvada distalmente e a cúspide mesial tem 2,5mm. A cúspide mesial apresenta um desgaste causado por oclusão em sua borda interna que, labialmente, se estende até a cúspide distal (Est. VI, Fig. B).

MCN.P. 1091 (Est. III, Fig. C-F)

Corresponde a um dente bicuspídeo com 3 mm de comprimento, 2,5 mm de largura e 3 mm de altura. A cúspide mesial está quebrada na região média, faltando, portanto, a sua porção distal. Ao compará-lo com os outros dentes mencionados neste trabalho, neste exemplar os forâmens nutritivos encontram-se em número reduzido, sendo cinco contíguos a margem lingual, outros quatro maiores e próximos a região mediana, alguns margeando a borda do tubérculo.

O seu tamanho reduzido indica que este dente pode ter pertencido a um indivíduo de pequeno porte ou ser um dente mais distal na arcada.

Neste exemplar a cúspide central está ausente e segundo Ragonha (1984) e Hampe (2003), esta ausência pode ocorrer ocasionalmente em alguns espécimes.

4. Discussão

4.1. *Sphenacanthus*

Para Zangerl (1981) os Ctenacanthoidea constituem o grupo mais primitivo dos Euselachii por possuírem inúmeras características anatômicas compartilhadas com outros tubarões primitivos. Esse grupo de tubarões tem sua história registrada desde o Devoniano Superior até o Triássico. Para este autor, seus espinhos de nadadeira possuem superfície plana ou levemente côncava em sua face posterior e seus bordos postero-laterais podem ou não possuir denticulos.

Os espinhos estudados (MCN.P.440 e MCN.P.703) apresentam características que permitem posicioná-los no grupos dos Ctenacanthoidea, dentro dos quais estão os gêneros *Ctenacanthus*, *Eunemacanthus*, *Wodnika*, *Bythiacanthus*, *Amelacanthus* e *Sphenacanthus*. Aspectos que os diferenciam os espécimes estudados dos demais gêneros serão discutidos inicialmente e posteriormente discutida a identificação do material como pertencente ao gênero *Sphenacanthus*.

Ctenacanthus é um gênero de tubarões fósseis descrito pela primeira vez por Agassiz (1837 *apud* Maisey, 1981) baseado exclusivamente em espinhos de nadadeira isolados. Assim, com o tempo, inúmeras espécies baseadas em espinhos de nadadeira foram adicionadas a este gênero, tornando confusa a sistemática do grupo. Deste modo, Maisey (1981), propôs uma revisão para este gênero restringindo-o a espinhos com padrão de ornamentação similar a *Ctenacanthus major*, a espécie tipo. Com base nisto, Maisey (1982), também revisou a classificação proposta a outros tubarões fósseis com espinhos de nadadeira similares, sendo eles *Sphenacanthus*, *Wodnika*, *Bythiacanthus*, *Amelacanthus* e *Eunemacanthus*. Desta forma, a base para a determinação taxonômica dos espinhos de nadadeira apresentados neste trabalho será baseada principalmente nos trabalhos de Maisey (1981 e 1982).

Comparando os exemplares MCN.P.440 e MCN.P.703 com as diagnoses revistas por Maisey (1981 e 1982), os espécimes se distanciam do gênero *Ctenacanthus* por não possuírem numerosas costelas longitudinais finas e pouco espaçadas com aspecto proximamente pectinado (característica mencionada pelo referido autor como típica ao gênero *Ctenacanthus*) com minúsculas tuberculações transversais que se projetam lateralmente do cume das costelas, formando um espaço entre cada tubérculo; tubérculos de costelas próximas quase se tocam e estão em uma disposição intercalada, como “dentes de um zíper” e muitas vezes possuem estrias verticais.

Os espécimes estudados também não apresentam algumas características da diagnose proposta por Maisey (1982) para *Bythiacanthus*, tais como espinhos robustos, romboidais em vista lateral, paredes espessas de osteodentina trabecular e costelas com tubérculos proporcionalmente grandes e estriados separados entre si por distância menor que seu próprio diâmetro. Além disso, observando as figuras apresentadas por Maisey (1982), observa-se também que a parede posterior é convexa, formando um sulco posterior profundo ao longo de todo o espinho, sendo isso observado somente no terço proximal do espécime MCN.P.440 e ausente no exemplar MCN.P.703.

Para *Amelacanthus* Maisey (1982) considerou as seguintes características diagnósticas: espinho com laterais divergentes posteriormente, mas quase planas, formando um contorno subtriangular em secção transversal; ornamentação por costelas lisas e amplas,

fortemente esmaltadas possuindo linhas de crescimento. Estas não estão presentes nos espécimes MCN.P.440 e 703:

Maisey (1982), também complementou a descrição de espinhos para o gênero *Wodnika*, onde estes possuem costelas lisas. Desta forma, nenhum dos espinhos aqui descritos podem ser atribuídos a este gênero.

Os espinhos também não podem ser incluídos dentro do gênero *Eunemacanthus* (também revisto por Maisey, 1982), por não possuírem margem anterior ampla ocupada por uma costela larga e esmaltada, costelas largas irregulares esmaltadas e interrompidas por sulcos transversos, algumas vezes descontínuos e espaços intercostais ocupados ou por tubérculos dispersos irregularmente ou por costelas curtas (costeletas).

Assim sendo, as características observadas nos espinhos MCN.P.440 e MCN.P.703 são compatíveis com a diagnose para *Sphenacanthus* revisada por Maisey (1981; 1982): espinhos os quais afilam gradualmente e levemente recurvados posteriormente; face anterior severamente arredondada e com faces laterais convexas a planas; face posterior proximal fortemente côncava (por se tratar do terço médio-distal de um espinho, não foi possível diagnosticar essa característica no exemplar MCN.P.703); face posterior distal com ausência de uma crista mediana pronunciada ou uma convexidade (característica não observada no exemplar MCN.P.440); secção transversal aproximadamente duas vezes mais profunda do que larga (não foi possível visualizar no espécime MCN.P.440); ornamentação por costelas separadas por distâncias variadas mas com sulcos intercostais geralmente mais largos que a costela (exceto no exemplar MCN.P.440 que apresenta sulcos menores que a largura das costelas); costelas que se ramificam irregularmente, às vezes nodosas e descontínuas, e às vezes novas costelas aparecem por intercalação e algumas por adição de costelas marginais; costelas lisas ou nodosas, nunca com aspecto densamente pectinado mas às vezes aparece como um colar de contas com pequenas e bem espaçadas tuberculações as quais podem ser finamente esmaltadas e estriadas; margens postero-laterais ornamentadas por uma fileira de dentículos ou tubérculos baixos, direcionados posteriormente, formados em parte por série de tubérculos relacionados às costelas inseridas marginalmente (característica que não foi possível visualizar no exemplar MCN.P.440).

No entanto, algumas características mencionadas na mesma diagnose não são observadas, como possuir muitas vezes um perfil posterior reto (característica ausente no espécime MCN.P.703 e não diagnosticada no MCN.P.440) e sulcos intercostais geralmente mais largos que a costela (MCN.P.440). Por se tratar de características que não são obrigatórias para o gênero, as suas ausências não comprometem o posicionamento dos espécimes no gênero *Sphenacanthus*.

Dick (1998) descreve um exemplar de Ctenacanthoidea quase completo, encontrado junto com alguns restos de outros tubarões no Carbonífero Inferior da Escócia, atribuindo-o a *Sphenacanthus serrulatus*. Entretanto, a diagnose proposta por este autor não é compatível com a diagnose do gênero revisada por Maisey (1982). Dick (1998) menciona ainda que as classificações anteriores considerem *Sphenacanthus* e *Ctenacanthus* como membros da Família Ctenacanthidae, Tristychiidae ou, como sugerido por Maisey (1982) na Família Sphenacanthidae abrigando *Sphenacanthus* e *Wodnika*. Segundo Dick (1998) as incongruências destas classificações só poderão ser solucionadas quando a morfologia das nadadeiras de *Sphenacanthus* forem conhecidas. Sugere-se aqui que *S. serrulatus* possa pertencer a algum outro gênero do grupo, porém, uma revisão deste não é o propósito do presente trabalho.

Outros espinhos de nadadeira de elasmobrânquios ctenacantóideos foram descritos por outros autores para o território brasileiro, como Silva-Santos (1946), Silva-Santos (1947), Würdig-Maciel (1975), Chahud (2007) e Alves *et al.* (2008b).

Os exemplares descritos como *Ctenacanthus maranhensis* Silva-Santos (1946) encontrados na Formação Pedra do Fogo, Permiano Inferior do Estado do Maranhão, são muito similares ao espécime MCN.P.703 no formato geral, no padrão de distribuição dos tubérculos da face lateral e na morfologia da face posterior das porções preservadas.

Os espinhos de *Ctenacanthus maranhensis* apresentam um número maior de costelas que o exemplar MCN.P.703. Porém, esta diferença pode ser explicada por *C. maranhensis* ser representado por fragmentos da região mediana enquanto que o exemplar MCN.P.703 corresponde ao terço médio-distal de um espinho. Como a união de costelas à medida que o espinho afila distalmente é comum no grupo (Maisey, 1981, 1982), a própria posição do espinho poderia explicar este número maior de costelas.

Além disso, apesar do texto da descrição apontar para a ausência de espaços intercostais em *C. maranhensis*, estes parecem estar presentes em algumas porções do material ilustrado por Silva-Santos (1946 Estampa 1). Esta reinterpretção aproxima ainda mais o MCN.P.703 de *C. maranhensis*, embora, os espaçamentos intercostais de *C. maranhensis* sejam menores que a largura das costelas, enquanto que em MCN.P.703 estes são maiores que a largura das costelas.

Por outro lado, reavaliando os espécimes que anteriormente eram classificados como *Ctenacanthus*, Maisey (1984) sugeriu um reposicionamento de *Ctenacanthus maranhensis* Silva-Santos (1946), ou para o gênero *Sphenacanthus* ou para *Wodnika* por não possuir padrão de ornamentação e formato em corte transversal similares ao de *Ctenacanthus*. Entretanto, a nova diagnose de *Wodnika* proposta por Maisey (1982) afirma que este gênero apresenta costelas lisas, o que é incompatível com as ilustrações e descrição de *C. maranhensis*. Desta forma, adota-se aqui *Sphenacanthus maranhensis* como válido.

Alves *et al.* (2008b) descrevem um espinho coletado em outro afloramento da Formação Pedra do Fogo, no Estado do Tocantins, e atribuíram a *Ctenacanthus maranhensis*, podendo também ser referido como *Sphenacanthus maranhensis*. Desta forma, as mesmas similaridades e diferenças observadas na comparação do exemplar MCN.P.703 foram encontradas.

O espinho de *Ctenacanthus gondwanus* descrito por Silva-Santos (1947), proveniente do arenito Taió de Santa Catarina, atualmente posicionado na Formação Rio Bonito e de idade Permiano Inferior, também foi reavaliado por Maisey (1984), e por possuir uma ornamentação atípica ao gênero *Ctenacanthus*, foi referido ao gênero *Sphenacanthus* por este último autor. O espécime MCN.P.440 assemelha-se a *Sphenacanthus gondwanus* em alguns aspectos tais como: tamanho equivalente, espaçamento intercostal menor que a largura das costelas, tubérculos proximais mais desenvolvidos e união de costelas. No exemplar MCN.P.703 a união das costelas também ocorre. Para Silva-Santos (1947) esta bifurcação de costelas seria uma anomalia que não seria visualizável em todos os indivíduos da espécie, entretanto, esta característica foi considerada por Maisey (1982) como diagnóstica do grupo e não uma anomalia. No entanto, diferentemente de *Sphenacanthus gondwanus*, os espinhos descritos aqui não apresentam séries de costelas que se tornam lisas distalmente, sendo que nos exemplares MCN.P.440 e MCN.P.703 todas as costelas visíveis apresentam uma série de tubérculos em toda a sua extensão.

O ictiodorulito descrito por Würdig-Maciel (1975) foi coletado em um afloramento da Formação Estrada Nova, Permiano Superior (atualmente equivalente à Formação Rio do Rasto) as margens da BR-293 na cidade de Rosário do Sul e foi previamente identificado como pertencente ao gênero *Ctenacanthus*. Este espinho, um fragmento da região proximal, é comprimido lateralmente formando um ângulo agudo na face anterior e apresentando uma concavidade na face posterior denominada canal medular pela autora. Suas faces laterais possuem superfície ornamentada por seis costelas. Estas são bem marcadas, largas e lisas e próximo ao bordo posterior desaparecem, características não observadas em ambos os espinhos deste trabalho.

Chahud (2007), também descreve um espinho de nadadeira de Ctenacantiforme, encontrado no Estado de São Paulo na transição entre os Grupos Tubarão e Passa Dois posicionando-o como pertencente à Família Sphenacanthidae. Algumas similaridades são observadas entre este e os espécimes MCN.P440 e MCN.P.703, como bifurcação de costelas, tubérculos bem espaçados entre si, limite entre a região de inserção no tecido muscular e a face ornamentada com formato sigmóide e faces laterais separadas na região anterior por uma única costela. O espinho descrito por Chahud (2007) apresenta espaçamento intercostal menor que a largura das costelas assim como observado em MCN.P.440 e diferentemente do espinho MCN.P.703.

Laurini, Langer & Richter, (2009) descrevem dentes encontrados no Membro Morro Pelado da Formação Rio do Rasto na região da Serra do Cadeado, Estado do Paraná. Estes dentes são atribuíveis aos Sphenacanthidae. Embora não encontrados até o momento, dentes destes tubarões poderão ser coletados também para o Membro Serrinha, visto que os espinhos de *Sphenacanthus* descritos no presente este trabalho provém deste nível estratigráfico.

4.2. Xenacanthida

Segundo Zangerl (1981), a Ordem Xenacanthida é representada por tubarões de água doce com corpo fusiforme, um espinho dorsal e dentes modificados do desenho cladodonte, com cúspides laterais maiores e uma central menor, delgada ou ausente. Entretanto, Hampe (2003) menciona que o grupo surge simultaneamente em depósitos paleozóicos de praticamente todo o globo, tanto em paleoambientes marinhos como continentais. Os Xenacanthida distribuem-se do Carbonífero Inferior até o Triássico Superior (HAMPE, 2003).

Os primeiros espécimes de dentes e espinhos de xenacantídeos foram encontrados isolados, fazendo com que estes recebessem nomes genéricos diferentes, e só depois de descobertas de exemplares mais completos, foram esclarecidos que estes restos pertenciam ao mesmo gênero de tubarão (WOODWARD, 1889 *apud* SILVA-SANTOS, 1946; ROMER, 1966).

Para o território brasileiro, os registros de Xenacanthiformes abrangem: Silva-Santos (1946), Silva-Santos & Salgado (1970), Würdig-Maciel (1975), Ragonha (1984 e 1989a), e mais recentemente, Duffin, Richter & Neis (1996), Richter (2005), Toledo, Bertini & Santucci (2005), Chahud (2007), Alves *et al.* (2008a), Alves *et al.* (2008c), Campanelli & Fernandes (2008), Figueiredo *et al.* (2008) e Souza *et al.* (2008).

Alves *et al.* (2008a), Alves *et al.* (2008c), Campanelli & Fernandes (2008) e Souza *et al.* (2008) não forneceram descrição suficiente para os seus espécimes, o que não permitiu comparação com os dentes do presente trabalho. O mesmo se dá para o único

registro para a Formação Rio do Rasto, feito por Figueiredo *et al.* (2008) com espécimes encontrados no Rio Grande do Sul, atribuindo-os somente a Família Xenacanthidae. Também não foi possível comparação com os exemplares de Silva-Santos & Salgado (1970) para a Formação Pedra do Fogo, Ragonha (1989a) para a Formação Corumbataí e de Toledo, Bertini & Santucci (2005) para a Formação Irati já que relatam apenas espinhos de xenacantídeos, e no presente trabalho descreve-se apenas dentes de xenacantídeos da Formação Rio do Rasto.

Os demais registros descrevem dentes, inclusive com criação de novas espécies para o grupo.

Silva-Santos (1946) descreveu dentes de *Pleuracanthus albuquerquei* para a Formação Pedra do Fogo, porém, esta espécie foi atribuída ao gênero *Triodus* por Hampe (2003).

Würdig-Maciel (1975) criou as espécies *Xenacanthus pricei* para a Formação Irati e *Xenacanthus santosi* para a Formação Estrada Nova sendo as duas válidas até o momento.

Ragonha (1984), em sua tese de doutorado, propôs para a Formação Corumbataí as espécies *Xenacanthus angatubensis*, *X. camaquensis*, *X. ferrazensis*, *X. santaritensis* e *X. taquaritubensis*, entretanto, estas não foram publicadas formalmente, permanecendo como nomes inválidos (*nomina nuda*). Ragonha (1984) reconheceu também a ocorrência de *Xenacanthus moorei* para a Formação Corumbataí.

Richter (2005) criou um novo gênero e espécie *Wurdigneria obliterata* para a Formação Terezina, a qual está baseada principalmente na obliteração das cavidades pulpares das cúspides por osteodentina.

Chahud (2007) noticia uma nova ocorrência de '*Pleuracanthus*' *albuquerquei* para a transição entre os Grupos Tubarão e Passa-Dois.

A seguir encontra-se a comparação das espécies que mais se assemelham aos espécimes do presente trabalho.

Xenacanthus pricei descrito por Würdig-Maciel (1975) para a Formação Irati do Rio Grande do Sul, apresenta tanto características em comum quanto divergentes do exemplar MCN.P.1091. As similaridades incluem: coroa com cúspides laterais de diâmetro largo em comparação ao tamanho da base, face das cúspides com costelas curtas dispostas longitudinalmente em sua parte média superior, em vista labial; base arredondada a ovalada com tubérculo basal bastante proeminente, com bordo inferior arredondado. As características divergentes são: cúspides com carenas simples e lisas ao longo de toda a toda a sua borda, as cúspides se erguem curvas e dirigidas para fora, tubérculo com largura menor que a base de uma cúspide lateral.

Xenacanthus santosi foi coletado na Fácies Caveiras da Formação Estrada Nova no Rio Grande do Sul e estes níveis são provavelmente equivalentes a Formação Terezina, Permiano Superior, sendo, portanto, um pouco mais antigos que os exemplares da Formação Rio do Rasto. Ao comparar a diagnose de *X. santosi* descrito por Würdig-Maciel (1975) com os dentes descritos no presente trabalho, observa-se que estes apresentam quase todas as características em comum, como: coroa formada por duas cúspides laterais de tamanhos desiguais e uma cúspide intermediária, todas ligeiramente comprimidas lateralmente com carenas lisas e simples em toda a borda; superfície da face lingual e labial ou apenas lingual apresentam costelas curtas a longas, algumas delas bifurcadas, cúspides em vista labial erguem-se retas ou levemente inclinadas para fora, base arredondada a ovalada e o tubérculo basal mais largo que a base das cúspides laterais e com seu bordo inferior reto, além de um botão apical arredondado. Entretanto, a presença de carenas em

toda a borda lateral das cúspides é uma única característica de *X. santosi* que não foi observada nos espécimes da Formação Rio do Rasto aqui descritos.

Outra espécie de *Xenacanthus* que apresenta similaridade com os espécimes aqui estudados é *Xenacanthus angatubensis* (*nomem nudum*) descrita por Ragonha (1984) para a Formação Corumbataí do Estado de São Paulo. A diagnose deste gênero inclui características que também estão presentes nos exemplares do presente trabalho: dentes de base grossa, maciça, de bordos grossos e arredondados; superfície oral da base com um proeminente botão apical ovalado que não chega a atingir a face lingual; superfície basal côncava com um destacado tubérculo basal único, arredondado e côncavo e em contato com a face labial; presença de foramens nutritícios; cúspides principais cônicas e divergentes em direção às extremidades; cuspícula de proporções de três a cinco vezes menor que as cúspides principais, levemente comprimida, geralmente única e eventualmente ausente. Entretanto, há algumas características presentes em *X. angatubensis* (*nomem nudum*) que não estão presentes em nenhum exemplar aqui descrito: dentes com largura sempre maior que o comprimento; cúspides principais de comprimento similar, moderadamente comprimidas na região distal e carenadas.

Ragonha (1984), menciona que *X. angatubensis* (*nomem nudum*) se assemelha em alguns aspectos a *X. santosi* principalmente pela forma das cúspides que se apresentam retas, levemente comprimidas, com carenas lisas e com cristas longitudinais.

Richter (2005) descreve a espécie *Wurdigneria obliterata* para a Formação Terezina, Permiano Superior do Rio Grande do Sul. Esta espécie apresenta dentes com características diagnósticas muito similares aos exemplares do presente trabalho e também com a espécie *Xenacanthus santosi* descrito por Würdig-Maciél (1975). Estas características em comum incluem: heterodontia, tamanho similar, cúspide central com menos de um terço da largura e menos da metade do tamanho das cúspides laterais, cúspides laterais arredondadas proximalmente e lanceoladas em corte longitudinal, ausência de serrilhas nas margens das cúspides, cristas verticais das cúspides não se ramificam (exceto exemplar MCN.P.1088), botão apical usualmente arredondado conectado a base do dente através de um contraforte estreito, mínimo de três grandes foramens basais e linguais, foramens menores concentrados ao redor do botão apical e do tubérculo basal, tubérculo basal e botão coronal com foramens muito pequenos.

A característica diagnóstica da espécie *Wurdigneria obliterata* mencionada por Richter (2005) é a obliteração dos canais pulpares com osteodentina, observada apenas em cortes histológicos. Como estes cortes não foram confeccionados para a observação desta característica no material aqui descrito, não foi possível fazer tal comparação.

No entanto, segundo a diagnose revista para o gênero *Xenacanthus* feita por Hampe (2003), dentes deste gênero apresentam cúspides laterais usualmente lanceoladas em secção transversal com bordas laterais lisas; número consistentemente grande de foramens nutritícios perfuram a base. Estas características são tanto visualizadas nos espécimes do presente trabalho como também as são nos dentes estudados por Richter (2005) que afirma que *Wurdigneria obliterata* compartilha todas as características morfológicas externas observadas em *Xenacanthus santosi*, embora seja diferente histologicamente. Richter (2005) menciona que dentes tricuspídeos com obliteração dos canais pulpares por osteodentina parece ter uma importância sistemática relevante. Segundo esta autora, poucos tubarões apresentam esta característica e, esta é compartilhada entre *Wurdigneria obliterata* e tubarões da família Diplodoseleachidae, aproximando assim esta espécie desta família.

A maioria das características observadas externamente nos exemplares MCN.P.1088, MCN.P.1089, MCN.P.1091, MCN.P.453, MCN.P.1090 remetem a determinação do referido material a *Xenacanthus santosi*, exceto pela presença de carenas nas cúspides de *X. santosi* ausentes no material aqui estudado. As características externas observadas são também compatíveis com aquelas de *Wurdigneria obliterata*, que como mencionado por Richter (2005), são muito similares a *X. santosi*. Este impasse só poderá ser resolvido por meio de estudo histológico do material, permanecendo, por enquanto, em posição sistemática incerta entre as duas espécies.

4.2.1. Heterodontia e desgaste

Com relação ao desgaste dos dentes, Ragonha (1984) menciona que este pode ocorrer de duas formas: ou pela oclusão dos dentes durante a vida ou então durante o transporte do dente após a morte do animal, ou seja, por processos tafonômicos.

Para Ragonha (1984) o desgaste durante a vida do animal é evidenciado quando se observa uma cúspide mais exigida do que a outra, sendo bastante distintivo do desgaste por abrasão. Nos exemplares MCN.P.1088, MCN.P.1090 e MCN.P.453 observou-se o desgaste diferencial causado pela oclusão dos dentes, observando chanfraduras na superfície das cúspides (MCN.P.453, MCN.P.1088 e MCN.P.1090), na lateral da base (MCN.P.1088) ou supressão da cuspicula (MCN.P.1088 e MCN.P.1090).

Para Ragonha (1984) os hábitos alimentares destes elasmobrânquios seriam muito similares ao dos tubarões atuais em virtude da organização dos dentes. Os dentes pontiagudos são utilizados para agarrar presas ou então arrancar seus pedaços. Segundo Ragonha (1984), os sinais de desgaste por oclusão observados indicariam que os xenacantódios triturariam as presas antes de engolir.

Um fator que poderia contribuir para o desgaste das cúspides dos Xenacanthida seria a alimentação por predação, preferencialmente de peixes paleonisciformes, cujas escamas ganóides espessas e constituídas por tecido ósseo, dentário e esmalte, ofereceriam resistência aos dentes do predador causando desgaste, como já fora sugerido anteriormente por Ragonha (1984). Escamas de peixes paleonisciformes são ocorrem em grandes quantidades formando níveis de acumulação conhecidos como *bone beds* (leito de ossos) e justamente nestes níveis é que foram encontrados os dentes Chondrichthyes e os espinhos de nadadeira do presente trabalho, condições similares às observadas por Ragonha (1984) que sugeriu que os Xenacanthida poderiam se alimentar destes peixes.

Já na abrasão se observa que o dente como um todo apresenta evidências de desgaste e não em partes específicas como, por exemplo, só nas cúspides (RAGONHA, 1984). Segundo Benton (2008) este tipo de desgaste pode ser dividido em quatro estágios, desde quando as cúspides são encontradas sem nenhuma evidencia de desgaste até quando as saliências são perdidas e se tornam uma partícula. Somente o estágio 0 (na qual o dente sofreu pouco ou nenhum desgaste) mencionado por Benton (2008), foi observado nos exemplares do presente trabalho.

Para Ragonha (1984) a abrasão com o substrato e o desgaste por oclusão causa a falsa impressão de que as cúspides possuíam originalmente comprimento desigual, enquanto que na verdade as cúspides ao serem formadas teriam sempre o mesmo tamanho. Para o mesmo autor, cúspides com tamanhos similares seriam privilégio de dentes que sofreram pouco ou nenhum efeito da abrasão, ou então não foram dentes de substituição, ou seja, não funcionais.

Hampe (1988) organizou e reconheceu uma série de dentes de xenacantídeos como uma sequência desde a sínfise até a região mais distal, demonstrando que o grupo possui heterodontia.

Para Richter (2005) os dentes de *Wurdigneria obliterata* possuem variação de tamanho e de morfologia de acordo com diferentes estágios ontogenéticos e com possível heterodontia conforme diferentes posições do dente dentro da arcada. Para esta autora, dentes laterais apresentam tipicamente uma de suas cúspides laterais levemente inclinadas, como nos exemplares MCN.P.1088, MCN.P.1091, MCN.P.453, MCN.P.1090, refutando o que foi dito por Ragonha (1984). Já os dentes mesiais apresentam uma simetria bilateral mais evidente, como foi observado no espécime MCN.P.1089.

4.3. Paleoambiente da Formação Rio do Rasto

Diversos espinhos de *Sphenacanthus* e *Ctenacanthus* têm sido encontrados em formações em que os ambientes geradores eram dulcícolas ou então parálidos, sendo considerados como eurihalinos por alguns autores (ZANGERL, 1981; SILVA-SANTOS, 1994). O próprio gênero *Sphenacanthus* foi criado com base em um espinho extraído de uma matriz calcária de água doce (Agassiz 1837 *apud* Maisey, 1982). Maisey (1982) menciona que *Sphenacanthus* possa ter habitado águas menos salinas, não os colocando em águas francamente doces. Assim, Chahud (2007) menciona que provavelmente este gênero tenha habitado diferentes ambientes, não sendo um confiável indicador paleoambiental.

Dick (1998) menciona que algumas espécies de *Sphenacanthus*, *Tristychius* e *Diplodoselache* foram encontradas em rochas formadas em ambiente de grandes lagos salobros e de água doce. *Sphenacanthus hybodontis* foi encontrado associado à fauna de água doce em amostras britânicas. Para Baird (1978) e Dick *op. cit.*, está claro que muitos tubarões Paleozóicos e Mesozóicos viveram em ambiente de água doce. Este seria o caso de *Sphenacanthus*, que poderiam ser considerados bons indicadores deste tipo de ambiente e a ocorrência deste gênero com dentes de Xenacanthida em um mesmo nível estratigráfico reforça a idéia de um ambiente dulcícola.

No caso da Formação Rio do Rasto, como foi mencionado anteriormente, o ambiente gerador seria de água doce, correspondendo a um sistema complexo de ambientes fluviais e lacustres com respectivos deltas, sendo que tais lagos seriam proporcionalmente grandes (LAVINA, 1991). Esta condição paleoambiental é reforçada tanto pela presença de ampla flora quanto de fauna associadas. A flora seria representada principalmente por *Glossopteris*, *Pecopteris*, *Paracalamithes* e *Schizoneura* (ROHN, BABINSKI & RÖSLER 1984; ROHN *et al.*, 1997; ROHN & RÖSLER, 2000; STOLLHOFEN *et al.*, 2000). A fauna de invertebrados inclui bivalves e conchostráceos, enquanto que os vertebrados incluem o anfíbio *Australerpeton*, o réptil *Pareiasaurus*, espécies de peixes e icnofósseis de *Dicynodontipus* e *Rhincosauroides* (ARAÚJO-BARBERENA, 1985; VEGA-DIAS, DIAS & RICHTER, 2000; DIAS & SCHULTZ, 2003; LEONARDI, SEDOR & SILVA, 2002). Este conjunto faunístico também pode ser considerado como evidência que comprova que o ambiente da Formação Rio do Rasto era continental e, portanto, de água doce (LANGER *et al.*, 2008).

Dick (1998) encontrou restos de *Xenacanthus* associados com um espécime completo de *Sphenacanthus* e como mencionado acima, afirmou que estes seriam dulcícolas. No presente trabalho, a mesma associação foi encontrada, especialmente no caso dos exemplares MCN.P.440 (*Sphenacanthus*) e MCN.P. 1088 (*Xenacanthus*) o que,

mais uma vez, fortalece a interpretação da Formação Rio do Rasto como continental e de água doce, corroborando também a argumentação de Dick (1998) de que estes tubarões teriam vivido em ambiente lacustre.

5. Conclusões

Nos sedimentos do Membro Serrinha da Formação Rio do Rasto ocorrem duas formas de elasmobrânquios. Uma relacionada aos Xenacanthida e outra identificada como *Sphenacanthus* sp. A ocorrência destas duas formas de tubarão é compatível com as interpretações paleoambientais mais recentes para esta unidade estratigráfica, ou seja, ambientes continentais fluviais, deltaicos e lacustres.

Os dentes dos xenacantídeos estudados apresentam porções desgastadas devido ao processo de oclusão, o que pode ser indicativo de que estes tubarões seriam os prováveis predadores ou até mesmo necrófagos dos peixes paleonisciformes encontrados nos mesmos níveis de sedimentação.

As determinações taxonômicas obtidas para os espécimes atribuídos aos Xenacanthida são preliminares, sendo necessária à confecção de lâminas histológicas para observação da obliteração ou não dos canais pulpares, estruturas importantes na determinação dos dentes às espécies *Xenacanthus santosi* ou *Wurdigneria obliterada*.

6. Referências

- ALVES, Y. M.; SOUZA, F. E. S.; MARINHO, T. S. & CANDEIRO, C. R. A. Paleoiçtiofauna da Formação Pedra de Fogo (Permiano Inferior) do Estado do Tocantins. In: **Paleontologia em Destaque**, Ed. especial maio, 2008 (a) . p. 26.
- ALVES, Y. M.; TAVARES, L. F. S.; MATOS DA SILVA, W. & CANDEIRO, C. R. A. Um Ctenacanthidae (Chondrichthyes, Elasmobranchii) da Bacia do Parnaíba, Estado do Tocantins, Brasil. III Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados - Neuquén, Patagonia, Argentina. In: **Libro de Resúmenes** (b), 2008. p. 10.
- ALVES, Y. M.; TAVARES, L. F. S.; SOUZA, F. E. F.; SILVA, K. R., ALMEIDA L. O. & CANDEIRO, C. R. A. Vertebrate Paleontology of Parnaíba Basin (Paleozoic) in southern Maranhão state and northern Tocantins state, Brazil. In: **Paleontologia em Destaque**, Ed. especial maio, 2008 (c). p. 27.
- ARAÚJO-BARBERENA, D. C. Armadura osteodérmica de *Pareiasaurus americanus* Araújo, 1985 (Cotylosauria, Procolophonia, Pareiasauroidea), do Permiano Superior do Rio Grande do Sul. **Paula-Coutiana**, 1987. 1: 11-16.
- BAIRD, D. Studies on Carboniferous freshwater fishes. **American Museum Novitates**, 1978.641: 1-22.
- BARBERENA, M. C. *Australerpeton cosgriffi* n.g., n.sp., a Late Permian Rhinesuchoid amphibian from Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 1998. **70**(1):125-137.
- BARBERENA, M. C.; ARAÚJO-BARBERENA, D. C.; LAVINA, E. L. & FACCINI, U. F. The evidence for close paleofaunistic affinity between South America and Africa, as indicated by Late Permian and Early Triassic Tetrapods. Gondwana Seven Proceedings. 7th **International Gondwana Symposium**, São Paulo, 1991. p. 455-466.
- BARBERENA, M.C.; ARAÚJO, D. C. & LAVINA, E. L. Late Permian and Triassic tetrapods of Southern Brazil. **National Geographic Research**, 1985. n. 1:5-20.
- BARBERENA, M.C. & ARAÚJO, D.C. Tetrapodos fósiles de Sudamerica y Deriva Continental, In: **Congreso Argentino de Paleontologia e Bioestratigrafia**, Tucumán, 1976. p. 1: 497 – 504.
- BARBERENA, M. C.; CORREIA, N. R. & AUMOND, J. J. Contribuição à estratigrafia e bioestratigrafia do Grupo Passa Dois na Serra do Cadeado (Nordeste do Paraná, Brasil). **Revista Brasileira de Geociências**, 1980.v. 10, 268-275.
- BARBERENA, M. C. & DAEMON, R. F. A primeira ocorrência de Amphibia (Labyrinthodontia) na Formação Rio do Rasto; implicações geocronológicas e estratigráficas. Sociedade Brasileira de Geologia. São Paulo, Brasil. **Anais do Congresso**, 1974. 28, Vol. 2:251-261.

BARBERENA, M. C. & DIAS, E.V. On the presence of a short-snouted rhinesuchoid amphibian in the Rio do Rasto Formation (Late Permian of Paraná Basin, Brazil). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 1998. **70**(3):465-468.

BENTON, M. J. **Paleontologia dos Vertebrados**. São Paulo: Atheneu Editora, 2008. 446 p.

CAMP, C. L. & HANNA, D. G. **Methods in Paleontology**. Berkeley, University California Press, 1937. 153 p.

CAMPANELLI, L. C. & FERNANDES, M. A. Análise da eficiência de diferentes ácidos no processo de remoção dos restos fossilíferos de peixes, em rochas permianas da Formação Corumbataí (Rio Claro – SP). In: **Paleontologia em Destaque**, Ed. especial maio, 2008. p. 59.

CHAHUD, A. **Paleontologia de Vertebrados da Transição entre os Grupos Tubarão e Passa-Dois (Neopaleozóico) no Centro-Leste do Estado de São Paulo**. Programa de Pós-Graduação, Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo, Tese de Mestrado, 2007.173p.

CHAHUD, A. & FAIRCHILD, T. R. Vertebrados Paleozóicos do Estado de São Paulo. In: CARVALHO, I.S.; CASSAB, R.C.T.; SCHWANKE,C.; CARVALHO, M.A.; FERNANDES, A.C.S.; RODRIGUES,M.A.C.; CARVALHO, M.S.S.; ARAI, M & OLIVEIRA, M.E.Q. **Paleontologia: Cenários da Vida**. Rio de Janeiro: Editora Interciência Ltda, 2007. Volume 1: p. 101-110.

CISNEROS, J. C.; ABDALA, F. & MALABARBA, M. C. Pareiasaurids from the Rio do Rasto formation, Southern Brazil: Biostratigraphic implications for the Permian faunas of the Paraná Basin. **Revista Brasileira de Paleontologia**, 2005.8(1):13-24.

DIAS, E.V. New fish (Actinopterygii, Platysomidae) from the Upper Permian of Paraná Basin, Brazil. **Ameghiniana**, Buenos Aires, 1996. 33:463.

DIAS, E. V. & BARBERENA, M. C. A temnospondyl amphibian from the Rio do Rasto Formation, Upper Permian of Southern Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 2001. **73**(1):135-143.

DIAS, E.V. & RICHTER, M. On the squamation of *Australerpeton cosgriffi* Barberena 1998, a temnospondyl amphibian from the upper Permian of Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 2002.**74**(3):477-490.

DIAS, E. V. & SCHULTZ, C. L. The first paleozoic temnospondyl postcranial skeleton from South America. **Revista Brasileira de Paleontologia**, 2003. **6**:29-42.

DICK, J. R. F. *Sphenacanthus*, a Palaeozoic freshwater shark. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 1998. 122: 9–2.

DUFFIN, C.J., RICHTER, M. & NEIS, P.A. Shark remains from the Late Carboniferous of the Amazon Basin, Brazil. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paleontologie Monatshefte**, 1996. **1996**(4):232-256.

FIGUEIREDO, A. E. Q.; CISNEROS, J. C.; DENTZIEN-DIAS P. C. & LIPARINI, A. Una nueva localidad con peces fósiles en La Formación Rio do Rasto (Pérmico: Guadalupiano), Rio Grande del Sur, Brasil. III Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados - Neuquén, Patagonia, Argentina. In: **Libro de Resúmenes**, 2008. p. 93.

GORDON JR., O. Classificação das formações gonduânicas do Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul. D.N.P.M. Divisão de Geologia e Minerais, **Notas Preliminares e Estudos**, 1947, nº 38, 20p.

HAMPE, O. On the Dentition of *Orthacanthus* (Chondrichthyes, Xenacanthida) Upper Carboniferous-Lower Permian. **Palaeontologische Zeitschrift**, 1988. **62**(3-4):285-296.

HAMPE, O. Revision of the Xenacanthida (Chondrichthyes: Elasmobranchii) from the Carboniferous of the British Isles. **Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences**, 2003. **93**:191-237.

JOHNSON, G.D. Dentitions of Late Palaeozoic *Orthacanthus* species and new species of *Xenacanthus* (Chondrichthyes: Xenacanthiformes) from North America. **Acta Geologica Polonica**, 1999. Vol. 49, No. 3: 215-266.

LANGER, M. C. The first record of dinocephalians in South America: Late Permian (Rio do Rasto Formation) of the Paraná Basin, Brazil. **Neues Jahrbuch für Geologie Paläontologie Abh**, 2000. 215(1):65-95.

LANGER, M. C.; ELTINK, E.; BITTENCOURT, J. S. & ROHN, R. Serra do Cadeado, PR: Uma janela paleobiológica para o Permiano Sul-americano. In: WINGE, M.; SHOBHENHAUS, C.; SOUZA, C. R. G.; FERNANDES, A. C. S.; BERBERT-BORN, M. & QUEIROZ, E. T. **Sítios Geológicos e paleontológicos do Brasil**, 2008. Disponível em: <<http://www.unb.br/ig/sigep/sitio007/sitio007.pdf>>. Acesso em: 13/10/2009.

LAURINI, C. R.; LANGER, M. C. & RICHTER, M. Chondrichthyan teeth from the Rio do Rasto Formation, Permian of Brasil. 69th Annual Meeting Society of Vertebrate Paleontology, 2009, Bristol-UK. Program & Abstracts. In: **Journal of Vertebrate Paleontology**, 2009. v. 29. p. 133A-133A.

LAVINA, E. L. **Geologia sedimentar e paleogeográfica 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, 1991. 333p.

LEIGGI, P. & MAY, P. **Vertebrate Paleontological Techniques**. Cambridge: Cambridge University Press, 1994. 344 p.

LEONARDI, G. SEDOR, F. A. & SILVA, R. C. Pegadas de répteis terrestres na Formação Rio do Rasto (Permiano Superior da Bacia do Paraná), Estado do Paraná. **Arquivos do Museu Nacional**: 2002. **60**(3):213-216.

LONG, J. A. **The rise of fishes**: 500 million years of evolution. 1ª Reimpressão. Maryland: John Hopkins University Press, 1996. 223 p.

MAISEY, J.G. Studies on the Paleozoic Selachian Genus *Ctenacanthus* Agassiz No. 1. Historical Review and Revised Diagnosis of *Ctenacanthus*, With a List of Referred Taxa. **American Museum Novitates**, 1981. 2718:1-21.

MAISEY, J. G. Studies on the Paleozoic Selachian Genus *Ctenacanthus* Agassiz No. 2. *Bythiacanthus* St. John and Worthen, *Amelacanthus*, New Genus, *Eunemacanthus*, St. John and Worthen, *Sphenacanthus* Agassiz, and *Wodnika* Münster. **American Museum Novitates**, 1982. 2722:1-24.

MAISEY, J. Studies on the Paleozoic Selachian Genus *Ctenacanthus* Agassiz. No. 3. Nominal Species Referred to *Ctenacanthus*. **American Museum Novitates**, 1984. 2774:1-20.

MALABARBA, M.C.; ABDALA, F, WEISS, F. E. & PEREZ, P. A. New data on the Late Permian vertebrate fauna of Posto Queimado, Rio do Rasto Formation, Southern Brazil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, 2003.6:49-54.

MENDES, J. C. The Passa Dois Group (The Brazilian Portion of the Paraná Basin). In: BIGARELLA, J. J.; BECKER, R. D. & PINTO, J. D. **Problems in Brazilian Gondwana Geology**. Curitiba: Papelaria Max Roesner Ltda, 1967. 344 p.

MOY-THOMAS, J.A. & MILLES, R. **Paleozoic Fishes**. 2ª Edição. London: Chapman and Hall Ltd, 1971. 259p.

RAGONHA, E. W. Taxionomia de dentes e espinhos isolados de *Xenacanthodii* (Chondrichthyes, Elasmobranchii) da Formação Corumbataí. Considerações Cronológicas e Paleoambientais. Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo, Tese de Doutorado, São Paulo: 1984.166p.

RAGONHA, E. W. Ictiodorielite de Base Bulbosa. Evidências de um possível processo articulatorio. CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA. In: **Anais do XI Congresso Brasileiro de Paleontologia**, 1989 (a). Curitiba. p. 177-181.

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

- RICHTER, M. Situação da Pesquisa Paleoiictiológica no Paleozóico Brasileiro. In: **Coletânea de Trabalhos Paleontológicos: Série Geologia Seção de Paleontologia e Estratigrafia**. Brasília: DNPM, 1985. p. 105-110.
- RICHTER, M. A new xenacanthid shark (Chondrichthyes) from the Terezina Formation, Permian of the Paraná Basin, Southern Brazil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, 2005. 8(2):149-158.
- RICHTER, M. & LANGER, M. C. Fish remains from the Upper Permian Rio do Rasto Formation (Paraná Basin) of southern Brazil. **Journal of African Earth Sciences**, 1998. v. 27, n. 1^a: 158-159.
- ROHN, R. BABINSKI, M. E. C. B. O & RÖSLER, O. *Glossopteris* da Formação Rio do Rasto no sul do Estado do Paraná. XXXIII Congresso Brasileiro de Geologia, Rio de Janeiro. In: **Anais**, 1984.1047-1061.
- ROHN, R. & RÖSLER, O. Middle to Upper Permian Phyt stratigraphy of the Eastern Paraná Basin. Revista Geociências Guarulhos. **Geociências**, 2000. V (nº especial):69-73.
- ROHN, R.; RÖSLER, O.; PENNATTI, J-R. R.; DAVIES, H-P. K. & CAVALHEIRO, M. C. T. Ocorrências de Macrofitofósseis nas Formações Terezina e Rio do Rasto (Permiano Superior da Bacia do Paraná) na região de Cândido Abreu-Reserva, Estado do Paraná, Brasil. Revista da Universidade de Guarulhos. **Geociências**, 1997. II (nº especial):69-75.
- ROMER, A.S. **Vertebrate Paleontology**. University of Chicago Press. 3º Ed. 1966. 468p.
- SANTOS, O. S. **Técnicas de Preparação de Fósseis**. Brasília: DNPM, 1985. 127 p.
- SEDO, F. A. & SILVA, R. C. Associação Faunística do Membro Morro Pelado, Formação Rio Rasto (Permiano Superior da bacia do Paraná) na localidade de São Jerônimo da Serra, Paraná. CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 2001. In: **Boletim de Resumos**. Rio Branco. p.179.
- SEDO, F. A.; PAULIV, V. E. & DIAS, E. V. Ichthyodorulitos (Chondrichthyes, Ctenacanthiformes) nos membros Morro Pelado e Serrinha da Formação Rio do Rasto (Permiano Superior) da Bacia do Paraná no Estado do Paraná. *Paleo* 2008. In: **Paleontologia em Destaque**, 2009. 62: 19.
- SILVA-SANTOS, R. Duas novas formas de Elasmobrânquios do Paleozóico do Meio Norte, Brasil. In: **Anais da Academia Brasileira de Ciências**. XVIII (4): 281-287. 1946.
- SILVA-SANTOS, R. Um *Ctenacanthus* do Gondwana brasileiro. In: **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 1947. XIX (3) 247-253.
- SILVA-SANTOS, R. & SALGADO, M. S. Um Espinho de *Xenacanthus* do Carbonífero do Estado do Maranhão. In: **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 1970. 42 (2): 223-227.

SILVA-SANTOS, R. Paleioictiofauna da Formação Pedra de Fogo. Bacia do Parnaíba, NE do Brasil: II Eugeneodontida – Agassizodontidae. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 1994. 66(4):413-424.

SOUZA, F. E. S.; ALVES, Y. M.; MARINHO, T. S. & CANDEIRO, C. R. A. Diversidade de Chondrichthyes da Formação Pedra de Fogo (Permiano Inferior) Bacia do Parnaíba. In: **Paleontologia em Destaque**, Ed. especial maio, 2008. p. 192.

STOLLHOFEN, H.; STANISTREET, I.G.; ROHN, R.; HOLZFORSTER, F. & WANKE, A. The Gai-As Lake System, Northern Namibia and Brazil. In: Gierlowski-Kordesch, E.H.; Kelts, K.R. (org.). *Lake basins through space and time*. Tulsa: AAPG, 2000. p. 87-108.

TEIXEIRA, W.; TOLEDO, M. C. M.; FAIRCHILD, T.R. & TAIOLI, F. **Decifrando a Terra**. São Paulo: Oficina de Textos. 2ª Reimpressão: 2003. 568 p.

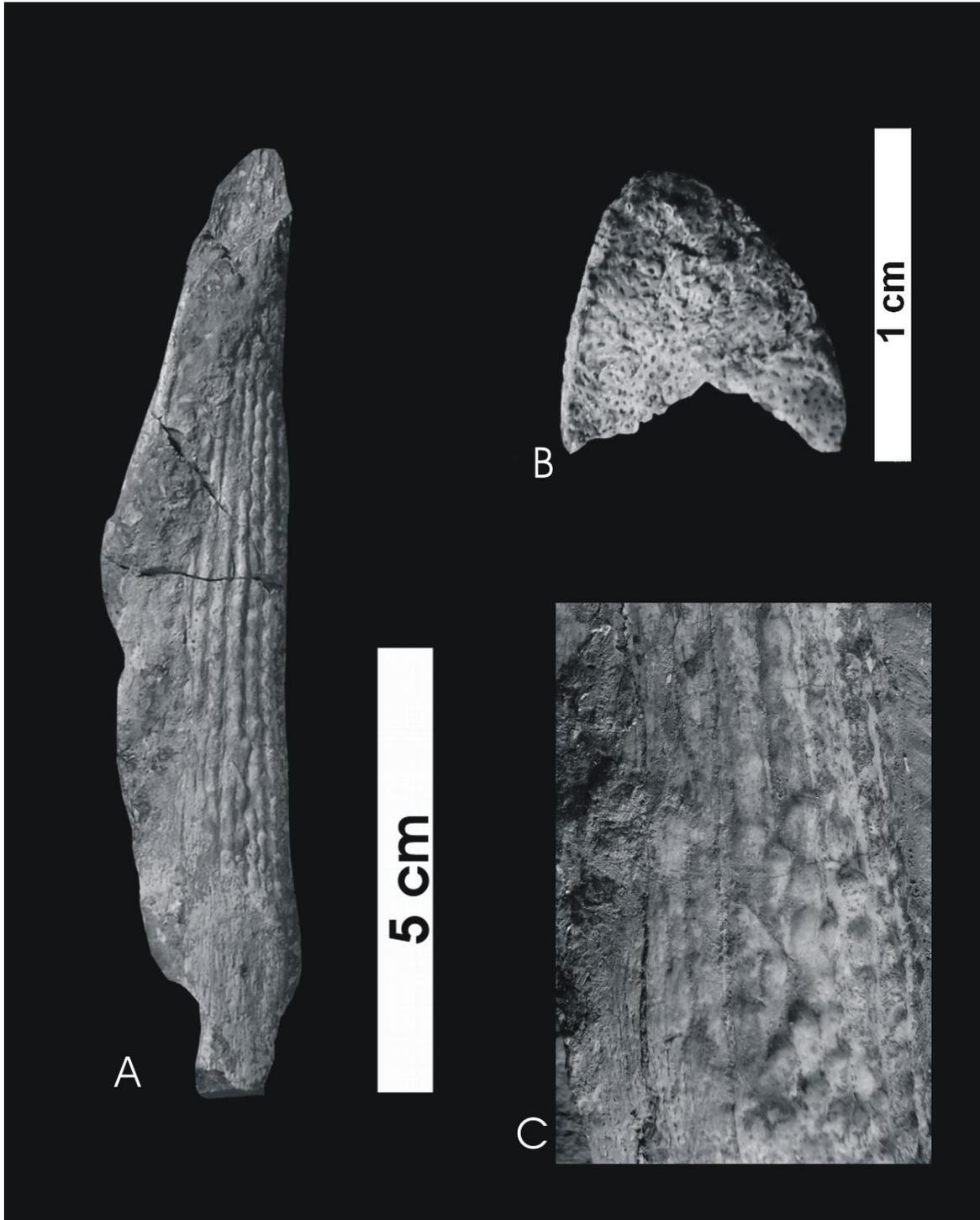
TOLEDO, C.E.V.; BERTINI, R.J. & SANTUCCI, R.M. Nota preliminar sobre uma ocorrência de Xenacanthiformes na Formação Irati do Estado de São Paulo, Grupo Passa Dois, Permiano da Bacia do Paraná. XIX Congresso Brasileiro de Paleontologia e VI Congresso Latino Americano de Paleontologia. Aracaju, Sergipe. In: **Boletim de Resumos**. Publicado em cd-rom. 2005.

VEGA-DIAS, C.; DIAS, E. V. & RICHTER, M. Actinoptegygian remains from the Rio do Rasto Formation, Upper Permian of the Paraná Basin, Brazil. **Acta Geologia Leopoldensia**, São Leopoldo, 2000. XXIII(51): 21-31.

WÜRDIG-MACIEL, N. L. Ichthyodontes e Ichthyodorulitos (Pisces) da Formação Estrada Nova e sua Aplicação na Estratigrafia do Grupo Passa-Dois. **Pesquisas**, 1975. 5: 7-85.

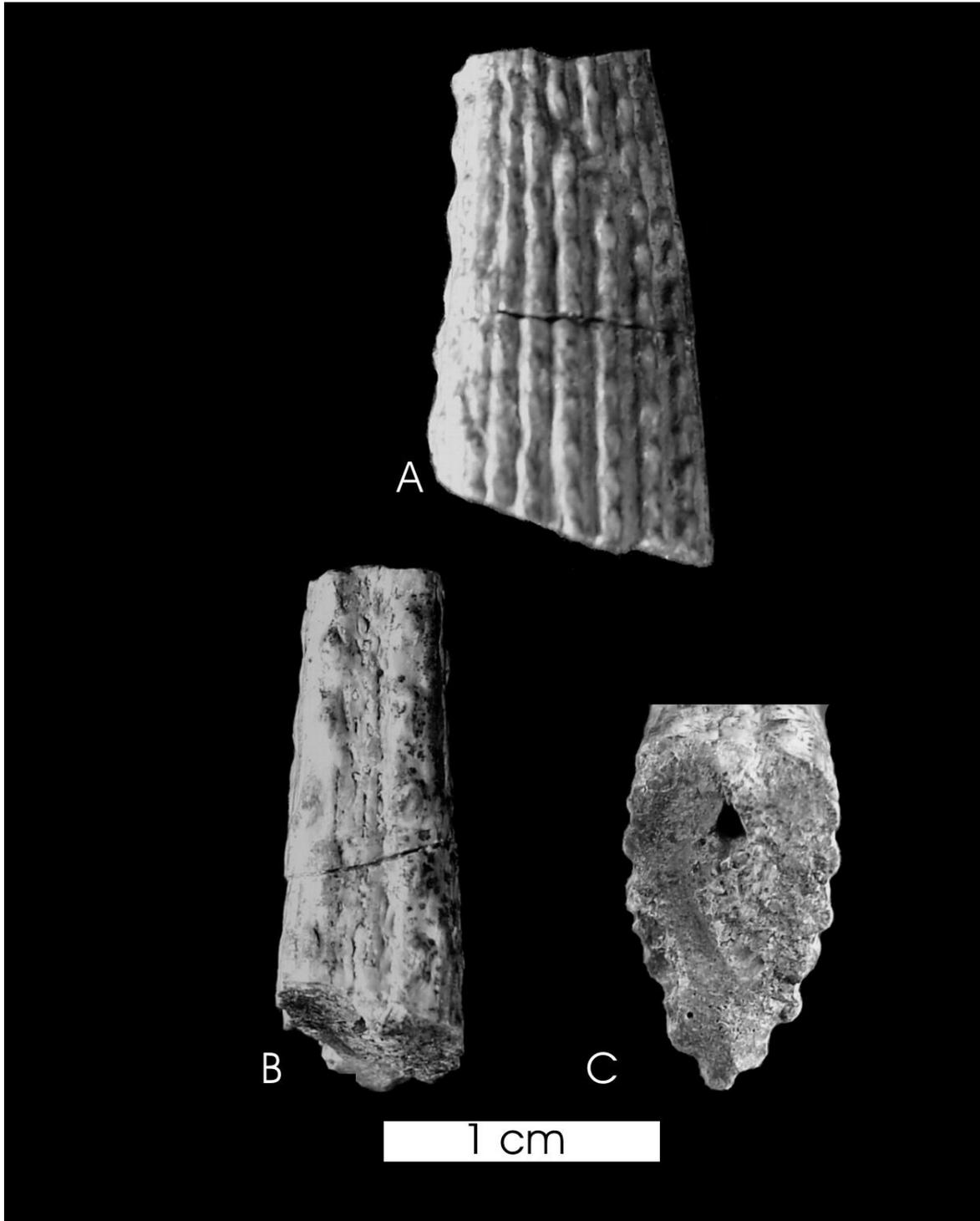
ZANGERL, R. Chondrichthyes I -Paleozoic Elasmobranchii. In: SCHULTZE, H.-P. (ed.) **Handbook of Paleoichthyology**: Stuttgart – New York: Gustav Fischer Verlag. 1981. 3A, 115p.

ESTAMPA I



Espécime MCN.P.440: espinho de nadadeira de *Sphenacanthus* sp. procedente de Jacarezinho (PR). Fig. A: espinho em vista lateral, exibindo a linha oblíqua que limita a porção intramuscular da porção externa ao corpo do animal que apresenta costelas paralelas. Fig. B: região proximal do espinho, onde a região proximal apresenta uma concavidade pronunciada. Fig. C: detalhe das costelas e dos tubérculos do terço proximal do espinho, onde estas se ramificam.

ESTAMPA II



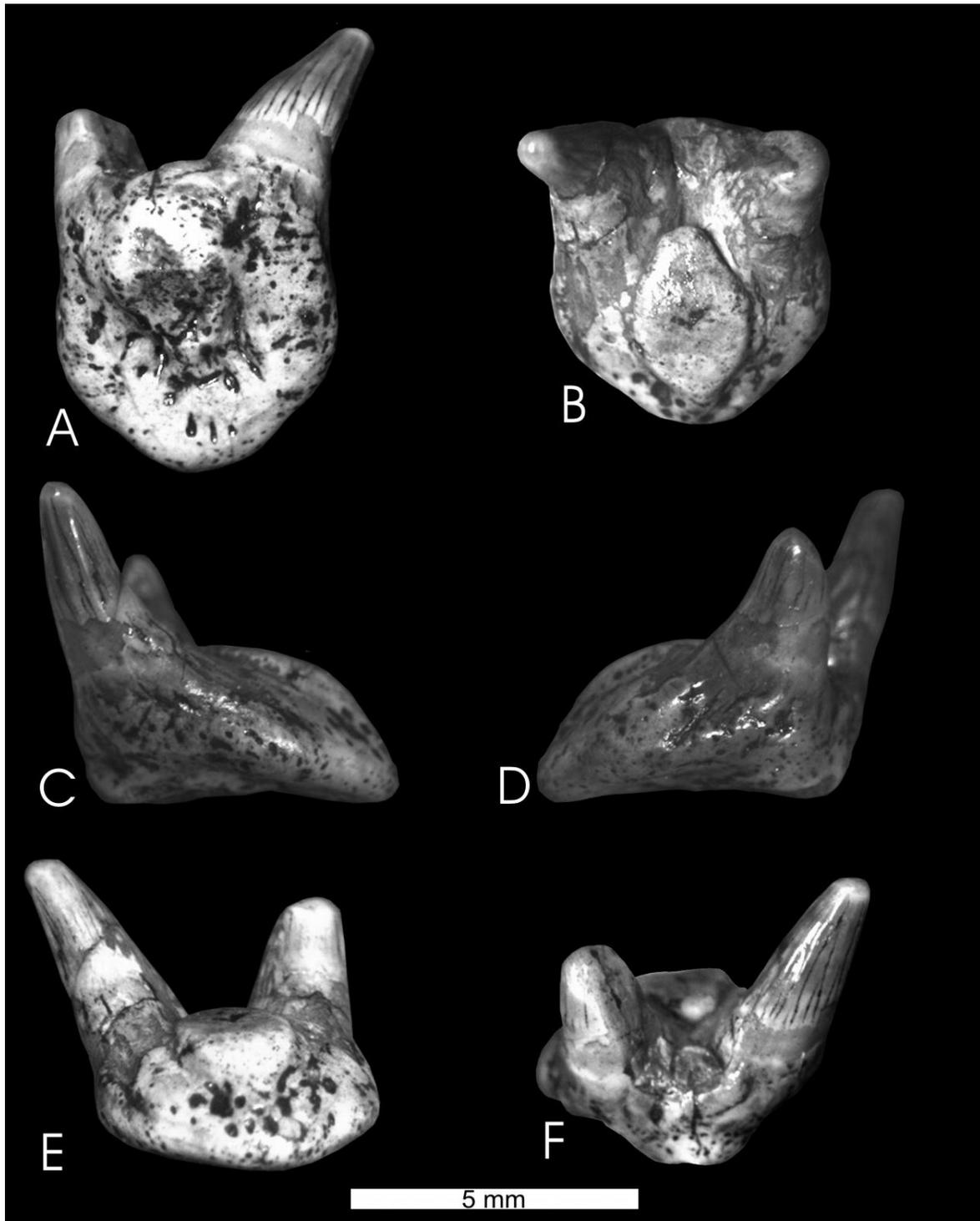
Espécime MCN.P. 703: espinho de nadadeira de *Sphenacanthus* sp. procedente de Jacarezinho (PR). Fig. A: vista lateral do espinho. Fig. B: vista posterior onde os tubérculos das costelas laterais formando uma suave concavidade entre as costelas. Fig. C: espinho em corte longitudinal evidenciando o canal pulpar.

ESTAMPA III



Dentes de Xenacanthida. Fig. A: espécime MCN.P.453 em vista lingual onde se observa o botão apical e as duas cúspides laterais, e também o desgaste por oclusão na região apical da cúspide mesial. Fig. B: espécime MCN.P.453 em vista lateral mesial. Fig. C: espécime MCN.P. 1091 em vista basal, exibindo o tubérculo basal e os poucos forâmens nutritivos desta superfície. Fig. D: espécime MCN.P. 1091 em vista labial. Fig. E: espécime MCN.P. 1091 em vista lateral mesial. Fig.F: espécime MCN.P. 1091 em vista lateral distal.

ESTAMPA IV



Dentes de *Xenacanthida* espécime MCN.P.1088. Fig. A: vista basal mostra o tubérculo basal e os inúmeros forâmens. Fig. B: vista oclusal exibindo o botão apical. Fig. C: vista lateral distal. Fig. D: vista lateral mesial observando uma chanfradura na lateral da base do dente. Fig. E: vista lateral lingual demonstrando o botão apical com contraforte e os forâmens nutritivos em sua base. Fig.F: em vista lateral labial, exibindo as duas cúspides laterais e entre elas o local de fratura da cúspide, e a chanfradura na cúspide lateral mesial.

ESTAMPA V



Dentes de *Xenacanthida* espécime MCN.P.1089. Fig. A: em vista oclusal mostra o botão apical, as cúspides laterais e a cuspícula entre elas. Fig. B: vista basal exhibe o tubérculo basal e os inúmeros forâmens nutritivos. Fig. C: vista lateral distal exibindo as cristas longitudinais da cúspide. Fig. D: vista lateral mesial. Fig. E: vista labial. Fig.F: vista lingual.

ESTAMPA VI



Dentes de *Xenacanthida* espécime MCN.P.1090. Fig. A: em vista basal. Fig. B: vista oclusal. Fig. C: vista lateral distal. Fig. D: vista lateral mesial. Fig. E: vista lingual. Fig.F: vista labial exibindo as duas cúspides laterais e entre elas o local de fratura da cuspícula. Todos com escala de 5 mm.