

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL

INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS

**NOVOS REGISTROS FÓSSEIS DAS BACIAS DO IGUATU,
EOCRETÁCEO, ESTADO DO CEARÁ**

DANIEL COSTA FORTIER

Orientador: Dr. Cesar Leandro Schultz

Porto Alegre – 2008

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL

INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS

**NOVOS REGISTROS FÓSSEIS DAS BACIAS DO IGUATU,
EOCRETÁCEO, ESTADO DO CEARÁ**

DANIEL COSTA FORTIER

Orientador: Dr. Cesar Leandro Schultz

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Ismar de Souza Carvalho – Departamento de Geologia, UFRJ

Profa. Dra. Maria Somália Sales Viana – Curso de Biologia, UEVA

Profa. Dra. Marina Bento Soares – Departamento de Paleontologia e
Estratigrafia, UFRGS

Dissertação de Mestrado apresentada
como requisito parcial para a
obtenção do Título de Mestre em
Geociências.

Porto Alegre – 2008

Fortier, Daniel Costa

Novos registros fósseis das Bacias do Iguatu, Eocretáceo,
Estado do Ceará / Daniel Costa Fortier. - Porto Alegre:
IGEO/UFRGS, 2008.
[241 f.] il.

Dissertação (Mestrado). - Universidade Federal do Rio Grande
do Sul. Instituto de Geociências. Programa de Pós-Graduação em
Geociências. Porto Alegre, RS - BR, 2008.

1. Paleontologia. 2. Fósseis. 3. Bacias do Iguatu. 4. Eocretáceo.
5. Ceará. I. Título.

Dedico este trabalho aos meus pais, André e Susana,
meus irmãos Cláudio, Diana e Sérgio,
e minha noiva Ana Emilia.

AGRADECIMENTOS

Este trabalho foi possível com a ajuda de muita gente, e eu agradeço tanto as coisas boas como as ruins e péssimas:

- Todas as pessoas de Fortaleza que me apoiaram a ir para Porto Alegre;
- A comissão de seleção que me reprovou em 2005, quando eu achava que o mesossauro atravessou o oceano Atlântico nadando do Brasil até a África;
- Prof. Schultz, por ter aceitado me orientar mesmo quando eu não demonstrei nenhuma capacidade;
- Profs. Coimbra, Iannuzzi e Paulo, que acreditaram que eu poderia melhorar;
- Colegas da UFRGS que me animaram durante o período de aluno especial;
- Muitos professores que tiveram a paciência de me ensinar;
- O concurso do DNPM, que passei, mas não entrei;
- A seleção de 2006, que passei, mas fui para Porto Alegre apenas pela metade;
- Muitos outros professores que perderam tempo comigo;
- Colegas, daqui e de fora, que me mandaram muito material bibliográfico para melhorar meu trabalho;
- O concurso do CPRM, que passei para o cadastro de reserva e ainda não fui chamado;
- As distrações do mundo, principalmente TV e PC, que me fizerem perder tempo e não produzir tudo que queria;
- Os amigos da UFRGS, que me divertiram muito;
- A seleção de 2007, que me permitiu voltar para Porto Alegre agora completo;
- Os parentes dos EUA/Canadá, que quando os visitei tiveram paciência de me ensinar inglês;
- O pen-drive que perdeu todos meus arquivos uma vez;
- Os amigos e minha noiva que me apoiaram nos meses finais do mestrado;
- Deus, que apesar de eu não saber encaixá-lo nisso tudo, me fez companhia quando eu estava só e triste, e me acalmou muitas vezes.
- Finalmente, a tudo de bom e ruim que aconteceu nesses últimos anos, e a todos que me ajudaram e me atrapalharam na realização deste trabalho tão importante para mim.

EPÍGRAFE

*“A vida só pode ser compreendida, olhando-se para trás;
mas só pode ser vivida, olhando-se para frente.”*

Sören Kierkegaard

RESUMO

Em Dezembro de 2005, geólogos da Universidade Federal do Rio Grande do Sul realizaram um trabalho de campo nas Bacias do Iguatu (nome dado ao conjunto das bacias de Icó, Iguatu, Lima Campos e Malhada Vermelha), Eocretáceo, Estado do Ceará, com objetivos geológicos e estratigráficos. Durante este trabalho, muitos fragmentos fósseis foram coletados e levados para a UFRGS, onde foram preparados, analisados e estudados no Laboratório de Paleontologia de Vertebrados. Os fósseis foram identificados como um conjunto de fragmentos de um peixe semionotídeo (escamas e ossos cranianos) e um fragmento posterior de um crânio de um crocodilomorfo. O estudo desses fósseis resultou na produção de dois artigos, um sobre o primeiro registro inequívoco de peixes semionotídeos para a Bacia de Icó e o segundo sobre uma nova espécie de um crocodilomorfo susisuquídeo, *Susisuchus jaguaribensis* gen. et sp. nov., encontrado na Bacia de Lima Campos. Este táxon representa a primeira espécie válida de tetrápode descrita para as Bacias do Iguatu. A descrição destes materiais evidencia que o registro fossilífero conhecido para estas bacias está muito aquém do que realmente pode ser encontrado, tornando-se então necessário que novos estudos sejam feitos sobre a paleontologia destes depósitos.

ABSTRACT

On December 2005, geologists of the Universidade Federal do Rio Grande do Sul realized a field work at the Iguatu Basins (name given to the collection of Icó, Iguatu, Lima Campos and Malhada Vermelha basins), Early Cretaceous, State of Ceará, with geologic and stratigraphic purposes. During this work, many fossil fragments were collected and carried to the UFRGS, where these fossils were prepared, analyzed and studied at the Laboratório de Paleontologia de Vertebrados. The fossils were identified as a set of a semionotid fish fragments (scales and skull bones) and a posterior skull fragment of a crocodylomorph. The study of these fossil resulted in the preparation of two papers, one about the first unequivocal record of semionotids fishes from Icó Basin, and the second one about a new species of a susisuchid crocodylomorph, *Susisuchus jaguaribensis* gen. et sp. nov., found in Lima Campos Basin. This taxon represents the first valid species of tetrapod described to the Iguatu Basins. The description of these materials shows that the fossil record known to these basins is below of what really could be found, becoming necessary new studies about the paleontology of these deposits.

SUMÁRIO

Texto explicativo da estrutura da dissertação	09
Capítulo I	11
1. Introdução	11
2. Objetivos	13
3. Estado da Arte	14
3.1. As Bacias do Iguatu	14
3.1.1. Histórico das Pesquisas	16
3.1.2. Geologia	21
3.1.3. Paleontologia	25
3.1.4. Geocronologia e Bioestratigrafia	28
3.1.5. Paleoecologia	30
3.2. Os Semionotidae e seu registro no Mesozóico brasileiro	33
3.3. Os Crocrocodylomorpha e seu registro no Mesozóico brasileiro	41
4. Materiais e Métodos	54
4.1. Material	54
4.2. Preparação	55
4.3. Estudo Anatômico e Taxonômico	55
4.4. Táxons utilizados para comparação	55
4.5. Relações filogenéticas do material de crocobilomorfo	58
5. Análise Integradora: Novos registros fósseis das Bacias do Iguatu	60
5.1. Fósseis de semionotídeos	60
5.2. Fóssil de crocobilomorfo	62
6. Referências	64
Capítulo II - First record of Semionotidae (Neopterygii, Semionotiformes)	
from Icó Basin, Early Cretaceous, northeastern Brazil	
1. Introduction	82
2. Geological Setting	84
3. Material and Methods	86
4. Description	87

5. Discussion	89
6. Conclusions	91
References	92
Figure captions	97
Figures	99
 Capítulo III - A new neosuchian crocodylomorph (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) from the Early Cretaceous of northeastern Brazil	
Brazilian crocodylomorphs	107
Geological Setting	109
Material and Methods	110
Systematic Palaeontology	111
Comparative description	114
Phylogenetic relationships	125
Conclusions	127
References	129
Appendix	140
Plate and text-figure explanations	141
Figures	
 Anexos	
1. Cartas de recebimento dos artigos (Capítulos II e III)	151
2. Artigos completos publicados em periódicos	154
3. Capítulos de livros	159
4. Trabalhos completos em anais de congressos	215
5. Resumos expandidos publicados em anais de congressos	219
6. Resumos publicados em anais de congressos	227

TEXTO EXPLICATIVO DA ESTRUTURA DA DISSERTAÇÃO

A presente dissertação de mestrado foi formatada “na forma de artigos”, segundo as regras do Programa de Pós-Graduação em Geociências, da Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

Este formato difere do modelo tradicional de dissertação quanto à parte principal do trabalho: a produção científica do mestrando. Deste modo, o texto é formado pelos artigos científicos em que o mestrando é primeiro autor e que se referem ao tema principal da dissertação (pelo menos um artigo), precedidos pelo “texto integrador”, e procedidos pela demais produção científica do aluno. Ou seja, comprehende toda a produção científica do aluno no período do Mestrado.

A presente dissertação trata sobre novos e importantes registros fósseis provenientes das Bacias do Iguatu, Eocretáceo, Estado do Ceará, coletados ao longo de um trabalho de campo realizado em Dezembro de 2005 por geólogos da UFRGS.

O primeiro capítulo, ou “Texto Integrador”, tem como objetivo contextualizar, de maneira objetiva, os conteúdos específicos que constam nos artigos científicos produzidos. Compreende a Introdução, Objetivos (gerais e específicos), Estado da Arte, Materiais e Métodos, Análise Integradora e Referências (formato ABNT, segundo regras do PPGGeo-UFRGS). A Análise Integradora é responsável pela apresentação, de forma condensada, dos principais resultados obtidos na dissertação e suas interpretações, com uma avaliação integradora dos resultados. A autoria da publicação de todos os táxons citados neste capítulo está incluída nas Referências.

O segundo capítulo corresponde um artigo científico submetido para a revista *Cretaceous Research*, sobre o primeiro registro inequívoco de escamas de peixes semionotídeos para a Bacia de Icó.

O terceiro e último capítulo, por sua vez, inclui outro artigo científico, este submetido para a revista *Palaeontology*, sobre a descrição, taxonomia e sistemática filogenética do primeiro crocodilomorfo procedente da Bacia de Lima Campos.

Estes dois últimos capítulos estão com as formatações originais requeridas pelas respectivas revistas, exceto quando estas vão encontro com as regras de formatação da própria dissertação, que é então priorizada.

Os anexos trazem as cartas de recebimento dos artigos nas respectivas revistas em que foram submetidos, como também toda a produção científica do aluno no período do mestrado: artigos, capítulos de livro e resumos. Estes últimos foram agrupados em duas páginas do original por uma página da dissertação, para economizar papel e salvar árvores.

CAPÍTULO I

1. INTRODUÇÃO

Em Dezembro de 2005, uma expedição geológica, formada por geólogos da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, realizou um intenso estudo em dezenas de afloramentos das Bacias do Iguatu, centro-leste do Estado do Ceará, com o objetivo de realizar uma análise estratigráfica destas bacias, o que resultou em uma dissertação de mestrado (ARIMA, 2007). O conjunto das bacias de Icó, Iguatu, Lima Campos e Malhada Vermelha, conhecido coletivamente como as “Bacias de Iguatu”, faz parte do universo das bacias interiores do Nordeste do Brasil, cuja gênese está ligada diretamente aos processos tectônicos de rifteamento entre as placas Sul-Americanas e Africana e que deram origem ao Oceano Atlântico Sul. Durante os trabalhos de campo, muitos fragmentos fósseis foram coletados. Estes materiais foram trazidos para a UFRGS e gentilmente doados para a coleção do Laboratório de Paleontologia de Vertebrados, onde foram preparados, tombados e estudados.

Estes materiais foram analisados preliminarmente, constituindo-se de:

- Grande quantidade de escamas e fragmentos de ossos cranianos de peixes semionotídeos, provenientes da Bacia de Icó (FORTIER & SCHULTZ, 2006a);
- Um fragmento craniano de um crocodilomorfo susisuquídeo (FORTIER & SCHULTZ, 2006b; 2007)

Além disso, uma trilha formada por duas pegadas de um pequeno dinossauro terópode foi encontrada na Bacia de Iguatu, constituindo o primeiro registro de dinoturbações para esta bacia (FORTIER & SCHULTZ, 2006a; FORTIER *et al.*, 2006). Este material não será alvo de um estudo mais aprofundado no presente trabalho devido à insuficiência de dados de campo.

O registro fossilífero das Bacias do Iguatu é considerado pequeno e ainda pouco estudado e as referências sobre o mesmo são, em sua maioria, superficiais e esparsas. Ainda assim, já foram registrados fósseis de conchostráceos, ostracodes,

moluscos, larvas de insetos, fragmentos de peixes e “répteis”, polens, esporos, fragmentos vegetais e icnofósseis, principalmente pegadas de dinossauros (TINOCO & MABESOONE, 1975; PONTE *et al.*, 1990). Apesar de existirem menções à presença de “escamas do tipo *Lepidotes*” para a Bacia de Icó, estas foram feitas sem nenhum rigor taxonômico, muito menos sobre um material devidamente tombado e catalogado em uma coleção de uma instituição de pesquisa. Sendo assim, o material aqui apresentado de Semionotidae, grupo ao qual o gênero *Lepidotes* faz parte, constitui o primeiro registro inequívoco deste grupo para aquela bacia. Da mesma forma, diversos trabalhos comentam a presença de “fragmentos de répteis” nestas bacias, também sem nenhuma atribuição taxonômica formal. Nesse contexto, o material de crocodilomorfo aqui descrito representa a primeira espécie válida de tetrápode descrita para as Bacias do Iguatu.

O presente trabalho incluirá, inicialmente, uma revisão geral sobre a geologia e a paleontologia das Bacias do Iguatu e, a seguir, apresentará os resultados de estudos mais aprofundados acerca dos fósseis de semionotídeos e do crocodilomorfo, que resultaram na produção de dois artigos científicos.

2. OBJETIVOS

2.1. Geral

Estudar novos materiais fósseis provenientes das Bacias do Iguatu, centro-leste do Estado do Ceará.

2.2. Específicos

- Realizar um estudo descritivo dos restos fósseis atribuídos a peixes semionotídeos, além de realizar uma comparação morfológica com táxons brasileiros;
- Realizar um estudo descritivo de um fragmento craniano atribuído a um crocodilomorfo, através de duas etapas:
 - Descrever morfologicamente o material, ao mesmo tempo em que é comparado com outros táxons;
 - Realizar uma análise filogenética do referido material, no intuito de melhor entender os relacionamentos filogenéticos deste com outros táxons.

3. ESTADO DA ARTE

3.1. As Bacias do Iguatu

As bacias sedimentares do Iguatu são constituídas por um conjunto de quatro pequenas bacias: Icó, Iguatu, Lima Campos e Malhada Vermelha, que estão inseridas no conjunto das bacias interiores cretáceas do Nordeste do Brasil (Fig. 1 e 2). Localizadas no centro-leste do Estado do Ceará ($38^{\circ}38'00''$ a $39^{\circ}27'30''$ W e $6^{\circ}07'00''$ a $6^{\circ}28'30''$ S), possuem, juntas, uma área total de 1135 km². A altitude varia entre 150 a 370 metros. As bacias repousam sobre o embasamento cristalino da província Borborema, em um complexo sistema de falhas oriundas de um intenso tectonismo. Seus sedimentos, de provável idade Berriasiana-Hauteriviano (andares locais Rio da Serra e Aratu), formam o Grupo Iguatu. Litologicamente, variam entre conglomerados, arenitos, siltitos, argilitos, folhelhos, calcários e margas, formados em leques aluviais, sistemas fluviais entrelaçados e processos flúvio-lacustres. A origem e evolução destas bacias está relacionada com o evento *rifte* que separou os continentes Sul-Americanano e Africano (BEURLEN & MABESSONE, 1969; LEMOS, 1973; MABESOONE & CAMPANHA, 1973/1974; MATOS, 1987; PONTE *et al.*, 1990).

Paleontologicamente, as Bacias do Iguatu podem ser consideradas pouco conhecidas, pois poucos fósseis foram encontrados e devidamente estudados através de trabalhos sistemáticos de identificação (TINOCO & MABESOONE, 1975; PONTE *et al.*, 1990). Apesar das assembléias fossilíferas serem consideradas pouco diversificadas, foram encontrados fósseis de conchostráceos, ostracodes, moluscos, possíveis larvas de insetos, fragmentos de peixes e de répteis, polens, esporos, fragmentos vegetais e icnofósseis de invertebrados e vertebrados, principalmente pegadas de dinossauros terópodes e ornitópodes (TINOCO & MABESOONE, 1975; PONTE *et al.*, 1990; MUSSA *et al.*, 1991; LEONARDI & SPEZZAMONTE, 1994).

Apresentaremos, a seguir, um breve histórico das pesquisas realizadas nestas bacias que tiveram importância para a realização deste trabalho, além de informações concisas sobre sua geologia, paleontologia, bioestratigrafia e idade dos depósitos, além de algumas inferências paleocológicas.

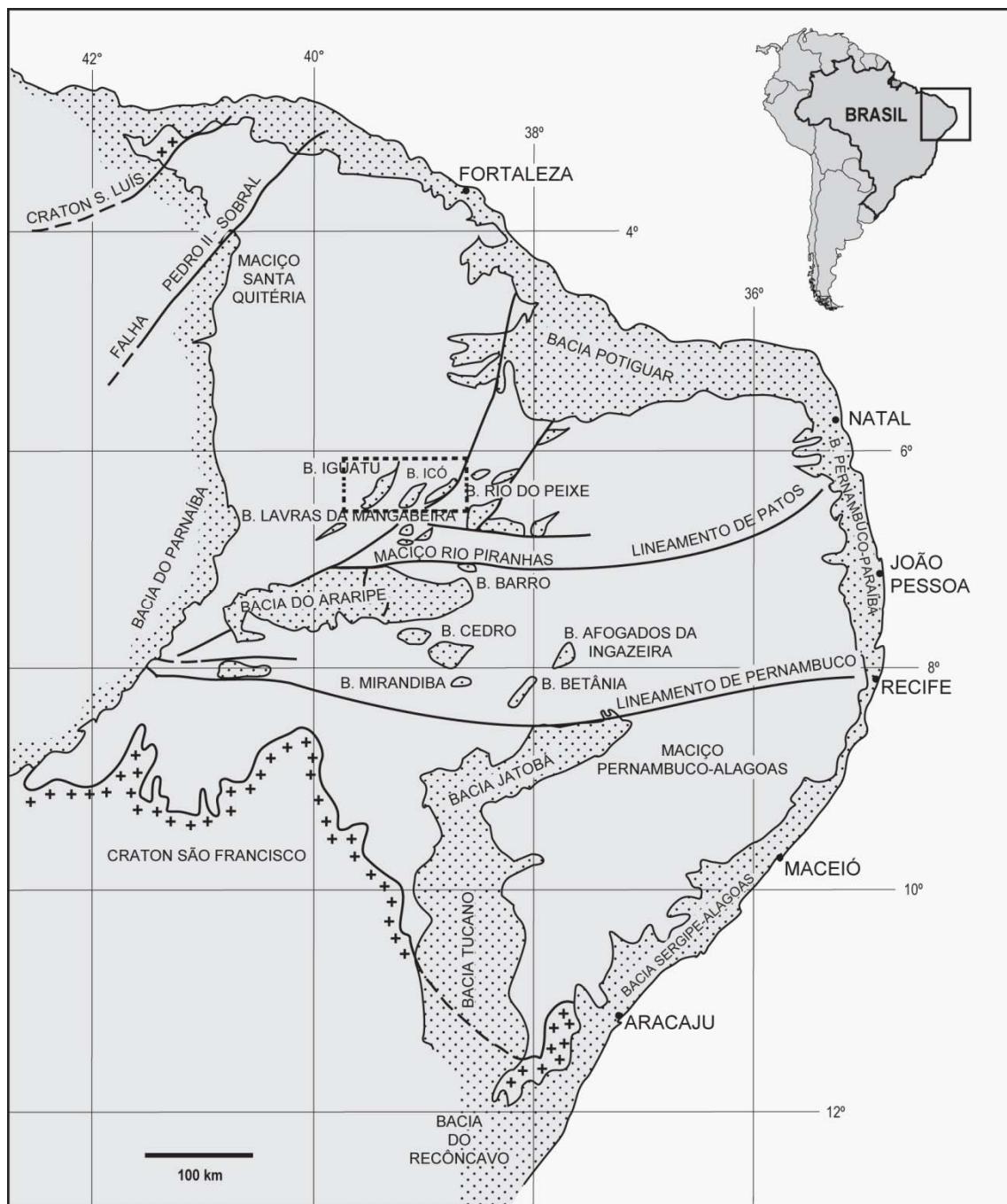


Figura 1. Mapa de localização das principais bacias mesozóicas interiores do Nordeste e bacias maiores adjacentes. O retângulo pontilhado mostra a localização das Bacias do Iguatu. Modificado de Arai (2006b).

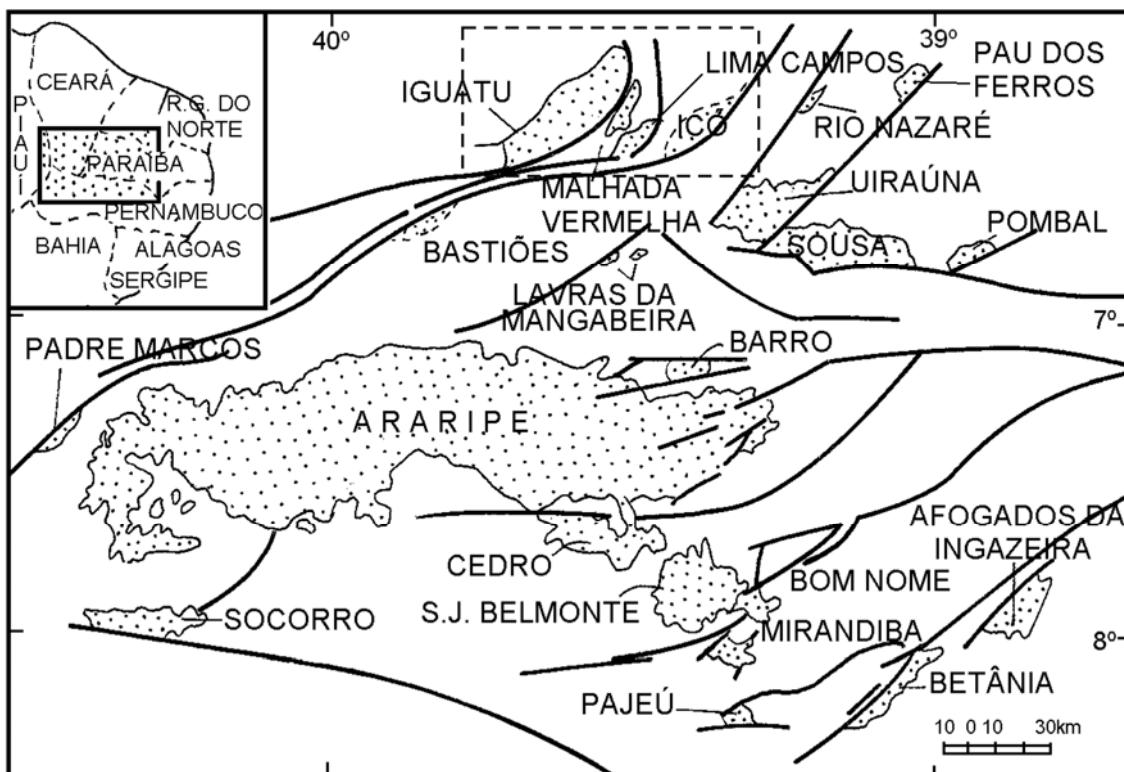


Figura 2. Localização geográfica detalhada das Bacias de Iguatu, Malhada Vermelha, Lima Campos e Icó (retângulo tracejado), no contexto das bacias interiores do Nordeste. Modificado de Carvalho (2000).

3.1.1. Histórico das Pesquisas

As pesquisas nas Bacias do Iguatu tiveram início no começo do século XX, com os trabalhos de Small (1913) e Moraes (1924). Desde então, vários outros trabalhos foram realizados, com o principal enfoque no conteúdo geológico (litológico, estratigráfico e tectônico) (ARIMA, 2007), pouco tendo sido feito acerca do seu conteúdo paleontológico (PONTE *et al.*, 1990).

Small (1913) apresentou o primeiro reconhecimento da existência de uma área sedimentar na região de Iguatu, ao desenhar o “Mapa geológico da Chapada do Araripe e Adjacências”.

Moraes (1924), ao realizar um estudo sobre as serras e montanhas do Nordeste, atribui idade Cretácea para as Bacias do Iguatu, que considerava uma

provável continuação da Série Rio do Peixe. Para a datação, o autor considerou as pegadas de dinossauros encontradas.

Oliveira (1940) designou os sedimentos depositados nas Bacias do Iguatu como pertencentes à Formação Iguatu, comparando esta com a série Rio do Peixe, com a qual compartilharia aspectos litológicos e estruturais.

Cruz (1961, 1962) dividiu os sedimentos da Formação Iguatu em três membros: Inferior Médio e Superior. Além disso, mencionou a presença de ossos de “répteis” com cerca de 10 cm de comprimento, escamas de peixes referidas ao gênero *Lepidotes*, ostracode *Darwinula* e conchostráceo *Cysicus*.

Melo (1961, 1964), ao estudar a geologia da faixa de Igapoí (município de Icó), menciona o achado de ossos de répteis, coquina de *Ostrea*, lamelibrânicos, escamas de peixe, ostracodes (*Darwinula* e *Cyamocypris*) e um fragmento de madeira silicificada.

Os trabalhos da SUDENE-ASMIC (1967) sobre a hidrogeologia da região do Jaguaribe resultaram na subdivisão da Formação Iguatu em seis unidades informais (K1-K6). Além disso, fizeram referência à presença de ostracodes, ossos de répteis e escamas de peixes.

Cruz & Franca (1970) estudaram os sedimentos componentes das Bacias do Iguatu, correlacionando-os com os sedimentos da Bacia do Rio do Peixe, que segundo os autores compartilhavam uma mesma gênese.

Ghignone (1972) fez um estudo paleogeológico das seqüências sedimentares do Nordeste e citou que o conteúdo fossilífero dos sedimentos das Bacias do Iguatu é constituído por ostracodes pertencentes às biozonas 002, 003 e 004 da Série Recôncavo.

Lemos (1973) realizou um trabalho sobre a prospecção de urânio nas Bacias do Iguatu, propondo quatro fácies para os sedimentos destas bacias, sendo o conjunto das mesmas por ele denominado Formação Iguatu. Identificou restos de artrópodes, peixes e plantas.

Mabesoone & Campanha (1973/1974) realizaram um estudo litoestratigráfico nas Bacias do Iguatu, formalizando uma proposta: Grupo Iguatu

(sedimentos cretáceos), constituído pelas formações Quixoá (basal), Malhada Vermelha e Lima Campos (superior), correspondendo, respectivamente, à nomenclatura informal de Inferior, Médio e Superior (CRUZ, 1961, 1962).

Tinoco & Mabesoone (1975) fizeram observações paleoecológicas sobre as Bacias do Iguatu, entre outras. Registraram a presença de uma fauna típica de água doce, com ostracodes, conchostráceos, alguns moluscos, restos de peixes e pegadas de répteis.

Vogel (1976a, 1976b) realizou o primeiro trabalho sistemático sobre restos fósseis provenientes da Bacia de Iguatu, através da descrição de uma nova espécie de peixe semionotídeo, *Lepidotes iguatuensis*. Entretanto, seu status taxonômico é de *nomen nudum*, pois esta espécie não foi formalmente publicada até o presente momento.

Campos *et al.* (1976, 1979), Gomes *et al.* (1981) e Cavalcante & Ferreira (1983) designaram o Grupo Iguatu como Grupo Rio do Peixe, numa tentativa de transposição da nomenclatura adotada na Bacia do Rio do Peixe.

Ferreira (1978, 1998) realizou um estudo faciológico da unidade mais inferior do Grupo Iguatu, a Formação Quixoá, com a seguinte interpretação ambiental: sedimentação contínua em ambiente fluvial com repartição em leques aluviais de piemonte, passando através de canais anastomosados, canais pouco sinuosos até quase meandrantes no centro da bacia.

Petri (1983) e Lima (1983) fizeram um estudo paleoclimático do cretáceo brasileiro, utilizando como evidências a litologia e os palinomorfos. Atribuiu os sedimentos das Bacias do Iguatu aos Andares Rio da Serra- Buracica, que segundo o autor representaria uma idade Valanginiano-Barremiano.

Leonardi & Muniz (1985) e Leonardi & Spezzamonte (1994) fizeram um estudo sobre a icnologia das Bacias do Iguatu, registrando a presença de icnofósseis de invertebrados e, principalmente, pegadas de dinossauros. Estes últimos, porém, foram registrados apenas para as bacias de Malhada Vermelha e Lima Campos.

Ghignone *et al.* (1986) ao estudar a estratigrafia e estrutura das Bacias do Iguatu, subdividiu os sedimentos do Grupo Iguatu em quatro unidades informais (K1 – K4, Tab. 1).

Mussa *et al.* (1989, 1991) realizaram um estudo paleobotânico na Bacia de Lima Campos, informando que a mesma apresentou uma riqueza surpreendente de megafósseis vegetais, embora não tenham descrito formalmente nenhum táxon.

Lima (1990) fez um estudo palinológico na Bacia de Icó, e como resultado pôde atribuir uma idade Aptina para estes depósitos.

Ponte *et al.* (1990) realizaram um estudo sobre a geologia das Bacias do Iguatu, além de uma proposta bioestratigráfica baseada em ostracodes, e de uma proposta para formalização das unidades litoestratigráficas (Tab. 1 e Fig. 8).

Srivastava (1990) fez um estudo sedimentológico nas Bacias do Iguatu, definindo unidades informais para sua litoestratigrafia (Tab. 1), comparando com bacias adjacentes.

Cavalcanti & Viana (1991, 1992) realizaram um trabalho geológico no Cretáceo das Bacias do Iguatu, definindo três unidades litoestratigráficas informais (Inferior, Intermediário e Superior), além de da definição de fácies em cada uma delas (Tab. 2).

Ponte (1992) faz um estudo sobre a origem e evolução das pequenas bacias interiores do Nordeste, e apresenta um modelo temporal para as fases sedimentares destas bacias.

Vasconcelos *et al.* (1993) realizaram um estudo geológico da região centro-sul do Ceará – Folha Iguatu, identificando cinco agrupamentos litológicos distintos: Complexo Cruzeta Indiviso (Arqueano), complexos Granjeiro e Ceará (Proterozóico Inferior), grupo Orós (Proterozóico Médio), bacia transtensiva de Cococi (Proterozóico Superior ao Cambro-Ordoviciano) e sedimentos mesozóicos das bacias de Iguatu, Malhada Vermelha e Lavras da Mangabeira.

Carvalho (1993) realiza um extensivo estudo sobre a conchostracofauna das bacias interiores, inclusive as Bacias do Iguatu, tendo identificado as espécies *Cyzicus brauni* e *Cyzicus pricei*, sugestivas de idade Neocomiana, para as bacias de Iguatu e Malhada Vermelha.

Viana *et al.*, (1993) fizeram um estudo sobre as pegadas de dinossauros nas Bacias de Iguatu, Uiraúna, Souza, Araripe e Cedro, e através da correlação temporal e geográfica, definiram um Megatracksite para este conjunto de icnofósseis.

Ponte Filho (1994) realizou um estudo sobre os sistemas deposicionais nas bacias sedimentares do Iguatu, aplicando conceitos da estratigrafia genética. Propôs uma classificação estratigráfica baseada em tectono-sequências (Tab. 1).

Rohn & Cavalheiro (1996), através de um estudo sobre os conchostráceos das bacias interiores, correlacionaram as Bacias do Iguatu bioestratigráficamente com a Bacia do Rio do Peixe, e temporalmente com a Formação Abaiara (Bacia do Araripe), de idade Cretáceo Inferior.

Nos anos de 1998 e 2000, o “Programa Levantamento Geológico do Brasil”, executado pela CPRM – Serviço Geológico do Brasil, publicou os trabalhos geológicos sobre as folhas Iguatu (VASCONCELOS, 1998), Jaguaribe SW (GOMES, 2000) e Jaguaribe SE (FERREIRA, 2000). Estes trabalhos foram importantes por realizar uma revisão sobre as bacias, bem como produção de mapa geológico e mineralógico.

Viana *et al.* (1999) e Mabesoone *et al.* (1999) realizaram um estudo sobre as bacias interiores do Nordeste quanto ao conteúdo fossilífero, considerando a fauna e flora das Bacias de Iguatu pouco conhecidas e pobemente preservadas. Atribuíram também uma idade Berriasiano-Barremiano (Cretáceo Inferior) para estas bacias com base na assembléia fossilífera.

Brito & Reis (1999) comentaram a presença de fragmentos ósseos desarticulados, atribuídos ao gênero *Mawsonia* devido às grandes dimensões e da ornamentação.

Carvalho (2000, 2004) fez um estudo geológico, paleoambiental e tafonômico a respeito do conjunto de pegadas de dinossauros encontradas nas diversas bacias interiores do Nordeste, interpretando que estes depósitos possuam uma paleoecologia similar e constituem um Megatracksite.

Da Rosa & Garcia (2000) e Garcia *et al.* (2005) fizeram um estudo paleobiogeográfico das bacias interiores durante o Berriasiano, como também um estudo geo-histórico das bacias formadas na depressão Afro-Brasileira, citando as

Bacias do Iguatu dentro deste contexto. Entretanto, estes trabalhos foram sumariamente criticados por Arai (2006b) quanto à distribuição geográfica do Andar Dom João nas bacias interiores.

Arai (2006a, 2006b) fez uma revisão estratigráfica das bacias interiores do nordeste, comentando sobre os problemas existentes sobre o arcabouço estratigráfico apresentados para o Cretáceo inferior destas bacias. Segundo ele, o Andar Dom João (coluna estratigráfica local) pertence ao Jurássico e não está presente nas Bacias do Iguatu.

Hessel (2006a, 2006b) fez uma revisão dos ostracodes mesozóicos das bacias interiores do Nordeste. Segundo a autora, as Bacias do Iguatu tem um registro ostracodológico similar ao da Formação Abaiara (Bacia do Araripe), pela presença de *Darwinula* sp., *Theriosynoecum* sp., *Cypridea* cf. *vulgaris*, *Candona* sp., *Ilyocypris* sp. e *Reconcavona* sp.

A partir de 2006, alguns trabalhos começaram a ser produzidos através de geólogos e paleontólogos da Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Entre os principais trabalhos, podemos citar a dissertação de mestrado de Arima (2007), sobre uma análise estratigráfica das Bacias do Iguatu, e uma revisão sobre a paleontologia destas bacias e novos registros fósseis, realizados por Fortier & Schultz (2006a, 2006b).

3.1.2. Geologia

Os sedimentos das Bacias do Iguatu repousam sobre o embasamento da província Borborema (PONTE *et al.*, 1990), constituído por gnaisses, micaxistos, quartzitos, calcários cristalinos, granitos, metarcórsios e migmatitos. O relevo se apresenta ondulado, às vezes do tipo clástico de meia laranja e abrindo (CASTRO, 1963; LEMOS, 1973).

Durante o Neocomiano (Cretáceo Inferior), com o descolamento das placas do Brasil e da África e, como consequência, a formação do rift, do sul para norte, grandes falhas antigas foram reativadas, como os lineamentos de Patos e Pernambuco, o que resultou na formação das Bacias do Iguatu (BRITO, 1976), limitadas por falhas. Os dois principais sistemas de falhas são NE e NW. A bacia de Iguatu é a maior em área e

não se apresenta muito perturbada tectonicamente, apresentando apenas um dobramento entre as cidades de Iguatu e José de Alencar. Já a bacia de Malhada Vermelha foi bastante afetada pelo tectonismo, sendo constatados dois pequenos sinclinais e um anticlinal. A bacia de Lima Campos também foi afetada pela ação tectônica, com diferentes atitudes das camadas próximas ao embasamento. A Bacia de Icó possui forma alongada no sentido NE, acompanhando o principal sistema de falhas, com a presença de atitudes acentuadas nas camadas ($15\text{--}45^\circ$) (CASTRO, 1963; LEMOS, 1973).

O Grupo Iguatu é formado pelo conjunto de sedimentos das Bacias do Iguatu, oriundos de uma seqüência deposicional Mesozóica (HESSEL, 2006b). Muitos autores dividem este grupo em três unidades litoestratigráficas fundamentais: as formações Icó, Malhada Vermelha e Lima Campos (da base para topo) (PONTE *et al.*, 1990). Entretanto, alguns autores não consideram estas unidades bem definidas, preferindo utilizar unidades informalmente numeradas (CAVALCANTI & VIANA, 1992). A Tabela 1 mostra um resumo das principais propostas litoestratigráficas para o Mesozóico das Bacias do Iguatu. Sobre estes depósitos mesozóicos, há a presença de sedimentos terciários, a Formação Moura (CASTRO, 1963).

Tabela 1. Principais propostas litoestratigráficas para as Bacias do Iguatu.

No presente trabalho utilizaremos a proposta litoestratigráfica de Ponte *et al.* (1990, Fig. 3), por nos parecer a mais simples para os estudos que realizaremos.

A unidade basal, Formação Icó, é composta predominantemente por arenitos finos a conglomeráticos depositados em sistema fluvial. Seu limite superior é gradacional para a próxima unidade, a Formação Malhada Vermelha. Esta é constituída por arenitos de granulometria mais fina, com marcas de ondas, estratificação cruzada e intercalações de calcários e margas, depositadas em um sistema lacustre ou palustre (CARVALHO, 1993). Sobreposta esta, a Formação Lima Campos é constituída por arenitos finos a conglomeráticos com raras intercalações de margas, resultantes da deposição em um sistema fluvial (HESSEL, 2006b). A Figura 4 apresenta uma correlação estratigráfica entre as Bacias de Iguatu, Malhada Vermelha e Lima Campos.

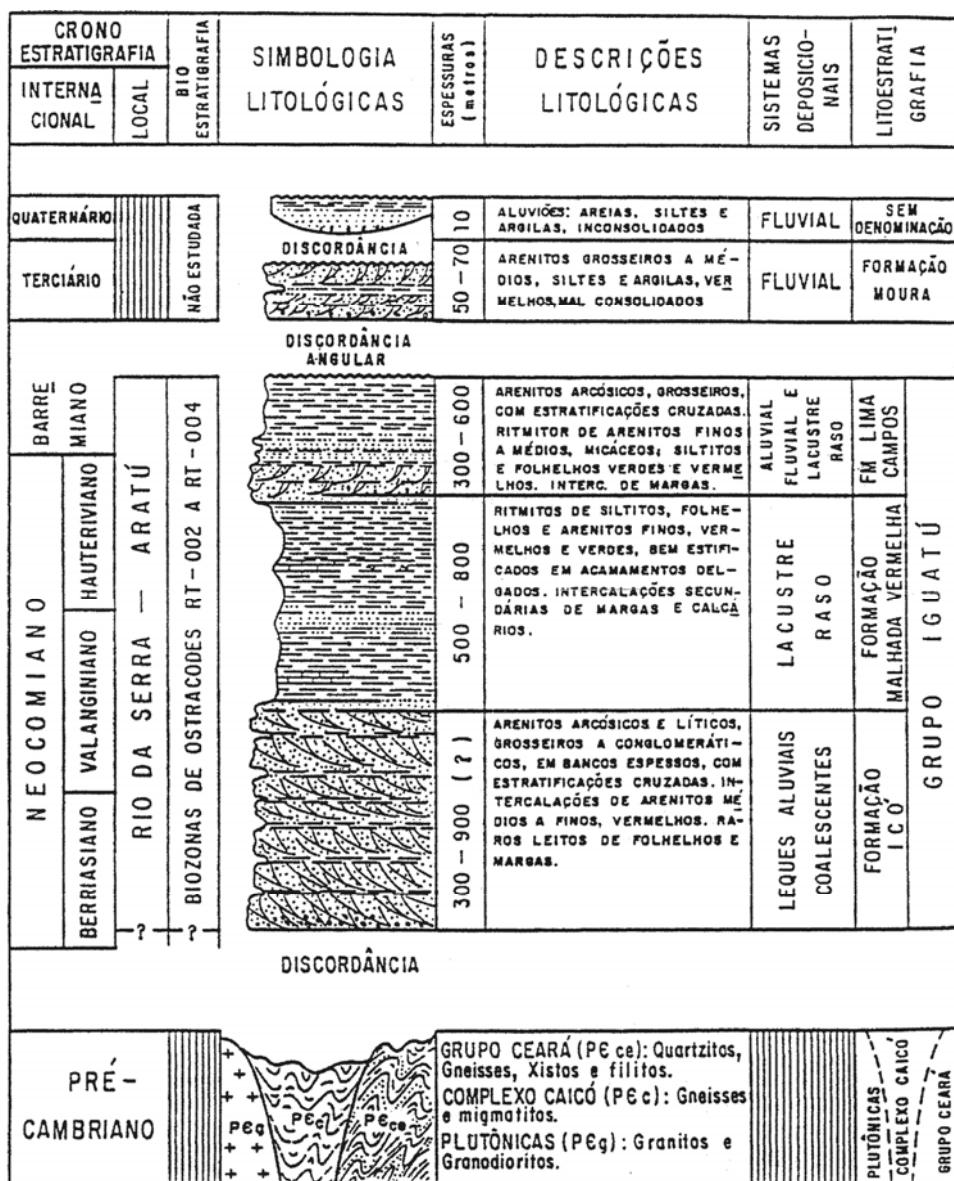


Figura 3. Proposta estratigráfica das Bacias do Iguatu, segundo Ponte *et al.* (1990).

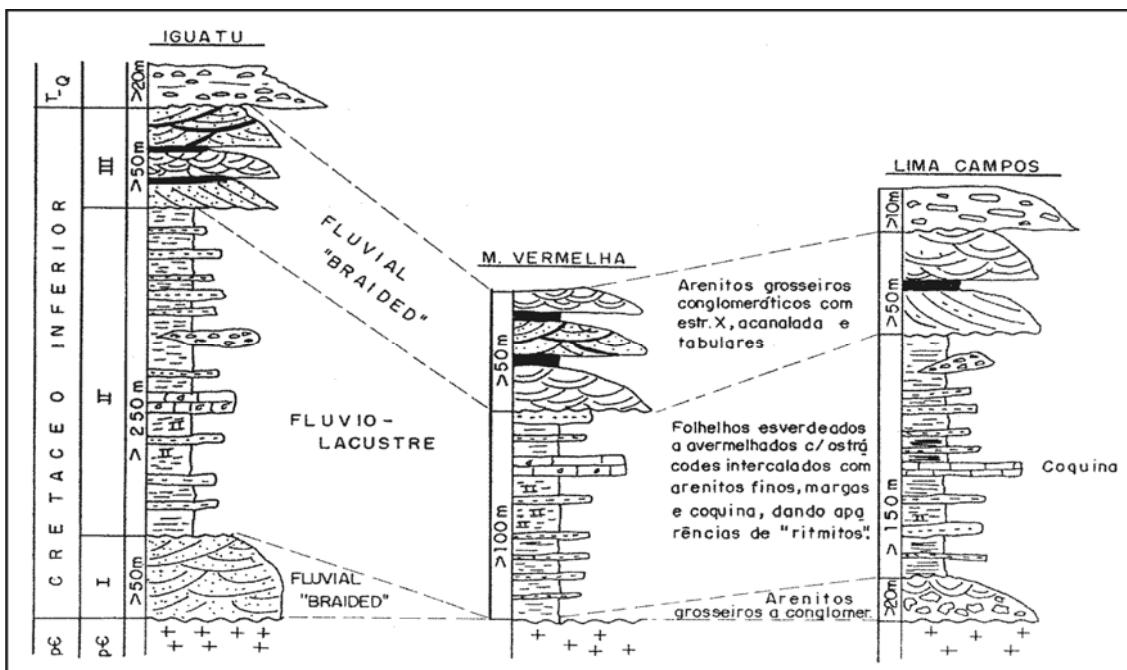


Figura 4. Correlação crono e litoestratigráfica (unidades informais I, II e III) das bacias de Iguatu, Malhada Vermelha e Lima Campos, com informações litológicas e de ambiente de sedimentação para cada unidade. Modificado de Srivastava (1990).

Cavalcanti & Viana (1992) definem três unidades informais para estes sedimentos: Inferior, Intermediária e Superior. Além disso, a análise litológica realizada pelos autores permitiu definir litofácies em cada unidade, resumido na Tabela 2.

Tabela 2. Unidades litoestratigráficas e respectivas fácies, segundo Cavalcanti & Viana (1991).

UNIDADES	FÁCIES	LITOLOGIA	AMBIENTE DE SEDIMENTAÇÃO
SUPERIOR	IV	Conglomerados suportados por grãos	Leque aluvial na porção mediana a distal
	III	Siltitos tabulares	Sistema fluvial <i>braided</i>
	II	Arenitos com cruzadas de baixo ângulo	
	I	Arenitos com estratigração acanalada	
INTERMEDIÁRIA	V	Conglomerados suportados pelos grãos	Leques aluviais
	IV	Arenitos sigmoidais	Depósitos deltaicos lacustres
	III	Pelitos tabulares	Lacustre
	II	Arenitos médios a grosseiros com cruzadas acanaladas	Depósitos de acreção lateral de sistema fluvial meandrante
	I	Ritmitos arenopelíticos (inunditos)	Depósitos de acreção vertical de sistema fluvial meandrante
INFERIOR	II	Arenitos com estratificação cruzada acanalada	Canal de sistema fluvial <i>braided</i>
	I	Conglomerados suportados pelos grãos	Leques aluviais medianos a distais

A alternância de sedimentos argilosos e margas, em camadas delgadas, com sedimentos arenosos, com acentuada variação lateral de fáceis, na Bacia de Iguatu, sugere a presença de lago com flutuações, lateralmente, para planícies de inundação. Nas bacias de Lima Campos e Icó predominam os arenitos conglomeráticos oriundos da sedimentação de canais fluviais. Em Lima Campos há também depósitos sugestivos de lago, onde se depositaram bancos de marga contendo ossos de “répteis” e escamas de peixes (PETRI, 1977).

Segundo Vogel (1976b), em algum momento as Bacias do Iguatu foram depositadas em um ambiente de águas calmas, salobras e em pouca profundidade, possivelmente um ambiente de caráter estuarino, evidenciado, segundo a autora, pela presença de peixes com alimentação especializada em pequenos crustáceos, como também pela presença de invertebrados típicos deste tipo de ambiente. Lemos (1973) também considera estas bacias como formadas em um ambiente lacustre ou nerítico, supondo que as bacias estiveram ligadas ao oceano por uma estreita passagem. Brito (1975) suporta a idéia que as Bacias do Iguatu sejam formadas por sedimentos não-marinhos, por não encontrar estruturas e sedimentos típicos deste ambiente.

3.1.3. Paleontologia

Segundo Tinoco & Mabesoone (1975) e Ponte *et al.* (1990) as Bacias do Iguatu são pouco conhecidas em termos paleontológicos, e poucos fósseis foram encontrados até o momento. As referências sobre fósseis (em geral) são superficiais e esparsas. Apesar disso, fósseis de diversos grupos foram recuperados, muitas vezes a partir de assembleia fossilíferas bastante fragmentadas.

Foram encontrados alguns registros de icnofósseis de invertebrados (CRUZ, 1962; LEMOS, 1973; PONTE *et al.*, 1990). Além disso, foram reconhecidas diversas pistas de dinossauros terópodes e ornitópodes (MORAES, 1924; LEONARDI & MUNIZ, 1985; LEONARDI & SPEZZAMONTE, 1994). A Figura 5 mostra um conjunto de pegadas encontradas na Bacia de Lima Campos. A partir da correlação dos “arenitos inferiores” das bacias do Iguatu, Uiraúna, Sousa, Araripe e Cedro, Viana *et al.* (1993) definiram o Borborema Megatracksite (Fig. 6), como sendo uma ampla região cujos aspectos ambientais possibilitaram a preservação de pegadas de dinossauros e que

são temporalmente correlatas. Segundo Carvalho (2000, 2004), esta icnofauna de dinossauros representa um Megatracksite por possuir um mesmo contexto estratigráfico, temporal e paleobiogeográfico. Fortier *et al.* (2006) inclui também neste contexto a bacia de Iguatu, ao reportar o primeiro registro de pegadas de dinossauros para esta bacia.

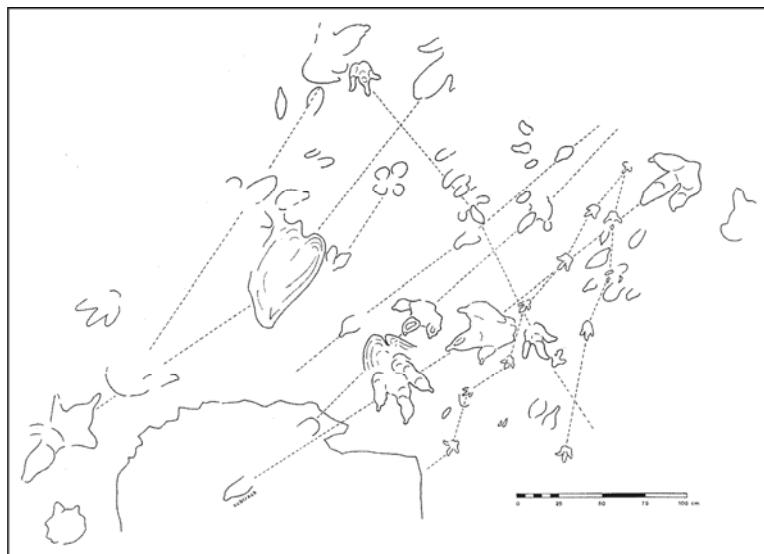


Figura 5. Conjunto de pegadas encontradas na Bacia de Lima Campos. Modificado de Leonardi & Spezzamonte (1994).

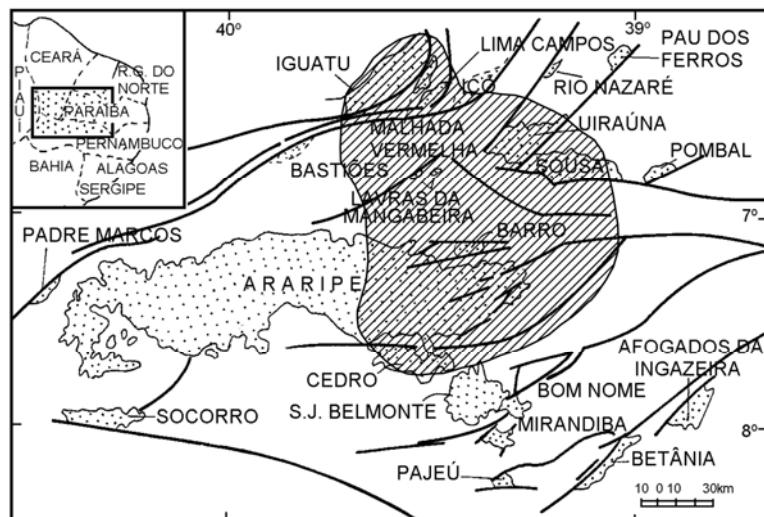


Figura 6. Abrangência do Borborema Megatracksite. Modificado de Viana *et. al.* (1993), com a inclusão da Bacia de Iguatu segundo Fortier *et al.* (2006).

O registro de plantas é marcado por alguns fragmentos de troncos silicificados (MELO, 1964; MUSSA *et al.*, 1989, 1991). Mussa *et al.* (1989), em um estudo paleobotânico na Bacia de Lima Campos, identificaram a presença de clamidospermales, além de informar que há uma grande quantidade de restos vegetais nos depósitos desta bacia. Mussa *et al.* (1991) continuaram os trabalhos, estudando impressões em arenitos friáveis, com algumas impressões de cones, e citam a presença do gênero *Pseudofrenelopsis*.

Lima (1990) constitui-se no principal trabalho sobre palinomorfos para as Bacias de Iguatu, ao estudar 54 espécies de polens e esporos recuperados em depósitos da Bacia de Icó. A partir da análise dessa microflora, atribuiu uma idade Aptiano a estes depósitos. Segundo Arai (com. pessoal, 2006), porém, o autor cometeu um equívoco na distribuição estratigráfica do palinomorfo *Exesipollenites tumulus*, que era tido como um fóssil-guia do Aptiano, mas cujo registro vai do Triássico Superior ao Campaniano.

Vários trabalhos sobre as Bacias do Iguatu comentaram a presença de conchostráceos (CRUZ, 1962; LEMOS, 1973; MABESOONE & CAMPANHA, 1973/1974; TINOCO & MABASOONE, 1975; SRIVASTAVA, 1990; CAVALCANTI & VIANA, 1991), entretanto sem haver estudos sistemáticos de identificação. Carvalho (1993) fez um estudo sobre esta fauna para as Bacias do Iguatu, encontrando as seguintes espécies: *Cyzicus brauni* e *Cyzicus pricei*.

Os ostracodes foram inicialmente estudados por Beurlen & Mabesoone (1969), sendo posteriormente mais detalhados por Srivastava (1990). Foram encontrados nas Bacias do Iguatu ostracodes darwinuláceos (*Darwinula* sp.), citeráceos (*Theriosynoecum* sp.) e cipridáceos (*Cypridea* cf. *vulgaris*, *Candona* sp., *Ilyocypris* sp. e *Reconcavona* sp.), compondo uma fauna predominantemente dulceaquícola (HESSEL, 2006b).

O conteúdo paleoictiológico é formado por semionotídeos (VOGEL, 1976a, 1976b; FORTIER & SCHULTZ 2006a), dipnóicos (VOGEL, 1976b), celacantídeos (BRITO & REIS, 1999) e hibodontídeos (PINHEIRO *et al.*, 2007). Segundo Vogel (1976b), haveria também a presença do hibodontídeo *Hybodus* cf. *hauffianus*, porém esta espécie está relacionada ao Jurássico Inferior.

3.1.4. Geocronologia e Bioestratigrafia

A idade das Bacias do Iguatu é um problema encontrado comumente para diversas bacias interiores do Nordeste. Isto se deve principalmente à ausência de bons fósseis que permitam uma datação relativa mais acurada, assim como ocorre, por exemplo, na Bacia do Araripe. Outro problema, também, é a simples correlação litológica, muitas vezes falha (CRUZ, 1962; ARAI, 2006b).

Muitos trabalhos tentaram inferir uma idade para os sedimentos das Bacias do Iguatu. Oliveira (1940) considerou estes depósitos como pertencentes ao Triássico Superior, como resultado de uma correlação com a Bacia do Rio do Peixe e uma equivocada identificação dos fósseis desta última. Castro (1963) considerou uma possível idade Cretáceo Inferior, pela correlação litoestratigráfica com a Bacia do Araripe. Melo (1964) pela análise da fauna encontrada (*Cyamocypris* sp., *Darwinula* sp, restos de *Ostrea* e escamas de *Lepidotes*) atribuiu a idade Eocretáceo. O relatório SUDENE-ASMIC (1967) tentativamente atribuiu uma idade Purbeckiana (Neojurassico) para a série Iguatu, baseado na comparação litológica com as formações Missão Velha e Brejo Santo da Bacia do Araripe. Tinoco & Mabesoone (1975) e Mabesoone & Campanha (1973/1974), através de um zoneamento bioestratigráfico, citaram que a idade das Bacias do Iguatu pode variar entre os andares Dom João e Aratu (Purbeckiano-Neocomiano Médio). Vogel (1976b) atribui uma idade Purbeckiana para estas bacias devido ao status evolutivo de *Lepidotes "iguatuensis"*, juntamente com a presença de *Cyamocypris* sp. e peixes hibodontídeos. Petri (1977) considera que as Bacias do Iguatu exibem uma seqüência de sedimentos de idade Eocretácea pré-Aptiana, inexistindo depósitos neojurássicos. Cavalcanti & Viana (1992) atribui idade Cretáceo Inferior para a formação Malhada Vermelha, pela registro fossilífero em conjunto com as características litoestratigráficas. Leonardi & Spezzamonte (1992), pela análise de pegadas de dinossauros e da assembléia fóssil associada, consideram estas bacias como Cretáceo Inferior pré-Aptiano. Trabalhos posteriores, de modo geral, passaram a aceitar uma idade Neocomiana para as Bacias do Iguatu (e.g., MABESOONE *et al.*, 1999; CARVALHO, 2000).

Ponte (1992) ao estudar a origem e a evolução das bacias cretáceas do interior do Nordeste, afirma que as Bacias do Iguatu se desenvolveram no estágio rifte, e que se encontram apenas registros do Andar Rio da Serra e de parte do Andar Aratu.

Segundo Arai (2006a, 2006b) o Andar Dom João não está presente nas Bacias do Iguatu, limitando os sedimentos basais destas bacias para o Andar Rio da Serra, e com o topo possivelmente adentrando o Neoaratu, dando aos depósitos uma idade Berriasiano-Hauteriviano. Segundo o mesmo autor, todas as bacias interiores são desprovidas dos andares Buracica e Jiquiá (Barremiano-Eoaptiano) devido a um hiato regional (Fig. 7).

Alguns trabalhos com objetivos bioestratigráficos e obtenção de datações relativas foram realizados para as Bacias do Iguatu, estando seus resultados resumidos na Figura 8.

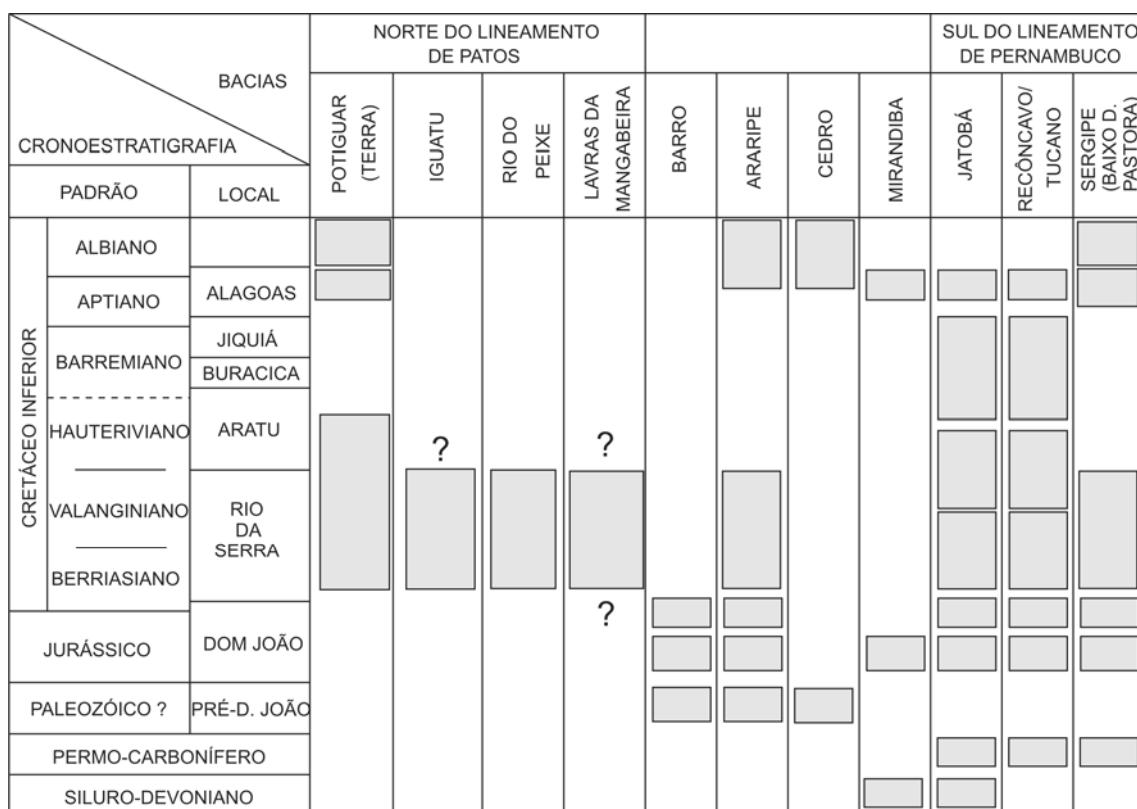


Figura 7. Diagrama explanatório das colunas litoestratigráficas das principais bacias mesozóicas interiores do Nordeste e bacias maiores adjacentes, segundo Arai (2006b).

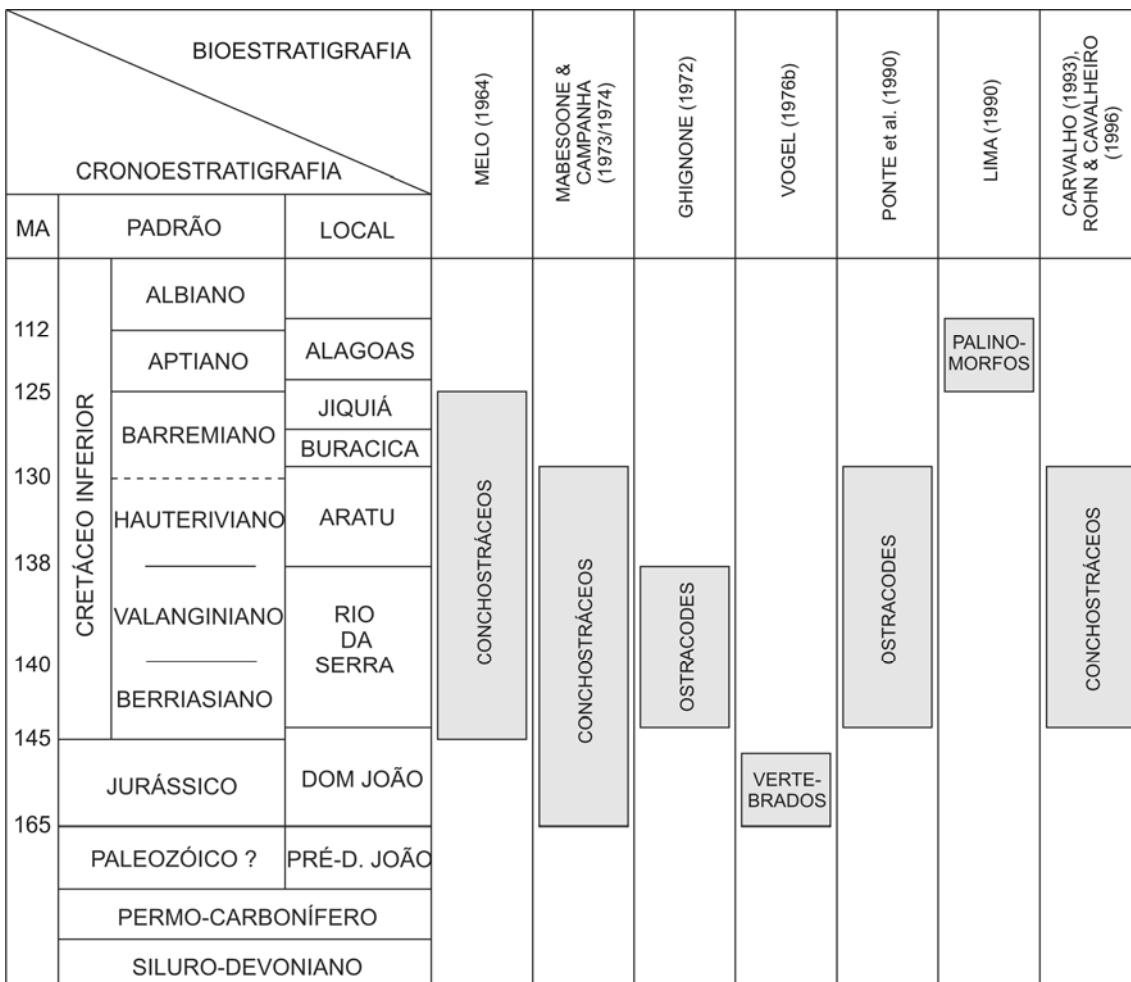


Figura 8. Correlação das propostas bioestratigráficas para as Bacias do Iguatu. Dados sobre idade e amplitude dos andares locais, segundo Arai (2006).

3.1.5. Paleoecologia

Poucos trabalhos se detiveram ao estudo da paleoecologia das Bacias do Iguatu. Alguns trabalhos fizeram considerações mais gerais para as bacias interiores (PETRI, 1983), e outros mais específicos para as Bacias do Iguatu (TINOCO & MABESOONE, 1975; VOGEL, 1976; LIMA, 1990).

De modo geral, as características da paleofauna mostram uma condição típica de água doce: ostracodes, conchostráceos, moluscos, polens, restos de peixes dulceaquícolas e pegadas de dinossauros. Esta biota também estaria relacionada com corpos d'água de pouca profundidade.

Tinoco & Mabesoone (1975) analisaram o conteúdo fossilífero das Bacias do Iguatu, embora não conhecendo completamente o caráter de todos os fósseis, e tiraram como conclusão principal que o clima era provavelmente quente, com estações úmidas e secas, nitidamente separadas. Os ambientes seriam inicialmente de alta energia, com leques aluviais e correntes fluviais torrenciais, canais meandrantes e deltas fluviais (Formação Icó), seguidos por uma gradativa diminuição da energia e a formação de ambientes lacustres e pantanosos (Formação Malhada Vermelha). A seguir, teria havido novamente um aumento da energia, devido ao reativamento de linhas estruturais, acarretando correntes fluviais torrenciais intercalados com várzeas pantanosas entre cones aluviais e leitos fluviais (Formação Lima Campos).

Petri (1983) utilizou evidências sedimentológicas e paleontológicas para caracterizar o paleoclima das Bacias do Iguatu, considerando como quente e com fortes chuvas concentradas, ou seja, a presença de sazonalidade.

Segundo Mussa *et al.* (1991), a presença de planta do gênero *Pseudofrenelopsis*, uma conífera cujo habitat era preferencialmente de regiões arenosas, marginais, ribeirinhas ou pantanosas., uma vez que estas plantas são carnosas e halófitas.

Como citado anteriormente, a fauna de ostracodes sugere um ambiente predominantemente dulceaquícola (HESSEL, 2006b). Segundo a mesma autora, as bacias do Rio do Peixe, Rio Nazaré, Iguatu e Araripe tiveram, em algum momento durante sua deposição, algum tipo de ligação de cunho ambiental devido à similaridade desta fauna de ostracodes.

A presença dos peixes semionotídeos, principalmente do gênero *Lepidotes*, indica a existência de ambientes de águas calmas e rasas, onde os mesmos buscavam seu alimento que poderia ser plantas ou pequenos crustáceos ou moluscos (VOGEL, 1976b). Estes peixes apresentavam uma espessa armadura óssea, formada por escamas ganóides, que dava ao animal pouca flexibilidade corporal e reduzido poder natatório. Além disso, a cavidade oral era pequena e apresentava um aparato mastigatório especializado para Trituração dos alimentos.

Em resumo, as Bacias do Iguatu – Icó, Iguatu, Lima Campos e Malhada Vermelha – são tidas como Eocretáceas, mais especificamente Berriasiano-Hauteriviano (143 ~ 133 milhões de anos), durante o qual ocorreu sedimentação continental predominantemente em ambientes flúvio-lacustres. Nestes sedimentos foram preservados fósseis, que apesar de pouco ter sido recuperado, mostram que estas bacias apresentavam uma biota pretérita relativamente diversificada.

3.2. Os Semionotidae e seu registro no Mesozóico Brasileiro

Os semionotídeos (WOODWARD, 1890) são peixes neopterígios primitivos que possuíam espessa armadura óssea e que tiveram grande diversificação ao longo do Mesozóico. Neste período, eles colonizaram com sucesso diversos ambientes aquáticos por todo o planeta: marinhos, transicionais e de água doce. Eram tradicionalmente incluídos em mais de 25 gêneros, sendo os representantes típicos os gêneros *Semionotus* Agassiz, 1932 e *Lepidotes* Agassiz, 1932, este último distribuindo-se desde o Triássico Superior até o Cretáceo Inferior (CARROLL, 1988; MAISEY, 1991; BENTON, 2005). McCune (1986) sugeriu que Semionotidae deveria ser restringido apenas para estes dois gêneros. Entretanto, a definição mais recente e mais aceita, segundo Wenz (1999), inclui neste grupo também os gêneros *Paralepidotus* Stolley, 1920, *Araripelepidotes* Agassiz, 1841, e *Pliodetes* Wenz, 1999 (Fig. 9). Estes gêneros se diferenciam uns dos outros principalmente por características cranianas.

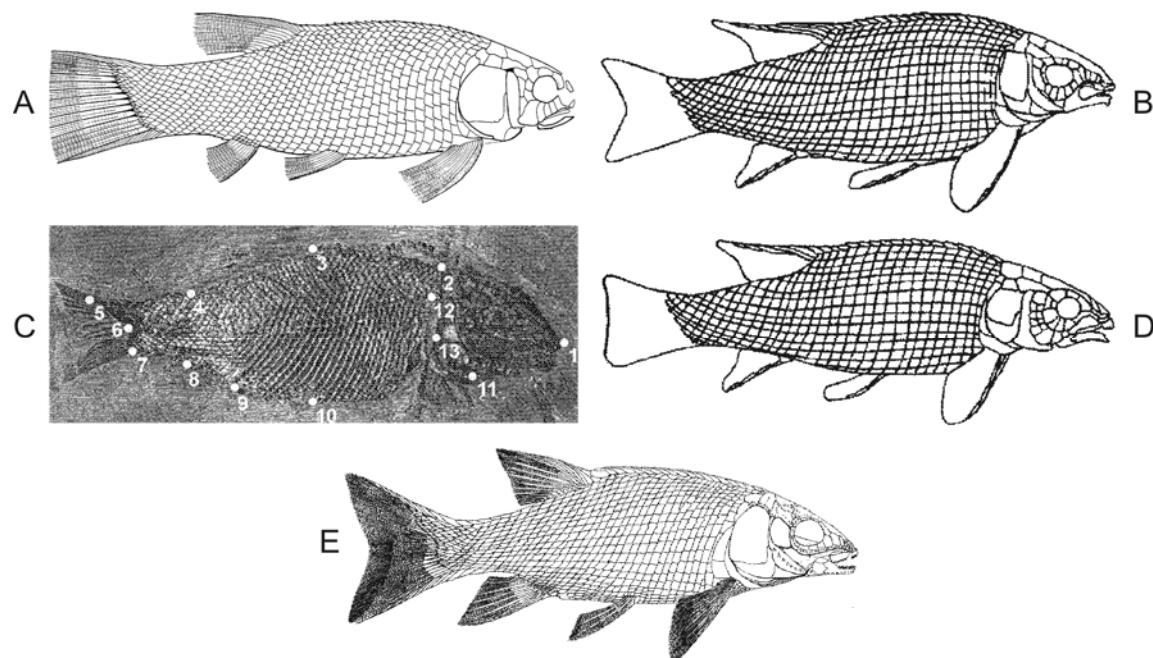


Figura 9. Gêneros representativos de Semionotidae. A, *Araripelepidotes*. B, *Lepidotes*. C, *Paralepidotus*. D, *Pliodetes*. E, *Semionotus*. Modificado de Maisey (1991), McCune (1996), Gallo *et al.* (2002) e Cavin & Suteethorn (2006).

Sua pesada armadura óssea é constituída pela presença de uma grande quantidade de escamas ganóides por toda a superfície corporal externa (exceto na cabeça e nadadeiras), concedendo a estes animais pequena mobilidade corporal, principalmente latero-lateralmente, e fraca atividade nadadora, devido à grande rigidez corporal. Por outro lado, a presença deste tipo de armadura óssea ofereceu uma defesa mais efetiva contra predadores, permitindo que os semionotídeos habitassem diferentes ecossistemas. Eles eram ecologicamente generalistas, possuindo uma morfologia bastante conservativa desde sua primeira aparição em rochas do Triássico Superior da Europa e América do Norte, até sua completa extinção durante o Cretáceo Superior (MAISEY, 1991; FRICKINGER, 1995). A Figura 10 mostra a estrutura básica de um semionotídeo.

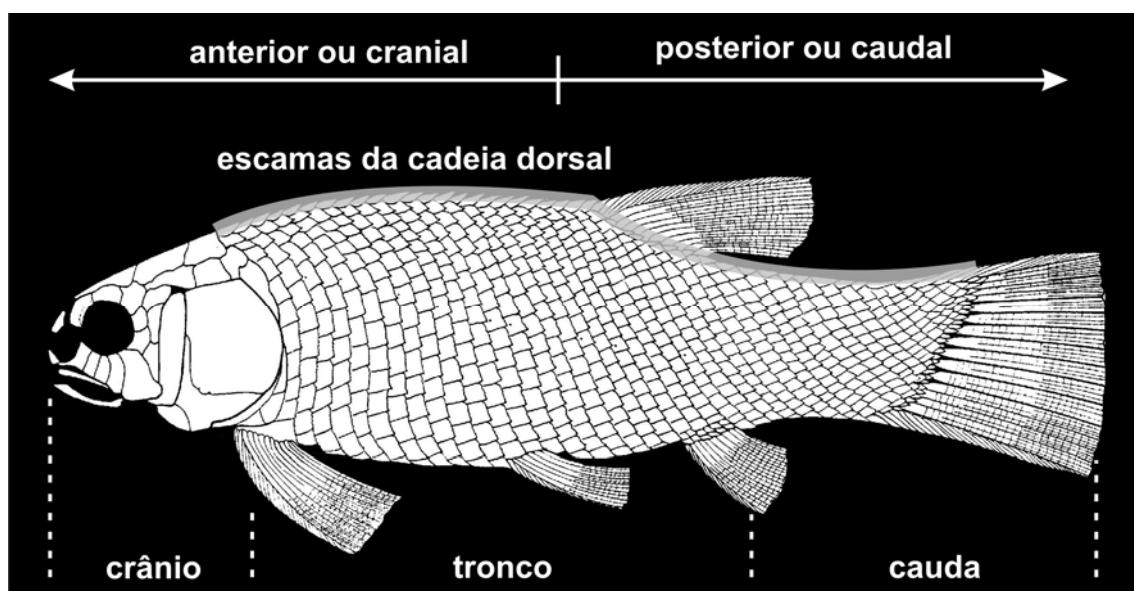


Figura 10. Estrutura básica de um semionotídeo, aqui representado por *Araripelepidotes temnurus*. Modificado de Maisey (1991).

O registro fóssil de Semionotidae é abundante, ocorrendo em depósitos continentais e marinhos de diversas bacias mesozóicas. Fósseis foram encontrados na América do Norte (BILELO, 1969; MCCUNE, 1986; 1996), América do Sul (MAISEY, 1991; BRITO & GALLO, 2003; GALLO, 2005), Cuba (THIES, 1989),

Europa (JÖRG, 1969; BARTHEL, 1978), África (PIVETEAU, 1936), Ásia (CAVIN *et al.*, 2003; YABUMOTO *et al.*, 2006) e Austrália (WADE, 1935) (Fig. 11).

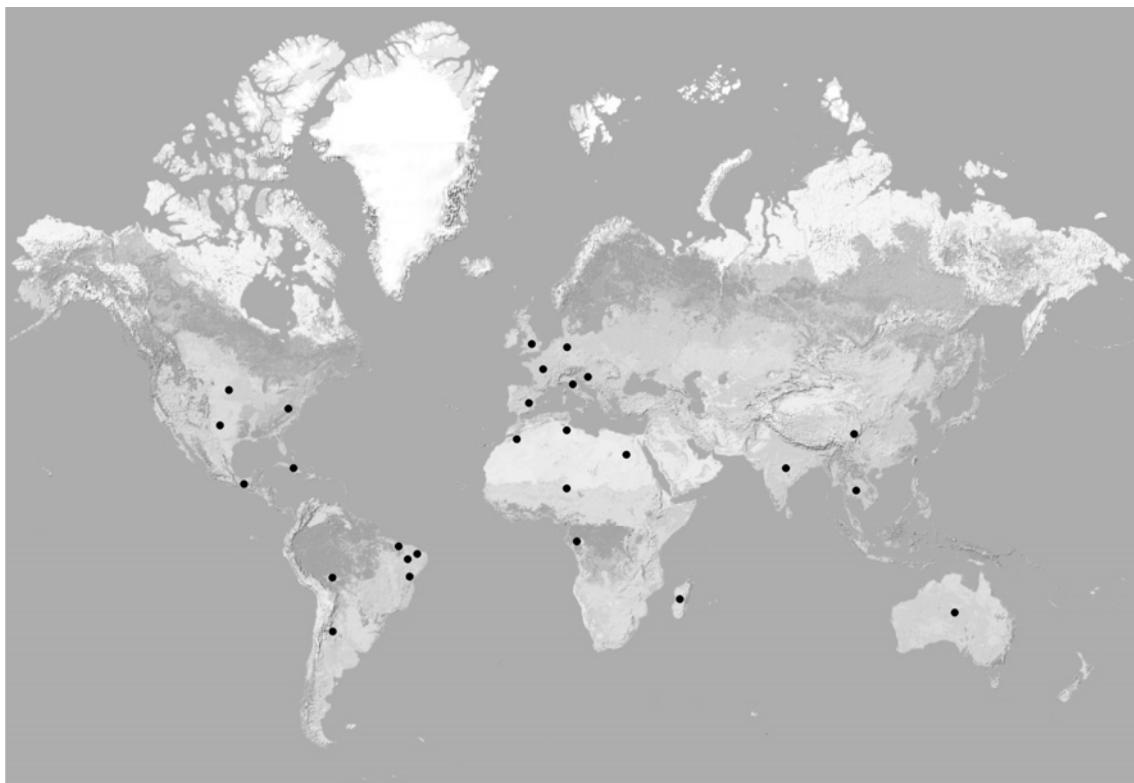


Figura 11. Distribuição geográfica simplificada de Semionotidae nos diversos continentes do planeta. Mapa retirado de Google Maps (<<http://maps.google.com>>, acessado em 15/dez/2007). Referências dos dados geográficos, vide texto.

O gênero *Lepidotes* (Agassiz, 1932) possui uma grande distribuição paleobiogeográfica por todo o Pangea (Américas, Europa, África e Ásia) e uma distribuição temporal do Neotriássico ao Eocretáceo. Apresentava tamanho de médio a grande, com corpo achatado latero-lateralmente e coberto por uma espessa camada de escamas ganóides retangulares, organizadas em linhas diagonais (Fig. 10). Ecologicamente, tinha uma atividade nadadora letárgica com dieta durofágica (FRICKHINGER, 1995).

Os semionotídeos brasileiros estão restritos às bacias do Nordeste, sendo encontrados tanto em depósitos marinhos quanto continentais (GALLO & BRITO, 2004). *Lepidotes* é conhecido no Brasil através de 10 espécies, do ?Jurássico Inferior ao

Cretáceo Inferior, descritas com base em esqueletos quase completos e articulados ou mesmo em algumas escamas isoladas. A primeira espécie brasileira a ser descrita foi *L. temnurus* (AGASSIZ, 1941), proveniente da Formação Santana (Bacia do Araripe), sendo revisada posteriormente por Santos (1990), que o inseriu em um novo gênero, *Araripelepidotes*. As espécies brasileiras de *Lepidotes*, com respectiva bacia onde foram encontradas, são (Fig. 12):

- *L. "iguatuensis"*, da Bacia de Iguatu;
- *L. piauhyensis*, da Bacia do Parnaíba;
- *L. roxoi*, *L. mawsoni*, *L. oliveirai*, *L. llewellyni*, da Bacia do Recôncavo;
- *L. souzai*, da Bacia de Almada;
- *L. alagoensis*, da Bacia de Sergipe-Alagoas;
- *L. wenzae*, da Bacia do Araripe;
- *L. dixseptiensis*, da Bacia Potiguar.

Além de *Araripelepidotes* e *Lepidotes*, existe para o Brasil um registro de *Semionotus*, coletado em sedimentos da bacia do Parnaíba (SANTOS, 1974), mas o autor não descreveu o material nem discutiu questões taxonômicas. O material está sendo estudado e será descrito formalmente, segundo informações de Gallo & Brito (2004).

Além dos semionotídeos, outros actinopterígios primitivos, como os lepisosteídeos e acantódeos, possuíam escamas ganóides rombóides (Fig. 13), organizadas em um conjunto de linhas paralelas muito próximas umas da outras. A base de cada escama é constituída de um osso lamelar e a superfície coberta por uma espessa camada de ganoína, uma substância semelhante a esmalte, que deu o nome a este tipo de escama. Os lepisosteídeos e acantódeos apresentam ainda uma camada primitiva de dentina entre a ganoína e o osso lamelar. A ganoína e o esmalte dentário são feitos do mesmo material mineral, hidroxiapatita, e ambos são derivados do mesmo tipo de epiderme ectodérmica. A diferença consiste no padrão de deposição do mineral: a ganoína é caracterizada por uma espessa deposição em sucessivas ondas de crescimento que resultam em uma estrutura laminar. Atualmente, somente peixes do gênero

Pylippterus e peixes-agulha (*garpikes*) possuem escamas ganóides (WALKER & LIEM, 1994; KARDONG, 2002; HILDEBRAND, 2003; SIRE & AKIMENTO, 2004).



Figura 12. Distribuição geográfica dos semionotídeos brasileiros. Mapa retirado de Google Maps (<<http://maps.google.com>>, acessado em 15/dez/2007). Referências dos dados geográficos, vide texto.

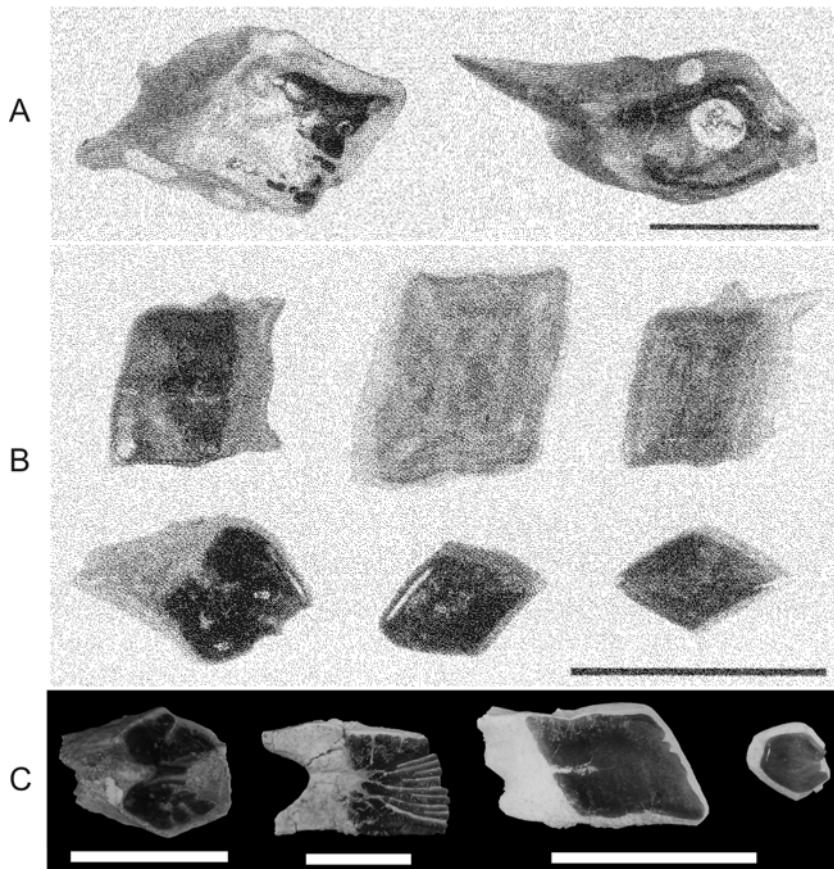


Figura 13. Escamas ganóides. A, *Lepidotes mawsoni*. B, *Lepidotes oliveirai*. C, escamas de semionotídeos provenientes da Bacia de Icô. Modificado de Gallo & Brito (2004) e Fortier & Schultz (2006a). Escala = 2cm.

As escamas ganóides freqüentemente não são suficientes para atribuir um gênero ou uma espécie a restos fossilizados, exceto quando a morfologia e/ou ornamentação da superfície são diagnósticas (GAYET & MEUNIER, 1986). Estes autores realizaram um estudo sobre a microestrutura da superfície da ganoína, com a intenção de usar esta informação para a determinação taxonômica de escamas isoladas. A superfície da ganoína é composta por tubérculos microscópicos e a medida destes e o espaço intertubacular foram usados para fins taxonômicos (Fig. 14). Entretanto, estudos posteriores mostraram a fragilidade desta metodologia. Schultze (1996), por exemplo, demonstrou que gêneros distintos podem ter valores similares para o diâmetro do tubérculo e espaço intertubacular. Por outro lado, Gallo (1998) realizou um estudo sobre a microestrutura da superfície da ganoína de semionotídeos brasileiros, e concluiu que esta metodologia é uma ferramenta aplicável para a taxonomia deste grupo (Tab. 3).

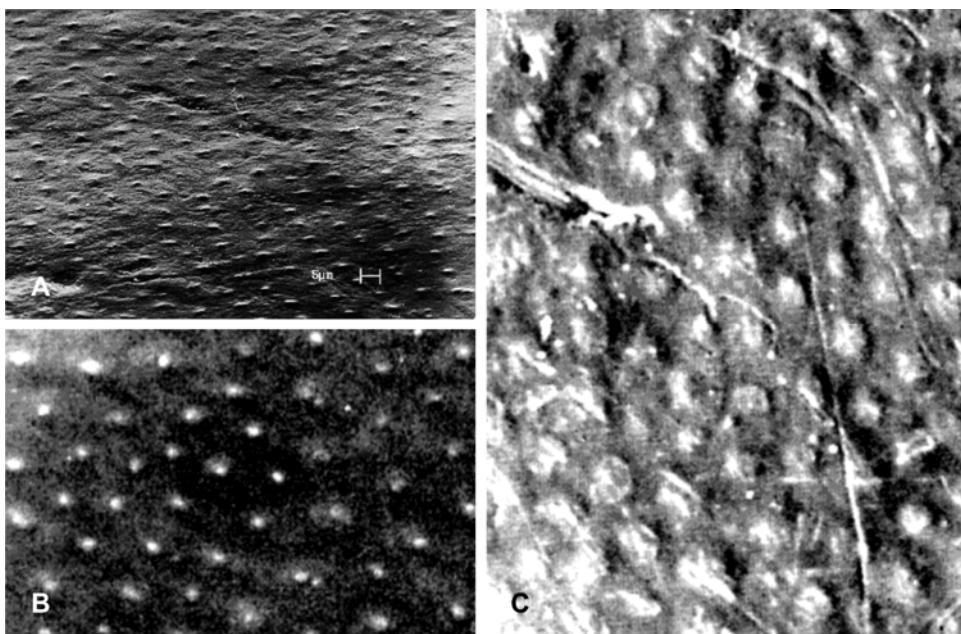


Figura 14. Tubérculos sobre a superfície de escamas ganóides. A, *Lepidotes piauhensis*. B, *Polypterus delhezi* (recente). C, *?Paralepidosteus* sp. Modificado de Gayet & Meunier (2001) e Gallo (2005).

Tabela 3. Valores médios para o diâmetro e o espaço intertubacular em escamas ganóides de alguns semionotídeos brasileiros. Modificado de Gallo (1998).

Táxon	Diâmetro (μm)	Esp. intertubular (μm)
<i>Lepidotes piauhensis</i>	3,81	10,7
<i>L. dixseptiensis</i>	3,76	8,21
<i>L. llewellyni</i>	4,89	9,30
<i>L. mawsoni</i>	5,38	8,45
<i>L. oliveirai</i>	4,74	10,5
<i>L. roxoi</i>	4,00	8,64
<i>Araripelepidotes temnurus</i>	4,84	9,05

As escamas ganóides são geralmente bem preservadas no registro fóssil, independentemente da natureza ou idade dos sedimentos em que foram preservadas, e freqüentemente representam os únicos restos de peixes fossilizados (GAYET & MEUNIER, 1986).

Escamas de semionotídeos foram reportadas, como o único registro fragmentário de peixes, para praticamente todas as bacias do nordeste brasileiro. Escamas desarticuladas são bastante comuns, por exemplo, para as bacias de Souza

(GALLO & BRITO, 2004) e São Luis-Grajaú (CARVALHO & SILVA, 1992). Em algumas delas, nenhum táxon pôde ser ainda formalmente identificado.

Lepidotes iguatuensis Vogel, 1976 (Fig. 15) foi descrito como um semionotídeo para a Bacia de Iguatu. Entretanto, devido à inexistência de uma publicação formal para este táxon, o mesmo encontra-se invalidado, com o status de *nomen nudum*. Além deste registro, escamas isoladas foram encontradas para as Bacias do Iguatu (TINOCO & MABESOONE, 1975; CAVALCANTI & VIANA, 1992), mas não foram acompanhadas de um estudo taxonômico satisfatório, sendo muitas vezes referidos apenas como “escamas de peixe” (CAMPOS *et al.*, 1976).



Figura 15. *Lepidotes “iguatuensis”* Vogel, 1976, *nomen nudum*, proveniente da Bacia de Iguatu. Perceba o estado fragmentário e desarticulado do espécime. Modificado de Vogel (1976).

O presente trabalho inclui, no Capítulo II, um estudo descritivo sobre um conjunto inédito de escamas encontradas na Bacia do Icó, sendo, pelos motivos já informados anteriormente, o primeiro registro inequívoco de escamas de Semionotidae para esta bacia.

3.3. Os Crocodylomorpha e seu registro no Mesozóico brasileiro

Crocodilomorfos são arcossauros crurotársicos cujo registro fóssil extende-se do Carniano (Triássico Inferior) ao recente, sendo encontrados em todas as regiões do planeta. Além de um grupo bastante antigo, os crocodilomorfos evoluíram em uma grande variedade de formas (Fig. 16), tendo sua maior diversificação ocorrida entre o Jurássico e o Terciário Inferior. As formas triássicas eram pequenas e tinham o corpo levemente construído. No Jurássico, ocorreu grande diversificação das formas aquáticas marinhas, enquanto no Cretáceo e início do Terciário o registro apresenta grande diversificação de formas terrestres e semi-aquáticas. Os crocodilianos “modernos” têm seus primeiros registros no Cretáceo Superior, havendo uma grande expansão de espécies no Cenozóico, restando atualmente 24 espécies de crocodilos, caimans, jacarés e gaviais. (CARROLL, 1988; SERENO, 1991).

Embora algumas estruturas anatômicas tenham se modificado durante o tempo, a estrutura básica de um crocodilomorfo se estabilizou nas formas triássicas. O crânio é sólido e fortemente reforçado, em contraste com o crânio bastante fenestrado dos demais arcossauros. A fenestra antorbital é pequena ou mesmo fechada, como nas formas atuais. As fenestras supratemporais são geralmente menores que as órbitas, e a morfologia das aberturas laterais é bastante alterada pelo processo anterior do quadrado. O focinho é geralmente alongado e reforçado pela formação de um palato secundário ósseo (exceto nas formas mais primitivas). Além disso, a separação das vias aéreas da boca pode ter tido importância especial nas formas aquáticas. Nas formas atuais o palato secundário é até mais desenvolvido que em mamíferos. A região occipital é bastante sólida. Os pré-frontais emitem um processo ventral em direção do palato e este, por sua vez, se integra fortemente à caixa craniana. Estas características resultam em um crânio robusto e acinético. Além disso, a robustez do crânio pode estar relacionada, também, à resistência mecânica necessária para mordidas fortes e rápidas. (CARROLL, 1988; BENTON, 2005; GASPARINI *et al.*, 2006).

Outras estruturas podem ser consideradas como características dos crocodilomorfos, dependendo de como é tratado o processo evolutivo da mesma. Para outras características e sinapomorfias de Crocodylomorpha, segundo os principais autores, vide Tabela 4.

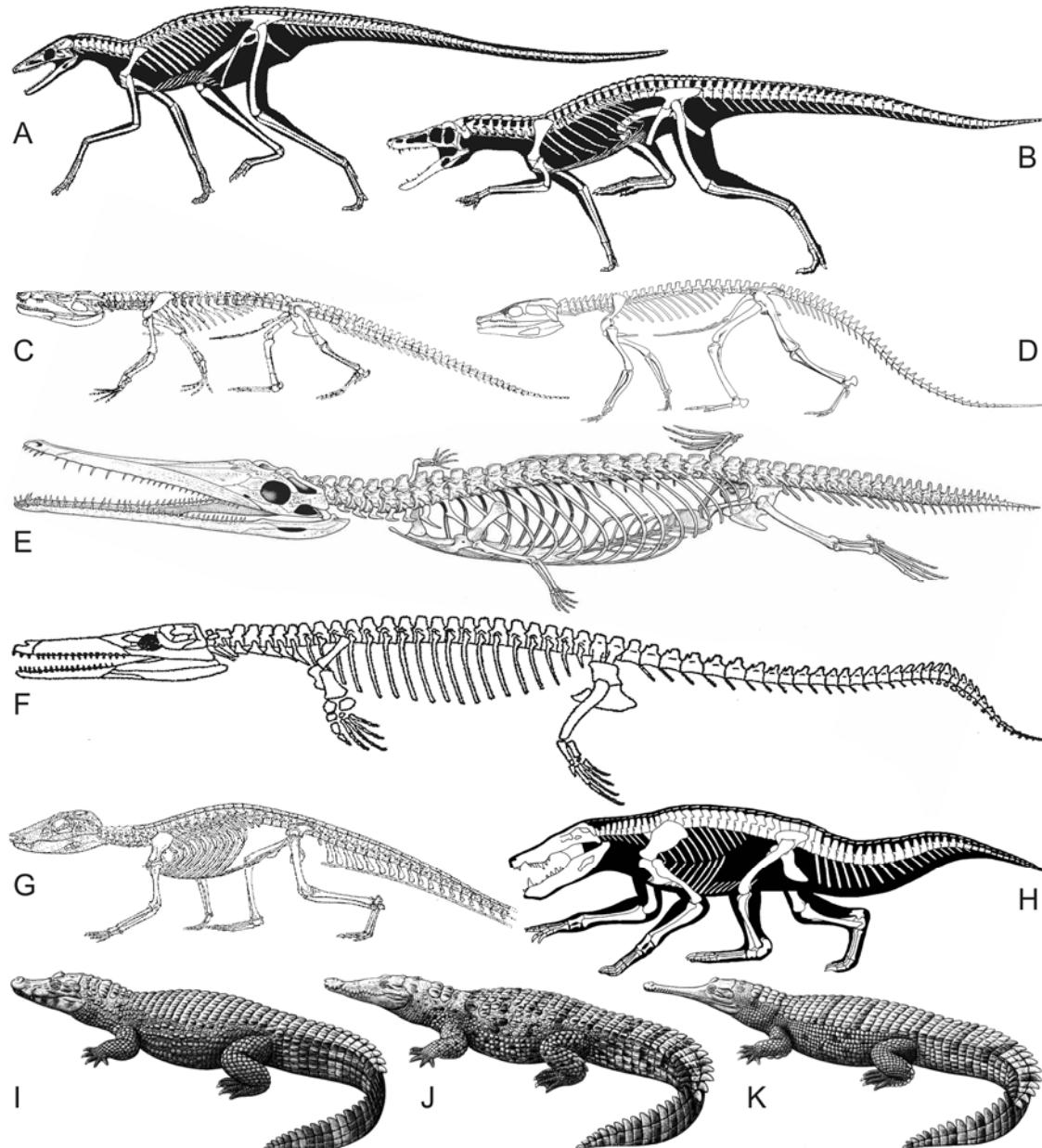


Figura 16. Alguns representantes da grande diversidade de formas de crocodylomorfos.

A, *Terrestrisuchus* e B, *Pseudohesperosuchus*, formas triássicas bastante gráceis (esfenosuquídeos). C, *Orthosuchus* e D, *Protosuchus*, formas terrestres jurássicas (protosuquíos). E, *Pelagosaurus* e F, *Geosaurus*, formas marinhas juro-cretáceas (talatosuquíos). G, *Araripesuchus* e H, *Stratiotosuchus*, formas cursoriais cretáceas (notosuquíos). I, *Caiman*, J, *Crocodylus* e K, *Gavialis*, formas semi-aquáticas modernas (eusuquíos). Modificado de Fraas (1902), Colbert & Mook (1951), Price (1959), Nash (1975), Senero & Wild (1992), CITES (1995), Parrish (1993), Campos *et al.* (2001) e Pierce & Benton (2006).

Tabela 4. Principais características que definem os Crocodylomorpha, conforme alguns autores.

Autor	Principais Características
Benton & Clark (1988)	<ul style="list-style-type: none"> · esquamosal projeta-se fortemente sobre o quadrado; · pós-frontal ausente; · fenestra pós-temporal pequena ou ausente; · carpais proximais alongados; · dígito IV (membro posterior) com 4 falanges;
Parrish (1993)	<ul style="list-style-type: none"> · ausência do processo descendente do esquamosal; · palato secundário formado por maxilas e vómeres. · carpais alongados (ulnar e radial), envolvidos numa extra rotação da pata dianteira; · cabeça do fêmur sem um processo distinto; · dígito IV (membro posterior) com menos de 5 falanges; · osteodermas paramediais esculpidos.
Benton (1999)	<ul style="list-style-type: none"> · ausência do pós-frontal; · esquamosal estendendo-se sobre o quadrado e quadradojugal lateralmente, contatando a fenestra infratemporal dorsalmente; · pequena abertura pós-temporal; · rostro do paraesfenóide em forma de haste; · presença de espinhos neurais acessórios nas vértebras caudais médias; · duas falanges no dígito V (membro posterior).
Clark <i>et al.</i> (2000)	<ul style="list-style-type: none"> · as mesmas de Benton & Clark (1988); · maxilares se encontram no palato para formar um palato secundário ósseo anterior às coanas; · presença do processo descendente do pré-frontal; · quadrado entra em contato com o proótico; · exoccipitais bastante próximos na linha média, mas não entram em contato; · coracóide subcircular em vista lateral e com alongado processo expandido ventralmente; · cabeça proximal do fêmur realçada e direcionada medialmente.
Olsen <i>et al.</i> (2000)	<ul style="list-style-type: none"> · maxilares se encontram no palato para formar um palato secundário ósseo anterior às coanas; · pós-frontal presente; · em adultos (presumido) não há sutura interparietais; parietais fusionados.
Gower (2002)	<ul style="list-style-type: none"> · pneumatização bem desenvolvida dos elementos ósseos da cavidade do ouvido médio; · presença de uma crista vestibular; · presença de uma proeminência coclear; · tubos de Eustáquio parcialmente ou completamente fechados; · quadrado contata proótico; · alargamento do processo basipterigóide;
Benton & Walker (2002)	<ul style="list-style-type: none"> · esquamosal estendendo-se sobre o quadrado e quadradojugal lateralmente · quadrado contata proótico; · articular com projeção dorsomedial; · coracóide com alongado processo pós-coracóide; · carpais proximais alongados.

Tradicionalmente, os crocodilomorfos eram classificados em grados, que eram compostos por formas de morfologia semelhante. Isto resultou, com o advento da

Sistemática Filogenética, no polifiletismo de grupos antes considerados monofiléticos e na observação de importantes grupos monofiléticos, até então desconhecidos. Sendo assim, a tradicional classificação da “Ordem Crocodylia” em quatro subordens (Tab. 5), fundamentada principalmente na estrutura do palato secundário ósseo (posição relativa das coanas) e centros neurais (Fig. 17), está sendo substituída por uma classificação cladística, baseada em clados monofiléticos.

Tabela 5. Classificação tradicional dos Crocodylomorpha (=Crocodylia). Modificado de Buffetaut (1982) e Clark (1994).

Ordem Crocodylia
Subordem Sphenosuchia
<i>Pseudohesperosuchus, Saltoposuchus, Sphenosuchus, Dibothrionchus</i>
Subordem Protosuchia
<i>Protosuchus, Hemiprotosuchus, Orthosuchus, Eopneumatosuchus, Gobiosuchus</i>
Subordem Mesosuchia
Infraordem Notosuchia
<i>Notosuchus, Araripesuchus, Libycosuchus</i>
Infraordem Sebecosuchia
<i>Baurusuchus, Sebecus</i>
Infraordem Thalattosuchia
Teleosauridae
Metriorhynchidae
<i>Pelagosaurus</i>
Infraordem Metamesosuchia
Atoposauridae
<i>Alligatorium</i>
<i>Theriosuchus</i>
Goniopholididae
<i>Goniopholis</i>
<i>Eutretanosuchus</i>
Pholidosauridae
<i>Pholidosaurus</i>
Bernissartidae
<i>Bernissartia</i>
Infraordem Tethysuchia
<i>Sokotosuchus</i>
<i>Dyrosaurus</i>
Subordem Eusuchia
<i>Hylaeochamps</i>
Crocodylidae
<i>Crocodylus</i>
<i>Leidyosuchus</i>
Alligatoridae
<i>Alligator, Caiman</i>
Gavialidae
<i>Gavialis</i>

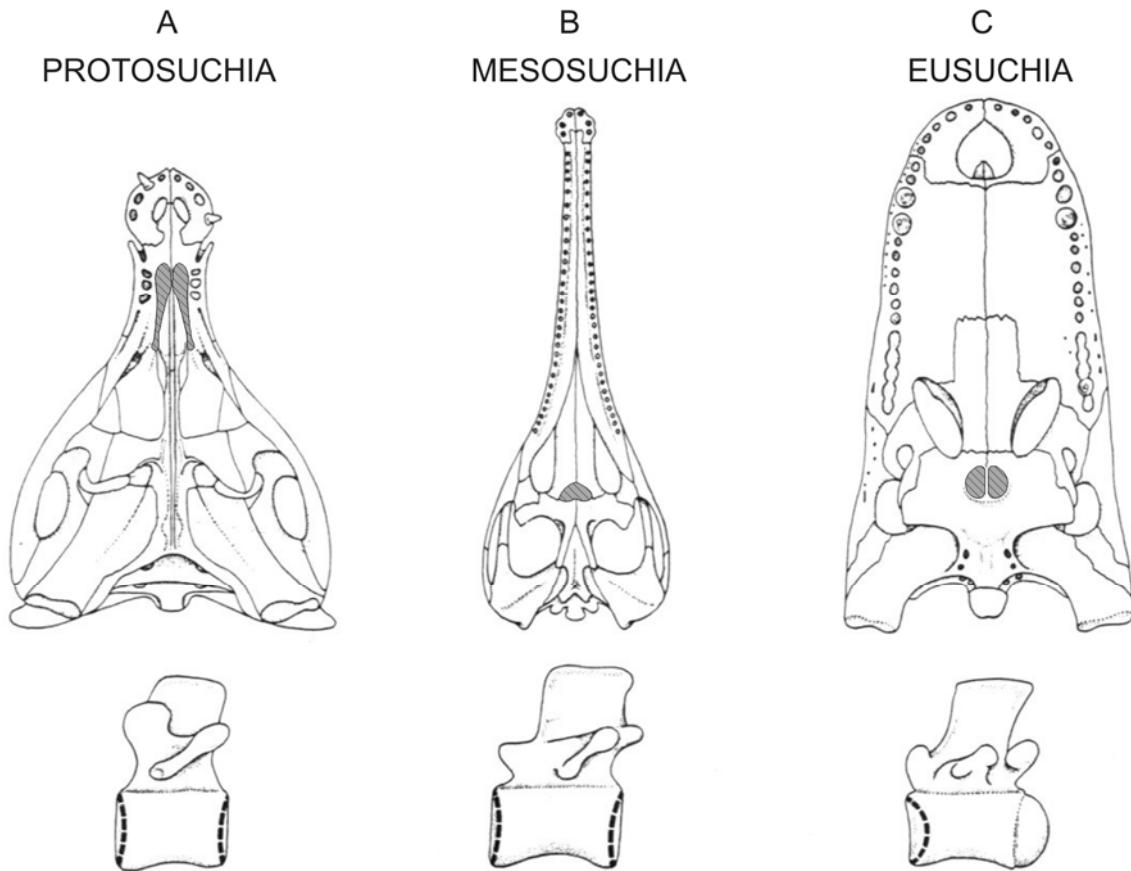


Figura 17. Principais diferenças entre as três principais subordens de Crocodylia (=Crocodylomorpha), na classificação tradicional. As coanas estão indicadas pelo desenho cinza e rachurado, e as vértebras encontram-se representadas em vista lateral esquerda. A, *Orthosuchus stormbergi*, palato secundário incipiente e vértebras anfícélicas. B, *Steneoaurus durobrivensis*, palato secundário desenvolvido, mas não completo, e vértebras anfícélicas. C, *Albertochamps langstoni*, palato secundário completamente desenvolvido e vértebras procélicas. Modificado de Buffetaut (1979b).

Benton & Clark (1988) realizaram um trabalho pioneiro sobre a sistemática filogenética dos crocodilomorfos (sumarizado na Fig. 18). Posteriormente, diversos outros trabalhos foram realizados, obtendo cada vez mais uma melhoria de resolução dos cladogramas, como também a estabilização de muitos clados. Apesar disso, alguns grupos continuam ainda como alvo de intensas discussões, como a posição de

Thalattosuchia e a monofilia de Notosuchia e Neosuchia (CLARK, 1994; BUCKLEY & BROCHU, 1999; TURNER, 2006; LARSSON & SUES, 2007).

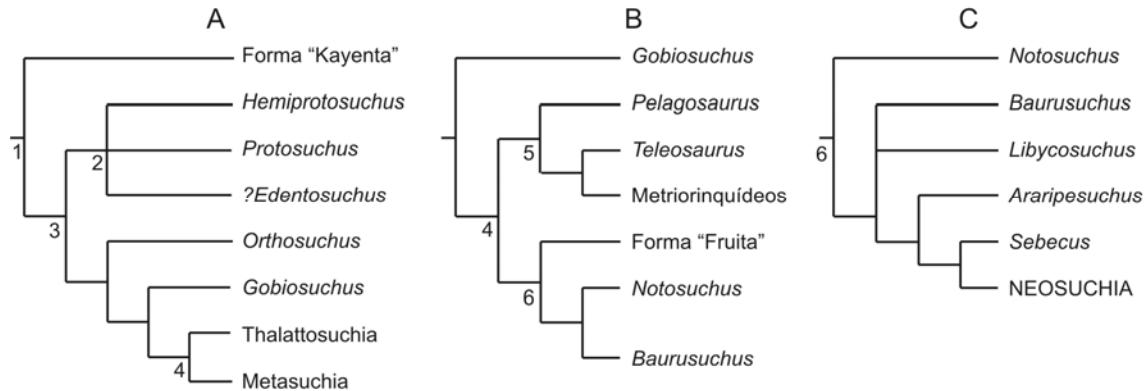


Figura 18. Principais cladogramas obtidos como resultados dos trabalhos filogenéticos de Benton & Clark (1988). A, cladograma com relacionamento de crocodilomorfos, B, mesoeucrocodylios e C, metasúquios. 1, Crocodylomorpha. 2, Protosuchidae. 3, Crocodyliformes. 4, Mesoeucrocodylia. 5, Thalattosuchia. 6, Metasuchia.

A classificação taxonômica de Crocodylomorpha que adotaremos neste trabalho é baseada em dados cladísticos, segundo principalmente os resultados de Clark (1994) e Brochu (1999). Utilizamos a definição de Neosuchia e Notosuchia segundo Sereno *et al.* (2001). O grupo Peirosauridae, que por alguns autores é incluído em Neosuchia (Pol & Norell, 2004a, 2004b; Pol & Apesteguia, 2005), foi removido deste, assim como fez Gasparini *et al.* (2006) considerando os peirosaurídeos um grupo monofilético e externo a Neosuchia. O grupo monofilético Thalattosuchia, que reúne as principais formas aquáticas marinhas do Jurássico e Cretáceo, foi incluído dentro de Neosuchia, como um membro do clado “Metasuchia” (CLARK, 1994; BUCKLEY & BROCHU, 1999; ORTEGA *et al.*, 2000; WU *et al.*, 2001; BROCHU *et al.*, 2002; POL & NORELL, 2004a; 2004b; POL & APESTEGUIA, 2005), e não como grupo irmão deste (BENTON & CLARK, 1988; BUCKLEY *et al.*, 2000; SERENO *et al.*, 2001; 2003; TURNER & CALVO, 2005; TURNER, 2006; LARSSON & SUES, 2007). O grupo que reúne os membros do gênero *Borealosuchus* é considerado aqui como mais relacionado aos Gavialoidea (e.g., SALISBURY *et al.*, 2006) que aos crocodilianos.

Brevirostres (e.g., BROCHU, 1999). A Figura 19 resume a moderna classificação e distribuição estratigráfica dos Crocodylomorpha, como resultado da composição de dados oriundos dos trabalhos de Clark (1994), Brochu (1999), Pol & Pesteguia (2005), Gasparini *et al.* (2006), e Salisbury *et al.* (2006).

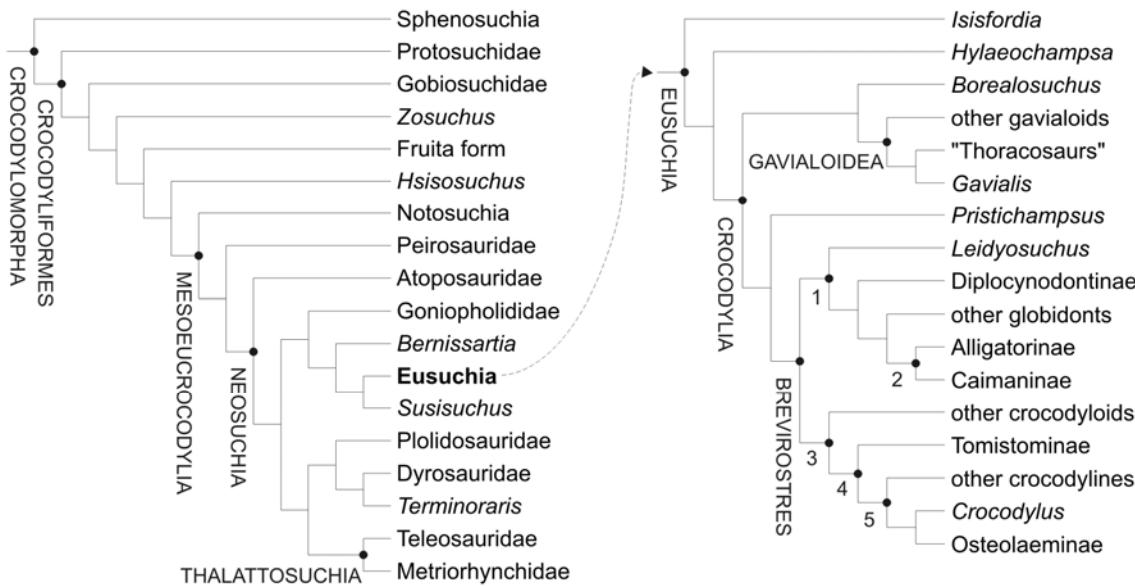


Figura 19. Moderna classificação dos Crocodylomorpha, segundo as principais propostas filogenéticas. À direita, continuação do cladograma da esquerda a partir do grupo Eusuchi. Clados numerados: 1-Alligatoroidea, 2-Alligatoridae, 3-Crocodyloidea, 4-Crocodylidae, 5-Crocodylinae. Modificado de Clark (1994), Brochu (1999), Pol & Pesteguia (2005), Salisbury *et al.* (2006) e Gasparini *et al.* (2006).

No Brasil, os crocodilomorfos representam um grupo bastante expressivo no Mesozóico, através de mais de vinte espécies descritas até agora (Fig. 20). Eles são representativos de muitos grupos: notosúquios (*sensu* Sereno *et al.*, 2001), baurusuquídeos, peirosaurídeos e neosúquios. O registro deste grupo no Brasil acontece de forma excepcional, com boa preservação e muitas vezes sem deformações diagenéticos. Em alguns casos são recuperados apenas fragmentos cranianos, como também esqueletos praticamente completos (BERTINI *et al.*, 1993; SALISBURY *et al.*, 2003, CARVALHO *et al.*, 2004, 2005, 2007).

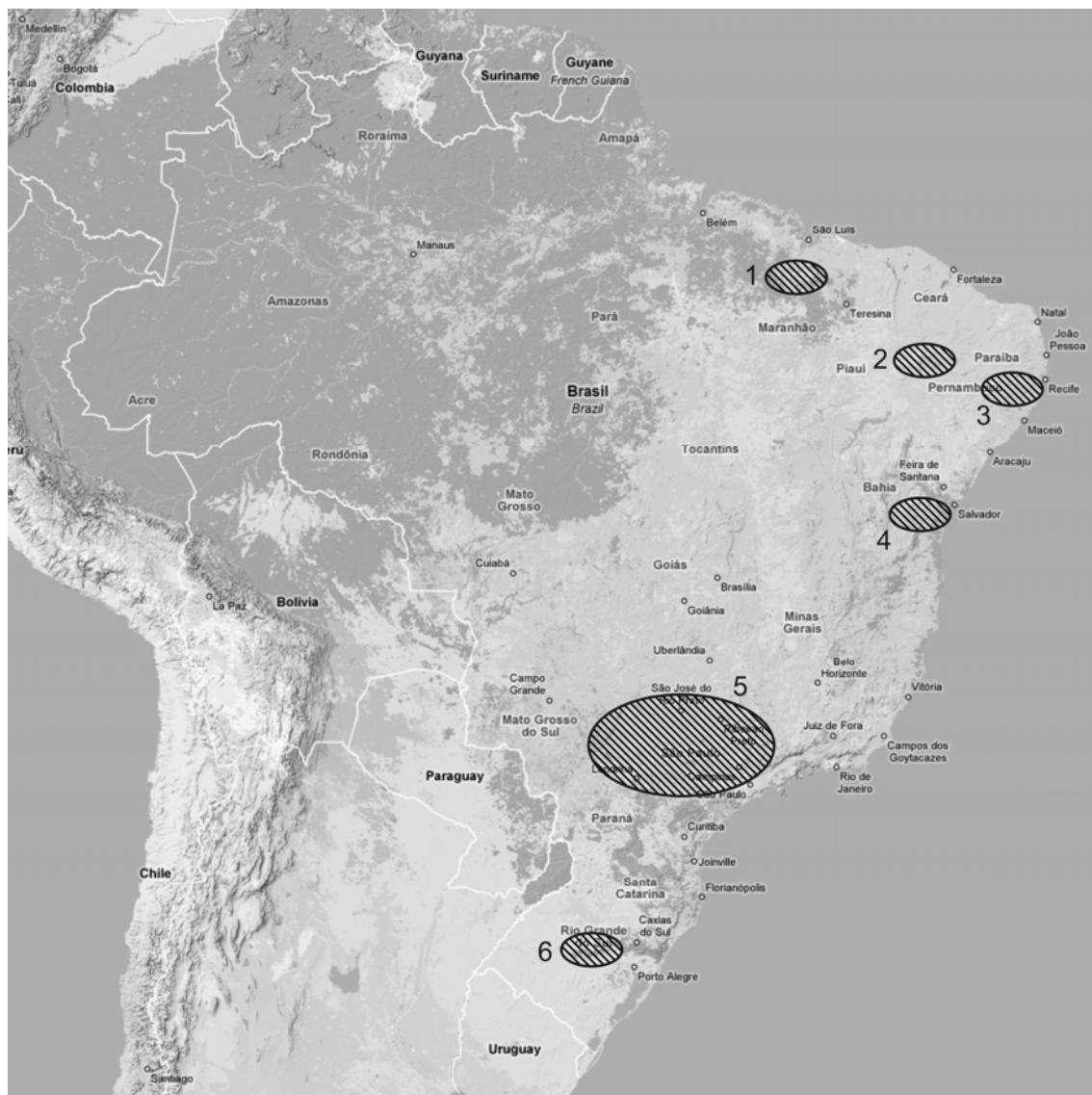


Figura 20. Localidades brasileiras com espécies descritas de crocodylomorfos mesozóicos. 1, Bacia do Parnaíba. 2, Bacia do Araripe. 3, Bacia de Pernambuco-Paraíba. 4, Bacia do Recôncavo. 5, Grupo Bauru e 6, Fm. Santa Maria, Bacia do Paraná. Mapa retirado de Google Maps (<http://maps.google.com>), acessado em 15/dez/2007). Referências dos dados geográficos, vide texto.

Os primeiros fósseis de crocodylomorfos foram encontrados no Brasil no século XIX, nos primeiros anos da paleontologia brasileira, e representam os primeiros achados de “répteis” fósseis no país. Charles Frederick Hartt coletou os primeiros ossos, em sedimentos cretáceos da Bacia do Recôncavo, tendo sido inicialmente identificados

como pertencendo a um dinossauro terópode. Marsh (1869) reclassificou estes fósseis e descreveu a espécie *Crocodylus hartii*, sendo os mesmos, posteriormente, atribuídos ao gênero *Sarcosuchus* (BUFFETAUT & TAQUET, 1977). Marsh, no mesmo trabalho, descreveu a espécie de gavialoídeo *Thoracosaurus bahiensis*. Ainda no século XIX, Cope (1886) descreveu uma espécie de goniofolideo proveniente da Bacia de Pernambuco-Paraíba, o qual foi posteriormente considerando um dirosaurídeo hiposaurino, de nome *Hyposaurus derbianus* Buffetaut (1976). Já no século XX, diversos trabalhos foram realizados sobre restos de crocodilomorfos, tanto mesozóicos quanto cenozóicos. Os principais achados do mesozóico são provenientes da Bacia do Araripe (Formações Crato e Santana) e principalmente do Grupo Bauru (Formações Adamantina e Marília). A seguir faremos um breve resumo destas espécies.

A única espécie de crocodilomorfo registrada para o Triássico é o esfenosúquio *Barberenasuchus brasiliensis* Mattar, 1987 (Fig. 21), do Ladiniano da Formação Santa Maria, Bacia do Paraná, que representa um dos registros mais antigos deste grupo. Entretanto, Kischlat (2001), ao estudar os arcossauros basais, questionou o status taxonômico desta espécie como um crocodilomorfo e sugeriu que *B. brasiliensis* é, na verdade, um arcossauro rauisúquio.

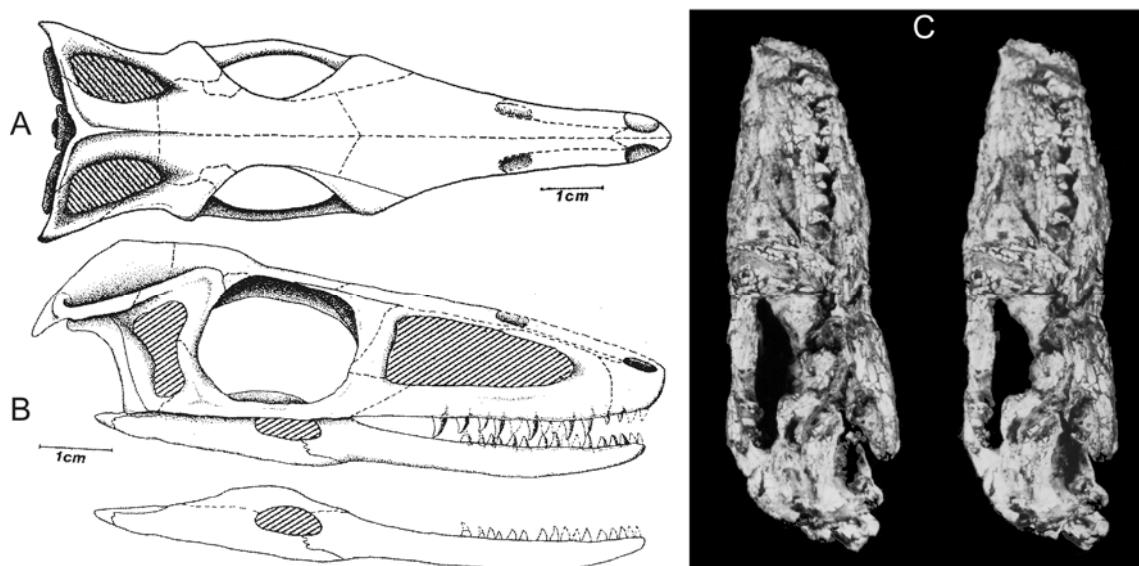


Figura 21. *Barberenasuchus brasiliensis*, um esfenosuquídeo da Formação Santa Maria, Triássico da Bacia do Paraná. A, vista dorsal. B, vista lateral. C, estereopar da vista lateral direita. Modificado de Mattar (1987).

Entre as espécies do Cretáceo Inferior (Fig. 22), estão aquelas provenientes da Formação Santana (Aptiano-Albiano), Bacia do Araripe: o notosúquio *Araripesuchus gomesii* Price, 1959 e os neosúquios *Caririsuchus camposi* Kellner, 1987 e *Susisuchus anatoceps* Salisbury *et al.*, 2003. Ainda sem nome específico, Frey & Salisbury (2008) publicaram as primeiras informações sobre uma nova espécie de *Araripesuchus*, proveniente da mesma bacia (Fig. 23). Também do Cretáceo Inferior, há o neosúquio *Sarcosuchus hartii* Marsh, 1989 e o gavialoídeo *Thoracosaurus bahiensis* Marsh, 1869, do Aptiano da Bacia do Recôncavo, bem como o notosúquio *Candidodon itapecuruense* Carvalho & Campos, 1988, do Aptiano-Albiano da Bacia do Parnaíba.

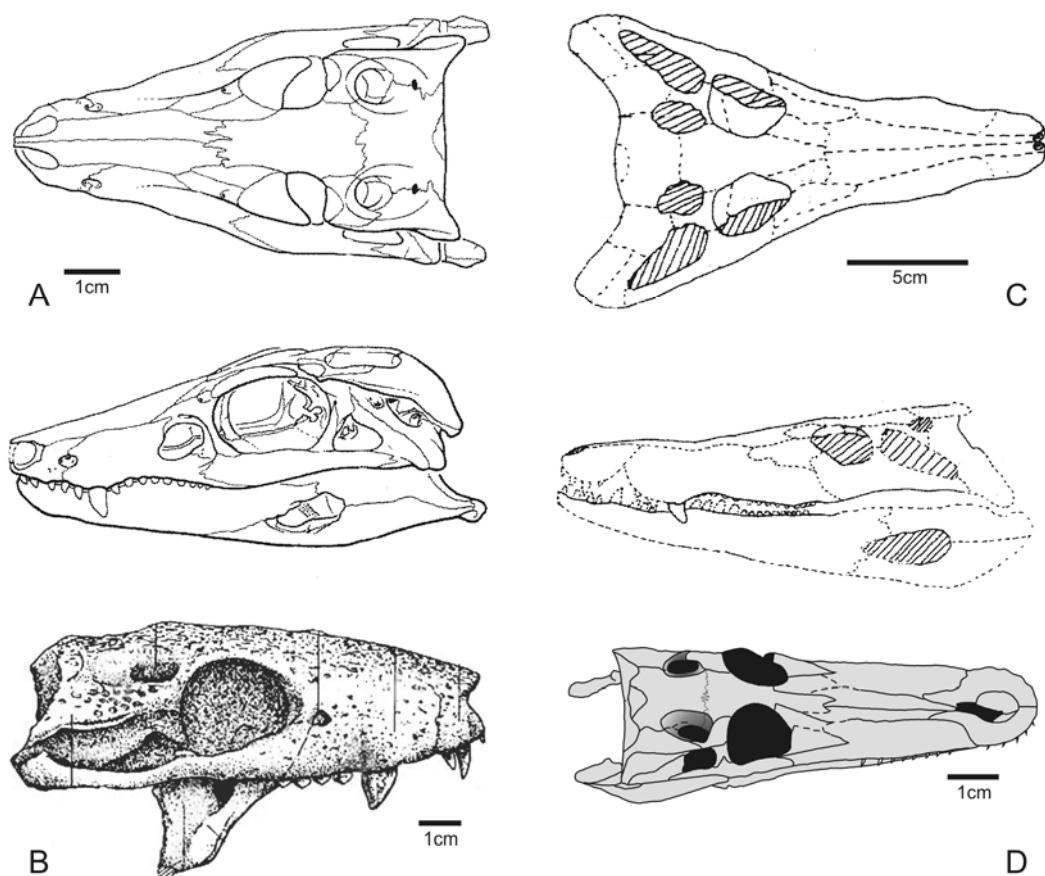


Figura 22. Principais crocodylomorfos brasileiros do Cretáceo Inferior. A, *Araripesuchus gomesii*. B, *Candidodon itapecuruense*. C, *Caririsuchus camposi*. D, *Susisuchus anatoceps*. Modificado de Kellner (1987), Maisey (1991), Nobre & Carbalho (2002) e Salisbury *et al.* (2003).

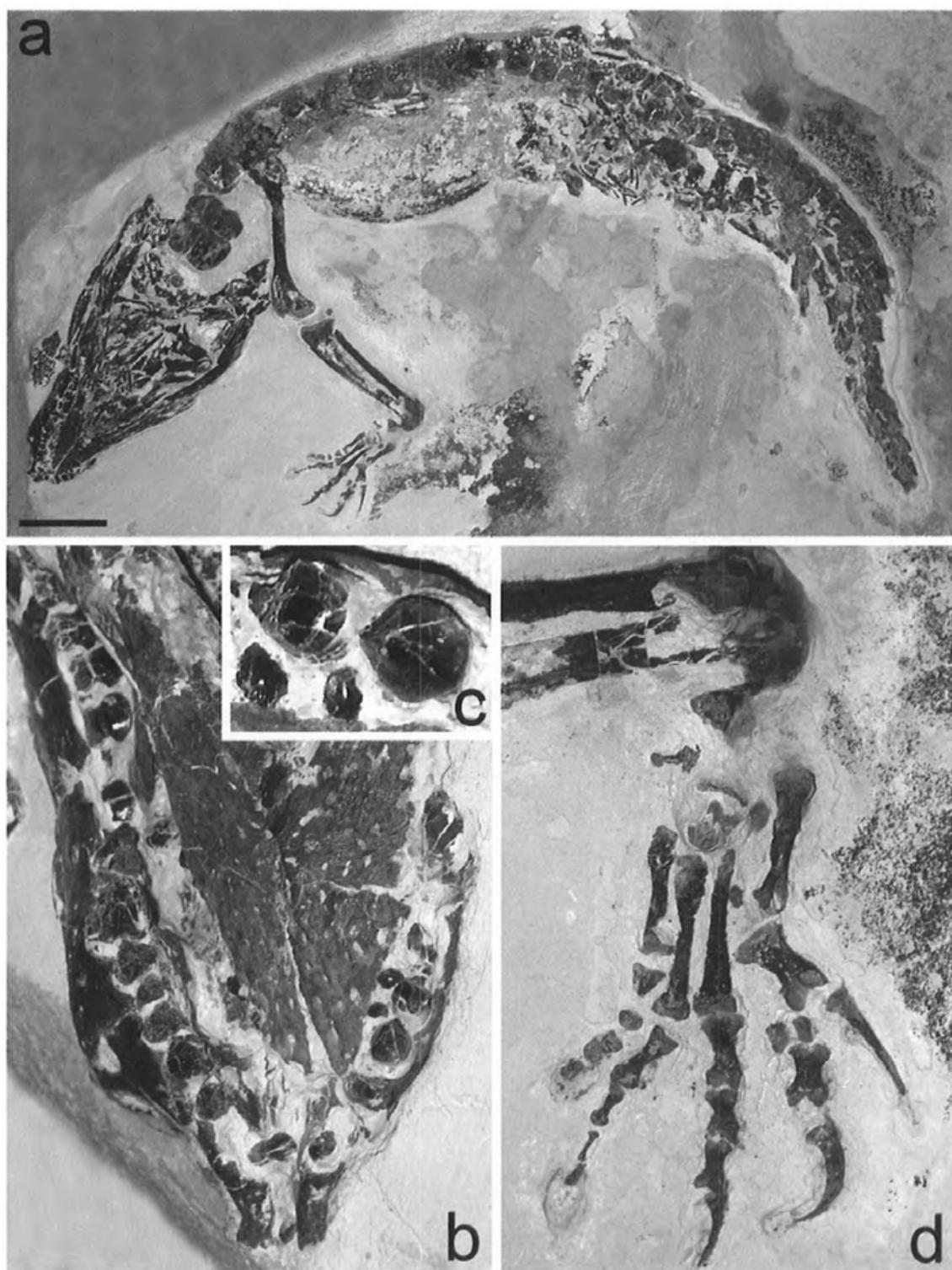


Figura 23. Nova espécie de *Araripesuchus*, proveniente da Formação Santana, Bacia do Araripe. A, esqueleto parcial, com crânio completo, pata dianteira esquerda e esqueleto axial com osteodermas associados. B, detalhe da sínfise mandibular. C, detalhe da dentição. D, detalhe da mão esquerda. Modificado de Frey & Salisbury (2008).

Os crocodilomorfos do Cretáceo Superior (Fig. 24), no Brasil, incluem, principalmente, os notosúquios, baurusuquídeos e peirosaurídeos do Turoniano-Maastrichtiano do Grupo Bauru (formações Adamantina e Marília): *Adamantinasuchus navae* Nobre & Carvalho, 2006, *Baurusuchus pachecoi* Price, 1945, *Baurusuchus salgadoensis* Carvalho *et al.*, 2005, *Itasuchus jesuinoi* Price, 1955, *Mariliasuchus amarali* Carvalho and Bertini, 1999, *Mariliasuchus robustus* Nobre *et al.*, 2007, *Montealtosuchus arrudacamposi* Carvalho *et al.*, 2007, *Peirosaurus tormini* Price, 1955, *Sphagesaurus huenei* Price, 1950, *Stratiotosuchus maxhechii* Campos *et al.* 2001, *Uberabasuchus terrificus* Carvalho *et al.*, 2004, e três táxons ainda com status taxonômico questionável devido a vários aspectos, *Brasileosaurus pachecoi* Huene, 1931, *Goniopholis paulistanus* Roxo, 1936 e *Pholidosaurus milwardi* Roxo, 1929. Completando as espécies do Cretáceo Superior, há o dirosaurídeo *Hyposaurus derbianus* Cope, 1886, proveniente de sedimentos do Maastrichtiano da Bacia Pernambuco-Paraíba.

Além destas espécies formalmente descritas, são registrados restos fósseis de crocodilomorfos cretáceos para outras bacias brasileiras, sendo seu registro feito basicamente através de dentes e osteodermos isolados (CARVALHO 1994; CARVALHO & NOBRE 2001; ELIAS *et al.* 2004).

O presente trabalho fará, no Capítulo III, um estudo descritivo, através de anatomia comparada, aliado ao uso da Sistemática Filogenética, do primeiro registro de Crocodylomorpha para as Bacias do Iguatu, representando, então, a primeira espécie formalmente descrita de tetrápode para estas bacias.

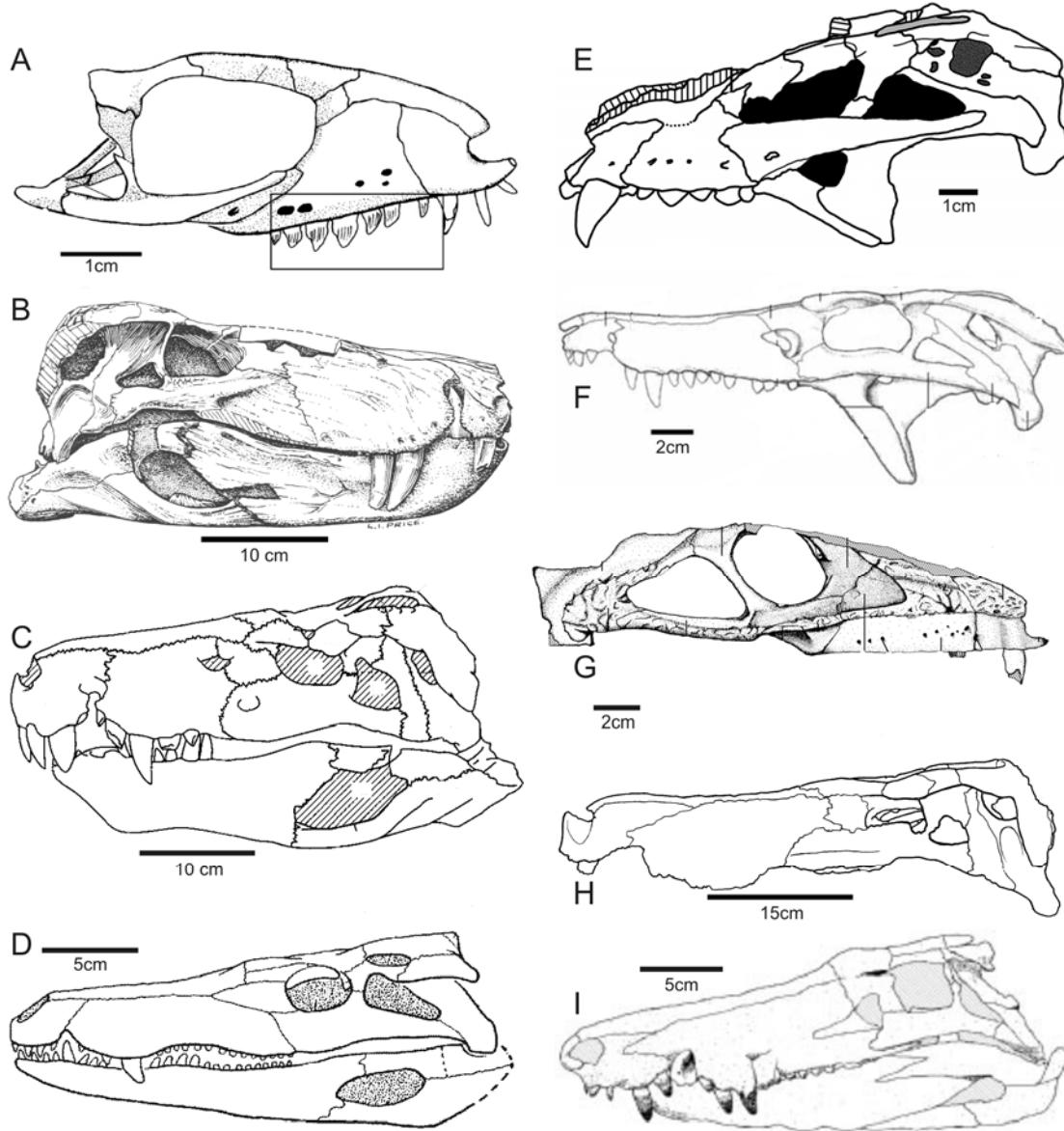


Figura 24. Principais crocodylomorfos brasileiros do Cretáceo Superior. A, *Adamantinasuchus navae*. B, *Baurusuchus pachecoi*. C, *B. salgadoensis*. D, *Itasuchus jesuinoi*. E, *Mariliasuchus amarali*. F, *Montealtosuchus arrudacamposi*. G, *Sphagesaurus huenei*. H, *Stratiotosuchus maxhechii*. I, *Uberabasuchus terrificus*. Modificado de Price (1945, 1955), Maisey (1991), Pol (2003), Riff (2003), Carvalho *et al.* (2004, 2005, 2007), Zaher *et al.* (2006), Nobre & Carvalho (2006) e Nobre *et al.* (2007).

4. MATERIAL E MÉTODOS

4.1. Material

O material aqui estudado (Fig. 25) está tombado na coleção do Laboratório de Paleontologia de Vertebrados (UFRGS), sob os seguintes números de coleção:

- UFRGS-PV0001K: fragmento craniano de crocodilomorfo (Fig. 25A);
- UFRGS-PV0002K: fragmento craniano de um semionotídeo (Fig. 25B);
- UFRGS-PV0003K – UFRGS-PV0005K: escamas da cadeia dorsal (Fig. 25C-E);
- UFRGS-PV0006K – UFRGS-PV0008K: escamas anteriores (Fig. 25F-H);
- UFRGS-PV0009K – UFRGS-PV0011K: escamas posteriores rômbicas (Fig. 25I-K);
- UFRGS-PV0012K – UFRGS-PV0015K: escamas posteriores fusiformes e subcirculares (Fig. 25L-O);

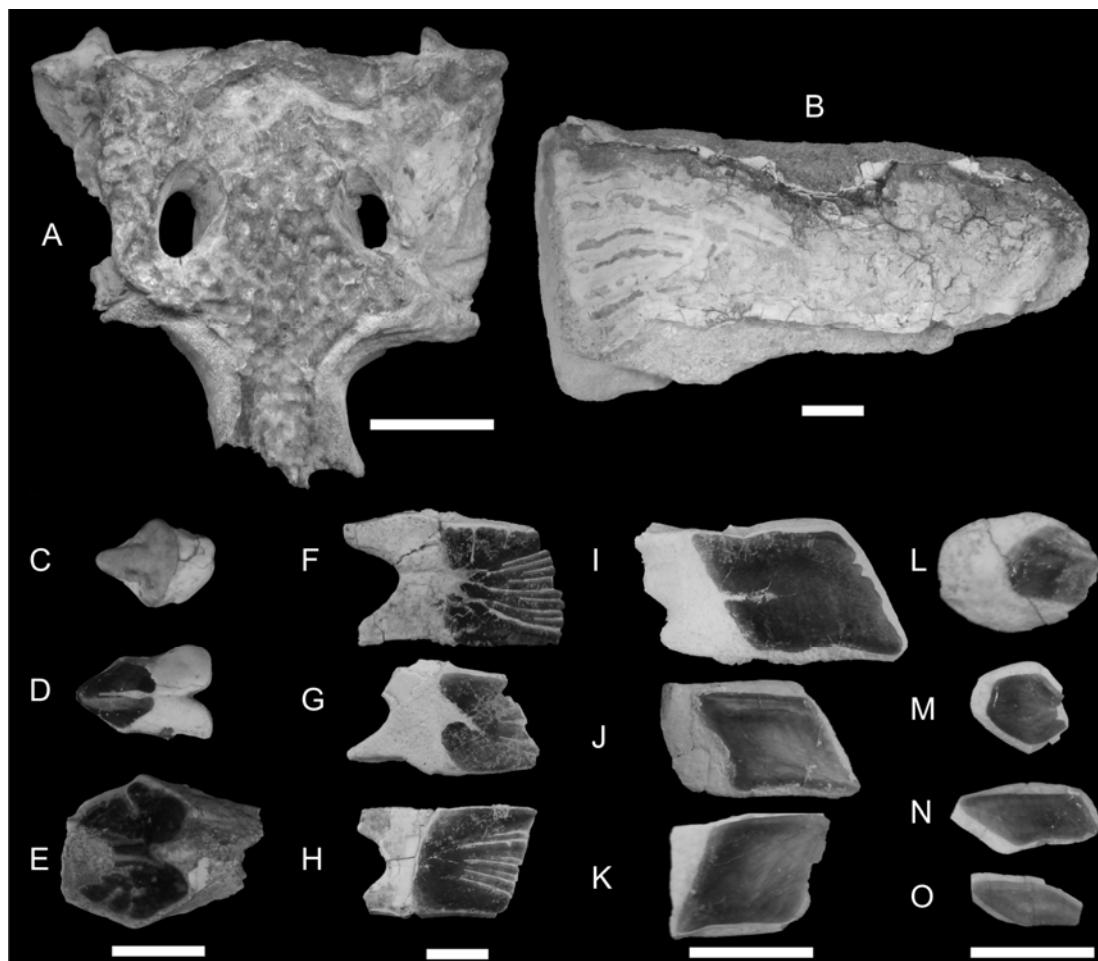


Figura 25. Materiais utilizados neste trabalho. Detalhes no texto. Escala = 1cm.

4.2. Preparação

Todos os materiais foram preparados mecanicamente, para a separação do fóssil da matriz rochosa, através da utilização de agulhas, ponteiras e martelo pneumático. Os Materiais UFRGS-PV0001K e UFRGS-PV0002K permaneceram agregados a uma pequena quantidade de sedimentos, devido à fragilidade do material. O primeiro foi também preparado com a utilização de uma broca de dentista. Todos os materiais receberam uma camada de Paralóide, devido a sua condição bastante friável.

4.3. Estudo Anatômico e Taxonômico

Para a caracterização anatômica e taxonômica dos materiais de semionotídeos, utilizou-se os trabalhos de Gallo (1998; 2005), Brito & Gallo (2003) e Cavin & Suteethorn (2006). Para a comparação com táxons brasileiros, utilizou-se os trabalhos de Gallo (1998) e Gallo & Brito (2004).

A classificação taxonômica dos crocodilomorfos segue principalmente Clark (1994) e Brochu (2007), utilizando as definições de Neosuchia e Notosuchia segundo Sereno *et al.* (2001). Os Peirosauridae foram removidos de Neosuchia, conforme Gasparini *et al.* (2006). Thalatosuchia foi incluído em Neosuchia, como um membro de Metasuchia (CLARK, 1994; BUCKLEY & BROCHU, 1999; ORTEGA *et al.*, 2000; WU *et al.*, 2001b; BROCHU *et al.*, 2002; POL & NORELL, 2004a; 2004b; POL & APESTEGUIA, 2005) e não como grupo irmão deste (BENTON & CLARK, 1988; BUCKLEY *et al.*, 2000; SERENO *et al.*, 2001; 2003; TURNER & CALVO, 2005; TURNER, 2006; LARSSON & SUES, 2007). A caracterização anatômica foi realizada principalmente segundo Iordansky (1973), Brochu (1999) e Salisbury *et al.* (2003a, 2006). Nomenclatura anatômica e abreviações segundo Iordansky (1973) e Brochu (1999, 2007).

4.4. Táxons utilizados para comparação

Para a comparação anatômica do material de semionotídeos, foram utilizados os seguintes táxons (através da literatura):

- *Araripelepidotes temnurus* Agassiz, 1841. Originalmente nomeado como um representante do gênero *Lepidotes*, foi revisado por Santos (1990), que erigiu este novo gênero.
- *Lepidotes alagoensis* Gallo, 2000;
- *Lepidotes dixseptiensis* Santos, 1963;
- *Lepidotes "iguatuensis"* Vogel, 1976. *Nomen nudum*, mas disponível, pois o material não foi formalmente publicado até o momento;
- *Lepidotes llewellyni* Santos, 1953;
- *Lepidotes mawsoni* Woodward, 1888;
- *Lepidotes oliveirai* Santos, 1969;
- *Lepidotes piauhensis* Roxo & Löfgren, 1936;
- *Lepidotes roxoi* Santos, 1953;
- *Lepidotes souzai* Woodward, 1908;
- *Lepidotes wenzae* Brito & Gallo, 2003;
- *Semionotus* sp. (SANTOS, 1974);

Para comparação anatômica do fóssil de crocodilomorfo, foram utilizados os seguintes táxons (através da literatura):

- *Allodaposuchus precedens* Nopcsa, 1928, com informações adicionais de Buscalioni *et al.* (2001);
- *Araripesuchus gomesii* Price, 1959, com informações adicionais de Hetch (1991), Ortega *et al.* (2000), Pol & Apesteguia (2005) e Turner (2006);
- *Baurusuchus pachecoi* Price, 1945;
- *Bernissartia fagesii* Dollo, 1883, com informações adicionais de Buscalioni & Sanz (1990);
- *Brachychampsia montana* Gilmore, 1911, com informações adicionais de Brochu (1999) e Sullivan & Lucas (2003);
- *Bretesuchus bonapartei* Gasparini *et al.*, 1993;
- *Comahuesuchus brachybuccalis* Bonaparte, 1991, com informações adicionais de Martinelli (2003);
- *Dibothrosuchus elaphros* Simmons, 1965, com informações adicionais de Wu & Chatterjee (1993);

- *Dromicosuchus grallator* Sues *et al.*, 2003;
- Dyrosauridae, segundo Buffetatut (1976; 1978; 1979), Brochu *et al.* (2002), Jouve (2005) e Jouve *et al.* (2005; 2006);
- *Edentosuchus tienshanensis* Young, 1973, com informações adicionais de Pol *et al.* (2004);
- *Gavialis gangeticus* Gmelin, 1789, com informações adicionais de Brochu (1999);
- *Gobiosuchus kielanae* Osmolska, 1972, com informações adicionais de Osmolska *et al.* (1997);
- *Goniopholis* sp. Owen, 1941, segundo Mook (1942), Salisbury *et al.* (1999), Schwarz (2002).
- *Hsisosuchus chungkingensis* Young and Chow, 1953, com informações adicionais de Li *et al.* (1994) e Wu *et al.* (1994);
- *Hylaeochamps vectiana* Owen, 1874, com informações adicionais de Andrews (1913);
- *Iberosuchus macrodon* Antunes, 1975;
- *Isisfordia duncani* Salisbury *et al.*, 2006;
- *Libycosuchus brevirostris* Stromer, 1914, com informações adicionais de Kalin (1955) e Buffetaut (1976);
- *Lomasuchus palpebrosus* Gasparini *et al.*, 1991;
- *Notosuchus terrestris* Woodward, 1896, com informações adicionais de Gasparini (1971);
- *Pachycheilosuchus trinquei* Rogers, 2003;
- *Pelagosaurus typus* Bronn, 1841, com informações adicionais de Pierce & Benton (2006);
- *Piscogavialis jugaliperforatus* Kraus, 1998;
- *Protosuchus richardsoni* Brown, 1933;
- *Sarcosuchus imperator* Broin and Taquet, 1966, com informações adicionais de Sereno *et al.* (2001);
- *Sichuanosuchus shuhanensis* Wu *et al.*, 1997;
- *Simosuchus clarki* Buckley *et al.*, 2000;
- *Sokotosuchus ianwilsoni* Halstead, 1975, com informações adicionais de Buffetaut (1979a);

- *Sphagesaurus huenei* Price, 1950, com informações adicionais de Pol (2003);
- *Stratiotosuchus maxhechti* Campos *et al.*, 2001, com informações adicionais de Riff (2003, 2007);
- *Sunosuchus junggarensis* Wu *et al.*, 1996;
- *Susisuchus anatoceps* Salisbury *et al.*, 2003, com informações adicionais de Salisbury *et al.*, 2006;
- *Terminonaris robusta* Mook, 1934, com informações adicionais de Wu *et al.* (2001b);
- *Theriosuchus guimaroae* Schwarz and Salisbury, 2005;
- *Theriosuchus pusillus* Owen, 1879, com informações adicionais de Salisbury (2002).
- *Uruguaysuchus aznarezi* Rusconi, 1933, com informações adicionais de Gasparini (1971);
- *Voay robustus* Brochu, 2007;
- *Zaraasuchus shepardi* Pol & Norell, 2004b;
- *Zosuchus davidsoni* Pol & Norell, 2004a;

4.5. Relações filogenéticas do material de crocodilomorfo

Para analisar as relações filogenéticas do fóssil de crocodilomorfo, duas análises cladísticas foram realizadas. A primeira utilizou a matriz de dados de Sereno *et al.* (2003), importante por apresentar membros da maioria dos grandes grupos de crocodilomorfos. Um total de 23 táxons (22 do trabalho original mais o presente fóssil) e 75 caracteres (alguns multi-estado e ordenados) foram analisados. A segunda análise utilizou a matriz de Salisbury *et al.* (2006), importante por ser a primeira análise a incluir *Susisuchus anatoceps*. Um total de 47 táxons (46 do trabalho original mais o presente fóssil) e 175 caracteres (alguns multi-estado e ordenados) foram analisados. Neste conjunto de dados, foi alterada a codificação de *Isisfordia duncani* e *Susisuchus anatoceps* para o caractere 69, que foi erroneamente impresso “1” no artigo original, em vez de “0”. Ambas as análises foram realizadas utilizando o software TNT (vers. 1.1, GOLOBOGG *et al.*, 2003). Para recuperar o cladograma mais parcimonioso, através da busca heurística, 10.000 replicações foram operadas (TBR *branch swapping*), retendo

100 árvores por replicação. Para determinar as otimizações ACCTRANS e DELTRANS para a segunda análise, o *software* Winclada (NIXON, 2002) foi utilizado, com o objetivo de reconstrução nodal para o gênero *Susisuchus* e seus integrantes.

5. ANÁLISE INTEGRADORA: Novos registros fósseis das Bacias do Iguatu

Os novos registros de fósseis estudados no presente trabalho tiveram grande importância para o conhecimento acerca da diversidade fossilífera das Bacias do Iguatu, como também grande importância sob o aspecto paleobiológico.

Os fósseis de semionotídeos aqui apresentados ampliaram a distribuição paleobiogeográfica do grupo, incluindo também a Bacia de Icó. Morfologicamente, apresentam características compartilhadas com outras espécies brasileiras deste grupo. Suas características anatômicas podem, com a coleta de mais materiais, dar indícios de como ocorreu a dispersão dos semionotídeos nas bacias interiores, como também elucidar questões filogenéticas entre as espécies brasileiras.

O fóssil de crocodilomorfo representa a primeira espécie do grupo para as Bacias do Iguatu e a segunda espécie para o gênero *Susisuchus*, espécie originalmente descrita para a Bacia do Araripe. Apesar de fragmentário, o material possui autapomorfias que permitem a definição de uma nova espécie. Além de ampliar a distribuição geográfica do grupo, tem grande importância para o estudo da origem e evolução dos crocodilianos, pois a clado Susisuchidae é grupo irmão de Eusuchia.

5.1. Fósseis de semionotídeos

O material aqui apresentado corresponde ao primeiro registro inequívoco do grupo Semionotidae para a Bacia de Icó, uma vez que menções anteriores a este grupo não apresentavam o rigor e o detalhamento taxonômico requerido. Por exemplo, Tinoco & Mabesoone (1975) comentam apenas a presença de “escamas de peixe”. Outro problema é a falta de informação quanto à origem dos materiais, sendo os mesmos, muitas vezes, informados como tendo sido coletados “nas Bacias do Iguatu”, não especificando em qual delas (e.g., PONTE et al., 1990).

Estudado no Capítulo II, este material foi identificado e descrito anatomicamente. Os restos estão bem preservados, sem alteração diagenética evidente. O fóssil UFRGS-PV0001K trata-se de um fragmento craniano pertencente ao osso opercular direito (Cap. II, Fig. 4), segundo comparações com outros semionotídeos.

Suas características são semelhantes às encontradas em *Lepidotes roxoi* e *Lepidotes souzai*, ambos da Bacia do Recôncavo.

As escamas da cadeia dorsal apresentam um tipo morfológico similar – espinho curto (*short-spined type*), segundo critério de MacCune (1987), apesar de divergir quanto à morfologia externa da ganoína. A escama dorsal UFRGS-PV0004K apresenta indícios de um espinho partindo da região central, característica não encontrada em nenhuma espécie brasileira de *Lepidotes*. Entretanto, a camada de ganoína é mais espessa do que é encontrado em *Semionotus*.

As escamas anteriores apresentam região de imbricação bastante desenvolvida, com processos anteriores (superior e inferior), além de uma marcada articulação *peg-and-socket*. A ganoína não é contínua sobre a superfície do osso lamelar, apresentando sulcos longitudinais partindo do centro. Estas características são semelhantes ao que é encontrado em *Lepidotes "iguatuensis"* (Bacia de Iguatu), *L. mawsoni*, *L. souzai* e *L. llewellyni*, estes últimos da Bacia do Recôncavo.

As escamas posteriores não apresentam processos anteriores ou articulação *peg-and-socket*. Possuem forma rômbica ou subcircular. A camada de ganoína não apresenta ornamentações e recobre praticamente toda a superfície externa da escama. Estas características são bastante constantes em semionotídeos, não auxiliando na identificação.

As principais conclusões do estudo das escamas de semionotídeos efetuado neste trabalho foram:

- Devido à informação taxonômica insuficiente de trabalhos anteriores, este é o primeiro registro inequívoco de Semionotidae para a Bacia de Icó;
- O osso craniano é um opercular direito e o padrão de ornamentação assemelha-se ao encontrado em *Lepidotes roxoi* e *L. souzai*;
- As escamas são bastante semelhantes entre si, sugerindo uma origem monoespecífica, e são bastante semelhantes àquelas de *Lepidotes "iguatuensis"* da Bacia do Iguatu, *L. mawsoni*, *L. souzai* e *L. llewellyni*, estes últimos da Bacia do Recôncavo;

- Novos materiais são necessários para uma melhor comparação e determinação específica.

5.2. Fóssil de crocodilomorfo

O fóssil, UFRGS-PV0001K, encontrado em sedimentos da Bacia de Lima Campos (Barriasiano-Barremiano), representa o fragmento posterior do crânio de um crocodilomorfo. Após descrição anatômica e comparação com táxons de vários grupos, o conjunto de características anatômicas, principalmente no que se refere ao posicionamento de suturas e contato entre ossos, demonstrou uma similaridade bastante próxima com *Susisuchus anatoceps*, do Aptiano da Bacia do Araripe. Sendo assim, necessitou-se uma nova diagnose para o gênero, de modo a suportar uma nova espécie, *Susisuchus jaguaribensis*. Além disso, devido à existência de um novo representante, o grupo Susisuchidae recebeu uma nova definição, segundo critérios cladísticos.

Para um melhor entendimento da história evolutiva da nova espécie, duas análises filogenéticas foram realizadas. A primeira, retirada de Sereno *et al.* (2003), foi usada por apresentar táxons de diferentes grupos, para confirmar o estreito relacionamento entre *Susisuchus* com os crocodilomorfos neosúquios. A segunda utilizou a matriz de dados de Salisbury *et al.* (2006), que incluiu, pela primeira vez, *S. anatoceps* em uma análise filogenética. Como resultado, confirmou-se a monofilia do gênero em questão e o posicionamento de Susisuchidae como grupo irmão de Eusuchia.

As principais conclusões do estudo do material de crocodilomorfo apresentado neste trabalho foram:

- UFRGS-PV0001K, apesar de fragmentário, possui características diagnósticas suficientes para a criação de uma nova espécie, *Susisuchus jaguaribensis*, apresentando várias afinidades com a espécie-tipo do gênero, *S. anatoceps*;
- A sinapomorfia que suporta filogeneticamente o gênero é: contato do esquamossal e parietal na parede posterior da fenestra supratemporal;
- A proposta de uma nova diagnose para o gênero, assim como para a espécie-tipo;

- A análise filogenética mostrou o estreito relacionamento entre *Susisuchus* e crocodilomorfos neosúquios derivados, e o posicionamento de Susisuchidae como grupo irmão de Eusuchia;
- A proposta de uma nova definição para Susisuchidae: linhagem estemática que compreende todos os crocodilomorfos mais intimamente relacionados com *Susisuchus anatoceps* que com *Crocodylus niloticus*. O clado é formado por neosúquios avançados próximos da origem dos eusúquios;
- Considerando *Barberenasuchus brasiliensis* um arcossáuro rauisúquio e a idade Barriásiana-Barremiana para os sedimentos da Bacia de Lima Campos, *Susisuchus jaguaribensis* representa a espécie mais antiga de Crocodylomorpha para o Brasil.

Percebe-se, então, que o registro fossilífero até então conhecido para as Bacias do Iguatu está muito aquém do que realmente pode ser encontrado, apresentando não somente espécies presente nas bacias interiores, mas também espécies endêmicas de grande importância evolutiva. Torna-se, assim, necessário que novos estudos sejam feitos sobre a paleontologia destes depósitos, a partir de novos trabalhos de campo específicos para este fim.

6. REFERÊNCIAS

AGASSIZ, L.R. Untersuchungen über die fossilen Fische der Lias Formation. **Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefaktenkunde**, v. 3, p. 139-149, 1832.

—. On the fossil fishes found by Mr. Gardner in the Province of Ceará, in the North of Brazil. **Edinburgh New Philosophical Journal**, v. 30, p. 82-84, 1841.

ANDREWS, C. W. On the Skull and Part of the skeleton of a Crocodile from the Middle Purbeck of Swanage, with a Description of a new Species (*Pholidosaurus laevis*), and a Note on the Skull of *Hylaeochamps*. **Annals and Magazine of Natural History**, 8th series, v. 11, n. 65, p. 485-494, 1913.

ANTUNES, M. T. *Iberosuchus*, crocodile Sebecosuchien nouveau, l'Eocène ibérique au nord de la Chaîne central, et l'origine du canyon de Nazaré. **Comunicações dos Servicos Geologicos de Portugal**, v. 59, p. 285-330, 1975.

ARAI, M. Revisão estratigráfica do Cretáceo Inferior das bacias interiores do Nordeste do Brasil. **Boletim do 7º Simpósio do Cretáceo do Brasil**, p. 11, 2006a.

—. Revisão estratigráfica do Cretáceo Inferior das bacias interiores do Nordeste do Brasil. **Geociências**, v. 25, p. 7-15, 2006b.

ARIMA, N. **Análise estratigráfica da Bacia do Iguatu**. 2007 149f. Dissertação (Mestrado em Geociências) – Instituto de Geociências, Curso de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2007.

BARTHEL, K.W. **Fossilien aus Sölnhofen. Ein Blick in die Erdgeschichte**. Ott, Thun. 393 p., 1978.

BEDREGAL, R.P. **Estudo gravimétrico e estrutural da Bacia de Iguatu, CE**. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Ouro Preto, Ouro Preto, 155p, 1991.

—; CHEMALE JR, F. Evolução estrutural da bacia de Iguatu, Ceará. **Simpósio sobre as Bacias Cretácicas Brasileiras**, 2, Rio Claro, *Resumos Expandidos*, UNESP, p. 90-92, 1992.

—; SZATMARI, P.; CHEMALE JR, F. Evolução estrutural da Bacia do Iguatu, Ceará. **Congresso Brasileiro de Geologia**, 37, São Paulo, *Boletim de Resumos Expandidos*, SBG, 1, p. 569-570, 1992.

BENTON, M. J. *Scleromochlus taylori* and the origin of dinosaurs and pterosaurs. **Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B**, v. 354, p. 1423-1446, 1999.

—. **Vertebrate Palaeontology, 3rd Edition**. University of Bristol, UK, 455 p., 2005.

- ; CLARK, J. M. Archosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia. In: BENTON, M. J. (Ed.). **The phylogeny and classification of the tetrapods, vol. i: amphibians, reptiles, birds.** Clarendon Press, Oxford, p. 295–338, 1988.
- ; Walker, A. D. Erpetosuchus, a crocodile-like basal archosaur from the Late Triassic of Elgin, Scotland. **Zool. J. Linn. Soc.**, v. 136, p. 25-47, 2002.
- BERTINI, R. J., MARSHALL, L. G.; BRITO, P. Vertebrate faunas from the Adamantina and Marilia formations (Upper Bauru Group, late Cretaceous, Brazil) in their stratigraphic and paleobiogeographic context. **Neues Jahrbuch für Geologie und Palaontologie Abhandlungen**, v. 188, p. 71–101, 1993.
- BEURLEN, K. ; MABESOONE, J. M. Bacias cretáceas intracontinentais do nordeste do Brasil. **Notas Geomorfológicas, Campinas**, v. 9 (18), p. 19-34, 1969.
- BILELO, M. M., 1969. The Fossil Fish Lepidotes in the Paluxy Formation, North-Central Texas. **American Midland Naturalist**, v. 81, n. 2, p. 405-411, 1969.
- BONAPARTE, J. F. Los vertebrados fósiles de la formación Río Colorado, de la ciudad de Neuquén y sus cercanías, Cretácico superior, Argentina. **Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” Paleontología**, v. 4, p. 17–123, 1991.
- BRITO, I.M.. As bacias sedimentares do Nordeste do Brasil. **Contribuição Didática** n. 1: Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 107p, 1975.
- . História geológica das bacias sedimentares do nordeste do Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 48, n. 3, p. 463-474, 1976.
- BRITO, P.M.; REIS, M.F. Presença de Mawsonia (Actinistia; Coelacanthidae) no Cretáceo Inferior da bacia Iguatu (NE do Brasil) com comentários sobre a distribuição desses celacantídeos. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 16, Crato, **Boletim de Resumos**, p. 29-30, 1999.
- GALLO ,V.. A new species of Lepidotes (Neopterygii: Semionotiformes: Semionotidae) from the Santana Formation, Lower Cretaceous of northeastern Brazil. **Journal of Vertebrate Paleontology** v. 23, p. 47-53, 2003.
- BROCHU, C. A. Phylogeny, systematics, and historical biogeography of Alligatoroidea. **Society of Vertebrate Paleontology, Memoir**, v. 6, p. 9–100, 1999.
- . Morphology, relationships, and biogeographical significance of an extinct horned crocodile (Crocodylia, Crocodylidae) from the Quaternary of Madagascar. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 150, p. 835–863, 2007.
- BOUARE, M. L.; SISSOKO, F.; ROBERTS, E. M. ; O'LEARY, M. A. A dyrosaurid crocodyliform braincase from Mali. **Journal of Paleontology**, v. 76, p. 1060–1071, 2002

BROIN, F. de ; TAQUET P. Découverte d'un crocodilien nouveau dans le Crétacé inférieur du Sahara. **Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, D**, v. 262, p. 2326–2329, 1966.

BRONN, H. G. Über die fossilen Gaviale der Lias-Formation und der Oolithe. **Archiv für Naturgeschichte**, v.8, p. 77–82, 1841.

BROWN, B. An Ancestral Crocodile. **American Museum Novitates**, v. 638 p. 1-4, 1933.

BUCKLEY, G. A. ; BROCHU, C. A. An enigmatic new crocodile from the Upper Cretaceous of Madagascar. **Special Papers in Palaeontology**, v. 60, p. 149–175, 1999.

— ; KRAUSE, D. W. ; POL, D. A pug-nosed crocodyliform from the Late Cretaceous of Madagascar. **Nature**, v. 405, p. 941–944, 2000.

BUFFETAUT, E. Une nouvelle définition de la famille des Dyrosauridae De Stefano, 1903 (Crocodylia, Mesosuchia) et ses conséquences: inclusion des genres Hypsaurus et Sokotosuchus dans les Dyrosauridae. **Geobios**, v. 9, p. 333–336, 1976.

—. Les Dyrosauridae (Crocodylia, Mesosuchia) des phosphates de l'Eocene inférieur de Tunisie: *Dyrosaurus*, *Rhabdognathus*, *Phosphatosaurus*. **Geologie Méditerranéenne**, v. 5, p. 237–256, 1978.

—. *Sokotosuchus ianwilsoni* and the evolution of the dyrosaurid crocodilians. **Nigerian Field Monographs**, v. 1, p. 31–41, 1979a.

—. The evolution of the crocodilians. **Sci. Amer.**, v. 241, n.4, p. 124-132, 1979.

—. Radiation évolutive, paléoécologie et biogéographie des crocodiliens mésosuchiens. **Mémoires de Société Géologique de France, Nouvelle Série**, v. 142, p. 1-88, 1982.

— ; TAQUET, P. The giant crocodilian *Sarcosuchus* in the Early Cretaceous of Brazil and Niger. **Palaeontology**, v. 20, p. 203–208, 1977.

BUSCALIONI, A. D. ; SANZ, J. L. The small crocodile *Bernissartia fagesii* from the Lower Cretaceous of Galve (Teruel, Spain). **Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Sciences de la Terre**, v. 60, p. 129–150, 1990.

— ORTEGA, F.; WEISHAMPEL, D. B. ; JIANU, C. M. A revision of the crocodyliform *Allodaposuchus precedens* from the Upper Cretaceous of the Hateg Basin, Romania. Its relevance in the phylogeny of Eusuchia. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v.21, p. 74–86, 2001.

CAMPOS, D. A.; SUAREZ, J. M.; RIFF, D. ; KELLNER, A. W. A. Short note on a new Baurusuchidae (Crocodyliformes, Metasuchia) from Upper Cretaceous of Brazil. **Boletim do Museu Nacional, Geologia**, v. 57, p. 1-7 , 2001.

- CAMPOS, M. de; BRAGA, A de P.G.; MELLO, A. A.; SOUZA, E.M.; SILVA, F.A F.; FRANÇA, J.B. **Projeto Rio Jaguaribe.** Relatório Final. Recife, DNPM/CPRM, 15, v. il. 1976.
- . 1979. Projeto Rio Jaguaribe. Brasília. MME-DNPM – Série Geologia nº. 4. 149 pp.
- CARROLL, R. L. **Vertebrate paleontology and evolution.** New York, W.H. Freeman and Company, 698p., 1988.
- CARVALHO, I.S. 1993. **Os conchostráceos fósseis das bacias interiores do nordeste do Brasil.** Tese de Doutorado, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 319p.
- . *Candidodon*: um crocodilo com heterodontia (Notosuchia, Cretáceo Inferior-Brasil). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 66, n. 3, p. 331-345, 1994.
- . Geological environments of dinosaur footprints in the intracratonic basins of northeast Brazil during the Early Cretaceous opening of the South Atlantic. **Cretaceous Research**, v. 21, p. 255-267. 2000.
- . 2004. Dinosaur Footprints from Northeastern Brazil: Taphonomy and Environmental Setting. **Ichnos**, v. 11, p. 311-321. 2004.
- ; CAMPOS, D. A. Um Mamífero Triconodonte do Cretáceo Inferior do Maranhão, Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v.60, n. 4, p. 437-446, 1988.
- ; BERTINI, R. J. *Mariliasuchus*: um novo Crocodylomorpha (Notosuchia) do Cretáceo da Bacia Bauru, Brasil. **Geología colombiana**, v. 24, p. 83-105, 1999.
- ; NOBRE, P. H. Um crocodylomorpha (?Notosuchia) da Bacia de Uiraúna (Cretáceo Inferior), Nordeste do Brasil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 2, p. 123-124, 2001.
- ; CAMPOS, A. C. A.; NOBRE, P. H. *Baurusuchus salgadoensis*, a New Crocodylomorpha from the Bauru Basin (Cretaceous), Brazil. **Gondwana Research**, v. 8, n. 1, p. 11-30, 2005.
- ; RIBEIRO, L. C. B.; AVILLA, L. S. *Uberabasuchus terrificus* sp. nov., a New Crocodylomorpha from the Bauru Basin (Upper Cretaceous), Brazil. **Gondwana Research**, v. 7, n. 4, p. 975-1002, 2004.
- ; VASCONCELLOS, F. M.; TAVARES, S. A. S. *Montealtosuchus arrudacamposi*, a new peirosaurid crocodile (Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous Adamantina Formation of Brazil. **Zootaxa**, v. 1607, p. 35-46, 2007.
- CASTRO, M.C. Levantamento geológico da faixa a leste de José de Alencar, Iguatu, CE. **Arquivos de Geologia** [UFPE], Recife, v. 4, p. 11-32, 1963.

CAVALGANTE J.C.; FERREIRA C.A. **Mapa Geológico do Estado do Ceará. Escala 1:500.000.** Fortaleza, Ceará. DNPM/SUDENE/Governo do Estado do Ceará. 1983.

CAVALCANTI, V.M.M.; VIANA, M.S.S. Considerações sobre o Cretáceo da Bacia de Iguatu, nordeste do Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 63, n. 1, p. 93, 1991.

—; —. Considerações sobre o Cretáceo da Bacia de Iguatu, nordeste do Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 64, n. 1, p. 63-70, 1992.

CAVIN, L.; SUTEETHORN, V. A new semionotiform (Actinopterygii, Neopterygii) from Upper Jurassic-Lower Cretaceous deposits of north-east Thailand, with comments on the relationships of semionotiforms. **Palaeontology** v. 49, p. 339–353, 2006.

—; KHANSUBHA, S.; BUFFETAUT, E.; TONG, H. A new Semionotid (Actinopterygii, Neopterygii) from the Late Jurassic-Early Cretaceous of Thailand. **C. R. Palevol**, v. 2, p. 291-297, 2003.

CITES. **Identification Guide-Crocodilians**. Environment Canada, Ottawa and CITES Secretariat, Geneva. 148p., 1995.

CLARK, J. M. Patterns of evolution in Mesozoic Crocodyliformes. In: FRASER, N. C. ; SUES, H. D. (Eds). **In the shadow of the dinosaurs: early Mesozoic tetrapods**. Cambridge University Press, Cambridge, p. 84-97. 1994.

CRUZ W. B. Geologia da região oeste de José de Alencar – Iguatu, Estado do Ceará. Recife, Universidade do Recife/Escola de Geologia (Relatório de graduação), 45p. 1961.

—. Geologia da faixa oeste de José de Alencar, município de Iguatu, Ceará. Universidade de Recife, **Arquivos Geológicos**, v. 4, p. 11-32. 1962.

— FRANÇA, H. M. de. Inventário hidrogeológico básico do Nordeste, folha nº 14 – Jaguaribe – SO. Recife. SUDENE. Div. Documentação, 222p. (Brasil, SUDENE. Hidrogeologia, 31). 1970.

COPE, E. D. A Contribution to the Vertebrate Paleontology of Brazil. **Proceedings of the American Philosophical Society**, v. 23, n. 121, p. 1-21, 1886.

DA ROSA, A. A. S.; GARCIA, A. J. V. Palaeobiogeographic aspects of northeast Brazilian basins during the Berriasian before the break up of Gondwana. **Cretaceous Research**, v. 21, 221-239, 2000.

DOLLO, M. L. Première note sur les crocodiliens de Bernissart. **Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique**, v. 2, p. 309-338, 1883.

ELIAS, F. A., BERTINI, R. J.; MEDEIROS, M. A. Nota preliminar sobre novos morfotipos de dentes tetrapodianos, coletados na Laje do Coringa, Formação Alcântara, eo-Cenomaniano do Norte do Estado do Maranhão. **Boletim de Resumos do IV Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados**, 21-22, 2004

FERREIRA, E.M.D. **Estudo faciológico da Formação Quixoá (Grupo Iguatu, CE).** Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, 133p, 1979.

—. Estudo faciológico da Formação Quixoá (Grupo Iguatu, CE). **Publicação Especial do Departamento de Geologia da UFPE**, Recife, v. 3, p. 92-93, 1998.

FERREIRA, C. A.; SANTOS, E. J. COMPANHIA DE PESQUISA DE RECURSOS MINERAIS. Jaguaribe SE. Folha SB.24-Z: estados do Ceará, Rio Grande do Norte, Paraíba e Pernambuco. Escala 1:500.000. Geologia e Metalogênese. Recife, 2000. 1 CD-ROM. Programa Levantamentos Geológicos Básicos do Brasil - PLGB.

FORTIER, D. C.; SCHULTZ, C. L. Novos registros fósseis das Bacias do Iguatu, Centro-oeste do Estado. In: I SEMANA ACADÉMICA DOS ALUNOS DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIENCIAS, 2006. Porto Alegre, **Livro de Resumos Expandidos da I Semana Acadêmica dos Alunos de Pós-Graduação em Geociencias**. Porto Alegre, 2006a. p. 51-54.

—; —. O mais antigo registro de Crocodyliformes para o Brasil (Bacia de Lima Campos, Centro-Oeste do Estado do Ceará). In: PALEO RS, 2006. São Leopoldo, **Boletim Paleontologia em Destaque**. São Leopoldo: SBP, 2006b. v. 57. p. 46.

—; —. Considerações sobre um novo crocodiliano susisuquídeo com característica eusuquianas, do Neocomiano da bacia de Lima Campos, Nordeste do Brasil. In: XX Congresso Brasileiro de Paleontologia, 2007. Búzios, **Anais de Resumos do XX Congresso Brasileiro de Paleontologia**. Rio de Janeiro: Interciência, 2007. p. 78-78.

— DENTZIEN-DIAS, P. C.; SCHULTZ, C. L. Primeiro registro de pegadas de dinossauros para a Bacia do Iguatu, Estado do Ceará, Brasil. In: PALEO RS, 2006, São Leopoldo. **Boletim Paleontologia em Destaque**, 2006. v. 57. p. 32-33.

FRASS, E. Die Meer-Crocodilier (Thalattosuchia) des oberen Jura unter specieller Berücksichtigung von *Dacosaurus* und *Geosaurus*: Mitteilungen aus dem Königliche Naturalien. **Cabinet in Stuttgart, Palaeontographica**, v. 149, p. 1-71, 1902.

FREIRE, C.; FRICKHORN, H.; SANTIAGO, M.M.F.; TORQUATO, J.R.F. Algumas características isotópicas e químicas dos aquíferos superficiais e profundos da região de Iguatu, CE. **Revista Brasileira de Geociências**, São Paulo, v. 13, n. 4, p. 253-262, 1983.

FREY, E.; SALISBUTY, S. W. Crocodilians of the Crato Formation: evidence for enigmatic species. In: MARTILL, D. M.; BECHLY, G.; LOVERIDGE, R. F. (Org.). **The Crato Fossil Beds of Brazil: Window into an Ancient World**. Cambridge University Press, UK, p. 463–474, 2008.

FRICKHINGER, K. A. **Fossil Atlas - Fishes**. Mergus. Publishers for Natural History and Pet Books, Hans A. Baensch, Malle, Germany, 1088 p., 1995.

GALLO, V. **Revisão das Espécies do Gênero Lepidotes Agassiz, 1832 (Actinopterygii, Semionotiformes) do Mesozóico do Brasil, com Comentários sobre as Relações Filogenéticas da Família Semionotidae**. 1998. 367f. Tese (Doutorado), Universidade de São Paulo, São Paulo, 1988.

- . First occurrence of Lepidotes (Actinopterygii: Semionotiformes: Semionotidae) in the Coqueiro Seco Formation, Early Aptian of the Sergipe-Alagoas Basin, Northeastern Brazil.. **Boletim do Museu Nacional. Zoologia, Nova Série**, Rio de Janeiro, v. 51, n. 51, p. 1-14, 2000.
- . Redescription of Lepidotes piauhensis Roxo and Löfgren, 1936 (Neopterygii, Semionotiformes, Semionotidae) from the ?Late Jurassic-Early Cretaceous of Brazil. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 25(4), p. 757-769, 2005.
- BRITO. P. M.. An overview of Brazilian semionotids, In: Arratia G.; Tintori A. (Eds.), **Mesozoic Fishes3. Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity**. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 253–264, 2004.
- ; CAVALCANTI, M. J.; TINTORI, A. Using geometric morphometrics to study ontogenetic shape changes in Paralepidotus ornatus (AGASSIZ 1833-43) (Actinopterygii: Semionotidae). **Arquivos do Museu Nacional**, Rio de Janeiro, v. 60, n. 3, p. 117-120, 2002.
- GARCIA, A. J. V.; DA ROSA, A. A. S.; GOLDBERG, K. Paleoenvironmental and paleoclimatic control on early diagenetic processes and fossil record in Cretaceous continental sandstones of Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 10, p. 243-258, 2005.
- GASPARINI, Z. B. Los Notosuchia del Cretácico de América del Sur como una nueva infraorden de los Mesosuchia (Crocodilia). **Ameghiniana**, v. 8 (1), p. 83-103, 1971.
- CHIAPPE, L. M. ; FERNANDEZ, M. A new senonian peirosaurid (Crocodylomorpha) from Argentina and a synopsis of the South American Cretaceous crocodylians. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v.11 (3), p. 316-333, 1991.
- FERNANDEZ, M ; POWELL, J. New tertiary sebecosuchians (Crocodylomorpha) from South America: phylogenetic implications. **Historical Biology**, v. 7 , p. 1-19;1993.
- POL, D. ; SPALLETTI, L. A. An unusual marine crocodyliform from the Jurassic-Cretaceous boundary of Patagonia. **Science**, v.311, p. 70-73, 2006.
- GAYET, M.; MEUNIER, F.J. Apport de l'étude de l'ornementation microscopique de la ganoïne dans La détermination de l'appartenance générique et/ou spécifique d'écaillles isolées chez les actinoptérygiens. **Comptes Rendus de l'Academie des Sciences Paris**, v. 303, série 2, p. 1259-1262, 1986.
- ; —. A propos du genre Paralepidosteus (Ginglymodi, lepisosteidae) du Crétacé gondwanien. **Cybium**, v. 25, n. 2, p. 153-159, 2001.
- GHIGNONE, J.I. Ensaio da paleogeologia do Nordeste a as seqüências sedimentares. In: SGB, XXVI CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, BELÉM, PARÁ. **Anais**, vol. 3. p.21-28. 1972.

— COUTO E.A do; ASSINE L.A. Estratigrafia e estrutura das bacias do Araripe, Iguatu e Rio do Peixe. In: SBG, XXXIV CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, GOIÂNIA. *Anais*, v. 1, p. 271-282, 1986.

GILMORE, C. W. A new fossil *Alligator* from the Hell Creek Beds of Montana. **Proceedings of the United States National Museum**, v. 41, p. 297-301, 1911.

GMELIN, J.. **Linnei Systema Naturae**. G. E. Beer, Leipzig, 1057 f., 1789

GOMES, J. R. C.; VASCONCELOS, A. M. Jaguaribe SW. Folha SB.24-Y: estados do Ceará, Pernambuco e Piauí. Escala 1:500.000. Geologia e Metalogênese. Brasília: CPRM, 2000. 1 CD-ROM. Programa Levantamentos Geológicos Básicos do Brasil - PLGB.

GOWER, D. J. Braincase evolution in suchian archosaurs (Reptilia: Diapsida): evidence from the rauisuchian Batrachotomus kupferzellensis. **Zool. J. Linn. Soc.**, v. 136, p. 49-76, 2002.

HALSTEAD, L. B. *Sokotosuchus ianwilsoni* n.g., n. sp., a new teleosaur crocodile from the Upper Cretaceous of Nigeria. **Journal of Mining and Geology**, v. 11, p. 101–103, 1975.

HESSEL, M.H., TOMÉ, M.E.; MOURA, C.R. Ostracodes mesozóicos das bacias do interior nordestino: estado da arte. *Simpósio do Cretáceo do Brasil*, 7, São Pedro, Boletim, p. 66, 2006.

—; —; —. Ostracodes mesozóicos das bacias do interior nordestino: estado da arte. **Revista de Geologia**, v. 19, b. 2, p. 187-206, 2006.

HETCH, M.K. *Araripesuchus* Price, 1959. In: Maisey, J.G (Ed.). 1991. *Santana fossils: an illustrated Atlas*. T.F.H. Publishers, p. 340-347, 1991.

HILDEBRAND, M. **Analysis of Vertebrate Structure**. 5th ed. John Wiley and Sons (WIE), New York, 660 p., 2003.

HUENE, F. von. Verschiedene mesozoische Wirbeltierreste aus Sudamerika. **Neuen Jahrbuch für Mineralogie und Palaeontologie Abhandlungen**, v. 66, p. 181-198, 1931.

IORDANSKY, N. N. The Skull of the Crocodilia. In: Gans, C. & Parsons, T. S. (Eds.) **Biology of the reptilia**, vol. 4, Academic Press, London, p. 201-264, 1973

JÖRG, E. Eine Fischfauna aus dem Oberen Buntsandstein (Unter-Trias) von Karlsruhe (Nordbaden). **Beiträge zur naturkundlichen Forschung in Südwestdeutschland**, v. 28, p. 87-102, 1969.

JOUVE, S. A new description of the skull of *Dyrosaurus phosphaticus* (Thomas, 1893) (Mesoeucrocodylia: Dyrosauridae) from the Lower Eocene of North Africa. **Canadian Journal of Earth Sciences**, v. 42, p. 323–337, 2005.

- BOUYA, B. ; AMAGHZAZ, M.. A short-snouted dyrosaurid (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia), from the Palaeocene of Morocco. ***Palaeontology***, v. 48, p. 359–369, 2005.
- . A new species of Dyrosaurus (Crocodylomorpha, Dyrosauridae) from the early Eocene of Morocco: phylogenetic implications. ***Zoological Journal of the Linnean Society***, v. 148, p. 603–656, 2006.
- KALIN, J, Crocodilia: In:Piveteau, J. (Ed.) ***Traite de Paleontologia***. tome 5, p. 695-784., 1955.
- KARDONG, K.V. **Vertebrates: comparative anatomy, function.** 3rd ed. WCB/McGraw-Hill, Boston, MA, 762 p., 2002.
- KELLNER, A. W. A. Ocorrência de um novo crocodiliano no Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. ***Anais da Academia Brasileira de Ciências***, v. 59, n. 3, p. 219-232, 1987.
- KISCHLAT, E.-E. Tecodôncios: a aurora dos arcossáurios no Triássico. In: HOLZ, M. and ROS, L. E. (eds.) ***Paleontologia do Rio Grande do Sul***. Edição Centro de Investigaçäodo Gondwana, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, p. 273-316, 2001.
- KRAUS, R. The cranium of *Piscogavialis jugaliperforatus* n. gen., n. sp. (Gavialidae, Crocodylia) from the Miocene of Peru. ***Paläontologische Zeitschrift***, v. 72, p. 389–406, 1998.
- LARSSON, H. C. E.; SUES, H. D. Cranial osteology and phylogenetic relationships of *Hamadasuchus rebouli* (Crocodyliformes: Mesoeucrocodylia) from the Cretaceous of Morocco. ***Zoological Journal of the Linnean Society***, v. 149, p. 533-567, 2007.
- LEONARDI, G.; MUNIZ, G.C.B. Observações icnológicas (invertebrados e dinossauros) no Cretáceo continental do Ceará (Brasil), com menção a moluscos fósseis dulçaquícolas [sic!]. ***Congresso Brasileiro de Paleontologia***, 9, Fortaleza, *Resumo das Comunicações*, SBP, p. 45. 1985.
- SPEZZAMONTE, M. New tracksites (Dinosauria: Theropoda and Ornithopoda) from the Lower Cretaceous of the Ceará, Brazil. ***Studi Trentini di Scienze Naturali, Acta Geologica***, n. 69, p. 61–70. 1994.
- LEMOS, J. C. Prospecção de urânia nas bacias de Iguatu e Frade (CE). ***Congresso Brasileiro de Geologia***, 27, Aracaju, *Anais*, SBG, 1: 119-127. 1973.
- LI, J.; WU, X.C. ; LI, X. New material of *Hsisosuchus chungkingensis* from Sichuan, China. ***Vertebrata Palasiatica***, v. 32, p. 107–126, 1994.
- LIMA, M.R. Paleoclimatic reconstruction of the Brazilian Cretaceous base on palynological data. ***Revista Brasileira de Geociências***, São Paulo, v. 13, n. 4, p. 223-228. 1983.

- . Estudo palinológico de sedimentos da Bacia de Icó, Cretáceo do Estado do Ceará, Brasil. **Boletim do Instituto de Geociências** [USP], São Paulo, v. 21, p. 35-43, 1990.
- MABESOONE, J.M.; CAMPANHA, V.A. Caracterização estratigráfica dos grupos Rio do Peixe e Iguatu. **Estudos Sedimentológicos** [UFRN], Natal, v. 3/4, p. 22-41. 1973/1974.
- VIANA, M.S.S.; LIMA FILHO, M. História das bacias sedimentares na provincial Borborema (Nordeste do Brasil) durante o Neomesozóico antes da separação final da América do Sul da África. 3: Paleogeografia. *Simpósio sobre o Cretáceo do Brasil*, 5, Serra Negra, **Boletim**, UNESP, p. 621-626, 1999.
- MAISEY, J.G (Ed.). 1991. **Santana fossils: an illustrated Atlas**. T.F.H. Publishers, p. 459p., 1991.
- MARSH, O. C. Notice of some new reptilian remains from the Cretaceous of Brazil. **American Journal of Sciences and Arts**, v. 47, p. 1-3, 1869.
- MARTINELLI, A.G. New remains of the bizarre notosuchid Comahuesuchus brachybucalis (Archosauria,Crocodyliformes) from Late Cretaceous of Rio Negro Province (Argentina). **Ameghiniana**, v.40(4), p. 559-572, 2003.
- MATOS, R. M. D. Sistema de rifts cretáceos do nordeste brasileiro. In: SEMINÁRIO DE TECTÔNICA DA PETROBRAS, 1, 1987. Rio de Janeiro, **Anais...**, Rio de Janeiro: Petrobras, 1987. p. 126-159,
- MATTAR, L. C. B. Sobre Barberenasuchus brasiliensis gen. et sp. nov., do mesotriássico do Rio Grande do Sul, Brasil. I. Diagnoses genérica e específica. In: **Anais do XX Congresso Brasileiro de Paleontologia**, Rio de Janeiro, v. 1, p. 77-84, 1987.
- MCCUNE, A. R. A revision of Semionotus (Pisces: Semionotidae) form the Triassic and Jurassic of Europe. **Paleontology**, v. 29, n. 20, p. 213-233, 1986.
- . Biogeographic and Stratigraphic Evidence for Rapid Speciation in Semionotid Fishes. **Paleobiology**, v. 22, n. 1, p. 34-48, 1996.
- MELO P.G. **Geologia da Faixa de Igarói, Icó, Ceará**. Universidade Recife/Escola de Geologia (Relatório de Graduação), 31p. 1961.
- . Geologia da Faixa de Igarói, Ceará. Universidade Recife, **Arquivos Geológicos**, v. 5, p.57-80, 1964.
- MOOK , C. C. A new species of *Teleorhinus* from the Benton Shales. **American Museum Novitates**, v. 702, p. 1-11, 1934.
- . Skull Characters of *Amphicotylus lucasii* Cope **American Museum Novitates**, v. 1165, p. 1-5, 1942.

MORAES, L.J. de. Serras e montanhas do Nordeste. Rio de Janeiro, Inspectoria de Obras contra Secas, 2 (Série I.D. Publ., 58). 1924.

MUSSA, D.; BABINSKI, M.E.C.B.O.; DINO, R.; ARAI, M. A presença do gênero *Pseudofrenelopsis* Nathorst na bacia mesozóica Lima Campos, Estado do Ceará, Brasil. **Congresso Brasileiro de Paleontologia**, 12, São Paulo, *Boletim de Resumos*, SBP, p. 115. 1991.

— DINO, R.; ARAI, M. Contribuição à paleobotânica da Bacia de Lima Campos: nota preliminar. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 61, v. 4, p. 479. 1989.

NASH, D. S. The Morphology and Relationships of a crocodilian, *Orthosuchus stormbergi*, from the Upper Triassic of Lesotho. **Annals of the South African Museum**, v. 67, n. 7, p. 227-329, 1975.

NOBRE, P. H.; CARVALHO, I. S. Osteologia do crânio de *Candidodon itapecuruense* (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) do Cretáceo do Brasil: In: Simpósio sobre o Cretáceo no Brasil, 6 / Simpósio sobre el Cretácico de América del Sur, 2, 2002. **Boletim**, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro. p. 77-82, 2002.

—; —. *Adamantinasuchus navae*: A new Gondwanan Crocodylomorpha (Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous of Brazil. **Gondwana Research**, v. 10, n. 1, p. 370–378, 2006.

—; —; VASCONCELLOS, F. M.; NAVA, W. R. *Mariliاسuchus Robustus* [sic!], um Novo Crocodylomorpha (Mesoeucrocodylia) da Bacia Bauru, Brasil. **Anuário do Instituto de Geociências – UFRJ**, v. 30, n. 1, p. 32-42, 2007.

NOPCSA, F. Paleontological notes on Reptilia. 7. Classification of the Crocodilia. **Geologica Hungarica, Series Palaeontologica**, v. 1, p. 75–84, 1928.

OLIVEIRA, E. P. de. **História da pesquisa de petróleo no Brasil**. Serviço de Publicidade Agrícola. Rio de Janeiro. Ministério de Agricultura. 208p, 1940.

OLSEN, P. E.; SUES, H.-D.; NORELL, M. A. First Record of *Erpetosuchus* (Reptilia: Archosauria) from the Late Triassic of North America. **J. Vert. Paleontol.**, v. 20, p. 633–636, 2000.

ORTEGA, F.; GASPARINI Z.; BUSCALIONI, A. D. ; CALVO, J. O. A new species of *Araripesuchus* (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) from the Lower Cretaceous of Patagonia (Argentina). **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 20, p. 57-76, 2000.

OSMOLSKA, H. Preliminary note on a crocodilian from the Upper Cretaceous of Mongolia. **Palaeontologia Polonica**, v. 27, p. 43–47, 1972.

— HUA, S. ; BUFFETAUT, E. *Gobiosuchus kielanae* (Protosuchia) from the Late Cretaceous of Mongolia: anatomy and relationships. **Acta Palaeontologica Polonica**, v. 42, p. 257–289, 1997.

OWEN R. On British fossil reptiles. **Report of the British Association Part II** : 69 f. 1841

—. A monograph on the fossil Reptilia of the Wealden and Purbeck Formations. Supplement number VI, Crocodilia (*Hylaeochamps*). **Palaeontological Society Monograph**, v. 27, p. 1-7, 1874.

—. Monograph on the fossil reptilia of the Wealden and Purbeck formations. Supplement No. IX, Crocodilia (*Goniopholis*, *Brachydectes*, *Nanosuchus*, *Theriosuchus* and *Nuthetes*). **Monograph of the Palaeontographical Society**, v. 33 (155), p. 1-19, 1879.

PARRISH, J.M. Phylogeny of the crocodylotarsi, with reference to archosaurian and crurotarsian monophyly. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 13, p. 287-308, 1993.

PETRI, S. Mesozoico não marinho do Brasil e seus problemas. **Simpósio de Geologia Regional**, 1, São Paulo, Atas, SBG, 29-47, 1977.

—. Brazilian Cretaceous paleoclimates: evidence from clay-minerals, sedimentary structures and palynomorphs. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 13, n. 4, p. 215-222, 1983.

PIERCE, S. E. ; BENTON, M. J. *Pelagosaurus typus* Bronn, 1841 (Mesoeucrocodylia: Thalattosuchia) from the Upper Lias (Toarcian, Lower Jurassic) of Somerset, England. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 26 (3), p. 621-635, 2006.

PINHEIRO, F.L.; TOMME, M.P.A.V.; FIGUEIREDO, A.E.Q.; FORTIER,D.C.; PORTO,V.B. A possible new hyodont shark from the Iguatu group, Ceará, Northeast Brazil. In: **XX Congresso Brasileiro de Paleontologia**, 2007, Búzios. *Anais de Resumos do XX Congresso Brasileiro de Paleontologia*. Rio de Janeiro: Interciência, p. 22, 2007,

PIVETEAU, J. Les poissons du Trias inférieur: contribution à l'étude des actinoptérygiens. **Annales de Paléontologie**, v. 23, p. 83-178, 1934.

POL, D. New remains of *Sphagesaurus huenei* (Crocodylomorpha: Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous of Brazil. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 23, p. 817-831, 2003.

—. JI, S.-H.; CLARK, J. M. ; CHIAPPE, L. M. Basal crocodyliforms from the Early Cretaceous Tugulu Group (Xinjiang, China), and the phylogenetic position of *Edentosuchus*. **Cretaceous Research**, v. 25, p. 603-622, 2004.

—. NORELL, M.A. A new crocodyliform from Zos Canyon Mongolia. **American Museum Novitates**, v. 3445, p. 1-36, 2004a.

—. A new gobiosuchid crocodyliform taxon from the Cretaceous of Mongolia. **American Museum Novitates**, v. 3458, p. 1-31, 2004b.

- . APESTEGUÍA, S. New *Araripesuchus* remains from the Early Late Cretaceous (Cenomanian-Turonian) of Patagonia. **American Museum Novitates**, v. 3490, p. 1-38, 2005.
- PONTE, F.C. Origem e evolução das pequenas bacias cretácicas do interior do nordeste do Brasil. **Simpósio sobre as Bacias Cretáceas Brasileiras**, 2, Rio Claro, *Resumos Expandidos*, UNESP, p. 55-58, 1992.
- . Sistemas deposicionais nas bacias sedimentares do Iguatu, Estado do Ceará. **Simpósio sobre o Cretáceo do Brasil**, 3, Rio Claro, *Boletim...*, UNESP, p. 141-146, 1994.
- DINO, R.; ARAI, M. ; SILVA-TELLES JR, A. C.. Geologia das Bacias Sedimentares do Iguatú, no Estado do Ceará. *PETROBRÁS-CENPESDIVEX-SEBIPE* (Relatório interno), 27 f, 1990.
- PRICE, L. I. A new reptile from the Cretaceous of Brazil. *Divisão de Geologia e Mineralogia, Notas Preliminares e Estudos*, v. 25, p. 1-8, 1945.
- . On the crocodilian, *Sphagesaurus*, from the Cretaceous of the state of São Paulo, Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 22 (1), p. 77-85, 1950.
- . Novos crocodilídeos dos arenitos da Série Bauru, Cretáceo do Estado de Minas Gerais. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 27 (4), p. 487-498, 1955.
- . Sobre um crocodilo notossúquio do Cretáceo brasileiro. **Boletim da Divisão de Geologia e Mineralogia**, v. 188, p. 1-55, 1959.
- RIFF, D. **Descrição morfológica do crânio e mandíbula de Stratiotosuchus maxhechti (Crocodylomorpha, Cretáceo Superior do Brasil) e seu posicionamento filogenético**. 2003. 175f. Dissertação (Mestrado em Zoologia) Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia), Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2003.
- . 2007. **Anatomia apendicular de Stratiotosuchus maxhechti (Baurusuchidae, Cretáceo Superior do Brasil) e análise filogenética dos Mesoeucrocodylia**. 2007. 288f. Tese (Doutorado em Zoologia) Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia), Universidade Federal do Rio de Janeiro , 2007.
- ROGERS, J. V. III. *Pachycheilosuchus trinquei*, a new procoelous crocodyliform from the Lower Cretaceous (Albian) Glen Rose Formation of Texas. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 23 (1), p. 128-145, 2003.
- ROHN, R.; CAVALHEIRO, M.C.T. Conchostráceos cretácicos da Bacia de Tucano (Bahia) e avaliação do potencial cronoestratigráfico destes crustáceos no Mesozóico do Brasil. **Simpósio sobre o Cretáceo do Brasil**, 4, São Pedro, *Boletim*, UNESP, p. 157-167, 1996.
- ROXO, M. G. O. **Pequenos guias da collecção de paleontologia do Museu Nacional (Reptis) II—Crocodilianos**, p. 1-25, 1929.

- . On a new species of fossil Crocodilia from Brazil, *Goniopholis paulistanus* sp. n, **Anais da Academia Brasiliera de Ciências**, v. 8, n. 1, p. 33-34, 1936.
- ; LÖFGREN A. *Lepidotus piauhyensis*, sp. nov. **Notas Preliminares e Estudos, Divisão de Geologia e Mineralogia/DNPM**, v. 1, p. 7-12, 1936.
- RUSCONI, C. Sobre reptiles cretáceos del Uruguay (*Uruguaysuchus aznarezi*, n.g. n. sp.) y sus relaciones con los notosúchidos de Patagonia. **Boletin del Instituto de Geología y Perforaciones**, v. 19 (8), p. 1-64, 1933.
- SALISBURY, S. W. Crocodylians from the Lower Cretaceous (Berriasian) Purbeck Limestone Group of Dorset, southern England. In: Batten, D. J. & Milner, A. R (Eds.). **Special Papers in Palaeontology**, v. 68, p. 121-144, 2002.
- FREY, E.; MARTILL, D. M. ; AND BUCHY, M.C.. A new crocodilian from the Lower Cretaceous Crato Formation of north-eastern Brazil. **Palaeontographica Abteilung A**, v. 270, p. 3-47, 2003.
- MOLNAR, R. E.; FREY, E. ; WILLIS, P. M. A. The origin of modern crocodyliforms: new evidence from the Cretaceous of Australia. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 273, p. 2439-2448, 2006.
- WILLIS, P. ; SANDER, P. M. The crocodilian *Goniopholis simus* from the Lower Cretaceous of North-Western Germany. **Special Papers in Palaeontology**, v. 60, p. 121–148, 1999.
- SANTOS, R. S. Lepidotídeos do Cretáceo da ilha de Itaparica, Estado da Bahia. **Boletim da Divisão de Geologia e Mineralogia**, v. 145, p. 1-26, 1953.
- . Peixes do Cretácico do Rio Grande do Norte. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 35, p. 67-74, 1963.
- . Sobre um *Lepidotes* da Formação Itaparica, estado da Bahia. **Boletim de Geologia do Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio de Janeiro**, v. 4, p. 43-46, 1969.
- . A idade geológica da Formação Pastos Bons. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 46, p. 589-592, 1974.
- . Nova conceituação genérica de *Lepidotes temnurus* Agassiz, 1841 (Pisces, Semionotiformes). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 63(3), p. 239-250, 1990.
- SCHULTZE, H.-P. The scales of Mesozoic actinopterygians. In: ARRATIA, G.; VIOHL, G. (eds.). **Mesozoic Fishes 1—Systematics and Paleoecology**. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, p. 83-93, 1996.
- SCHWARZ, D. A new species of *Goniopholis* from the Upper Jurassic of Portugal: **Palaeontology**, v. 45, part 1, p. 185-208, 2002.

- SALISBURY, S. W.. A new species of *Theriosuchus* (Atoposauridae, Crocodylomorpha) from the Late Jurassic (Kimmeridgian) of Guimarota, Portugal. **Geobios**, v. 38, p. 779–802, 2005.
- SERENO, P. C. Basal Archosaurs: phylogenetic relationships and functional implications. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 11, suplemento 4, *Memoir* 2, p. 2-53, 1991.
- ; WILD, R. *Procompsognathus*: theropod, “thecodont” or both? **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 12, n. 4, p. 435-458, 1992.
- ; LARSSON, H. C. E.; SIDOR, C. A. ; GADO, B.. The giant crocodyliform *Sarcosuchus* from the Cretaceous of Africa. **Science**, v. 294, p. 1516–1519, 2001.
- ; SIDOR, C. A.; LARSSON, H. C. E. ; GADO, B. A new notosuchian from the Early Cretaceous of Niger. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 23, p. 477–482, 2003.
- SIMMONS, D. J. The Non-Therapsid Reptiles: Fieldiana. **Geology**, v. 15 (1), p. 1-92, 1965.
- SIRE, J.-Y.; AKIMENTO, M.-A. Scale development in fish: a review, with description of sonic hedgehog (shh) expression in the zebrafish (*Danio rerio*). **Int. J. Dev. Biol.**, v. 48, p. 223-247, 2004.
- SMALL, H.L. **Geologia e Suprimento d' água subterrânea no Ceará e parte do Piauhy**. (2^a ed). Rio de Janeiro, Ministério da Viação e Obras Públicas. Inspetoria Federal de Obras Contra as Secas. 81pp. 1923.
- SRIVASTAVA, N.K. Aspectos geológicos e sedimentológicos das bacias de Iguatu, Lima Campos e Malhada Vermelha (Ceará). **Simpósio sobre a Bacia do Araripe e Bacias Interiores do Nordeste**, 1, Crato, Atas, URCA, p. 209-222, 1990.
- STOLLEY, E. Beiträge zur Kenntnis der Ganoiden des deutschen Muschelkalkes. **Palaeontographica**, v. 63, p. 25-86, 1920.
- STROMER, E.. Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägyptens. II. Wirbeltier-Reste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). 1. Einleitung und 2. **Libcosuchus**. **Abhandlungen der Königlich Bayerischen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Physikalische Klasse**, v.27, p. 1-16, 1914.
- SUDENE/ASMIC. **Estudo geral de base do vale do Jaguaribe**, vol. 7. Recife. SUDENE, Série Hidrogeologia. 245pp. 1967.
- SUES, H-D.; OLSEN, P. E.; CARTER, J. G. ; SCOTT. D. M. A new crocodylomorph archosaur from the Upper Triassic of North Carolina. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 23 (2), p. 329-343, 2003.

SULLIVAN, R. M. ; LUCAS, S. G. *Brachychampsia montana* Gilmore (Crocodylia, Alligatoroidea) from the Kirtland Formation (Upper Campanian), San Juan Basin, New Mexico. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 23 (4), p. 832-841, 2003.

THIES, D. *Lepidotes gloriae*, sp. nov. (Actinopterygii: Semionotiformes) from the Late Jurassic of Cuba. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 9, p. 18-40, 1989.

TINOCO, I.M., MABESOONE, J.M., Observações paleocológicas sobre as bacias mesozóicas de Iguatu, Rio do Peixe e intermediárias. In: SIMPÓSIO DE GEOLOGIA DO NORDESTE, 7, 1975. Fortaleza, **Atas**. Fortaleza, 1975, p. 95-107.

TURNER, A. H. ; CALVO, J. O. A new sebecosuchian crocodyliform from the Late Cretaceous of Patagonia. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 25 (1), p. 87-98, 2005.

—. Osteology and phylogeny of a new species of *Araripesuchus* (Crocodyliformes: Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous of Madagascar. **Historical Biology**, v. 18 (3), p. 255-369, 2006.

VASCONCELOS, A.M.; GOMES, F.E.M.; PAIVA, I.O. Geologia da região centro-sul do Ceará: folha Iguatu. **Simpósio de Geologia do Nordeste**, 15, Natal, **Atas**, SBG, p. 247-249, 1993.

—; —. Iguatu. Folha SB.24-Y-B: estado do Ceará. Brasília: CPRM, 1998. 1 CD-ROM. Programa Levantamentos Geológicos Básicos do Brasil – PLGB.

VIANA, M. S. S.; LIMA FILHO, M.F.; CARVALHO, I.S. 1993. Borborema megatracksite: uma base para correlação dos arenitos inferiores das bacias interiores do Nordeste do Brasil. In: **Simpósio de Geologia do Nordeste**, 15, SBG/Núcleo Nordeste. **Boletim**, 13, 23-25.

— MABESOONE, J. M.; LIMA FILHO, M. História das bacias sedimentares na provincial Borborema (Nordeste do Brasil) durante o Neomesozóico antes da separação final da América do Sul da África. 2: Conteúdo Fossilífero. **Simpósio sobre o Cretáceo do Brasil**, 5, Serra Negra, **Boletim**, UNESP, p. 621-626, 1999.

VOGEL, M.A.C. Contribuição à paleontologia da Bacia de Iguatu. Congresso Brasileiro de Geologia, 29, Ouro Preto, **Resumos dos Trabalhos**, SBG, p. 384. 1976b.

—. **Sobre um semionotídeo da Bacia de Iguatu, Ceará**. 1976. 63 f. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 1976b.

WADE, R.T. The Triassic fishes of Brookvale, New South Wales. **British Museum (Natural History)**, 89 p., 1935.

WALKER, W.F.; LIEM, K.F. **Functional Anatomy of Vertebrates: an evolutionary perspective**. 2nd ed. USA, Saunders College Publishing, 788 p., 1994.

WENZ, S. *Pliodetes nigeriensis*, gen. nov., sp. nov., a new semionotid fish from the Lower Cretaceous of Gadoufaoua (Niger Republic): Phylogenetic comments. In: ARRATIA, G., SCHULTZE, H.-P. (eds). **Mesozoic Fishes 2. Systematics and Fossil Record**. Dr. Pfeil, München, p. 107-120, 1999.

- WOODWARD, A. S. Notes on some vertebrate fossils from the Province of Bahia, Brazil, collected by Joseph Mawson. **Annals and Magazine of Natural History**, v. 2, p. 132–136, 1888.
- . The fossil fishes of the Hawkesbury series at Gosford. **Memoirs of the Geological Survey of New South Wales (Palaeontology)**, v. 4, p. 1-56, 1890.
- . On two mesozoic crocodilians, *Notosuchus* (*genus novum*) and *Cynodontosuchus* (gen. nov.) from the red sandstones of Territory of Neuquen (Argentina). **Anais del Museu de La Plata**, v. 4, p. 1-20, 1896.
- . On some fossil fishes discovered by Prof. Ennes de Souza in the Cretaceous Formations at Ilhéos (State of Bahia), Brazil. **Quarterly Journal of the Geological Society**, v. 64, p.358–362, 1908.
- WU, X.-C.; BRINKMAN, D. B. ; RUSSELL, A. P. *Sunosuchus junggarensis* sp.nov. (Archosauria: Crocodyliformes) from the Upper Jurassic of Xinjiang, People's Republic of China. **Canadian Journal of Earth Sciences**, v.33, p. 606–630, 1996.
- . CHATTERJEE, S. *Dibothrosuchus elaphros*, a crocodylomorph from the lower Jurassic of China and the phylogeny of the Sphenosuchia. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 13, p. 58–89, 1993.
- LI, J. ; LI, X. Phylogenetic relationship of *Hsisosuchus*. **Vertebrata Palasiatica**, v. 32, p. 166–180, 1994.
- CUMBAA, S. L.. *Terminonaris* (Archosauria: Crocodyliformes): new material from Saskatchewan, Canada, and comments on its phylogenetic relationships. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 21, p. 492–514, 2001.
- SUES, H. D. ; DONG, Z. M. *Sichuanosuchus shuhanensis*, a new ?Early Cretaceous protosuchian (Archosauria: Crocodyliformes) from Sichuan (China), and the monophyly of Protosuchia. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 17, p. 89–103, 1997.
- YABUMOTO, Y.; YANG, S.-Y.; KIN, T.-W. Early cretaceous freshwater fishes from Japan and Korea. **J. Paleont. Soc. Korea**, v. 22, n. 1, p. 119-132, 2006.
- YOUNG, C. C.. A new fossil crocodile from Wuerho. **Memoirs of the Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology**, v. 11, p. 37-44, 1973.
- CHOW, M. C. New fossil reptiles from Szechuan, China. **Acta Scientia Sinica**, v. 2 (3), p. 216-243, 1953.
- ZAHER, H.; POL, D.; CARVALHO, A. B.; RICCOMINI, C.; CAMPOS, D. A.; NAVA, W. Redescription of the cranial morphology of *Mariliasuchus amarali*, and its phylogenetic affinities (Crocodyliformes, Notosuchia). **American Museum Novitates**, v. 3512, p. 1-40, 2006.

CAPÍTULO II

First record of Semionotidae (Neopterygii, Semionotiformes) from Icó Basin, Early Cretaceous, northeastern Brazil

Daniel C. Fortier^a*, Naoki Arima^b, and Cesar L. Schultz^a

^aInstituto de Geociências, UFRGS, Avenida Bento Gonçalves, 9500, 91501-970, Porto Alegre, RS, Brazil

^bPETROBRAS, UN-ES/ENGEPE/CER, Avenida Fernando Ferrari, 1000, 29075-973, Vitória, ES, Brazil

*Corresponding author: Fax: +55-85-33086340

Email address: daniel.fortier@ufrgs.br (D. Fortier)

Abstract

The first unequivocal record of semionotids for the Icó Basin is here presented, based on the presence of ganoid scales and a skull bone fragment. The fossils were collected in coarse-grained sandstone, at the base of a *crevasse splay* deposit. The skull bone, possibly a right opercular, bears an ornamentation pattern formed by tubercles and ridges, similar to that of *Lepidotes roxoi* and *L. souzai*. Three kinds of semionotid scales could be distinguished, whose morphologies reflects their respective positions at the body of the fishes. The anterior ones are rectangular, with *peg-and-socket* articulation, anterior articular process (superior and anterior) and a well developed anterior region for imbrication with the adjacent scale with no ganoine covering. The ganoine layer is thick and its ornamentation consists in radial grooves that start from the center of the scale to the edge. The posterior scales are diamond-shaped, lacking anterior articular process and *peg-and-socket* articulation. The ganoine layer is continuous and covers the whole external surface, except in the anterior region for imbrication, as well as in the prior scales. The posteriomost scales are subcircular or spindle-shaped, completely covered with ganoine, lacking the uncovered anterior

portion (with exception). All these features resemble “*Lepidotes iguatuensis*”, from Iguatu basin, and *L. mawsoni*, *L. souzai* and *L. llewellyni*, from Recôncavo basin.

Keywords: Semionotidae; *Lepidotes*; Icó basin; Northeastern Brazil

1. Introduction

Semionotids are primitive heavily armored neopterygii fishes that had a great diversification throughout the Mesozoic, during which time they successfully colonized various marine, brackish, and freshwater habitats throughout most of the world. They are included traditionally in more than 25 genera, and typical representatives are *Semionotus* and *Lepidotes*, this one ranging from Upper Triassic to Lower Cretaceous (Carrol, 1988; Maisey, 1991; Benton, 2005). McCune (1986) suggested that the Semionotidae perhaps should be restricted to those two genera, but according to Wenz (1999), this group comprise the genera *Lepidotes*, *Semionotus*, *Paralepidotus*, *Araripelepidotes*, and *Pliodetes*.

The heavy armor of semionotids was made by the possession of ganoid scales on the whole body surface (except for the fins and the head), giving to those animals a small mobility and poor swimming activity. On the other hand, the possession of such armor offered them a more effective defense against predators, giving them a possibility to inhabit different ecosystems. They were ecologically generalists, retaining an evolutionary conservative morphology since their first appearance in the Late Triassic rocks of Europe and North America, to their completely extinction during the Late Cretaceous (Maisey, 1991; Frickhinger, 1995).

The fossil record of Semionotidae is abundant, occurring in freshwater habitats and also in marine deposits, throughout the Mesozoic basins. Fossils were found in North America (Bilelo, 1969; McCune, 1986 and 1996), South America (Maisey, 1991; Brito & Gallo, 2003; Gallo, 2005), Cuba (Thies, 1989), Europe (Jörg, 1969; Barthel, 1978), Africa (Piveteau, 1936), Asia (Cavin *et al.*, 2003; Yabumoto *et al.*, 2006) and Australia (Wade, 1935).

The genus *Lepidotes* (Agassiz, 1832) has a large distribution throughout the Pangea (North and South America, Europe, Africa & Asia) and a temporal range

from Upper Triassic to Lower Cretaceous. They were middle-sized to large fishes with laterally compressed bodies covered with very thick and rectangular ganoid scales, arranged in diagonal rows. Ecologically, they had a lethargic swimming activity with durophagous diet (Frickhinger, 1995).

Lepidotes is known in Brazil through 10 species from ?Late Jurassic to Late Cretaceous, described based on near complete articulates skeletons or even only on a few scales. The first Brazilian species described was *Lepidotes temnurus* (Agassiz, 1941) from Santana formation (Araripe basin), re-named posteriorly *Araripelepidotes temnurus* by Santos (1990). The others Brazilian species were found in Parnaíba, Jatobá, Recôncavo, Almada, Sergipe-Alagoas, Araripe, Iguatu and Potiguar Basins (Gallo & Brito, 2004). Besides of this genus, a representative of *Semionotus* were collected in sediments of Parnaíba basin (Santos, 1974), but the author hasn't discussed its taxonomic status. Brazilian semionotids are restricted to the northeastern basins, found in continental and marine sediments (Gallo & Brito, 2004).

Gallo & Brito (2004) have made a complete review of Brazilian semionotids, with comments on some taxa named using fragmentary material.

Primitive members of the Actinopterygii, like the semionotids and lepisosteids, as well as acanthodians, had rhomboidal ganoid scales, arranged in parallel rows set closely to one another. The base of each scale was consisted of lamellar bone, and the surface was covered with thick layer of ganoine, an enamel-like substance that lead them to be called ganoid scales. The ganoine and teeth enamel are made by the same material, hydroxyapatite, and both are derivatives of the ectodermal epidermis. They differ only in the pattern of deposition: ganoine is characterized by thick deposition in successive waves of growth that creates a laminar structure. Today, only *Polypterus* and garpikes have ganoid scales (Walker & Liem, 1994; Kardong, 2002; Hildebrand, 2003; Sire & Akimoto, 2004).

The ganoid scales often aren't sufficient to attribute a genus or even a species to a fossil, except when the morphology and/or ornamentation of the surface is diagnostic (Gayet & Meunier, 1986). These authors realized a study on ganoine surface microstructure, with the intention to use this information to taxonomic determination of isolated scales. The ganoine surface is composed by microscopic tubercles, and the measure of these and the intertubercle space were used to taxonomic purposes.

However, posterior studies showed the fragility of this methodology. Schultze (1996), for example, demonstrated that distinct genera can have similar values of tubercle diameter and intertubercular space. On the other hand, Gallo (1998) realized a study on ganoine surface microstructure of Brazilian semionotids, and conclude that this methodology is a valuable tool to the taxonomy of this group.

The ganoid scales are generally well preserved in the fossil record, irrespective of the nature or age of sediments which they were found, and frequently are the only remains of fossilized fishes (Gayet & Meunier, 1986).

Ganoid scales were reported, as the only fragmentary record of fishes, to practically all northeastern Brazil basins. In some basins, none semionotid taxon could formally be identified, but disarticulated scales are common, as in the Souza basin (Gallo & Brito, 2004) and São Luis-Grajaú (Carvalho & Silva, 1992) basins.

To the Iguatu basin, a single semionotid taxon, *Lepidotes iguatuensis* (Vogel, 1976) was mentioned. However, Gallo (1998) altered its taxonomic status to *Lepidotes* sp., because this species was never formally described and published. Isolated scales were found in Iguatu basins (Tinoco & Mabesoone, 1975; Cavalcanti & Viana, 1992), but without a satisfactory taxonomic study, sometimes referred only as “fish scales” (Campos *et al.*, 1976).

In this study, we present the first unequivocal record of Semionotidae to the Icó Basin (Early Cretaceous), based on isolated scales and a skull bone.

2. Geological Setting

The Icó Basin is one of the four small basins from northeast Brazil that are usually grouped as “Iguatu Basins”: Icó, Iguatu, Lima Campos and Malhada Vermelha, (Fig. 1). The Iguatu Group, including the sedimentary deposits of the four basins as a whole, is divided traditionally in three formations, from base to top: Icó, Malhada Vermelha and Lima Campos. Its sediments were deposited in a continental environment, mainly represented by fluvial systems (Beurlen & Mabessone, 1969; Matos, 1987; Ponte *et al.*, 1990). The age of the Iguatu Group is Berriasian-Barremian (Early Cretaceous), based on ostracodes and conchostracans (Mabesoone & Campanha,

1974, Ghignone, 1972). Ichnofossils, plant fragments, “reptiles” and fish fragments, pollens and spores have been reported (Lima, 1990; Ponte *et al.*, 1990; Carvalho, 2000).

Fig. 1 near here

The fossil fish fragments here described were collected in sediments of Icó basin, at the margin of BR-116 road in the extreme north of the basin. In the outcrop (Fig. 2), informally named IG-254 (Arima, 2007), were observed three lithofacies: (1) polimitic conglomerates poorly selected, with cross-bedded stratification; (2) middle to coarse-grained sandstone, fossiliferous, with a small trough cross-bedded stratification and (3) reddish shale, massif, with calcite concretions (septaria). Geometrically, the bodies of conglomeratic sandstones displays tabular-like geometry with thickness of some centimeters (<50cm) and great lateral extension (>70m). The conglomerate lithofacies with trough cross-bedded stratification forms grooved and isolated bodies with width of a few meters (~6m) and thickness between 1 and 1.5 meters. The shales with septaria constitute the background dos conglomeratic sandstone bodies.

Fig. 2 near here

From the stratigraphyc analises of this and other outcrops situated in the adjacent areas of the present work, the association of tabular-like sandstones cut by isolated conglomeratic canals and reddish shales were interpreted as a terminal splay deposits, where the canals are interpreted as sediment bypass deposits, the tabular-like sandstones associated to frontal lobes of these canals and the reddish shales related to fine deposits of floodplain.

Arima (2007), when minutely studied many outcrops of Iguatu basins, including Icó basin, recognized eleven lithofacies that grouped together they constitute four architectural elements: canal, gravel bars, crevasse splay and floodplains (Fig. 2).

The architectural element associations allowed the recognition of proximal, median and distal portions of a fluvial distributary system (Nichols & Fisher, 2006).

The fossils here presented were collected in a coarse grained sandstone, at the base of a crevasse splay of IG-254 outcrop.

3. Material and Methods

This work is based on a skull fragment and dozens of isolated ganoid scales. The better ones were numbered separately, while most of the other received a single collection number, due to their fragmentary condition. The fossils are deposited in the collection of the Laboratório de Paleontologia de Vertebrados, from Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

The material was collected during a field work on Icó basin, at the beginning of 2006. They were removed mechanically from the sandstone matrix, with the utilization of needles, crampsons and pneumatic tools (air scribe).

The positioning of bone elements follows the scheme presented in Fig. 3 and anatomical and taxonomic characterization was realized accordingly to Gallo (1998; 2005), Brito & Gallo (2003) Cavin & Suteethorn (2006).

Fig. 3 near here

SYSTEMATIC PALEONTOLOGY

Subclass ACTINOPTERYGII Cope, 1887

Infraclass NEOPTERYGII Regan, 1923

Order SEMIONOTIFORMES Arambourg and Bertin, 1958

Family SEMIONOTIDAE sensu Wenz, 1999

gen. et sp. indet.

2.4.1 Materials

UFRGS-PV0002K, skull bone fragment; UFRGS-PV0003K – UFRGS-PV0005K, dorsal ridge scales; UFRGS-PV0006 – UFRGS-PV0008, anterior scales; UFRGS-PV0009 – UFRGS-PV0011, diamond-shaped posterior scales; UFRGS-PV0012 – UFRGS-PV0015K, spindle-shaped and subcircular posterior scales.

2.4.2 Locality

The fossils were collected in a coarse grained sandstone from extreme north of Icó Basin, northeastern Brazil. Geographic coordinates: 6°15'20.965" S and 38°41'48.294" W.

4. Description

4.1 UFRGS-PV0002K

Skull fragment, possibly an opercular bone, with 3 to 6 mm of thickness, 8.6 cm of max width and 3.9 cm of max height. It has two kinds of ornamentation. In the anterior portion, it is composed of a lot of tubercles disposed aleatorily on bone surface. In the posterior portion, there are grooves oriented anteroposteriorly from the middle to the posterior margin (Fig. 4).

Fig. 4 near here

4.2 UFRGS-PV0003K – UFRGS-PV0005K

Dorsal ridge scales, the big ones with distinctive ornamentation in the ganoine layer. The scales have bilateral symmetry with triangular-trapezoidal shape in transversal plane. Thickness varies from 3 mm (smaller scale) to 6 mm (bigger scale). The ganoine layer has average thickness of 0.5 mm. There are two patterns of scale shape, as well as of ganoine ornamentation, and tree of ganoine layer shape. Scale shape can be triangular

(Fig. 5A,C) or diamond-shaped (Fig. 5B). Ganoine ornamentation, when it's present (absent in Fig. 5A), can be only an anteroposterior notch, not completely dividing the ganoine layer (Fig. 5B), or a more complex ornamentation, composed of several radial notches, starting from the center of the ganoine layer surface and extending to the edges (Fig. 5C). Ganoine layer can be diamond-shaped (Fig. 5B), triangular with rounded corners (Fig. 5A) or have a more complex shape, like a diamond-shaped with a posterior rounded notch, bearing a posterior spine beginning at the middle of the scale (Fig. 5C).

Fig. 5 near here

4.3 UFRGS-PV0006K – UFRGS-PV0008K

Anterior scales with marked ornamentation and peg-and-socket articulation (Fig. 6). The scales have a parallelogram shape, with two anterior articular processes, superior and inferior. This region isn't covered with ganoine, and is evolved in the imbrication process. Externally, the ganoine is diamond-shaped with ornamentation. This is composed of a set of notches that radiate from the center of anterior edge to the posterior edge. The articular process ("peg") is located in the middle of the dorsal edge, and the articular fossa ("socket") in the middle of the ventral edge, internally.

Fig. 6 near here

4.4 UFRGS-PV0009K – UFRGS-PV0011K

Posterior scales, diamond-shaped, with no ganoine ornamentation. The anterior articular processes are rudimentary or absent, as well as the peg-and-socket articulation (Fig. 7A-C). The anteriormost region is not covered with ganoine and is evolved in the imbrication process. The ganoine layer thickness varies from 3 mm to 1 cm, depending on scale size, but sometimes the thickness varies in the same scacle.

Fig. 7 near here

4.5 UFRGS-PV0012K – UFRGS-PV0015K

Posteriormost scales, near the caudal fin lepidotrichias (Fig. 7D-G). Small, with average thickness of 1.5 mm. The ganoine layer is rhombic, but some have anteroposterior enlargement, becoming spindle-shaped. Others have an anteroposterior flattening, leading to a pentagon-like or subcircular shape. It is impossible to define whose side the scale is from. The imbrication region is rudimentary, except for UFRGS-PV0012K (Fig. 7D), which has a unique articular process greatly developed.

5. Discussion

In spite the difficulty of taxonomic identification (among semionotiforms) using scales (Gayet & Meunier, 1986), the classification of the present set of scales into semionotidae is based on the fossil record and paleobiogeography of this group in northeastern Brazil basins, where this kind of scales is always attributed to Semionotidae, and, sometimes, to the genus *Lepidotes* indeed. According to Gayet & Meunier (1986), isolates scales is the most common record of semionotids to the Icó basin. Wenz & Brito (1992) described a Lepisosteidae with ganoid scales from Araripe basin, but its scales diverge morphologically from those of Brazilian semionotids. Moreover, the presence of dorsal ridge scales (henceforth DRS) is practically unique to semionotids (McCune, 1996), defined as a synapomorphy of this group (Olsen & MacCune, 1991).

The scales found in Icó basin are well preserved in spite they had been preserved in coarse-grained sediments deposited in a high energy fluvial system. All the scales here presented are probably from the same species because they share some morphological patterns. Scales can be different in the same specimen, depending on its location (Gallo, 1998), but scales from the same body location are similar among themselves. It can be observed in the sample here studied, principally among anterior

(Fig. 6) and posterior (Fig. 7) scales that are not only similar in their shape, but also in size, ganoine shape and ornamentation.

The anteriormost region of the scales lacks a ganoine layer. This is due to the function of a strong imbrication between the scales (Gallo, 2005). When the scales are articulated, only the ganoine surface is visible.

The dorsal ridge scales (Fig. 5) form a row of modified scales along the dorsal midline between the nape and the origin of the dorsal fin (McCune, 1996). Within semionotids there are seven different types of DRS (McCune, 1987), and every species has only one kind. This may suggest that we are dealing with one species of semionotids, because the three DRS shown here have no significant morphological divergence to attribute to more than one kind of DRS erected by McCune (1987). The DRS here described resembled the short-spined type. Accordingly to McCune (1996), it's difficult to interpret the adaptive significance of the dorsal ridge scales. They may have played a role in mate recognition, or hydrodynamics of swimming, or both.

The third DRS (Fig. 5C) bears a posterior spine beginning from the middle of the scale. Accordingly to Thies (1989), the DRS of *Lepidotes* haven't a posterior spine. It's suggests that this scale could belong to a new species of *Lepidotes* or a member of *Semionotus*. This genus has a posterior spine (MacCune, 1996), and the other semionotids haven't a well developed DRS (Gallo, 1998). In Brazil, this genus was found in the Lower Jurassic of Parnaíba basin (Santos, 1974). However, the scales of *Semionotus* have a thinner ganoine layer (Olsen & MacCune, 1991).

The anterior scales have two elongated anterior processes (superior and inferior) that lack the ganoine layer (Fig. 6C). This structure is related to the strong imbrication between the scales and the epidermis and its articulation with the body surface. The ganoine ornamentation is composed by notches and grooves in the ganoine layer. This condition resembles *Lepidotes "iguatuensis"* from Iguatu basin, and *L. mawsoni*, *L. souzai* and *L. llewellyni*, all from Recôncavo basin. The *Lepidotes "iguatuensis"* has a very thick ganoine layer, and all these last four species have grooves in the ganoine layer. The anterior scales here presented are more similar to *L. llewellyni* because of the presence of irregular grooves with different lengths on the ganoine layer.

The posterior and pre-anal scales (Fig. 7) are completely covered by a thick ganoine layer with no ornamentation. The peg-and-socket articulation is rudimentary (Fig. 7A) or absent. The posterior scales are diamond-shaped and the pre-anals are subcircular or spindle-shaped. The morphology of these scales is very similar in all Brazilian semionotids, what difficult any comparison.

The skull bone fragment (Fig. 4) was identified by the comparison with *Lepidotes* species from literature (Fig. 8). It's probably a right opercular, because of the concavity of the posterior ornamentation that needs to be turned down. The present opercular bone has two kinds of ornamentation, tubercles at the anterior portion and ridges posteriorly. This condition, in Brazilian semionotids, is found in *Lepidotes roxoi*. *L. souzai* has tubercles oriented in rows, forming ridges (Gallo, 1998; Gallo & Brito, 2004). The continuous ornamentation of the present opercular could be due to detrition, and originally could be composed by very close tubercles.

Fig. 8 near here

Even the morphology of the fossils here studied are very similar to some Brazilian semionotids, mainly with Recôncavo basin species, we can't assign a species for sure.

6. Conclusions

Because of insufficient taxonomic information of earlier works, here we present the first record of Semionotidae from Icó basin. The remains are a right opercular bone and several ganoid scales. The opercular bone ornamentation pattern resembles *Lepidotes roxoi* and *L. souzai*. The scales were divided in three groups: dorsal ridge scales, anterior scales and posterior and pre-anal scales. The scales are very similar among themselves, what suggests that they are from the same species. They resembles "*Lepidotes iguatuensis*" from Iguatu basin, and *L. mawsoni*, *L. souzai* and *L. llewellyni*, all from Recôncavo basin, due to the presence of grooves on the very thick ganoine layer.

We can't assign a species due to insufficient material. More material needs to be collected in the Icó basin to allow a better taxonomic identification.

Acknowledgments

We thank Michael Holz, Tiago Agne and Naoki Arima for the donation of the collected fossils, and Valéria Gallo and Maria Cláudia Malabarba for many references and important talks about Semionotidae. D.F. thanks CAPES for the scholarship of his Master degree.

References

- Agassiz, L.R., 1832. Untersuchungen über die fossilen Fische der Lias Formation. Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefaktenkunde 3, 139–149.
- Agassiz, L. R., 1841. On the fossil fishes found by Mr. Gardner in the Province of Ceará, in the North of Brazil. Edinburgh New Philosophical Journal 30, 82–84.
- Arambourg, C., and L. Bertin. 1958. Super-ordre des Holostéens et des Halecostomi (Holostei et Halecostomi); pp. 2173–2203 in Grassé, P.-P. (ed.). Traité de Zoologie: Anatomie, Systématique, Biologie, 13. Masson et Cie, Paris.
- Arima, N., 2007. Análise Estratigráfica da Bacia do Iguatu, CE. MSc dissertation. University of Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 154 pp. [Unpublished]
- Barthel, K.W., 1978. Fossilien aus Sölnhofen. Ein Blick in die Erdgeschichte. Ott, Thun. 393 pp.
- Benton, M.J., 2005. Vertebrate Palaeontology, 3rd Edition. University of Bristol, UK, 455 pp.
- Beurlen, K., Mabesoone, J. M., 1969. Bacias cretáceas intracontinentais do nordeste do Brasil. Notas Geomorfológicas, Campinas, 9(18), 19-34.

- Bilelo, M.M., 1969. The Fossil Fish Lepidotes in the Paluxy Formation, North-Central Texas. *American Midland Naturalist*, 81(2), 405-411.
- Brito, P. M., V. Gallo., 2003. A new species of Lepidotes (Neopterygii: Semionotiformes: Semionotidae) from the Santana Formation, Lower Cretaceous of northeastern Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23, 47-53.
- Campos, M., Braga, A. P. G., MELLO, A. A., Souza, E. M., Silva, F. A. F & França, J. B., 1979. Projeto Rio Jaguaribe. Brasília. MME-DNPM-Série Geologia 4, 149pp.
- Carroll, R. L., 1988. *Vertebrate paleontology and evolution*. New York, W.H. Freeman and Company, 698p.
- Carvalho, I. S., 2000. Geological environments of dinosaur footprints in the intracratonic basins of northeast Brazil during the Early Cretaceous opening of the South Atlantic. *Cretaceous Research* 21, 255-267.
- Carvalho, M.S.S., Silva, V. G., 1992. Ocorrência de escamas de *Lepidotes* (Pisces) na Formação Itapecuru, Cretáceo Superior da Bacia de São Luís, Estado do Maranhão, Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 64, 419.
- Cavalcanti, V.M.M, Viana, M.S.S., 1992. Considerações sobre o Cretáceo da Bacia de Iguatu, nordeste do Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 64(1), 63-70.
- Cavin, L., Suteethorn, V., Khansubha, S., Buffetaut, E., Tong, H., 2003. A new Semionotid (Actinopterygii, Neopterygii) from the Late Jurassic-Early Cretaceous of Thailand. *C. R. Palevol* 2, 291-297.
- Cavin, L., Suteethorn, V., 2006 A new semionotiform (Actinopterygii, Neopterygii) from Upper Jurassic-Lower Cretaceous deposits of north-east Thailand, with comments on the relationships of semionotiforms. *Palaeontology* 49, 339–353.
- Cope, E. D., 1887. Zittel's manual of palaeontology. *American Naturalist*, 21, 1014-1019.
- Frickhinger, K. A., 1995. *Fossil Atlas - Fishes*. Mergus, Publishers for Natural History and Pet Books, Hans A. Baensch, Malle, Germany, 1-1088 .

- Gallo, V., 1998. Revisão das Espécies do Gênero *Lepidotes* Agassiz, 1832 (Actinopterygii, Semionotiformes) do Mesozóico do Brasil, com Comentários sobre as Relações Filogenéticas da Família Semionotidae. Ph.D. dissertation, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brazil, 2v., 367pp. [Unpublished]
- Gallo, V., 2005. Redescription of *Lepidotes piauhensis* Roxo and Löfgren, 1936 (Neopterygii, Semionotiformes, Semionotidae) from the ?Late Jurassic-Early Cretaceous of Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25(4), 757-769.
- Gallo, V., P. M. Brito., 2004. An overview of Brazilian semionotids, in G. Arratia and A. Tintori (eds.), *Mesozoic Fishes3. Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 253–264.
- Gayet, M., Meunier, F.J., 1986. Apport de l'étude de l'ornementation microscopique de la ganoïne dans La détermination de l'appartenance générique et/ou spécifique d'écailles isolées chez les actinoptérygiens. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences Paris*, 303, série 2, 1259-1262.
- Ghignone, J.I., 1972. Ensaio da paleogeologia do Nordeste a as seqüências sedimentares. In: SGB, *Xxvi Congresso Brasileiro De Geologia*, Belém, Pará. Anais 3, 21-28.
- Hildebrand, M., 2003. *Analysis of Vertebrate Structure*, 5th ed. John Wiley and Sons (WIE), New York, 660 pp.
- Jörg, E., 1969. Eine Fischfauna aus dem Oberen Buntsandstein (Unter-Trias) von Karlsruhe-durlach (Nordbaden). *Beitrage zur naturkundlichen Forschung in Sudwestdeutschland* 28, 87-102.
- Kardong, K.V., 2002. *Vertebrates: comparative anatomy, function*, 3rd ed. WCB/McGraw-Hill, Boston, MA. 762 pp.
- Lima, M.R., 1990. Estudo palinológico de sedimentos da Bacia de Icó, Cretáceo do Estado do Ceará, Brasil. *Boletim do Instituto de Geociências [USP]*, São Paulo, 21, 35-43.
- Mabesoone, J.M., Campanha, V.A., 1974. Caracterização estratigráfica dos grupos Rio do Peixe e Iguatu. *Estudos Sedimentológicos [UFRN]*, Natal, 3-4, 22-41.

- Maisey, J. G., 1991. Santana Fossils: An Illustrated Atlas. T.F.H. Publications, Neptune City, New Jersey, 459 pp.
- Matos, R.M.D., 1987. Sistema de rifts cretáceos do nordeste brasileiro. Seminário de Tectônica da Petrobras, 1, Rio de Janeiro, Anais, Petrobras, 126-159.
- McCune, A.R., 1986. A revision of *Semionotus* (Pisces: Semionotidae) from the Triassic and Jurassic of Europe. *Paleontology* 29(20), 213-233.
- McCune, A.R., 1987. Toward the phylogeny of a fossil species flock: semionotid fishes from a lake deposit in the Early Jurassic Towaco Formation, Newark Basin. *Yale Peabody Museum of Natural History Bulletin* 43, 1-108.
- McCune, A.R., 1996. Biogeographic and Stratigraphic Evidence for Rapid Speciation in Semionotid Fishes. *Paleobiology* 22(1), 34-48.
- Nichols, G.J., Fisher, J.A., 2006. Processes, facies and architecture of fluvial distributary system deposits. *Sedimentary Geology* 195(1-2), 75-90.
- Olsen P. E., Mccune, A. M., 1991. Morphology of the *Semionotus elegans* species group from the Early Jurassic part of the Newark supergroup of Eastern North America with comments on the Family Semionotidae (Neopterygii). *Journal of Vertebrate Paleontology* 11(3), 269-292.
- Piveteau, J., 1934. Les poissons du Trias inférieur: contribution à l'étude des actinoptérygiens. *Annales de Paléontologie* 23, 83-178.
- Ponte, F. C., Dino, R., Arai, M., Silva-Telles Jr, A. C., 1990. Geologia das Bacias Sedimentares do Iguatú, no Estado do Ceará. PETROBRÁS-CENPES-DIVEX-SEBIPE (Relatório interno), 27p.
- Regan, C. T., 1923. The skeleton of *Lepisosteus*, with remarks on the origin and evolution of the lower neopterygian fishes. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 445–461.
- Santos, R.S., 1974. A idade geológica da Formação Pastos Bons. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 46, 589–592.

- Santos, R.S., 1990. Nova conceituação genérica de *Lepidotes temnurus* Agassiz, 1841 (Pisces, Semionotiformes). Anais da Academia Brasileira de Ciências 63(3), 239-250.
- Sire, J.-Y., Akimoto, M.-A., 2004. Scale development in fish: a review, with description of sonic hedgehog (shh) expression in the zebrafish (*Danio rerio*). Int. J. Dev. Biol. 48, 223-247.
- Thies, D., 1989. *Lepidotes gloriae*, sp. nov. (Actinopterygii: Semionotiformes) from the Late Jurassic of Cuba. Journal of Vertebrate Paleontology 9, 18–40.
- Tinoco, I.M., Mabesoone, J.M. 1975., Observações paleocológicas sobre as bacias mesozóicas de Iguatu, Rio do Peixe e intermediárias. Simpósio de Geologia do Nordeste, 7, Fortaleza, Atas, 95-107.
- Vogel, M.A.C., 1976. Sobre um semionotídeo da Bacia de Iguatu, Ceará. MSc dissertation, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 63p. [Unpublished]
- Wade, R.T., 1935. The Triassic fishes of Brookvale, New South Wales. British Museum (Natural History), 89 pp.
- Walker, W.F., Jr. Liem, K.F., 1994. Functional Anatomy of Vertebrates: an evolutionary perspective. 2nd ed. USA: Saunders College Publishing, 788 pp.
- Wenz, S., 1999. *Pliodetes nigeriensis*, gen. nov., sp. nov., a new semionotid fish from the Lower Cretaceous of Gadoufaoua (Niger Republic): Phylogenetic comments, in Arratia, G., Schultze, H.-P. (eds). Mesozoic Fishes 2. Systematics and Fossil Record. Dr. Pfeil, München: 107-120.
- Wenz, S., Brito, P.M., 1992. Première découverte de Lepisosteidae (Pisces, Actinopterygii) dans le Crétacé Inférieur de la Chapada do Araripe (NE. du Brésil). Conséquences sur la phylogénie des Ginglymodi. Compte Rendus de l'Académie des Sciences, t. 314, série II, 1519-1525.
- Yabumoto, Y., Yang, S.-Y., Kin, T.-W. 2006. Early cretaceous freshwater fishes from Japan and Korea. J. Paleont. Soc. Korea 22(1), 119-132.

Figure captions

Figure 1. Northeast Brazil sedimentary basins. Dashed box encompasses Iguatu basins. Modified from Carvalho (2000).

Figure 2. Outcroup IG-254 from Icó basin. A, canal sediments. B, crevasse splay sediments. C, sedimentary paleoenvironment interpretation. D, detail of location where fossil fish fragments were found, with scales *in loco*.

Figure 3. Schematic drawing of *Araripelepidotes temnurus*, showing the main orientations to the relative and absolute positioning of bone elements in a semionotid body. Modified from Maisey (1991).

Figure 4. Fragment of opercular bone (UFRGS-PV0002K). A, lateral view; B, schematic drawing. Hachured area represents the sandstone matrix; shaded area is eroded, lacking ornamentation.

Figure 5. Tree scales from dorsal ridge. From left to right: scale in dorsal view, anatomical interpretation and two transversal plane shapes. Outline shows the possible original shape. A, diamond-shaped scale, triangular ganoine layer with rounded corners and no ornamentation (UFRGS-PV0003K); B, triangular scale, diamond-shaped ganoine layer with anteroposterior ornamentation (UFRGS-PV0004K); C, diamond-shaped scale, diamond-shaped ganoine layer with a posterior rounded notch and a posterior spine, with a complex ornamentation (UFRGS-PV0005K).

Figure 6. Anterior scales, photograph and anatomical interpretation from external and internal views. A (UFRGS-PV0006K) and B (UFRGS-PV0007K), scales from the left side of the body. C (UFRGS-PV0008K), scale from the right side of the body. Abbreviations: af, articular fossa (“socket”); ap, articular process (“peg”); iap, inferior articulate process; sap, superior articulate process.

Figure 7. Posterior scales. A, left side scale, with rudimentary anterior articular process and peg-and-socket articulation (UFRGS-PV0009K); B, left scale (UFRGS-PV0010K); C, right scale (UFRGS-PV0011K); D and E, subcircular scales (UFRGS-PV0012K and UFRGS-PV0013K); F and G, spindle-shaped scales (UFRGS-PV0014K and UFRGS-PV0015K).

Figure 8. Drawing of *Lepidotes* sp. skull from Texas, United States. Dashed area encompasses the dorsal part of the opercular bone, very similar to UFRGS-PV0002K. Modified from Bilelo (1969).

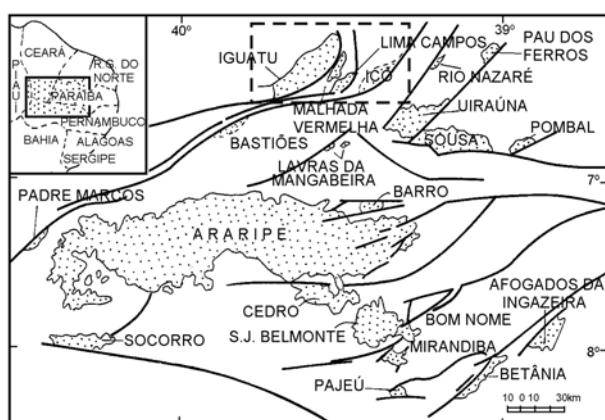
Fig. 1

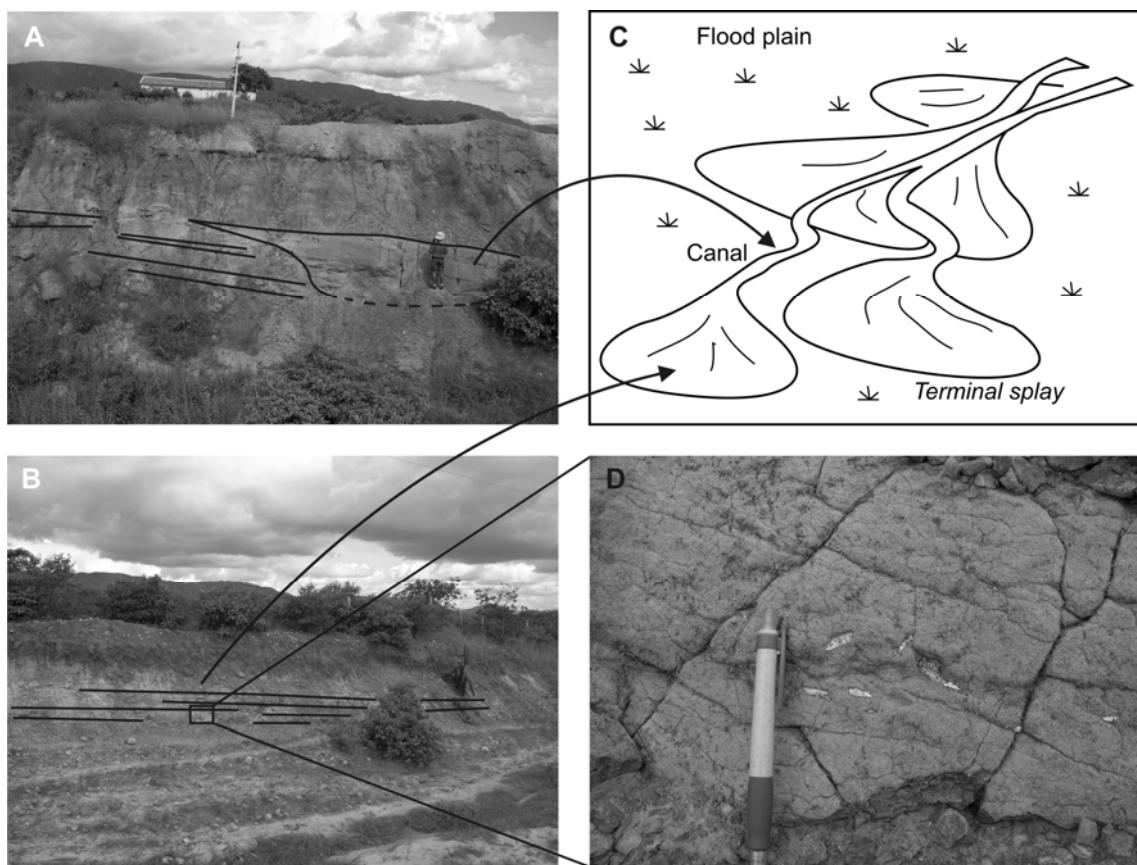
Fig. 2

Fig. 3

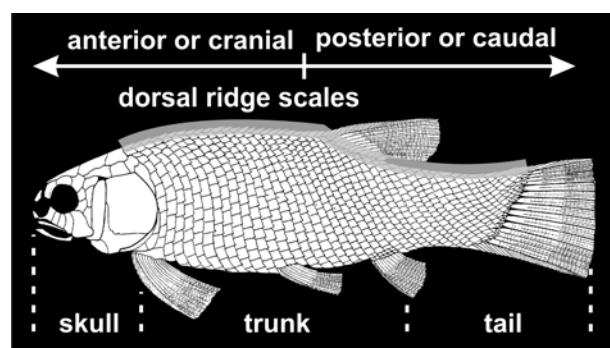


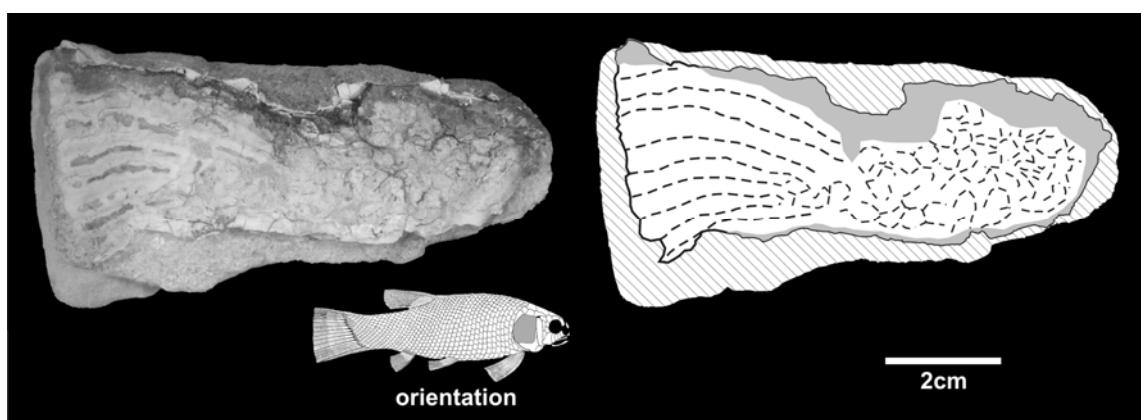
Fig. 4

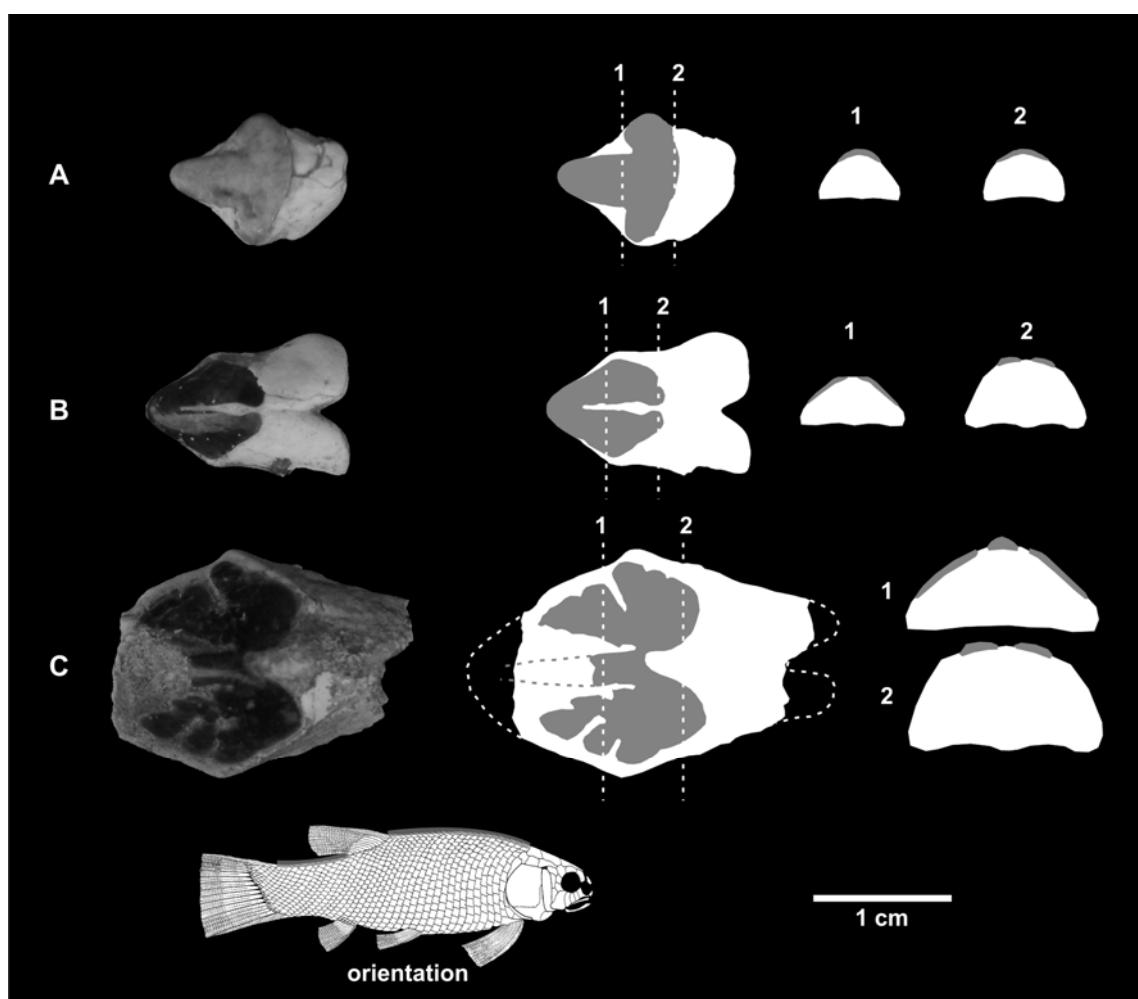
Fig. 5

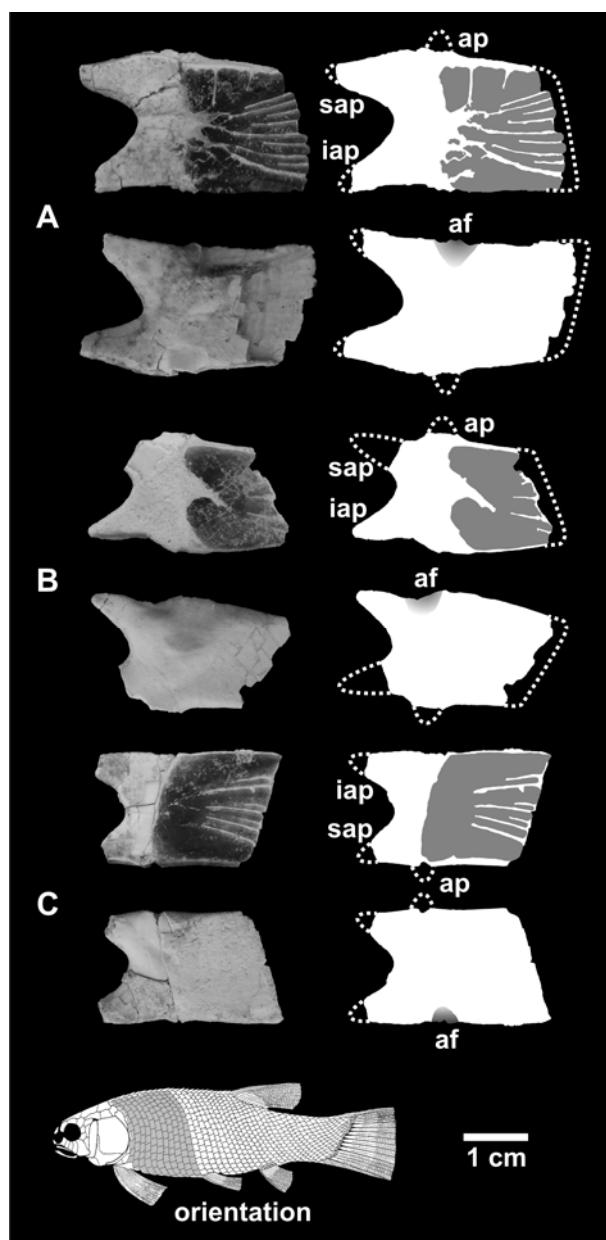
Fig. 6

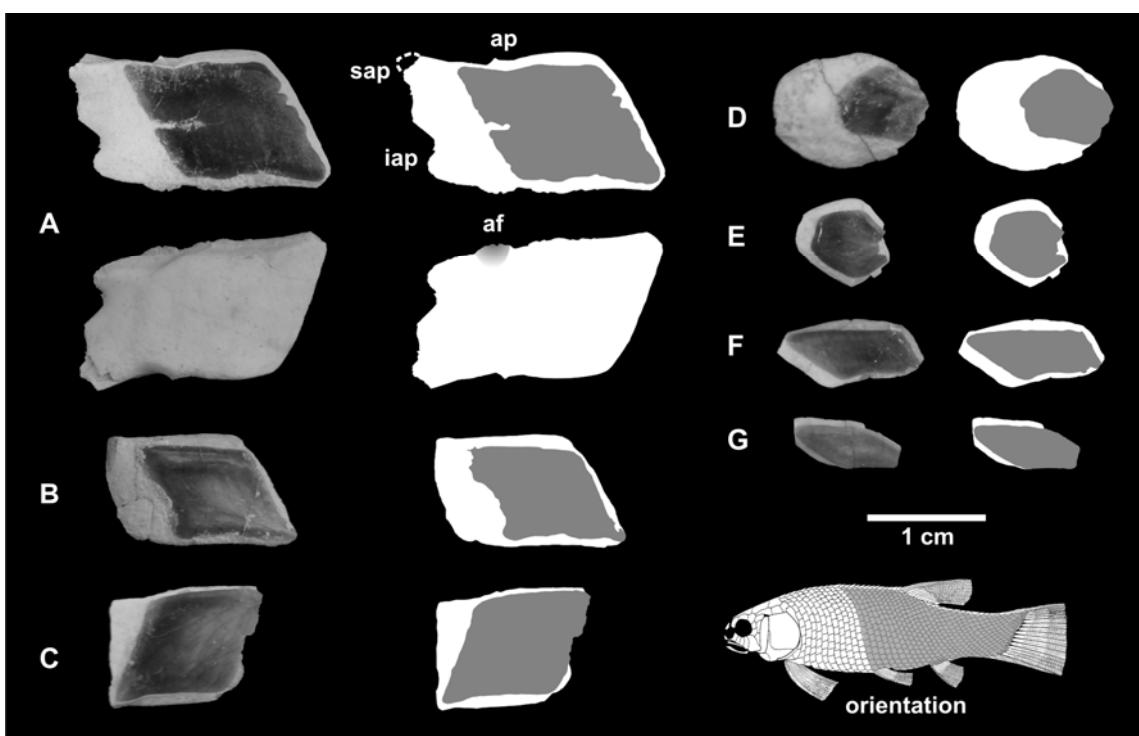
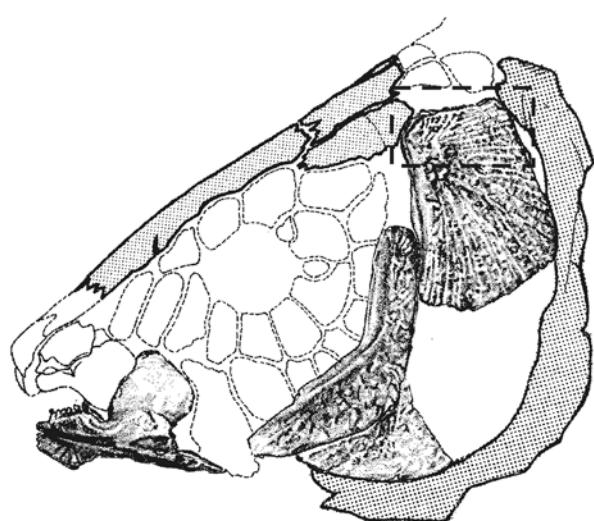
Fig. 7

Fig. 8



CAPÍTULO III

A NEW NEOSUCHIAN CROCODYLOMORPH (CROCODYLIFORMES, MESOEUCROCODYLIA) FROM THE EARLY CRETACEOUS OF NORTH- EASTERN BRAZIL

by DANIEL C. FORTIER and CESAR L. SCHULTZ

Instituto de Geociências, UFRGS, Avenida Bento Gonçalves, 9500, 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil; e-mails: *daniel.fortier@ufrgs.br; cesar.schultz@ufrgs.br*

Abstract: A new neosuchian crocodylomorph, *Susisuchus jaguaribensis*, is described based on a fragmentary but diagnostic material. It was found in fluvial braided sediments of Lima Campos basin, north-eastern Brazil, 115 km from where its sister taxon, *Susisuchus anatoceps*, was found, in sediments of Crato Formation, Araripe basin. A new diagnosis to this genus, as well as to the last species, is proposed with cranial features, due to incompleteness of *S. jaguaribensis*. The synapomorphy that supports the genus is the contact of squamosal and parietal in the posterior wall of supratemporal fenestra. A phylogenetic analysis was performed, and as a result the genus *Susisuchus* was positioned as the sister group of Eusuchia, as occurred in earlier analysis. Due to its position, we recovered the family name Susisuchidae, but with a new definition, being a stem-based lineage comprising all crocodylomorphs more closely related to *Susisuchus anatoceps* than to *Crocodylus niloticus*. This new species corroborate that the origin of eusuchians was a complex evolutionary event and the fossil registry available is still incomplete to permit better conclusions.

Key words: Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia, Neosuchia, *Susisuchus*, new species, Early Cretaceous, north-eastern Brazil

BRAZILIAN crocodylomorphs form a very expressive record of Mesozoic vertebrates through twenty one species described up to now. They are representative of many

groups of mesoeucrocodylians: notosuchians (*sensu* Sereno *et al.* 2001), baurusuchids, peirosaurids and neosuchians (Bertini *et al.* 1993; Salisbury *et al.* 2003, Carvalho *et al.* 2004, 2005, 2007).

The only known Triassic crocodylomorph is the sphenosuchian *Barberenasuchus brasiliensis* Mattar, 1987, from the Ladinian of Santa Maria formation, Paraná basin, and the oldest of this group. However, Kischlat (2001), studying basal archosaurs, have questioned the taxonomic status of this species as a basal crocodylomorph and suggested that *Barberenasuchus brasiliensis* is indeed a rauisuchian archosaur.

The Lower Cretaceous species are the notosuchian *Araripesuchus gomesi* Price, 1959 (Pol and Apesteguia 2005) and the neosuchians *Caririsuchus campani* Kellner, 1987 (Ortega *et al.* 2000) and *Susisuchus anatoceps* Salisbury *et al.*, 2003 (Salisbury *et al.* 2006), from the Aptian-Albian of Araripe basin; the neosuchian *Sarcosuchus hartii* Marsh, 1869 (Buffetaut and Taquet 1977) and the gavialoid *Thoracosaurus bahiensis* Marsh, 1869, from the Aptian of Recôncavo basin, but the later one still has a questionable taxonomic status (Buffetaut and Taquet 1977); and the notosuchian *Candidodon itapecuruense* Carvalho and Campos, 1988 (Carvalho 1994), from the Aptian-Albian of Parnaíba basin.

The Upper Cretaceous species are mainly the notosuchians, baurusichids and peirosaurids from the Turonian-Maastrichtian of Bauru basin: *Adamantinasuchus navae* Nobre and Carvalho, 2006, *Baurusuchus pachecoi* Price, 1945, *Baurusuchus salgadoensis* Carvalho *et al.*, 2005, *Itasuchus jesuinoi* Price, 1955, *Mariliاسuchus amarali* Carvalho and Bertini, 1999, *Montealtosuchus arrudacamposi* Carvalho *et al.*, 2007, *Peirosaurus tormini* Price, 1955, *Sphagesaurus huenei* Price, 1950, *Stratiotosuhus maxhechti* Campos *et al.* 2001, *Uberabasuchus terrificus* Carvalho *et al.*, 2004, and three taxa with questionable taxonomic status due to few diagnostic aspects, *Brasileosaurus pachecoi* Huene, 1931, *Goniopholis paulistanus* Roxo, 1936 and *Pholidosaurus milwardi* Roxo, 1929. Completing the Upper Cretaceous species, there are the dyrosaurid *Hyposaurus derbianus* Cope, 1886 (Buffetaut 1976), from the Maastrichtian of Pernambuco-Paraíba basin.

Besides the formally described species, there are fossil remains of Cretaceous crocodylomorphs for others Brazilians basins, being basically isolated teeth an osteoderms (Carvalho 1994; Carvalho and Nobre 2001; Elias *et al.* 2004).

In this work we describe a new neosuchian crocodylomorph, *Susisuchus jaguaribensis*, from the Berriasian-Barremian of Lima Campos basin, north-eastern Brazil, based on a fragmentary but diagnostic skull fragment.

GEOLOGICAL SETTING

The Lima Campos basin is one of the four small basins from north-eastern Brazil that are usually grouped as “Iguatu Basins”: Icó, Iguatu, Lima Campos and Malhada Vermelha (Text-fig. 1). The Iguatu Group, including the sedimentary deposits of the four basins as a whole, is divided traditionally in three formations, from base to top: Icó, Malhada Vermelha and Lima Campos. Its sediments were deposited in a continental environment, mainly represented by fluvial systems (Beurlen and Mabessone 1969; Matos 1987; Ponte *et al.* 1990), and reproduce the incomplete register of the rifting process of Gondwana and consequent Proto-Atlantic Ocean formation in the most-landwards located rift basins of Brazil during Late Jurassic and Cretaceous (Arima 2007). The age of the Iguatu Group is Berriasian-Barremian (Early Cretaceous), based on ostracodes and conchostracans (Mabesoone and Campanha 1974; Ghignone 1972). Ichnofossils, plant fragments, “reptiles” and fish fragments, pollens and spores have been reported (Lima 1990; Ponte *et al.* 1990; Carvalho 2000).

The fossil fragment here described was collected in sediments of Lima Campos basin, near the margin of BR-404 road in the extreme south of the Lima Campos dam (east of the basin). The outcrop (Text-fig. 2), informally named IG-150 (Arima 2007), is constituted of conglomeratic coarse-grained sandstones with tubular and through cross-bedded stratifications with fine to middle sandstone intercalations, deposited in a fluvial braided system.

Arima (2007), when minutely studied many outcrops of Iguatu basins, including Lima Campos basin, recognized eleven lithofacies that grouped together they constitute four architectural elements: canal, gravel bars, crevasse splay and floodplains (Fig. 2). The architectural element associations allowed the recognition of proximal, median and

distal portions of a fluvial distributary system (Nichols & Fisher, 2006). The IG-150 outcrop has sediments of the distal portion of this fluvial system.

The fossil here presented was collected in middle grained sandstone, at the top of IG-150 outcrop sediments.

MATERIAL AND METHODS

The fossil described here is housed in the collection of the Laboratory of Vertebrate Palaeontology, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), southern Brazil, under the collection number UFRGS-PV0001K

The fossil was collected during a geological expedition to north-eastern Brazil, leaded by Dr. Michael Holz (UFRGS), by January 2006. The main objective of that expedition was to study the stratigraphy of the poorly known Iguatu basins. But, fortunately, during the work in dozens of outcrops, some of them have recovered vertebrate fossils. After the return to the south Brazil, professor Holz donated the collected fossils to the Laboratory of Vertebrate Palaeontology, to be studied and to be its depository.

To prepare the fossil, surrounded by very hard sandstone, we used a dental drill to remove the rocky matrix and needles to remove the free sediment. Paraloid was applied on the fossil surface to prevent bone cracking.

The taxonomic classification of crocodylomorphs follows mainly Clark (1994) and Brochu (1999), with Neosuchia and Notosuchia definitions of Sereno *et al.* (2001). The Peirosauridae was removed from Neosuchia, as did Gasparini *et al.* (2006). The Thalattosuchia is included inside Neosuchia, as a member of “Metasuchia” (Clark 1994; Buckley and Brochu 1999; Ortega *et al.* 2000; Wu *et al.* 2001b; Brochu *et al.* 2002; Pol and Norell, 2004a, b; Pol and Pesteguia 2005) and not its sister group (Benton and Clark 1988; Buckley *et al.* 2000; Sereno *et al.* 2001, 2003; Turner and Calvo 2005; Turner 2006; Larsson and Sues, 2007). The Text-fig. 3 resumes the crocodylomorph classification, modified from Clark (1994), Brochu (1999), Pol and Pesteguia (2005), Gasparini *et al.* (2006), and Salisbury *et al.* (2006).

Anatomical and taxonomic characterization was realized accordingly mainly with Iordansky (1973), Brochu (1999), Salisbury *et al.* (2003a, 2006). Anatomical nomenclature and abbreviation are accordingly with Brochu (1999, 2007). Systematic analysis used data matrix of Sereno *et al.* (2003; henceforth “ α ”) and Salisbury *et al.* (2006; henceforth “ β ”), and Pol and Apesteguia (2005) for the basic phylogenetic methods to recover the Most Parsimonious Tree. When an anatomical structure is described, often between parentheses appears the character and state number. For example, “ α 18-2” means “state 2 of character 18 from Sereno *et al.* (2003) data matrix”.

SYSTEMATIC PALAEONTOLOGY

CROCODYLOMORPHA Walker, 1968

CROCODYLIFORMES Benton and Clark, 1988

MESOEUCROCODYLIA Whetstone and Whybrow, 1983

NEOSUCHIA Benton and Clark, 1988

Genus *Susisuchus* Salisbury *et al.*, 2003

Type species. *Susisuchus anatoceps* Salisbury *et al.*, 2003, from the Aptian of Crato formation, Araripe basin, north-eastern Brazil.

Emended diagnosis. Small neosuchians that differentiates from others genera by the possession of the following combination of features: quadratojugal spine prominent at maturity; postorbital bar massive; quadratojugal forms the caudal angle of the infratemporal fenestra; quadrate jugal extends to the superior angle of infratemporal fenestra; dorsal and ventral rims of squamosal groove for external ear valve musculature parallel; frontoparietal suture linear; supratemporal fenestra with fossa, dermal bones of

skull roof do not overhang rim; rostromedial corner of supratemporal fenestra smooth; margin of orbit flush with skull surface; medial parietal wall of supratemporal fenestra imperforate; quadrate with small, ventrally-reflected medial hemicondyle; skull table planar and dorsally rectangular-shaped; parietal and squamosal meet along caudal wall of the supratemporal foramen; exoccipital with small or no boss medial to the paraoccipital process; process lateral to the caudal aperture of the cranoquadrate canal long; squamosal does not extend ventrolaterally to the lateral extent of exoccipital and quadrate; occipital surface ventral to basioccipital condyle slopes rostroventrally; postorbital inset from the lateral edge of the dorsal part of the postorbital.

Susisuchus anatoceps Salisbury *et al.*, 2003

Type specimen. SMNK 3804 PAL (Staatliches Museum für Naturkunde Karlsruhe), an incomplete and partially articulated skeleton.

Type locality. Nova Olinda member, Crato Formation (Aptian), Araripe basin, north-eastern Brazil. The calcareous slab lacks precedence, but was probably collected between the cities of Nova Olinda and Santana do Cariri, both from Ceará state.

Emended diagnosis. Besides the generic characteristic, *S. anatoceps* has the following combination of features: postorbital contacts quadratojugal, but no quadrate, medially; frontoparietal suture deeply within supratemporal fenestra; large supraoccipital exposure on dorsal skull table; skull table with broad lateral curvature; short caudolateral process of the squamosal.

Susisuchus jaguaribensis sp. nov.

Derivation of name. After Jaguaribe, the name of an important perennial river that provides water for the Iguatu region.

Holotype. UFRGS-PV0001K, skull fragment (posterior portion).

Type locality, horizon and age. The holotype was found at the south of Lima Campos dam, at Lima Campos city (Ceará State), north-eastern Brazil, in a middle grained sandstone with calcite cementation, dated as Berriasian-Barremian (Early Cretaceous, local age Rio da Serra-Aratu) based on chonchostracan and ostracode biostratigraphy (Ponte *et al.* 1990). Geographic coordinates: 6°24'32.557"S and 38°57'57.173"W. The distance between the places where *S. anatoceps* and *S. jaguaribensis* were found is approximately 115 km (straight line).

Diagnosis. *Susisuchus jaguaribensis* is a diminutive platyrostral crocodylomorph that can be differentiated from others crocodylomorphs of any time by the presence of the following unique combination of features: postorbital contacts quadrate and quadratojugal at dorsal angle of intratemporal fenestra; frontoparietal suture on skull table entirely; small or absent supraoccipital exposure on dorsal skull table; skull table with nearly horizontal sides; significant caudolateral process of the squamosal.

Remarks on size, weight and ontogenetic status. Comparing with phylogenetically near crocodylomorphs (*Susisuchus anatoceps* and *Isisfordia duncani*), *S. jaguaribensis* would have approximately 10 cm of skull length and 65 cm of body length. It's bigger than *S. anatoceps* (described as a juvenile specimen with approximately 50 cm), but almost half size of *I. duncani* (described as an adult specimen with approximately 110 cm). Although being small, the specimen here described can be attributed not to a juvenile, but at least to a young adult because of its advanced fusion status of cranial sutures, mainly those from neurocranium, and the size of the quadratojugal spine (see details at “*Discussion*”). Using the skull and body length into the regression formulae of

Farlow *et al.* (2005), we can recover the body weight of *S. jaguaribensis* between 0.6 kg and 1 kg.

COMPARATIVE DESCRIPTION

The specimen here described is a posterior portion of skull (Pl. 1). The preserved bones are: quadrates, quadratojugals, squamosals, postorbitals, parietal, frontal, exoccipitals, basioccipital, basisphenoid and latherosphenoid. The dorsal bones, exoccipitals and basioccipital are well preserved, but the limits among the bones of the basicranium are practically indistinguishable. Basisphenoid and latherosphenoid were hardly identified and limited, but prootic and opistotic were not at all.

General features. Skull table planar and rectangular-shaped (dorsal view) with nearly horizontal sides ($\beta 123-1$ and $\beta 140-1$) and outer surface of dermal bones heavily ornamented with deep pits and grooves ($\alpha 1-0$). Supratemporal fenestra relatively short surrounded by a flat and extended skull roof. Its length is shorter than orbital length ($\alpha 4-0$) and the dermal bones of skull roof do not overhang its rim ($\beta 87-0$). Anteromedial corner of supratemporal fenestra smooth ($\beta 92-0$). Gradual expansion of skull at orbits. Margin of orbit flush with skull surface ($\beta 103-0$). Occipital surface ventral to basioccipital condyle slopes rostroventrally ($\beta 174-0$). Bar between orbit and supratemporal fenestra broad and solid, with broadly sculpted dorsal surface. The jaw joint (quadrate position): placed at level with basioccipital condyle. Anterior opening of temporo-orbital in dorsal view is hidden and overlapped by squamosal rim of supramenteporal fenestra. Developed dorsally flat skull table, with postorbital and squamosal with flat shelves extending laterally beyond quadrate contact. Although the supraoccipital is not preserved, its suture with exoccipitals and the posteriorized parietal could be limited, allowing us infer that the supraoccipital exposure on dorsal skull table is small or absent, but not large, as occurs in *Susisuchus anatoceps* (Salisbury *et al.* 2003).

The heavily ornamentation differs from the pattern shown in thalattosuchians, dyrosaurids and some notosuchians, like baurusuchids and *Sphagesaurus huenei* (Pol 2003). Differs from the formers and second ones by the possession of a small

supratemporal fenestra, shorter than the orbits. Smooth anteromedial corner of supratemporal fenestra is shared by *Susisuchus anatoceps*, *S. jaguaribensis* and the majority of eusuchians (Brochu 1999). The skull table with nearly horizontal sides is found in some neosuchians and the majority of eusuchians. However, *S. jaguaribensis* differs from the later group due to the verticalized basicranium, typical of eusuchians (Tarsitano 1985). The playrostral condition, inferred to *S. jaguaribensis*, is shared among many neosuchians (including eusuchians), *Simosuchus clarki* Buckley *et al.*, 2000 and *Comahuesuchus brachybuccalis* Bonaparte, 1991. The jaw joint position and the temporo-orbital anterior opening of *S. jaguaribensis* are found in many neosuchians and eusuchians, like *S. anatoceps* and *Isisfordia duncani* Salisbury *et al.*, 2006, even though the temporo-orbital anterior opening condition is found also in the protosuchid *Zosuchus davidsoni* Pol and Norell, 2004a.

Quadratae. Both quadrates are preserved, but only the right one is near *in vivo* position. The other one is elevated in the posterior end, to almost the height of the skull table. Dorsally, articulates with the exoccipital medially, quadratojugal laterally (in a lateroventral contact), esquamal anterolaterally (inside the external otic aperture) and postorbital in the anterolateral edge. The quadrate does not participate of the supratemporal fenestra. The quadrate fenestra is absent ($\alpha 35-0$), like in thalattosuchians and many neosuchians, and different from notosuchians, that have one or even three or more fenestrae on dorsal and posteromedial surfaces (Pol and Apesteguia 2005). Quadrate also does not participate in the infratemporal fenestra ($\beta 80-0$). It has a small ventrally-reflected medial hemicondyle ($\beta 112-0$). This feature is shared among many neosuchians, but differs from the condition in brevirostrine crocodylians (Brochu 1999). Quadrate has a significant ventral process on lateral braincase wall ($\beta 127-0$) and the suture with squamosal extends dorsally along caudal margin of the external auditory meatus ($\beta 132-0$). These two features are widely distributed in mesoeucrocodylians (Pol and Apesteguia 2005). The posterior edge, dorsal to exoccipital contact, is narrow and strongly concave, characteristic for all mesoeucrocodylians, except for thalattosuchians (Gasparini *et al.* 2006). The dorsal primary head or quadrate articulates with prootic and laterosphenoid. This feature is widely distributed in crocodyliforms, except in thalattosuchians. The ventrolateral contact of exoccipital with quadrate is broad, like in all crocodylomorphs, except to the very narrow condition of many protosuchians. The

exoccipital, squamosal and quadrate meet broadly lateral to the cranioquadrate passage. This feature is widely distributed in crocodyliforms, except for basal protosuchians, like *Protosuchus richardsoni* Brown, 1933 (Colbert and Mook 1951), whose bones do not meet to enclose the passage, and for thalattosuchians and *Simosuchus clarki* (Buckley *et al.*, 2000), whose passage is enclosed near lateral edge of skull. The pterygoid ramus of the quadrate has a flat ventral edge, and the ventromedial part of quadrate does not contact exoccipital. These two features are common in crocodyliformes. The jaw joint, inferred from the position of quadrate articular condyles, is placed at level with basioccipital condyle (). This condition is found in derived neosuchians, like *Bernissartia fagesii* Dollo, 1883 (Buscalioni and Sanz 1990) and *Susisuchus anatoceps*, and eusuchians. The quadrate main axis is directed posteroventrally, the distal end has only one plane facing posteriorly and the condyles are closely aligned horizontally. All these features are common to crocodylomorpha, but differ of those found in notosuchians, like *Baurusuchus pachecoi* and *Sphagesaurus huenei* (Pol and Apesteguia 2005). The cross section of distal end of quadrate is mediolaterally wide and anteroposteriorly thin, feature with widely distribution among crocodyliforms, except for *Araripesuchus* (Price 1959; Hetch 1991) and *Simosuchus clarki* (Buckley *et al.* 2000), that have subquadrangular cross section. The development of distal quadrate body to exoccipital-quadrata contact is distinct, like in derived neosuchians, eusuchians and many notosuchians (Pol and Apesteguia 2005). There is no ridge along dorsal section of quadrate-quadratojugal contact, a mesoeucrocodylian widespread feature. Presence of a ventrolateral orientation of quadrate body distal to exoccipital-quadrata contact in posterior view. It is shared among eusuchians, neosuchians, dyrosaurids, thalattosuchians and two notosuchians, *Libycosuchus brevirostris* Stromer, 1914 and *Iberosuchus macrodon* Antunes, 1975 (Buffetaut, 1982; Pol and Apesteguia 2005). The prootics are largely obscured by quadrate and laterosphenoid externally ($\beta74-1$). This is an interesting feature that appears in *S. jaguaribensis*, many alligatorids, like *Brachychamps montana* Gilmore, 1911 (Brochu 1999; Sullivan and Lucas, 2003), and advanced crocodylids, like *Voay robustus* Brochu, 2007.

Quadratojugal. Both quadratojugals are preserved, but incomplete. The right one has only the medial part, along the medioventral quadratojugal suture. The left one has the medial part and the quadratojugal spine. The suture with jugal is not preserved. Contacts

quadrate medially and postorbital anteriorly. The quadratojugal is ornamented, a homoplastic characteristic that appears a few times in crocodylomorphs. In neosuchians, only thalattosuchians have an unornamented quadratojugal (Gasparini and Diaz 1977; Pol and Apesteguia 2005; Gasparini *et al.* 2006). Quadratojugal spine is high, spine-shaped, between caudal and superior angles of infratemporal fenestra ($\alpha 18-2$, $\beta 69-0$ and $\beta 114-1$). Even this structure is fragile and frequently not preserved, in crocodylomorphs the quadratajugal spine appears only among some neosuchians, like *Bernissartia fagesii* (Buscalioni and Sanz 1990) and *Terminonaris robusta* Mook, 1934 (Wu *et al.* 2001b). In eusuchians, the alligatoroids have a reduced or even an absent quadratojugal spine (Brochu 1999). *Piscogavialis jugaliperforatus* Kraus, 1998 is the only gavialoid that has a reduced or even an absent quadratojugal spine (Delfino *et al.* 2005). The dorsal ramus of quadratojugal is dorsally tapered with narrow postorbital contact ($\alpha 19-1$). This is a basal condition of crocodylomorphs, differing only for many basal crocodyliforms, like the protosuchid *Protosuchus richardsoni* (Colbert and Mook 1951) and the gobiosuchid *Zosuchus davidsoni* (Pol and Norell 2004a), and a few notosuchians, like *Baurusuchus pachecoi* (Price 1945) and *Simosuchus clarki* (Buckley *et al.* 2000). Quadratojugal forms the caudal angle of the infratemporal fenestra ($\beta 75-0$) and extends to the superior angle of this fenestra ($\beta 80-0$). These features are shared among the majority of crocodyliforms, except for many crocodylines, which the jugal forms the caudal angle of the infratemporal fenestra and the quadratojugal does not extend to the superior angle of this fenestra, permitting the participation of the quadratre in this fenestra (Brochu 1999, 2007). Mesoeucrocodylians have no ridge along the dorsal section of quadrate-quadratojugal contact, as do some protosuchids and gobiosuchids (Colbert and Mook 1951; Pol and Norel 2004a, b). The posteroventral corner of quadratojugal reach the quadrate condyles, a non-thalattosuchian neosuchian feature (Gasparini *et al.* 2006) and as well for many basal crocodylomorphs, like *Protosuchys richarsoni* (Colbert and Mook 1951) and notosuchians, like *Araripesuchus gomesi* (Price 1959; Hetch 1991) and *Simosuchus clarki* (Buckley *et al.* 2000). The posterolateral end of quadratojugal is acute, tightly overlapping the quadrate. This feature is widespread among crocodylomorphs, differing only for a few basal crocodyliforms, like *Zosuchus davidsoni* (Pol and Norell 2004a) and *Sichuanosuchus shuhanensis* Wu *et al.*, 1997.

Jugal. Only the dorsal ascending process of the left jugal is preserved, forming the inferior part of the postorbital bar, positioned laterally to the postorbital like in the most mesoeucrocodylians, except for *Simosuchus clarki* (Buckley *et al.* 2000), whose jugal is posterior to postorbital, and for thalattosuchians, whose jugal is medial to postorbital (Gasparini *et al.* 2006). The jugal-quadratojugal suture allows inferring that the jugal posterior process exceeds posteriorly the infratemporal fenestral. This feature is widespread among crocodylomorphs, differing from some notosuchians, like *Sphagesaurus huenei* (Pol 2003), the thalattosuchian *Pelagosaurus typus* Bronn, 1841 (Pierce and Benton 2006) and the neosuchian genus *Goniopholis* (Mook 1942; Salisbury *et al.* 1999). The jugal part of postorbital bar is directed posterodorsally. This is common for mesoeucrocodylians, except for some brevirostrine crocodylians (Brochu 1999, 2007) and notosuchians, like *Notosuchus terrestris* Woodward, 1896 (Gasparini, 1971) and *Uruguaysuchus aznarezi* Rusconi, 1933.

Postorbital. The right one is completely preserved, while the left one lacks the posterolateral portion. Contacts squamosal posteriorly, parietal and frontal medially and jugal at the end of the descending process (postorbital bar). Postorbital contacts quadrate and quadratojugal at the dorsal angle of infratemporal fenestra (β 76-2). This feature is shared among some neosuchians, like the atoposaurid *Theriosuchus guimarae* Schwarz and Salisbury, 2005, and the globidont alligatoroids (Brochu 1999). The parieto-postorbital suture is present within supratemporal fenestra and on dorsal surface of skull roof (β 81-2). This is not a common feature of non-eusuchian crocodylomorphs, being present in the protosuchid *Protosuchus richardsoni* (Colbert and Mook 1951), in the notosuchian *Comahuesuchus brachybuccalis* (Bonaparte 1991) and in many crocodylians, like the gavialoid *Piscogavialis jugaliperforatus* (Kraus 1998) and the osteolaemine *Voay robustus* (Brochu 2007). Postorbital participates in infratemporal fenestra, bordering it. This is a widespread feature among mesoeucrocodylians (Pol and Apesteguia 2005). The postorbital bar is subcylindrical and massive (α 21-1 and β 70-0). These features are found together in some mesoeucrocodylians, like in the baurusuchid *Stratiotosuchus maxhechti* (Campos *et al.* 2001), in the atoposaurid *Theriosuchus pusillus* Owen, 1879, and in brevirostrine crocodylians (Brochu 1999). The postorbital bar is unsculpted, a mesoeucrocodylian feature, except for the teleosaurids (Eudes-Deslongchamps 1863; Buffetaut 1982). The

dorsal part of the postorbital bar is constricted, distinct from the dorsal part of the postorbital, inset from the lateral edge of the dorsal part ($\alpha 25-1$ and $\beta 175-1$). This is a crocodyliform feature, except for thalattosuchians (Gasparini and Diaz 1977; Gasparini *et al.* 2006). There is no foramen in the dorsal surface of the postorbital bar ($\alpha 23-0$). This mainly crocodylian characteristic is found in a few basal mesoeucrocodylians, like the notosuchian *Araripesuchus gomesii* (Price 1959; Hetch 1991), the atoposaurid *Theriosuchus guimaroae* (Schwarz and Salisbury 2005) and the goniopholidid *Sunosuchus junggarensis* Wu *et al.*, 1996. The postorbital anterolateral process is absent ($\alpha 24-0$). This process can be found in *Dyrosaurus* sp. (Buffetaut, 1978), *Sokotosuchus ianwilsoni* Halstead, 1975 (Buffetaut 1979), *Terminonaris robusta* (Wu *et al.* 2001b) and *Sarcosuchus imperator* Broin and Taquet, 1966 (Sereno *et al.* 2001). The dorsal part of the postorbital have anterior and lateral edges only. This is the basal condition for crocodylomorphs, differing to an anterolaterally facing edge in *Hsisosuchus chungkingensis* Young and Chow, 1953 (Li *et al.* 1994; Wu *et al.* 1994), notosuchians (Pol and Apesteguia 2005) and in the peirosaurid *Lomasuchus palpebrosus* Gasparini *et al.*, 1991. The bar between orbit and supratemporal fenestra (mainly postorbital) is broad and solid, with broadly sculpted dorsal surface. This is a widespread feature among crocodylomorphs, differing from the narrow bar (with less sculpted surface) of the protosuchid *Zosuchus davidsoni* (Pol and Norell 2004a), the notosuchian *Araripesuchus patagonicus* Ortega *et al.*, 2000 and the atoposaurids (Wellnhofer 1971; Schwarz and Salisbury 2005).

Squamosal. The right squamosal is completely preserved, while the left one has only the region that encircles the orbit. It is dorsally flat and horizontal. The caudolateral corner of the squamosal forms a distinct prong (preserved with some erosion), which is dorsal to paraoccipital process of exoccipital ($\beta 140-1$), and very similar to that of crocodylians. Contacts portorbital anteriorly and parietal laterally. Posteroventrally contacts exoccipital, and quadrate ventromedially. Parietal and squamosal meet along the caudal wall of the supratemporal fenestra ($\beta 131-2$, see discussion in “Parietal” section). Quadratosquamosal suture extends dorsally along the caudal margin of the external auditory meatus ($\beta 132-0$), a widespread feature among mesoeucrocodylians. Postorbitosquamosal suture is oriented ventrally ($\beta 163-0$), differing from the brevirostrine crocodylians, in which this suture passes medially, ventral to skull table.

The squamosal does not extend ventrally to lateral extent of exoccipital and quadrate ($\beta 150-0$), a basal condition for mesoeucrocodylians, except for all osteolaemine crocodylians (Brochu 2007). The dorsal and ventral rims of squamosal groove for external ear valve mulculature are nearly parallel ($\beta 84-0$), a mesoeucrocodulian feature. This condition is different for gavialoids and many tomistomines, for which the squamosal groove flares rostrally (Brochu 1999, 2007). The atoposaurids have a unsculpted extra lobe in the posterodorsal corner of the squamosal, but the basal feature in crocodylomorpha, including *Susisuchus jaguaribensis*, is a squared off posterodorsal corner lacking a lobe (Wellnhofer 1971; Ortega *et al.* 2000). The posterolateral process of squamosal is poorly developed and projects horizontally at the same level of the skull table. This is an interesting feature, whereas is shared only by many basal crocodylomorphs (Pol and Apesteguia 2005), like the sphenosuchid *Dibothrosuchus elaphros* Simmons, 1965 (Wu and Chatterjee, 1993) and the protosuchid *Edentosuchus tienshanensis* Young, 1973 (Pol *et al.* 2004), and neosuchians, except for dyrosaurids (Buffetaut 1978, 1979). The other crocodylomorphs have an elongated process, posteriorly or posterolaterally directd (Pol and Apesteguia 2005). The squamosal length is longer than postorbital. This is the default feature of the crocodyliforms, except for thalattosuchians, which have the opposite condition (Gasparini *et al.* 2006). The outer surface of squamosal laterodorsally oriented is reduced and unsculpted, a feature presents only within neosuchians. The dorsal surface of the posterolateral region of the squamosal does not have ridges. In crocodylomorphs, only *Gobiosuchus kielanae* Osmolska, 1972 (Osmolska *et al.* 1997) and *Zaraasuchus shepardi* Pol and Norell, 2004b have three curved ridges oriented longitudinally. The squamosal has a descending process, as occurs in crocodyliforms.

Parietal. It is almost complete, lacking the posterior portion that contacts supraoccipital (missing). Contacts squamosal laterally, postorbital anterolaterally, frontal anteriorly and latherosphenoid ventrolaterally, inside the supratemporal fenestra. The parietal roof between supratemporal fenestrae is flat ($\alpha 26-0$, discussed in “Frontal” section), lacking a sagittal crest. The frontoparietal suture is linear ($\beta 86-0$, discussed in “Frontal” section). There is no small foramen in the medial parietal wall of supratemporal fenestra ($\beta 104-0$). This feature is an autapomorphy of the clade formed by *Caiman* and *Melanosuchus* genera (Brochu 1999). Parietal and squamosal meet along the caudal

wall of the supratemporal foramen ($\beta 131-2$), an autapomorphy for the crown-group Alligatoridae (Brochu 1999). This feature is also found outside the alligatorids, as for the non-eusuchian neosuchian *Susisuchus anatoceps*, and a few remotely mesoeucrocodylians, like *Araripesuchus gomesi* (Price 1959; Hetch 1991) and dyrosaurids (Brochu *et al.* 2002; Jouve 2005; Jouve *et al.* 2005, 2006b).

Frontal. The T-shaped frontal is almost complete, lacking the anterior portion that contacts prefrontral and nasal (both not preserved). Contacts postorbital posterolaterally and parietal posteriorly. The suture between frontal and these bones, dorsally, is limited to skull table and do not enter supratemporal fenestra. Therefore, there is no frontal participation in supratemporal fenestra ($\alpha 20-1$ and $\beta 81-2$). In mesoeucrocodylians, it is seen in notosuchians and brevirostrine eusuchians. In thalattosuchians and many neosuchians, like dyrosaurids (Buffetaut 1978, 1979) and *Sarcosuchus imperator* (Sereno *et al.* 2001), the frontoparietal suture enters supratemporal fenestra. The frontal is a unique bone (interfrontal suture closed, $\alpha 28-1$) as in all mesoeucrocodylians. In primitive crocodylomorphs, like the sphenosuchid *Dromicosuchus grallator* Sues *et al.*, 2003 and the protosuchid *Protosuchus richardsoni* (Colbert and Mook 1951), there are two frontal divided by an anteroposterior suture. Paired frontals are found in the thalattosuchian *Pelagosaurus typus* (Pierce and Benton 2006). In *S. jaguaribensis*, the frontoparietal suture is linear ($\beta 86-0$) and not concavoconvex. The first condition is the default pattern for crocodylomorphs, whereas the second condition if found only inside the eusuchian clade. The dorsal surface of those two bones are flat, a typical condition of crocodylomorphs ($\alpha 26-0$). However, some mesoeucrocodylians, as some dyrosaurids and the notosuchians *Simosuchus clarki* (Buckley *et al.* 2000) and *Comahuesuchus brachybuccalis* (Bonaparte 1991), have a sagittal crest along the midline suture. As in most crocodylomorphs, the frontal width between orbits is narrow, when compared with some others crocodylomorphs, like the thalattosuchian *Pelagosaurus typus* (Pierce and Benton 2006) and the extant eusuchian *Gavialis gangeticus* Gmelin, 1789, which have a very broad frontal (Brochu 1999).

Exoccipital. Both are preserved, but distorted and broken. The dorsal portion is broken and slopes posteroventrally, allowing a great exposition in dorsal view. The exoccipital

contacts squamosal and supraoccipital (no preserved), quadrate lateroventrally and basioccipital ventrally. Exoccipitals broadly meet dorsal to the foramen magnum, separating supraoccipital from foramen. The exoccipital has laterally, in occipital view, a long and thick parooccipital process, between the quadrate and squamosal. The caudal margin of otic aperture is smooth and continuous with the paraoccipital process ($\beta 102-0$). This is a feature of mesoeucrocodylians, but in all alligatoroids, except for *Diplocynodon ratelii* Pomel, 1847 (Brochu 1999), and crocodyloids, the caudal margin of otic aperture is inset (Brochu 1999, 2007). The parooccipital process has no prominent medial boss and the process lateral to the caudal aperture of the cranoquadrate canal is long ($\beta 141-1$). In mesoeucrocodylians this feature is found only inside the neosuchians: thalattosuchians, crocodylians, *Isisfordia duncani*, and genus *Susisuchus*. Only the eusuchians *Hylaeochamps vectiana* Owen, 1874 and *Allodaposuchus precedens* Nopcsa, 1928 (Buscalioni *et al.* 2001) lack this feature (Brochu 1999; Gasparini *et al.* 2006; Salisbury *et al.* 2006). The exoccipital terminates dorsal to basioccipital tubera ($\beta 151-0$), a basal feature of mesoeucrocodylians, differing from the slender or robust process of non-“thoracosauers” gavialoids and caimanines (Brochu 1999, 2006). The ventrolateral contact of exoccipital with quadrate is broad. The exoccipital, squamosal and quadrate meet broadly lateral to the cranoquadrate passage. The ventromedial part of quadrate does not contact exoccipital. These three features are shared among almost all mesoeucrocodylians (Pol and Apesteguia 2005; Gasparini *et al.* 2006).

Basioccipital. This bone is completely preserved, but distorted, dislocated to the left side of the skull, covering the left ventrolateral portion of the basisphenoid. The occipital condyle is dorsoventrally flattened and the small basioccipital tubera ($\alpha 37-0$) is distorted anteroventrally. This condition is different, in crocodyliforms, only for thalattosuchians (Gasparini *et al.* 2006) and dyrosaurids (Buffetaut 1978). Contacts exoccipitals and quadrates laterally and basisphenoid anteriorly. Forms the ventral margin of the foramen magnum. There are no well-developed bilateral tuberosities, like in gavialoids, dyrosaurids, thalattosuchians and the sebecosuchian *Bretesuchus bonapartei* Gasparini *et al.*, 2003 (Buffetaut 1978; Brochu 2006; Gasparini *et al.* 2006). The occipital condyle faces posteriorly, as in peirosaurid (Gasparini *et al.* 1991; Carvalho *et al.* 2007) and neosuchian (Pol and Apesteguia 2005) mesoeucrocodylians.

Basisphenoid. Forms the ventral wall of the braincase. Contacts basioccipital posteriorly, quadrate posterolaterally, and lathersphenoid anterolaterally. The basisphenoid can be seen in the ventral view due to loss of the pterygoids. It is mostly covered by the pterygoid and basioccipital, with virtually no ventral exposure ($\alpha 36-1$), as in neosuchians, except for atoposaurids and thalattosuchians, and the sebecosuchians *Bretesuchus bonapartei* (Gasparini *et al.* 1993) and *Iberosuchus macrodon* (Antunes 1975). The basisphenoid forms a thin sheet shorter than the basioccipital ($\beta 113-1$), like in *Bernissartia fageSSI* (Buscalioni and Sanz 1990) and the majority of eusuchians, except for some gavialoids (Brochu 1999, 2006), and it is not exposed extensively on braincase wall anterior to foramen ovale ($\beta 129-0$), a common feature in dyrosaurids (Buffetaut 1978) and neosuchians (Pol and Apesteguia 2005), except for derived crocodylids (Brochu 2007). The mesoeucrocodylians, including *Susisuchus jaguaribensis*, have no paired ridges located medially on ventral surface of basisphenoid, as do *Notosuchus terrestris* (Gasparini 1991), teleosaurids and baurusuchids (Price 1945; Buffetaut 1982; Carvalho *et al.* 2005).

Latersphenoid. Forms the anterior part of the lateral wall of the braincase in front of the foramen ovale. Dorsally, contacts parietal and squamosal in the posteromedial wall of supratemporal fenestra. Ventrally, contacts basisphenoid medially, quadrate posterolaterally and postorbital laterally. Ventrally, forms the medial margin of the supratemporal fenestra and the anterolateral margin of the foramen ovale, where obscures the prootic ($\beta 74-1$), as occurs in the South American gavialoids (Brochu 2006), alligatorids (Brochu 1999) and almost all crocodylines (Brochu 2007). The capitate process of laterosphenoid is oriented rostrocaudally ($\beta 130-1$). This feature is shared by *Susisuchus jaguaribensis*, the atoposaurid-like *Pachycheilosuchus trinquei* Rogers, 2003 and eusuchians, except for many gavialoids (Brochu 1999, 2006a) and *Isisfordia duncani* (Salisbury *et al.* 2006). The laterosphenoid articulates with the primary head of quadrate, a crocodyliform feature not present only in thalattosuchians (Gasparini *et al.* 2006).

Discussion. The fossil here described is fragmentary, but diagnostic. A great number of skull characteristics could be identified and studied comparatively with others crocodylomorphs. The main characteristics could be seen in the dorsal view, due to a better preservation of this part. The sutures are much closed, but most could be delimited.

Susisuchus jaguaribensis denote a great affinity with the neosuchians, due to a set of features shown only in this group of mesoeucrocodylians: dorsal part of the postorbital with anterior and lateral edges only, posterolateral process of squamosal not elongated and projected horizontally at the same level of the skull, reduced and unsculpted outer surface of squamosal laterodorsally oriented, basisphenoid practically excluded from ventral surface, basioccipital with large pendulous tubera, jaw joint placed at the same level with basioccipital condyle, basioccipital and ventral part of exoccipital facing posteriorly, quadratojugal ornamented, presence of a spine-shaped quadratojugal spine, quadrate distal end with only one place facing posteriorly (occurs in *Simosuchus clarki* too) and the absence of a quadrate fenestra.

Furthermore, among neosuchians, *Susisuchus anatoceps* is the one that shares more features with *Susisuchus jaguaribensis* (see the new diagnosis for the genus). Among advanced neosuchians, only these two taxa have the contact of squamosal and parietal at the posterior margin of the supratemporal fenestra, a feature widely distributed among alligatorids eusuchians. Besides, *Susisuchus jaguaribensis* has other characteristics shared with eusuchians, suggesting its bearing condition in the eusuchians arising: marginal or no participation of frontal within supratemporal fenestra, parieto-postorbital suture present within supratemporal fenestra and on dorsal surface of skull roff, postorbital contacts quadratojugal with significant descending process, prootic largely obscured by quadrate and laterosphenoid externally, frontoparietal suture on skull table entirely, anteromedial corner of supratemporal fenestra smooth (present in *Susisuchus anatoceps* too), capitates process of laterosphenoid oriented anteroposteriorly toward the midline, skull table with nearly horizontal sides, postorbital bar inset from the lateral edge of the dorsal part of the postorbital (present in *Bernissartia fagesii* and *S. anatoceps* too), exoccipital with small or no boss medial to the paraoccipital process and process lateral to the caudal aperture of the cranoquadrate canal long, both features shared with *S. anatoceps* too.

The large quadratojugal spine arises from the midpoint of the posterior border of the infratemporal fenestra, as in many neosuchians. Accordingly to Wu *et al.* (2001a), the quadratojugal spine has an ontogenetic variation, becoming relatively larger in larger specimens of *Leidyosuchus canadensis*. Using this principle, and considering that this structure is relatively bigger in the holotype of *S. jaguaribensis* than in that of *S. anatoceps*, it suggests that the former specimen is relatively older. Furthermore, the advanced cranial suture closure suggests that this specimen is at least a young adult or an adult.

As *Isisfordia duncani* (Salisbury *et al.* 2006) and *Susisuchus anatoceps* (Salisbury *et al.* 2003), we interprets *Susisuchus jaguaribensis* as an actively freshwater swimming crocodylomorph, considering the geology of the sediments (Ponte *et al.* 1990) and skull features, like the size and posterior orientation of the orbits and the posteriorly oriented occipital condyle. Analyzing the associate fauna in Lima Campos basin (and Iguatu basins as a whole, Fortier and Schultz 2006a, b), *S. jaguaribensis* could feed on small fishes and mollusks, like gastropods and lamellibranchians.

PHYLOGENETIC RELATIONSHIPS

Methods. To analyze the phylogenetic affinities of *Susisuchus jaguaribensis*, two cladistic analysis were accomplished. The first analysis used the data matrix of Sereno *et al.* (2003), when the notosuchian *Anatosuchus minor* was described. A total of 23 taxa (22 original plus *Susisuchus jaguaribensis*) and 75 characters (some multistate and ordered) were analyzed. It was possible to recover 14 characters (19%). The second analysis used the data matrix of Salisbury *et al.* (2006), when *Isisfordia duncani* and *Susisuchus anatoceps* were for the first time includes in a phylogenetic analysis. A total of 47 taxa (46 original plus *S. jaguaribensis*) and 176 characters (some multistate and ordered) were analyzed. Although fragmentary, it was possible to recover 32 characters (18%). In this dataset, we changed the coding of *Isisfordia duncani* and *Susisuchus anatoceps* for the character 69 that was mistakenly printed 1 in the original paper, instead of 0. Both cladistic analysis used the software TNT (vers. 1.1, Goloboff *et al.*, 2003) to recover the most parsimonious trees, using the heuristic search and performing 10000 replicates (TBR branch swapping), holding 100 trees per replicate. To determinate the ACCTRANS and DELTRANS optimizations for the second analysis,

the software Winclada (Nixon 2002) was used. The second analysis was used to node reconstruction of *Susisuchus*, its members and the sister group of Eusuchia. See appendix for *S. jaguaribensis* coding for the two data matrixes and the list of node reconstruction (apomorphy list), which is one based on the second analysis.

Results. The first analysis resulted in two most parsimonious trees of 190 steps (CI=0.46, RI=0.61), condensed in one tree of consensus strict (Text-fig. 4). *Susisuchus jaguaribensis* was positioned as the sister group of the crown group Crocodylia, supported by one synapomorphy: no participation of frontal in supratemporal fenestra (character 20-1). The second analysis resulted in one most parsimonious tree (Text-fig. 5) of 492 steps (CI=0.46, RI=0.76). The members of genus *Susisuchus* were joined together as a monophyletic group and as the sister group of the Eusuchia. Due to a new member of the genus *Susisuchus*, and to the phylogenetic position of the genus, we recover a previously described family-group, with a new definition, to nominate the clade that represents the sister group of Eusuchia.

SUSISUCHIDAE *Salisbury et al., 2003*

New definition. A stem-based lineage comprising all crocodylomorphs more closely related to *Susisuchus anatoceps* than to *Crocodylus niloticus*.

Unambiguous Synapomorphies. The parietal and the squamosal meet along the caudal wall of the supratemporal fenestra (character 131-2).

Accelerated Ambiguous Synapomorphies. Nuchal shield differentiated from dorsal shield into more than four nuchal osteoderms in two parallel rows (38-3); prootic largely obscured by quadrate and laterosphenoid externally (74-1); dentary tooth 4 occludes in a pit between premaxilla and maxilla, no notch early in ontogeny (77-1); maxillary alveoli #4 and #5 are homodont (89-3); maxilla sends caudal process between

the lacrymal and the prefrontal (93-2); dorsal process of the jugal flush with the lateral surface of the jugal (146-0); parietal solid, without a sinus (154-1); height of peduncle of neural arch on caudal cervical vertebrae considerably greater than that of peduncle on neural arch of each of the thoracic, sacral and cranialmost caudal vertebrae (169-1); caudal vertebrae all amphicoelous (171-0).

Delayed Ambiguous Synapomorphies. There is no DELTRAN optimization synapomorphy.

Discussion. The family-name Sisisuchidae is recovered to have a stem-based clade definition, instead of its gradist original description. Unfortunately, the synapomorphies are based in cranial aspects, due to the fragmentary condition of *Sisisuchus jaguaribensis*. Nevertheless, the clade has important features to be diagnosticable among advanced neosuchians. The main of them is the contact of the squamosal and parietal at the posterior margin of supratemporal fenestra. This feature appeared few times in mesoeucrocodylian evolution. It is an autapomorphy of the clade formed by alligatorids and *Stangerochampsia mccabei* Wu *et al.*, 1996. Outside the eusuchians, it is found also in the notosuchian *Araripesuchus gomesi* (Price 1959; Hetch 1991) and among dyrosaurids (Buffetaut 1978; Brochu *et al.* 2002; Jouve 2005; Jouve *et al.* 2005, 2006a). Furthermore, the accelerated transformations, that favored parallelisms, consist in a great set of features that are ambiguous due to the incomplete condition of *S. jaguaribensis*. However, the same characters were unambiguous synapomorphies of the genus *Sisisuchus* in Salisbury *et al.* (2006) phylogenetic analysis. So, the unique unambiguous synapomorphy of Sisisuchidae is sufficient to support this clade formed by two species of genus *Sisisuchus* (Text-fig. 6), because of the evolutionary history of this characteristic.

CONCLUSIONS

UFRGS-PV0001K, even fragmentary, has diagnostic features that allowed the creation of a new species, *Sisisuchus jaguaribensis*. This species has several affinities with

Susisuchus anatoceps, the type species of this genus. The synapomorphy that supports the genus is the contact of squamosal and parietal in the posterior wall of supratemporal fenestra. We proposed a new diagnosis to the genus as well as to the type species, based mainly in skull characteristics, due to the incompleteness of the new species.

Two phylogenetic analysis were performed to determinate the phylogenetic position of *Susisuchus jaguaribensis*. The first one shown the relationship of *S. jaguaribensis* with the crown group Crocodylia, both being the sister group of *Bernissartia fagesii*. The second analysis shown that the genus *Susisuchus* is monophyletic and represents the sister group of Eusuchia. The family-group name Susisuchidae was recovered with a new definition, as the stem-based lineage comprising all crocodylomorphs more closely related to *Susisuchus anatoceps* than to *Crocodylus niloticus*. This clade is formed by advanced neosuchians bearing the eusuchian arising, sharing with this group many features.

Considering that *Barberenasuchus brasiliensis* is not a true crocodylomorph, but indeed a rauisuchian archosaur, and that the age of the sediments of Lima Campos basin is Berriasian-Barremian, *Susisuchus jaguaribensis* represents the oldest record of a Brazilian fossil crocodylomorph.

The recent collections at Lima Campos basin shown that its fossil record could be much more expressive than is known up to now. Due to the importance of the present crocodylomorph and the future perspectives of fossil vertebrates of Brazilian Early Cretaceous, new field works must be realized to a better knowledge of the Iguatu basins and its fossil biocenoses.

AKNOWLEDGMENTS

We thanks David Martill (University of Portsmouth) and Steven Salisbury (University of Queensland) for helpful references and talking and Steven Salisbury for many unpublished pictures of *Isisfordia duncani*. We thanks Michael Holz (Universidade Federal do Rio Grande do Sul), Naoki Arima and Tiago Agne (geologists) that collected many fossils of Iguatu basins and donated do the Laboratory of Vertebrate Palaeontology. The fist author thanks CAPES for the scholarship for his master degree.

REFERENCES

- ANTUNES, M. T. 1975. *Iberosuchus*, crocodile Sebecosuchien nouveau, l’Eocène ibérique au nord de la Chaîne central, et l’origine du canyon de Nazaré. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, **59**, 285–330.
- ARIMA, N. 2007. Análise estratigráfica da Bacia do Iguatu. Unpublished MSc thesis, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 149 pp.
- BENTON, M. J. and CLARK, J. M. 1988. Archosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia. 295–338. In BENTON, M. J. (ed.). *The phylogeny and classification of the tetrapods, vol. i: amphibians, reptiles, birds*. Clarendon Press, Oxford, 392 pp.
- BERTINI, R. J., MARSHALL, L. G. and BRITO, P. 1993. Vertebrate faunas from the Adamantina and Marilia formations (Upper Bauru Group, late Cretaceous, Brazil) in their stratigraphic and paleobiogeographic context. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, **188**, 71–101.
- BEURLEN, K. and MABESOONE, J. M. 1969. Bacias cretáceas intracontinentais do nordeste do Brasil. *Notas Geomorfológicas, Campinas*, **9** (18), 19–34.
- BONAPARTE, J. F. 1991. Los vertebrados fósiles de la formación Río Colorado, de la ciudad de Neuquén y sus cercanías, Cretácico superior, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales ‘‘Bernardino Rivadavia’’ Paleontología*, **4**, 17–123.
- BROCHU, C. A. 1999. Phylogeny, systematics, and historical biogeography of Alligatoroidea. *Society of Vertebrate Paleontology, Memoir*, **6**, 9–100.
- 2006. Osteology and phylogenetic significance of *Eosuchus minor* (Marsh 1870), new combination, a longirostrine crocodylian from the Late Paleocene of North America. *Journal of Paleontology*, **80**, 162–186.
- 2007. Morphology, relationships, and biogeographical significance of an extinct horned crocodile (Crocodylia, Crocodylidae) from the Quaternary of Madagascar. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **150**, 835–863.
- BOUARE, M. L., SISSOKO, F., ROBERTS, E. M. and O’LEARY, M. A. 2002. A dyrosaurid crocodyliform braincase from Mali. *Journal of Paleontology*, **76**, 1060–1071.

- BROIN, F. de and P. TAQUET. 1966. Découverte d'un crocodilien nouveau dans le Crétacé inférieur du Sahara. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, D*, **262**, 2326–2329.
- BRONN, H. G. 1841. Über die fossilen Gaviale der Lias-Formation und der Oolithe. *Archiv für Naturgeschichte*, **8**, 77–82.
- BROWN, B. 1933. An Ancestral Crocodile. *American Museum Novitates*, **638** : 1-4.
- BUCKLEY, G. A. and BROCHU, C. A. 1999. An enigmatic new crocodile from the Upper Cretaceous of Madagascar. *Special Papers in Palaeontology*, **60**, 149–175.
- KRAUSE, D. W. and POL, D. 2000. A pug-nosed crocodyliform from the Late Cretaceous of Madagascar. *Nature*, **405**, 941–944.
- BUFFETAUT, E. 1976. Une nouvelle définition de la famille des Dyrosauridae De Stefano, 1903 (Crocodylia, Mesosuchia) et ses conséquences: inclusion des genres *Hyposaurus* et *Sokotosuchus* dans les Dyrosauridae. *Geobios*, **9**, 333–336.
- 1978. Les Dyrosauridae (Crocodylia, Mesosuchia) des phosphates de l'Eocene inférieur de Tunisie: *Dyrosaurus*, *Rhabdognathus*, *Phosphatosaurus*. *Geologie Méditerranéenne*, **5**, 237–256.
- 1979. *Sokotosuchus ianwilsoni* and the evolution of the dyrosaurid crocodilians. *Nigerian Field Monographs*, **1**, 31–41.
- 1982. Radiation évolutive, paleoécologie et biogéographie des crocodiliens mesosuchiens. *Mémoires de la Société Géologique de France*, **60**, 1–88.
- and TAQUET, P. 1977. The giant crocodilian *Sarcosuchus* in the Early Cretaceous of Brazil and Niger. *Palaeontology*, **20**, 203–208.
- BUSCALIONI, A. D. and SANZ, J. L. 1990. The small crocodile *Bernissartia fagesii* from the Lower Cretaceous of Galve (Teruel, Spain). *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Sciences de la Terre*, **60**, 129–150.
- ORTEGA, F., WEISHAMPEL, D. B. and JIANU, C. M. 2001. A revision of the crocodyliform *Allodaposuchus precedens* from the Upper Cretaceous of the Hateg

- Basin, Romania. Its relevance in the phylogeny of Eusuchia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **21**, 74–86.
- CAMPOS, D. A., SUAREZ, J. M., RIFF, D. and KELLNER, A. W. A. 2001. Short note on a new Baurusuchidae (Crocodyliformes, Metasuchia) from Upper Cretaceous of Brazil. *Boletim do Museu Nacional, Geologia*, **57**, 7 p.
- CARVALHO, I. S. 1994. *Candidodon*: um crocodilo com heterodontia (Notosuchia, Cretáceo Inferior- Brasil). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **66** (3), 331-345.
- 2000. Geological environments of dinosaur footprints in the intracratonic basins from Northeast Brazil during South Atlantic opening (Early Cretaceous). *Cretaceous Research*, **21**, 255-267.
- and CAMPOS, D. A.. 1988. Um Mamífero Triconodonte do Cretáceo Inferior do Maranhão, Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **60** (4), 437-446.
- and BERTINI, R. J. 1999. *Mariliasuchus*: um novo Crocodylomorpha (Notosuchia) do Cretáceo da Bacia Bauru, Brasil. *Geologia colombiana*, **24**, 83-105.
- and NOBRE, P. H. 2001. Um crocodylomorpha (?Notosuchia) da Bacia de Uiraúna (Cretáceo Inferior), Nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **2**, 123-124.
- RIBEIRO, L. C. B. and AVILLA, L. S. 2004. *Uberabasuchus terrificus* sp. nov., a New Crocodylomorpha from the Bauru Basin (Upper Cretaceous), Brazil. *Gondwana Research*, **7** (4), 975-1002.
- CAMPOS, A. C. A. and NOBRE, P. H. 2005. *Baurusuchus salgadoensis*, a New Crocodylomorpha from the Bauru Basin (Cretaceous), Brazil. *Gondwana Research*, **8** (1), 11-30.
- VASCONCELLOS, F. M., and TAVARES, S. A. S. 2007. *Montealtosuchus arrudacamposi*, a new peirosaurid crocodile (Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous Adamantina Formation of Brazil. *Zootaxa*, **1607**, 35-46.

- CLARK, J. M. 1994. Patterns of evolution in Mesozoic Crocodyliformes. 84±97. In FRASER, N. C. and SUES, H.-D. (eds). *In the shadow of the dinosaurs: early Mesozoic tetrapods*. Cambridge University Press, Cambridge, 435 pp.
- COLBERT, E. H. and MOOK, C. C. 1951. The ancestral crocodilian *Protosuchus*. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **97** (3), 143-182.
- COPE, E. D. 1886. A Contribution to the Vertebrate Paleontology of Brazil. *Proceedings of the American Philosophical Society*, **23** (121), 1-21.
- DELFINO, M., PIRAS, P. and SMITH, T. 2005. Anatomy and phylogeny of the gavialoid *Eosuchus lerichei* from the Paleocene of Europe. *Acta Palaeontologica Polonica*, **50**, 565–580.
- DOLLO, M. L. 1883. Première note sur les crocodiliens de Bernissart. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique*, **2**, 309-338.
- ELIAS, F. A., BERTINI, R. J. and MEDEIROS, M. A. 2004. Nota preliminar sobre novos morfotipos de dentes tetrapodianos, coletados na Laje do Coringa, Formação Alcântara, eo-Cenomaniano do Norte do Estado do Maranhão. *Boletim de Resumos do IV Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados*, 21-22.
- EUDES-DESLONGCHAMPS, E. 1863. Mémoires sur les Téléosauriens de l'époque Jurassique du département Du Calvados. *Mémoires de la Société Linnéenne de Normandie*, **12**, 1–138.
- FARLOW, J. O., HURLBURT, G. R., ELSEY, R. M., BRITTON, A. R. C. and LANGSTON, W. 2005. Femoral dimensions and body size of *Alligator mississippiensis*: estimating the size of extinct Mesoeucrocodylians. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **25**, 354–369.
- FORTIER, D. C. and SCHULTZ, C. L. 2006a. Paleontologia das Bacias do Iguatu, Centro-oeste do Estado do Ceará. In: Resumos da I Semana Acadêmica dos Alunos de Pós-Graduação em Geociências, Porto Alegre, 47-50.
- 2006b. Novos registros fósseis das Bacias do Iguatu, Centro-oeste do Estado do Ceará. In: Resumos da I Semana Acadêmica dos Alunos de Pós-Graduação em Geociências, Porto Alegre, 51-54.

- GASPARINI, Z. B. 1971. Los Notosuchia del Cretácico de América del Sur como una nueva infraorden de los Mesosuchia (Crocodilia). *Ameghiniana*, **8** (1), 83-103.
- and DIAZ, G.C. 1977. *Metriorhynchus casamiquelai* n. sp. (Crocodilia, Thalattosuchia) a marine crocodile from the Jurassic (Callovian) of Chile, South America. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, **153**, 341–360.
- CHIAPPE, L. M. and FERNANDEZ, M. 1991. A new senonian peirosaurid (Crocodylomorpha) from Argentina and a synopsis of the South American Cretaceous crocodilians. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **11** (3), 316-333.
- FERNANDEZ, M and POWELL, J. 1993. New tertiary sebecosuchians (Crocodylomorpha) from South America: phylogenetic implications. *Historical Biology*, **7**, 1–19.
- POL, D. and SPALLETTI, L. A. 2006. An unusual marine crocodyliform from the Jurassic-Cretaceous boundary of Patagonia. *Science*, **311**, 70-73.
- GHIGNONE, J. I., 1972. Ensaio da paleogeologia do Nordeste a as seqüências sedimentares. In: Anais do XXVI Congresso Brasileiro De Geologia, Belém, Pará, **3**, 21-28.
- GILMORE, C. W. 1911. A new fossil *Alligator* from the Hell Creek Beds of Montana. *Proceedings of the United States National Museum*, **41**, 297-301.
- GMELIN, J. 1789. *Linnei Systema Naturae*. G. E. Beer, Leipzig, 1057 pp.
- GOLOBOFF, P. A., FARRIS, J. S. and NIXON, K. 2003. TNT: tree analysis using new technologies. Program and documentation available from the authors and at <http://www.zmuc.dk/public/phylogeny>.
- HALSTEAD, LB. 1975. *Sokotosuchus ianwilsoni* n.g., n. sp., a new teleosaur crocodile from the Upper Cretaceous of Nigeria. *Journal of Mining and Geology*, **11**, 101–103.
- HETCH, M.K. 1991. *Araripesuchus* Price, 1959. In: Maisey, J.G. 1991. *Santana fossils: an illustrated Atlas*. T.F.H. Publishers, 340-347.

- HUENE , F. von. 1931. Verschiedene mesozoische Wirbeltierreste aus Sudamerika. *Neuen Jahrbuch fur Mineralogie und Palaeontologie Abhandlungen*, **66**, 181-198.
- IORDANSKY, N. N. 1973. The Skull of the Crocodilia. In: Gans, C. & Parsons, T. S. *Biology of the reptilia*, vol. 4, Academic Press, London, 201-264
- JOUVE, S. 2005. A new description of the skull of *Dyrosaurus phosphaticus* (Thomas, 1893) (Mesoeucrocodylia: Dyrosauridae) from the Lower Eocene of North Africa. *Canadian Journal of Earth Sciences*, **42**, 323–337.
- BOUYA, B. and AMAGHZAZ, M. 2005. A short-snouted dyrosaurid (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia), from the Palaeocene of Morocco. *Palaeontology*, **48**, 359–369.
- IAROCHÈNE, M., BOUYA, B. and AMAGHZAZ, M. 2006a. New material of *Argochampsia krebsi* (Crocodylia: Gavialoidea) from the Lower Paleocene of the Oulad Abdoun Basin (Morocco): phylogenetic implications. *Geobios*, **39** (6), 817–832.
- 2006b. A new species of *Dyrosaurus* (Crocodylomorpha, Dyrosauridae) from the early Eocene of Morocco: phylogenetic implications. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **148**, 603–656.
- KELLNER, A. W. A., 1987. Ocorrência de um novo crocodiliano no Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **59** (3), 219-232.
- KISCHLAT, E.-E. 2001. Tecodôncios: a aurora dos arcossáurios no Triássico. In: HOLZ, M. and ROS, L. E. (eds.) *Paleontologia do Rio Grande do Sul*. Edição Centro de Investigação do Gondwana, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 273-316.
- KRAUS , R. 1998. The cranium of *Piscogavialis jugaliperforatus* n. gen., n. sp. (Gavialidae, Crocodylia) from the Miocene of Peru. *Paläontologische Zeitschrift*, **72**, 389–406.
- LARSSON, H. C. E. and SUES, H.-D. 2007. Cranial osteology and phylogenetic relationships of *Hamadasuchus rebouli* (Crocodyliformes: Mesoeucrocodylia)

- from the Cretaceous of Morocco. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **149**, 533-567.
- LI, J., WU, X.-C. and LI, X. 1994. New material of *Hsisosuchus chungkingensis* from Sichuan, China. *Vertebrata Palasiatica*, **32**, 107-126.
- LIMA, M.R., 1990. Estudo palinológico de sedimentos da Bacia de Icó, Cretáceo do Estado do Ceará, Brasil. *Boletim do Instituto de Geociências [USP]*, São Paulo, **21**, 35-43.
- MABESOONE, J. M. and CAMPANHA, V. A., 1974. Caracterização estratigráfica dos grupos Rio do Peixe e Iguatu. *Estudos Sedimentológicos* (UFRN), Natal, **3-4**, 22-41.
- MARSH, O. C. 1869. Notice of some new reptilian remains from the Cretaceous of Brazil. *American Journal of Sciences and Arts*, **47**, 1-3.
- MATOS, R. M. D. 1987. Sistema de rifts cretáceos do nordeste brasileiro. *Seminário de Tectônica da Petrobras*, 1, Rio de Janeiro, Anais, Petrobras, 126-159.
- MATTAR, L. C. B. 1987. Sobre *Barberenasuchus brasiliensis* gen. et sp. nov., do mesotriássico do Rio Grande do Sul, Brasil. I. Diagnoses genérica e específica. In: Anais do XX Congresso Brasileiro de Paleontologia, Rio de Janeiro, **1**: 77-84.
- MOOK , C. C. 1934. A new species of *Teleorhinus* from the Benton Shales. *American Museum Novitates*, **702**, 1-11.
- 1942. Skull Characters of *Amphicotylus lucasii* Cope *American Museum Novitates*, **1165**, 1-5
- NICHOLS, G. J. and FISHER, J. A. 2006. Processes, facies and architecture of fluvial distributary system deposits. *Sedimentary Geology*, **195** (1-2), 75-90.
- NIXON, K. C. 2002. WinClada ver. 1.00.08. Published by the author, Ithaca, NY.
- NOBRE, P. H. and CARVALHO, I.S. 2006. *Adamantinasuchus navae*: A new Gondwanan Crocodylomorpha (Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous of Brazil. *Gondwana Research*, **10** (1), 370–378.

- NOPCSA, F. 1928. Paleontological notes on Reptilia. 7. Classification of the Crocodylia. *Geologica Hungarica, Series Palaeontologica*, **1**, 75–84.
- ORTEGA, F., GASPARINI, Z., BUSCALIONI, A. D. and CALVO, J. O. 2000. A new species of *Arariipesuchus* (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) from the Lower Cretaceous of Patagonia (Argentina). *Journal of Vertebrate Paleontology*, **20**, 57–76.
- OSMOLSKA, H. 1972. Preliminary note on a crocodilian from the Upper Cretaceous of Mongolia. *Palaeontologia Polonica*, **27**, 43–47.
- HUA, S. and BUFFETAUT, E. 1997. *Gobiosuchus kielanae* (Protosuchia) from the Late Cretaceous of Mongolia: anatomy and relationships. *Acta Palaeontologica Polonica*, **42**, 257–289.
- OWEN, R. 1874. A monograph on the fossil Reptilia of the Wealden and Purbeck Formations. Supplement number VI, Crocodilia (*Hylaeochamps*). *Palaeontological Society Monograph*, **27**, 1–7.
- 1879. Monograph on the fossil reptilia of the Wealden and Purbeck formations. Supplement No. IX, Crocodilia (*Goniopholis*, *Brachydectes*, *Nannosuchus*, *Theriosuchus* and *Nuthetes*). *Monograph of the Palaeontographical Society*, **33** (155), 1–19.
- PIERCE, S. E. and BENTON, M. J. 2006. *Pelagosaurus typus* Bronn, 1841 (Mesoeucrocodylia: Thalattosuchia) from the Upper Lias (Toarcian, Lower Jurassic) of Somerset, England. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **26** (3), 621–635.
- POL, D. 2003. New remains of *Sphagesaurus huenei* (Crocodylomorpha: Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous of Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **23**, 817–831.
- Ji, S.-H., CLARK, J. M. and CHIAPPE, L. M. 2004. Basal crocodyliforms from the Early Cretaceous Tugulu Group (Xinjiang, China), and the phylogenetic position of *Edentosuchus*. *Cretaceous Research*, **25**, 603–622.

- and NORELL, M.A. 2004a. A new crocodyliform from Zos Canyon Mongolia. *American Museum Novitates*, **3445**, 1–36.
- 2004b. A new gobiosuchid crocodyliform taxon from the Cretaceous of Mongolia. *American Museum Novitates*, **3458**, 1–31.
- and APESTEGUÍA, S., 2005. New *Araripesuchus* remains from the Early Late Cretaceous (Cenomanian-Turonian) of Patagonia. *American Museum Novitates*, **3490**, 1-38.
- POMEL, A. 1847. Note sur les animaux fossiles dé couverts dans le département de l'Allier. *Bulletin de la Société Géologique de France*, ser. 2, **4**, 378–385.
- PONTE, F. C., DINO, R., ARAI, M. and SILVA-TELLES JR, A. C. 1990. Geologia das Bacias Sedimentares do Iguatú, no Estado do Ceará. *PETROBRÁS-CENPES-DIVEX-SEBIPE* (Relatório interno), 27 pp.
- PRICE, L. I. 1945. A new reptile from the Cretaceous of Brazil. *Divisão de Geologia e Mineralogia, Notas Preliminares e Estudos*, **25**, 1-8.
- 1950. On the crocodilian, *Sphagesaurus*, from the Cretaceous of the state of São Paulo, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **22** (1), 77-85.
- 1955. Novos crocodilídeos dos arenitos da Série Bauru, Cretáceo do Estado de Minas Gerais. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **27** (4), 487-498.
- 1959. Sobre um crocodilo notossúquio do Cretácico brasileiro. *Boletim da Divisão de Geologia e Mineralogia*, **188**, 1-55.
- ROGERS, J. V. II. 2003. *Pachycheilosuchus trinquei*, a new procoelous crocodyliform from the Lower Cretaceous (Albian) Glen Rose Formation of Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **23** (1), 128-145.
- ROXO, M. G. O. 1929. Pequenos guias da collecção de paleontologia do Museu Nacional (Reptis) II—Crocodilianos, p. 1-25.
- 1936. On a new species of fossil Crocodilia from Brazil, *Goniopholis paulistanus* sp. n: *Anais da Academia Brasiliera de Ciências*, **8** (1), 33-34.

- RUSCONI, C. 1933. Sobre reptiles cretáceos del Uruguay (*Uruguaysuchus aznarezi*, n.g. n. sp.) y sus relaciones con los notosúchidos de Patagonia. *Boletin del Instituto de Geología y Perforaciones*, **19** (8), 1-64.
- SALISBURY, S. W., FREY, E., MARTILL, D. M. and AND BUCHY, M.-C. 2003. A new crocodilian from the Lower Cretaceous Crato Formation of north-eastern Brazil. *Palaeontographica Abteilung A*, **270**, 3-47.
- MOLNAR, R. E., FREY, E. and WILLIS, P. M. A. 2006. The origin of modern crocodyliforms: new evidence from the Cretaceous of Australia. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **273**, 2439-2448
- WILLIS, P. and SANDER, P. M. 1999. The crocodilian *Goniopholis simus* from the Lower Cretaceous of North-Western Germany. *Special Papers in Palaeontology*, **60**, 121–148.
- SCHWARZ, D. and SALISBURY, S. W. 2005. A new species of *Theriosuchus* (Atoposauridae, Crocodylomorpha) from the Late Jurassic (Kimmeridgian) of Guimarota, Portugal. *Geobios*, **38**, 779–802.
- SERENO, P. C., LARSSON, H. C. E., SIDOR, C. A. and GADO, B. 2001. The giant crocodyliform *Sarcosuchus* from the Cretaceous of Africa. *Science*, **294**, 1516–1519.
- SIDOR, C. A., LARSSON, H. C. E. and GADO, B. 2003. A new notosuchian from the Early Cretaceous of Niger. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **23**, 477–482.
- SIMMONS, D. J. 1965. The Non-Therapsid Reptiles: Fieldiana. *Geology*, **15** (1), 1-92.
- STROMER, E. 1914. Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägyptens. II. Wirbeltier-Reste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). 1. Einleitung und 2. *Libycosuchus*. *Abhandlungen der Königlich Bayerischen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Physikalische Klasse*, **27**, 1-16.
- SUES, H-D.; OLSEN, P. E.; CARTER, J. G. and SCOTT, D. M. 2003. A new crocodylomorph archosaur from the Upper Triassic of North Carolina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **23** (2), 329-343.

- SULLIVAN, R. M., and LUCAS, S. G. 2003. *Brachychamps montana* Gilmore (Crocodylia, Alligatoroidea) from the Kirtland Formation (Upper Campanian), San Juan Basin, New Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **23** (4), 832-841.
- TARSITANO, S. F. 1985. Cranial metamorphosis and the origin of the Eusuchia. *Neues Jahrbuch für Geologie und Palaontologie, Abhandlungen*, **170** (1), 27-44.
- TURNER, A. H. and CALVO, J. O. 2005. A new sebecosuchian crocodyliform from the Late Cretaceous of Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **25** (1), 87-98.
- 2006. Osteology and phylogeny of a new species of *Araripesuchus* (Crocodyliformes: Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Historical Biology*, **18** (3), 255-369.
- WALKER, AD. 1968. *Protosuchus*, *Proterochamps*, and the origin of phytosaurs and crocodiles. *Geological Magazine*, **105**, 1-14.
- WELLNHOFER, P. 1971. Die Atoposauridae (Crocodylia, Mesosuchia) der Oberjura-Plattenkalke Bayerns. *Palaeontographica*, **138**, 133-165.
- WHETSTONE, K. N. and WHYBROW, P. J. 1983. A 'cursorial' crocodylian from the Triassic of Lesotho (Basutoland), southern Africa. *Occasional Papers of the Museum of Natural History of University of Kansas*, **106**, 1-37.
- WOODWARD, A. S. 1896. On two mesozoic crocodilians, *Notosuchus* (*genus novum*) and *Cynodontosuchus* (gen. nov.) from the red sandstones of Territory of Neuquen (Argentina). *Anais del Museu de La Plata*, **4**, 1-20.
- WU, X.-C., BRINKMAN, D. B. and RUSSELL, A. P. 1996. *Sunosuchus junggarensis* sp.nov. (Archosauria: Crocodyliformes) from the Upper Jurassic of Xinjiang, People's Republic of China. *Canadian Journal of Earth Sciences*, **33**, 606-630.
- and CHATTERJEE, S. 1993. *Dibothrosuchus elaphros*, a crocodylomorph from the lower Jurassic of China and the phylogeny of the Sphenosuchia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **13**, 58-89.

- LI, J. and LI, X. 1994. Phylogenetic relationship of *Hsisosuchus*. *Vertebrata Palasiatica*, **32**, 166–180.
- RUSSELL, A. P. and BRINKMAN, D. B. 2001a. A review of *Leidyosuchus canadensis* Lambe, 1907 (Archosauria: Crocodylia) and an assessment of cranial variation based upon new material. *Canadian Journal of Earth Sciences*, **38**, 1665–1687.
- RUSSELL, A. P. and CUMBAA, S. L. 2001b. *Terminonaris* (Archosauria: Crocodyliformes): new material from Saskatchewan, Canada, and comments on its phylogenetic relationships. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **21**, 492–514.
- SUES, H. D. and DONG, Z. M. 1997. *Sichuanosuchus shuhanensis*, a new ?Early Cretaceous protosuchian (Archosauria: Crocodyliformes) from Sichuan (China), and the monophyly of Protosuchia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **17**, 89–103.
- YOUNG, C. C. 1973. A new fossil crocodile from Wuerho. Memoirs of the Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, 11: 37–44.
- and CHOW, M. C. 1953. New fossil reptiles from Szechuan, China. *Acta Scientia Sinica*, **2** (3), 216–243.

APPENDIX

Character coding of *Susisuchus jaguaribensis*, following the character list of Sereno *et al.* (2003).

0??0?????? ??????211 1?0010?1?? ???010??? ?????????? ?????????? ??????????

?????

Character coding of *Susisuchus jaguaribensis*, following the character list of Salisbury *et al.* (2006).

?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????00
 ???102???0 2[01]?0?00??? ?1????????? ?000?????? ?010?????? ??1??0?01 20????????1
 1?????????0 0??1?????? ??0?????? ??01?

Node reconstruction (apomorphy list) that differs from the original list of Salisbury *et al.* (2006) and includes *Susisuchus jaguaribensis*. The tree used is identical to the one shown in Text-fig. 5. ACCTRANS optimization in **bold** and DELTRANS optimization in *italic*.

SUSISUCHIDAE + EUSUCHIA

28(1), 29(1), 36(2), 38(1), 50(1), 52(1), 71(1), 79(1), 92(1), 130(1), 141(1), 149(1)

SUSISUCHIDAE

38(3), 74(1), 77(1), 89(3), 93(2), 131(2), 146(0), 154(1), 169(1), 171(0)

Susisuchus anatoceps

38(3), 77(1), 82(2), 89(3), 93(2), 146(0), 169(1), 171(0)

Susisuchus jaguaribensis

74(1), 76(2), 81(2), 140(1), 154(1)

PLATE AND TEXT-FIGURE EXPLANATIONS

Tex-fig. 1. North-eastern Brazil sedimentary basins. Dashed box encompasses Iguatu basins. Modified from Carvalho (2000).

Text-fig. 2. Outcroup IG-150 from Lima Campos basin. Picture kindly yielded by Naoki Arima, geologist from PETROBRAS.

Text-fig. 3. Taxonomic classification of crocodylomorphs, based on Clark (1994), Brochu (1999), Pol and Apesteguia (2005), Salisbury *et al.* (2006), and Gasparini *et al.* (2006). Numerated clades: 1-Alligatoroidea, 2-Alligatoridae, 3-Crocodyloidea, 4-Crocodylidae, 5-Crocodylinae.

EXPLANATION OF PLATE 1

Figs. 1-3. Skull of *Susisuchus jaguaribensis* gen. et sp. nov. (UFRGS-PV0001K). 1, dorsal, 2, ventral, and 3, occipital views.

Figs. 4-6. Schematic drawings with osteological interpretation. 4, dorsal, 5, ventral, and 6, occipital views.

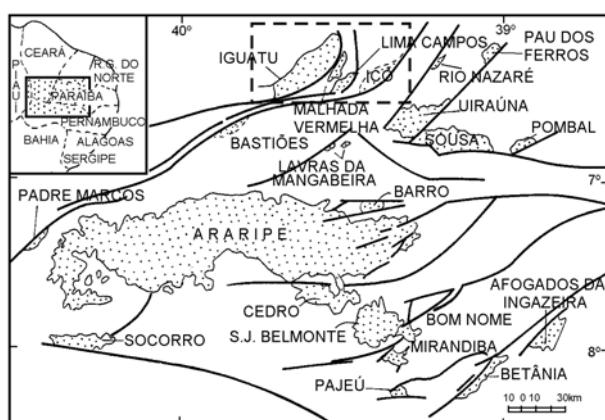
Abbreviations: bo, basioccipital; bot, basioccipital tubera; bs, basisphenoid; cp, capitates process of laterosphenoid; eo, exoccipital; fm, foramen magnum; f, frontal; fo, foramen ovale; itf, infratemporal fenestra; j, jugal; ls, laterosphenoid; oc, occipital condyle; orb, orbit; p, parietal; po, postorbital; q, quadrate; qj, quadratojugal; qjs, quadratojugal spine; sq, squamosal; stf, supratemporal fenestra.

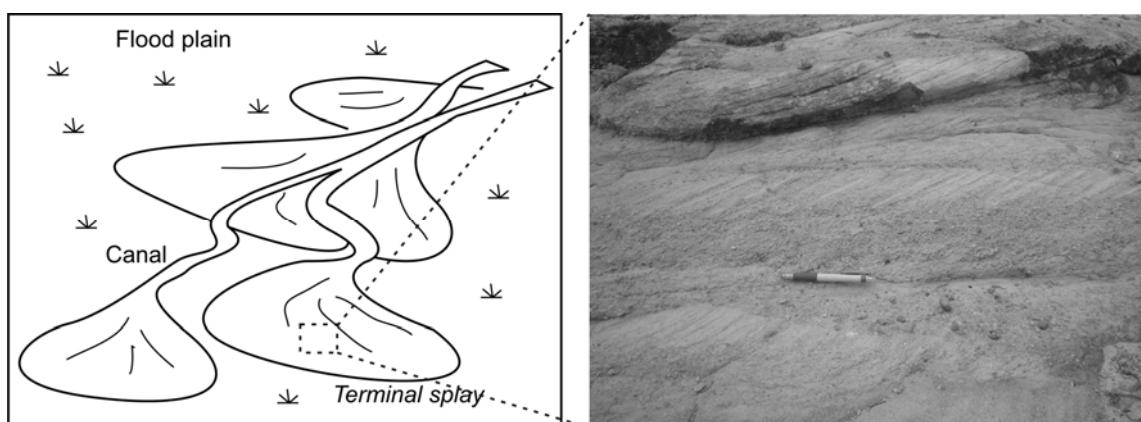
Text-fig. 4. Strict consensus of two most parsimonious tree obtained in the first analysis, using the data matrix of Sereno *et al.* (2003). *Susisuchus jaguaribensis* (shown as *Susisuchus*) was positioned as the sister group of the crown group Crocodylia. Each MPT has 190 steps, CI=0.46 and RI=0.61.

Text-fig. 5. Unique most parsimonious tree as result of the second analysis, based on Salisbury *et al.* (2006) data matrix. The genus *Susisuchus* was positioned as a monophyletic group, forming the clade 1, Susisuchidae. Clade names: 2-Gavialoidea, 3-Alligatoroidea, 4-Alligatoridae, 5-Crocodyloidea, 6-Crocodylidae. Tree with 492 steps,

CI=0.46 and RI=0.76. To a stratigraphical and geographical context, see Salisbury *et al.* (2006).

Text-fig. 6. Only susisuchids known up to know. A, *Susisuchus jaguaribensis* gen. et sp. nov. B, *Susisuchus anatoceps* Salisbury *et al.*, 2006.

Text-fig. 1

Text-fig. 2

Text-fig. 3

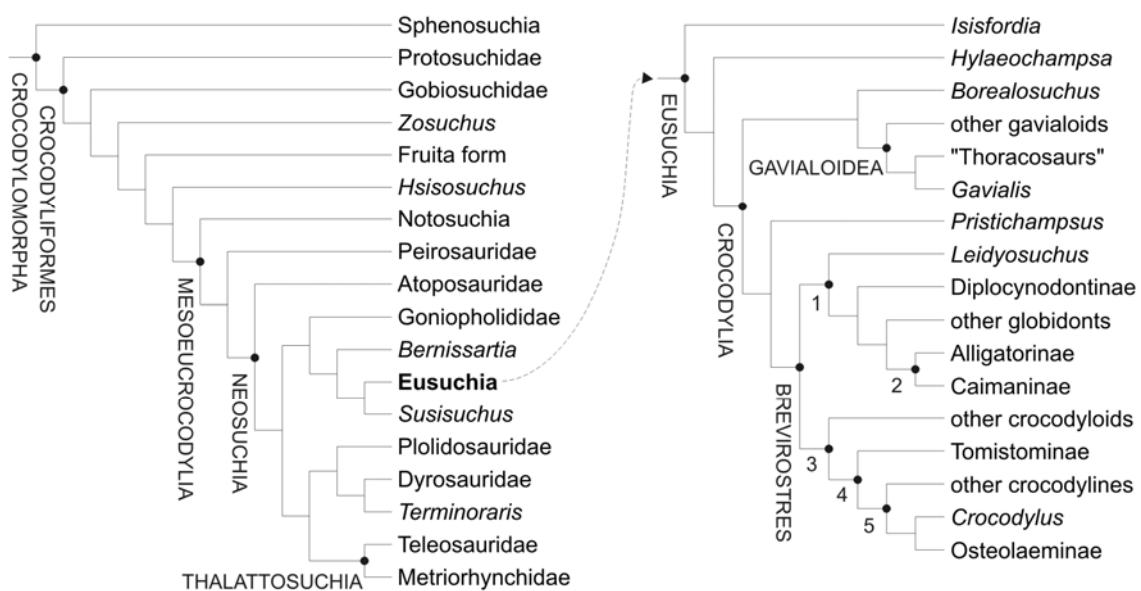
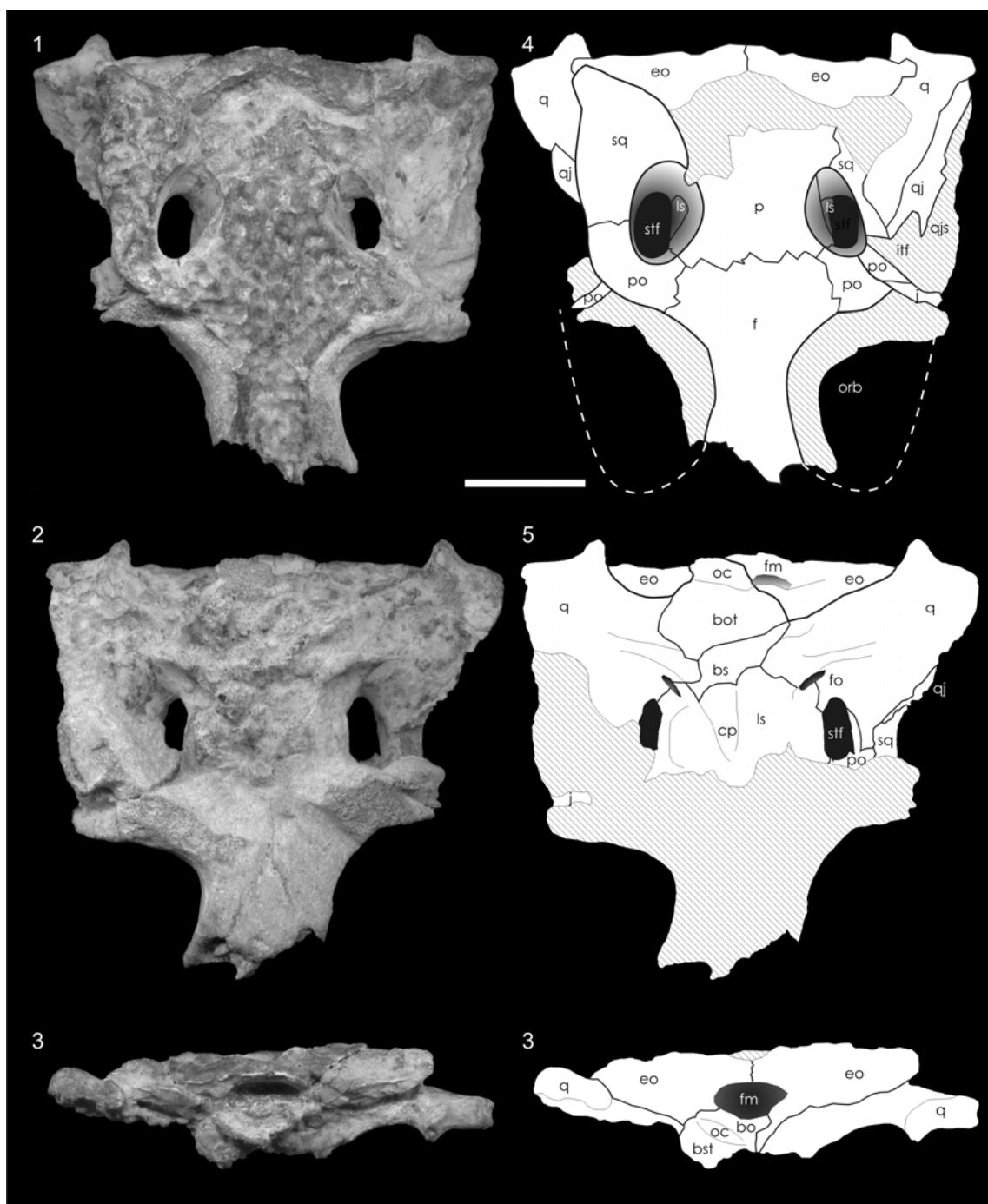
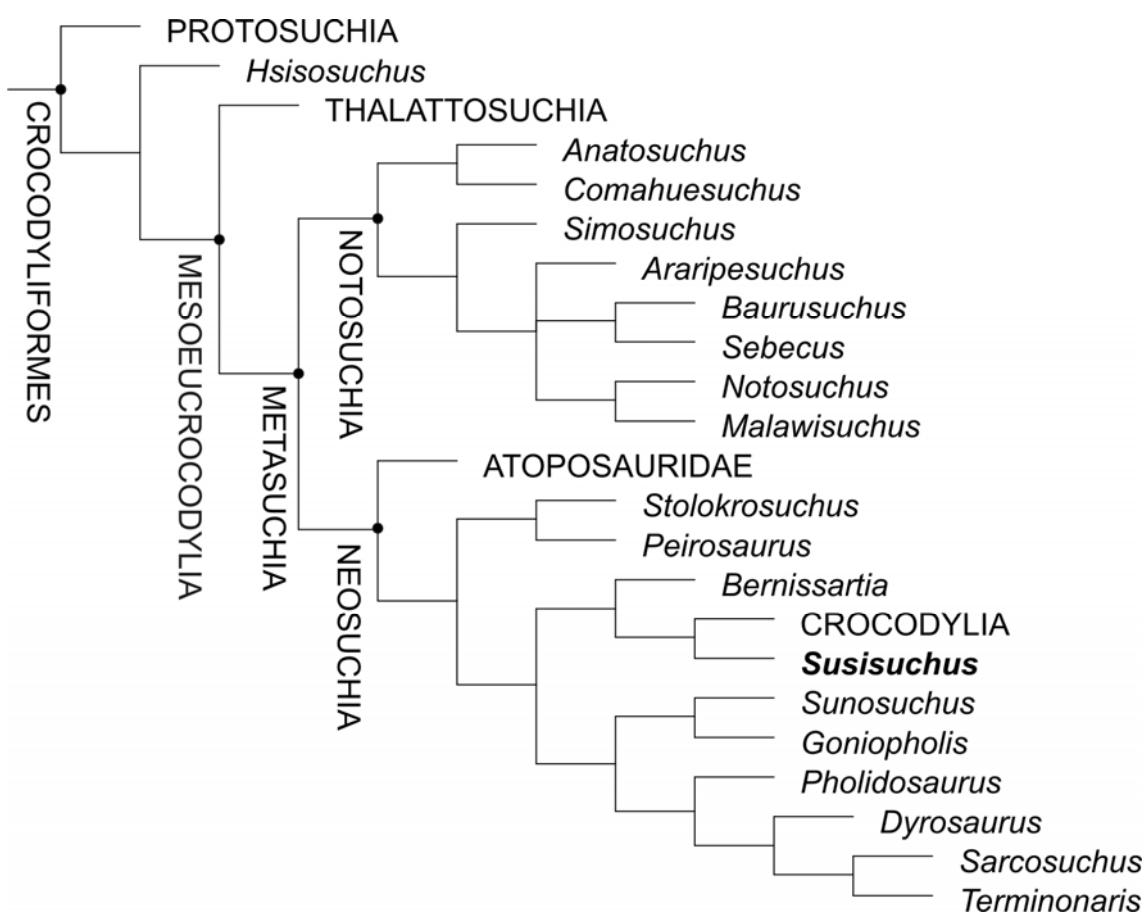


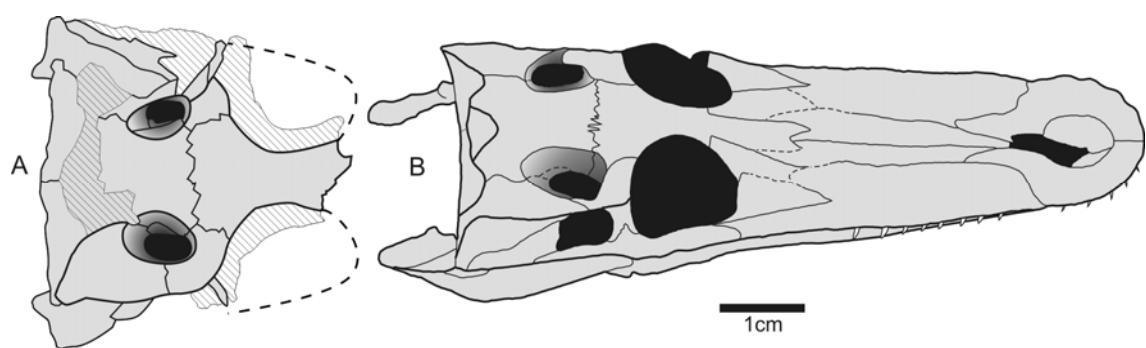
Plate 1

Text-fig. 4



Text-fig. 5



Text-fig. 6

ANEXO 1 - Cartas de recebimento dos artigos (Capítulos II e III)

De: nichols@usgs.gov (nichols@usgs.gov)
Para: danielcfortier@yahoo.com.br
Data: Quinta-feira, 6 de Dezembro de 2007 17:29:38
Assunto: Editor handles YCRES-D-07-00089

152

Ms. Ref. No.: YCRES-D-07-00089

Title: First record of Semionotidae (Neopterygii, Semionotiformes) from Icó Basin, Early Cretaceous, northeastern Brazil
Cretaceous Research

Dear MSc Daniel C Fortier,

Your submission "First record of Semionotidae (Neopterygii, Semionotiformes) from Icó Basin, Early Cretaceous, northeastern Brazil" will be handled by Editor D.J. Nichols.

You may check the progress of your paper by logging into the Elsevier Editorial System as an author at <http://ees.elsevier.com/ygres/>.

Your username is: danielcfortier

Your password is: *****

Thank you for submitting your work to this journal.

Kind regards,

Elsevier Editorial System
Cretaceous Research

For any technical queries about using EES, please contact Elsevier Author Support at authorsupport@elsevier.com

Global telephone support is available 24/7:

For The Americas: +1 888 834 7287 (toll-free for US & Canadian customers)

For Asia & Pacific: +81 3 5561 5032

For Europe & rest of the world: +353 61 709190



**A NEW NEOSUCHIAN CROCODYLOMORPH (CROCODYLIFORMES,
MESOEUCROCODYLIA) FROM THE EARLY CRETACEOUS OF NORTH-
EASTERN BRAZIL**

Journal:	<i>Palaeontology</i>
Manuscript ID:	PALA-01-08-2633-OA
mstype:	Original Article
Date Submitted by the Author:	06-Jan-2008
Complete List of Authors:	Fortier, Daniel; Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Paleontologia e Estratigrafia Schultz, Cesar; Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Paleontologia e Estratigrafia
Key words:	Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia, Neosuchia, <i>Susisuchus</i> , new species, Early Cretaceous, north-eastern Brazil



ANEXO 2 - Artigos completos publicados em periódicos

Hsiou, A.S.; Fortier, D. C. Primeiro registro de Caiman (Crocodyla [sic], Alligatoridae) para o Quaternário do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. Gaea (Unisinos), v. 3, p. 37-44, 2007.

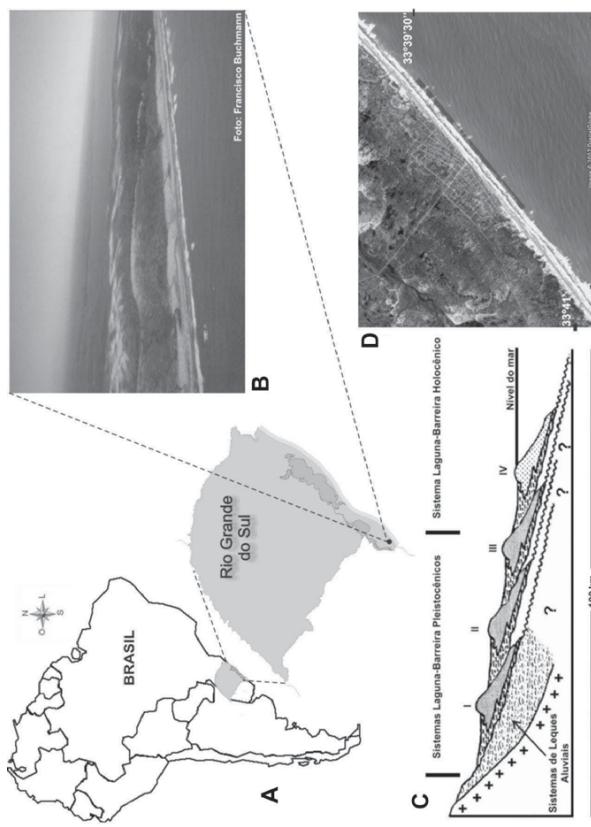


Figura 1. Mapa de localização da área de estudo (A) e vista panorâmica do Balneário do Hemengídio (B), incluindo a interpretação evolutiva e estratigráfica dos depósitos da planície costeira do Rio Grande do Sul, segundo Tomazelli e Villwock (2000) (C) e a imagem de satélite da área (Google Earth Digital Globe, 2007) (D).

Figura 1. Location map of the study area (A) and panoramic view of the Hemengídio Beach (B), including the Tomazelli and Villwock (2000) evolutionary and stratigraphic model to the deposition in Rio Grande do Sul coastal plain (C) and the satellite image of the area (Google Earth Digital Globe, 2007) (D).

dantes melhor conhecidos, com presen-

ça de elementos das ordens Artiodactyla, Carnivora, Ceracae, Notoungulata, Lipotrichia e Xenarthra (Souza-Cunha, 1959; Souza-Cunha e Nisan, 1980; Souza-Cunha e Magalhães, 1981; Souza-Cunha *et al.*, 1992; Oliveira, 1992, 1996; Buchmann e Rincon-Filho, 1997; Dreher e Ribeiro, 1998; Ribeiro *et al.*, 1998; Bergqvist *et al.*, 1999; Schefer e da Rosa, 2003; Rodrigues *et al.*, 2004; Rodrigues e Ferigolo, 2004).

O material estudado pertence à coleção do Paleovertebrados do Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoológica do Rio Grande do Sul, talis como *Caiman latirostris* Daudin, 1802 (MCN.R.4830, UFRGS PV 0022 R), *Caiman yacare* Daudin, 1802 (UFRGS PV 0020 R e 0021 R) e *Melanostomusiger* Spix, 1825 (UFRGS PV 0023 R), além de coletoado no litoral do Balneário Hemengídio, Município de Santa Vitória do Palmar (RS), tradi-

Zoópatrônico do Rio Grande do Sul e do Laboratório de Paleontologia de Vertebrados da Universidade Federal do Rio Grand-

do Sul, apesar do seu estado incompleto e ex-situ do material fóssil, justifica-se pela contribuição que traz para um maior conhecimento da fauna de répteis pleistocénicos do sul do Brasil.

MATERIAL E MÉTODOS

O material estudado pertence à coleção de Paleovertebrados do Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoológica do Rio Grande do Sul (MCN.FZBRS, n° MCN.PV 8084) e foi colertoado no litoral do Balneário Hemengídio, Município de Santa Vitória do Palmar (RS), tradi-

zatoriamente nas regiões de Alegrete, Capapava do Sul, Quaraí e Pantano Grande, além

Crocodilus moreletii Duméril & Bibron,

55

Primeiro registro de Caiman (Crocodylia, Alligatoridae) para o Pleistoceno do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil

Annie Schmaltz Hsiou

Programa de Pós-Graduação em Geociências, UFRGS e Museu de Ciências Naturais, FZB-RS, Av. Salvador França, 1427, 90690-000,

Porto Alegre, Brasil anniehsiou@gmail.com

Daniel Costa Fortier

Programa de Pós-Graduação em Geociências, UFRGS, Av. Bento Gonçalves, 9500, 9150-090, Porto Alegre, RS, Brasil.
daniel.fortier@ufrgs.br

ABSTRACT

FIRST RECORD OF CAIMAN (CROCODILA, ALLIGATORIDAE) FROM THE PLEISTOCENE OF RIO GRANDE DO SUL STATE, BRAZIL. A first record of Alligatoridae reptiles is made to the coastal plain deposits from Rio Grande do Sul State, in southern Brazil. The fossil bone represents a part of a left premaxilla and is probably related to the laguna sediments of the Barreirinha-Lagoon System III, considered to be formed at 120 ka and exposed at Hemengídio Beach, Santa Vitória do Palmar city, in spite of its incomplete preservation, the comparison with modern specimens and other elements of the family from South America suggests its relation with the modern genus *Caiman*.

Key-words: Alligatoridae, Caiman, Pleistocene, Coastal Plain, Planície Costeira, Rio Grande do Sul, Brasil.

INTRODUÇÃO

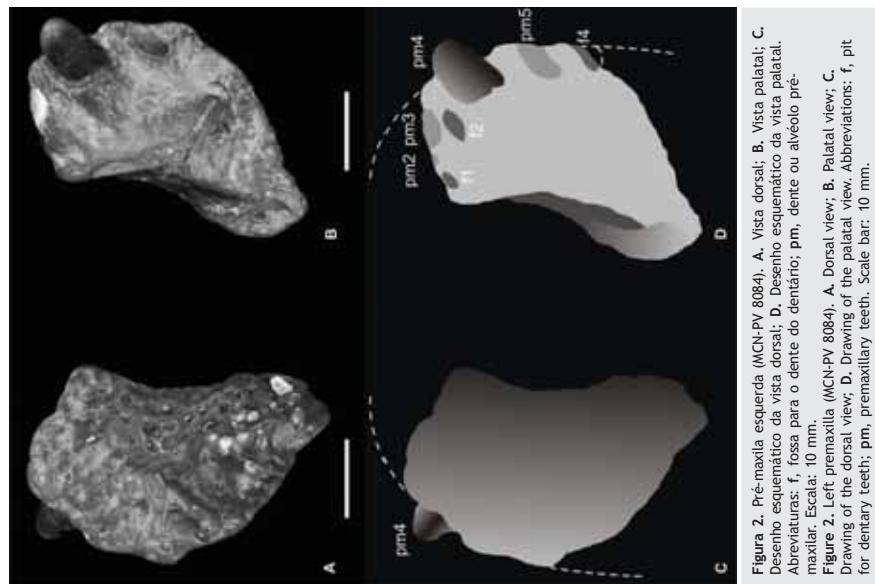
A Planície Costeira do Rio Grande do Sul (PCRS), uma ampla faixa de areias e lagos, com cerca de 620 km, é mais extensa do Brasil sobre todo leste do Estado do Rio Grande do Sul (RS) (Figura 1). Villwock e Tomazelli (1995) e Tomazelli e Villwock (2000, 2005) reconheceram cinco sistemas, um de leques aluviais e quatro de lagunas barreiras, estabelecidos em ordem decrescente de idade como SLB I, II, III e IV, e formados nos últimos 400 ka.

Os fósseis gerados durante a deposição dos sistemas mais antigos costumam ser encontrados dispersos na atual linha de praia, enquanto os vertebrados fósseis pleistocênicos provenientes desses depósitos la-

guares, os mamíferos são os mais abundantes melhor conhecidos, com presença de elementos das ordens Artiodactyla, Carnivora, Ceracae, Notoungulata, Lipotrichia e Xenarthra (Souza-Cunha, 1959; Souza-Cunha e Nisan, 1980; Souza-Cunha e Magalhães, 1981; Souza-Cunha *et al.*, 1992; Oliveira, 1992, 1996; Buchmann e Rincon-Filho, 1997; Dreher e Ribeiro, 1998; Ribeiro *et al.*, 1998; Bergqvist *et al.*, 1999; Schefer e da Rosa, 2003; Rodrigues *et al.*, 2004; Rodrigues e Ferigolo, 2004).

O registro fóssil é bastante mais escasso, sendo representado por um único espécime de Squamata, atribuído ao gênero *Lipinius* (Hsiou, 2006), e por fragmentos ósseos de Testudines na Formação Tonto Passo e em localidades plásticas nas regiões de Alegrete, Capapava do Sul, Quaraí e Pantano Grande, além como resultado dos processos

de material *ex-situ*. Representa-



Material: MCNPV 8084, fragmento incompleto e ex-sítio de uma pré-maxila esquerda.

Procedência. Balneário Hermenegildo, Município de Santa Vitória do Palmar, Rio Grande do Sul, Brasil (33° 39' 45" S e 53° 15' 09" W).

Descrição. Pré-maxila ampla e robusta onde faltam a porção anterior e posterior, neste caso o processo ascendente do nasal. A superfície dorsal é convexa antero-posteriormente e quase plana posteriormente, sendo marcadamente ornamentada por várias escavações ou pôcos e sulcos (ou depressões), ligeiramente ovais e subovais. Nas superfícies lateral e antero-dorsal, a ornamentação é ainda mais acentuada, com predominância de poços. A condição alargada dos sulcos, quando comparada com outros materiais de alligatorídeos, evidencia uma idade adulta. É observável a grande expansão lateral da face externa da pré-maxila, que é caracteristicamente associada ao alargamento de todo o rosto em *Caiman*. A margem lateral da narina externa, apesar de bastante polida, permite observar sua forma semiúncular. A superfície dorsal da pré-maxila, lateral à narina externa, é suave e não apresenta nenhum cunha, pronunciado para o contato sutural com a maxila, provavelmente perdido pelo desgaste. Em vista ventral, falta a porção pré-maxilar do palato secundário. Dos dentes apenas o quarto está preservado, com acentuado curvamento posterior. Dos alvéolos,

estão presentes os do terceiro e os do quinto dente. A parte do referente ao segundo dente. Ainda também pelo desgaste, é visível somente a porção medial ao alvéolo do terceiro dente pré-maxilar na parede lateral do forâmen incisivo. No dentário, as fossas do primeiro (postero-medial ao terceiro dente pré-maxilar) e do segundo dente (entre os alvéolos do terceiro e quarto dente pré-maxilar) encontraram-se preservadas, mas não parte daquela que alojava o quarto dente, o que impede avaliar a formação, o alongamento e a morfologia geral composta acima mostram uma maior compatibilidade do fossil com os alligatorídeos recentes e com o gênero *Caiman*. Entre as espécies modernas do gênero, além disto, a grande expansão da pré-maxila aproximadamente, como *C. latirostris* (Figura 3).

DISCUSSÃO

As dimensões e a morfologia geral composta acima mostram uma maior compatibilidade do fossil com os alligatorídeos recentes e com o gênero *Caiman*. Entre as espécies modernas do gênero, além disto, a grande expansão da pré-maxila aproximadamente, como *C. latirostris* (Figura 3).

A comparação com os Crocodylidae, em especial, com *Caiman latirostris*, mostrou significativas diferenças, entre elas a presença de uma fossa, e não de um entale, para receber o quarto dente do dentário e com disposição lignal aos dentes pré-maxilares. A provável presença de cinco alvéolos na pré-maxila distinguia igualmente a forma fossil dos representantes do gênero *Paleosuchus* sp., e a superfície dorsal suave, lateral à narina externa, diferencia este fossil das espécies de *Alligator*. Finalmente, distingue-se de *Melanotosuchus nigeri*, onde a pré-maxila é maior e mais alongada antero-posteriormente e com fossa para o primeiro dente do dentário mais anterior.

ANÁLISE FILOGENÉTICA

Uma análise filogenética foi testada com o intuito de auxiliar na inserção taxonômica mais precisa do exemplar estudado. A matriz baseou-se em Brochu (1999), que apresenta 164 caracteres para 27 táxons, com o grupo externo representado por *Borniellaria fagei* e *Hylaeochampsa verticinalis* e a remoção de vários táxons e inclusão de outros (Brochu, 2000, 2004, 2006). O grupo interno é formado por todas as 24 espécies atuais de Crocodylia, além do fossil apresentado neste trabalho.

A análise filogenética foi realizada com auxílio do *tigriffin* TNT 1.0 (Goloboff et al., 2003), utilizando algoritmo heurístico para a identificação da arvore de máxima parimorfia. Foram realizadas 1.000 replicações, mantendo 10 árvores em cada replicação. Como resultado, obteve-se cinco árvores igualmente parimorfológicas com 270 passos, índice de consistência (CI) igual a 0.7 e índice de variação (RI) igual a 0.9. O cladograma de consenso mostra o posicionamento filogenético de MCNPV 8084 (Figura 4) e Anexo I apresenta a codificação de seus caracteres, segundo Brochu (1999).

Embora poucos, os caracteres identificáveis no espécime MCNPV 8084 mostraram-se suficientes para seu posicionamento filogenético. O cladograma é bem suportado filogeneticamente por altos índices de consistência (menos homoplásias) e retenção (mais apomorfias

é escasso e constituído por restos muito fragmentados, com apenas dois taxons recentes reportados para o Plastostoma

Argentino, *Caiman yacare* e *C. latirostris* (Patterson, 1936; Gasparini, 1981, 1996; Broch, 1999).

A história do gênero *Caiman* no Cenozoico sul-americano inicia-se com os achados do Paleoceno da Argentina, onde são conhecidos seus maiores antigos

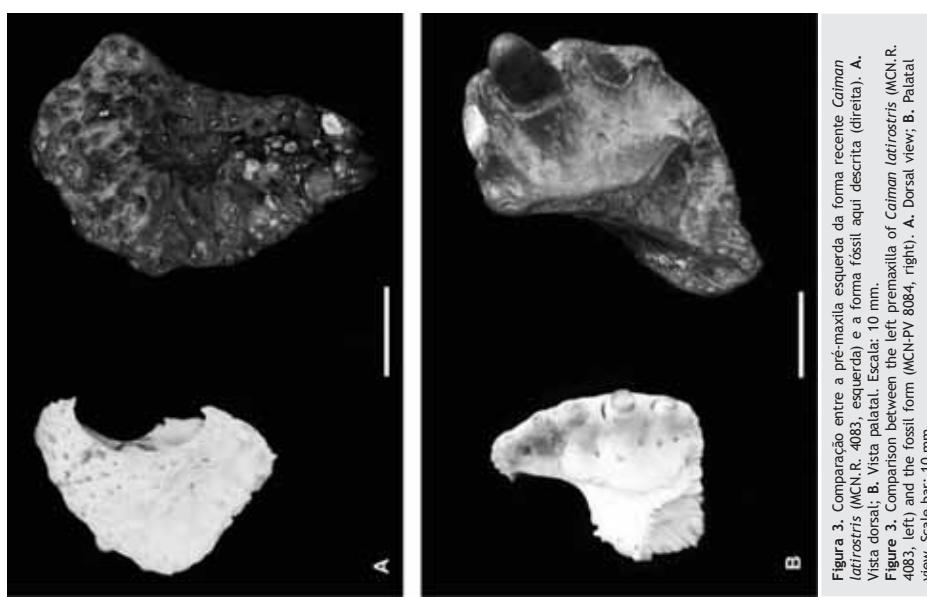


Figura 3. Comparação entre a pré-maxila esquerda do fossil MCNPV 8084 (MCNPV 8084, right), A. Dorsal view; B. Palatal view. C. Drawing of the palatal view. D. Drawing of the dorsal view. E. Left premaxilla (MCNPV 8084). F. Drawing of the palatal view. Abbreviations: f, pit for dentary teeth; pm, premaxillary teeth. Scale bar: 10 mm.

é escasso e constituído por restos muito fragmentados, com apenas dois taxons recentes reportados para o Plastostoma

Argentino, *Caiman yacare* e *C. latirostris* (Patterson, 1936; Gasparini, 1981, 1996; Broch, 1999).

A história do gênero *Caiman* no Cenozoico sul-americano inicia-se com os achados do Paleoceno da Argentina, onde são conhecidos seus maiores antigos

CAIMANINAE

MCIN-PV 8084

ALLIGATORIDAE

CROCODYLIA

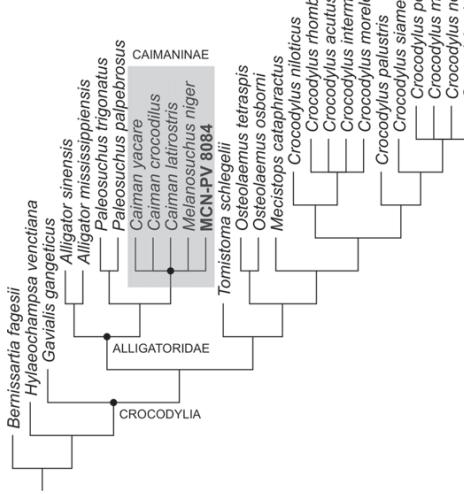


Figura 4. Cladograma que evidencia a maior afinidade do espécime fóssil MCN-PV 8084 com os Caininae.
Figure 4. Phylogenetic analysis showing the major affinity of the specimen MCN-PV 8084 to the Caininae.

tina (Ribeiro, 2009).

extintos *Nereodus* (Simpson, 1937) e *Eucranius* (Simpson, 1933), para Brochu (1997, 1999). *Nereodus inventus*, do Paleoceno da Patagônia, é provavelmente a forma relacionada a *Cainias* que poderia exercer papel critico na competição entre os gêneros.

sato dos processos evolutivos do grupo Estreito da Filhosa e da Ilha das Cobras na América do Sul. Materiais adicionais da *Eoagamia* foram descritos para o Eoceno inferior (Rascóni, 1934, 1937) e Oligoceno da Argentina (Gasparini, 1981) e para o Mioceno da Colômbia (Gómez, 1981).

Os Alligator subesp. as de m. Américas e África. *E. americanus* Simpson 1933, é a espécie tipo da subespécie *E. americanus americanus* (Mertens 1953). A espécie é endêmica da América do Sul, ocorrendo no Brasil, Argentina, Uruguai, Paraguai, Bolívia, Peru, Colômbia, Venezuela, Guiana, Suriname, Guiana Francesa, e Brasil. A espécie é endêmica da América do Sul, ocorrendo no Brasil, Argentina, Uruguai, Paraguai, Bolívia, Peru, Colômbia, Venezuela, Guiana, Suriname, Guiana Francesa, e Brasil.

bul (Lema, 1994).

Os autores agradecem ao CNPq e à CAPES, pelo suporte financeiro dado à pesquisa autor e a segundo autor, respetivamente, e a Lourival Ferreira e Ana Maria Pacheco, pelo apoio na realização do trabalho.

Maria Ribeiro (MCN/FZBRS), pela
aceitância do material para a realização des-
se estudo. Agradecem também a César
Leandro Schulz (UFRRGS), pela revisão
critica e constante de monscreto.

PEEEPÊNCIAS

REFERÊNCIAS

Maria Ribeiro (MCN/FZBRS), pela
cedência do material para a realização des-
te estudo. Agradecem também a Cesar
Leandro Schultz (UFERGS), pela revisão
crítica e construtiva do manuscrito.

AGUILERA, O. 2004. *Teoros paleontológicos de Venezuela: Urimaco, Parque Natural de la Humanidad*. Universidad Nacional Experimental Francisco de Miranda, Caracas, 148 p.

BERGQVIST, L.P.; DREHMER, C.J.; RIBEIRO, A.M.C; OLIVEIRA, E.V. 1999. Aquatic mammal fossils from Brazil: a review. *Revista da Universidade de Guarulhos, Geociências*, **46**:28-32.

BONHOMM, M. 1976. Modelo paleococogênico evolutivo para o neoteráquion da região da Campanha-Oeste do Rio Grande do Sul (Brasil) – A Formação Touro Passo, seu conteúdo fossilífero e a paleogeose pós-deposicional. *Comunicações*

ções do Museu de Ciências da PUCRS, 15:1-90.

BROCHU, C.A. 1997. A review of "Leidyosuchus" (Crocodyliformes, Eusuchia) from the Cretaceous through

Eocene of North America. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 7(4):679-697.

BROCHU, C.A. 1999. Phylogenetics, taxonomy, and historical biogeography of Aligatoroidea. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19(suppl.), 9-100.

BROCHU, C.A. 2000. Phylogenetic relationships and convergence timing of relationships and convergence timing of

Crocodylus based on morphology and the fossil record. *Copeia*, **100**(3):657-673.

velem <http://digimorph.org/specimens/Gavialis_ganglbaueri>, acesso em 10/04/2007.

BROCHU, C.A. 2004. A new Late Cretaceous gavialoid crocodylian from eastern North America and the phylogenetic relationships of gavialoids. *Journal of Systematic Paleontology* 2: 1–20.

phylogenetic relationships of Thoracosaurus. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **24**(3):610-633.

BROCHU, C.A. 2006. A new, miniature horned crocodile from the Quaternary of Aldabra Atoll, Western Indian Ocean. *Copeia*, **2006**:149.

BUCHMANN, F.S.C. 2002. Bioclastos de organismos terrestres e marinhos na província erandônica interior do Rio Grande. MSc Thesis, Universidade Federal da Paraíba, João Pessoa, Brazil.

do do Sul: natureza, distribuição, origem e significado geológico. Porto Alegre, UFRGS, Tese de Doutorado, 108 p.

BUCHMANN, F.S.C. e RINCON-FILHO, G. 1997. Fósseis de vertebrados marinhos do Pleistoceno superior da porção sul da Planície Costeira do Rio Grande do Sul. *Biotas Técnicas*, **10**:7-16.

CHIAPPE, L.M. 1988. Un nuevo *Caiman* (Crocodylia, Alligatoridae) de la Formación Tremenda (Oligoceno) del Estado de São Paulo, Brasil y su significado paleoecológico. *Paulo-Coutiana*, **3**:1-80.

CIONE, A.L. e TONNI, E.P. 1999. Biostratigraphy and chronological scale of uppermost Cenozoic in the Pampean Area, Argentina. In: J. RABASSA & M. SALEMME (eds.), *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, n. 12, p. 23-52.

DREHMER, C.J. e RIBEIRO, A.M. 1998. A temporal bone of an Otarididae (Mammalia, Pinnipedia) from the late Pleistocene of Rio Grande do Sul State, Brazil. *Revista da Universidade de Guarulhos, Geociências*, **3**(3):39-44.

GASPARINI, Z. 1981. Los Crocodilia fósiles de la Argentina. *Ameghiniana*, **18**:177-205.

GASPARINI, Z. 1996. Biogeographic evolution of the South American crocodylians. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen*, **30**:159-84.

GASPARINI, Z.; DE LA FUENTE, M. e DONADIO, O. 1986. Los reptiles cenozoicos de la Argentina: implicancias paleobiogeográficas y evolución biogeográfica. In: CONGRESO ARGENTINO DE PALEONTOLOGÍA Y BIOESTRATIGRAFÍA, 4, 1986. Mendoza, *Actas*, p. 119-130.

GIBERT, J.M. de; NETTO, R.G.; TOGNOLI, F.M.W. e GRANGEIRO, M.E. 2006. Common wormholes and possible juvenile thalassinidean burrows associated with *Ophiomorpha nodosa*, Pleistocene, southern Brazil. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, **230**:70-84.

GOLOBOFF, P.J.; FARRIS, K. e NIXON, T.N.T. 2003. Tree analysis using new technology. *Program and Documentation*, analizada em 8 de maio de 2007. Disponível em <<http://www.tzmic.dk/publicphylogen/tree.htm?/>>, acessado em 15/05/2007.

HSIU, A. 2006. Primeiro registro de *Taijania* e *Sauvageana*, *Lacertidae*, para o Brasil. *In: Sauria 2006*, Congresso Latinoamericano de ZOOLOGIA, 4, Actas, p. 907-930.

RIBEIRO, A.M.; DREBACH, P.; BUCHMANN, F.S.C. e LOPEZ, P.C. 1998. Pleistocene remains of *Pontioza* (Cetacea, Pontoporiidae) of the Rio Grande do Sul plain and the relationship with the *Pontioza* (*Cetacea, Pontoporiidae*). *Revista da Universidade de São Paulo, Geociências*, **36**(1):71-77.

RODRIGUES, P.H. e PERES, R. 2002. Rodentes pleistocénicos da Serra da Estrela do Estado do Paraná. *Revista Brasileira de Biologia*, **72**:231-238.

RODRIGUES, P.H.; PREROGOVIC, J. e RIBEIRO, A.M. 2003. Novos materiais de Pleistoceno do Estado do Paraná. *Revista Brasileira de Biologia*, **73**:77-86.

FERIGOLO, J. e RIBEIRO, A.M. 2003. Novos materiais de Pleistoceno do Paraná. *Revista Brasileira de Biologia*, **73**:339-369.

ROWE, T. 1912. A study of the South American Gavials. In: R.F. KATH, R.H. MADDEN, R.L. CIFELLI e J.J. FLYNN (eds.), *Vertebrate Paleontology in the Neotropics – The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution Press, p. 113-154.

LEMA, T. de. 1994. Lista comentada dos répteis ocoentes no Rio Grande do Sul. *Brasil. Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS*, **7**:41-150.

LOPES, R.P.; BUCHMANN, F.S.C.; CARON, F. e ITUSARRY, M.E.G.S. 2005. Barrancas fossiliferas do Arroio Chut, RS – importante megafauna pleistocénica no extremo sul do Brasil. In: M. WINGE; C. SCHOBENHAUS; M. BERBERT-BORGES; T. QUEIROZ; D.A. CAMPOS; C.R.G. SOUZA e A.C.S. FERNANDES (eds.), *Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil*, publicado em 31/10/2005. Disponível em <<http://www.unb.br/vigf/DispSip/st019/st01919.pdf>>, acessada em 22/06/2007.

CLICCI, L.; RIBEIRO, A.M. e SEDOR, F. 1996. Considerações sobre os fósseis do Quaternário do Rio Grande do Sul. *Brasil. Ameghiniana*, **33**(4):467-474.

OLIVEIRA, E.V. 1992. *Maniférios fósseis do Quaternário do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil*. Porto Alegre, UFRGS, 118 p.

OLIVEIRA, E.V. 1996. Maniférios fósseis do Quaternário do Rio Grande do Sul. *Brasil. Ameghiniana*, **33**(4):467-474.

OLIVEIRA, E.V. 1996. Maniférios fósseis do Quaternário do Rio Grande do Sul. *Brasil. Ameghiniana*, **33**(4):467-474.

SCHERER, C.S. e D'AROSA, P. 1997. Um equídeo fóssil do Alegre, RS, Paleoceno. *Boletim Paleontológico da Biuna*, **30**(2):33-37.

RUSCONI, C. 1937. Nuevo *Alligator mississippiensis*. *Morphología*, atualizada de 2003. Disponível em <http://www.museo-nacional.gob.ar/leptosaurus/alligator-mississippiensis.html>, acessada em 10/04/2007.

RUSCONI, C. 1934. Posición y relaciones zoológicas de los cocodrilos argentinos. *Boletín Paleontológico*, **4**:7-12.

RUSCONI, C. 1937. Nuevo *Alligator mississippiensis*. *Morphología*, atualizada de 2003. Disponível em <http://www.museo-nacional.gob.ar/leptosaurus/alligator-mississippiensis.html>, acessada em 10/04/2007.

RUSCONI, C. 1937. Nuevo *Alligator mississippiensis*. *Morphología*, atualizada de 2003. Disponível em <http://www.museo-nacional.gob.ar/leptosaurus/alligator-mississippiensis.html>, acessada em 10/04/2007.

RUSCONI, C. 1937. Nuevo *Alligator mississippiensis*. *Morphología*, atualizada de 2003. Disponível em <http://www.museo-nacional.gob.ar/leptosaurus/alligator-mississippiensis.html>, acessada em 10/04/2007.

SCHERER, C.S. e D'AROSA, P. 1997. Um equídeo fóssil do Alegre, RS, Paleoceno. *Boletim Paleontológico da Biuna*, **30**(2):33-37.

SIMPSON, G.G. 1933. A from the Neotropics by the American Museum Novitates. *American Museum Novitates*, **11**:1-12.

SIMPSON, G.G. 1937. *Ungulates. Reptilia. Crocodilia*. *American Museum Novitates*, **104**:1-12.

SOUZA-CUNHA, F.L. 1993. A fósseis do Pleistoceno do Sul. *Revista Brasileira de Biologia*, **53**:143-154.

SOUZA-CUNHA, F.L.; LIMA, E.C. e CAPILBA, R. 1996. Sub-escravos

ANEXO 3 - Capítulos de livros

Fortier, D.C.; KISCHLAT, E.-E. Sistemática Filogenética: Passos Básicos. In: Lílian de L. Timm. (Org.). Guia de Práticas em Biologia. Canoas: Salles Editora, 2007. (no prelo)

Fortier, D.C.; KISCHLAT, E.-E. Índices e Testes em Sistemática Filogenética: Passos Básicos. Guia de Práticas em Biologia. Canoas: Salles Editora, 2007. (no prelo)

Figueiredo, A.E.Q.; Fortier, D.C.; Porto, V.B. Caracterização do acerto do Laboratório de Paleontologia da Universidade Estadual do Ceará: fósseis do membro Crato. In: Ismar de Souza Carvalho et al.. (Org.). Paleontologia: Cenários da Vida. 1 ed. Rio de Janeiro: Interciênciac, 2007, v. 2, p. 89-99.

SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA: PASSOS BÁSICOS

Daniel Costa Fortier
Programa de Pós-Graduação em Geociências, UFRGS
daniel.fortier@ufrgs.br
Edio-Ernst Kischlat
kischlat@hotmail.com

RESUMO

O uso da Sistemática Filogenética vai além do contexto da classificação dos organismos, e é hoje em dia uma poderosa ferramenta para diversas áreas das Ciências Biológicas, contudo, grande parte da literatura pertinente é restrita a textos em língua inglesa. Desta forma, procurou-se realizar um guia básico para o iniciante em Sistemática Filogenética que comportasse conceitos básicos e exercícios em aplicativos gratuitos (WinClada, ClustalX). Os exercícios são explicados passo-a-passo, visando a construção de matrizes e sua análise.

INTRODUÇÃO

A SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA, ou CLADÍSTICA, é um sistema de análise da biodiversidade da biosfera (atual ou fóssil), assumindo processos estritamente evolutivos e ancestralidade comum, e utilizando métodos empíricos para a reconstrução da filogenia e uma consequente classificação. A característica principal deste sistema é que o método e os resultados são transparentes, e as decisões tomadas, sejam elas certas ou erradas, são baseadas em dados, que podem ser examinados por qualquer um interessado, e não na opinião pessoal de alguém. Por outro lado, a SISTEMÁTICA CLÁSSICA ou TRADICIONAL trabalha com intuição de determinado cientista perante um grupo de organismos. Em termos práticos, intuição significa dar importância a certos caracteres em detrimento de outros. Assim, acaba-se por selecionar determinado caráter, considerando-o de suma importância, e delimita-se agrupamentos em conformidade com a aparência e distribuição deste caráter. Claro que problemas acabam por surgir quando diferentes cientistas abordam os mesmos agrupamentos seguindo suas próprias opiniões pessoais. É

difícil avaliar o significado de agrupamentos taxonômicos baseados em intuições, pois não se sabe como foram criados ou se representam algo real na natureza, sendo, na grande parte das vezes, artificiais. A SISTEMÁTICA FENÉTICA, por sua vez, é um método empírico para se determinar relações taxonômicas, mas não é muito melhor que a Sistemática Clássica pois os algoritmos utilizados se concentram em quantificar a semelhança dos organismos em questão, ignorando as semelhanças que são resultado de evolução convergente e paralela e, mais uma vez, possivelmente criando grupos artificiais.

Os primeiros conceitos da Sistemática Filogenética foram criados, na metade do Século XX, pelo entomólogo alemão Willi Hennig (1950, 1953), sendo ele, assim, considerado o pai da Sistemática Filogenética. Seu trabalho foi traduzido desse e anos depois para o inglês (Hennig, 1966).

Os princípios básicos de Hennig (1966) são:

- (1) O relacionamento entre espécies deve ser interpretado estritamente pela relação ancestral-descendente;
- (2) Apomorfias compartilhadas (SINAPOMORFIAS) fornecem a única evidência para determinação da ancestralidade comum;
- (3) A escolha entre diferentes propostas filogenéticas é decidida principalmente pela maior quantidade de sinapomorfias explicáveis como homologias.
- (4) A taxonomia (denominação de grupos e subgrupos) deve ser, logicamente, consistente com o padrão inferido pelas filogenias (*i.e.*, história de ancestralidade entre as espécies).

Neste artigo, foram consultados amplamente os trabalhos de WILEY *et al.*, 1991; KITCHING *et al.*, 1998; LIPSCOMB, 1998; DINIZ-FILHO, 2000; AMORIM, 2002; SKELTON & SMITH, 2002; e SCHNEIDER, 2003, os quais são indicados para os interessados em aprofundamento. Entretanto, procurando-se evitar múltiplas citações recorrentes, principalmente por causa de informações coincidentes, e visando aumentar a fluidez no texto, suprimiu-se a citação destas referências. Por outro lado, um outro artigo de Fortier & Kischlat (neste volume), aborda os passos básicos na aplicação dos índices e testes em Sistemática Filogenética, representando uma complementação do presente assunto. É

Cladograma

A representação gráfica da distribuição seqüencial dos organismos, como resultado da análise filogenética, é o CLADOGRAMA ou ÁRVORE FILOGENÉTICA (Figura 1). Nele estão embutidas as relações entre os organismos (ancestralidade e descendência), mapeamento de caracteres e transformação de estados primitivos em derivados, homologias, homoplasias, convergências e seqüenciamento temporal dos eventos evolutivos, ecológicos e biogeográficos.

[FIGURA 1]

O uso da Sistemática Filogenética vai além do contexto da classificação dos organismos, e é hoje em dia uma poderosa ferramenta para outras áreas das Ciências Biológicas:

- (1) Estudo da evolução morfológica e ecológica de um determinado grupo;
- (2) Construção de hipóteses explicativas para a distribuição de organismos geograficamente distantes, no intuito de identificar eventos biogeográficos (dispersão/vicariância), e buscar razões para o endemismo de espécies (Biologia Histórica);
- (3) Investigar a evolução de organismos com estreita relação ecológica, como a interação hospedeiro/parasita e mutualismos (e.g., co-evolução entre insetos e plantas);
- (4) Determinação do tempo de divergência entre organismos, baseado na hipótese do relógio molecular;
- (5) Fornecer bases para a reconstrução morfológica de organismos fósseis, incluindo tecidos moles, e consequente interpretação morfológica e autoecológica.

Antes de se poder interpretar e compreender as informações filogenéticas contidas em um cladograma é preciso conhecer alguns conceitos básicos usados freqüentemente no estudo da Sistemática Filogenética.

Caracteres, Séries de Transformações (TS) e Estados de Caractere

A reconstrução filogenética é feita com a análise das características presentes nos organismos. Estas características, chamadas de CARACTERES, podem ser MORFOLÓGICOS (e.g., presença ou ausência de pêlos), MOLECULARES (e.g., seqüências de nucleotídeos ou aminoácidos) ou mesmo ECOLÓGICOS e FISIOLÓGICOS (e.g., fotoperiodismo e sazonalidade reprodutiva).

Um CARACTERE pode-se distribuir na natureza sob diferentes aparências (=condições). É na comparação e assunção de que estas aparências representam diferentes formas de um mesmo processo que se hipotetiza um caractere. O caractere em si é uma hipótese de correlação e homologia entre, pelo menos, duas exteriorizações (=condições) observadas, ou ESTADOS do caractere. Estas exteriorizações são definidas conforme seus atributos, que por sua vez são descritos. Estas descrições podem variar na acuracidade conforme os objetivos e interpretações de cada autor. Em suma, objetivamente o que existe na natureza são os estados (=condições) observados que, ao compará-los, assume-se que sejam homólogos e correlatos, consequência de um mesmo processo (=caractere). O caractere, portanto, representa apenas uma hipótese operacional, que pode, eventualmente no futuro, mostrar-se frágil e ser refutada.

Ao se assumir o processo evolutivo (=tempo), pode-se pensar que, ao existir dois ou mais estados (=condições) de um determinado caractere, um deles pode ser considerado como sendo mais antigo e ancestral aos demais. Desta forma, um caractere e seus estados representam uma SÉRIE DE TRANSFORMAÇÕES (TS, Transformation Series). Portanto, uma TS é o conjunto de mudanças observadas em um caractere.

Se considerarmos o caractere ‘número de dedos do pé’ em mamíferos perissodáctilos (antas, rinocerontes e cavalos), pode-se observar dois estados de caractere, que são ‘três dedos’ (antas e rinocerontes) e ‘um dedo’ (cavalo). Certamente um destes estados é ancestral e mais antigo no seu aparecimento, do que o outro.

Quando um caractere possui apenas dois estados, convenciona-se representá-los por “0” e “1” (ou “A” e “B”), mas poderiam ser utilizados quaisquer outros símbolos, formando um caractere binário. A princípio, não se deve assumir qualquer ordenação embutida na simbologia utilizada (“0” vindo antes de “1”, “A” vindo antes de “B”). Isto só será feito após a polarização, que veremos adiante.

Ao se possuir mais de dois estados, convenciona-se usar uma simbologia crescente compatível ("0", "1", "2", "3" ... "9"; "A", "B", "C" ... "Z") e denominar-se carácter multi-estado. Mais uma vez, não se deve assumir qualquer ordenação embutida na simbologia utilizada, a não ser após a polarização.

Continuando com exemplos em mamíferos perissodáctilos, o carácter “número de dedos da mão” (trinário) é assim representado: antas (quatro dedos “0” ou “A”), rinocerontes (três dedos “1” ou “B”) e cavalos (um dedo “2” ou “C”). Igualmente ao exemplo anterior, um destes estados é ancestral e mais antigo no seu aparecimento, do que os demais.

No que se refere a dados moleculares (e.g., nucleotídeos), as quatro bases (A, C, T e G) formam um carácter quaternário.

Estado Primitivo (Plesiomorfia) e Derivado (Apomorfia)

Em uma TS, o estado de carácter que é temporalmente mais antigo é chamado de ESTADO PRIMITIVO, ou PLESIOMORFIA. Os estados mais recentes, que surgiram por modificações da condição ancestral (primitiva) são chamados, individualmente, de ESTADO DERIVADO ou APOMORFIA. Um estado primitivo compartilhado por dois ou mais táxons é chamado de SIMPLESIOMORFIA. Um estado derivado compartilhado por dois ou mais táxons, por sua vez, é chamado de SINAPOMORFIA. Aqueles estados de carácter derivados que não são compartilhados, ou seja, estão presentes em apenas um táxon, são denominados de AUTAPOMORFIA.

A distinção entre estado primitivo e estado derivado é consequência da distinção temporal no aparecimento deles, inferido através da POLARIZAÇÃO. Entende-se polarização como a comparação entre, pelo menos, dois estados, onde se compara a(s) condição(es) encontrada(s) no seu grupo de estudos (*ingroup* ou grupo interno) com a condição encontrada em um ou mais grupos externos ao seu grupo de estudo (*outgroup* ou grupo externo). Idealmente, esta condição (estado) externa, encontrado no(s) grupo(s) externo(s) deve ser estável e invariável nos seus atributos. Pela comparação com o(s) grupo(s) externo(s), pode-se então, assumir que o estado encontrado nele(s) represente um estado primitivo (plesiomorfia), e o estado encontrado no grupo interno represente uma apomorfia. Somento após a polarização é q se pode assumir que a simbologia “0” ou “A” seja representativa para a designação de um estado ancestral ou plesiomórfico.

A utilização de grupos-externos atuais pode levar a considerar como plesiomórfico um estado distinto tão derivado quanto o do grupo-interno, onde a verdadeira plesiomorfia é desconhecida. Contudo, operacionalmente não existem problemas caso este erro seja cometido. A verdadeira plesiomorfia só poderia ser acessada através de um organismo fóssil ancestral de ambos os grupos (ou seja, um grupo-externo extra). Isto é facilmente explicável. Todos os organismos viventes são resultado de um mesmo tempo de evolução. O acesso ao passado só é possível através de um organismo que ficou no passado, e este organismo é o fóssil. Assim, existe um dilema: ou se utiliza grupos-externos atuais, que possuem todas as informações possíveis disponíveis, mas que podem ser evolutivamente tão derivados quanto o grupo-interno sob estudo, ou se recorre a fósseis como grupos-externos, que possibilitam acessar a verdadeira plesiomorfia, mas as informações obtidas dos fósseis podem ser bastante incompletas, isto se existir o fóssil em questão.

No que se refere aos vertebrados, a condição (=estado) primitiva (plesiomorfia) para o caractere “conformação dos membros” é observada em peixes ósseos e cartilaginosos (“em forma de nadadeiras”) pois existe um consenso em que os vertebrados com quatro patas (Tetrápodes) representem uma linhagem evolutiva partindo destes peixes. Assim, “membros em nadadeiras” é uma simplesiomorfia, pois é uma condição primitiva compartilhada tanto por peixes cartilaginosos como também por peixes ósseos. A apomorfia (condição derivada) é “em forma de patas”, compartilhada por anfíbios, mamíferos, répteis e aves (Tetrápodes). Para este grupo, membros “em forma de patas” é uma sinapomorfia. Considere um eventual vertebrado hipotético que possuisse como estado derivado “membros em forma de esfera”. Para este animal, esta condição seria uma autapomorfia, pois estaria presente apenas nele.

Observem ainda o sentido aqui utilizado para “nadadeiras” e “patas”. É um sentido que recorre ao senso-comum, sem aprofundamentos anatômicos, compatível com os atuais objetivos. Entretanto “nadadeiras” é uma estrutura anatômica variável nos diversos grupos, possuindo várias conformações anatômicas distintas, inclusive presentes em alguns tetrápodes (e.g., baleias). Deve assim, perceber o quanto frágil pode ser uma descrição na reunião de estados e construção de um carácter.

Homologia e Homoplásia

Quando dois organismos possuem a mesma condição para uma determinada característica (ou mesmo estado de carácter), há duas explicações possíveis para a sua interpretação. (1) Pode-se considerar que ambos possuem a mesma condição herdada de um ancestral comum que possuía tal estado compartilhado, sendo então considerados estados HOMÓLOGOS. A presença de quatro patas nos tetrápodes é uma homologia, pois esta característica está presente no ancestral comum, e todos que possuem quatro patas descendem deste ancestral. Alternativamente, (2) pode-se considerar que cada condição (estado) surgiu independentemente e que não está presente no ancestral comum entre os dois organismos. Neste caso, estamos nos referindo a um estado HOMOPLÁSTICO. Um estado homoplástico é aquele que é indiferenciável (em algum grau de profundidade descritiva) na observação dos táxons analisados que o possuem. O braço transformado em asas nos morcegos e aves representa uma homoplásia, pois esta condição não está presente no ancestral comum, na origem dos amniotas. Mas conforme se aumenta o conhecimento (e a profundidade descritiva) deste estado de carácter (asas), diferenças morfológicas são perceptíveis, e o que antes, numa descrição geral é interpretado como semelhança, numa descrição mais acurada passa a ser interpretado como estados distintos. Asas de morcegos e de aves, embora asas, possuem características próprias, e cada tipo de asa evoluiu independentemente. Recorrendo ao exemplo de “nadeadeiras”, as nadeadeiras de baleias são distintas das nadeadeiras de peixes quando confrontados os elementos anatômicos ósseos, sendo assim, homoplásticos.

É importante entender que homologia e homoplásia andam sempre juntas, e muitas vezes tornam-se difícil separar as duas quando ocorrem ao mesmo tempo em uma mesma estrutura. Muito vai depender da abordagem de estudo, considerando funcionalidade ou morfologia, e na profundidade anatômica descritiva. Asas de aves e morcegos são homoplásicas e análogas se considerarmos a funcionalidade, mas são desenvolvidas sobre membros homólogos (braços e mãos) herdados de um ancestral comum. Outro exemplo comporta as nadeadeiras escapulares (anteriores ou peitorais) de baleias e peixes.

A homologia é o principal personagem da reconstrução filogenética. As homologias determinam as relações de parentesco entre os organismos, pois apenas caracteres homólogos são utilizados como evidências de que os táxons que

compartilham determinada condição (estado) são relacionados evolutivamente. Um estado derivado homólogo tem apenas um evento de surgimento, no ancestral comum, tornando-se uma sinapomorfia para o grupo que reúne os descendentes deste mesmo ancestral.

Um estado homoplástico pode ter três origens diferentes (Figura 2):

1. Paralelismo: quando um estado apomórfico surge mais de uma vez, independentemente, em táxons distintos mas próximos filogeneticamente, a partir de estado plesiomórficos muito semelhantes. Por exemplo, os tufos de pêlos de coloração branca em diferentes grupos de primatas neotropicais teriam surgido independentemente a partir de uma mesma condição plesiomórfica escura. Considerando os estados de carácter (ver próximo item), no paralelismo ocorre o seguinte:
Ramo do táxon (B+C): estado plesiomórfico 0 → estado apomórfico 1 (0→1)
Ramo do táxon (E+F): estado plesiomórfico 0 → estado apomórfico 1 (0→1)

Apesar de evoluir de um mesmo estado plesiomórfico 0 (ou muito semelhante e indistinto de 0), o estado apomórfico 1 nos táxons (B+C) e (E+F) surgiram independentemente (Figura 2a).

2. Convergência: ocorre quando dois táxons possuem um mesmo estado, aparentemente, apomórfico, a partir de diferentes estados plesiomórficos. Na prática, raramente produz estruturas de fato idênticas, mas muito semelhantes. Exemplo de convergência é a forma das nadadeiras escapulares (anteriores ou peitorais) de mamíferos em cetáceos (golfinhos e baleias) e sirênios (dugongos e peixes-boi). Considerando os estados de caráter, na convergência ocorre o seguinte:
Ramo do táxon (B+C): estado plesiomórfico 1 → estado apomórfico 2 (e.g., 1→2)
Ramo do táxon (E+F): estado plesiomórfico 0 → estado apomórfico 2' (e.g., 0→2')

Neste caso, diferentes estados de caráter plesiomórficos (1 e 0) evoluíram independentemente para um estado de caráter apomórfico 2 (no ramo do Táxon (B+C) que é aparentemente indistinto de 2', presente no Táxon (E+F) (Figura 2b).

3. Reversão (pseudo-simplesiomorfia de WILEY, 1981): quando um estado

evoluí a partir de um estado apomórfico, com semelhança (e indistinção) muito grande ao estadio plesiomórfico. Diz-se que ocorreu uma reversão no estado do carácter. É importante entender que o estadio reverte, mas nunca ocorre involução. Como exemplos têm-se a presença de membros pélicos externos, como variação individual, em algumas baleias (Andrews, 1921) e a presença de mais de um dedo, tanto no pé quanto na mão e também como variação individual, em cavalos domésticos (Marsh, 1879, 1882). Considerando os estados de carácter, na reversão ocorre o seguinte (Figura 2c):

Ramo do táxon (A+B+C+D): estado plesiomórfico **0** → estado apomórfico **1** (e.g., 0→1)

Ramo do táxon (B+C): estado apomórfico **1** → estado plesiomórfico **0** (e.g., 1→0)

Ocorre aqui uma falsa simplesiomorfia, pois o Táxon (A+B+C+D) possui a apomorfia **1**, mas internamente, o Táxon (B+C) possui, aparentemente, um estado de carácter plesiomórfico (**0**), resultado de uma reversão.

[FIGURA 2]

Em realidade, deve-se entender que a construção de um carácter, tomando por base os estados, pode ser fonte de erros de interpretação. O conhecimento, refletido na profundidade e acuracidade descritiva do carácter, passa a ser importante para se relacionar estados realmente homólogos, e não estados aparentemente homólogos. Paralelismos, convergências e reversões realmente ocorrem na natureza, e a presença destes fenômenos em um cladograma mostram que atenção deve ser feita em cima destes, visando uma melhor resolução. A literatura mostra que muitos caracteres já utilizados em análises, foram refutados ao se aprofundar o conhecimento. Conseqüentemente novas abordagens foram propostas frente a novas evidências. Em suma, o carácter não é algo objetivo, mas uma construção da mente humana frente a evidências dos estados (estes sim encontrados na natureza) podendo ser questionado na presença de novas evidências.

Entretanto, a distinção entre paralelismos e convergência dentro do cladograma passa a ser um problema operacional de otimização, que será abordado adiante.

Codificação, Lista de Caracteres e Matriz de Dados

A representação dos diferentes estados de um carácter é feito através de símbolos alfanuméricos. O processo de transformação de uma lista de caracteres e seus respectivos estados em números e letras é denominado CODIFICAÇÃO. Tratando-se de dados morfológicos, comumente se utiliza o “0” para o estadio primitivo (plesiomórfico) e os demais números para os estados derivados (apomórficos). Quando se trata de dados moleculares, são usadas as letras que representam cada nucleotídeo (ACGT), e a letra (nucleotídeo) encontrada no grupo-externo passa a ser considerada a primitiva.

E necessário então uma LISTA DE CARACTERES, que apresenta os caracteres utilizados em um estudo e a codificação de cada estadio de cada carácter. O exemplo a seguir, modificado de Raven & Johnson (2001), mostra como normalmente é feito uma lista de caracteres (Tabela 1).

[TABELA 1]

A representação gráfica da codificação de todos os caracteres para todos os táxons a serem analisados pela Sistemática Filogenética chama-se MATRIZ DE DADOS ou MATRIZ DE CARACTERES (Tabela 2) e comporta M linhas por N colunas, onde M é a quantidade de táxons e N a quantidade de caracteres (séries de transformações - TS).

[TABELA 2]

Na necessidade de se referenciar um carácter e um determinado estadio, freqüentemente é utilizado o formato **C(e)** ou **C-e**, onde **C** é o número do carácter e **e** é o número do estadio desse carácter. Apesar da afirmação “homem é bípede” ser mais fácil de entender que “homem possui o estadio de carácter 6(1)”, o uso dos números facilita a distribuição dos caracteres em um cladograma, por exemplo. No item *Entendendo um Cladograma* será abordado este assunto.

Quando se codifica uma TS com caracteres multi-estados, deve-se escolher como será tratada a mudança de um estadio para outro, podendo ser de duas formas:

A representação dos diferentes estados de um carácter é feito através de símbolos alfanuméricos. O processo de transformação de uma lista de caracteres e seus respectivos estados em números e letras é denominado CODIFICAÇÃO. Tratando-se de dados morfológicos, comumente se utiliza o “0” para o estadio primitivo (plesiomórfico) e os demais números para os estados derivados (apomórficos). Quando se trata de dados moleculares, são usadas as letras que representam cada nucleotídeo (ACGT), e a letra (nucleotídeo) encontrada no grupo-externo passa a ser considerada a primitiva.

E necessário então uma LISTA DE CARACTERES, que apresenta os caracteres utilizados em um estudo e a codificação de cada estadio de cada carácter. O exemplo a seguir, modificado de Raven & Johnson (2001), mostra como normalmente é feito uma lista de caracteres (Tabela 1).

[TABELA 1]

A representação gráfica da codificação de todos os caracteres para todos os táxons a serem analisados pela Sistemática Filogenética chama-se MATRIZ DE DADOS ou MATRIZ DE CARACTERES (Tabela 2) e comporta M linhas por N colunas, onde M é a quantidade de táxons e N a quantidade de caracteres (séries de transformações - TS).

[TABELA 2]

Na necessidade de se referenciar um carácter e um determinado estadio, freqüentemente é utilizado o formato **C(e)** ou **C-e**, onde **C** é o número do carácter e **e** é o número do estadio desse carácter. Apesar da afirmação “homem é bípede” ser mais fácil de entender que “homem possui o estadio de carácter 6(1)”, o uso dos números facilita a distribuição dos caracteres em um cladograma, por exemplo. No item *Entendendo um Cladograma* será abordado este assunto.

Quando se codifica uma TS com caracteres multi-estados, deve-se escolher como será tratada a mudança de um estadio para outro, podendo ser de duas formas:

(1) CARACTER NÃO-ADITIVO ou NÃO-ORDENADO: quando **não** existe uma ordem para as transformações entre os vários estados. Exemplo: para um caractere possuindo 3 estados (0, 1 e 2) a passagem $0 \rightarrow 2$ é independente da passagem $0 \rightarrow 1$ e $1 \rightarrow 2$, comportando apenas um evento evolutivo, ou um passo.

(2) CARACTER ADITIVO ou ORDENADO: quando a passagem de $0 \rightarrow 2$ necessariamente se deu com a passagem $0 \rightarrow 1$ e $1 \rightarrow 2$, logo comportando dois eventos evolutivos, ou dois passos.

Geralmente se evita ordenar os estados de carácter, já que a ordenação em si é uma hipótese a ser testada. Logo, a ordenação dos estados de um carácter deve ser uma conclusão obtida pelo cladograma após a análise.

Por outro lado, pode-se defender a "lei do intermediário" (Wilkinson, 1992), onde, nos três estados tabulados (0, 1, 2), o estado "1" representa o intermediário entre "0" e "2". Desta forma, defende-se uma ordenação: $0 \rightarrow 1 \rightarrow 2$. Uma variação deste raciocínio assume que o estado "2" possa ser um subconjunto do estado "1". Assim, todos os que possuem o estado "2", necessariamente possuem o estado "1", só que modificado em uma maneira peculiar. Da mesma forma, defende-se uma ordenação: $0 \rightarrow (1 \rightarrow 2)$. Mesmo assim, quando se possui um carácter multi-estado, pode-se decompôr tal carácter em mais de um, utilizando a abordagem ausência x presença de tal atributo e testando a ordenação no cladograma resultante.

A partir da matriz de dados é feito os cálculos matemático-estatísticos através de um programa (e.g., WinClada) que encontra o cladograma que melhor resolve um problema.

Construindo um Cladograma

A construção de um cladograma deve seguir alguns passos básicos:

1. Escolha dos táxons a serem utilizados na análise filogenética;
2. Definição do tipo de informação filogenética a ser usada: morfologia, DNA, RNA, proteínas, ecologia, etiologia, fisiologia, ou todas as que puderem ser tabuladas objetivamente;
3. Construção e definição de caracteres (TS) através dos estados observados;
4. Criação da matriz de dados, com os táxons e as séries de transformações (TS);

5. Preenchimento da matriz de dados com os números (ou letras) que representam cada estado do carácter;

6. Polarização dos estados, com identificação dos estados plesiomórficos e apomórficos, segundo comparação com o grupo externo (*outgroup*), e ordenação ou não de caracteres multi-estados;

7. Uso de software computacional (e.g., WinClada) que fará a análise dos dados através de algoritmos para a criação do cladograma mais parcimonioso para os dados inseridos.

Número de Passos e Critério de Parcimônia Máxima

O NÚMERO DE PASSOS (*number of steps*) ou TAMANHO DA ÁRVORE (*tree length*) é a quantidade de mudanças dos estados dos caracteres (primitivo \leftrightarrow derivado) embutidas em determinado cladograma (tanto de origem morfológica quanto molecular) com determinada topologia. Assim, o número de passos (Figura 3) representa a soma das mudanças ocorridas em cada carácter da série de transformação (TS).

[FIGURA 3]

A PARCIMÔNIA MÁXIMA (MP, **Maximum Parsimony**) é o critério adotado para a escolha de determinada solução (=cladograma), na exclusão das demais, o que define uma ÁRVORE DE PARCIMÔNIA MÁXIMA (MPT, **Maximum Parsimony Tree**). Quanto menor o número de passos, mais parcimoniosa é uma árvore (=cladograma), e maior a sua probabilidade filogenética (Figura 4).

[FIGURA 4]

Cladograma de Consenso

Freqüentemente depara-se com vários cladogramas que são soluções possíveis para uma mesma análise filogenética (Figura 5). Em um estudo utilizando o critério de MP (parcimônia máxima), é possível que haja mais de uma MPT (árvores de parcimônia máxima), que representem diferentes árvores possuidoras de mesmo

número mínimo de passos, ou diferentes soluções possíveis para uma matriz de dados. Isto ocorre mais facilmente quando há um grande número de táxons e um número relativamente baixo de caracteres.

[FIGURA 5]

Havendo várias soluções para um mesmo problema, procura-se chegar a uma solução única que englobe todas as demais, reunindo as informações comuns a todas. Esta solução é o CLADOGRAMA DE CONSENSO (Figura 5d-f). Cladograma do consenso é a maneira mais conveniente de reunir as informações contidas em duas ou mais MPT's (árvores de parcimônia máxima). Os principais tipos de cladogramas de consenso são:

(1) CONSENSO ESTRITO (*strict consensus*): somente os clados suportados em todos os cladogramas alternativos são mantidos intactos, enquanto os demais clados conflitantes são colapsados em politomias (Figura 5d). Em outras palavras, caso existam clados resolvidos confrontados com clados poliotômicos, o resultado é uma politomia.

(2) CONSENSO SEMI-ESTRITO (*semi-strict consensus*): os clados suportados em alguns cladogramas, mas não contrariados nos demais (pela presença de politomias), são mantidos. Em outras palavras, clados igualmente resolvidos confrontados com clados poliotômicos resultam na resolução prévia. Os demais clados conflitantes viram politomias (Figura 5e).

(3) CONSENSO DE REGRA MAJORITÁRIA (*majority rule consensus*): os clados suportados em pelo menos 50% (ou um outro valor maior) são mantidos, enquanto que os demais são colapsados (Figura 5f).

Os tipos mais usados são os de consenso estrito e consenso de regra majoritária.

cladograma, mas a realidade mostra que os fenômenos de convergência evolutiva, paralelismos e reversões, aliado a dificuldade descritiva e de entendimento morfológico ou molecular, inserem potenciais ruídos na distribuição dos estados em um cladograma. Estas inconsistências frent à distribuição ideal dos estados são denominadas de homoplasias.

OTIMIZAÇÃO é a maneira de explicar como os estados homoplásicos evoluíram ao longo de um cladograma. Observando um cladograma que melhor representa a filogenia para uma determinada matriz (Figura 6a), existem duas formas diferentes de apresentar a evolução de um caractere e seus dois estados (0 e 1). Tanto pode-se hipotetizar que o estado 1 surgiu apenas uma vez e que o estado 0 voltou a aparecer (Figura 6b) como considerar que o estado 1 evoluiu duas vezes (Figura 6c). A otimização é exatamente a identificação de diferentes explicações para evolução de um ou mais estados homoplásicos, segundo um mesmo padrão evolutivo. Existem dois modos de otimização:

- TRANSFORMAÇÃO ACCELERADA (ACC TRAN, *Accelerated Transformation*): explica as homoplasias como eventos de reversão (Figura 6b). O aparecimento de um estado apomórfico (0 → 1) é acelerado (acontece mais cedo na história evolutiva), e os demais aparecimentos de estados plesiomórficos (1 → 0) são considerados reversivos.
- TRANSFORMAÇÃO ATRASADA (DELTTRAN, *Delayed Transformation*): explica as homoplasias como eventos de paralelismo (Figura 6c). O aparecimento de cada estado apomórfico (0 → 1) é atrasado ao máximo (acontece mais tarde na história evolutiva), levando ao aparecimento independente de cada estado apomórfico.

É importante lembrar que ambas as optimizações são mutuamente exclusivas, e a interpretação da evolução dos estados por AccTran é independente e distinta da interpretação por DelTran. Em geral, a otimização DelTran é a mais escolhida como modelo evolutivo.

[FIGURA 6]

Otimizações: AccTran e DelTran

Como já dito, a construção de um caractere, tomando por base os estados, representa uma hipótese sempre sujeita a revisões, e esta pode ser fonte de erros. Idealmente não existiria espaço para a presença de inconsistências em um

Um cladograma é a representação gráfica da diversificação de táxons  resultado da análise filogenética. Nele estão embutidas diversas informações. A

Entendendo um Cladograma

Figura 7 a seguir mostra um cladograma e as principais informações nele contidas.

[FIGURA 7]

- GRUPO INTERNO (*ingroup*): é o conjunto dos táxons que serão objeto de estudo de uma análise filogenética. São chamados também de **UNIDADES TAXONÔMICAS OPERACIONAIS** ou OTU (do inglês, **Operational Taxonomic Units**). As OTU's utilizadas em uma análise filogenética podem ser espécimes, espécies (um conjunto de espécimes hipotetizados como pertencendo a uma unidade taxonômica indivisível, *vide Kischlat, 2005*) ou de qualquer outro agrupamento representativo, por hipótese, de um nível taxonômico mais abrangente ("gêneros", "famílias", etc).
- GRUPO EXTERNO (*outgroup*): um ou mais táxons utilizados para comparação com o grupo de interesse (*ingroup*). O grupo externo é utilizado para determinar a polarização dos caracteres, ou seja, definir se o estado de caráter é apomórfico ou plesiomórfico, e para enraizar a árvore. A escolha do *outgroup* é muito importante para a análise filogenética, sendo preferidos os táxons com o maior número possível de plesiomorfias, e com proximidade filogenética ao grupo interno (*ingroup*). Às vezes, utiliza-se um grupo externo hipotético, conjugando-se informações de grupos atuais e fósseis, conforme a necessidade e completeza. Entretanto, deve-se observar que um grupo externo hipotético é uma hipótese adicional dentro da análise, portanto, sujeita a erros de interpretação e passível de rejeição.
- TERMO (*terminal*) ou TÁXON TERMINAL, representa cada OTU utilizada na análise, sejam elas espécimes, espécies ou outro agrupamento mais abrangente.
- CLADO (*clade*): um ou mais ramos que, unidos em um nó, formam um agrupamento holofilético. Reúne o ancestral comum **mais recente** de todos os termos e todos os descendentes deste ancestral (os próprios termos), conhecidos ou não. A dicotomia entre dois ramos representam o evento cladogenético de separação entre duas linhagens.
- RAMO (*branch*): é a linhagem que parte de um nó, representando uma divergência relacionada ao tempo. No ramo encontra-se o processo anagenético com o aparecimento de apomorfias discriminatórias de cada

ramo, e cada ramo dá origem a um termo ou a um nó.

- NÓ (*node*): representa um evento biogeográfico de separação de dois ramos ou linhagens (**CLADOGÊNESE** ou **ESPECIAÇÃO**). O nó também representa o ancestral comum **mais recente** dos termos ou clados sequenciais.
- LINHAGEM ANCESTRAL (*ancestral lineage*): também chamado de **INTER-NO (internode)**, é o ramo entre dois nós (dois eventos cladogenéticos). Filogeneticamente, representa as mudanças anagenéticas compreendidas entre dois eventos cladogenéticos.

Agrupamentos em Cladística

Quando se inicia o estudo em Sistemática Filogenética existe o problema de trazer consigo certos conceitos da Sistemática Clássica (gradista) embutidos na nomenclatura. O problema refere-se a ter uma idéia pré-concebida de um agrupamento e este não se sustentar perante as evidências fornecidas pela Sistemática Filogenética. Este problema acaba por desaparecer com o tempo, na medida em que passa a existir um raciocínio cladista nomenclatural, suprimindo o raciocínio gradista nomenclatural. Assim, na transferência conceitual de agrupamentos formulados sob bases gradistas para a o raciocínio cladista, pode-se observar três tipos diferentes de agrupamentos:

(1) HOLOFILETISMO. É o estado ideal. Holofilético é a qualidade de um grupo pré-concebido nomenclaturalmente se sustentar cladisticamente, reunindo o ancestral comum mais recente e todos os seus descendentes (Figura 8a). Apenas este agrupamento pode ser denominado de clado. Holofilismo tem sido também denominado por MONOFILÉTISMO, contudo, monofilétismo é, segundo a etimologia, a qualidade de possuir uma única origem, logo, incluindo o ancestral comum mais recente, qualidade esta também encontrada em agrupamentos parafiléticos (*vide Kischlat & Schultz, 2000*, e nas referências ali citadas). Exemplo: Mammalia (mamíferos) é holofilético e representa um clado, pois este grupo reúne o ancestral comum mais recente dos mamíferos atuais e todos os descendentes deste ancestral, sejam eles conhecidos ou não;

(2) PARAFILETISMO. Parafilético é a qualidade de um grupo pré-concebido nomenclaturalmente reunir o ancestral comum mais recente e apenas parte de seus descendentes (Figura 8b). É o estado mais comum encontrado na transferência de

conceitos e nomenclatura. Muitas vezes, a Sistemática Clássica, ao utilizar categorias Linneanas (e.g., classe, ordem, família, gênero) quantifica importâncio a agrupamentos nivelando-os através destas categorias (e.g., a “Classe” Reptilia e a “Classe” Aves). A transferência de Reptilia e Aves para a sistemática filogenética mostra que **Aves está inserido dentro de Reptilia, e não paralelo a Reptilia**. Assim, o conceito gradista de Reptilia, como incluindo tartarugas (queilônios), lagartos e serpentes (escamados) e crocodílios, ao ser entendido cladisticamente mostra que uma grande parte (Aves) foi excluída e tratada em separado (Figura 7). Reptilia, assim, representa um agrupamento parafilético, pois inclui o ancestral comum mais recente de todos os répteis atuais, mas não inclui todos os descendentes deste mesmo ancestral, pois Aves é, tradicionalmente tratado em separado. Igualmente aos grupos holofiléticos, grupos parafiléticos incluem o ancestral comum mais recente, o que implica que também sejam monofiléticos (vide Kischlat & Schultz, 2000, e nas referências ali citadas).

(3) POLIFILÉTICO. Polifilético é a qualidade de um grupo pré-concebido nomenclaturalmente, ao ser analisado filogeneticamente, reunir diferentes subgrupos, excluindo o ancestral comum mais recente entre estes subgrupos, tratando-o em separado (Figura 8c). Haematothermia, no sentido proposto por Gardiner (1982), é um nome utilizado para o agrupamento de Aves e Mammalia formando por base a homeotermia, na exclusão de Squamata (lagartos e serpentes), Rhynchocephalia (*Sphenodon*), Cheloniidae (queironhos) e Crocodylia (crocodílios). Entretanto, a transferência deste conceito para o cladismo mostra que Mammalia e Aves são convergentes nesta característica, e tanto formas relacionadas a um ou outro, assim como o ancestral comum mais recente de ambos, não são reconhecidos como tal.

[FIGURA 8]

quando confrontados como hipóteses cladistas, mas sim de aplicação de nomes segundo definições filogenéticas (veja adiante).

Na medida em que o espaço aqui é curto para um aprofundamento no assunto, recomenda-se a leitura de Kischlat & Timm (2006) no que se refere a diferenciação entre o nome “reptilio” (aportuguésamento do nome latino formal Reptilia) e o vernáculo “réptil”, assim como a diferença entre “mamálios” (aportuguésamento do nome latino formal Mammalia) e “mamíferos”.

Categorias e definições de clados

É fato que muitos nomes comumente utilizados na Sistemática Clássica (botânica e zoológica), foram propostos sob bases não-cladistas, muitos sendo pré-darwinianos. Autores subsequentes acabaram por utilizar tais nomes segundo interpretações muitas vezes subjetivas e, por vezes, conceitos correntes diferem muito do que foi utilizado no passado e até mesmo distintos autores atuais possuem conceitos antagônicos. Além disso, neonótulos e paleontólogos trabalham com universos distintos, embora complementares, mas as formações de cada profissional, e vícios de linguagem, acabam por trazer conflitos, refletidos nomenclatorialmente. Assim, existe a necessidade de unificação nomenclatural entre neonótulos e paleontólogos no que se refere ao reconhecimento de clados.

Desta forma, convencionou-se definir clados segundo alguns critérios operacionais e nomenclaturais (Figura 9):

Critério Operacional

O critério operacional visa o reconhecimento de tipos de clados utilizados tanto por neonótulos quanto por paleontólogos. A nomenclatura é um problema secundário.

(1) CLADO-CORONAL: um clado-coronal é formado pelo ancestral comum mais recente de, pelo menos, dois táxons (clados) com representação atual (vivente), incluindo ainda todos os seus descendentes. Clados-coronais são os grupos atuais denominados por neonótulos botânicos e zoólogos. Deve-se entender que o **ancestral comum mais recente** é uma entidade hipotética de difícil comprovação, já que o registro fossilífero. Não é porque determinado táxon fóssil foi,

Após a transferência conceitual de grupos e sua respectiva nomenclatura gradista, apenas grupos holofiléticos são reconhecidos e denominados. Neste sentido, Aves passa a ser reconhecido como também sendo um grupo de Reptilia, e, por outro lado, o nome Haematothermia é abandonado, pois a hipótese que o sustenta foi refutada. Com o tempo, não existirão mais nomes baseados em hipóteses gradistas que fornecem problemas de parafilétismo ou polifilétismo

eventualmente, tratado ou declarado como ancestral, que ele representa, realmente, o ancestral comum **mais recente**. Clados-coronais podem possuir formas fósseis no seu interior, mas seu reconhecimento e definição são prioritariamente feitos sobre organismos com representação atual. Adante, pode-se observar que alguns nomes representativos de clados-coronais (*e.g.*, Archosauria, no uso de *Megalosaurus*, Figura 10), podem, eventualmente, utilizar táxons fósseis em sua definição. Este uso segue o contexto histórico na proposição original do nome e, este fóssil é, certamente, representativo de uma linhagem vivente.

(2) CLADO-ESTEMÁTICO: um clado-estemático é formado pelo clado-coronal e parte ou totalidade dos sucessivos táxons fósseis externos a ele, formando uma linhagem. Clados-estemáticos são geralmente citados por paleontólogos quando determinada forma fóssil é, ou considerada “ancestral”, ou grupo-irmão de formas atuais.

(3) CLADO-TOTAL: é o clado-estemático extremo, que inclui o clado-coronal e **toda** a linhagem fóssil deste, conhecida e desconhecida, até o limite da linhagem fossil, conhecida e desconhecida, de outro clado-coronal.

Critério nomenclatural

Dentro do critério nomenclatural, deve-se distinguir alguns conceitos próprios de um clado denominado:

(1) DEFINIÇÃO. É o conjunto mínimo de parâmetros necessários para fixar limites na aplicação de um nome.

(2) COMPOSIÇÃO. É a totalidade de táxons incluídos como consequência da definição. A quantidade de táxons pode aumentar ou diminuir conforme novas descobertas e/ou novas interpretações.

(3) DIAGNOSE. É a caracterização geral de atributos do conjunto de táxons então incluídos dentro do limite definido, após a análise filogenética.

(4) NOTAÇÃO. É a abreviação da definição utilizando símbolos que representam os tipos de definições de nomes, assim como os nomes dos especificadores ou táxons de referência. Sereno (2005) propõe uma vasta e complexa simbologia, contudo, Kischlát (2000; Kischlát & Schultz, 2000) utiliza uma simbologia mais simplificada que será aqui utilizada.

A definição de clados está amarrada ao uso de um nome que serve como “rótulo” representativo do clado. O nome, então, traz embutido uma definição que deve ser aplicada a uma determinada hipótese filogenética que, por sua vez é baseada em um universo finito de táxons terminais e de caracteres e estados que se distribuem numa árvore de parcimônia máxima (MPT). Um aprofundamento no assunto é encontrado em Kischlát & Schultz (2000) e nas referências ali citadas (mais recentemente em Sereno, 2005). Assim, um clado (=nome) pode ser definido segundo três formas básicas:

(1) DEFINIÇÃO APOMÓRFICA: através da presença de um atributo (caracter ou estado de carácter) apomórfico que todos os membros do clado possuem. A presença de eventuais homoplasias e reversões faz com que esta definição seja frágil e instável.

(2) DEFINIÇÃO NODAL: através da ancestralidade comum mais recente entre, pelo menos, dois membros do clado. Na prática hipotetiza-se o ancestral mais recente comum entre, pelo menos, dois táxons de referência ou especificadores, compreendendo todos os descendentes deste ancestral. Esta definição é abreviada utilizando o sinal de soma (“+”) entre os dois táxons de referência: *nome=táxon_1+táxon_2* (*i.e.*, *nome=A+B*). Caso haja falta de resolução (polítomia) ou instabilidade devido a conflitos em diferentes análises, mais de um táxon pode ser incluído na posição do segundo táxon de referência, procurando por refinamento futuro:

nome=táxon_1+(táxon_2,táxon_3,táxon_4,...,táxon_n) (*i.e.*,
nome=A+(B,C,D,...,Z)).

(3) DEFINIÇÃO ESTEMÁTICA: através da ancestralidade de um táxon, e toda a sua descendência, não compartilhada por outro táxon ou, explicando de uma outra forma, todas as formas filogeneticamente mais próximas de um táxon do que de outro. Tal definição leva ao reconhecimento de uma **linhagem**, onde todos os membros, conhecidos e desconhecidos, possuem uma ancestralidade comum não compartilhada por este outro táxon. Esta definição é abreviada utilizando o sinal de negação (“¬”) entre os dois táxons de referência, o primeiro incluente, e o segundo, excluente: *nome=táxon_1-táxon_2* (*i.e.*, *nome=A¬B*). Caso haja instabilidade na análise, mais de um táxon pode ser incluído na posição do segundo táxon tipológico, procurando por refinamento futuro:

nome=táxon_1-(táxon_2,táxon_3,táxon_4,...,táxon_n). (*i.e.*, *nome=A¬(B,C,D,...,Z)*)

Assim, alguns clados (e seus nomes) podem ser exemplificados quanto a definição e tipo (Kischlat & Timm, 2006; Figura 10):

- Diapsida (diápsidos):
 - . Definição nodal: ancestral comum mais recente entre areoscelídios (extinto), lepidosáurios (lagartos e serpentes) e arcossáurios (crocodílios e aves), assim como todos os seus descendentes.
 - . Clado estemático: inclui aves, crocodílios, lagartos, serpentes e formas fósseis externas (areoscelídios).

- Mammalia (mamílios):
 - . Definição nodal: o ancestral comum mais recente de monotremados e teríos, e todos os seus descendentes.
 - . Clado coronal: inclui todos os mamíferos viventes.

- Sauropsida (saurópsidos):
 - . Definição estemática: linhagem que culmina com as aves, crocodílios, *Sphenodon*, lagartos, serpentes e quelônios, na exclusão dos sinápsidos.
 - . Clado total: inclui aves, crocodílios, *Sphenodon*, lagartos, serpentes e quelônios, e todos os táxons fósseis externos a estes, conhecidos e desconhecidos, até o limite com a linhagem sinápida.

- Synapsida (sinápsidos):
 - . Definição estemática: linhagem que culmina com mamálios na exclusão dos saurópsidos.
 - . Clado total: inclui mamálios e todos os táxons fósseis externos a mamálios, conhecidos e desconhecidos, até o limite com a linhagem saurópsida.

- Realizar uma análise filogenética de táxons hipotéticos baseado em caracteres morfológicos, e produzir um cladograma segundo critério da parcimônia máxima e busca heurística.

- Diapsida (diápsidos):
 - . Definição do ambiente:
 - Para realização da atividade é necessário o uso de computadores para executar os programas de análise filogenética.

Material:

- Táxons (hipotéticos) para análise filogenética morfológica (Figura 11): *OutGroup* representa o grupo externo (*outgroup*) e táxons de A à H fazem parte do grupo interno (*ingroup*);
- Tabela de caracteres e polarização (Tabela 3);
- Tabela para preenchimento da matriz de dados (Tabela 4);
- Softwares de análise filogenética NONA (GOLBOFF, 1993) e manipulador de matrizes e cladogramas Winclada (NIXON, 2002), disponíveis em:
 - Nonn: <http://www.cladistics.com/nonn/nonn.exe>
 - Winclada: <http://www.cladistics.com/download/winclada.exe>
 - Os arquivos devem ser colocados dentro de uma mesma pasta de arquivos no computador.

[TABELA 3]

[TABELA 4]

[FIGURA 11]

Métodos:

Atividade bastante simples dos procedimentos básicos em sistemática filogenética morfológica. Os passos são os seguintes:

- Escolha dos caracteres: definir quais os caracteres morfológicos que serão usados para a análise filogenética, colocando-os na coluna da esquerda da Tabela 5, e na coluna da direita os diferentes estados de caráter correspondente;

Objetivos:

ATIVIDADES PRÁTICAS

I – NOME DA ATIVIDADE: **Análise Filogenética Morfológica**

- Polarização dos caracteres: definir os estados que receberão valor 0, baseado no *outgroup* (Táxon 0), que recebe 0 para todos os caracteres; considerar os caracteres multi-estados como não-ordenados (não-aditivos), não importando se um estado recebe 1 ou 2;
- Preenchimento da matriz de dados (Tabela 4);
- Uso do programa Winclada (Figura 10 para todos os passos):
 1. Executar o programa *winclada.exe* (Figura 12a-b) (OBS: *windada.exe* e *nona.exe* devem estar na mesma pasta);
 2. Criar uma nova matriz: **MATRIX ➔ NEW MATRIX (CREATE)**, e na janela que abrir (Figura 12c) informar o número de táxons (*NEW # OF TAXA*) (OBS: incluir na contagem o *outgroup*), o número de caracteres (*NEW # OF CHARS*), e se estes são aditivos (*NONadditive (Fitch)*) ou não-aditivos (*Additive (Farris)*) (OBS: para esta atividade, marcar como não-aditivos); clicar em *OK!* *Resize!*/para criar a matriz;
 3. Numerar os táxons e caracteres a partir de 1 (e não de 0, que é o padrão do Winclada): **VIEW ➔ NUMBER ALL ITEMS FROM 0 (HENNING 86 STYLE)**;
 4. Inserir os nomes dos táxons: **TERMS ➔ TERMINAL DIALOG**, e na nova janela (Figura 12d) e colocar o nome ao lado do campo *TAXON 0*; clicar em **NEXT ➤** para passar para o próximo táxon; repetir o procedimento até nomear o último e por fim fechar a janela clicando no **X**; (IMPORTANTE: o *outgroup* deve ser o primeiro táxon a ser inserido e não se deve usar acentos, o que causará erro.)
 5. Desbloquear a matriz para poder ser preenchida: **EDIT ➔ UNLOCKED – DATA ENTRY ALLOWED**;
 6. Inserir os dados da matriz (Figura 12e), digitando os números nas células da tabela em cinza (a célula ativa fica com fundo preto e número branco); para inserir polimorfismos, pressionar a tecla **CTRL** e digitar os estados de caráter em sequência, e depois soltar a tecla **CTRL** (na matriz em vez dos números aparece **\$ ou ***);
 7. Salvando a matriz: **MATRIX ➔ SAVE AS (WINC FORMAT)** e salvar o arquivo da matriz no computador; para abrir uma matriz salva, **FILE ➔ OPEN FILE** e abrir o arquivo;
 8. Busca Heurística (Figura 12f): **ANALYZE ➔ HEURISTICS**. Na nova janela, não há necessidade de mudar os valores padrões para este exercício, que são: *hold*, máximo de árvores para salvar, *mult*N*, número de replicações, *hold/*, número de árvores salvadas por replicação. Para iniciar a busca, clicar em **SEARCH**; quando a

- busca for concluída, o software mudará para a manipulação de cladogramas (Figura 12g) que possui as seguintes informações na parte inferior: número de árvores (*Tree Y of X*, sendo *X* o número de árvores encontradas), número de passos (*L*), índices de consistência (*C*) e de retenção (*R*);

9. Se a análise retornar mais de um cladograma, deve calcular o a árvore de consenso estrito: **TREES ➔ CONSENSUS COMPROMISE ➔ CONSENSUS (STRICT)**. Será criada uma nova árvore, que será a última (e.g., se a busca encontrou 5 árvores, então o consenso será a 6^a);
10. Mostrando sinapomorfias/autapomorfias e transformações (ver Figura 12g); clicar no 1^º e 2^º sinal de + uma vez (5^º e 6^º botões da barra de ferramentas, e no 3^º sinal de + (7º botão) 2 vezes (se os números ficarem uns sobre os outros, aumentar o espaçamento do cladograma);
11. Otimizações: para mostrar as otimizações de caracteres ambíguos, clicar em **OPTIMIZATION ➔ FAST** para mostrar otimizações ACCTRAN, e **OPTIMIZATION ➔ SLOW** para mostrar otimizações DELTRAN; para mostrar os caracteres não ambíguos, clicar em **OPTIMIZATION ➔ UNAMBIG**;
12. Salvando as árvores: **TREES ➔ SAVE TREES TO WINC** para salvar as árvores encontradas (inclusive o consenso, se for o caso) no computador; para abrir um arquivo com árvores salvadas (apenas na janela de manipulação de cladogramas) clicar em **FILE ➔ OPEN FILE** e selecionar o arquivo salvo anteriormente;
13. Salvando um cladograma como figura para ser impresso (Figura 12h): **FILE ➔ CREATE TREE METAFILE** e salvar o arquivo (o formato é **.emf**); usar o programa de sua preferência para imprimir o cladograma (não recomendamos a opção **FILE ➔ PRINT TREE** pois normalmente não funciona); deve ser salvo uma árvore com caracteres não-ambíguos, e uma para cada tipo de otimização (ACCTRAN e DELTRAN);
14. Se for preciso retornar ao editor de matriz, clicar em **INTERFACE ➔ WINDADA**. Obs: se precisar fazer uma nova busca, antes é necessário apagar as árvores produzidas: **TREES ➔ DELETE ALL TREES**.
15. A Figura 13 mostra o cladograma desta análise filogenética.

Orientações para relatório:

3.1. Caráter Homólogo;

Comentário: caráter compartilhado (ou seja, não autapomórfico) com apenas um aparecimento, ou seja, não homoplásico. As opções de resposta são: 1(1) para táxons A, B e C, 3(1) para D, E, G e H, 4(1) exceto para A, 5(1) para D, E e F, 5(2) para G e H, e 7(2) F, G e H.

3.2. Caráter Homoplásico do tipo Convergência;

Comentário: caráter com mais de um aparecimento, sendo cada aparecimento de um estado primitivo diferente: 0 → 1 e 2 → 1, por exemplo. Respostas: 6(0) → 6(2) para táxon E e F e 6(1) → 6(2) para táxon C; 7(0) → 7(1) para táxon A e 7(2) → 7(1) para táxon E.

3.3. Caráter Homoplásico do tipo Paralelismo;

Comentário: caráter com mais de um aparecimento, cada um a partir de um mesmo estado primitivo: 1 → 2 e 1 → 2, por exemplo. Respostas: 2(0) → 2(1) para táxons B+C, D e G, 6(0) → 6(1) para táxons A, B, C e H.

3.4. Caráter Homoplástico do tipo Reversão;

Comentário: caráter que sofre reversão de estado derivado para primitivo. Por exemplo, 0 → 1 e 1 → 0. Lembrando que 2 → 1 só é reversão se o caractere for ordenado ou se o estado primitivo for 1. Resposta: 3(1) → 3(0) para táxon F, e 4(1) → 4(0) para táxon A, pois em ambos os casos ocorreram reversão do estado derivado (estado 1) para o estado primitivo (estado 0).

2. Qual a diferença entre os cladogramas com otimizações ACCTRAN e DELTRAN?

Qual você considera mais viável? Justifique.

Comentário: a diferença se encontra na solução da evolução do caráctere 4. Para a otimização acelerada (ACCTRAN) há o favorecimento de reversões, logo o 4(1) surgiu na base no grupo interno e 4(0) para táxon_A é resultado de reversão (4(1) → 4(0)). Já na otimização atrasada (DELTAN) o favorecimento é para as homoplasias, portanto 4(1) evoluiu independentemente para B+C e para D+E+F+G+H. Sobre qual o aluno considera mais viável, não há uma resposta correta, mas o aluno deve responder coerentemente. Por exemplo, pode-se considerar ACCTRAN mais viável no caso da perda de dentes ao longo da evolução para a origem das aves. Assim, quando do aparecimento das aves atuais (no sentido coronal), a ausência de dentes já era uma realidade. Pode também responder que DELTRAN é a mais plausível, pois dentes é um caráter possível de convergências, como por exemplo, os enormes caninos das morsas e dos tigres dente-de-sabre.

4. Que tipo de grupo (holo, para ou polifilético) forma o que grupo:

4.1. Que possui o caráter 5(2)? Justifique.

Comentário: holofilético, pois os táxons G e H são os únicos descendentes de um mesmo ancestral comum que possui este caráter.

3. Utilizando o cladograma com otimizações aceleradas, dê exemplos (caráter e táxons que o possui) e justifique:

4.2. Que possui o caráter 7(2)? Justifique.

Comentário: *parafilético, pois os táxons F, G e H possuem uma ancestralidade comum baseada em uma sinapomorfia, mas o táxon E está excluído deste agrupamento.*

4.3. Que possui o caráter 2(1)? Justifique.

Comentário: *polifilético, pois este agrupamento é baseado em um caráter homoplástico e também não há um ancestral comum que possua o caráter derivado.*

Comentários:

É importante que o professor entregue somente a figura com os táxons para os alunos, deixando-os livres para a criação dos caracteres, definição dos estados de caráter e preenchimento da matriz. A Tabela 3 e 4 devem ser entregues em branco para os alunos preencherem (e não numerar de 1 a 7, pois pode tendenciar o exercício; sugerimos numerar até 10 e informar que não é necessário criar 10 caracteres). É importante também que o uso do software seja feito individualmente, mas o relatório pode ser feito em equipe. Para um aprendizado melhor, pedir aos alunos que criem modelos em argila dos táxons do exercício. Ter os táxons em mãos é bem mais produtivo que utilizar uma figura.

II – NOME DA ATIVIDADE: Análise Filogenética Morfológica – Táxon Fóssil

Objetivos:

- Realizar uma análise filogenética de táxons hipotéticos, sendo 1 deles fóssil, baseado em caracteres morfológicos, e produzir um cladograma segundo critério da parcimônia máxima e busca heurística.
- Observar a importância dos fósseis para a Sistemática Filogenética, pois, apesar de freqüentemente estarem fragmentados e seu registro ser falho, pode dar importantes informações filogenéticas.

Descrição do ambiente:

- Para realização da atividade é necessário o uso de computadores para executar os programas de análise filogenética.

Material:

- Táxons (hipotéticos) para análise filogenética morfológica: viventes (Figura 11) e fóssil (Figura 14); *OutGroup* representa o grupo externo (*outgroup*) e táxons de A a H e “Tfossil” fazem parte do grupo interno (*ingroup*);
- Tabela de caracteres e polarização (Tabela 3);
- Tabela para preenchimento da matriz de dados (Tabela 4 para táxons viventes e Tabela 5 para táxon fóssil);
- Softwares de análise filogenética NONA (GOLBOFF, 1993) e manipulador de matrizes e cladogramas Winclada (NIXON, 2002), disponíveis em:
 - Nona: <http://www.cladistics.com/nona/nona.exe>
 - Winclada: <http://www.cladistics.com/download/winclada.exe>
- Os arquivos devem ser colocados dentro de uma mesma pasta de arquivos no computador.

[FIGURA 14]

[TABELA 5]

Métodos:

- Atividade bastante simples dos procedimentos básicos em sistemática filogenética morfológica utilizando táxon fóssil. Os passos são os seguintes:
- Escolha dos caracteres, polarização dos caracteres e preenchimento da matriz de dados segundo metodologia da Atividade I; substituir os caracteres do Taxon_F pelo Tfossil, lembrando que os caracteres que não são possíveis serão identificados deve ser preenchidos com “?”,
 - Uso do software Winclada, repetindo os procedimentos da Atividade I;
 - Apenas com os táxons viventes (excluindo o Taxon_F e Tfossil), e produzir cladograma (consenso estrito se necessário) (doravante denominado de “cladograma I”);
 - Com táxons viventes e Tfossil, e produzir cladograma (consenso estrito se necessário) (doravante denominado de “cladograma II”); lembremos que não se deve usar acentos no programa Winclada, pois poderá ocorrer erros;
 - Nas dois procedimentos, não é necessário produzir árvores para otimização AccTRAN e DELTRAN, nem marcar a opção de visualizar os caracteres;

- A Figura 15 mostra os cladogramas produzidos nesta atividade.

[FIGURA 15]

Orientações para relatório:

O aluno deve responder o seguinte questionário após realizar toda a atividade e imprimir os 2 cladogramas, que devem ser idênticos aos da Figura 15. Caso não seja idêntico, o professor deve ajudar o aluno a encontrar os erros da sua matriz de dados.

Questionário: De acordo com os cladogramas que você encontrou, responda:

1. Qual a diferença quanto à qualidade da informação filogenética entre os cladogramas I e II? Comente sobre a importância do uso de táxons fósseis em sistemática filogenética e suas limitações.

Comentário: o cladograma I não permite identificar com exatidão as relações filogenéticas da maioria dos táxons, pois possui muitas poliomias, dificultando assim o entendimento sobre como ocorreu a evolução do grupo e dos caracteres, como também se perde a informação temporal do processo evolutivo. Já a topologia do cladograma II encontra-se totalmente formado por dicotomias, permitindo entender

como ocorreu a evolução dos caracteres como também a ordem temporal dos eventos de cladogênese. Sobre a importância do uso de táxons fósseis, o aluno pode responder: (1) fósseis ajudam a entender melhor as relações filogenéticas dos táxons atuais por se tratarem de formas intermediárias (tendo em vista que nem sempre isso é verdade); (2) fósseis representam uma janela para o passado, auxiliando na polarização de caracteres, e permitindo melhor identificar estados plesiomórficos e apomórficos; e (3) a inclusão de táxons fósseis permite analisar a direção da evolução dos caracteres, como também descobrir que aparentes homologias em táxons atuais representam, sim, homoplasias, e deve ser reavaliadas mais a fundo.

Comentários:

É importante que esta atividade ocorra após a Atividade I, e após a correção do relatório. Assim, o aluno terá fixado melhor as bases da sistemática filogenética para entender de forma eficaz as diferenças entre a Atividade I e II. É importante deixar o aluno tentar encontrar sozinhos os caracteres presentes no Tfossil (que

corresponde ao fóssil do Taxon_F da Atividade I). É importante o professor enfatizar a importância dos fósseis na Sistemática Filogenética. Assim como sugerimos a criação de modelos reais para os táxons da Atividade I, é bastante interessante que os alunos produzissem um modelo do Tfossil.

III – NOME DA ATIVIDADE: Análise Filogenética Molecular

Objetivos:

- Realizar uma análise filogenética de táxons viventes baseado em caracteres moleculares (seqüências de nucleotídeos), e produzir um cladograma segundo critério da parcimônia máxima e busca heurística.

Descrição do ambiente:

- Para realização da atividade é necessário o uso de computadores para executar os programas de análise filogenética, e de internet para acessar o site do NCBI (banco de dados público de seqüências moleculares).

Material:

- Seqüência nucleotídica do RNA ribossômico 12S para os seguintes táxons (códigos das seqüências na Tabela 6, para baixar no site do NCBI):
 - Outgroup: *Lepidotisiren paradoxa* (pirambóia);
 - Ingroup: *Bufo ictericus* (sapo-cururu, Lissamphibia), *Rhinatremma bivittatum* (cobra-cega, Lissamphibia), *Didelphis albiventris* (gambá, Mammalia), *Felis catus* (gato-doméstico, Mammalia), *Struthio camelus* (avestruz, Aves), *Aratinga aurea* (periquito-rei, Aves), *Caiman crocodylus* (jacaré-do-pantanal, Crocodylia), *Paleosuchus palpebrosus* (jacaré-oreo, Crocodylia), *Pelomedusa subrufa* (cágado-africano, Chelonii), *Mabuya frenata* (lagartixa-papa-vento, Squamata) e *Iguana iguana* (símimbú ou iguana, Squamata);
 - Software para alinhamento múltiplo de seqüências ClustalX (THOMPSON et al., 1997), disponível em <http://ftp.ebi.ac.uk/pub/software/dos/clustalx/clustalx1.83.zip>; o arquivo a ser executado se chama *clustalx.exe*, e não pode ser colocado em uma pasta com acentos, pois o programa não aceita acentos;
 - Softwares de análise filogenética NONA (GOLOBOFF, 1993) e manipulador ~~do~~ matrizes e cladogramas Winclada (NIXON, 2002), disponíveis em:

- Nona: <http://www.cladistics.com/nona/nona.exe>
- Winclada: <http://www.cladistics.com/download/winclada.exe>
- Os arquivos devem ser colocados dentro de uma mesma pasta de arquivos no computador.

[TABELA 6]

Métodos:

- Atividade básica dos procedimentos básicos em sistemática filogenética molecular utilizando táxons viventes atuais. Os passos são os seguintes:
- Baixar do **site** do NCBI as seqüências de nucleotídeos do RNA ribossômico (subunidade 12S) (Figura 16a-c):
 - Entrar no endereço da internet <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>;
 - Escolher no campo **Search** a opção **Nucleotide** (Figura 16a);
 - Digitar no campo **for** o código da seqüência que deseja visualizar (Tabela 6), e clicar em **GO**; a busca não encontrará a seqüência que queremos, mas todo a seqüência do DNA mitocondrial;
 - Após aparecer o resultado da busca (Figura 16a), clicar no *link* com valor igual ao **accession number**,
 - Aparecerá na tela as informações sobre o taxon, sua classificação, local de publicação da seqüência e outras informações. Abaixo disso há a lista de genes presentes no DNA mitocondrial. Procure pela linha que possui as palavras **product="12S ribosomal RNA"**, e clique no *link* que fica ao lado esquerdo, com a palavra **rRNA** (Figura 17b). Ao fazer isso estaremos selecionando apenas a seqüência que queremos;
 - Na nova tela (Figura 16c), selecione a opção **FASTA** no campo **Display**, para mostrar apenas a seqüência que queremos, sem nenhuma outra informação, e em um formato que será usado pelo programa de alinhamento. Copie o conteúdo da tela, a partir do símbolo > até o final da seqüência para o programa Bloco de Notas (do Windows). Modifique a primeira linha, colocando após o símbolo >, o nome da espécie (substitua o espaço por sobrescrito _). Deve ficar desta forma:
- >**Caiman_crocodylus**
CAACTAAAGGGCTTAGTCCTGGCTTCCATTAGCTGTTACC...

- Após corrigir a primeira linha (sem esquecer de trocar espaço em branco do nome do táxon por sobrescrito) o arquivo deve ser salvo. Escolha um nome fácil, como por exemplo **Caiman_crocodylus.txt**.
- Repita o procedimento de download das seqüências para todos os táxons;
- Alinhamento múltiplo de seqüências:

- Abra o programa ClustalX, executando o arquivo **clustalx.exe** (Figura 16d);
- A primeira seqüência deve ser aberta com o menu **FILE ➔ OPEN SEQUENCES**;
- As demais seqüências devem ser abertas com a opção **FILE ➔ APPEND SEQUENCES** (Figura 16e);

- Após abrir todas as seqüências (Figura 16f), o alinhamento múltiplo é feito selecionando a opção **ALIGNMENT ➔ DO COMPLET ALIGNMENT** (Figura 16g). Na janela de opções não é necessário fazer mudanças. Para fazer o alinhamento, clique em **ALIGN**, e espere alguns segundos para o programa terminar o alinhamento;
- Após o alinhamento, é necessário salvar os dados para abrir no Winclada. Para isto, clique em **FILE ➔ SAVE SEQUENCES AS....** Na nova janela, escolha a opção **GDE** (formato que será aberto no Winclada) no campo **Format** (Figura 16h). Clique em **OK**.
- Abrindo o arquivo com seqüências alinhadas no Winclada:
- Abra o Winclada e clique em **FILE ➔ OPEN FILE**. Na nova janela (Figura 17a), selecione a opção **GDE/FASTA files (*.gde, *.fst)** no campo **Nome do Arquivo**. Selecione o arquivo **.gde** que você salvou no ClustalX, e clique em **ABRIR** (Figura 17b).
- Numerar táxons e caracteres a partir do número 1: **VIEW ➔ NUMBER ALL ITEMS FROM 1**;
- O **outgroup** deve ser o primeiro táxon da lista. Clique duas vezes sobre o **outgroup (Lepidosiren paradoxa)** e clique no menu **TERMS ➔ MOVE SELECTED TERMS TO BEGINNING** (Figura 17c);
- Execute a busca heurística segundo metodologia da Atividade I, e salve o cladograma (Fig. 17d).
- A Figura 18 mostra a MPT da Atividade III.

[FIGURA 16]

[FIGURA 17]

[FIGURA 18]

Orientações para relatório

O aluno deve responder o seguinte questionário após realizar toda a atividade e imprimir os 3 cladogramas, que devem ser idênticos aos da Figura 18. Caso não seja idêntico, o professor deve ajudar o aluno a encontrar os erros da sua matriz de dados. É importante que a topologia das 3 árvores sejam mantidas e que o número de passos seja igual a 1788.

Questionário: De acordo com o cladograma que você encontrou, responda:

1. Asuma as seguintes definições sobre Reptilia: (1) Reptilia no sentido tradicional, incluindo quelônios, lagartos e crocodílios, e somente estes; (2) Reptilia na seguinte definição filogenética: "Reptilos é formado pelo ancestral comum mais recente entre quelônios e lagartos, assim como todos os seus descendentes" (cf. Kischlat & Timm, 2006).

1.1. No sentido tradicional, os répteis formam um clado? A hipótese reptiliana tradicional é holofilética ou parafilética? Para formar um clado (e consequente holofilétismo), qual grupo deve ser considerado como sendo réptil?
Comentário: um clado, por definição, é todo agrupamento holofilético, o que não ocorre com os répteis dentro do sentido tradicional (senso-comum) pois formam um agrupamento parafilético, a não ser que as aves (Aratinga e Struthio) passem a ser considerados répteis, o que contraria o senso-comum.

1.2. No sentido filogenético acima definido, Reptilia forma um clado? Qual táxon, comumente considerado um réptil, passa a não ser mais considerado um réptilio? Justifique as respostas.

Comentário: no sentido filogenético, Reptilia forma um clado, sendo que crocodílios estão excluídos de Reptilia, mas o senso-comum sempre os considerará como répteis.

1.3. O que passa a ser mais conflituoso? Considerar as aves como sendo répteis ou considerar crocodílios não mais como répteis, mas sim tratado, juntamente com as aves, sob uma denominação distinta, no caso, arcossáurios?

Comentário: deve ser entendido que a linguagem vernacular utiliza o senso-comum,

e a linguagem científica procura ser acurada e específica. Nem sempre o conceito formado dentro do senso-comum é suportado metodologicamente. Assim, deve ser separado o que é um réptil (*do latim, reptilis, rastejar*), que representa um vernáculo referente ao senso comum, do que é um réptilio (de *Reptilia*, aportuguésamento de um nome latino formal). Crocodílios podem não ser considerados réptilos, mas nunca deixarão de ser considerados répteis; da mesma forma, aves podem ser considerados réptilos, mas jamais serão reconhecidos como répteis.

2. Em qual nó estaria posicionado o ancestral **mais recente** comum de: (1) quelônios e lagartos; (2) crocodílios e aves; (3) quelônios, lagartos, crocodílios e aves; (4) quelônios, lagartos, crocodílios, aves e mamálios; (4) quelônios, lagartos, crocodílios, aves, mamálios e lissamfibios?

Comentário: nos nós que unem os táxons em questão, ou, de outra forma, no ponto de divergência evolutiva entre os táxons em questão. Os nós devem ser assinalados sobre o cladograma da figura 18, guiando-se pelos táxons utilizados na construção deste cladograma

3. Denomine os clados em conformidade com as seguintes definições filogenéticas:

(1) **Arcossáurios** é o clado definido pelo ancestral comum mais recente entre crocodílios (e.g., Caiman, *Palaeosuchus*) e aves (e.g., *Struthio*, Aratinga), assim como todos os seus descendentes; (2) **Avenetatarsálios** é o clado composto por todos os táxons filogeneticamente mais próximos de aves do que de crocodílios; (3) **Crocodilotársios** é o clado composto por todos os táxons filogeneticamente mais próximos de crocodílios do que de aves; (4) **Sáurios** é o clado definido pelo ancestral comum mais recente entre crocodílios (e.g., Caiman, *Palaeosuchus*) e lagartos (e.g., Iguana, *Mabúia*), assim como todos os seus descendentes; (5) **Reptilios** é o clado definido pelo ancestral comum mais recente entre quelônios (e.g., *Pelomedusa*) e lagartos, assim como todos os seus descendentes; (6) **Sinapsídos** é o clado composto por todos os táxons filogeneticamente mais próximos de mamálios (e.g., *Didelphis*, *Felis*) do que de réptilos; (7) **Saurópsidos** é o clado composto por todos os táxons filogeneticamente mais próximos de réptilos do que de mamálios; (8) **Amniotas** é o clado definido pelo ancestral comum mais recente entre mamálios e réptilos, assim como todos os seus descendentes; (9) **Tetrápodes** é o clado definido pelo ancestral comum mais recente entre mamálios e

lissanfíbios (*e.g.*, *Bufo*, *Rhinatrema*) , assim como todos os seus descendentes; (10) **Tetrapodomorfos** é o clado composto por todos os táxons filogeneticamente mais próximos de amniotas do que de peixes-pulmonados (*e.g.*, *Lepidosiren*). Comentário: os nomes devem ser escritos sobre o cladograma da figura 18, guiando-se pelos táxons utilizados na construção deste cladograma.

4. Dentro dos clados supracitados, qual deles representam clados-coronais e qual deles representam clados-estemáticos? No caso dos clados-estemáticos, quais representam clados-totais?
- Comentário: Clados-coronais: Arcossáurios, Sáurios, Reptílios, Amniotas e Tetrápodes. Porque são definidos pelo ancestral comum **mais recente** de, pelo menos, dois táxons com representação atual (vivente), e incluem todos os descendentes deste ancestral, viventes ou fósseis. Clados-estemáticos: Avenmetatarsálios, Crocodilotársios, Sinárpídos, Saurópsidos, Tetrapodomorfos. Porque é formado por um clado-coronal e parte ou totalidade dos sucessivos táxons fósseis externos a ele, formando uma linhagem. Todos os exemplos de clados-estemáticos também representam clados-totais pois incluem **toda** a linhagem fossil de um clado-coronal, conhecida e desconhecida, até o limite da linhagem de outro clado-coronal.
5. Dentre as definições supracitadas, quais são as definições nodais e quais são as definições estemáticas?
- Comentário: Definições nodais: Arcossáurios, Sáurios, Reptílios, Amniotas e Tetrápodes. Pois utiliza a ancestralidade comum **mais recente** entre, pelo menos, dois membros do clado. Definições estemáticas: Avenmetatarsálios, Crocodilotársios, Sinárpídos, Saurópsidos, Tetrapodomorfos, pois utiliza a ancestralidade de um táxon, e toda a sua descendência, excluindo a linhagem de outro táxon. Pode ser também explicado como todas as formas filogeneticamente mais próximas de um táxon do que de outro.

Um dos principais materiais de referência sobre sistemática filogenética em língua portuguesa, escrito por brasileiro. É o livro básico para quem quer conhecer mais sobre sistemática filogenética, utilizando o critério da parcimônia máxima e caracteres morfológicos.

***Skelton & Smith, 2002* (inglês)**

Uma ferramenta áudio-visual (CD-ROM), com um livro-texto de acompanhamento, sobre os principais princípios e conceitos sobre sistemática filogenética. Traz conteúdo dinâmico com narrador (em inglês) e exercícios práticos.

AGRADECIMENTOS

A todos que nos ajudaram nesta tarefa, em especial a editora, Profª Lilian de Lemos Timm. DCF agradece a CAPES pelo apoio financeiro nos trabalhos desenvolvidos em seu mestrado. EEK não poderia deixar de mencionar e agradecer ao Sr. Franklin D. Ross e a Srª Donna Richoux, pois são os grandes responsáveis em fornecer a energia necessária para este projeto.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AMORIM, D.S., 2002. *Fundamentos de Sistemática Filogenética*. Holos Editora, Ribeirão Preto. 156p.
- ANDREWS, R.C., 1921. A remarkable case of external hind limbs in a humpback whale. *American Museum Novitates*, 9:1-6.
- DINIZ-FILHO, J.A.F., 2000. *Métodos filogenéticos comparativos*. Ribeirão Preto, Holos. 162p.
- FORTIER, D.C. & KISCHLAT, E.-E. Índices e testes em Sistemática Filogenética: passos básicos. (Neste volume).
- GARDINER, B.G., 1982. Tetrapod classification. *Zoological Journal of the Linnean Society*, London, 74:207-232, 5 figs.
- GOLBOFF, P.A. 1993. NONA version 2.0, program and documentation distributed by the author. San Miguel de Tucuman, Argentina.
- HENNIG, W., 1950. *Grundzüge einer Theorie der Phylogenetischen Systematik*. Berlin: Deutscher Zentralverlag.

SUGESTÕES DE LEITURA COMPLEMENTAR

Amorim, 2002 (português)

- HENNIG, W., 1953. Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insekten. *Beiträge zur Entomologie (Beilageband)*, 3:1-85.
- HENNIG, W., 1966. *Phylogenetic systematics*. Urbana, University of Illinois Press.
- KISCHLAT, E.-E., 2000. Node-based & stem-based definitions of clades: proposition or a notation and comments on some names. P. 32. In: AZEVEDO, A.K. de; HENRIQUES, D.D.R.; CARVALHO, L.B. de; SCHWANKE, C.; SAYÃO, J.M.; CARVALHO, A.B. de & KELLNER, A.W.A., *Boletim de resumos. 2º Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados, 01 a 03 de agosto de 2000*, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro. 60 pp.
- KISCHLAT, E.-E., 2005. Os conceitos de espécie: uma abordagem prática. In: Timm, L. de L. & Cadermatori, C.V. (orgs.), *Métodos de Estudo em Biologia. Cadernos La Salle*, Canoas, 2(1): 11-35, 5 figs.
- KISCHLAT, E.-E., & SCHULTZ, C.-L., 2000. Introdução à classificação dos organismos: considerações sobre sistemática filogenética. Pp. 11-24. In: HOLZ, M. & ROS, L.E. de, *Paleontologia do Rio Grande do Sul*. Porto Alegre.
- KISCHLAT, E.-E. & TIMM, L. de L., 2006. Grandes extinções: problemas de avaliação. *Diálogo*, Canoas, 9(2):69-106.
- KITCHING, I.J.; FOREY, P.L.; HUMPHRIES, C.J. & WILLIAMS, D.M., 1998. *Cladistics. The theory and practice of parsimony analysis*. Second edition. Oxford University Press. xiv+228p.
- LIPSCOMB, D., 1998. *Basics of cladistic analysis*. D. Lipscomb, Department of Biological Sciences, George Washington University, 75 pp. (disponível em formato *.pdf: <http://www.gwu.edu/~clade/faculty/lipscomb>).
- MATOLI, S.R., 2001. *Biologia molecular e evolução*. 1. ed. Ribeirão Preto, SP: Editora Holos, 202 p.
- MARSH, O.C., 1879. Polydactyle horses, recent and extinct. *American Journal of Science (Third Series)*, 17:499-505.
- MARSH, O.C., 1892. Recent polydactyle horses. *American Journal of Science (Third Series)*, 43:339-355.
- NIXON, K.C., 2002. *WinClada ver. 1.00.08*. Published by the author, Ithaca, NY.
- RAVEN, P.H. & JOHNSON, G.B., 2001. *Biology*. 6a. edição. McGraw-Hill Publishing Co., Washington, DC, 1344p.
- SCHNEIDER, H., 2003. *Métodos de análise filogenética: um guia prático*. 2a. edição. Holos Editora, Ribeirão Preto, 114p.

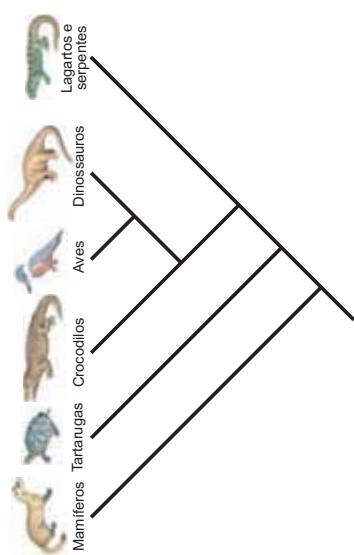
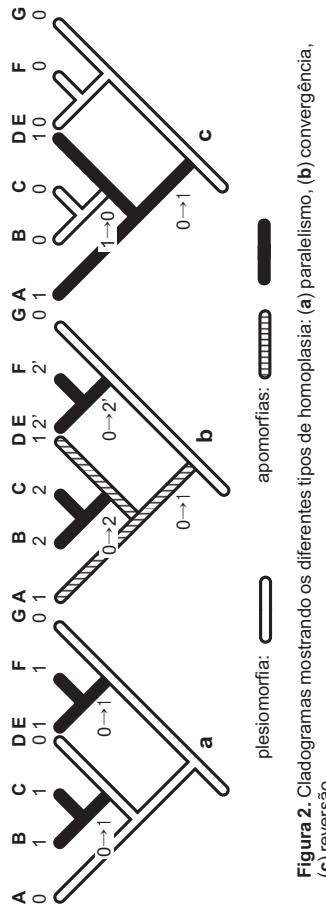


Tabela 2. Exemplo de Matriz de Dados.
Modificado de Raven ζ Johnson (2001).

Táxons	Séries de Transformações					
	1	2	3	4	5	6
Lampréia	0	0	0	0	0	0
Tubarão	1	0	0	0	0	0
Salamandra	1	1	0	0	0	0
Lagarto	1	1	0	0	0	0
Tigre	1	1	1	1	0	0
Gorila	1	1	1	1	1	0
Homem	1	1	1	1	1	1

Tabela 1. Lista de caracteres.

1. Mandíbulas:	ausente (0)	presente (1)
2. Pulmões:	ausente (0)	presente (1)
3. Âmnio:	ausente (0)	presente (1)
4. Pêlo:	ausente (0)	presente (1)
5. Cauda:	presente (1)	ausente (0)
6. Bipedalismo:	ausente (0)	presente (1)

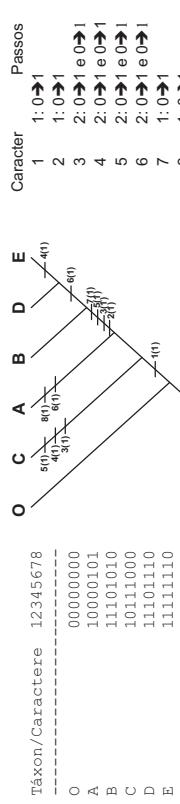


Figura 3. Exemplo de cálculo do número de passos. À esquerda, matriz de dados. No centro, um cladograma e a distribuição das transformações dos caracteres, de acordo com a topologia da árvore. À direita, a contagem do número de passos, utilizando a otimização DelTran, totalizando 12 passos para o cladograma. Para esta topologia, os caracteres 1, 2, 7 e 8 evoluem apenas uma vez, logo possuem 1 passo cada um. Os demais (3-6) evoluem duas vezes, logo possuem 2 passos cada um. A somatória do número de passos de todas as séries de transformação representa o número de passos (tamanho da árvore) do cladograma, que é 4×1 (4 caracteres com 1 passo) + 4×2 (4 caracteres com 2 passos) = 12 passos.

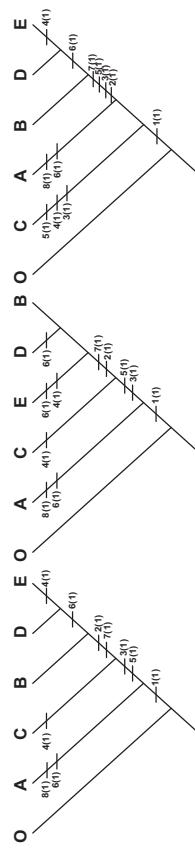


Figura 4. Escolha do melhor cladograma segundo o critério da **parcimônia máxima** e otimização DelTran, que enfatizam paralelismos. Estes três cladogramas são oriundos da matriz fornecida na Figura 3 e se diferenciam apenas quanto ao seqüenciamento dos táxons. O primeiro cladograma (esquerda) possui 10 passos, o segundo (centro) 11, e o terceiro (direita) 12. Logo, segundo este critério, a árvore de **parcimônia máxima** (MPT) é o primeiro cladograma, por possuir menos mudanças evolutivas, ou menos passos.

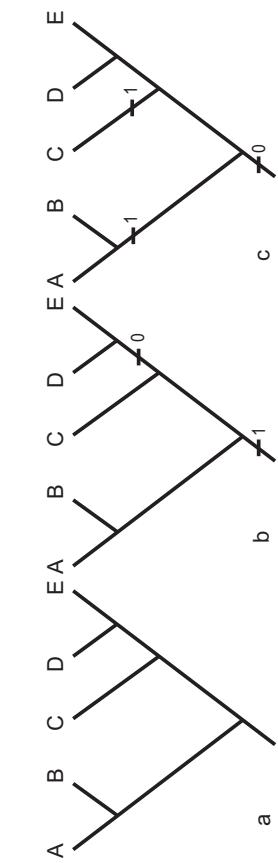


Figura 6. Exemplo de otimizações. (a) Cladograma mais parcimonioso para um determinado problema filogenético. (b) Otimização de um caractér utilizando AccTran. Repare que o estado 0 aparece por reversão. (c) Otimização DeITran, mostrando que o estado apomórfico surge independentemente como paralelismo. O grupo externo foi omitido (estado de carácter 0). Táxons D e E possuem estado de carácter 0 (plesiomórfico). A, B e C possuem estado de carácter 1 (apomórfico).

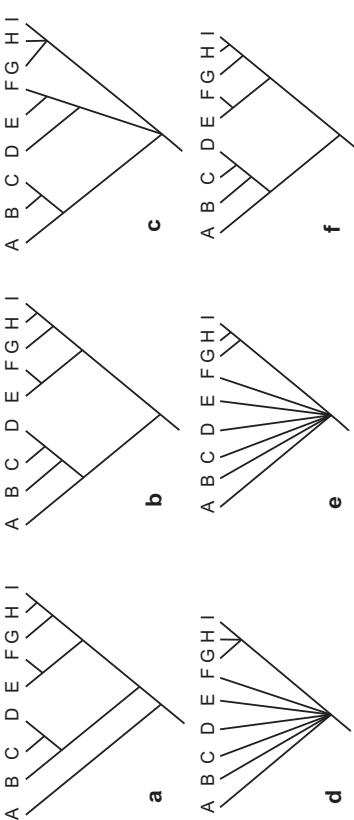


Figura 4. Exemplo de cladograma de consenso. (a), (b) e (c) são árvores alternativas para um mesmo problema filogenético (neste caso, árvores igualmente parcimoniosas). (d) Cladograma de consenso estrito. Observe que o clado (G+H+I) suportado em (a) e (b), colapsa na presença da poliotomia em (c). (e) Cladograma de consenso ou semi-estricto. Observe que o clado (G+H+I) suportado em (a) e (b) continua presente, mesmo na presença de uma poliotomia em (c). (f) Cladograma de Regra Majoritária.

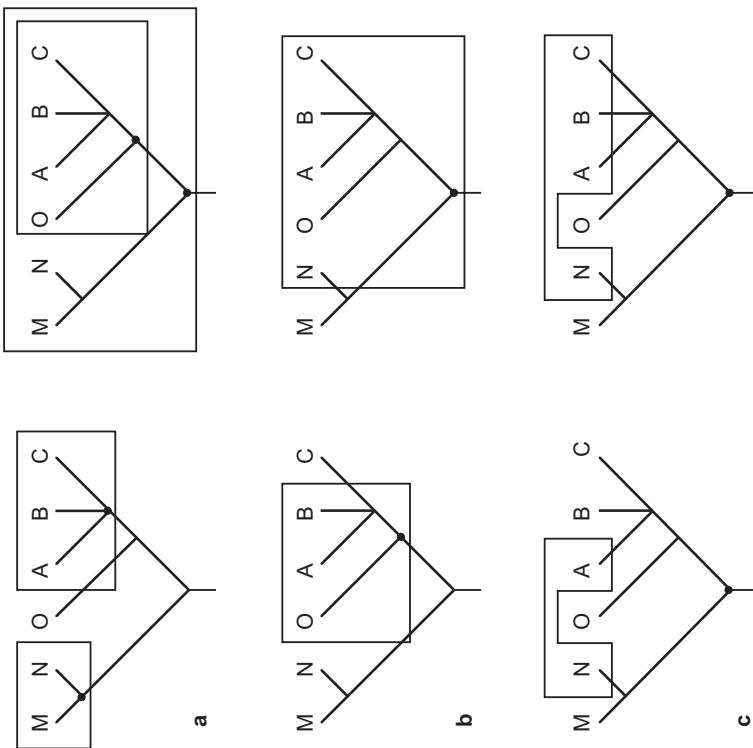


Figura 8. Tipos de agrupamentos encontrados na transferência de conceitos e nomes não-cladistas. (a) **Holofilismo:** ($M+N$), ($A+B+C$), ($M+N+O+A+B+C$) e ($O+A+B+C$) são agrupamentos holofiléticos pois incluem o ancestral comum mais recente (representado por um ●) de todos os termos incluídos, assim como todos os descendentes desse ancestral, podendo ser representados por nomes. (b) **Parafilismo:** ($O+A+B$) é um agrupamento parafilético pois inclui o ancestral comum mais recente de todos os termos incluídos, mas não inclui todos os descendentes desse ancestral (não inclui C). Da mesma forma, ($N+O+A+B+C$), não inclui M. Agrupamentos parafiléticos são também monofileticos, já que seus termos possuem um ancestral mais recente comum incluído. (c) **Polyfilismo:** ($N+A$) e ($N+A+B+C$) foram inicialmente considerados como representando um agrupamento independente dos demais, recebendo, eventualmente, um nome. Posteriormente, foram analisados filogeneticamente e mostraram que suas posições são incompatíveis com a hipótese de parentesco proxíno. A hipótese inicial (sustentáculo de uma denominação), é então refutada e a nomenclatura representativa abandonada.

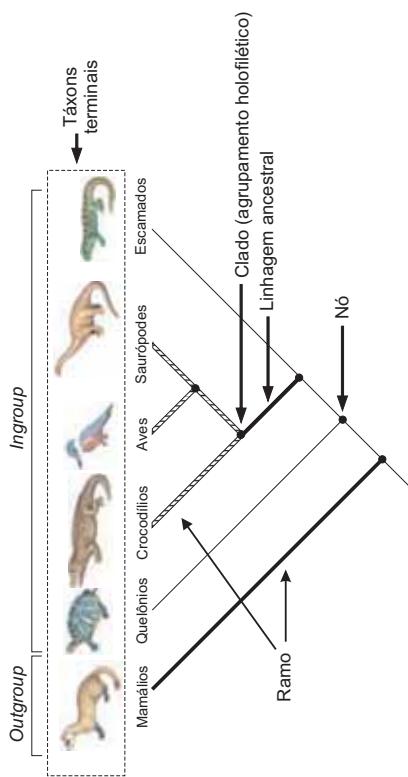


Figura 7. Regiões de um cladograma onde existem informações evolutivas e filogenéticas. Nomenclatura utilizando aportuguêsamento dos nomes latinos formais (compare com a Figura 1).

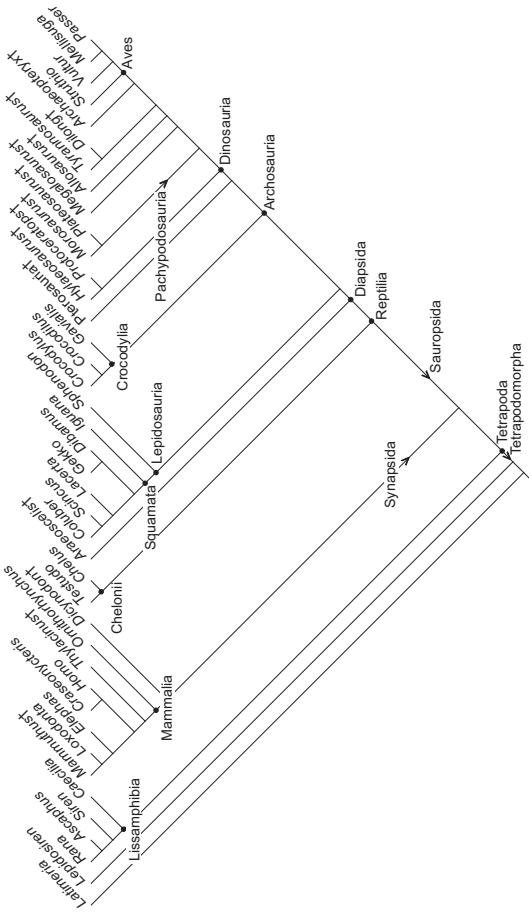


Figura 9. Categorias e definições de clados. Letras maiores representam táxons atuais, letras menores seguido de † representam táxons fósseis, letras gregas α (alfa), β (beta), γ (gamma), δ (delta), ε (épsilon) e ζ (zeta) representam nomes de clados. **Categorias.** ($D+C\vdash B+A$) ou ζ representam um **clado-coronal**, pois é reconhecido por táxons atuais. A existência de táxons fósseis internamente passa a ser uma característica secundária. Clados-coronais são sempre exemplos de clados-coronais (Figura 10). $\zeta=D+A$, Archosauria, Aves. Mammalia são exemplos de clados-coronais (Figura 10). $(Z+(D+C)+(B+A))$ (ou ε), $\gamma+(Z+(D+C)+(B+A))$ (ou δ), $\epsilon+X+(Y+(Z+(D+C)+(B+A)))$ (ou Y), representam **clados-estêmáticos**, pois compreendem o clado-coronal e parte ou totalidade dos sucessivos táxons fósseis externos a ele. Clados estêmáticos podem ser definidos tanto por base-nodal quanto por base-estêmática. Neste sentido, poderiam ser utilizadas as seguintes definições: $\varepsilon=A\sim Y$, $\delta=A+Y$ e $Y=A\sim F$. Tetrapodomorpha, Diapsida e Sauropsida (Figura 10) são exemplos de clados estêmáticos, com notações semelhantes, respectivamente $X+(Y+(Z+(D+C)+(B+A)))$ (ou Y), representa um **clado-total**, pois inclui o clado-coronal e toda a linhagem fossilísta, conhecida e desconhecida, até o limite da linhagem fossilísta conhecida e desconhecida, de outro clado-coronal. Clados-totais são sempre definidos por base-estêmática. Neste sentido, formas fósseis desconhecidas antes de X são também incluídas automaticamente. Sauropsida e Synapsida (Figura 10) são exemplos de clados-totais contrapostos. **Definição apomórfica:** os clados α ($F+E$) e β ($(F+E)+W$) são definidos pela presença de uma apomorfia discriminatória (caracter ou estado de caracten) que todos os membros do clado possuem. A presença de eventuais homoplasias e reversões faz com que esta definição seja frágil e instável. **Definição nodal:** os clados δ e ζ são definidos pela ancestralidade comum mais recente entre, pelo menos, dois membros do clado (ou táxons de referência ou especificadores), e compostos por todos os descendentes deste ancestral, sendo representado por um ● no nó. **Definição estêmática:** os clados γ e ε são definidos pela ancestralidade de um táxon, e toda a sua descendência, não compartilhada por outro táxon. O limite de exclusão na aplicação do nome é representado por uma seta (↔) e representa uma linhagem.

Figura 10. Mapa filogenético nomenclatural contendo nomes comumente utilizados em vertebrados com as definições segundo Kischlitz & Timm (2006). **Archosauria** é definido nodalmente como "o ancestral comum mais recente entre *Crocodylus* e *Megalosaurus*, assim como todos os seus descendentes", formando um clado-coronal, pois inclui aves (sim, aves são dinossauros) e crocodilos viventes, assim como formas fósseis internas. O fato de que *Megalosaurus* seja uma forma fóssil e seja utilizada como referência segue apenas o contexto histórico na proposta original do nome. **Aves** é definido nodalmente como "o ancestral comum mais recente entre *Vultur Struthio* assim como todos os seus descendentes", formando um clado-coronal, pois inclui a totalidade das aves atuais, assim como qualquer forma fóssil interna. **Diapsida** é definido nodalmente como "o ancestral comum mais recente de *Araeoscelis* (extinto), lepidossáurios (lagartos e serpentes) e arcosáurios (crocodilos e aves)", assim como todos os seus descendentes", formando um clado estêmático, pois inclui aves, crocodilos, lagartos, serpentes e formas fósseis externas (arcoescelídios). **Mammalia** é definido nodalmente como "o ancestral comum mais recente de monotremados e têrios, e todos os seus descendentes", formando um cladio-coronal, pois inclui todos os mamíferos viventes. **Sauropsida** é definido estêmaticamente como "a linhagem que culmina em sauropsídeos, *Sphenodon*, lagartos, serpentes e quelônios, na exclusão dos sinapsídos", formando um clado-total, pois inclui aves, crocodilos, *Sphenodon*, lagartos, serpentes e quelônios, e todos os táxons fósseis extensos a estes, conhecidos e desconhecidos, até o limite com a linhagem sinápida. **Synapsida**, por sua vez, é contraposto a Sauropsida, é também definido estêmaticamente como "a linhagem que culmina com mamálios na exclusão dos sauropsídos" formando outro cladio-total, pois inclui mamálios e todos os táxons fósseis extensos a mamálios, conhecidos e desconhecidos, até o limite com a linhagem sauropsídeos. **Tetrapodomorpha** é definido estêmaticamente como "a linhagem que culmina com tetrapodes (lissamfibios, mamálios, quelônios, lagartos, serpentes, crocodilos e aves)", na exclusão dos diprotônicos (peixes-pulmonados), formando um cladio-estêmático, pois inclui a totalidade dos tetrápodes (lissamfibios, mamálios, quelônios, *Sphenodon*, escamados, crocodilos e aves), e todos os táxons fósseis extensos a estes, conhecidos e desconhecidos, até o limite com *Lepidostiren*.

Tabela 3. Tabulação de caracteres e seus estados utilizando os táxons da Figura 11.		
	Caracteres	Estados
1. Rostro	0 → curto 1 → longo	
2. Cauda	0 → bifurcada 1 → lobada	
3. Olhos	0 → redondos 1 → ovais	
4. Boca	0 → sem dente 1 → com dentes	
5. Nadadeira dorsal	0 → sem nadadeira dorsal 1 → nadadeira dorsal curta 2 → nadadeira dorsal longa	
6. Apêndice luminoso	0 → sem apêndice luminoso 1 → apêndice luminoso esférico 2 → apêndice luminoso pentagonal	
7. Escamas	0 → sem escamas 1 → escamas pequenas 0 → escamas grandes	

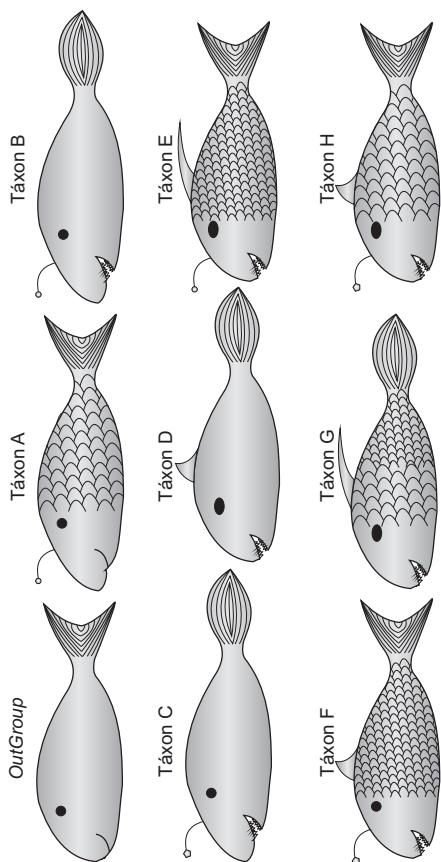


Figura 11. Táxons hipotéticos para atividade de sistemática filogenética morfológica. OutGroup, grupo externo. Táxons A-H, grupo interno (*ingroup*).

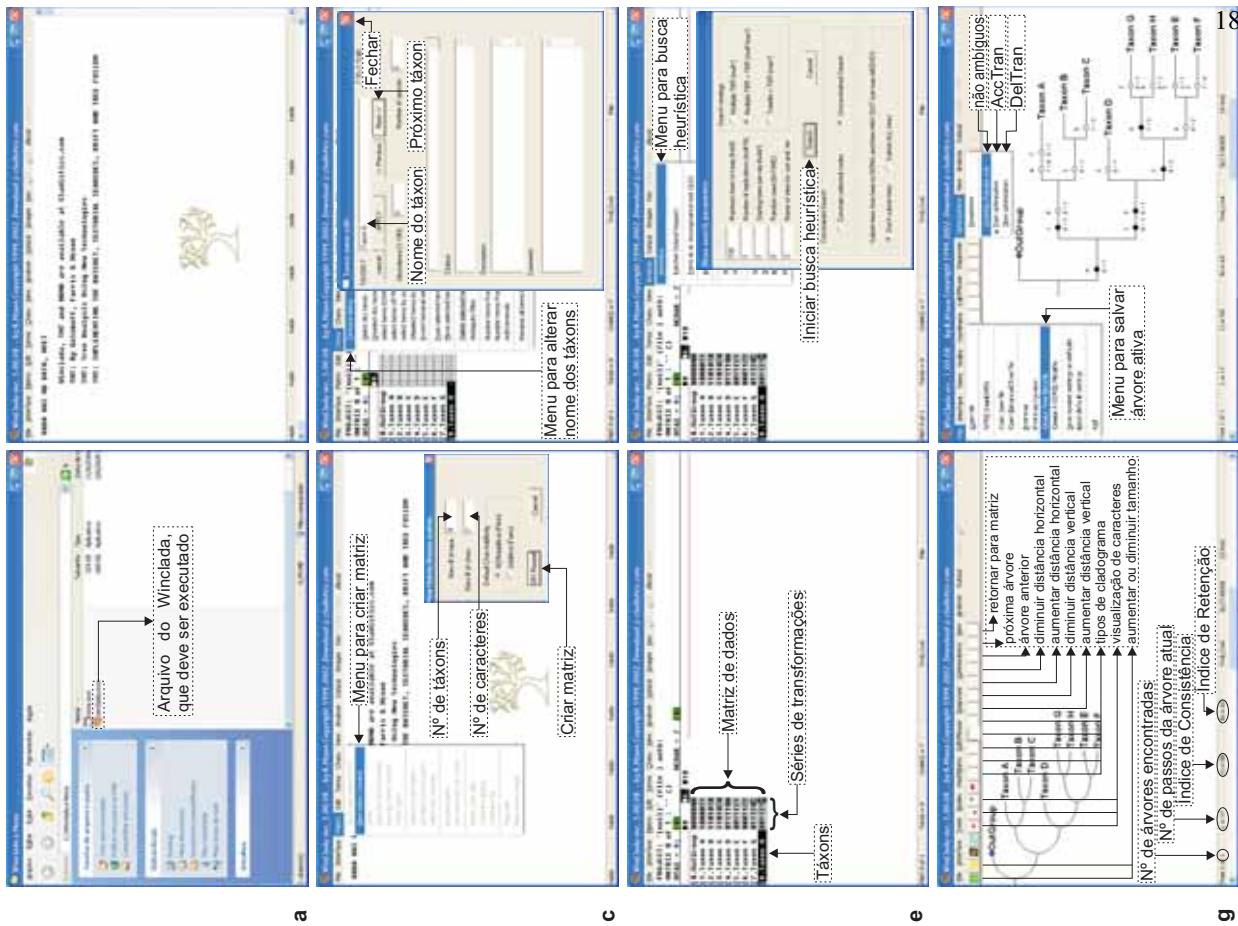


Figura 12. Orientações para uso do Winclada.

Tabela 4. Matriz de dados para os táxons da Figura 11, conforme a tabulação da Tabela 3.

Táxon	1	2	3	4	5	6	7	
OutGroup	0	0	0	0	0	0	0	
Táxon A	1	0	0	0	0	1	1	
Táxon B	1	1	0	1	0	1	0	
Táxon C	1	1	0	1	0	2	0	
Táxon D	0	1	1	1	0	0		
Táxon E	0	0	1	1	2	1		
Táxon F	0	0	0	1	1	2		
Táxon G	0	1	1	1	2	0	1,2	
Táxon H	0	0	1	1	2	1	2	

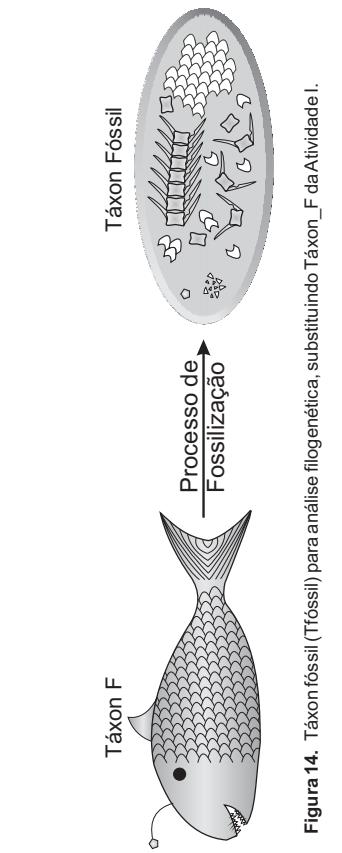


Figura 14. Táxon fossil (Tfóssil) para análise filogenética, substituindo Táxon_F da Atividade I.

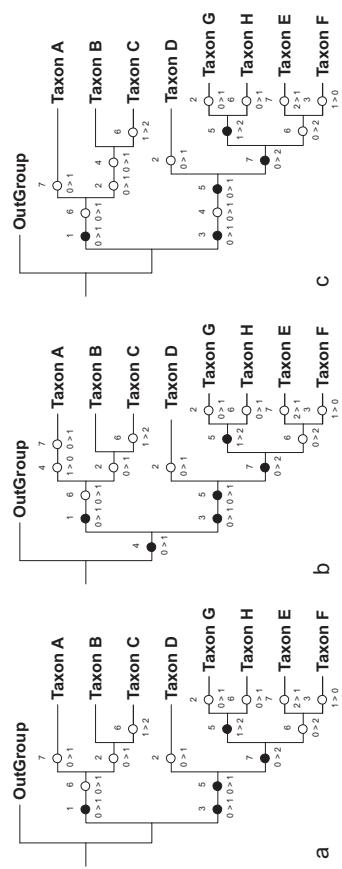


Figura 13. Cladogramas da Atividade I. (a) Caracteres não ambíguos. (b) Otimização AccTran. (c) Otimização DelTran.

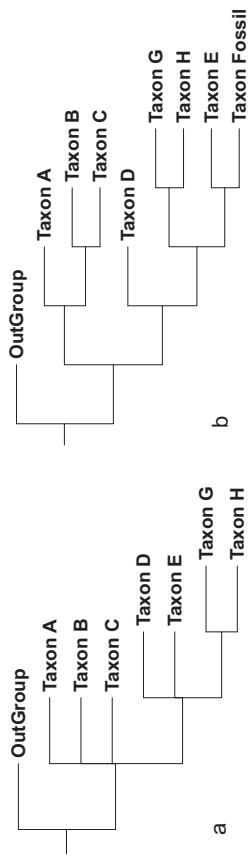


Figura 15. Cladogramas resultantes da Atividade II. (a) Sem o táxon_F e TFossil (cladograma I). (b) Com TFossil (cladograma II).

Tabela 5. Tabulação dos estados de caráter para o Táxon Fóssil (Figura 14), de acordo com caracteres da Tabela 3.							
Táxon	1	2	3	4	5	6	7
Táxon Fóssil	?	?	?	1	?	2	2

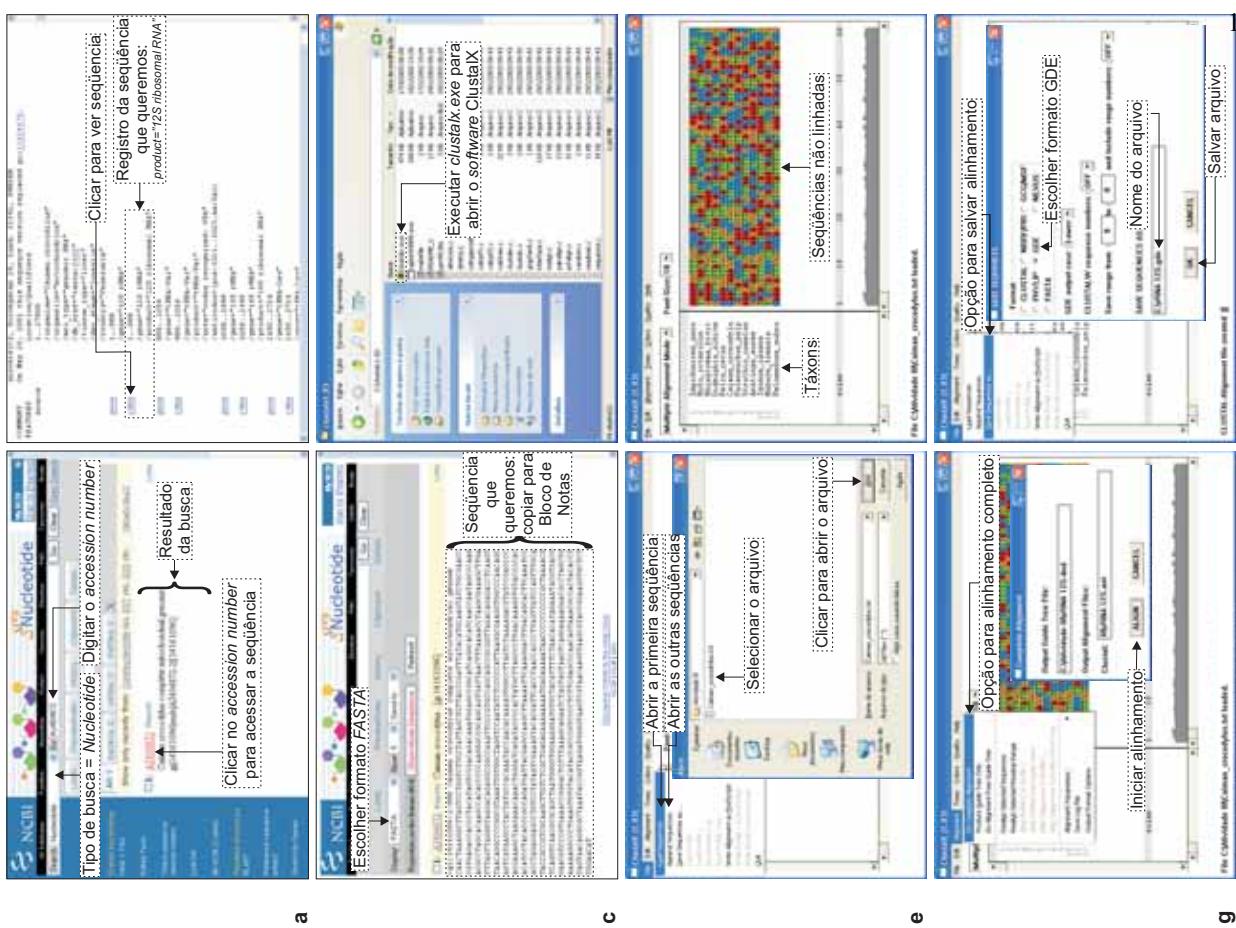


Figura 16. Orientações para download das sequências nucleotídicas da página do NCBI e alinhamento múltiplo com ClustalX.

Tabela 6. Códigos de acesso (*accession number*) das sequências de nucleotídeos para cada táxon da atividade. As sequências devem ser baixadas pelo site do NCBI (www.ncbi.nlm.nih.gov).

Taxon	Código da sequência
<i>Lepidosiren paradoxa</i>	AF302934
<i>Bufo ictericus</i>	DQ158462
<i>Rhinatremabivittatum</i>	AY456252
<i>Didelphis albiventris</i>	AJ628373
<i>Felis catus</i>	NC_001700
<i>Struthio camelus</i>	Y12025
<i>Aratinga aurea</i>	U70740
<i>Caiman crocodilus</i>	AJ404872
<i>Paleosuchus palpebrosus</i>	AY195960
<i>Pelomedusasubrufa</i>	AF039066
<i>Mabuya frenata</i>	AF202624
<i>Iguana iguana</i>	AJ278511

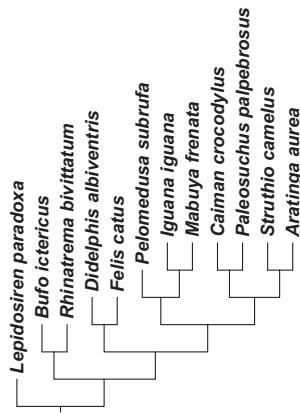


Figura 18. Resultado da Atividade III: cladograma mais parcimonioso (1788 passos).

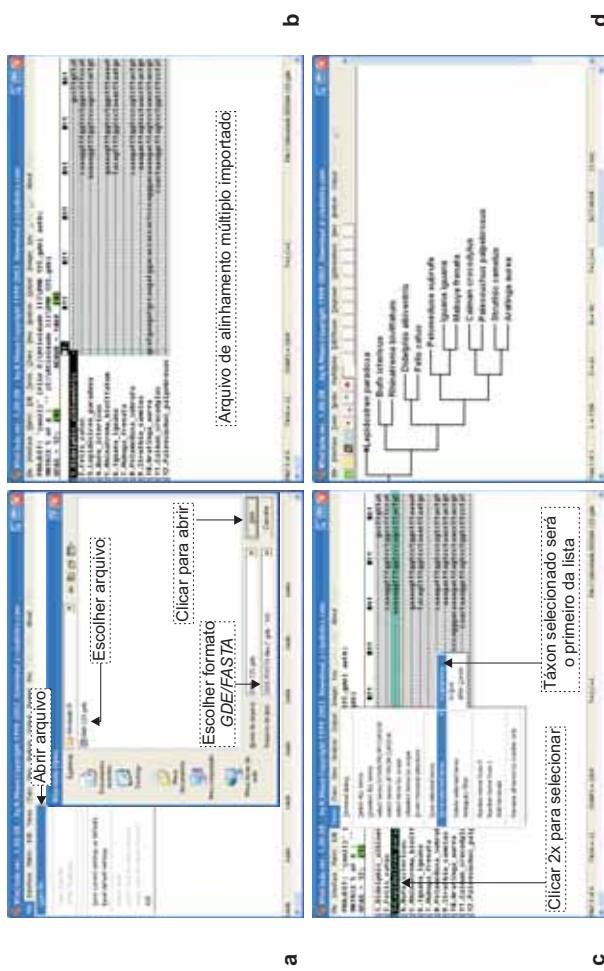


Figura 17. Orientações para uso do Winclada.

ÍNDICES E TESTES EM SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA: PASSOS BÁSICOS

Daniel Costa Fortier

Programa de Pós-Graduação em Geociências, UFRGS
daniel.fortier@ufrgs.br

Edio-Ernst Kischlat

Endereço edio
kischlat@hotmail.com

RESUMO

A Sistemática Filogenética utiliza cálculos estatísticos para fazer a análise de dados e traçar a história filogenética e evolutiva dos organismos, registrando o resultado em uma representação gráfica, o cladograma. Estes podem ser mensurados quanto a sua qualidade e confiabilidade, através de índices e testes de robustez. Os principais índices aplicáveis tanto a uma Série de Transformação quanto a todo um cladograma são: Índice de Consistência (CI), Índice de Homoplásia (HI), Índice de Retenção (RI) e Índice de Consistência Reescalonado (HI). Os principais testes de robustez, aplicados diretamente sobre o cladograma são: Teste de Bootstrap, Teste de Jackknife e Suporte de Bremer, este último utilizado apenas sob o critério de parcimônia máxima. Cada índice e teste têm um método específico de ser calculado, assim como um significado evolutivo e aplicação.

INTRODUÇÃO

A Sistemática Filogenética, ou Cladística, é um sistema de classificação dos organismos (viventes ou fósseis) que se baseia na ancestralidade comum e na homologia dos caracteres. Sua metodologia inclui cálculos estatísticos para a análise dos dados e construção de um cladograma para o estudo filogenético.

Freqüentemente em uma análise filogenética ocorre mais de uma árvore de parcimônia máxima (MPT, *Maximum Parsimony Tree*) que representam hipóteses filogenéticas igualmente viáveis frente aos dados fornecidos. Como visto em Fortier & Kischlat (neste volume), quando nos preparamos com cladogramas igualmente

significativos para uma filogenia, pode-se utilizar o princípio do consenso na construção de um o CLADOGRAMA DE CONSENSO, que utiliza os clados comuns a todas as árvores e transforma os clados conflitantes em politomias.

A qualidade de determinado cladograma, ou o consenso entre, pelo menos, dois cladogramas, não é apenas abordada pelo PRÍNCIPIO DA PARCIMÔNIA MAXIMA, que utiliza o menor número de passos (=mudanças evolutivas), mas também pode-se mensurar a qualidade da informação filogenética contida em um cladograma através de ÍNDICES RELACIONADOS AO CRITÉRIO DE PARCIMÔNIA MÁXIMA e TESTES DE ROBUSTEZ, permitindo a escolha entre filogenias alternativas.

Assim como no artigo anterior de Fortier & Kischlat (neste volume) que aborda os passos básicos da Sistemática Filogenética, foram consultados amplamente os trabalhos de WILLEY *et al.*, 1991; KITCHING *et al.*, 1998; LIPSCOMB, 1998; DINIZ-FILHO, 2000; AMORIM, 2002; SKELTON & SMITH, 2002; e SCHNEIDER, 2003, os quais são, igualmente, indicados para os interessados em aprofundamento. Entretanto, procurando-se evitar múltiplas citações recurrentes, principalmente por causa de informações coincidentes, e visando aumentar a fluidez no texto, suprimiu-se a citação destas referências, exceto quando se justifique a necessidade.

Índices relacionados ao critério de parcimônia máxima

Na tentativa de mensurar a informação filogenética contida nos cladogramas, pela avaliação da relação entre as homoplasias e sinapomorfias, foram criados alguns índices que permitem tanto a identificação da qualidade como também a escolha entre cladogramas alternativos. Os principais índices utilizados são: ÍNDICE DE CONSISTÊNCIA (CI, *Consistency Index*), ÍNDICE DE HOMOPLASIA (HI, *Homoplasy Index*), ÍNDICE DE RETENÇÃO (RI, *Retention Index*) e ÍNDICE DE CONSISTÊNCIA REESCALONADO (RC, *Rescaled Consistency Index*). Cada índice tem um significado e um modo diferente de ser calculado, e podem ser utilizados qualitativamente para um caractere (quer morfológico, quer molecular; sendo as siglas utilizadas em minúsculo) ou para um cladograma (sendo as siglas utilizadas em maiúsculo).

Os índices serão exemplificados utilizando a matriz de dados da Tabela 1, e a sua árvore mais parcimoniosa (MPT; Figura 1).

[TABELA 1]

[FIGURA 1]

Índice de Consistência (CI)

O ÍNDICE DE CONSISTÊNCIA foi o primeiro índice a ser proposto (Kluge & Farris, 1969). O índice de consistência do caractere (*ci*, *character consistency index*) quantifica o número relativo de homoplasias em uma série de transformações (TS), já o índice de consistência total (*ensemble Consistency Index*) quantifica o número relativo total de homoplasias em todas as séries de transformações (TS's) de um cladograma. Variam de zero a 1. Quanto mais próximo de 1, mais próximo do ideal matemático e menor número de homoplasias, e quanto mais próximo de zero, maior o número de homoplasias. O *ci* pode ser utilizado para fornecer distintos pesos a cada caráter numa reanálise, além de mostrar quais caracteres necessitam ser re-examinados no que se refere a comparação entre os estados tabulados (Kitching et al., 1998). O cálculo do índice de consistência do caractere é feito através da seguinte equação:

$$ci = \frac{m}{s}$$

onde *ci* é o índice de consistência, *m* é o número mínimo de transformações (passos) possíveis de determinada TS e *s* o número de transformações (passos) efetivas desta TS em um determinado cladograma.

A letra *m* significa o número mínimo de vezes que esta TS (determinado caractere) pode ter se derivado. Para uma TS binária, o número mínimo de transformações (passos) possíveis é considerar que o estado derivado em todos os táxons são homólogos, ou seja, que o estado surgiu apenas uma vez. Na prática, *m* é o número de estados de caráter de uma TS menos um, ou seja, uma TS binária tem 2 estados, zero e 1, logo o *m* será 1 ($m=2-1=1$). Para uma TS multiestado ternário (0, 1 e 2), *m* será 2 ($m=3-1=2$).

A letra *s* é o número efetivo de vezes que o estado derivado surgiu segundo a topologia de um cladograma. Por exemplo, o valor de *m* para a 4ª série de transformações (TS4) é 1 ($m=2-1=1$), e valor de *s* é 2, pois o estado derivado 4(1) evolui duas vezes (táxon C e táxon E); logo, não sendo homólogos, mas sim homoplásicos.

Logo o *ci* para a 4ª série de transformações (TS4) é:

$$ci = \frac{m}{s} = \frac{1}{2} = 0,5$$

A Tabela 2 mostra o *ci* para todas as TS da matriz de dados da Tabela 1.

[TABELA 2]

O ÍNDICE DE CONSISTÊNCIA foi o primeiro índice a ser proposto (Kluge & Farris, 1969). O índice de consistência do caractere (*ci*, *character consistency index*) quantifica o número relativo de homoplasias em uma série de transformações (TS), já o índice de consistência total (*ensemble Consistency Index*) quantifica o número relativo total de homoplasias em todas as séries de transformações (TS's) de um cladograma. Variam de zero a 1. Quanto mais próximo de 1, mais próximo do ideal matemático e menor número de homoplasias, e quanto mais próximo de zero, maior o número de homoplasias. O *ci* pode ser utilizado para fornecer distintos pesos a cada caráter numa reanálise, além de mostrar quais caracteres necessitam ser re-examinados no que se refere a comparação entre os estados tabulados (Kitching et al., 1998). O cálculo do índice de consistência do caractere é feito através da seguinte equação:

$$CI = \frac{\sum m}{\sum s}$$

onde *CI* é o índice de consistência do cladograma, $\sum m$ é o somatório do número mínimo de transformações (*m*) de cada TS e $\sum s$ é o somatório do número de transformações efetivas (*s*) de cada TS em um determinado cladograma. Logo, o *CI* para o cladograma da Figura 1 é:

$$CI = \frac{1+1+1+1+1+1+1+1}{1+1+1+2+2+2+2+1} = \frac{8}{10} = 0,80$$

Neste exemplo, o cladograma ideal seria aquele com 8 passos, mas a árvore mais parcimoniosa (MPT) possui 10 passos. Os 2 passos a mais é devido à presença de duas homoplasias.

Pode-se ainda considerar um *CI* secundário, excluindo dos caracteres não informativos, ou seja, tanto excluindo as TS's que são constantes no grupo interno (*ingroup*) quanto as TS's que são autapomórficas (estando derivado presente apenas no táxon terminal). Ambas não são importantes para a definição da topologia do cladograma e não estão sujeitas a sofrerem homoplasias. Para a matriz de dados da Tabela 1, temos que a TS1 é constante no *ingroup* e que a TS8 é autapomórfica para o Táxon E. Logo, ambas podem ser retiradas do cálculo do *CI*:

$$CI = \frac{1(TS\ 2)+1(TS\ 3)+1(TS\ 4)+1(TS\ 5)+1(TS\ 6)+1(TS\ 7)}{1+1+2+1+2+1} = \frac{6}{8} = 0,75$$

Índice de Homoplasia (HI)

O ÍNDICE DE HOMOPLASIA (ARCHIE, 1989) tem significado contrário ao índice de consistência: quanto mais próximo de 1, maior a quantidade de homoplasias, e

quanto mais próximo de 0, menor o número de homoplasias e maior proximidade com o ideal matemático. Estes índices são inversamente proporcionais e matematicamente complementares e, da mesma forma que o ci , pode ser utilizado para fornecer distintos pesos a cada caráter numa reanálise, além de mostrar quais caracteres necessitam ser re-examinados no que se refere a comparação entre os estados tabulados (Kitching et al., 1998).

Há duas formas de calcular este índice, e assim como o índice de consistência, pode ser feito tanto para uma TS (hi, character **homoplasy index**) quanto para um cladograma (HI, ensemble **Homoplasy Index**). A primeira forma é partindo do princípio que são complementares:

$$\begin{aligned} ci + hi &= 1 & CI + HI &= 1 \quad ou \\ hi &= ci - 1 & HI &= CI - 1 \end{aligned}$$

Por exemplo, hi para a TS1 (Tabela 2) é zero ($hi=1-1=0$), ou seja, nenhuma homoplasia; já para a para TS4 é 0,5 ($hi=1-0,5=0,5$), ou seja, das duas transformações (passos) efetivas, uma é homoplásica. O HI para o cladograma é 0,2 ($HI=1-0,8=0,2$), ou seja, das 10 transformações (passos), 2 são homoplásicas.

A outra maneira é utilizando o mesmo princípio do índice de consistência. Se este é a relação entre o número mínimo de transformações (passos) possíveis, pelo número efetivo de transformações segundo um determinado cladograma (igual ao número mínimo se não há homoplasias, maior se há homoplasias), então o índice de homoplasia é a relação do número de passos além do mínimo possível (decorrente de homoplasias) pelo número efetivo de passos. Logo:

$$hi = \frac{s-m}{s} \quad e \quad HI = \frac{\Sigma_s - \Sigma_m}{\Sigma_s}$$

Onde $s-m$ (ou $\Sigma_s - \Sigma_m$) significa a quantidade de passos além do mínimo, decorrente de homoplasias. A Tabela 2 mostra o hi para cada TS da matriz de dados da Tabela 1. O HI para o cladograma da Figura 2 é 0,2 ($HI=1-0,8=0,2$).

Da mesma forma que o CI pode ser calculado excluindo os caracteres (TS's) não informativos, o HI também pode ser calculado com a exclusão destes, sem aqueles caracteres que não estão sujeitos a sofrer homoplasias em qualquer que seja a topologia do cladograma. Assim, HI excluindo caracteres não informativos é 0,25 ($HI=1-0,75=0,25$) (Figura 2).

[FIGURA 2]

Índices de Retenção e Índice de Consistência Reescalonado

Embora as TS4 e TS6 tenham o mesmo índice de consistência (Tabela 2), percebe-se que estes têm importância diferente no cladograma mais parcimonioso (Figura 1). Ambos sofrem homoplásia, mas enquanto que a TS4 em seu estado derivado é autapomórfica para os táxons C e E (lembrando que autapomorfias não são importantes para a definição da topologia), o estado derivado da TS6 é autapomórfico para o táxon A, mas é também uma sinapomorfia para os táxons D e E, tendo importância na definição da topologia do cladograma.

Com o objetivo de diferenciar séries de transformações com mesmo ci (ou cladogramas com o mesmo CI), mas com diferentes relações entre autapomorfias e sinapomorfias (homoplásicos ou não), e visando a designação de pesos a cada carácter, Farris (1989) desenvolveu mais dois índices: ÍNDICE DE RETENÇÃO (ri/Ri, **Retention Index**) e ÍNDICE DE CONSISTÊNCIA REESCALONADO (rc/RC, **Rescaled Consistency Index**).

O índice de retenção quantifica a quantidade de sinapomorfias esperadas para uma matriz de dados que é retida (daí o nome) no cladograma, como também a relação entre autapomorfias e homoplasias. É calculada pela equação:

$$ri = \frac{g-s}{g-m} \quad e \quad RI = \frac{\Sigma_g - \Sigma_s}{\Sigma_g - \Sigma_m}$$

onde s e m já são conhecidos, utilizados no ci/CI e hi/HI. A letra g comprehende um novo parâmetro, e representa o menor número de passos para uma TS na pior condição possível, ou seja, uma poliomorfia que envolve todos os táxons (inclusive o *outgroup*). A Figura 2 mostra como encontrar o valor de g para a TS3 da Tabela 1, e a Tabela 2 mostra todos os valores de ri para as TS.

Percebe-se que o ri da TS4 é diferente do ri da TS6, embora possuindo mesmo ci. Isto se deve ao fato que a TS6 retém uma sinapomorfia (para o clado D+E), o que não acontece com a TS4, que é apenas autapomórfica em seus dois passos.

O ri possui valor 1 ($ri=1$) para todas as TS's (TS2, TS3, TS5 e TS7) em que os estados derivados aparecem sob a forma de sinapomorfia ($s=m$) (logo, sem homoplasias). O valor de ri passa a ser menor que 1 e maior que zero ($0 < ri < 1$) para aquelas TS's (TS6) em que os estados derivados aparecem tanto sob a forma de

sinapomorfia ($g > s$), quanto sob a a forma de homoplásia ($s > m$). Por outro lado, o r_i passa a valor zero ($r_i = 0$) nas TS's (TS4) em que todos os estados derivados aparecem como autapomorfias independentes (logo, homoplasias).

Assim, nas TS's informativas (TS2-7, Tabela 2), o cálculo do r_i não possui qualquer problema, mas nas TS's não-informativas, onde podem existir estados derivados constantes em todo o *ingroup* (TS1) ou a presença de apenas uma autapomorfia para um táxon (TS8), os valores de g , s e m possuem o mesmo valor ($g=s=m=1$), e o cálculo matemático não fornecerá valor algum.

$$r_i = \frac{0}{0} = \text{indeterminado}$$

Wiley *et al.* (1991) contornam este problema com um raciocínio biológico. A TS1 comporta uma plesiomorfia para o *ingroup* e uma sinapomorfia constante para todo o *ingroup*. Já a TS8 comporta uma apomorfia para somente um táxon do *ingroup*, caracterizando uma autapomorfia, e o restante do *ingroup*, assim como o *outgroup*, mostra valores plesiomórficos. Um estado compartilhado por todos os membros do *ingroup* (como na TS1) é consistente com todas as topologias possíveis, sendo então não-informativa. Por outro lado, uma autapomorfia (TS8) também é consistente com todas as topologias possíveis para o *ingroup*. Assim, o r_i para a TS1 e TS8 possui valor zero ($r_i=0$).

O cálculo do índice de retenção total (R_I) do cladograma da Figura 1 é:

$$R_I = \frac{17-10}{17-8} = \frac{7}{9} = 0,78.$$

A partir do índice de retenção, é possível calcular o índice de consistência reescalonado (rc/RC) pela equação: $rc=r_i \times ci$ e $RC=R_I \times Ci$. Por exemplo, rc para TS6 (Tabela 4 e Figura 1) é $rc=0,5 \times 0,5=0,25$, e para o cladograma $RC=0,78 \times 0,80=0,62$. Este índice relaciona tanto a medida entre o estado homoplásico de um caráter (ci) quanto seu estado de sinapomorfia/autapomorfia (r_i). Como ci é sempre maior que 0, rc será zero quando r_i for 0, e será 1 quando ambos forem 1.

O rc é mais adequado que o ci na concessão de pesos aos caracteres (TS) numa reanálise visando minimização das consequências oriundas da presença de homoplasias (Kit�hing *et al.*, 1998).

Testes de robustez

Além dos índices descritos anteriormente, há outros índices usados para testar a robustez e confiabilidade de um cladograma, na tentativa de identificar possíveis "ruídos" causados pela presença de homoplasias ou a sensibilidade de um cladograma aos possíveis erros na matriz de dados. Os principais testes usados para este fim são: **Bootstrap** (FELSENSTEIN, 1985), **Jackknife** (LANYON, 1985), e **Supórtie de Bremer** (Bremer's support KÄLLERSJÖ *et al.*, 1992). Estes usados para quantificar a qualidade de clados, e não de TS's ou cladogramas, como os índices vistos anteriormente. Os dois primeiros são calculados através de técnicas de amostragem da matriz de dados original. O último é obtido a partir da análise de cladogramas com número de passos acima do número da árvore mais parcimoniosa (MPT).

Bootstrap e Jackknife

Bootstrap (FELSENSTEIN, 1985) e **Jackknife** (LANYON, 1985) são métodos de re-amostragem de dados da matriz original, que retorna um índice de confiabilidade para cada ramo do cladograma, e não para uma TS ou para toda a árvore. A diferença entre os dois métodos é durante o procedimento de amostragem.

A re-amostragem do *Bootstrap* ocorre da seguinte forma (Figura 3): a partir de uma matriz de dados original é feita uma nova matriz, duplicando algumas colunas e excluindo outras aleatoriamente, mas mantendo o mesmo número de TS. É feito então a busca da MPT com essa nova matriz, que pode ser feito segundo um dos métodos de análise parcimoniosa (e.g., busca exaustiva, heurística, branch-and-bound, etc.). Então é verificado quais os clados do novo cladograma se mantiveram iguais (com os mesmos táxons, não necessariamente mesma topologia) aos clados do cladograma original. Este processo se chama de **replicação**. É realizada então uma grande quantidade de replicações deste procedimento (considera-se viável para o *Bootstrap* pelo menos 1000 replicações), com o objetivo de identificar, para cada clado original, a porcentagem de vezes que ele se manteve igual (quanto aos táxons, não topologia) nas novas árvores produzidas. Quanto maior a porcentagem, mais robusto é o clado. Alguns autores consideram confiáveis clados com valores maiores que 50%, outros com valores maiores que 95%. A escolha do valor mínimo depende do estudo que está sendo feito. Os índices são, então, incluídos sobre a

MPT original, e os clados com valores de *Bootstrap* menores que o mínimo escolhido são colapsados, originando politomias.

As críticas ao método (KITCHING *et al.*, 1998) comportam: o número de caracteres (TS's) deve ser grande (mais de 1.000, preferencialmente 10.000) para que a reamostragem seja bem feita, muito longe das matrizes construídas, mesmo as moleculares; a presença de TS's não-informativas interfere no resultado; clados com suporte grande de apomorfias serão reamostrados mais frequentemente e acabam por receber valores altos e clados suportados por poucas apomorfias, especialmente os homoplásticos, não serão reamostrados com freqüência, e clados suportados por apenas uma apomorfia não-ambígua podem inclusive nem ser reamostrados. Assim, os clados encontrados pelo método são suportados por dados, mas clados não descobertos não podem ser rejeitados.

[FIGURA 3]

Jackknife (LANYON, 1985) é um procedimento muito semelhante ao *Bootstrap* e seu objetivo é ajudar a identificar táxons críticos e problemáticos, que fogem de um padrão suportado pelos demais (KITCHING *et al.*, 1998). Antes de cada replicação (que devem ser muitas assim como no *Bootstrap*) é definido um valor (*cut-off value*) que varia de zero a 100%, que significa o número de TS que serão excluídos para a construção da nova matriz (Figura 4). Os valores normalmente usados são 25%, 37% ou 50%, sendo este último um valor muito alto. Em cada replicação é criada uma matriz a partir da original, excluindo a porcentagem de TS definida anteriormente. Por exemplo, se o valor escolhido é 25% e a matriz original possui 16 TS's, então em cada replicação será construída uma nova matriz com 12 TS's escolhidas aleatoriamente (4 TS's excluídos=25%). Segue então a busca pela MPT em cada replicação, que pode ser feito segundo os métodos de análise parcimoniosa supracitados. Obtem-se, então, um valor, que é a quantidade de vezes (freqüência) que um clado do cladograma original se manteve igual (quanto aos táxons, independente da topologia) nas árvores produzidas em cada replicação. Assim como no caso do *Bootstrap*, defini-se um valor mínimo aceito e aqueles com índice menor é sofrerem colapso.

[FIGURA 4]

KITCHING *et al.* (1998) observaram que o método se restringe a perguntar se existe mais de uma apomorfia suportando determinado clado. Clados suportados por apenas uma apomorfia não-ambígua não serão descobertos enquanto que outros poderão receber valores com pouca relação direta à real quantidade de apomorfias. Assim, não existe garantia de que os dados oferecidos para análise sejam realmente avaliados quanto ao seu total de informação embutido.

A principal diferença entre os dois testes consiste no modo de como é feito a re-amostragem da matriz original em cada replicação. No *Bootstrap* é mantida a quantidade de caracteres em cada replicação, mas alguns são excluídos e outros são copiados (uma ou mais vezes). É justamente esta exclusão e duplicação de caracteres que passa a ser o ponto prejudicial na análise quando a quantidade de caracteres (TS's) é inferior a 10.000. Já no *Jackknife*, é mantida em cada replicação apenas uma porcentagem da quantidade de caracteres (*cut-off value*). Por isso que clados suportados por apenas uma apomofia não-ambígua podem passar despercebidos e outros, suportados por muitas apomorfias ambíguas (homoplasias) podem receber valores altos. É importante lembrar que em cada replicação (nos dois métodos) a re-amostragem é aleatória, portanto em cada replicação é produzida uma matriz diferente.

Na prática, os dois testes informam a robustez de um clado: valor alto, clado mais robusto, ou seja, suportado mais vezes em cada análise e mais consistente filogeneticamente; valor baixo, clado pouco robusto (fraco), suportado menos vezes em cada análise e menos consistência. Os resultados de ambos os testes são similares e coerentes, pois, utilizando a mesma matriz de dados, se um clado é bem avaliado em um, deve ser no outro também. Mas deve-se lembrar que a consistência avaliada é consequência direta da qualidade dos dados inseridos, e novas informações merecem nova avaliação.

Suporte de Bremer (Critério da Parcimônia Máxima)

Suporte de Bremer (Bremer's support KÄLLERJÖ *et al.*, 1992; Branch support, BREMER, 1994), também chamado de índice de decaimento (Decay index DONOGHUE *et al.*, 1992) avalia o número de passos necessários a mais para que um determinado clado sofra colapso, gerando uma politomia (Figura 5). Para fazer a avaliação, deve-se calcular todas as árvores até a condição em todos os táxons do

ingroup formem uma politomia. Partindo-se da MPT (ou do consenso estrito das MPT's), aumenta-se o número de passos além do mínimo, em regista-se o valor em que cada clado individual entra em colapso e quais o que ainda são mantidos. O valor de suporte é a diferença entre o número de passos do cladograma em que um determinado clado entra em colapso e o número de passos da MPT. Se o valor é 1, significa que aquele clado colapsa (forma uma politomia) com mais um passo no cladograma. O Suporte de Bremer é zero para as politomias presentes na MPT.

A fórmula para o Suporte de Bremer é, calculado para cada clado é:

$$b = g - s$$

onde g representa o número de passos da árvore em que determinado clado entra em colapso, e s o número efetivo de passos de um cladograma (*tree length*). Estes são os mesmos utilizados no índice de retenção (r_i), divergindo que nos índices são calculados para cada série de transformação, e aqui é calculado para cada clado. A Figura 6 mostra o cladograma da Figura 1 com os valores de *Bootstrap*, *Jackknife* e Suporte de Bremer.

[FIGURA 5]

Os testes de robustez não são calculados para o clado que reúne todo o *ingroup* ou mesmo todos os táxons (*outgroup+ingroup*), pois estes se mantêm sempre com os mesmos táxons em todos os cladogramas possíveis: *Bootstrap*=100, *Jackknife*=100 e *Bremer*= $\Sigma g - \Sigma s$ (ou seja, maior número possível de passos menos o número efetivo de passos de um cladograma, g e s são os mesmo usados no índice de retenção). A Figura 6 mostra o cladograma da Figura 1 com os valores de *Bootstrap*, *Jackknife* e Suporte de Bremer.

[FIGURA 6]

Na prática, altos índices de decaimento significam clados melhores suportados (filogeneticamente mais robustos) que precisam de muitos passos para serem desfeitos, e baixos índices de decaimento significam clados pouco suportados, que com poucos passos adicionais colapsam o clado.

ATIVIDADES PRÁTICAS

I – NOME DA ATIVIDADE: Cálculo de índices: ci/CI, hi/HI, ri/Ri e rc/RC

Objetivos:

- Realizar uma análise filogenética de táxons hipotéticos baseado em caracteres morfológicos; produzir um cladograma segundo critério da parcimônia máxima e busca heurística, e calcular os índices ci, hi, ri e rc para cada série de transformação (TS) e CI, HI, RI e RC para o cladograma.

Descrição do ambiente:

- Para realização da atividade é necessário o uso de computadores para executar os programas de análise filogenética.

Material:

- Táxons (hipotéticos) para análise filogenética morfológica (Figura 7): *OutGroup* representa o grupo externo (*outgroup*) e táxons de A à H fazem parte do grupo interno (*ingroup*);
- Tabela de caracteres e polarização (Tabela 3);
- Tabela para preenchimento da matriz de dados (Tabela 4);
- Softwares de análise filogenética NONA (GOLBOFF, 1993) e manipulador de matrizes e cladogramas Winclada (NIXON, 2002), disponíveis em:
 - Nona: <http://www.cladistics.com/nona/nona.exe>
 - WinClada: <http://www.cladistics.com/download/winclada.exe>
 - Os arquivos devem ser colocados dentro de uma mesma pasta de arquivos no computador.

[FIGURA 7]

[TABELA 3]

[TABELA 4]

Métodos:

Atividade bastante simples dos procedimentos básicos para cálculo dos principais índices usados em sistemática filogenética, quando utiliza-se o critério da parcimônia máxima.

Os passos são os seguintes:

- Escolha dos caracteres, polarização dos caracteres e preenchimento da matriz de dados segundo metodologia da Atividade I do artigo anterior (Fortier & Kischlat, neste volume);
- Uso do programa WinClada, segundo metodologia da Atividade I do artigo anterior (Fortier & Kischlat, neste volume);
- A Figura 8 mostra o MPT desta análise filogenética.

[FIGURA 8]

Orientações para relatório:

O aluno deve responder o seguinte questionário após realizar toda a atividade, tendo em mãos as Tabelas 3 e 4 e a Figura 8. Caso o cladograma encontrado pelo aluno não for igual ao da Figura 8, o professor deve orientar o aluno a refazer a Atividade I do artigo anterior.

Questionário: De acordo com os cladogramas que você encontrou, responda:

1. Faça uma tabela com os valores de m , s e g e os índices de consistência (ci/Ci), homoplásia (hi/Hl), retenção (ri/Rl) e consistência reescalonada (rc/RC) para cada caractere da matriz de dados e para o cladograma.

Comentário: o aluno deve apresentar uma tabela (Tabela 5), fazendo os cálculos segundo as definições de cada índice. Os valores dos índices podem variar um pouco dependendo do número de casas decimais, por exemplo, $Ci=0,59$ ou $Ci=0,6$.

O Ci e o Rl para o cladograma podem ser obtidos através da fórmula de cada índice ou através dos dados que o Winclada fornece (Figura 9).

[TABELA 5]

[FIGURA 9]

Comentários:

É importante que esta atividade seja realizada somente após a Atividade I do artigo anterior (Fortier & Kischlat, neste volume) ter sido concluído corretamente, pois um erro na matriz poderá causar diferenças nos dados e nos valores dos índices. É importante que o aluno calcule cada valor (m , s , g , ci , hi , ri e rc) manualmente e para todas as séries de transformações, e o que o valor de Ci , Hi , Rl e RC para o cladograma seja calculado através da equação, e não pelos dados fornecidos pelo Winclada.

II – NOME DA ATIVIDADE: Cálculo de Testes de Robustez (Bootstrap & Jackknife)

Objetivos:

- Realizar uma análise filogenética de táxons viventes baseado em caracteres moleculares (sequências de nucleotídeos), produzir um cladograma segundo critério da parcimônia máxima e busca heurística, e realizar os testes de robustez Bootstrap e Jackknife.

Descrição do ambiente:

- Para realização da atividade é necessário o uso de computadores para executar os programas de análise filogenética, e de internet para acessar o site do NCBI (banco de dados público de sequências moleculares).

MATERIAL:

- Sequência nucleotídica do RNA ribossômico 12S para os seguintes táxons para baixar no site do NCBI (códigos das seqüências na Tabela 6):
 - Outgroup: *Lepidostom paradoxa* (pirambóia);
 - Ingroup: *Bufo ictericus* (sapo-cururu, Lissamphibia), *Didelphis albiventris* (gambá, Mammalia), *Felis catus*, (gato-doméstico, Mammalia), *Struthio camelus* (avestruz, Aves), *Aratinga aurea* (periquito-rei, Aves), *Caiman crocodilus* (jacaré-dopantanal, Crocodylia), *Paleosuchus palpebrosus* (jacaré-coroa, Crocodylia), *Pelomedusa subrufa* (cágado-africano, Chelonii), *Mabuya frenata* (lagartixa-papa-vento, Squamata) e *Iguana iguana* (simimbú ou iguata, Squamata)

- Software para alinhamento múltiplo de sequências ClustalX (THOMPSON et al., 1997), disponível em <http://ftp.ebi.ac.uk/pub/software/dos/clustalx/clustalx1.83.zip>; o arquivo a ser executado se chama *clustalx.exe*, e não pode ser colocado em uma pasta com acentos, pois o programa não os aceita;
- Softwares de análise filogenética NONA (GOLOBOFF, 1993) e manipulador de matrizes e cladogramas Winclada (NIXON, 2002), disponíveis em:
 - Nona: <http://www.cladistics.com/nona/nota.exe>
 - Winclada: <http://www.cladistics.com/download/winclada.exe>

Os arquivos devem ser colocados dentro de uma mesma pasta de arquivos no computador.

[TABELA 6]

Métodos:

Atividade básica dos procedimentos básicos para realização dos testes de robustez em sistemática filogenética molecular utilizando táxons atuais.

A metodologia deve seguir os passos da Atividade III do artigo anterior, com os seguintes passos adicionais que devem ser executados antes da busca heurística:

- Clique em **ANALYSE→BOOTSTRAP/JACKKNIFE/CR WITH NONA**. Na nova janela (Figura 10a), coloque 1000 no campo *Number of replications* (número de replicações do *Bootstrap/Jackknife*), 10 no *Number of search reps (mult*N)* (número de replicações da busca heurística) e 10 no *Starting trees per rep (hold/)* (número de árvores para manter em cada replicação da busca heurística). Não é necessário mudar as outras opções. Clique em **BOOTSTRAP** para realizar o teste de *Bootstrap* ou **JACKKNIFE** para realizar o teste de *Jackknife*;

- Espere alguns minutos enquanto o NONA faz a análise. Quando terminar, aparecerá a árvore com o resultado e com cada valor do teste no respectivo nó (Figura 10b). Salve a árvore para cada teste.
- Informações: o valor usado para cálculo da árvore de consenso do resultado do *Bootstrap* e *jackknife* é de 50%. O valor *cut-off* para o *Jackknife* é de 50%.

A Figura 11 mostra a MPT da Atividade II e os cladogramas com valores de *Bootstrap* e *jackknife*.

[FIGURA 10]

[FIGURA 11]

Orientações para relatório

- Os alunos devem responder o seguinte questionário após realizar toda a Atividade III do artigo anterior (Fortier & Kischkat, neste volume) e imprimir 3 cladogramas (MPT, *Bootstrap* e *Jackknife*), que devem ser idênticos aos da Figura 11.
- OBS: devido ao processo de re-amostragem do *Bootstrap* e *Jackknife*, os valores de cada clado podem variar um pouco. É importante que a topologia das 3 árvores sejam mantidas e que o número de passos (MP) seja igual a 1788. Os valores em cada ramo podem variar um pouco para cada análise, devido ao próprio método de re-amostragem aleatória. Por exemplo, o mesmo clado pode ter valor igual a 68, 70, ou 72.

- Questionário: De acordo com os cladogramas que você encontrou, responda:
1. Responda V (verdadeiro) ou F (falso) para as seguintes assertivas. Justifique as falsas:
 - a. () *Bootstrap* e *Jackknife* são testes de robustez, ou seja, fornecem dados sobre a qualidade de um clado.
 - b. () Em cada replicação do teste de *Bootstrap*, a re-amostragem gera uma nova matriz que possui apenas uma porcentagem da quantidade de caracteres da matriz original, o *cut-off value*.
 - c. () *Bootstrap* e *Jackknife* são testes aplicáveis para cada série de transformação de um matriz de dados, como também com um valor único para todo o cladograma.
 - d. () O Suporte de Bremer retorna um valor para os ramos de um cladograma. Este valor representa o número adicional de passos (mudanças evolutivas) necessárias para um determinado clado colapsar.
 - e. () O clado que reúne todos os táxons e todo o *ingroup* recebem um valor de *Bootstrap* e *Jackknife* que varia entre zero e 100.

- f. () O Suporte de Bremer é zero para um clado quando o cladograma com 1 (um) passo a mais possui uma poliomia para o mesmo clado.
- Comentário:** **a, Verdadeiro.** **b, Falso.** O texto se refere ao teste de Jackknife. No teste de Bootstrap, a matriz em cada re-amostragem possui o mesmo número de caracteres (séries de transformações). **c, Falso.** O texto se refere aos índices usados em conjunto com a parcimônia máxima (*ci, hi, ri e rc*). Bootstrap e Jackknife quantifica cada ramo de um cladograma. **d, Verdadeiro.** **e, Falso.** Tanto o clado que reúne todos os táxons (*ingroup + outgroup*) quanto o clado que reúne todo o *ingroup* possui um valor para os testes igual a 100, pois os táxons de cada um destes clados são sempre os mesmos. **f, Falso.** O texto se refere a um suporte com valor igual a 1. O valor do Suporte de Bremer é igual a zero quando o clado se encontra colapsado na MPT.
2. Compare os valores do teste de Bootstrap e Jackknife realizado por você e pelo seu colega. Os valores são idênticos? Se não, justifique porque isso ocorreu.
- Comentário:** Os valores dos testes para dois alunos dificilmente serão idênticos, pois devido ao processo aleatório de re-amostragem, diferentes matrizes serão criadas em cada replicação, produzindo cladogramas diferentes, e por consequência, diferentes valores de Bootstrap e Jackknife, mas muito próximos.
3. De acordo com a metodologia do procedimento de re-amostragem do Bootstrap e Jackknife, porque ocorreu o colapso do clado que reúne *Pelomedusa, Iguana* e *Mabuya*? Os valores dos dois métodos são coerentes?
- Comentário:** o colapso ocorreu porque o valor para este clado é menor que o utilizado para o cálculo do consenso, que no caso do Winclada é de 50%, ou seja, este clado se manteve em menos de 50% das replicações de cada teste. Os valores são coerentes. Os valores devem ser semelhantes, pois uma vez que os testes têm como finalidade verificar a qualidade (robustez) de um clado, este deve ser consistente em qualquer que seja o teste. Logo, os valores de Jackknife e Bootstrap não precisam ser iguais, mas semelhantes e possuir uma mesma lógica. Perceba que valores altos para cada teste são praticamente iguais, e que os baixos são também próximos. Não há diferenças grandes, como por exemplo, um valor de 90% em um teste e 60% para o outro teste.

Comentários:

- f. É importante que o aluno tenha concluído corretamente a Atividade III do artigo anterior (Fortier & Kischkat, neste volume) para corretamente realizar a presente atividade. Um erro na criação do arquivo com as seqüências ou no alinhamento múltiplo pode causar grandes diferenças no resultado da atividade proposta. É importante os alunos saberem a diferença metodológica entre os testes de *Bootstrap* e *Jackknife*, e que estes retornam um valor relativo (porcentagem) enquanto que o Suporte de Bremer retorna um valor absoluto.

SUGESTÕES DE LEITURA COMPLEMENTAR

Amorim, 2002 (português)

Um dos principais materiais de referência sobre sistemática filogenética em língua portuguesa, escrito por brasileiro. Sobre os índices, traz conceitos e definições mais aprofundadas (e mais complexas!), além de exemplos.

Skelton & Smith, 2002 (inglês)

Uma ferramenta áudio-visual (CD-ROM), com um livro-texto de acompanhamento, sobre os principais princípios e conceitos sobre sistemática filogenética. Comenta sobre o teste de *Bootstrap* e o Suporte de Bremer, com exemplos.

AGRADECIMENTOS

A todos que nos ajudaram nesta tarefa, em especial a editora, Profª Lilian de Lemos Timm. DCF agradece a CAPES pelo apoio financeiro nos trabalhos desenvolvidos em seu mestrado. EEK não poderia deixar de mencionar e agradecer ao Sr. Franklin D. Ross e a Sra. Donna Richoux, pois são os grandes responsáveis em fornecer a energia necessária para este projeto.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AMORIM, D. S. 2002. *Fundamentos de Sistemática Filogenética*. Holos Edito², Ribeirão Preto.

- BREMER, K. 1994. Branch support and tree stability. *Cladistics*, **10**:295–304.
- DINIZ-FILHO, J. A. F. 2000. *Métodos filogenéticos comparativos*. Ribeirão Preto, Holos. 162p.
- FARRIS, J.S. 1969. A successive approximations approach to character weighting. *Systematic Zoology*, **18**:374–385.
- FARRIS, J.S. 1989. The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistics*, **5**:417–419.
- FARRIS, J.S., V.A. ALBERT, M. KÄLLERSJÖ, D. LIPSCOMB, AND A.G. KLUGE. 1996. Parsimony jackknifing outperforms neighbor-joining. *Cladistics*, **12**:99–124.
- FELSENSTEIN, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution*, **39**:783–791.
- FORTIER, D.C. & KISCHLAT, E.-E. Sistemática Filogenética: passos básicos. (Neste volume).
- GOLOBOFF, P.A. 1993. NONA version 2.0, program and documentation distributed by the author. San Miguel de Tucuman, Argentina.
- KLUGE, A.G. & J.S. FARRIS. 1969. Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Systematic Zoology*, **18**:1–32.
- LIPSCOMB, D., 1998. *Basics of cladistic analysis*. D. Lipscomb, Department of Biological Sciences, George Washington University, 75 pp. (disponível em formato *.pdf: <http://www.gwu.edu/~clade/faculty/lipscomb/>).
- NIXON, K. C. 2002. *WinClada ver. 1.00.08*. Published by the author, Ithaca, NY.
- SCHNEIDER, H. 2003. *Métodos de análise filogenética: um guia prático*. 2a. edição. Holos Editora, Ribeirão Preto.
- SKELTON, P. & A. S. SMITH. 2002. *Cladistics - A Practical Primer on CD-ROM*. Cambridge University Press, Cambridge.
- THOMPSON, J. D., GIBSON, T. J., PLEWNIAK, F., JEANMOUGIN, F. AND HIGGINS, D. G. (1997). The CLUSTALX windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. *Nucleic Acids Research*, **25**:4876–4882.
- WILEY, E. O.; SIEGEL-CAUSEY, D; BROOKS, D. R.; FUNK, V. A. 1991. *The Compleat Cladist: A Primer of Phylogenetic Procedures*, University of Kansas Museum of Natural History Press, Lawrence, Kansas, 158 pp.

Tabela 1. Matriz de dados hipotéticos. O, grupo externo (<i>outgroup</i>); A-E, grupo interno (<i>ingroup</i>). Modificado de Wiley et al. (1991).							
Táxon	Séries de Transformações (TS)						
	1	2	3	4	5	6	7
O	0	0	0	0	0	0	0
A	1	0	0	0	1	0	1
B	1	1	0	1	0	1	0
C	1	0	1	1	0	0	0
D	1	1	1	0	1	1	0
E	1	1	1	1	1	1	0

Índices	Séries de Transformações								Somatório (Σ)
	TS1*	TS2	TS3	TS4	TS5	TS6	TS7	TS8*	
m	1	1	1	1	1	1	1	1	6
s	1	1	1	2	1	2	1	1	8
g	1	3	2	2	3	3	1	17	15
$ci=(m/s)$	1	1	1	0.5	1	0.5	1	0.8	0.75
$hi=(s-m)/s$	0	0	0	0.5	0	0.5	0	0.2	0.25
$ri=(g-s)/(g-m)$	0	1	1	0	1	0.5	1	0.78	0.78
$rc=ri*ci$	0	1	0	1	0.25	1	0	0.62	0.59
									$RC=RI \times CI$
									$RI=(\Sigma g - \Sigma s)/(\Sigma g - \Sigma m)$

Tabela 2. Valores de m , s , g , ci , hi e ri para cada TS da matriz de dados da Tabela 1, assim como o Σm , Σs , Σg , CI , HI , RI e RC para o cladograma mais parcimonioso. TSs não-informativos indicados por (*). O somatório primário ($\Sigma TS(1^*)$) comporta a totalidade das TSs, já o somatório secundário ($\Sigma TS(2^*)$) comporta apenas as TSs informativas (TS2-7).

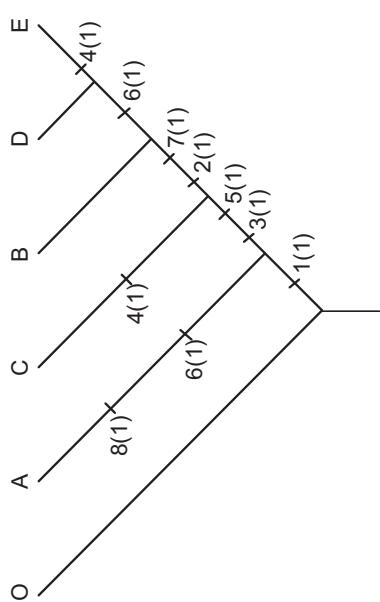


Figura 1. MPT para a matriz de dados da Tabela 1. Os números representam as mudanças evolutivas: $C(e)$, onde C é a TS e e é o estado de carácter derivado. Passos: 1f; $CI=0.80$; $HI=0.20$; $RI=0.78$; $RC=0.62$; CI excluindo caracteres não informativos=0.75; HI excluindo caracteres não informativos=0.25. Modificado de Wiley *et al.* (1991).

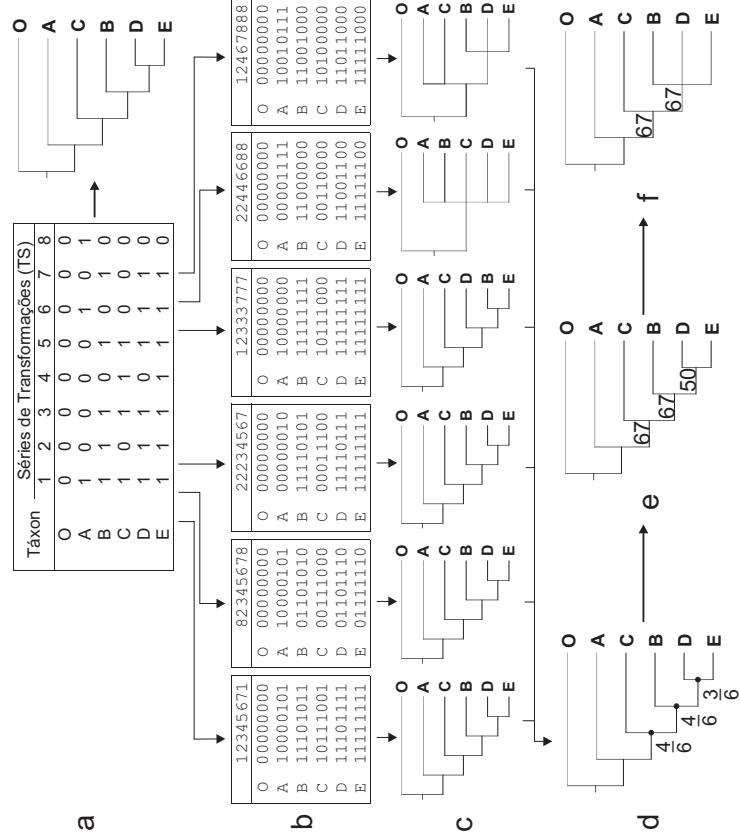


Figura 2. Exemplo de como calcular o valor de g , utilizando uma poliotomia com todos os táxons (inclusive o outgroup). (a) 4 passos considerando 3(0) para a raiz. (b) 2 passos considerando 3(1) para a raiz. Logo, o menor número de passos na pior situação possível (g) é 2. Modificado de Wiley et al. (1991).

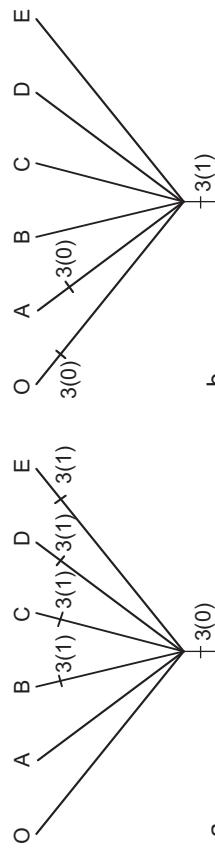


Figura 3. Método de re-amostragem do Bootstrap. (a) Matriz de dados original e MPT. (b) Seis replicações, cada uma com diferentes colunas duplícadas/excluídas. (c) MPT para cada replicação (consenso estrito quando é encontrado mais de um cladograma). (d) Cladograma original com as frações da quantidade de vezes que os táxons de um clado original se mantêm nas replicações pela quantidade de replicações. (e) Fração - convertida em porcentagem (comumente não se grava o sinal de porcentagem). (f) Cladograma final pelo método, com colapso dos ramos que possuem porcentagem menor ou igual a um valor pré-definido, no caso 50%.

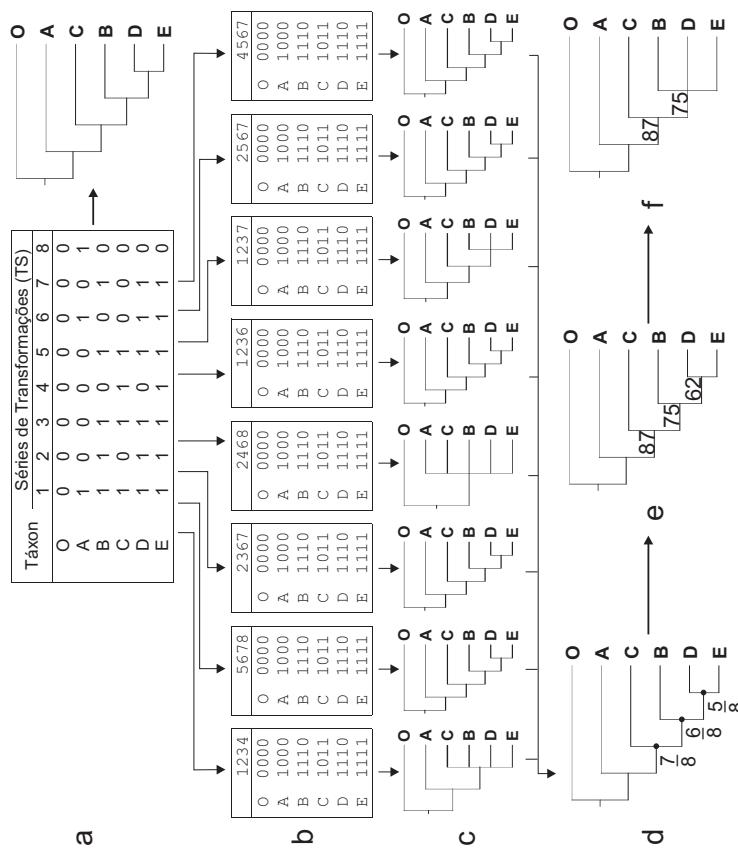


Figura 4. Método de re-amostragem do Jackknife. (a) Matriz de dados original e MPT. (b) Oito replições, cada uma com a mesma quantidade de colunas excluídas (cut-off value), que neste exemplo vale 50%. (c) MPT para cada replicação (consenso estrito quando é encontrado mais de um cladograma). (d) Cladograma original com as frações da quantidade de vezes que os rátions de um clado original se mantêm nas replicações pela quantidade de replicações. (e) Fração convertida em porcentagem (comumente não se grava o sinal de porcentagem). (f) Cladograma final pelo método, com colapso dos ramos que possuem porcentagem menor ou igual a um valor pré-definido, no caso 70%.

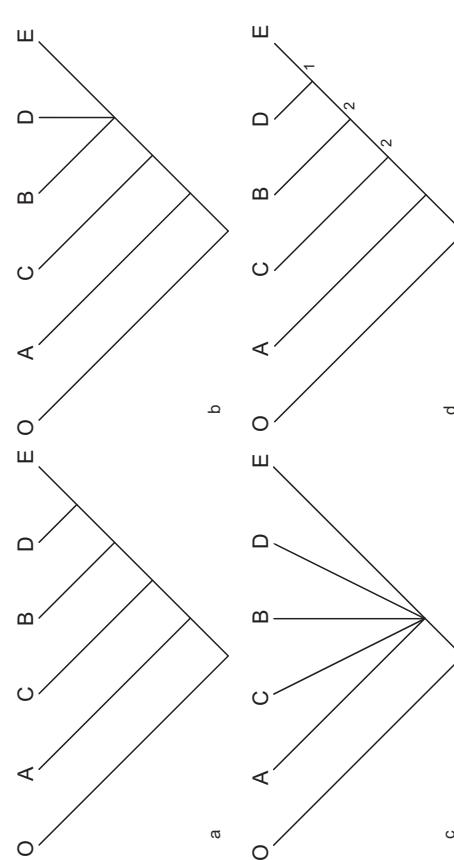


Figura 5. Exemplo de suporte de Bremer. (a) MPT para a matriz de dados da Tabela 1, com 10 passos. (b) Consenso estrito para 2 cladogramas com 11 passos. Perceba que o clado (D+E) colapsou, criando uma poliotomia com o clado C. Logo o suporte de Bremer para este clado é 1 ($11 - 10 = 1$). (c) Consenso estrito de 10 cladogramas com 12 passos. Dessa vez todo o ingroup entrou em colapso, significando que os clados (B+C+E) e (C+(B+D+E)) entram em colapso com 2 passos a mais, logo o Suporte de Bremer vale 2. (d) MPT com os valores do Suporte de Bremer.

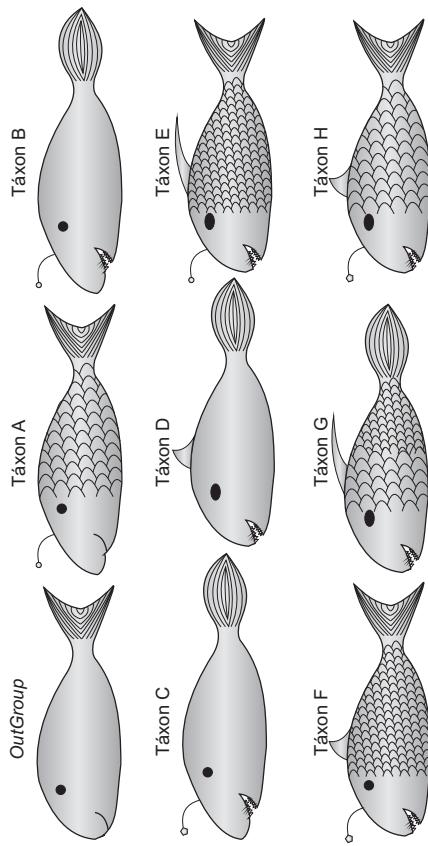


Figura 6. Cladograma da Figura 1 com os valores de *Bootstrap*, *Jackknife* (ambos com 1000 replicações, usando a busca heurística no cálculo das MPT para cada replicação) e Bremer, respectivamente, para cada nó do *ingroup* (exceto para o nó basal deste, como explicado anteriormente).

Figura 7. Táxons para a atividade de sistemática filogenética morfológica. OutGroup, grupo externo. Táxons A-H, grupo interno (*ingroup*).

Tabela 3. Tabulação de caracteres e estados da Figura 7.	
Caracteres	Estados
1. Rostro	0 → curto 1 → longo
2. Cauda	0 → bifurcada 1 → lobada
3. Olhos	0 → redondos 1 → ovais
4. Boca	0 → sem dente 1 → com dentes
5. Nadadeira dorsal	0 → sem nadadeira dorsal 1 → nadadeira dorsal curta 2 → nadadeira dorsal longa
6. Apêndice luminoso	0 → sem apêndice luminoso 1 → apêndice luminoso esférico 2 → apêndice luminoso pentagonal
7. Escamas	0 → sem escamas 1 → escamas pequenas 2 → escamas grandes

Tabela 4. Matriz de dados para os táxons da Figura 7, conforme os caracteres da Tabela 3.						
Táxon	1	2	3	4	5	6
OutGroup	0	0	0	0	0	0
Táxon A	1	0	0	0	0	1
Táxon B	1	1	0	1	0	1
Táxon C	1	1	0	1	0	2
Táxon D	0	1	1	1	1	0
Táxon E	0	0	1	1	1	2
Táxon F	0	0	0	1	1	2
Táxon G	0	1	1	1	2	0
Táxon H	0	0	1	1	2	1

Índices	Séries de Transformações							ΣTS
	TS1	TS2	TS3	TS4	TS5	TS6	TS7	
m	1	1	1	1	2	2	2	10
s	1	3	2	2	4	3	17	Σm
g	3	4	4	2	5	6	5	Σs
$c_i = (m/s)$	1	0.33	0.5	0.5	1	0.5	0.67	Σg
$hi = (s - m)/s$	0	0.67	0.5	0.5	0	0.5	0.33	$Ci = \Sigma m / \Sigma s$
$ri = (g - s)/(g - m)$	1	0.33	0.67	0	1	0.5	0.67	$Ht = (\Sigma g - \Sigma s) / (\Sigma g - \Sigma m)$
$rc = R \times ci$	1	0.11	0.33	0	1	0.25	0.44	$Rt = R \times Ci$

Tabela 5. Valores de m , s , g , c_i , hi , ri e rc para cada TS da matriz de dados da Tabela 4, assim como o Σm , Σs , Σg , Ci , Ht , Rt e RC para o cladograma mais parcimonioso.

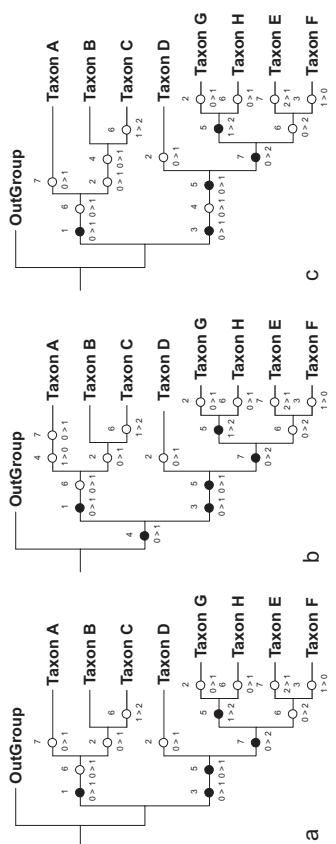


Figura 8. Cladogramas da Atividade I de Fortier & Kischlat (neste volume). (a) Caracteres não ambíguos. (b) Optimização AccTran. (c) Optimização DeltTran.

Táxon	Código da sequência
<i>Lepidosiren paradoxa</i>	AF302934
<i>Bufo ictericus</i>	DQ158462
<i>Rhinatremma bivittatum</i>	AY456252
<i>Didelphis albiventris</i>	AJ628373
<i>Felis catus</i>	NC_001700
<i>Struthio camelus</i>	Y12025
<i>Aratinga aurea</i>	U70740
<i>Caiman crocodylus</i>	AJ404872
<i>Paleosuchus palpebrosus</i>	AY195960
<i>Pelomedusa subrufa</i>	AF039066
<i>Mabuya frenata</i>	AF202624
<i>Iguana iguana</i>	AJ278511

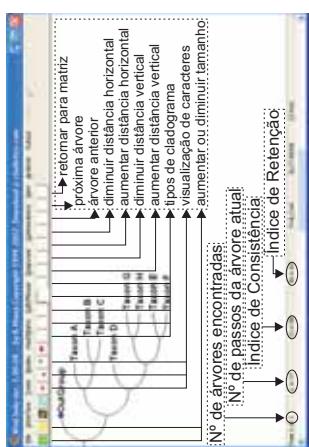


Figura 9. Localização do Cl e R1 no Winclada.

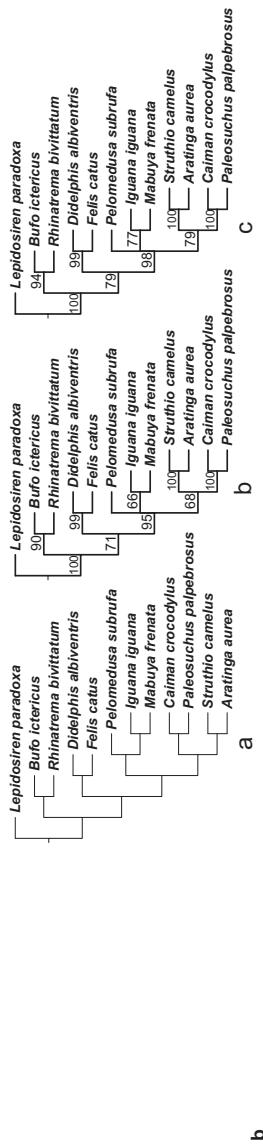


Figura 11. Resultado da Atividade III. (a) Cladograma mais parcimonioso (1788 passos). (b) Cladograma com valores do teste de Jackknife. (c) Cladograma com valores de Bootstrap.

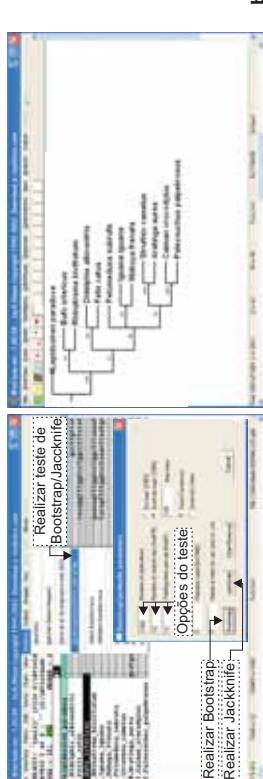


Figura 10. Orientações para o uso de Jackknife no Winclada.

CARACTERIZAÇÃO DO ACERVO DO LABORATÓRIO DE PALEONTOLOGIA DA UNIVERSIDADE ESTADUAL DO CEARÁ: FÓSSEIS DO MEMBRO CRATO

COLLECTION CHARACTERIZATION OF THE LABORATORY OF PALEONTOLOGY FROM UNIVERSIDADE ESTADUAL DO CEARÁ: FOSSILS FROM THE CRATO MEMBER

Ana Elízia Quezadotifefigueiredo^{1,2}, Daniel Costa Fortes^{1,2}, Valberto Barbosa Porto²

¹PPGGeo, UFRGS, Av. Bento Gonçalves, 1500 - Agronomia, 90210-9000 Portaria Alegre, RS

²CCBio, UFGC, Av. Paraná Janari 1700 - Farapery, 60740-903 Fortaleza, CE

E-mail: ana.elizia@ufrgs.br , daniel.fortes@ufrgs.br , valberto@uece.br

RESUMO

Os fósseis constituem os restos e os vestígios dos seres vivos que habitaram a Terra no passado, sendo estudados pela Paleontologia. São importantes para o entendimento da vida, sendo protegidos por lei e acondicionados em museus e laboratórios. Assim organizar os fósseis do acervo do Laboratório de Paleontologia (LPCCB) é uma ferramenta para conhecer a diversidade fossilífera da região Nordeste. Realizou-se levantamento dos fósseis do Membro Crato, Formação Santana, Bacia do Araripe, de modo a organizar e caracterizar o acervo do LPCCB. Foram tombados e catalogados 232 fósseis de peixes, insetos e plantas. O material existente no acervo trata-se apenas de uma amostra da riqueza fossilífera da Bacia do Araripe.

Palavras-chave: fósseis, acervo, Paleontologia

ABSTRACT

The fossils constitute the remains and the vestiges of the life that had inhabited the Earth in the past, being studied by Paleontology. They are important for the understanding of the life, being protected by law and conditioned in museums and laboratories. Thus to organize the fossils from the Laboratory of Paleontology (LPCCB) is a tool to know the fossiliferous diversity of the Northeast region. There was became fulfilled the survey of fossils from the Crato Member, Santana Formation, Araripe Basin, in order to organize and to characterize the quantity of the LPCCB. 232 fossils of fish, insects and plants had been tumbled and catalogued. The existing material is only a sample of the fossil wealth of the Araripe Basin.

Key-words: fossils, collection, Paleontology

1. INTRODUÇÃO

A Paleontologia (do grego *palaio* = antigo, *ontos* = ser, *logos* = estudo) é a ciência que estuda os fósseis, ou seja, restos de animais e vegetais ou evidências que se preservaram e hoje são encontrados e estudiados pelos paleontólogos.

O estudo científico dos fósseis iniciou-se há cerca de 300 anos. Porém filósofos gregos já haviam compreendido a natureza dos mesmos. Encarado como obra divina ou produto de uma “força plástica” misteriosa na Idade Média, só foi visto como testemunha dos seres vivos pretéritos após os trabalhos desenvolvidos por Steno no século XVII (Schwank & Silva, 2004). Os fósseis também contam a história da deriva continental, dos eventos climáticos, das extinções e das mudanças na fauna e flora que ocorreram ao longo dos milhões de anos (Mendes, 1988).

Porém quando a Paleontologia surgiu, ela foi considerada como uma ciência que teria um rápido fim, pois bastaria a organização, descrição e classificação da biota que se encontrava fossilizada. Os questionamentos desta nova ciência estariam, portanto restritos à sistematização da vida e de suas transformações no decorrer do tempo geológico (Cassab, 2004a, 2004b).

Contudo, após dois séculos, a extinção desta ciência anuciou-se errônea. É visível que os diversos questionamentos gerados em torno da temática paleontológica, deixaram de se relacionar somente à organização dos fósseis, e a busca continua pela interdisciplinaridade como ferramenta de enriquecimento (Carmo & Carvalho, 2004).

No Brasil os maiores centros de pesquisa paleontológica são concentrados nas regiões Sudeste e Sul, enquanto no Nordeste, que possui importantes depósitos sedimentares e fossilíferos, existem poucos centros de referência nos estudos paleontológicos, como a UFPE e o Museu de Paleontologia de Santana do Cracatu.

De acordo com Viana *et al.* (2005) no Ceará existe cerca de seis museus voltados a esta temática, com exposições de fósseis nas seguintes cidades: Jardim, Crato, Nova Olinda, Santana do Cracatu, Tauá e Sobral sendo os quatro primeiros na região da chapada do Araripe, localidade de grande diversidade fossilífera do Estado do Ceará.

A concepção acerca dos museus e de seu papel social evoluiu nas últimas décadas, passando de locais onde peças ficavam armazenadas de modo estático, para integrar a formação científica, educativa e social de todos. (Schwank & Silva, 2004). Museus são caracterizados como toda instituição de caráter permanente, sem fins lucrativos, que leva à população serviço e desenvolvimento (Schwank & Silva, 2004), além de exercer um papel importante para preservação e divulgação da paleontologia (Viana *et al.*, 2005). Em termos práticos, os museus são relacionados a três atividades básicas: pesquisa, guarda do acervo e exposição.

Deste modo as coleções paleontológicas também desempenham este papel perante a sociedade. Os museus paleontológicos no Brasil relacionam-se aos grandes centros de pesquisa no país, onde por meio de exposições, são instrumentos na divulgação da Paleontologia e conscientização da população sobre a importância e riqueza do patrimônio paleontológico existente na região. Contudo, ainda existe uma carência generalizada de museus com fósseis no Brasil.

O que é observado é que os museus brasileiros encontram-se antiquados e não acompanham as inovações tecnológicas. De acordo com Kellner (2005), esta situação é delicada em relação às disciplinas que compõem as Ciências da Terra, como as que trabalham com material fossilífero. Informações sobre o acervo paleontológico depositado nos museus brasileiros são escassas. Algumas instituições têm realizado levantamentos, porém estes tendem a ser restritos muitas vezes a listas de coleções específicas. (Figueiredo, 2007)

No Ceará foi realizado, segundo Nuvens *et al.* (2002), um levantamento a respeito dos pterossauros existentes no Museu de Paleontologia de Santana do Caiari. Teixeira *et al.* (2006) fizeram levantamento a respeito do acervo da paleoceanomifauna existente no Museu Dom José, Sobral-CE. Viana *et al.* (2005) realizaram um levantamento a respeito do acervo fossil deste museu, mostrando a sua importância para a Paleontologia no estado do Ceará.

Um dos aspectos relacionados às coleções paleobiológicas, diz respeito à conservação dos espécimes presentes, devido a sua importância tanto para posteriores estudos como pelo seu caráter ilustrativo utilizado no ensino. A maneira correta de armazenamento de fósseis em coleções científicas garante sua conservação e a ampliação do conhecimento, permitindo que este material possa ser utilizado em pesquisas futuras. Assim os métodos curatoriais são fundamentais na manutenção de coleções paleobiológicas (Viana *et al.*, 2005).

Este modo é fundamental importância conhecer a diversidade fossilífera da região norte e em especial do estado do Ceará, representada no acervo do Curso de Ciências Biológicas da UECE. Pois tal acervo pode ser uma ferramenta no ensino, pesquisa e conscientização em relação à preservação dos recursos naturais, especialmente os fósseis, devendo, portanto, ser divulgado, e ter o seu acesso e sua consulta facilitados.

Objetiva-se, portanto com este trabalho organizar e caracterizar os espécimes fósseis presentes no Laboratório de Paleontologia da Universidade Estadual do Ceará, provenientes do Membro Crato, Formação Santana, Grupo Araripe da Bacia do Araripe.

2. METODOLOGIA

O presente trabalho trata-se de um estudo qualitativo com o intuito de organizar e caracterizar os fósseis do Membro Crato da Formação Santana da Bacia do Araripe que passaram a pertencer ao acervo da coleção de fósseis do Laboratório de Paleontologia do Curso de Ciências Biológicas da UECE. Estes fósseis foram provenientes de doações e de coletas realizadas durante as aulas de campo da disciplina de Paleontologia Básica.

O acervo do Laboratório possui fósseis provenientes de outros afloramentos, incluindo outros materiais das bacias do Araripe, de Iguatu, e Potiguar, além de mamíferos pleistocênicos.

Com relação ao Universo pesquisado, todo o espaço amostral foi trabalhado de modo que durante a realização da organização e caracterização do acervo ocorreram diversas etapas metodológicas distintas relatadas de maneira mais pormenorizada a seguir:

2.1 REVISÃO

O que é observado é que os museus brasileiros encontram-se antiquados e não acompanham as inovações tecnológicas. De acordo com Kellner (2005), esta situação é delicada em relação às disciplinas que compõem as Ciências da Terra, como as que trabalham com material fossilífero.

Informações sobre o acervo paleontológico depositado nos museus brasileiros são escassas. Algumas instituições têm realizado levantamentos, porém estes tendem a ser restritos muitas vezes a listas de coleções específicas. (Figueiredo, 2007)

No Ceará foi realizado, segundo Nuvens *et al.* (2002), um levantamento a respeito dos pterossauros

2.2 PROSPEÇÃO E COLETA DE FÓSSEIS

Desde 2001 são realizadas por ano quatro viagens de campo, visitando diversos jazigos fossilíferos. É durante estas Aulas de Campo da Disciplina de Paleontologia Básica do Curso de Ciências Biológicas, que as coletas de matriz fossilíferas foram realizadas de áreas onde já se é conhecida a diversidade fossilífera. Estas áreas localizam-se nas Chapadas do Araripe (CE) e do Apodi (RN) além de um jazigo do tipo Cacimba também localizado no Estado do Ceará, no município de Jaguaretama.

Os espécimes da coleção de fósseis ora trabalhados são originados do Membro Crato, Formação Santana, Bacia do Araripe, Estado do Ceará, originado dos rejeitos das pedreiras visitadas.

Com aproximadamente 12.200 km² (Carmo & Carvalho, 2004), a Bacia do Araripe localiza-se no interior do Nordeste do Brasil entre os estados de Piauí, Pernambuco e Ceará, possuindo uma forma alongada na direção leste-oeste por cerca de 250 km, e um raio de até 75 km na direção norte-sul (Viana, 1999). É a mais extensa das bacias interiores do Brasil.

No caso dos fósseis estarem de modo visível, a coleta foi realizada utilizando procedimentos corretos de escavação, com o auxílio de martelos, marretas e para retirada de sedimentos em excesso foram utilizados pinçéis, de modo delicado, tornando os devidos cuidados com todas as estruturas, pois estas são de fundamental importância na identificação.

Durante as coletas foram realizadas as devidas anotações na caderneta de campo e na ficha de coleta, sobre os diversos aspectos relacionados ao fóssil (tipo de fóssil, morfologia, táxon etc.) à rocha matriz, ambiente de sedimentação, cronologia, local de deposição atual, paleoambiente, data e o nome do coletor, entre outras informações adicionais que o coletor julgue importante na caracterização do fóssil.

2.3 TRANSPORTE

O transporte dos fósseis foi realizado dos jazigos até o Laboratório de Paleontologia. Todas as matrizes fossilíferas estavam envoltas em papel macio e depositada em recipientes apropriados como em caixas de papelão.

Esta etapa é de fundamental importância, pois durante o transporte realizado entre a coleta no campo e a preparação do fóssil no laboratório, informações que podem ser importantes na descrição paleoambiental, por exemplo, podem ser perdidas dependendo dos cuidados empregados (Nobre & Carvalho, 2004).

2.4 ORGANIZAÇÃO E CATALOGAÇÃO DOS FÓSSEIS

Posteriormente, quando os fósseis já coletados se encontram no Laboratório de Paleontologia, segue-se a etapa de organização dos mesmos. Durante esta, os fósseis foram organizados de acordo com o local de coleta, sendo separados em armários distintos, correlacionando os fósseis aos seus locais de origem.

Quando se tratou de uma mesma localidade, foram divididos de acordo com os grupos taxonômicos. Assim os fósseis do Membro Crato foi depositado em dois armários. O primeiro, contendo os fósseis existentes na coleção há mais tempo, e um segundo com os fósseis mais recentes, incluindo os coletados nas viagens ocorridas em 2006, durante a realização deste trabalho.

As placas permaneceram nas respectivas embalagens em que o transporte foi realizado, envolvendo-as em sacos plásticos para impedir a ação de insetos. Com estes cuidados foram impeditos desgastes ocasionados por diversos agentes que possam estar presentes nos armários como umidade, fungos ou outros agentes abrasivos presentes.

As informações a respeito dos fósseis coletados foram reunidas no livro de Fichas de Coleta de Campo, contendo assim os diversos dados de identificação. Alguns fósseis coletados anteriormente possuíam fichas que foram copiadas para este livro, e os que não possuíam identificação, receberam o maior número de informações possíveis.

2.5. TOMBAMENTO DOS FÓSSEIS:

Cada fóssil coletado e catalogado foi posteriormente tombado com fonte tamanho oito, seguindo a seguinte numeração:

LP XXXX MC

Onde: LP indica ser pertencente ao Laboratório de Paleontologia; XXXX a numeração que segue sequencialmente a partir do número 0001; e MC representa o Local de Origem do Fóssil, que no presente trabalho, MC indica Membro Crato.

Este tombamento foi realizado de duas formas. O primeiro tombamento foi realizado para poder ser feito o preenchimento do Livro Tombo. Primeiramente na superfície inferior de cada fóssil foi escrito com caneta hidracor (Figura 1) o número de tombamento como explicado anteriormente.

Tal numeração seguiu a seguinte seqüência: os primeiros fósseis tombados foram os que possuíam alguma ficha de identificação contendo a data de coleta. Assim foram catalogados de modo que os mais antigos no acervo possuíssem numeração menor. Já os que não possuíam identificação foram sequenciados de acordo com critérios taxonômicos. Porem, devido à propriedade porosa do calcário laminado, os números ficaram borrados em alguns dias, servindo apenas como primeira etapa do tombamento.

O segundo tombamento foi realizado sobre a superfície superior do fóssil, utilizando a mesma numeração, mas de forma definitiva. O objetivo deste novo tombamento é impedir que o fóssil perca o número de tombamento com o passar do tempo. Além do número de tombamento foi acrescida uma escala métrica, contendo 2 cm (dois centímetros), logo abaixo do número. Há duas utilidades para a escala no fóssil: permitir que o fóssil seja medido sem a necessidade de ferramenta de medição e para que toda vez que o fóssil for fotografado não seja necessário usar uma escala.



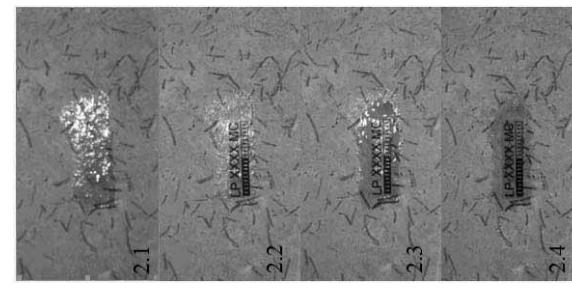
Fig. 1: Exemplo de superfície inferior da placas contendo o número de tombamento e o nome hidracor.

Antes do processo, as placas de calcário foram cortadas em formato retangular ao redor do fóssil, minimizando assim o espaço ocupado pelo fóssil no armazenamento.

A folha contendo os números de tombamento foi desenvolvida utilizando o software Excel 2003, foi criado uma planilha eletrônica, com as oito células da linha 1 e coluna A-H preenchidas manualmente com a escala (produzida com o software Corel Draw). O arquivo do Excel foi importado no Corel Draw, para impressão em folha de transparência. Usou-se a opção “espelhar imagem”, pois desta forma os números seriam impressos invertidos, sendo isto importante posteriormente durante a fixação no fóssil. Utilizou-se folha de transparência para a impressão, desta forma a imagem espelhada é corrigida invertendo a folha transparente.

Cada número foi devidamente cortado. O processo de fixação no fóssil seguiu as seguintes etapas (Figura 2):

- A superfície onde o número foi fixado foi limpa com um pano seco;
- Aplicou-se uma pequena camada de Esmalte Incolor, e sobre esta camada foi fixado o número de tombamento, evitando deslizar este sobre a camada de esmalte. Devido os números terem sido impressos invertidos, quando colocados sobre o esmalte a parte impressa ficou em contato com o fóssil;
- Sobre o numero passou-se mais uma camada de esmalte, suficiente para cobri-lo todo. O esmalte retira a tinta do número, mas como a parte impressa está para baixo, não ocorre isto.
- Espera-se secar e o fóssil pode ser então devidamente armazenado.



2.6 CARACTERIZAÇÃO DA COLEÇÃO:

Depois de tombar os fósseis, estes foram preparados fisicamente, contando com serra manual as laterais das matrizes de modo a destacar os macrofósseis existentes e diminuir o espaço utilizado no armazenamento dos fósseis nos armários do laboratório. Em seguida eles foram fotografados, utilizando câmera digital Olympus D-225 4.0Mp.

FIG. 2: Processo de tombamento. 1. Primeira camada de esmalte hidracor. 2. Fixação do número de tombamento. 3. Segunda camada de esmalte hidracor. 4. Após secagem, o fóssil é fotografado para número de tombamento.

Todos os fósseis foram embalados em sacos plásticos, e os menores foram acondicionados em embalagens plásticas.

Posteriormente, os fósseis já devidamente catalogados e identificados foram quantificados e qualificados, construindo um banco de dados referente aos resultados encontrados, e gráficos para indicar as características do acervo, levando em consideração quais grupos sistemáticos existem na coleção e a quantidade de cada.

Este banco de dados é composto pelo Livro de Fichas de Coleta devidamente preenchidas, bem como por um banco de imagens, ilustrando a diversidade de organismos presentes no Laboratório de Paleontologia provenientes do Membro Crato da Formação Santana, Bacia do Araripe.

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

O acervo fossilífero proveniente do Membro Crato, do Laboratório de Paleontologia corresponde a 232 placas de tamanho variado (de calcário laminado) tombadas, podendo cada placa conter apenas um fóssil ou mais de um, totalizando 293 macrofósseis. Cabe ressaltar que as coletas são permanentes e é constante a chegada de novos exemplares, durante as aulas de campo da disciplina. Os fósseis estão armazenados em dois armários, um de madeira e um de ferro.

Entre os 232 fragmentos calcários contendo fósseis tombados, têm-se exemplares da Classe Insecta (Figura 8), Classe Osteichthyes (Figura 7), e do reino Plantae (Figura 3) como mostra a figura 3.

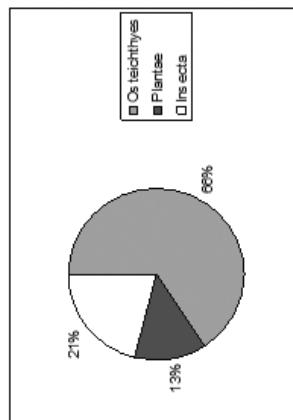


Fig. 3: Gráfico 3 demonstrando a diversidade de fósseis representados no acervo proveniente do Membro Crato, formação Santana.

Os peixes correspondem a 192 fósseis (66%) dispostos em 140 placas de calcário. A seguir a Classe Insecta está em número de 62 fósseis (21%), ficando o reino Plantae representado por 39 exemplares (13%).

Os fósseis são encontrados de modo individualizado, ou em associações. Foram tombados 200 fósseis individualizados e 32 associações (Figura 4). Estas são constituídas somente de peixes (22), de peixes em associação com vegetais (5), de peixes com insetos (3), uma contendo um inseto e um fragmento de vegetal e outra contendo dois insetos.

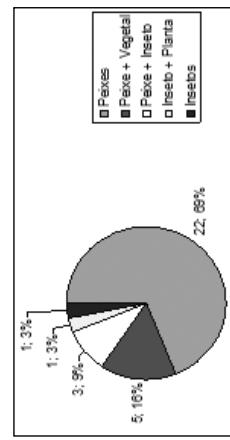


Fig. 4: Gráfico 4 demonstrando a proporção entre fósseis individualizados e fósseis em associação.

A maior representação da Classe Osteichthyes corresponde ao peixe da ordem dos Gonorynchiformes, gênero *Dastilbe* sp., correspondendo a 93 exemplares individualizados e 22 placas com associação de vários espécimes deste gênero (Figura 5), e os demais peixes somam 17 exemplares, individualizados e 8 em associação com vegetais e insetos.

Dentre as 22 placas contendo somente o gênero *Dastilbe* sp. têm-se 13 com 2 espécimes, 4 placas com 3 fósseis cada, e cinco, cada uma contendo respectivamente, 4, 5, 7, 9 e 14 espécimes deste gênero. Deste modo, contabilizam-se no acervo 170 fósseis de *Dastilbe* sp (Figura 6). Os demais 22 fósseis de peixes pertencem a espécies indeterminadas.

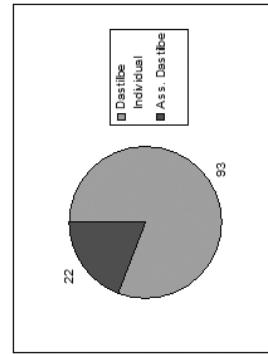


Fig. 5: Gráfico 5 demonstrando a proporção entre *Dastilbe* sp. individualizados e *Dastilbe* sp. em associação.

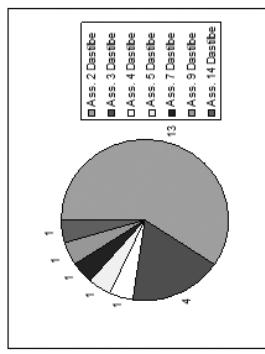


Fig. 6: Gráfico 6 demonstrando o número de placas com associação entre *Dastilbe* sp. individualizados e *Dastilbe* sp. individualizados.

4. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Esta análise do acervo fossilífero do Laboratório de Paleontologia, referente ao Membro Crato (Formação Santana, Bacia do Araripe), permite reconhecer que:

1. O acervo apresenta, até o momento, 232 placas registradas (LP 0001 MC à LP 0232), contendo 293 fósseis da classe Osteichthyes, classe Insecta e reino Plantae;
2. 200 placas possuem apenas um fóssil, e 32 apresentam associações de peixes (22 placas), peixes e vegetais (5), peixes com insetos (3) e inseto e vegetal (1) e somente insetos (1);
3. A Classe Osteichthyes é a mais representativa, com 140 placas, contendo 192 fósseis (66%), sendo 170 fósseis de *Dastilbe* sp. e 22 de peixes indeterminados;

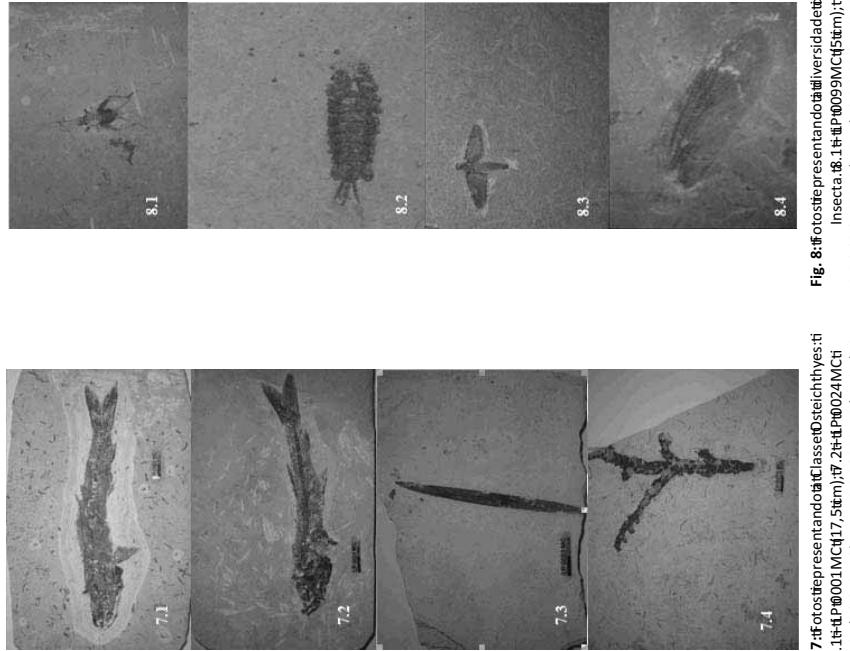


Fig. 7: Fotografias representando placas de osteichthyes.
7.1 (LP 0001 MC 17, 5cm); 7.2 (LP 024 MC 17, 5cm); 7.3 (LP 019 MC 13, 5cm); 7.4 (LP 071 MC 13, 5cm).

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

4. A Classe Insecta está representada por 62 fósseis, sendo 3 em associação com peixes, 1 com planta, 1 com outro inseto e 56 individuais;
5. O Reino Plantae está representado por 39 fósseis, sendo 33 individuais, 5 em associação com peixes e 1 com inseto.
6. O acervo, como um todo, é bem representativo quanto aos fósseis do Membro Crato.
7. Por fim, após a organização e caracterização do acervo fossilífero provenientes do Membro Crato, torna-se necessário um estudo mais aprofundado dos aspectos taxonômicos dos espécimes presentes na coleção.
- Carmo, D. A. & Carvalho, I. S. 2004. Jazigos Fossilíferos do Brasil. In: CARVALHO, I. S. (ed.) *Paleontologia*. 2^a. ed., Rio de Janeiro, Interciência, p. 65-82.
- Carmo, D. A. & Nobre, P.H. 2004. Fósseis: Coleta e Métodos de Estudo. In: CARVALHO, I. S. (ed.), *Paleontologia*. 2^a. ed., Rio de Janeiro, Interciência, p. 27-40.
- Cassab, R. C. T. 2004a. Objetivos e Princípios. In: CARVALHO, I. S. (ed.) *Paleontologia*. 2. (ed.), Rio de Janeiro, Interciência, p. 1-11.
- Cassab, R. C. T. 2004b. Histórico das pesquisas paleontológicas no Brasil. In: CARVALHO, I. S. (ed.), *Paleontologia*. 2^a. ed., Rio de Janeiro, Interciência, p. 13-17.
- Figueiredo, A. E. Q. 2007. *Caracterização do Acervo do Laboratório de Paleontologia da Uece: Fósseis do Membro Crato*. Universidade Estadual do Ceará, Monografia da Conclusão de Curso, 65p.
- Kellner, A. W. A. 2005. Museus e Divulgação Científica no Campo da Paleontologia. *Anuário do Instituto de Geociências – UFRJ*, Rio de Janeiro, 28(1):116-130.
- Mendes, J.C. 1988. *Paleontologia Básica*. São Paulo, T. A. Queiroz, EDUSP, 566 p.
- Nobre, P. C. & Carvalho, I. S. Fossils: Coleta e Métodos de Estudo. In: CARVALHO, I. S. (ed.) *Paleontologia*. 2^a. ed., Rio de Janeiro, Interciência, p. 27-42.
- Nuvens, P.C.; Sayão, J. M.; Silva, H. P.; Saraiva, A. S. F.; & Kellner, A.W.A. 2002. A coleção de pterossauros do Museu de Paleontologia de Santana do Cariri, Nordeste do Brasil. *Arquivos do Museu Nacional*, 60(3): 235-240.
- Schwanke, C. & Silva, M.A.J. 2004. Educação e Paleontologia. In: CARVALHO, I. S. (ed.) *Paleontologia*. 2^a. ed., Rio de Janeiro, Interciência, p. 123-130.
- Teixeira, P.M.S.; Chaves, A.P.P.; Oliveira, P.V.; Cunha, L.L.T.; Rocha, L.A.S. & Viana, M.S.S. 2006. Paleontomofauna da Formação Santana Pertencente à Coleção do Museu Dom José, Sobral, Ceará. In: PALEO 2006, Reunião Anual Regional de Sociedade Brasileira de Paleontologia. Sobral, SBP, p. 22

Fig. 8: Fotografias representando placas de osteichthyes.
Insecta 8.1 (LP 0059 MC 15cm); 8.2 (LP 024 MC 17, 5cm); 8.3 (LP 019 MC 13, 5cm); 8.4 (LP 071 MC 13, 5cm).

Viana, M. S. S. 1999. *Estudo paleoambiental na parte superior da Formação Santana (Cretáceo da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil): natureza dos sedimentos e taifonomia*. Programa de Pós-graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Tese de Doutorado, 124 p.

Viana, M. S.S.; Girão, G.G.S.M.; Silva S.W.V. & Rocha, A.R.M., 2005. O acervo fossilífero do museu Dom José (Sobral – CE) e sua importância para a divulgação da paleontologia no estado do Ceará. *Revista de Geologia, 18(1): 53 - 59.*

ANEXO 4 - Trabalhos completos em anais de congressos

Figueiredo, A.E.Q.; Fortier, D.C.; Porto, V.B. Aulas práticas e de campo: uma metodologia no ensino de Paleontologia. In: Mundo Unifor, 2006, Fortaleza. Anais do VI Encontro de Iniciação à Docência, 2006.

AULAS PRÁTICAS E DE CAMPO: UMA METODOLOGIA NO ENSINO DE PALEONTOLOGIA

Ana Emilia Quezado de Figueiredo*, Daniel Costa Fortier[#] e Valberto Barbosa Porto*

*Universidade Estadual do Ceará

Universidade Federal do Rio Grande do Sul

atuezado@yahoo.com.br

A disciplina de Paleontologia Básica é obrigatória do curso de Ciências Biológicas visa auxiliar a compreensão de processos naturais, utilizando os fósseis como um instrumento para o entendimento da evolução e diversidade biológica extinta. Trata-se de uma disciplina teórico-prática, onde os assuntos ministrados nas aulas teóricas são aprofundados nas práticas e de campo, onde se visitam jazigos fosíferos de três estados. Como já dito anteriormente, esta disciplina possui aulas teóricas a respeito dos diversos aspectos da ciência em questão e, de forma intercalada, são realizadas as aulas práticas. Estas aulas ocorrem de duas maneiras: através de vídeos, sobre achados paleontológicos e evolução; e aulas no laboratório, onde os estudantes entram em contato com os fósseis coletados nas aulas de campos de anos anteriores. Próximo ao término do semestre é realizado uma aula de campo onde diversos jazigos fosíferos e museus de Paleontologia são visitados. É visível que as aulas práticas auxiliam na compreensão dos conceitos paleontológicos, pois é possível visualizar espacialmente os eventos geológicos, observar fósseis nos museus das regiões visitadas e colecionar fósseis. Assim, estas aulas são de fundamental importância na formação dos nossos profissionais, pois ampliam os conhecimentos adquiridos além de conscientizar sobre a preservação dos recursos naturais.

INTRODUÇÃO

A Paleontologia (do grego *palaio* = antigo, *ontos* = ser, *logos* = estudo) é a ciência que estuda os fósseis, ou seja, restos de animais e vegetais ou evidências que se preservaram e hoje são encontrados e estudados pelos paleontólogos (MENDES, 1988).

A Paleontologia consolidou-se como ciência independente no início do século XIX. Inúmeras instituições e sociedades foram criadas com o objetivo da pesquisa paleontológica, como por exemplo, a *Paleontographical Society of London*, que publicou sua primeira monografia em 1847. Em 1817 ocorreu o registro da primeira referência bibliográfica a respeito de fósseis brasileiros. A partir de então foram criados diversos órgãos no Brasil para o estudo dos fósseis (CASSAB, 2004b). Hoje, a paleontologia é muito divulgada, principalmente no meio científico, que publicam artigos sobre as diversas áreas que a Paleontologia abrange como Paleobiologia, Paleobotânica, Paleozoológia, Micropaleontologia, Paleoecologia, Tafonomia entre outros (CASSAB, 2004a). Esses estudos abrangem desde fósseis recentes, de milhares de anos, até fósseis do início da vida, de bilhões de anos.

Porém quando a Paleontologia surgiu, ela foi considerada como uma ciência que teria um rápido fim, pois bastaria a organização, descrição e classificação da biota que se encontrava fossilizada. Os questionamentos desta nova ciência estariam, portanto, restritos à sistematização da vida e de suas transformações no decorrer do tempo geológico (CARMO & CARVALHO, 2004).

Contudo, após dois séculos, a extinção desta ciência anunciou-se errônea. É visível que os diversos questionamentos gerados em torno da temática paleontológica, deixaram de se relacionar somente à organização dos fósseis, e a busca continua pela interdisciplinaridade como ferramenta de enriquecimento. (CARMO & CARVALHO, 2004)

De acordo com Carvalho (2004) no Brasil a Paleontologia constitui uma ciência recente, sendo os maiores centros de pesquisa no país concentrados nas regiões Sudeste e Sul, enquanto no Nordeste, em especial no Ceará, que possui importantes depósitos sedimentares e fosíferos, não existem centros de referência nos estudos paleontológicos.

A grande dificuldade no ensino da Paleontologia são os conceitos, em especial o do Tempo Geológico (SCHWANKE & SILVA, 2004), encarado por muitos de forma extremamente abstrata e, portanto, de grande dificuldade de entendimento. Assim a disciplina de Paleontologia Básica é uma disciplina obrigatória do curso de Ciências Biológicas que visa auxiliar a compreensão de processos naturais complexos, utilizando os fósseis como um instrumento para o entendimento do processo evolutivo e da diversidade biológica extinta. Deste modo é de fundamental importância conhecer a diversidade fossilífera da região nordeste e em especial do estado do Ceará, onde a Universidade está localizada (MAISEY, 1991).

METODOLOGIA

A disciplina de Paleontologia Básica trata-se de uma disciplina teórico-prática, onde os assuntos ministrados nas aulas teóricas recebem um caráter instrumentalizador nas aulas práticas, aprofundando-os durante a aula de campo onde se visitam jazigos fossilíferos nos estados do Ceará, Paraíba e Rio Grande do Norte (FUNDACÃO GUIMARÃES DUQUE, 1981).

Sobre os diversos aspectos das ciências paleontológicas e como identificá-las e interpretá-las, as aulas teóricas e as aulas práticas são realizadas de modo intercalado. Estas aulas ocorrem de duas maneiras: através de vídeos, enfocando achados paleontológicos recentes e sobre evolução; e aulas no Laboratório de Paleontologia, onde os estudantes entram em contato com os fósseis que foram coletados nas aulas de campos de anos anteriores presentes no acervo do laboratório.

De acordo com Figueiredo et al (2006) os assuntos das aulas práticas são dispositos de forma ordenada com os assuntos explanados nas aulas teóricas. Assim temos as seguintes práticas: a) Achado Fóssil: nesta aula os educandos conhecem um pouco do trabalho do paleontólogo através de vídeos e reportagens; b) Tipos Fósseis: o primeiro contato com os fósseis do acervo da Universidade Estadual do Ceará (UECE). É o momento para que eles reconheçam os espécimes, comparem os fósseis com formas atuais, conhecem a origem, tipo de fossilização, entre outras informações (Fig. 1); c) Modelos Paleontológicos: com a construção de animais da fauna, utilizando-se material próprio, os estudantes trabalham em grupo na realização de maquetes representativas dos paleoambientes; d) Preparativos para a aula de campo: já próximo às viagens de campo, os educandos são instrumentalizados a como se comportar no campo, conhecendo os procedimentos de coleta, prospecção e transporte de fósseis, além da organização da caderneta de campo (Fig. 2).

Próximo ao término do semestre é realizado uma aula-excursão de campo onde diversos jazigos fossilíferos e museus de Paleontologia da região nordeste são visitados.

Nestas visitas é possível observar fósseis já identificados nos museus dos estados, coletar fósseis para uso didático e para acervo da UECe, registrando todos os aspectos observados em relatório, sendo este considerado a última avaliação da disciplina.

QUADRO 1 – Locais Visitados e Atividades Realizadas

Local Visitado	Atividade
Quixeré-CE UFERSA (RN)	Coleta de fósseis de folhas e troncos Conhecer museu de Paleontologia desta Universidade
Lajedo de Soledade (Apodi-RN)	Conhecer depósitos fossilíferos, pinturas rupestres e museu desta região.
Fábrica de Cimento Nassau, Formação Jandaira, Bacia Potiguar (Mossoró-RN)	Coleta de fósseis de moluscos bivalves e gastrópodes
Vale dos Dinossauros (Sousa-PB)	Conhecer o parque temático que fora organizado para preservação de pegadas de dinossauros, incluindo os maiores percursos existentes no mundo. Coleta de fósseis de troncos silicificados.
Formação Missão Velha, Bacia do Araripe (CE).	Conhecer parte da diversidade fossilífera da região; observar a divisão estratigráfica da Bacia do Araripe.
Museu do Crato, Crato-CE.	Coleta de fósseis
Membros Crato, Ipubi e Romualdo da Formação Santana, Bacia do Araripe (CE)	Conhecer parte da diversidade fossilífera da região; observar a divisão estratigráfica da Bacia do Araripe.
Museu de Santana do Cariri, Santana do Cariri-CE.	Coleta de fósseis de mamífero extinto
Mamíferos Pleistocênicos, Jaguaretama (CE).	Coleta de icnofósseis
Formação Brejo Santo, Bacia do Araripe (CE).	



Figura 2 - Estudantes da disciplina de Paleontologia Básica durante a aula de campo



Figura 3 - Caderneta de Campo

RESULTADOS E DISCUSSÃO

É visível que as aulas práticas, tanto as de vídeo quanto as de laboratório, auxiliam na compreensão dos conceitos paleontológicos. Durante as aulas de campo é possível visualizar espacialmente os eventos geológicos que ocorreram durante os milhões de anos de sua formação. Estes aspectos são de difícil visualização nas aulas teóricas devido ao grande período de tempo que separa os seres humanos dos eventos pré-históricos.

Além desta melhor compreensão dos conceitos fundamentais da paleontologia, os educandos passam a ter mais interesse pela disciplina, pois vivenciam como é realizado o trabalho dos profissionais de Paleontologia. Com o conhecimento adquirido nas aulas teóricas, e o aprofundamento dado através das práticas e da vivência no campo, os educandos visualizam um novo segmento profissional que podem atuar, além da conscientização sobre os fósseis e seus jazigos, atentando para a preservação dos recursos naturais da Terra, e em especial do nosso país, pois estes são com grande frequência ilegalmente explorados e



Figura 1 - Estudantes durante aula prática de Tipos Fósseis

vendidos principalmente para o exterior, perdendo seu valor como patrimônios cultural e histórico (KELLNER, 2002; SCHWANKE & SILVA, 2004).

CONCLUSÃO

É visto que o aprendizado é ampliado e melhor fixado quando o conteúdo é ministrado desta maneira, interagindo a teoria com a prática. Os educandos sentem-se mais incentivados a estudar sobre o assunto, pois além de ouvir sobre a respeito de Paleontologia que eles vivenciam ao observar os diversos fósseis da região nordeste, utilizando vários órgãos do sentido na obtenção do aprendizado.

Deste modo, estas aulas são de fundamental importância na formação dos nossos profissionais, pois ampliam os conhecimentos adquiridos além de conscientizar sobre a preservação dos recursos naturais, em especial dos fósseis.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- CARMO, D. A. & CARVALHO, I. S. Iazigos Fossilíferos do Brasil. In: CARVALHO, I. S. (Ed.). *Paleontologia*. 2. ed. Rio de Janeiro: Interciência, 2004, cap. 7, vol. 2.
- CARVALHO, I. S. Curadoria Paleontológica In: CARVALHO, I. S. (Ed.). *Paleontologia*. 2. ed. Rio de Janeiro: Interciência, 2004, cap. 1, vol. 2.
- CASSAB, R. C. T. Objetivos e Princípios. In: CARVALHO, I. S. (Ed.). *Paleontologia*. 2. ed. Rio de Janeiro: Interciência, 2004, cap. 1, vol. 1.
- _____. Histórico das pesquisas paleontológicas no Brasil. In: CARVALHO, I. S. (Ed.). *Paleontologia*. 2. ed. Rio de Janeiro: Interciência, 2004, cap. 2, vol. 1.
- FIGUEIREDO A. E. Q.; PORTO, V. B.; JUNIOR, F. R. A. A importância das aulas práticas e de campo na disciplina de Paleontologia Básica. *Anais da XI SEMANA UNIVERSITÁRIA*. Fortaleza, 2006.
- FUNDAÇÃO GUIMARÃES DUQUE, Estudo de Paleontologia Potiguar. Escola Superior de Agricultura de Mossoró. Coleção Mossoroense, volume CLXVII. 1981
- KELLNER, A. W. A. Membro Romualdo da Formação Santana, Chapada do Araripe, CE. In: SCHOBENHAUS, C.; CAMPOS, D. A.; QUEIROZ, E. T.; WINGE, M.; BERBERTBORN, M. L. C. (Eds.). *Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil*. DNP/CPRM - Comissão Brasileira de Sítios Geológicos e Paleobiológicos (SIGEP). Brasília, p. 121-130, 2002.
- MAISEY, J. G. (Ed.). *Santana fossils: an illustrated atlas*. Neptune: T. F. H., 1991, 459 p.

ANEXO 5 - Resumos expandidos publicados em anais de congressos

Fortier, D.C.; Nascimento, E.R.; Holanda, E.C. Sobre um Crocodilo da Formação Rio Madeira (Pleistoceno Superior, Rondônia): Descrição e Análise Filogenética Preliminares. In: X Simpósio de Geologia da Amazônia, 2007, Porto Velho. Anais do X Simpósio de Geologia da Amazônia. Porto Velho, 2007. p. 287- 289.

Pinheiro, F.L.; Figueiredo, A.E.Q.; Fortier, D.C.; Soares, M.O. Novos registros de paleovertebrados para a Bacia de Lima Campos (Ceará, Nordeste do Brasil). In: XVI Encontro de Zoologia do Nordeste, 2007, Garanhuns. Anais do XVI Encontro de Zoologia do Nordeste, 2007. p.12-13.

Fortier, D.C.; Schultz, C.L. Paleontologia das Bacias do Iguatu, Centro-oeste do Estado do Ceará. In: I Semana Acadêmica dos Alunos de Pós-Graduação em Geociencias, 2006, Porto Alegre. Livro de Resumos Expandidos da I Semana Acadêmica dos Alunos de Pós-Graduação em Geociencias. Porto Alegre, 2006. p. 47-50.

Fortier, D.C.; Schultz, C.L. Novos registros fósseis das Bacias do Iguatu, Centro-oeste do Estado. In: I Semana Acadêmica dos Alunos de Pós-Graduação em Geociencias, 2006, Porto Alegre. Livro de Resumos Expandidos da I Semana Acadêmica dos Alunos de Pós-Graduação em Geociencias. Porto Alegre, 2006. p. 51-54.

SOBRE UM CROCODILO DA FORMAÇÃO RIO MADEIRA (PLEISTOCENO SUPERIOR, RONDÔNIA): DESCRIÇÃO E ANÁLISE FILOGENÉTICA PRELIMINARES

Daniel Costa Fortier^{1*}, Ednair R. do Nascimento^{1,2*}, Elizeu C. Holanda^{1,2**}

¹Dep. Paleontologia e Estratigrafia, IC/UFRGS, RS, daniel.fortier@ufrgs.br

²Seção de Paleontologia, MCN/FZBRS, *Bolsista CAPES, **Bolsista CNPq

INTRODUÇÃO

A unidade litoestratigráfica Formação Rio Madeira foi designada por Quadros et al. (2006) como sendo o pacote sedimentar constituído, simplificadamente, por sedimentos clásticos de origem fluvial que ocorrem ao longo das margens do Rio Madeira, Estado de Rondônia. É dividida em duas unidades, uma inferior, constituída predominantemente de sedimentos argilosos maciços, e uma superior, constituída por sedimentos conglomeráticos de matriz arenosa cimentada por oxi-hidróxido de ferro (Fig. 1). Datações radiocarbônicas sugerem idade entre 27.310 e 46.310 AP. Pleistoceno superior. Estudos palinológicos indicaram o domínio de elementos florestais, sugerindo para este período um clima quente e úmido (Rizzotto et al., 2006).

O registro paleofaunístico da Formação Rio Madeira é constituído por vertebrados, em particular mamíferos e “répteis”. Dentre os mamíferos são

encontrados representantes de nove ordens: Pilosa, Cingulata, Proboscidea, Notoungulata, Perissodactyla, Artiodactyla, Cetacea, Sirenia e Rodentia. São registrados também Crocodylia, Siluriformes e Testudines. O registro de Crocodylia é bastante escasso, até o momento representado por uma vértebra e um crânio bastante completo, sendo este o primeiro registro do gênero *Crocodylus* para a Formação Rio Madeira e para o Estado de Rondônia. (Nascimento & Holanda, 2006; Fortier et al., 2007).

O presente trabalho faz uma descrição preliminar deste crânio, além de realizar uma análise filogenética com o intuito de posicionar o espécime em um cladograma com táxons atuais do clado Crocodylia.

MATERIAL E MÉTODOS

O material aqui estudado pertence à coleção paleontológica do Museu Estadual de Rondônia, em Porto Velho. O material não possui informações sobre

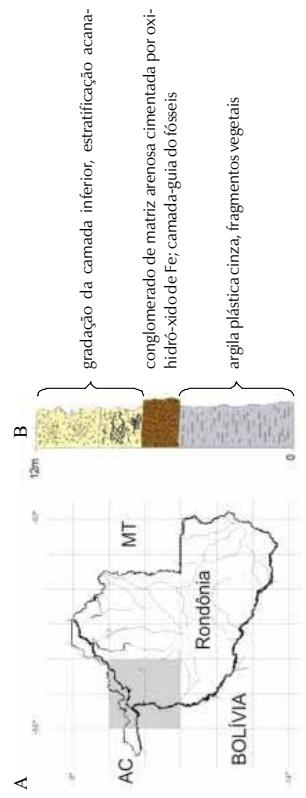


Figura 1-A, localização da área de estudo (destacado pelo retângulo cinza). B, perfil estratigráfico da Formação Rio Madeira. Modificado de Quadros et al. (2006).

a coleta, como data ou informações de campo. Entretanto, a procedência é conhecida como sendo proveniente dos sedimentos da Formação Rio Madeira.

SISTEMÁTICA PALEONTOLOGÍCA

EUSUCHIA Huxley, 1875
CROCODYLIA Gmelin, 1788
CROCODYLIIDAE Cuvier, 1807
CROCODYLINEAE Cuvier, 1807
Crocodylus sp. Laurenti, 1768

encontrados representantes de nove ordens: Pilosa, Cingulata, Proboscidea, Notoungulata, Perissodactyla, Artiodactyla, Cetacea, Sirenia e Rodentia. São

registrados também Crocodylia, Siluriformes e Testudines. O registro de Crocodylia é bastante escasso, até o momento representado por uma vértebra e um crânio bastante completo, sendo este o primeiro registro do gênero *Crocodylus* para a Formação Rio Madeira e para o Estado de Rondônia. (Nascimento & Holanda, 2006; Fortier et al., 2007).

O presente trabalho faz uma descrição preliminar deste crânio, além de realizar uma análise filogenética com o intuito de posicionar o espécime em um cladograma com táxons atuais do clado Crocodylia.

Material: MERO-PV.003, crânio parcialmente completo.

Descrição: Crocodilídeo de crânio baixo e alongado, de formato triangular com alongamento lateral ao quinto dente maxilar. Possui 60 cm de comprimento, 28 cm de largura e 14 cm de altura. Apresenta quatro dentes pré-maxilares e 14 maxilares, sendo o quinto dente o maior desta série, a maioria dos dentes estão fragmentados transversalmente. Apresenta entalhe na sutura pré-maxilar-maxilar para o quarto dente do dentário. O vomer não é aparente em vista palatal, a borda lateral da fenestra suborbital é reta, e os processos posterolaterais dos pterigóides estão fragmentados em sua porção lateral às coanas internas. O processo descendente do ectopterigoídeus está ausente. Dorsalmente, a canthi rostrali e os sulcos pré-orbitais estão ausentes ou muito reduzidos. A superfície premaxilar é suave, lateral à narina externa circular ou sub-circular. A narina externa não apresenta indícios de ser dividida por uma expansão anterior dos nasais. As órbitas e fenestras supra e infra-orbitais são subcirculares. O teto craniano possui lados horizontalizados e com significante processo caudo-lateral dos esquamosais. Os nasais elevam-se acima da superfície dorsal do rosto em sua porção medial. A presença de uma perfuração anterior à órbita direita, em vista dorsal, é possivelmente originada por paleopatologia ou bioturbação. A preservação é boa e não há presença de deformação diagenética.

O estudo permitiu identificar o espécime como pertencente à família Crocodylidae, subfamília Crocodylinae e ao gênero *Crocodylus* sp. pela

presença das seguintes características: o maior avélido da maxila é o 5º (1), presença de um entalhe maxilar para o 4º dente do dentário (2), borda lateral da

fenestra suborbital reta (3), canthirostralí e sulcos pré-

orbitais ausentes ou muito reduzidos (4), superfície pré-maxilar lateral à narina externa sem uma fenda profunda (5), narina externa circular ou sub-circular (6) (Fig. 2). A presença de uma elevação dos nasais acima da superfície dorsal do rosto (medialmente), com um sulco na sutura entre os nasais e os maxilares (7), demonstram sua grande proximidade filogenética com os crocodilos do Novo Mundo (C. moreletii, C. acutus, C. intermedius e C. rhombifer), pois esta característica é uma sinapomorfia para estes crocodilídeos, não estando presente em nenhum outro crocodiliano (Fig. 2 e 3).



Figura 2 – Vista dorsal (A) e palatal (B) do exemplar MERO-PV.003.

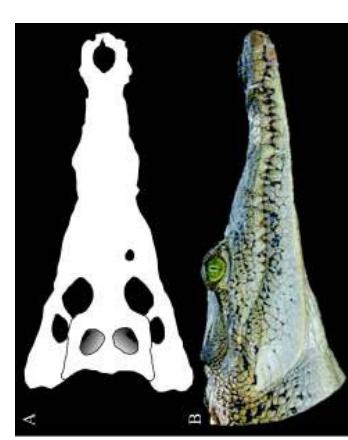


Figura 3 – A, desenho esquemático da vista dorsal. B, reconstituição do fóssil em vista lateral direita, baseado em exemplar de *Crocodylus acutus*.

ANÁLISE FILOGENÉTICA

Foi realizada uma análise filogenética para testar o posicionamento do táxon em questão. Utilizou-se a matriz de Brochu (1999) com táxons complementares segundo Brochu (2000, 2004, 2006). Utilizaram-se apenas táxons atuais, 24 espécies, e os táxons extintos Bernissartia fagesii e Hylaeochampsia ventiana para enraizamento dos cladogramas (grupo externo). A matriz possui um total de 27 táxons e 164 caracteres,

REFERENCIAS

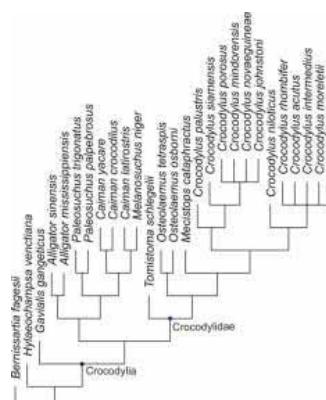


Figura 4 – Cladograma de consenso estrito, posicionando o fóssil aqui estudado em polifonia com os *Crocodylus* do Novo Mundo.

卷之三

A presença do gênero *Crocodylus* para o Pleistoceno do Estado de Rondônia permite agregar conhecimentos para a paleoecologia, pois crocodilos anhos desse porte são os últimos consumidores de uma teia alimentar, e suas limitações fisiológicas os tornam bons indicadores de clima quente e úmido. O posicionamento filogenético condiz com a biogeografia das demais espécies de *Crocodylus* do Novo Mundo, porém o fóssil está fora da distribuição atual, uma vez que as espécies do Novo Mundo estão limitadas a latitudes que variam entre 26°S e 26°N, além de estarem ausentes nos continentes americanos.

1

- Brochu, C.A. 1999. Phylogenetics, taxonomy, and historical biogeography of Alligatoroidea. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19(suppl.):9-100.

Brochu, C. A. 2000. Phylogenetic relationships and divergence timing of Crocodylus based on morphology and the fossil record. *Copeia* 2000(3):657-673.

Brochu, C.A. 2004. A new Late Cretaceous gavialoid crocodylomorph from eastern North America and the phylogenetic relationships of Thoracosaurids. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24(3):610-633.

Brochu, C.A. 2006. A new miniature horned crocodile from the Quaternary of Aldabra Atoll, Western Indian Ocean. *Copeia*, 106(2):149.

Brotter, D.C.; Nascimento, E.R.; Holanda, E.C. 2007. Primeiro registro de Crocodylidae para a Formação Rio Madeira, Pleistoceno superior, Estado de Rondônia. *Paleontologia em Destaque*, 5: 45-46.

Mook, C.C. 1921. Skull characters of recent Crocodylia with notes on the affinities of the recent genera. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 44:123-268.

Nascimento, E. R.; Holanda, E. C. 2006. Considerações paleoambientais sobre a Formação Rio Madeira, Pleistoceno superior, Rondônia. In: Semana Acadêmica dos Alunos de Pós-Graduação em Geociências, 1. Resumos... Ponto Alegre: UFRGS, p. 105-108.

Quadros, M. L. do E. S.; Rizzotto, G. J.; Oliveira, J. G. F.; Castro, J. M. R. de. 2006. Depósitos fluviais da Formação rio Madeira, Pleistoceno superior da Bacia do Abunã, Rondônia. In: Simpósio de Geologia da Amazônia, IX, CD, Belém: SBC/NO.

Rizzotto, G. J.; Cruz, N. M. da; Oliveira, J. C. de; Castro, J. M. do E. S.; Castro, J. M. de. 2006. Paleoenvironmente e o registro fóssil pleistocênico dos sedimentos da Formação rio Madeira. In: Simpósio de Geologia da Amazônia, IX, CD, Belém: SBC/NO.



Figura 3. Fragmentos ósseos diversos. Escala: 50 mm.

Associados a estes espécimes, encontravam-se ossos de répteis de tamanhos variados e nos mais diversos estados de preservação. O estágio atual de preparação de tais ossos não permite, ainda, uma diagnose conclusiva de a qual grupo os mesmos pertencem. As dimensões dos ossos superam em muito aquelas relatadas na literatura sobre material fóssil das Bacias de Iguatu. Em associação, também, encontravam-se ossos extremamente fragmentados, de tal forma que sua identificação torna-se impossível (figura 3).

Conclusões

Diz-se a respeito de ossos fragmentados de peixes do gênero *Lepidotes* (Figura 1). Escamas de peixes deste gênero já têm ampla documentação na literatura (FORTIER e SCHULTZ, 2006a). Foram encontrados, também, ossos fragmentados de peixes celacantídeos, além de um dente de tubarão hibodontídeo, que separam as bacias de Iguatu já havia sido documentada. Tal ocorrência necessita de verificação e parece ser incerteira, já que *H. hauffianus* tem sua amplitude restrita ao início do Jurássico, época anterior à formação das bacias aqui estudadas. Além disso, *H. hauffianus* apresenta dentição morfológicamente distinta do material aqui apresentado (PINHEIRO et al., 2007).

Sus sedimentos variam entre conglomerados arenitos, siltitos, folhelhos, calcários e margens, sendo divididos em três unidades litoestratigráficas: as Formações Icó (mais antiga), Malhada Vermelha e Lima Campos (mais nova), que formam o Grupo Iguatu. Os processos de sedimentação se deram em leques aluviais, sistemas fluviais entrelaçados e processos fluvio-lacustres. Paleontologicamente pode-se considerar as Bacias de Iguatu pouco conhecidas. Seu conteúdo fósil é composto, principalmente, por restos de peixes, répteis e plantas, além de icnofósseis (com destaque a pegadas de dinossauros) (FORTIER e SCHULTZ, 2006 a, b). Recentes coletas na Bacia de Lima Campos resultaram em uma pequena coleção de vertebrados fósseis que aqui reportamos preliminarmente.

Material e Métodos

Os fósseis foram coletados em afloramentos da Bacia de Lima Campos, situados entre as cidades de Lima Campos e José de Alencar (região central do Estado do Ceará). Após a coleta, os mesmos foram transportados para os laboratórios de paleontologia da Universidade Estadual do Ceará (UFCe) e Universidade Federal do Ceará (UFC), onde passaram por um processo de preparação (ainda em andamento), catalogação e, quando possível, identificação.

Figura 1. Escamas atribuídas a peixes do gênero *Lepidotes*. Escala: 50 mm.

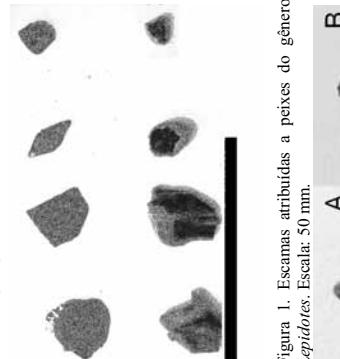


Figura 2. Dente de tubarão hibodontídeo em A: vista lingual e B: vista aboral. Escala: 10 mm.

NOVOS REGISTROS DE PALEOVERTÉBRADOS PARA A BACIA DE LIMA CAMPOS (CEARÁ, NORDESTE DO BRASIL)

PINHEIRO F.L.¹; FIGUEIREDO, A.E.Q.²; FORTIER D.C.²; SOARES, M.O.^{1,2}

¹Universidade Federal do Ceará (UFC); ²Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS); ¹lpinheiro@yahoo.com.br

Palavras Chave: Paleontologia, Bacia de Lima Campos

Introdução

Dá-se o nome de bacias sedimentares de Iguatu a um conjunto de quatro pequenas bacias sedimentares (Lima Campos, Malhada Vermelha, Iguatu e Icó) localizadas no interior do Estado do Ceará. A formação destas bacias está relacionada ao evento rift que separou os continentes Sul-Americano e Africano, tendo, as mesmas, possivelmente Neocomiana (Cretáceo Inferior). Juntas, as quatro bacias que formam o conjunto somam uma área de, aproximadamente, 1.135 km².

Sus sedimentos variam entre conglomerados arenitos, siltitos, folhelhos, calcários e margens, sendo divididos em três unidades litoestratigráficas: as Formações Icó (mais antiga), Malhada Vermelha e Lima Campos (mais nova), que formam o Grupo Iguatu. Os processos de sedimentação se deram em leques aluviais, sistemas fluviais entrelaçados e processos fluvio-lacustres. Paleontologicamente pode-se considerar as Bacias de Iguatu pouco conhecidas. Seu conteúdo fósil é composto, principalmente, por restos de peixes, répteis e plantas, além de icnofósseis (com destaque a pegadas de dinossauros) (FORTIER e SCHULTZ, 2006 a, b). Recentes coletas na Bacia de Lima Campos resultaram em uma pequena coleção de vertebrados fósseis que aqui reportamos preliminarmente.

Resultados e Discussão

Os fósseis foram coletados em afloramentos da Bacia de Lima Campos, situados entre as cidades de Lima Campos e José de Alencar (região central do Estado do Ceará). Após a coleta, os mesmos foram transportados para os laboratórios de paleontologia da Universidade Estadual do Ceará (UFCe) e Universidade Federal do Ceará (UFC), onde passaram por um processo de preparação (ainda em andamento), catalogação e, quando possível, identificação.

Paleontologia das Bacias do Iguatu, Centro-oeste do Estado do Ceará

Daniel Costa FORTIER* & Cesar Leandro SCHULTZ
*Bolsista CAPES, danieli.fortier@uflgs.br

Introdução

As bacias sedimentares do Iguatu são constituídas por um conjunto de quatro pequenas bacias: Icó, Iguatu, Lima Campos e Malhada Vermelha. Estão inseridas no conjunto das bacias internas cretáceas do Nordeste do Brasil. Localizadas no centro-leste do Estado do Ceará ($38^{\circ}38'00''$ a $39^{\circ}27'30''$ W e $6^{\circ}07'00''$ a $6^{\circ}28'30''$ S), apresentam, juntas, uma área total de 1135 km² (Fig 01). As bacias repousam sobre o embasamento cristalino da província Borborema. Seus sedimentos, de provável idade Neocomiana (canares locais Rio da Serra e Aratu), são divididos em três unidades litoestratigráficas: formações Icó (mais antiga), Malhada Vermelha e Lima Campos (mais nova). Os sedimentos variam entre conglomerados, arenitos, siltitos, argilitos, folhelhos, calcários e margas, formados em leques aluviais e sistemas fluviais entrelaçados, e processos flúvio-lacustres. A origem destas bacias está relacionada com o evento rift que separou os continentes Sul-Americano e Africano (BEURLEN & MABESSONE, 1969; MATOS, 1987; PONTE *et al.*, 1990).

Conteúdo fossilífero

Paleontologicamente, as Bacias do Iguatu podem ser consideradas pouco conhecidas, pois poucos fósseis foram encontrados e devidamente estudados e as referências sobre a presença de fósseis são superficiais e esparsas (TINOCO & MABESSONE, 1975; PONTE *et al.*, 1990). Além disso, alguns autores referem-se aos fósseis da região como provindos do conjunto "Bacias do Iguatu", não informando a qual bacia cada registro pertence (e.g. CARVALHO, 2000).

Apesar das assembleias fossilíferas serem pouco diversificadas, foram encontrados fósseis de conchostráceos, ostracodes, moluscos, larvas de insetos, fragmentos de peixes e de répteis, polens, esporos, fragmentos vegetais e icnofósseis, principalmente pegadas de dinossauros (TINOCO & MABESSONE, 1975; PONTE *et al.*, 1990).

Cruz (1962) cita a presença de escamas de peixe pertencentes a *Lepidotes*. Menciona também a ocorrência de dentes de peixe, fragmentos de répteis (com até 10 cm), dentes de vertebrados, ostracodes, fragmentos de conchas de conchostráceos atribuídos pelo autor ao gênero *Cyclus*, e fragmentos de *Esteriella*. Castro (1963) menciona uma camada de calcário com abundância em ossos de répteis. Também comenta sobre a presença do ostracode *Darwinula*. Melo (1964) cita a presença de ossos de répteis, uma coquina de *Ostrea* com um exemplar de gastrópoda e lamelibranquios, escamas de peixes (*Lepidotes*), ostracodes (*Darwinula* e *Cyamocyparis*) e fragmentos de troncos silicificados. Gaspary *et al.* (1967) citam a presença de ostracodes, ossos de répteis e escamas de peixes. Beurlen & Mabesoone (1969) citam a presença de escamas de *Lepidotes*, muitas conchas de lamelibranquios (incluindo *Ostrea*) e raros ostracodes. Uma grande abundância de conchostráceos, atribuídos ao gênero *Pseudograptia*, foi observada por Mabesoone & Campanha (1974). Tinoco & Mabesoone (1975) citam a presença de fragmentos de ossos de répteis, alguns moluscos, peixes (ossos e dentes) e escamas de *Lepidotes*. Vogel (1976) descreve um novo peixe semionótido, *Lepidotes iguatensis*, encontrado na Bacia do Iguatu. Entretanto, a espécie é invalidada, sendo então referida como *Lepidotes sp.* (GALLO & BRITO, 2004). O desaparecimento do fóssil, que estava sob os cuidados do DNPM/RJ, impede novos estudos a respeito deste taxon (comunicação verbal de Valéria Gallo). Campos *et al.* (1979) cita a ocorrência de grande quantidade de ostracodes, ossos não identificados, dentes e escamas de peixes e restos vegetais carbonizados. Musa *et al.* (1989) comentam sobre a riqueza de megaosséis vegetais de um afloramento da bacia de Lima Campos. A autora comenta que estes fósseis possuem afinidade com as Clamidospemales. Um importante estudo paleopalinológico é realizado por Lima (1990), encontrando 54 espécies de polens e esporos na Bacia de Icó. Srivastava (1990) observa a presença de pegadas de dinossauros, restos de vertebrados, fragmentos de caule de *Dydoxylon*, ostracodos (*Darwinula*, *Cypridea*, *Candona*, *Reconcovana*, *Hyocypnis* e *Theriosynoecium*) e conchostráceos. Musa *et al.* (1991) comentam a presença da planta *Pseudofffenelopsis*, um tipo de conifera suculenta e halófita. Cavalcanti & Viana (1992) observaram escamas de *Lepidotes*, ossos de répteis e peixes, moldes de bivalvios, conchostráceos e ostracodes e comentam a presença de

pegadas de dinossauros. Leonardi & Spezzamonte (1992) realizam uma importante descrição de novas trilhas de pegadas para as bacias de Malhada Vermelha e Lima Campos, pertencentes a dinossauros camossauros e omítopodes. Viana *et al.* (1993) utilizam as pegadas em arenitos das bacias interiores do Nordeste como base para correlação destes sedimentos, criando a combinação "Borborema Megatracksite". Viana *et al.* (1999) comentam que a fauna e flora fóssil das bacias do Iguatu são pouco conhecidas, mas semelhantes ao conteúdo fossilífero da bacia do Rio do Peixe. Carvalho (2000, 2004) retrata aspectos geológicos e tafonômicos das pegadas de dinossauros de diversas bacias interiores do Nordeste, incluindo as bacias do Iguatu. Hessel *et al.* (2006) revisam os estudos e descrições sobre ostracodes nas diversas bacias mesozoicas interiores do Nordeste, incluindo as bacias do Iguatu. Segundo a autora, os ostracodes desta bacia são semelhantes aos da formação Abaíara da Bacia do Araripe.

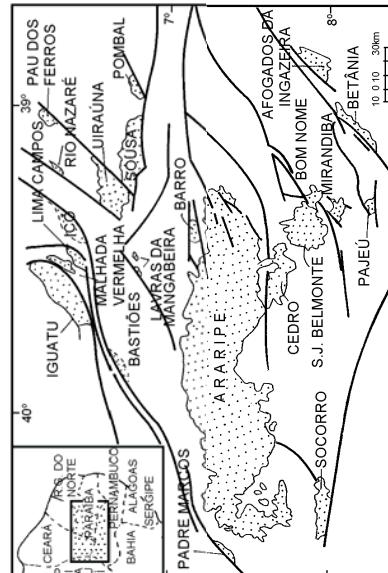


Fig. 01 – Localização geográfica das Bacias do Iguatu; Icó, Iguatu, Lima Campos e Malhada Vermelha. Modificado de Carvalho (2000).

Conclusões

O conhecimento paleontológico (assim como o geológico e o estratigráfico) para as Bacias do Iguatu é ainda muito incipiente, embora pareça evidente, pelas diversas referências citadas, que o seu registro fossilífero é potencialmente promissor. Novos estudos sobre a geologia regional e os fósseis da região estão sendo realizados na Universidade Federal do Rio Grande do Sul, os quais deverão incrementar substancialmente estes conhecimentos.

Referências Bibliográficas

- Beurien, K. & Mabesoone, J. M. 1969. Bacias cretaceas intracontinentais do nordeste do Brasil. Notas Geomorfologicas, Campinas, 9(18): 19-34.
- Campos, M., Braga, A. P. G., MELLO, A. A., Souza, E. M., Silva, F. A. F. & França, J. B. 1979. Projeto Rio Jaguaribe. Brasília. MVE-DNPM/Série Geologia nº 4. 149p.
- Carvalho, I. S. 2000. Geological environments of dinosaur footprints in the intracratonic basins of northeast Brazil during the Early Cretaceous opening of the South Atlantic. *Cretaceous Research* 21, 255-267.
- Carvalho, I. S. 2004. Dinosaur Footprints from Northeastern Brazil: Taphonomy and Environmental Setting. *Ichnos* 11, 311-321.
- Castro, M.C. 1963. Levantamento geológico da faixa a leste de José de Alencar, Iguatu, CE. Arquivos de Geologia [UFPE]. Recife, 4: 11-32.
- Cruz, W. 1962. Geologia da faixa oeste de José de Alencar, município de Iguatu, Ceará. Arquivos de Geologia [UFPE]. Recife, 3, 11-41.
- Hessei, M.H., Tomé, M.E. & Mbura, C.R. 2006. Ostracodes mesozoicos das bacias do interior nordestino: estudo da arte. Simpósio do Cretáceo do Brasil, 7, São Pedro, Boletim: 66.
- Gallo, V. & Brito, P. M. An overview of Brazilian semiionotids. In: ARRATIA, G. & TINTORI, A. (eds.), Mesozoic Fishes 3. Verlag Dr. F. Pfeil, München, 2004. 253-264.
- Gaspary, J. 1967. Estudo geral da base do Jaguanibe. SUPDNE /ASMC, Grupo de Estudos do Vale do Jaguanibe, Vol. 17. Hidrogeologia. Recife. SUDENRE .245p.
- Leonardi, G.: Spezzamonte, M. 1994. New tracksites (Dinosauria: Theropoda and Ornithopoda) from the Lower Cretaceous of the Ceará. Brasil. Studi Trentini di Scienze Naturali. Acta Geologica, 69(1992): 61-70.
- Lima, M.R. 1980. Estudo paleontológico de sedimentos da Bacia de Icó, Cretáceo do Estado do Ceará, Brasil. Boletim do Instituto de Geociências [UFPB], São Paulo, 21: 35-43.
- Mabesoone, J.M. & Campanha, V.A. 1974. Caracterização estratigráfica dos grupos Rio do Peixe e Iguatu. Estudos Sedimentológicos [UFRN] Natal, 3/4: 22-41.
- Matos, R.M.D. 1987. Sistema de rifts cretaceos do nordeste brasileiro. Seminário de Tectônica da Petrobras, 1, Rio de Janeiro. Anais, Petróbras: 126-159.
- Milo, P.G. 1964. Geologia da faixa de Igardó, Icó, Ceará. Arquivos de Geologia [UFPE] Recife, 5, 57-80.
- Mussa, D., Dino, R. & Arai, M. 1989. Contribuição à paleobotânica da Bacia de Lima Campos: nota preliminar. An. Acad. bras. Ci., Rio de Janeiro, 61(4): 479.
- Mussa, D., Babinski, M.E.C.B.O., Dino, R. & Arai, M. 1991. A presença do gênero *Pseudofrenelopsis* Nathorst na bacia mesozóica Lima Campos, Estado do Ceará, Brasil. Congresso Brasileiro de Paleontologia, 12, São Paulo, Boletim de Resumos, SBP: 115.
- Ponte, F. C., Dino, R., Arai, M., Silva-Telles Jr., A. C. 1990. Geologia das Bacias Sedimentares do Iguatu, no Estado do Ceará. PETROBRÁS-CENPES-DIVEX-SEBIPE (Relatório interno), 27p.
- Sivastava, N.K. 1980. Aspectos geológicos e sedimentológicos das bacias de Iguatu, Lima Campos e Malhada Vermelha (Ceará). Simpósio sobre a Bacia do Araripe e Bacias Interiores do Nordeste, 1, Crato. Atas. URCa: 209-222.
- Tinoco, I.M. & Mabesoone, J.M. 1975. Observações paleoecológicas sobre as bacias mesozóicas do Iguatu, Rio do Peixe e intermediárias. *Simpósio de Geologia do Nordeste*, 7, Fortaleza, Atas: 95-107.
- Viana, M. S. S.; Lima Filho, M.F.; Carvalho,I.S. 1993. Borborema megatracksite: uma base para correlação dos arenitos inferiores das bacias interiores do Nordeste do Brasil. In: Simpósio de Geologia do Nordeste, 15, SBG/Núcleo Nordeste. Boletim, 13: 23-25.
- Vogel, M.A.C. 1978a. Sobre um semiionito da Bacia do Iguatu, Ceará. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Esp.

Novos registros fósseis das Bacias do Iguatu, Centro-oeste do Estado do Ceará

Daniel Costa FORTIER* & Cesar Leandro SCHULTZ

*Bolsista CAPES, danielcostafortier@uflgs.br

Introdução

As bacias sedimentares do Iguatu representam o conjunto de quatro pequenas bacias: Icó, Iguatu, Lima Campos e Malhada Vermelha. Possuem possível idade Neocomiana (andares locais Rio da Serra e Aratu, Cretáceo Inferior), e seus sedimentos formaram-se em leques aluviais e sistemas fluviais entrelaçados (formações Icó e Lima Campos, primeira e terceira unidade), e processos flúvio-lacustres (formação Malhada Vermelha, segunda unidade), durante o evento rift que separou os continentes Sul-Americano e Africano (MATOS, 1987; PONTE *et al.*, 1990).

O registro fóssil é ainda pequeno e pouco estudado. As referências sobre o conteúdo fossilífero destas bacias são superficiais e esparsas (TINOCO & MABE SOONE, 1975; PONTE *et al.*, 1990). Mesmo assim, é registrada a presença de conchostráceos, ostracodes, moluscos, larvas de insetos, fragmentos de peixes e de répteis, palinomorfos, fragmentos vegetais e icnofósseis, principalmente pegadas de dinossauros (TINOCO & MABE SOONE, 1975; PONTE *et al.*, 1990; CARVALHO, 2000). Fortier & Schultz (este volume) realizam uma revisão sobre os principais estudos que fazem referência aos fósseis das Bacias do Iguatu.

O presente trabalho é resultado de novos estudos realizados nestas bacias, no aspecto paleontológico. Novos fósseis foram coletados por pesquisadores da UFRGS, e estão sendo classificados e identificados, sendo aqui apresentados de forma preliminar.

Materiais e Métodos

Os fósseis apresentados aqui são provenientes das bacias de Lima Campos (Fig. O1-A), Iguatu (Fig. O1-B) e Icó (Fig. O1-C) e foram coletados em Janeiro de 2006 por pesquisadores do Departamento de Paleontologia e Estratigrafia da UFRGS.

O primeiro fóssil (Fig. O1-A) trata-se de um fragmento craniano de um crocodiliano cujas características cranianas (formato do processo retro-articular e contato entre esquamosal e

parietal dentro da fenestra supra-temporal) permitem uma identificação preliminar como *Neosuchia insertae sedis* (*sensu* Benton & Clark, 1988). A preservação do fóssil é boa, embora o espécime encontre-se fraturado e achatarado dorso-ventralmente, sendo este último fato interpretado como tendo ocorrido antes do soterramento. Apesar de alguns trabalhos referirem-se à ocorrência, nas Bacias de Iguatu, de "fragmentos ósseos de répteis" (PONTE *et al.*, 1990; CARVALHO, 2000), em nenhum dos casos foi feita uma identificação destes materiais, de modo que o fóssil aqui ilustrado representa o primeiro registro inequívoco de um tetrapode para as Bacias do Iguatu, especialmente a Bacia de Lima Campos.

O segundo registro fossil (Fig. O1-B) trata-se de duas possíveis pegadas de pequenos dinossauros terópodes. Pegadas de dinossauros são comuns nas bacias interiores cretáceas do Nordeste, como as famosas pegadas de Sousa, na Paraíba (CARVALHO 2000). Na região de Iguatu, já existem registros de pegadas de dinossauros para as bacias de Malhada Vermelha e Lima Campos (CARVALHO 2000), mas este representa o primeiro registro de pegadas de dinossauros para a Bacia do Iguatu. Viana *et al.* (1993) utilizam as pegadas em arenitos das bacias interiores do Nordeste como base para correlação destes sedimentos, criando a combinação "Borborema Megatracksite", a qual tem sua abrangência aumentada em função da presente descoberta.

O terceiro registro (Fig. O1-C) trata-se de um conjunto de escamas e um fragmento de osso crâniano de peixes, identificados aqui como *Lepidotes sp.*, por tratar-se de escamas ganoides tipicamente associadas a este gênero, comuns nas bacias interiores do Nordeste (GALLO & BRITO, 2004). Outros registros de *Lepidotes sp.* já foram feitos para as bacias do Iguatu e Lima Campos (TINOCO & MABE SOONE, 1975; PONTE *et al.*, 1990; CARVALHO, 2000), mas este é o primeiro registro para a bacia de Icó.

Discussão

Esses novos fósseis são importantes para a Paleobiogeografia e para a Paleoclimatologia, como também para o estudo da evolução biológica. As pegadas ampliam a área de abrangência do "Borborema Megatracksite" (CARVALHO, 2000), que passa a incluir também a bacia do Iguatu. As escamas encontradas na Bacia de Icó, por sua vez, aumentam a ocorrência biogeográfica de *Lepidotes sp.* (GALLO & BRITO, 2004), indicando

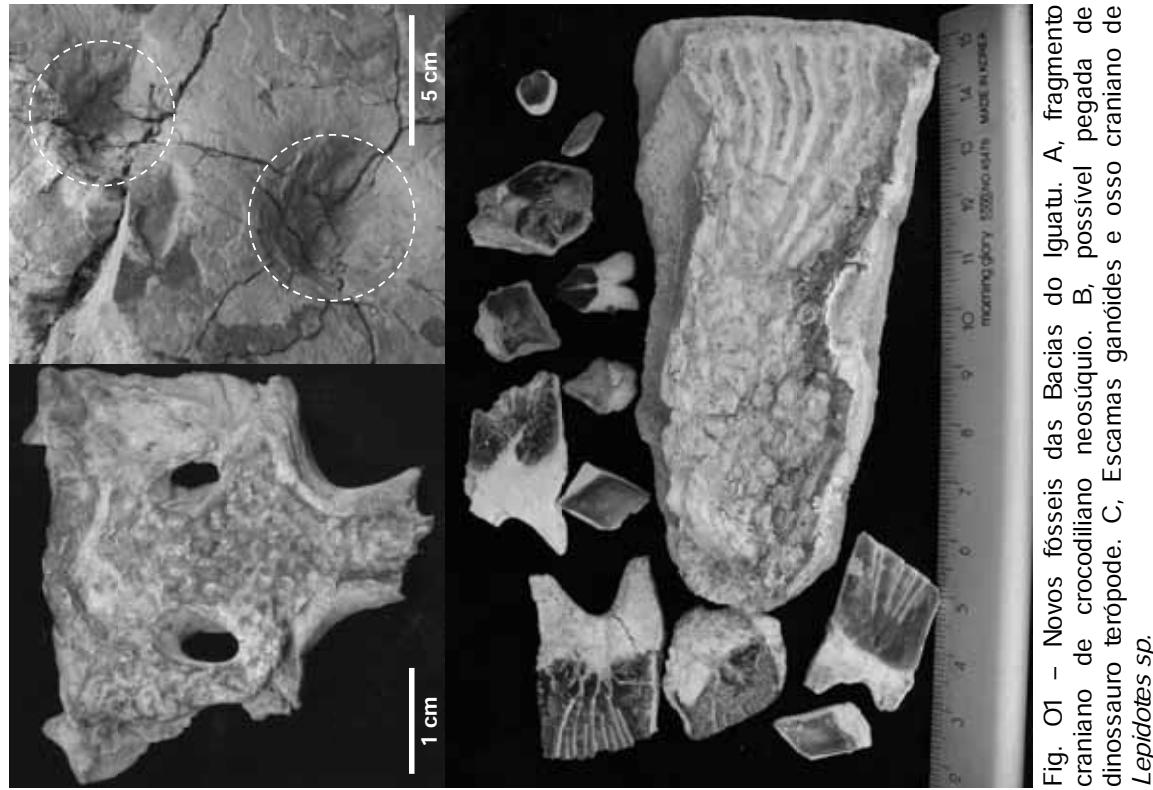


Fig. 01 – Novos fósseis das Bacias do Iguatu. A, fragmento craniano de crocodiliano neosauropod. B, possível pegada de dinossauro terópode. C, Escamas ganoides e osso craniano de *Lepidotes sp.*

Conclusão

A diversidade fossilífera para as Bacias do Iguatu parece ser muito maior que a conhecida atualmente, pois pouco foi feito até o momento com o objetivo específico de conhecer melhor os fósseis da região. São necessários novos trabalhos sistemáticos de coleta, como também estudos mais aprofundados sobre sistematica e interpretação paleontológica destes fósseis. A descoberta de novos fósseis comuns entre as quatro bacias da região de Iguatu (especialmente de peixes de grande porte) reforça a idéia de que existiu, pelo menos em parte de sua história geológica, uma conexão entre as mesmas.

Agradecimentos

Ao professor Dr. Michael Holz e seus alunos Naoki Arima e Thiago Quadros por nos ter cedido os fósseis coletados durante um estudo geológico nas Bacias do Iguatu.

Referências Bibliográficas

- Agrasar, E. L. 2004 Crocodyl remains from the Burdigalian (lower Mocene) of Gebel Zeitén (Libya). *Geodiversitas* 26:309–321.
 Benton, M. J. & Clark, J. M. 1988. Archosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia, p. 295–338. In M. J. Benton (ed.), *The Phylogeny and Classification of the Tetrapods*. Volume 1. Clarendon Press, Oxford.
 Brochu, C. A. 2001. Crocodylian snouts in space and time: phylogenetic approaches toward adaptive radiation. *American Zoologist* 41: 564–585.
 Carvalho, I. S. 2000. Geological environments of dinosaur footprints in the intracratonic basins of northeast Brazil during the Early Cretaceous opening of the South Atlantic. *Cretaceous Research* 21: 255–267.
 Gallo, V. & Britto, P. M. An overview of Brazilian semionotids. In: ARRATIA, G. & TINTORI, A. (eds.), *Mesozoic Fishes 3*. Verlag Dr. F. Pfeil, München, 2004. 253–264.
 Matos, R. M.D. 1987. Sistema de rifts cretáceos do nordeste brasileiro. Seminário de Tectônica da Petrobras, 1, Rio de Janeiro, Anais, Petrobras: 126–159.
 Ponte, F. C., Dino, R., Araújo, M., Silva-Telles Jr, A. C. 1990. Geologia das Bacias Sedimentares do Iguatu, no Estado do Ceará. PETROBRAS-CENPE-DIVEX-SEBIPÉ (Relatório interno), 27p.
 Tinoco, I.M. & Mâbesonne, J.M. 1975. Observações paleoecológicas sobre as bacias mesozóicas de Iguatu, Rio do Peixe e intermediárias. *Simpósio de Geologia do Nordeste*, 7. Fortaleza, Atas: 95–107.
 Viana, M. S. S.; Lima Filho, M.F.; Carvalho, J.S. 1993. Bioterraços negractíticos: uma base para correlação dos arenitos inferiores das bacias intériores do Nordeste do Brasil. In: Simpósio de Geologia do Nordeste, 15. SBG/Núcleo Nordeste. Boletim, 13:23–25.

ANEXO 6 - Resumos publicados em anais de congressos

Fortier, D.C.; Schultz, C.L. Considerações sobre um novo crocodiliano susisuquídeo com característica eusuquianas, do Neocomiano da bacia de Lima Campos, Nordeste do Brasil. In: XX Congresso Brasileiro de Paleontologia, 2007, Búzios. Anais de Resumos do XX Congresso Brasileiro de Paleontologia. Rio de Janeiro: Interciência, 2007. p. 78-78.

Fortier, D.C.; Figueiredo, A.E.Q.; Porto, V.B. Uma metodologia para a numeração de fósseis em folhelhos calcários. In: XX Congresso Brasileiro de Paleontologia, 2007, Búzios. Anais de Resumos do XX Congresso Brasileiro de Paleontologia. Rio de Janeiro: Interciência, 2007. p. 298-298.

Pinheiro, F.L.; Tomme, M.P.A.V.; Figueiredo, A.E.Q.; Fortier,D.C.; Porto,V.B. A possible new hybodont shark from the Iguatu group, Ceará, Northeast Brazil. In: XX Congresso Brasileiro de Paleontologia, 2007, Búzios. Anais de Resumos do XX Congresso Brasileiro de Paleontologia. Rio de Janeiro: Interciência, 2007. p. 22-22.

Figueiredo, A.E.Q.; Fortier, D.C.; Porto, V.B. Caracterização do acervo do Laboratório de Paleontologia da Universidade Estadual do Ceará: fósseis do Membro Crato. In: XX Congresso Brasileiro de Paleontologia, 2007, Búzios. Anais de Resumos do XX Congresso Brasileiro de Paleontologia. Rio de Janeiro: Interciência, 2007. p. 63-63.

Figueiredo, A.E.Q.; Fortier, D.C.; Porto, V.B. Coleção dos insetos fósseis da Formação Santana do Laboratório de Paleontologia da Universidade Estadual do Ceará. In: XX Congresso Brasileiro de Paleontologia, 2007, Búzios. Anais de Resumos do XX Congresso Brasileiro de Paleontologia. Rio de Janeiro: Interciência, 2007. p. 73-73.

Pinheiro, F.L.; Figueiredo, A.E.Q.; Fortier, D.C.; Porto, V.B. Considerações preliminares sobre a fauna de vertebrados fósseis da bacia de Lima Campos, Ceará. In: XXVI Encontro Universitário de Iniciação à pesquisa, 2007, Fortaleza. Anais do XXVI Encontro Universitário de Iniciação à pesquisa. Fortaleza: UFC, 2007.

Fortier, D. C.; Schultz, C. L. O mais antigo registro de Crocodyliformes para o Brasil (Bacia de Lima Campos, Centro-Oeste do Estado do Ceará). In: PALEO RS, 2006, São Leopoldo. Boletim Paleontologia em Destaque, 2006. v. 57. p. 46-46.

Fortier, D.C.; Dentzien-Dias, P. C.; Schultz, C. L. Primeiro registro de pegadas de dinossauros para a Bacia do Iguatu, Estado do Ceará, Brasil. In: PALEO RS, 2006, São Leopoldo. Boletim Paleontologia em Destaque, 2006. v. 57. p. 32-33.

Fortier, D.C.; Nascimento, E.R.; Holanda, E.C. Primeiro registro de Crocodylidae para a Formação Rio Madeira, Pleistoceno Superior, Estado de Rondônia. In: PALEO RS, 2006, São Leopoldo. Boletim Paleontologia em Destaque, 2006. v. 57. p. 45-45.

Liparini, A.; Mastrantonio, B.M.; Fortier, D.C.; Schultz, C.L. Um novo espécime de rauissúquio (Archosauria, Reptilia) triássico da Formação Santa Maria, Bacia do Paraná, Brasil. In: PALEO RS, 2006, São Leopoldo. Boletim Paleontologia em Destaque, 2006. v. 57. p. 44-44.

Figueiredo, A.E.Q.; Fortier, D.C.; Porto, V.B. Aulas Práticas e de Campo: Uma Metodologia no Ensino de Paleontologia. In: Mundo Unifor, 2006, Fortaleza. Anais do VI Encontro de Iniciação à Docência, 2006. p. 26-26.

Pretto, F.A.; Mastrantonio, B.M.; Liparini, A.; Fortier, D.C.; Schultz, C.L. Comparações morfométricas entre exemplares de arcossauros Triássicos do RS. In:

XVIII Salão de Iniciação Científica, 2006, Porto Alegre. Anais do XVIII Salão de Iniciação Científica, 2006.

CONSIDERAÇÕES SOBRE UM NOVO CROCODILIANO SUSISUQUÍDEO COM CARACTERÍSTICAS EUSUQUIANAS, DO NEOCOMIANO DA BACIA DE LIMA CAMPOS, NORDESTE DO BRASIL

CONSIDERATIONS ON A NEW SUSISUCHID CROCODILIAN WITH EUSUCHIAN CHARACTERISTICS, FROM NEOCOMIAN OF LIMA CAMPOS BASIN, NORTHEAST BRAZIL

Daniel Costa Fortier & Cesar Leandro Schultz

PPGGeo, UFRGS, Av. Bento Gonçalves, 9500 – Agronomia, CEP 91509-900 Porto Alegre, RS

daniel.fortier@ufrgs.br , cesar.schultz@ufrgs.br

A Bacia de Lima Campos faz parte do conjunto de quatro pequenas bacias interiores do Nordeste: Bacia de Icó, Bacia de Iguatu, Bacia de Lima Campos e Bacia de Malhada Vermelha. São freqüentemente referidas em conjunto como Bacias do Iguatu. Localizadas no centro-oeste do Estado do Ceará, repousam sobre o embasamento cristalino da província Borborema. Seus sedimentos são classificados, segundo uma das várias propostas litoestratigráficas, como Grupo Iguatu, este dividido em três formações: Icó, Malhada Vermelha e Lima Campos, depositadas em ambiente fluvial entrelaçado e leques aluviais (Icó e Lima Campos) e processos flúvio-lacustres (Malhada Vermelha). A idade do pacote, até o momento Neocomiana (Cretáceo Inferior) é definida por datação relativa, utilizando principalmente ostracodes e conchostráceos. Além destes fósseis, são encontrados icnofósseis, fragmentos vegetais e fragmentos de répteis e peixes, principalmente escamas “tipo **Lepidotes**”. Entre os fósseis de répteis, destaca-se um fragmento craniano de um crocodiliano, objeto de estudo deste trabalho, coletado em sedimentos da Formação Lima Campos, Bacia de Lima Campos. O material, UFRGS PV0001K, apresenta-se bem preservado, sem alterações diagenéticas visíveis, mas com achatamento dorso-ventral, interpretado como sendo pré-soterramento. Ficaram preservados os ossos do teto craniano (esquamosais, pós-orbitais, frontal e parietal), quadrados, quadrados-jugal, além da maioria dos elementos do neurocrânio e parte do processo retro-articular do ramo mandibular direito. Apesar de fragmentário, o material é bem diagnóstico. Uma análise filogenética realizada em um trabalho anterior, com 46 táxons e 176 caracteres, posicionou o presente fóssil como grupo irmão de *Susisuchus*. Este clado (*Susisuchidae*), por sua vez, segundo a mesma análise, é grupo irmão de *Eusuchia*. Apesar de não ser um eusúquio, o presente fóssil apresenta caracteres presentes em alguns táxons derivados deste grupo, o que sugere uma evolução homoplástica. A sutura fronto-parietal, por exemplo, mostra-se completamente no teto craniano. Esta característica, considerando a história evolutiva dos crocodilomorfos, aparece exclusivamente em eusúquios mais derivados (alguns aligatorídeos e crocodilídeos). O pós-orbital entra em contato com o quadrado/quadrado-jugal no ângulo dorsal da fenestra infra-temporal, característica presente em aligatorídeos e *Brachychamps* sp. Outra característica, presente em *Susisuchidae* e em alguns aligatorídeos, é o contato entre o esquamosal e o parietal na parede posterior da fenestra supra-temporal. Os lados praticamente horizontais da tábua craniana, com um moderado processo latero-posterior do esquamosal, é uma característica presente na maioria dos eusúquios e no fóssil aqui estudado. Novas coletas devem ser feitas na região das Bacias do Iguatu, no intuito de encontrar materiais mais completos deste novo táxon, a fim de entender melhor a evolução morfológica dos crocodilomorfos, principalmente quanto à origem dos eusúquios.

UMA METODOLOGIA PARA A NUMERAÇÃO DE FÓSSEIS EM FOLHELHOS CALCÁRIOS

A METHODOLOGY FOR THE FOSSIL CATALOGGING

Daniel Costa Fortier¹, Ana Emilia Quezado de Figueiredo^{1,2} & Valberto Barbosa Porto²

¹PPGGeo, UFRGS, Av. Bento Gonçalves, 9500 – Agronomia, CEP 91509-900 Porto Alegre, RS

²CCBio, UECE, Av. Paranjana 1700 – Campus do Itapery, CEP 60740-903 Fortaleza, CE

daniel.fortier@ufrgs.br, ana.emilia@ufrgs.br, valberto@uece.br

O Laboratório de Paleontologia do Curso de Ciências Biológicas (LPCCB) da Universidade Estadual do Ceará possui fósseis dos principais sítios fossilíferos do estado, apesar de possuí-lo em pequena qualidade. São fósseis da Bacia do Araripe, Bacias do Iguatu, Bacia Potiguar e fósseis quaternários, principalmente fragmentos ósseos de mamíferos preservados em tanques. Entre a coleção, se destacam os fósseis do Membro Crato (Formação Santana, Bacia do Araripe). Os fósseis do acerto do LPCCB são provenientes de doações particulares e principalmente de coletas realizadas durante aulas de campo da disciplina de Paleontologia Básica, do Curso de Ciências Biológicas. Entretanto, os fósseis eram armazenados em armários sem nenhum processo de tombamento. No ano de 2006 foi realizado o tombamento de todos os fósseis do Membro Crato. Tornou-se então necessário um processo de numeração dos fósseis de maneira rápida e padronizada, que permitisse a fácil visualização do número de tombamento e do tamanho do fóssil, através de uma escala, e que tivesse longa vida útil, pois os fósseis são utilizados em aulas práticas. Uma metodologia foi criada para ajudar neste processo, utilizando o padrão de numeração: LPXXXXMC, onde LP representa o Laboratório de Paleontologia, XXXX o número de tombamento, e MC Membro Crato. Os fósseis foram tombados utilizando números impressos por impressora a laser em folhas de plástico transparente (lâminas de transparência). O arquivo com a numeração foi criada utilizando o software Excel. A primeira célula foi preenchida com o primeiro número de tombamento (LP0001MC) e abaixo uma escala com 2 centímetros. Utilizando a ferramenta de auto-complementação do software, completou-se a página com um total de 320 números segundo o formato utilizado, cada um com uma escala. A impressão foi feita em folha de transparência, com a opção ‘espelhada’. A folha é cortada, separando cada número de tombamento. No fóssil, é aplicada uma pequena camada de esmalte transparente fosco, e sobre esta é colocado o plástico com número de tombamento. Sobre o número é aplicada nova camada de esmalte, em quantidade suficiente para cobrir todo o plástico. Nesta etapa é importante que a impressão seja espelhada, pois a aplicação do esmalte tende a remover a tinta dos números. Com a face impressa para baixo, isto não ocorre. Após secar, o esmalte perde a brilho, tornando o número e a escala bem visível. O esmalte tem função tanto de fixar o número na placa de calcário, como também de proteção, impedindo que possíveis acidentes venham a retirar o número de tombamento. Seguindo esta metodologia, todas as 232 placas fossilíferas de folhelho do Membro Crato presentes na coleção do LPCCB foram numeradas de maneira padronizada, contendo número de tombamento e escala.

A POSSIBLE NEW HYBODONT SHARK FROM THE IGUATU GROUP, CEARÁ, NORTHEAST BRAZIL

Felipe Lima Pinheiro¹, Mark P. A. Van Tomme, Ana Emilia Quezado de Figueiredo^{2,3}, Daniel Costa Fortier^{2,3},
& Valberto Barbosa Porto³

¹Universidade Federal do Ceará (UFC)

²Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS)

³Universidade Estadual do Ceará (UECE)

fl_pinheiro@yahoo.com.br, markvantomme@yahoo.com, ana.emilia@ufrgs.br, daniel.fortier@ufrgs.br,
valberto@uece.br

Recent collecting in the Malhada Vermelha Formation (Neocomian), Iguatu group, State of Ceará, Brazil, resulted in a number of fossil vertebrate specimens which we provisionally describe here. An isolated hybodont shark tooth still lacking a collection number is 9 mm in length and lacks the root and right cusplet. The main cusp and well developed cutting edge resemble that of **Egertonodus basanus** and also an unpublished hybodontid from the Middle Jurassic of England, though the lateral cusplet is broader than in the two aforementioned taxa. The broad cusplet resembles **Priohyodus arambourgi** more closely, but the tooth lacks serrations and the lateral cusplet is not strongly inclined medially or distally as is the condition in the latter taxon. As **Priohyodus** is known from the Early Cretaceous of South America, this specimen may represent an intermediate between **P. arambourgi** and the undescribed hybodontid, i.e. between a tearing dentition and a cutting dentition. Further corroborating this hypothesis is the fact that the specimen bears wrinkles only along the basal rim, never reaching the top of the crown, which is also observed in **P. arambourgi** and the English taxon. The previously noted presence of a form related to **Hyodus hauffianus** in the Iguatu Basin still needs to be confirmed since this species derives from Early Jurassic strata and is characterized by the presence of a node at the base of the cusp, and such is not the case for the element described herein. This is a potentially very interesting find and we will wait until more material is available to arrive at any conclusion. We provisionally consider this specimen as **Hybodontidae indet.** The material was found in association with a series of ganoid scales related to **Lepidotes** sp., a set of two fragmentary parapophenoids of a coelacanthid fish and some reptilian bones of varying sizes still embedded within matrix.

CARACTERIZAÇÃO DO ACERVO DO LABORATÓRIO DE PALEONTOLOGIA DA UNIVERSIDADE ESTADUAL DO CEARÁ: FÓSSEIS DO MEMBRO CRATO

*COLLECTION CHARACTERIZATION OF THE LABORATORY OF PALEONTOLOGY FROM
UNIVERSIDADE ESTADUAL DO CEARÁ: FOSSILS FROM THE CRATO MEMBER*

Ana Emilia Quezado de Figueiredo^{1,2}, Daniel Costa Fortier¹ & Valberto Barbosa Porto²

¹PPGGeo, UFRGS, Av. Bento Gonçalves, 9500 – Agronomia, 91509-900 Porto Alegre, RS / ²CCBio, UECE, Av. Paranjana 1700 – Itapery, 60740-903 Fortaleza, CE.

ana.emilia@ufrgs.br, daniel.fortier@ufrgs.br, valberto@uece.br

Os fósseis constituem os restos e os vestígios dos seres vivos que habitaram a Terra no passado, sendo estudados pela Paleontologia. São importantes para o entendimento da vida, sendo protegidos por lei e acondicionados em museus e laboratórios. Assim organizar os fósseis do acervo do Laboratório de Paleontologia (LPCCB) é uma ferramenta para conhecer a diversidade fossilífera da região Nordeste. Realizou-se levantamento dos fósseis do Membro Crato, Formação Santana, Bacia do Araripe, de modo a organizar e caracterizar o acervo do LPCCB. Foram tombados e catalogados 232 fósseis de peixes, insetos e plantas. O material existente no acervo trata-se apenas de uma amostra da riqueza fossilífera da Bacia do Araripe.

COLEÇÃO DE INSETOS FÓSSEIS DA FORMAÇÃO SANTANA DO LABORATÓRIO DE PALEONTOLOGIA DA UNIVERSIDADE ESTADUAL DO CEARÁ

**COLLECTION OF INSECT FOSSILS FROM SANTANA FORMATION OF THE LABORATORY OF
PALEONTOLOGY FROM UNIVERSIDADE ESTADUAL DO CEARÁ**

Ana Emilia Quezado de Figueiredo^{1,2}, Daniel Costa Fortier¹ & Valberto Barbosa Porto²

¹PPGGeo, UFRGS, Av. Bento Gonçalves, 9500 – Agronomia, CEP 91509-900 Porto Alegre, RS

²CCBio, UECE, Av. Paranjana 1700 – Campus do Itapery, CEP 60740-903 Fortaleza, CE

ana.emilia@ufrgs.br ,daniel.fortier@ufrgs.br ,valberto@uece.br

Uma coleção de fósseis é um testemunho da diversidade paleobiológica pretérita da Terra como também da sua história geológica. Devido a sua importância para o entendimento da vida, os fósseis são considerados Patrimônio da Humanidade, sendo protegidos por lei e depositados em museus e laboratórios, onde é necessária a curadoria dos mesmos, utilizando técnicas e procedimentos específicos para sua conservação, catalogação e disponibilização para o público. O Laboratório de Paleontologia do Curso de Ciências Biológicas (LPCCB) abriga fósseis pertencentes à Classe Insecta proveniente da Formação Santana, Chapada do Araripe, principalmente do Município de Nova Olinda, Ceará. A Chapada do Araripe, que se estende através da região limítrofe dos estados do Piauí, Pernambuco e Ceará, se destaca como um dos maiores jazigos fossilíferos de insetos cretácicos em nível mundial. Estes insetos encontram-se conservados nos calcários laminados do Membro Crato cuja deposição ocorreu durante o Cretáceo Inferior (há cerca de 120 milhões de anos). Os trabalhos de coleta foram realizados durante as aulas de campo da disciplina de Paleontologia Básica do Curso de Ciências Biológicas da UECE. Tais insetos encontram-se individualizados ou em associação com outros insetos ou peixes. A coleção do LPCCB possui 64 espécimes de onze ordens: Blattodea (quatro); Coleoptera (quatro); Diptera (um); Ephemeroptera (oito, sendo quatro em estágio larval); Hemiptera (oito), Homoptera (quatro) sendo estes da subordem Auchenorrhyncha; Hymenoptera (três); Neuroptera (um); Odonata (um); Orthoptera (vinte e dois); Trichoptera (um). Sete exemplares foram classificados como Insecta indet., devido ao estado de conservação. O material existente no acervo trata-se apenas de uma pequena amostra da riqueza fossilífera da Bacia do Araripe, devendo ser conhecida e preservada.

**XXVI ENCONTRO UNIVERSITÁRIO DE INICIAÇÃO À PESQUISA
FORMULÁRIO DE APRESENTAÇÃO DE RESUMOS**

RESUMO

CONSIDERAÇÕES PRELIMINARES SOBRE A FAUNA DE VERTEBRADOS FÓSSEIS DA BACIA DE LIMA CAMPOS, CEARÁ

Felipe Lima Pinheiro (Departamento de Biologia – UFC), Ana Emilia Quezado de Figueiredo (Departamento de Paleontologia e Estratigrafia – UFRGS), Daniel Costa Fortier (Departamento de Paleontologia e Estratigrafia – UFRGS), Valberto Barbosa Porto (Orientador - Departamento de Biologia - UECE)

Palavras-Chave: Paleontologia, bacia de Lima Campos

Dá-se o nome de bacias sedimentares de Iguatu a um conjunto de quatro pequenas bacias sedimentares (Lima Campos, Malhada Vermelha, Iguatu e Icó) localizadas no interior do Estado do Ceará. A formação destas bacias está relacionada ao evento rifte que separou os continentes Sul-Americano e Africano, tendo, as mesmas, possível idade Neocomiana (Cretáceo Inferior). Juntas, as quatro bacias que formam o conjunto somam uma área de, aproximadamente, 1.135 km². Seus sedimentos variam entre conglomerados, arenitos, siltitos, folhelhos, calcários e margas, sendo divididos em três unidades litoestratigráficas: as Formações Icó (mais antiga), Malhada Vermelha e Lima Campos (mais nova), que formam o Grupo Iguatu. Os processos de sedimentação se deram em leques aluviais, sistemas fluviais entrelaçados e processos flúvio-lacustres. Paleontologicamente, pode-se considerar as Bacias de Iguatu pouco conhecidas. Seu conteúdo fossilífero é composto, principalmente, por restos de peixes, répteis e plantas, além de icnofósseis (com destaque a pegadas de dinossauros). Recentes coletas na Bacia de Lima Campos resultaram em uma pequena coleção de vertebrados fósseis que aqui reportamos preliminarmente. Dentre os fósseis obtidos, destacam-se, devido à sua abundância, escamas ganoides atribuídas a peixes do gênero *Lepidotes*. Foram encontrados, também, ossos fragmentados de peixes celacantídeos, além de um dente de tubarão de espécie ainda não identificada, cuja descrição será, brevemente, publicada. Associados a estes espécimes, encontravam-se ossos de répteis de tamanhos variados e nos mais diversos estados de preservação. O estágio atual de preparação de tais ossos não permite, ainda, uma diagnose conclusiva de a qual grupo os mesmos pertencem. As bacias sedimentares de Iguatu apresentam um grande, e ainda pouco explorado, potencial paleontológico, sendo necessárias novas pesquisas e coletas sistemáticas na região.

relações paleobiogeográficas, uma vez que as espécies do Novo Mundo estão limitadas a latitudes que variam entre 5°S e 26°N, além de estarem mais próximos das margens do continente. [*Bolsista CAPES; **Bolsista CNPq]

O MAIS ANTIGO REGISTRO DE CROCODYLIFORMES PARA O BRASIL (BACIA DE LIMA CAMPOS, CENTRO-OESTE DO ESTADO DO CEARÁ)

DANIEL COSTA FORTIER* & CESAR LEANDRO SCHULTZ**

Depto. de Paleontologia e Estratigrafia, IG/UFRGS, RS, daniel.fortier@ufrgs.br, cesar.schultz@ufrgs.br

As bacias sedimentares do Iguatu formam um conjunto de quatro pequenas bacias: Icó, Iguatu, Lima Campos e Malhada Vermelha. Possuem possível idade Neocomiana (Cretáceo Inferior, andares locais Rio da Serra e Aratu), de acordo com recentes trabalhos. Seus sedimentos foram depositados por leques aluviais e sistemas fluviais entrelaçados (Formações Icó e Lima Campos, primeira e terceira unidades do pacote sedimentar), e processos flúvio-lacustres (Formação Malhada Vermelha, unidade intermediária), durante o evento rifte que separou os continentes Sul-Americanano e Africano. O fóssil aqui apresentado é proveniente da Bacia de Lima Campos (Formação Lima Campos) e representa o registro mais antigo de Crocodyliformes para o Brasil. Trata-se de um fragmento craniano e uma possível parte do processo retro-articular do ramo mandibular direito. A preservação do fóssil é boa, embora o espécime encontre-se fraturado e achatado dorso-ventralmente, sendo isto interpretado como tendo ocorrido antes do soterramento. Apesar de fragmentário, o material é bastante diagnóstico. Este compreende parte do teto craniano, estando presentes os frontais e parietais fusionados, pós-orbitais, esquamosal direito, quadrados e quadrados-jugais. Do neurocrâneo, ficaram preservados os exoccipitais, o côndilo occipital, o basioccipital, o basisfenóide e o laterosfenóide. No atual estágio de preparação, ainda não foi possível identificar os proóticos e opistóticos, mas é possível que estejam presentes. Uma análise filogenética, incluindo o espécime em questão, baseada em 46 táxons e 176 caracteres, utilizando o software TNT (versão 1.1), resultou em apenas uma árvore mais parcimoniosa (491 passos). Nesta, o exemplar aqui apresentado posicionou-se como grupo irmão de *Susisuchus anatoceps*, um crocodiliano neosúquio basal da Bacia do Araripe, Membro Crato da Formação Santana (Albo-Aptiano). A sinapomorfia que une os dois táxons é: parietal e esquamosal se encontram ao longo da parede caudal da fenestra supratemporal. Propomos que o material aqui apresentado trata-se de um novo táxon, possuindo as seguintes autapomorfias: pós-orbital entra em contato com o quadrado e quadrado-jugal no ângulo dorsal da fenestra infratemporal, sutura fronto-parietal inteiramente no teto craniano. [*Bolsista CAPES; **Bolsista PQ/CNPq]

QUELÔNIOS DA FORMAÇÃO PIRABAS (OLIGO-MIOCENO), ESTADO DO PARÁ

LÍVIA ISADORA DE ALMEIDA GUIMARÃES & HELOÍSA MARIA MORAES DOS SANTOS
CCTE, MPEG, PA, lica2000@gmail.com, hmoraes@museu-goeldi.br

A riqueza fossilífera da Formação Pirabas (Oligo-Mioceno) está bem documentada através da sua paleoflora e de sua paleofauna, depositadas em ambientes de mar aberto, plataforma rasa, planícies de maré, lagunas e mangues. A diversidade da paleofauna está expressa pelos variados grupos de invertebrados e vertebrados, muitos dos quais contêm entidades que ainda ocorrem nos atuais ecossistemas. Dentre os vertebrados, tubarões, raias, peixes ósseos e sirênios, são os grupos que têm recebido maior atenção. Os quelônios, menos freqüentes, não haviam recebido até o momento nenhum esforço de refinamento taxonômico, em decorrência do estado fragmentário do material disponível, representado em grande parte por osteodermos incompletos, contendo poucos caracteres de valor diagnóstico. Neste trabalho realizou-se uma análise minuciosa do material de quelônios com o objetivo de tentativamente obter dados taxonômicos desse grupo, visando contribuir para o conhecimento da paleobiodiversidade dos vertebrados da Formação Pirabas, bem como caracterizar a paleobiogeografia dos quelônios marinhos do Terciário sul-americano. O material utilizado compõe-se de 52 exemplares, depositados na Coleção Paleontológica do Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG). A identificação do material foi realizada através de comparação com material de quelônios recentes e fósseis citados na literatura. Os resultados preliminares mostram que os exemplares diferem bastante quanto às características analisadas, revelando a presença de, no mínimo, dois táxons distintos na formação: um representante da subordem Pleurodira, hiperfamília Pelomedusoides e um representante atribuído à superfamília Chelonioidea, subordem Criptodira.

MORFOLOGIA FUNCIONAL DAS PEGADAS DE ESFENODONTÍDEOS DO TRIÁSSICO SUPERIOR (FORMAÇÃO SANTA MARIA) DO SUL DO BRASIL

RAFAEL COSTA DA SILVA*

Dep. de Geologia, IGEQ, CCMN, UFRJ, RJ, paleoceno@yahoo.com.br

JORGE FERIGOLO

Museu de Ciências Naturais, Fundação Zoológica do Rio Grande do Sul, RS, jorge.ferigolo@fzbr.rs.gov.br

ISMAR DE SOUZA CARVALHO*

Departamento de Geologia, IGEQ, CCMN, UFRJ, RJ, ismar@geologia.ufj.br

ANTONIO CARLOS SEQUEIRA FERNANDES*

Museu Nacional, UFRJ, RJ, fernande@acd.ufrj.br

Pegadas de vertebrados triássicos são relativamente abundantes em todo o mundo, mas ainda pouco conhecidas no Brasil. Na Formação Santa Maria há registros preliminares de pegadas produzidas por animais laceratóides de pequeno porte, sendo objetivo desse trabalho analisar as características morfológicas, biomecânicas e comportamentais dos organismos que as produziram. O material consiste em seis amostras com pegadas provenientes do afloramento Predebon (Município de São João do Polêsine, Estado do Rio Grande do Sul). As pegadas são pentadáctilas com escalonamento dos dígitos I a IV; o dígito V é menor; todos terminam em andar alternado e estão associadas a marcas de arraste de cauda. As pistas representam tempos geológicos e sob condições ambientais específicas, as cianobactérias, estromatólitos e rochas associadas funcionaram como rochas hospedeiras de diversas mineralizações significantes. Os processos de mineralizações biogênicas ainda estão sendo bastante discutidos, mas o papel dos processos biológicos de cianobactérias, arachacobactérias e eubactérias, acoplados aos catalisadores metálicos para efetuar a fotossíntese ao longo do tempo geológico, é considerado de fundamental importância para o desenvolvimento de mineralizações diversas. Vale salientar que nem todos os tipos de estromatólitos ou de cianobactérias são responsáveis pelas mineralizações. Algumas das importantes mineralizações conhecidas de diversos lugares do mundo e cujas origens são direta ou indiretamente relacionadas com estromatólitos e cianobactérias/arachacobactérias/eubactérias são: fosfatos (Brasil, Índia, Mauritânia), cobre-cobalto (República Democrática do Congo), ouro (África do Sul, EUA, Canadá, Brasil?), BIF (Brasil, Austrália, Índia, EUA), hidrocarbonetos (Rússia, Austrália, Brasil?), magnesita (Brasil), Pb-Zn-Ag (Brasil, EUA, Canadá), manganês (Israel), gipsita (Chipre), fluorita-barita (Brasil), calcários (Brasil, Austrália, Mauritânia, China, etc.) e outros. Desta maneira podemos constatar que o estudo de estromatólitos e de cianobactérias fósseis é de fundamental importância para descobrir novas mineralizações em terrenos sedimentares, principalmente no Pré-Cambriano do Brasil.

PRIMEIRO REGISTRO DE PEGADAS DE DINOSAURIOS PARA A BACIA DO IGUATU, ESTADO DO CEARÁ, BRASIL

DANIEL COSTA FORTIER*, PAULA CAMBOIM DENTZEN-DIAS**, CESAR LEANDRO SCHULTZ ***

PPGeo, IGF/UFRGS, RS, daniel.fortier@yahoo.com.br, pauladenten@gmail.com, cesar.schultz@ufrgs.br

No centro-oeste do Estado do Ceará encontram-se quatro pequenas bacias sedimentares: Icó, Iguatu, Lima Campos e Malhada Vermelha, conhecidas como “as bacias sedimentares do Iguatu”, com possível idade Cretáceo Inferior (Neocomiana). Pegadas de dinossauros são comuns nas bacias interiores cretaceas do Nordeste - como as famosas pegadas de Sousa, na Paraíba - e já haviam sido registradas nas bacias de Malhada Vermelha e Lima Campos. No presente trabalho, reporta-se o primeiro achado desse tipo para a Bacia de Iguatu. Em facies fluviais, foram encontradas duas pequenas pegadas com cerca de 5 cm cada uma, posicionadas quase paralelas uma à outra. O modo de preservação sugere que se tratam, na verdade, de *undertracks*, de modo que a informação referente à morfologia das pegadas é bastante precária. Ainda assim, é possível distinguir que são pegadas com três dígitos e marcas de garras nas extremidades distais, o que indica que tratam-se de duas possíveis pegadas de pequenos dinossauros terópodes. Como as bacias interiores do Nordeste são temporalmente correlatas (Cretáceo Inferior) e os aspectos ambientais facilitaram a preservação das pegadas dinosáurianas, estes dados possivelmente criam o “Borborema Megatracksite” [Viana, M.S.S.; Lima Filho, M.F.; Carvalho,I.S. 1993. Simpósio de Geologia do Nordeste, 15, SBG/Núcleo Nordeste. Boletim, 13:23-25.], cuja abrangência é agora aumentada, em função da

ESTADO-DA-ARTE DA SISTEMÁTICA DOS CORAIS DO CRETÁCEO DO BRASIL

ALBERTO CORRÊA DE VASCONCELLOS

Colégio de Aplicação, Universidade Federal de Sergipe, Aracaju, SE, acvcon@ufs.br

Os corais escleractíneos de idade cretácea podem ser considerados um grupo bastante estudado no Hemisfério Norte. Ocorrências são citadas para a América do Norte, sul da Europa, norte da África e Oriente Médio. Tradicionalmente este grupo de corais tem sido utilizado como bioindicador de profundidade, salinidade e condições climáticas para os mares do Cretáceo. Porém, em sua maioria, estes estudos baseiam-se em classificações que datam hoje algo em torno de sessenta anos, classificações estas que cunharam termos como “hematíptico” e “ahematíptico”. Trabalhos recentes em sistemática vêm demonstrando que as classificações erigidas no intervalo entre 1945 e 1956 para os Scleractinia não mais se sustentam. No momento atual ocorre um

Paleontologia de Invertebrados

NARENDRÀ K. SRIVASTAVA
Dept. de Geologia, UFRN, Natal, RN, narendra@geologia.ufrn.br
ANTÔNIO JOSÉ DOURADO ROCHA
CPMR-Serviço Geológico do Brasil, Salvador, BA, dnraudo@cpmrh.gov.br

Os estromatólitos e seus constituintes predominantes (cianobactérias, arachacobactérias) são conhecidamente as mais antigas evidências da vida na Terra e, portanto, são intensamente estudados para compreender melhor os diversos enigmas da vida (origem e evolução) e da Geologia (ambientes deposicionais, idades geológicas das rochas, principalmente no Pré-Cambriano). Entretanto, pouca atenção está sendo dispensada por parte dos paleontólogos e, principalmente, por geólogos, de investigar a efetiva importância de cianobactérias e estromatólitos na prospecção e exploração de diversos recursos minerais. As pesquisas mais recentes neste sentido demonstram que durante certos tempos geológicos e sob condições ambientais específicas, as cianobactérias, estromatólitos e rochas associadas funcionaram como rochas hospedeiras de diversas mineralizações significantes. Os processos de mineralizações biogênicas ainda estão sendo bastante discutidos, mas o papel dos processos biológicos de cianobactérias, arachacobactérias e eubactérias, acoplados aos catalisadores metálicos para efetuar a fotossíntese ao longo do tempo geológico, é considerado de fundamental importância para o desenvolvimento de mineralizações diversas. Vale salientar que nem todos os tipos de estromatólitos ou de cianobactérias são responsáveis pelas mineralizações. Algumas das importantes mineralizações conhecidas de diversos lugares do mundo e cujas origens são direta ou indiretamente relacionadas com estromatólitos e cianobactérias/arachacobactérias/eubactérias são: fosfatos (Brasil, Índia, Mauritânia), cobre-cobalto (República Democrática do Congo), ouro (África do Sul, EUA, Canadá, Brasil?), BIF (Brasil, Austrália, Índia, EUA), hidrocarbonetos (Rússia, Austrália, Brasil?), magnesita (Brasil), Pb-Zn-Ag (Brasil, EUA, Canadá), manganês (Israel), gipsita (Chipre), fluorita-barita (Brasil), calcários (Brasil, Austrália, Mauritânia, China, etc.) e outros. Desta maneira podemos constatar que o estudo de estromatólitos e de cianobactérias fósseis é de fundamental importância para descobrir novas mineralizações em terrenos sedimentares, principalmente no Pré-Cambriano do Brasil.

estudos subsequentes de vértebras articuladas, ilíio, fêmures, tibia, fibula, supostas falanges e uma garra. Os estudos subsequentes serão realizados de forma conjunta, através de um convênio entre a Universidade Luterana do Brasil, campus Cachoeira do Sul e a Universidade Federal de Santa Maria.

DISCOVERY OF A PRIMITIVE NEOTHEROPOD FROM SANTA MARIA FORMATION. TRIASSIC
CARNIAN AGE

SÉRGIO FURTADO CABREIRA, VALTER H. M. LISBOA, JONILMARCOS F. DA SILVA, LÚCIO ROBERTO DA SILVA, PÂMELA MELLO DOS SANTOS, PATRÍCIA AMARAL, KAREN WEIGERT
Laboratório de Paleontologia, UFLA, Campus Cachoeira do Sul, RS, sergio.cabreira@terra.com.br, valter@lisa.ufla.br, karen.weigert@lisa.ufla.br

We relate the Discovery of most primitive Neotheropod dinosaur from Santa Maria Formation, Carnian age, and the recovery of a very well preserved material fossil. It measure 50cm of height approximately, and 1.5m of length. We recuperated the occiput, part of the neurocranium, premaxillary and maxillary with the completely tooth rows, the praemaxilla, the maxilla, the dentary and postdentary bones. The jugal bone presents a forked quadrate/jugal contact. The nasal bone bears a little medial crest. We recover parts of the vertebral structure of the cervical, dorsal, sacral and caudal. Dorsal vertebra has pleurocels, diverticules and accessory hypophene-hypantrum articulations. Parts of the hindlimbs and the forelimbs also recuperated, but they are damage and fracturated. We found an astragalo calcaneo that presents total fused. This fossil presents: ample brevis fossa, two fenestrae in the fused iliopubic plate, expansions of pubic and ischial distals "feet", as well. The analysis indicated, this fossil presents Neotheropod nature and a Ceratosaurus correlation, and most affinity with the primitives Syntarsus and Coelophysoid. The "Várzea do Aguado" outcrops could be considered of the Ischigualastian Carnian age by presence of the traversodontid cynodonts *Exetecodon* and the tritylosaurs *Hypodapedon*.

PRIMEIRO REGISTRO DE CROCODYLIDAE PARA A FORMAÇÃO RIO MADEIRA, PLEISTOCENO SUPERIOR, ESTADO DE RONDÔNIA

DANIEL COSTA FORTIER*
PPGGeociências, IGM/UFERS, RS, daniel.fortier@ufers.br
EDNAIR R. DO NASCIMENTO***, ELIZETE C. HOLANDA**
PPGGeociências, IGM/UFERS, Seção de Paleontologia, MCN/UFERS, ednair.nascimento@ufers.br, elizeteholanda@yahoo.com.br

A Formação Rio Madeira foi recentemente erigida como a unidade litoestratigráfica constituída por sedimentos fluviais que ocorrem ao longo das margens do rio Madeira, Estado de Rondônia. É dividida em duas unidades, uma inferior, constituída predominantemente de sedimentos argilosos macios, e uma superior, constituída por sedimentos conglomeráticos de matriz arenosa cimentada por oxi-hidróxido de ferro. Datação radiocarbônica sugere idade entre 27,31 e 46,31 A.P., Pleistoceno Superior. A paleofauna é constituída por vertebrados, em particular mamíferos e “peixes”. Dentre os mamíferos são encontrados representantes de nove ordens: Pilosa, Cingulata, Proboscidea, Notoungulata, Perissodactyla, Artiodactyla, Testudines. Este trabalho traz um estudo preliminar sobre o material de Crocodylia. Trata-se de um crânio completo com aproximadamente 60 cm de comprimento, 28 cm de largura e 14 cm de altura. A preservação é boa e não há presença de deformação diagenética. O estudo permitiu identificar o espécime como pertencente à família Crocodylidae, subfamília Crocodylinae e afim ao gênero *Crocodylus* pela presença dos seguintes caracteres: o maior alvéolo da maxila (e por consequência maior dente maxilar) é o 5º, presença de um mentalíneo maxilar para o 4º dente do dentário, borda lateral da fenestra suborbital reta, teio craniano com lados horizontais com significante processo caudo-lateral do esquamosal, *canthi rostrali* e sulcos pré-orbitais ausentes ou muito reduzidos, superfície pré-maxilar lateral à narina externa sem uma fenda profunda, narina ausente, superfície circular ou sub-circular e elevação dos nasais acima da superfície dorsal do rosto em sua porção medial. Este último caráter é uma sinapomorfia presente apenas em espécies de Crocodylus do Novo Mundo (*C. rhombifer*, *C. intermedius* e *C. moreletii*). A presença de crocodilianos é de grande importância para inferências paleoambientais, pois são bons indicadores de clima quente e úmido. Confirmando-se, o gênero possibilitará

relações paleobiogeográficas, uma vez que as espécies do Novo Mundo estão limitadas a latitudes que variam entre 5°S e 26°N, além de estarem mais próximas das margens do continente. [**Bolsista CAPES; **Bolsista CNPq]

O MAIS ANTIGO REGISTRO DE CROCODYLIFORMES PARA O BRASIL (BACIA DE LIMA CAMPOS, CENTRO-OESTE DO ESTADO DO CEARÁ)

דעתן גוטן פונטנש א גראד פאנדז אונד זונען טזען

DONATE DANIEL COSTA FORQUER & CESAR LEANDRO SCHULIZ

As bacias sedimentares do Iguaçu formam um conjunto de quatro pequenas bacias: Ico, Iguatu, Lima Campos e Malhada Vermelha. Possuem possível idade Neocomiana (Cretáceo Inferior, andares locais Rio da Serra e Aratu) de acordo com recentes trabalhos. Seus sedimentos foram depositados por leques aluviais e sistemas fluviais (outras unidades do pacote sedimentar), e processos entrelagados (Formações Ico e Lima Campos, primeira e terceira unidades do pacote sedimentar), e processos flúvio-lacustres (Formação Malhada Vermelha, unidade intermediária), durante o evento rift que separou os continentes Sul-Americano e Africano. O fóssil aqui apresentado é proveniente da Bacia de Lima Campos (Formação Lima Campos) e representa o registro mais antigo de Crocodyliformes para o Brasil. Trata-se de um fragmento craniano e uma possível parte do processo retro-articular do ramo mandibular direito. A preservação do espécime é boa, embora o espécime encontre-se fraturado e achatado dorso-ventralmente, sendo isto interpretado como tendo ocorrido antes do soerguimento. Apesar de fragmentário, o material é bastante diagnóstico. Este compreende parte do teto craniano, estando presentes os frontais e parietais fusionados, pós-orbitais, esquamosal direito, quadrados e quadradoss-jugais. Do neurocrâno, ficaram preservados os exociptais, o condilo occipital, o basiocipital, o basisfenóide e o laterosfenóide. No atual estágio de preparação, ainda não foi possível identificar os protóicos e opistóicos, mas é possível que estejam presentes. Uma análise filogenética, incluindo o espécime em questão, baseada em 46 táxons e 176 caracteres, utilizando o software TNT (versão 1.1), resultou em apenas uma árvore mais parimorfológica (491 passos). Nesta, o exemplar aqui apresentado posicionou-se como grupo irmão de *Susuchus anatoceras*, um crocodílio neostigiano basal da Bacia do Araripe, Membro Craio da Formação Santana (Albo-Aptiano). A sinapomorfia que une os dois táxons é: parietal e esquamosal se encontram ao longo da parede caudal da fenestra supratemporal. Propomos que o material aqui apresentado trata-se de um novo táxon, possuindo as seguintes autapomorfias: pós-orbital entra em contato com o quadrado e quadrado-jugal no ângulo dorsal da fenestra infratemporal, sutura fronto-parietal inteiramente no crânio.

ORA DE ALMEIDA GUIMARÃES & HELOÍSA MARIA MORAES DOS SANTOS
CCTE MPEG PA lico2000@gmail.com hmoraes@unisus-onefili.br

A riqueza fossilífera da Formação Pirabas (Oligo-Mioceno) está bem documentada através da sua paleoflora e de sua paleofauna, depositadas em ambientes de mar aberto, plataforma rasa, planícies de maré, lagunas e mangues. A diversidade da paleoфаuna está expressa pelos variados grupos de invertebrados e vertebrados, muitos dos quais contêm entidades que ainda ocorrem nos atuais ecossistemas. Dentre os vertebrados, tubarões, raias, peixes ósseos e sirênias, são os grupos que têm recebido maior atenção. Os quelônios, menos freqüentes, não haviam recebido até o momento nenhum esforço de refinamento taxonômico, em decorrência do estado fragmentário do material disponível, representado em grande parte por osteodermos incompletos, contendo poucos caracteres de valor diagnóstico. Neste trabalho realizou-se uma análise minuciosa do material de quelônios com o objetivo de tentativamente obter dados taxonômicos desse grupo, visando contribuir para o conhecimento das paleobiodiversidade dos vertebrados da Formação Pirabas, bem como caracterizar a paleobiogeografia dos quelônios marinheiros do Terciário sul-americano. O material utilizado compõe-se de 52 exemplares, depositados na Coleção Paleontológica do Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG). A identificação do material foi realizada através de comparação com material de quelônios recentes e fósseis citados na literatura. Os resultados preliminares mostram que os exemplares diferem bastante quanto às características analisadas, revelando a pescaria de, no mínimo, dois táxons distintos na formação; um representante da subordem Pleurodira, hiperástico, e, possivelmente, um representante pertencente à superfamília Chelonioidae, subordem Cetodontida.

UM NOVO ESPÉCIME DE RAUSSIQUIO (ARCHOSAURIA, REPTILIA) TRIÁSSICO DA FORMAÇÃO SANTA MARIA, BACIA DO PARANÁ, BRASIL

BIANCA M. MASTRANTONIO*, ALEXANDRE LIPARINI**, DANIEL C. FORTIER** & CESAR L. SCHULTZ***
 Depto. Paleontologia e Estratigrafia, IG/UFRGS, RS, bmmastrantonio@yahoo.com.br, alexandreliparini@yahoo.com.br,
daniel.fortier@ufrgs.br, cesar.schultz@ufrgs.br

Os Rauissúquios são um grupo composto por todos os táxons que pertencem às famílias Rauisuchidae, Prestosuchidae, Poposauridae ou Chatterjeeidae. Foram formas que alcançaram grande tamanho, com distribuição virtualmente cosmopolita, do Meso ao Neotriássico. Eram quadrúpedes e carnívoros, sendo alguns deles possivelmente bípedes ocasionais. O grupo foi estabelecido por Huene [Huene, F. von, 1942. *Die fossilen Reptilien des südamerikanischen Gondwanalandes. Ergebnisse der Sauriergrabungen in Südbrazilien* 1928/29. München: C. H. Beck, 332p], a partir da descrição de vários novos táxons do Triássico Médio da Formação Santa Maria, incluindo *Rauisuchus tiradentes*, *Prestosuchus chiniquensis*, *Prestosuchus loricatus*, *Procerosuchus celer* e *Hoplitosuchus raui*, sendo que todo este material encontra-se depositado em coleções européias. A partir de então, poucos novos materiais referentes a rauissúquios têm sido descobertos e estudados para o Triássico do RS. Barberena [Barberena, M.C. 1978. *Pesquisas*, 9:62-75] apresentou a descrição preliminar de um grande crânio, o qual atribuiu a *Prestosuchus chiniquensis*, proveniente da Cenozona de Therapsida (Formação Santa Maria). Azevedo [Azevedo, S.A.K. de, 1995. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 67:62-65] estudando o mesmo crânio já descrito preliminarmente por Barberena (1978), analisou aspectos paleoecológicos e efetuou um estudo morfológico do aparelho maxilo-mandibular de *Prestosuchus chiniquensis*. Kischlat & Barberena [Kischlat, E. - E. & Barberena, M. C. 1999. *Paleontologia em Destaque*, 14:53], concluíram que o material estudado por Barberena (1978) e Azevedo (1995) não se encaixa na diagnose proposta por Huene (1942) para *Prestosuchus chiniquensis*, propondo posteriormente, para o mesmo, a denominação *Karamuru vorax* [Kischlat, E. - E. 2000. In: Holz, M. & De Ros, L. F. (eds.) *Paleontologia do Rio Grande do Sul*, Porto Alegre: Editora da UFRGS, p. 246-272]. Em março de 2003, um espécime da família Rauisuchidae (exemplar PV 0629T), foi coletado no município de Dona Francisca, em afloramento pertencente à Cenozona de Therapsida. O espécime possui quase todo o esqueleto preservado, com boa parte dos ossos ainda articulados, e representa o mais completo rauissúquio até hoje encontrado no Brasil. Em função disso, espera-se que este novo espécime forneça novos subsídios para esclarecer as relações filogenéticas dos rauissúquios, especialmente em relação às formas do Triássico do RS. [*Bolsista CNPq; **Bolsista CAPES; ***Bolsista PQ/CNPq]

ELEMENTOS ESQUELETAIS E DÉRMICOS DE UM PEQUENO TECODONTE AETOSAURO ENCONTRADO EM SÃO JOÃO DO POLÊSINE, FORMAÇÃO SANTA MARIA, TRIÁSSICO SUPERIOR DO RIO GRANDE DO SUL, BRASIL

LÚCIO ROBERTO DA SILVA

Laboratório de Paleontologia, ULBRA, Campus Cachoeira do Sul, RS, lucio_bio@yahoo.com.br

ÁTILA AUGUSTO STOCK DA ROSA

Dept. de Paleobiologia e Estratigrafia, UFSM, Santa Maria, RS, atiladarosa@yahoo.com

SERGIO FURTADO CABREIRA, VALTER LISBOA, JONI MARCOS F. DA SILVA

Laboratório de Paleontologia ULBRA, Campus Cachoeira do Sul, RS, sergio.cabreira@terra.com.br, valterlisboa@brturbo.com.br, jmarcosf@terra.com.br

Foi encontrado em julho de 2005, pela equipe do Departamento de Paleontologia da Universidade Luterana do Brasil (ULBRA), campus Cachoeira do Sul, no sítio Buriol (RS 149), localizado no município de São João do Polêsine, um fóssil pertencente a um tecodonté aetosáurio. O fóssil foi diagnosticado ainda no afloramento, através do reconhecimento de osteodermas existentes no local. A subordem Aetosauria é facilmente distinguida pela existência de um escudo dérmico típico, constituído de inúmeros osteodermas, o qual permite diagnose a nível de gênero e espécie. Os aetosáurios foram formas que tiveram ampla distribuição paleogeográfica durante o Triássico Superior e, atualmente, são fósseis abundantes em afloramentos dos Estados Unidos e Europa. Apesar da abundância em alguns países, no Brasil são extremamente raros. Este novo achado vem a contribuir para o melhor conhecimento desses especializados tecodontes. O presente trabalho visa descrever a fase de coleta e preparação e as novas técnicas desenvolvidas para o mesmo, como o uso de parafina (cera de vela), como agente de contenção da rocha matriz afetada por agentes erosivos. Após a coleta o fóssil foi levado para o laboratório na ULBRA, Campus Cachoeira do Sul, aonde foi tombado sob o número ULBRAPVT003, e encontra-se em fase de

Sessão 20**CV 119 - RELATO DE EXPERIÊNCIA COMO MONITORAS VOLUNTÁRIAS**

PIMENTEL, Marysa
MOURÃO, Ana Raquel
FARIAS, Francisca Lucélia (*)

SAÚDE / UNIFOR
SAÚDE / UNIFOR
SAÚDE / UNIFOR

240

O Programa de Monitoria Voluntária da Universidade de Fortaleza UNIFOR, foi criado com a finalidade de formar futuros docentes. Trata-se de um programa criterioso que visa à formação e o crescimento do aluno, sendo coordenado pela Diretora de cada Centro de Ciências. Nessa perspectiva, o programa oferece ao aluno a oportunidade de desenvolver com o professor-orientador atividades de ensino-aprendizagem na disciplina na qual optou pela monitoria. Favorecer a participação do aluno na execução de Projetos de Ensino e na vida acadêmica da Universidade. Incentivar a melhoria do Processo Ensino-aprendizagem, fortalecendo a relação professor-aluno. Iniciamos nossas atividades com a disciplina Introdução à Enfermagem, que é ofertada no primeiro semestre do Curso de Enfermagem. É uma disciplina obrigatória para os alunos, pois conta a história da Enfermagem nos diversos momentos históricos. Tem como atividades: visitas às instituições de saúde, filmes históricos da vida de pessoas significativas para a profissão e estudos dirigidos onde são solicitados relatórios que devem ser descritos de forma crítica e reflexiva para posteriormente serem discutidos em sala de aula. Compreendemos que a Monitoria Voluntária funcionou para nós como um facilitador de nossa aprendizagem, pois nos deu condições de aprender e crescer profissionalmente, melhorando nosso comportamento para apresentações de trabalhos em sala de aula e com pessoas no relacionamento diário. A partir do trabalho realizado na Monitoria Voluntária, podemos dizer que esta nos possibilitou questionar mais e discutir sobre o processo ensino-aprendizagem que nos é oferecido, tendo como referência uma prática mais coerente com nossas experiências cotidianas, além de denotar um caminho eficaz no sentido de nos ajudar na construção de conhecimentos novos e na formação de indivíduos críticos, reflexivos e preparados para sermos futuros docentes que privilegiam e inovam o ensino com estratégias fundamentais no exercício da docência.

(*) Professor Orientador**Sessão 20****CV 120 - A IMPORTÂNCIA DA MONITORIA PARA A DISCIPLINA DE NEUROANATOMIA FUNCIONAL**

GONÇALVES, Lilia Lucena
BRAGA, Ana Paula (*)

CCS / UNIFOR
CCS / UNIFOR

A disciplina de Neuroanatomia Funcional exige dos alunos aulas práticas no laboratório, para melhor entendimento e visualização dos assuntos discutidos na sala de aula. O monitor se faz presente no laboratório tanto nas aulas práticas com o professor-orientador com intuito de auxiliá-lo, como também em horários livre para esclarecer quaisquer dúvidas que venha surgir por parte dos alunos. O objetivo da pesquisa é analisar a importância do monitor para a disciplina de Neuroanatomia Funcional, avaliando o trabalho que vem sendo desenvolvido. A pesquisa realizada foi do tipo qualitativa, usando como documentação uma observação direta extensiva, através da técnica de um questionário constituído por cinco quesitos tanto objetivos como subjetivos, elaborado pelo próprio monitor, a serem respondidos sem a presença do pesquisador. O estudo foi do tipo transversal, com apenas um encontro, sendo estipulado o tempo de 20 minutos para a resolução do questionário, participando um total de 30 alunos da disciplina de neuroanatomia funcional. O estudo trouxe importantes opiniões e sugestões para a continuidade do monitor. Através de um exame do questionário pode-se estimar que o monitor obteve um desempenho satisfatório, correspondendo as expectativas e contemplando os seus deveres dentro da monitoria voluntária.

(*) Professor Orientador**Sessão 20****CV 121 - MONITORIA VOLUNTÁRIA EM PARASITOLOGIA: RELATO DE EXPERIÊNCIA**

LEMOS, Aline Mesquita
VALE, Josias Martins (*)

CCS / UNIFOR
CCS / UNIFOR

A Monitoria Voluntária oferecida pela Universidade de Fortaleza (UNIFOR), tem como finalidade despertar o discente para atividades pedagógicas, juntamente com o professor-orientador da disciplina, incentivando esse para uma futura docência. Esta relato de experiência tem o propósito de demonstrar a importância da Monitoria Voluntária da disciplina de Parasitologia, enquanto vivência na vida acadêmica. São realizadas atividades pelo monitor, em laboratório assim como em sala de aula, onde o discente auxilia o professor, orientando os alunos para uma melhor compreensão do conteúdo explanado. Consiste em um momento ímpar na vida acadêmica, onde o processo pedagógico permite, além do ensino curricular, atividades que aumentam o conhecimento e a prática do aluno, auxiliando-o na obtenção de uma visão mais crítica e ampliada do processo ensino aprendizagem. Esta experiência vem confirmar que a monitoria traz resultados em seu conjunto, mas, principalmente, um desenvolvimento individual surpreendente para cada monitor. Assim se faz necessário, o incentivo aos alunos da graduação para a monitoria oferecida pela universidade.

(*) Professor Orientador**Sessão 20****CV 124 - AULAS PRÁTICAS E DE CAMPO: UMA METODOLOGIA NO ENSINO DE PALEONTOLOGIA**

DEFIGUEIREDO, Ana Emilia Quezado
FORTIER, Daniel Costa
BARBOSA PORTO, Valberto (*)

CCS / UECE
CGGEO / UFRGS
CCS / UECE

A disciplina de Paleontologia Básica é obrigatória do curso de Ciências Biológicas visa auxiliar a compreensão de processos naturais, utilizando os fósseis como um instrumento para o entendimento da evolução e diversidade biológica extinta. Trata-se de uma disciplina teórico-prática, onde os assuntos ministrados nas aulas teóricas são aprofundados nas práticas e de campo, onde se visitam jazigos fossilíferos de três estados. Como já dito anteriormente, esta disciplina possui aulas teóricas a respeito dos diversos aspectos da ciência em questão e, de forma intercalada, são realizadas as aulas práticas. Estas aulas ocorrem de duas maneiras: através de vídeos, sobre achados paleontológicos e evolução; e aulas no laboratório, onde os estudantes entram em contato com os fósseis coletados nas aulas de campos de anos anteriores. Próximo ao término do semestre é realizado uma aula de campo onde diversos jazigos fossilíferos e museus de Paleontologia são visitados. É visível que as aulas práticas auxiliam na compreensão dos conceitos paleontológicos, pois é possível visualizar espacialmente os eventos geológicos, observar fósseis nos museus das regiões visitadas e coletar fósseis. Assim, estas aulas são de fundamental importância na formação dos nossos profissionais, pois ampliam os conhecimentos adquiridos além de conscientizar sobre a preservação dos recursos naturais.

(*) Professor Orientador

representam e exploram o espaço de projeto pode ter influência na solução final encontrada, pois uma representação não exata pode impedir que o ponto ótimo de otimização seja encontrado. Atualmente, o espaço de projeto é construído estocasticamente, não representando, portanto, todas as possíveis soluções para o sistema. Este trabalho propõe representar o espaço de projeto e as atividades de otimização através de um produto categorial de grafos, sendo essa abstração a mais natural para o espaço de projeto, pois: i) grafos são independentes de implementação – qualquer heurística de otimização combinatória trabalha com grafos; ii) através do produto de grafos o espaço de projeto é totalmente representado; iii) exploração multi-atividade emerge naturalmente através do produto finito de grafos. O produto de grafos é uma relação lógica entre dois grafos. Semanticamente, ele provê um modelo lógico para caminhar dois grafos simultaneamente. Através desse produto, reduz-se a complexidade da exploração de $O(mn)$ para $O(m+n)$, onde m e n são as cardinalidades dos conjuntos dos nodos dos grafos envolvidos no produto. Além disso, representa-se completamente o espaço de projeto, aumentando, assim, a chance de se encontrar a solução ótima para o sistema. A fim de validar a abordagem proposta, implementar-se-á um algoritmo de otimização combinatória. Baseado em benchmarks publicados, escolheu-se o algoritmo Ant Colony Optimization.

Sessão 41

Paleontologia/Estratigrafia C

333

UMA INVESTIGAÇÃO SOBRE A GÊNESE DE UMA ASSEMBLÉIA FÓSSIL MONOTÍPICA DE MASSETOGNATHUS ROMER 1967 (THERAPSIDA, CYNODONTIA) DO TRIÁSSICO MÉDIO DO RIO GRANDE DO SUL. *Felipe Flach Kisłowski, Marina Bento Soares, Cesar Leandro Schultz (orient.) (UFRGS).*

Este trabalho visa à elaboração de um modelo tafonômico para elucidar os fatores que geraram uma assembléia fossilífera, composta por diversos espécimes de cinodontes, proveniente de um afloramento localizado no município de Candelária (RS). Este pacote sedimentar, (Formação Santa Maria, Cenozona de Therapsida), caracteriza-se por apresentar uma seqüência de níveis pelíticos maciços, sem sinais de paleocorrentes. A tafoценose, composta por pelo menos nove indivíduos juvenis e adultos atribuídos ao cinodonte traversodontídeo herbívoro *Massetognathus*, está concentrada em uma área de cerca de 0, 5 m² e é constituída basicamente por crânios e mandíbulas, além de vértebras e fragmentos de costelas. A presença dos elementos ósseos em associação, com diferentes tamanhos e densidades, corrobora a evidência geológica de que não houve seleção hidráulica. Sendo assim, o mais provável é que essa tafoценose tenha sido formada pela ação de um predador não seletivo, que possuía o hábito de levar as carcaças de suas presas para um local específico de alimentação. Essa hipótese é reforçada pelo fato de terem sido encontradas principalmente partes de menor valor nutricional (crânios e segmentos de coluna vertebral), as quais devem ter sido descartadas pelo predador e acumuladas ao longo do tempo. O modelo tafonômico aqui proposto, caracterizado por uma assembléia monotípica gerada pela ação de um predador, é sustentado pelo fato de que alguns grandes mamíferos predadores atuais elegem locais preferenciais para alimentação ou para o estoque de alimentos, muitas vezes constituídos de uma única espécie de presa. Considerando-se a fauna do mesotriássico do Rio Grande do Sul, postula-se que o suposto predador possa ter sido um cinodonte carnívoro. (PIBIC).

334

COMPARAÇÕES MORFOMÉTRICAS ENTRE EXEMPLARES DE ARCOSSAUROS TRIÁSSICOS DO RS. *Flávio Augusto Pretto, Alexandre Liparini, Bianca Mastrandionio, Daniel Fortier, Cesar Leandro Schultz (orient.) (UFRGS).*

A coleção de paleovertebrados do Departamento de Paleontologia e Estratigrafia possui três esqueletos incompletos de arcossauros rauissúquios de tamanhos diferentes. Neste trabalho, foram feitas comparações morfométricas entre os fêmures destes exemplares, com o objetivo de testar se os fósseis em questão podem representar diferentes estágios ontogenéticos de um mesmo táxon ou se poderiam pertencer a táxons distintos. Medidas lineares dos fêmures dos três referidos conjuntos foram tomadas, com o uso de um paquímetro, e posteriormente comparadas entre si, em retas de dispersão. A partir dos dados obtidos, observou-se que: 1) todas as medidas se alinharam de modo a formar retas quase perfeitas; e 2) as inclinações de algumas retas são diferentes das outras. A primeira observação sugere que os três espécimes constituem diferentes estágios ontogenéticos de um mesmo táxon, a menos que, sendo táxons diferentes, apresentassem proporções e taxas de crescimento iguais, o que seria pouco provável. Já a diferença nas inclinações das retas indicaria que existe algum grau de alometria no crescimento dos fêmures analisados. Partindo destas premissas e utilizando as mesmas equações, foram então estimadas as medidas faltantes num outro fêmur da coleção, encontrado isolado, incompleto e cujo tamanho é significativamente maior que o dos outros. A partir da reconstituição das medidas deste quarto fêmur, estimou-se, então, o tamanho total que o animal teria atingido em vida, sendo que este espécime se constitui, até o momento, no maior registro conhecido para o táxon em questão no RS.