

Carolina Rettondini Laurini

Um novo olhar sobre as raias-viola (Chondrichthyes,
Batoidea) do Araripe, Cretáceo Inferior do Nordeste do
Brasil

A new look at the guitarfish (Chondrichthyes, Batoidea)
from Araripe, Lower Cretaceous of NE Brazil

São Paulo
2015

Carolina Rettondini Laurini

Um novo olhar sobre as raias-viola (Chondrichthyes,
Batoidea) do Araripe, Cretáceo Inferior do Nordeste do
Brasil

A new look at the guitarfish (Chondrichthyes, Batoidea)
from Araripe, Lower Cretaceous of NE Brazil

	<p>Tese apresentada ao Instituto de Biotecnologia da Universidade de São Paulo, para a obtenção de Título de Doutora em Ciências, na Área de Zoologia.</p>
--	--

Orientador: Marcelo Rodrigues de
Carvalho

São Paulo
2015

Ficha Catalográfica

<p>Rettondini Laurini, Carolina Um novo olhar sobre as raias-viola (Chondrichthyes, Batoidea) do Araripe, Cretáceo Inferior do Nordeste do Brasil ix +191páginas</p> <p>Tese (Doutorado) - Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Zoologia.</p> <p>1. Iansan beurleni 2. Rhinobatidae 3. Batoidea I. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento Zoologia.</p>
--

Comissão Julgadora:

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).
Orientador(a)

Dedicatória

Dedico esse trabalho aos meus avôs Willian C. Rettondini e Edmilson L. Laurini, meus grandes incentivadores que partiram cedo demais e deixaram muita saudade.

Epígrafe

“Eu sou um céu
Para as tuas tempestades
Um céu partido ao meio no meio da tarde
Eu sou um céu
Para as tuas tempestades
Deusa pagã dos relâmpagos
Das chuvas de todo ano
Dentro de mim
Rainha dos raios
Rainha dos raios
Rainha dos raios
Tempo bom, tempo ruim”

Iansã (Gilberto Gil/Caetano Veloso)

Agradecimentos

Primeiramente, agradeço à minha irmã, minha mãe e minhas avós o apoio, carinho e amor incondicional.

Agradeço ao Bruno o companheirismo, força, parceria e amor que me ajudam a ir adiante todos os dias.

Às minhas queridas roomies, Camila e a Carmen, pela companhia, apoio, conversas, cafés, vinhos, cervejas, carinho e amizade.

À Dona Benedita o carinho de vó, cuidado e por fazer com que me sinta no interior mesmo numa cidade gigante.

Aos meu amados amigos Giovana, Leonardo, Márcio, Samantha, Maísa e Roberta por trazerem cor e conforto mesmo nos dias mais escuros e frios.

À família 41 Bio Ribeirão por estarem presentes mesmo longe e por me darem a certeza que não existe tempo nem distância para a amizade!

Aos paleoamigos Mariela, Gabriela e Felipe pelas colaborações, conversas, explicações e ajudas de toda a sorte com o texto, análise e metodologias.

Aos meus colegas de laboratório pela convivência e colaborações, especialmente à Flávia, Akemi, Maíra e Renan por toda a ajuda e discussões.

Ao Prof. Dr. Marcelo Carvalho pela oportunidade de desenvolver esse trabalho e pela orientação.

Aos técnicos do Departamento de Zoologia-USP, São Paulo, Enio Mattos, Claudemir A. Lopes e Philip Lenktaitis pela ajuda com a preparação do material e sessões de microscopia.

Aos técnicos da Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia-USP, São Paulo, Hugo Idalgo e Reginaldo B. Silva pelo auxílio com as radiografias.

Agradecimentos

Aos curadores Dr. Alex Kellner, Prof. Dr. Edison Vicente Oliveira e à Marcia Reis por possibilitarem a visita das coleções nacionais.

Ao Dr. Helder de Paula Silva pelo compartilhamento de conhecimento e auxílio com a preparação química dos fósseis.

À Dra. Alcina M. Barreto, Marcia Reis e Deise D. R. Henriques por organizarem minhas visitas às coleções nacionais.

Aos curadores Drs. Han-Ling W, Dr. Dong Liu, Dr. Hsuan-Ching Ho, Dr. John Maisey, Dr. Gaël Clément e Dra. Emma Bernard por possibilitarem a minha visita as coleções internacionais.

Aos técnicos Alana Gishlick e Radford Arrindell por organizarem a minha visita a coleção de peixes fósseis e a coleção ictiológica do *American Museum of Natural History*.

Ao curador Dave Catania pela aquisição e disponibilização de fotografias e radiografias de espécimes da coleção da *California Academy of Science*, São Francisco.

Ao Dr. Will White e Mark McGrouther pelo empréstimo de material da coleção ictiológica do *Australian Museum*.

Aos fotógrafos P. Loubry do *Muséum National d'Histoire Naturelle*, Paris e Carola Radke do *Museum für Naturkunde*, Berlim pela aquisição e disponibilização de imagens de exemplares fósseis.

Esse trabalho foi fomentado pelo Cnpq e pela Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de São Paulo, FAPESP através da bolsa de doutorado (2011/19755-6) e da bolsa estágio de pesquisa no exterior, BEPE (2012/23839-3).

Índice

Capítulo I: Introdução	1
I.I Contexto Geológico	2
I.II Sistemática das raias-viola.....	3
I.III Registro fóssil.....	6
I.IV Objetivos.....	10
Capítulo II: Materiais e Métodos	11
II.I Material Analisado.....	11
II.II Técnicas de preparação	13
II.III Estudo Comparativo	14
Capítulo III: Resultados	
III.I Sistemática.....	18
III.II Descrição Anatômica Comparativa	22
- Neurocrânio	23
- Arco mandibular	38
- Arco hióide e arcos branquiais.....	40
- Arcuália dorsal.....	47
- Sinarcual	48
- Cintura peitoral.....	52
- Nadadeira peitoral.....	57
- Cintura e nadadeiras pélvicas	64
- Mixopterígio.....	67
- Vértex e costelas	72
- Dentes	74
- Dentículos dérmicos	78
- Tecido mole	82
III.III Discussão Aspectos Anatômicos	83

Índice

Capítulo IX: Análise Filogenética	87
IV.I Grupo interno e Grupo externo	91
IV.II Caracteres	93
IV.III Parâmetros de busca	102
IV.IV Resultados	103
IV.V Discussão	111
Capítulo V: Conclusões	113
Resumo	114
Abstract	115
Referências Bibliográficas	116
Figuras	128
Anexos	178
Lista de abreviações e símbolos	178
Lista de Espécimes analisados por instituição	181
Matriz de caracteres	191

Capítulo I

Introdução

†*Iansan beurleni* foi a primeira espécie de Chondrichthyes encontrada nas concreções calcárias do Cretáceo Inferior da Formação Romualdo, na Chapada do Araripe (Santos, 1968) (Figura 1). A descoberta foi reportada por Santos & Valença (1968) que divulgaram a presença dessa raia na ictiofauna da Chapada. A Formação Romualdo é um dos *lagerstätte* mais conhecidos do mundo. Ela apresenta abundância de concreções calcárias contendo fósseis (Valença *et al.*, 2003) especialmente peixes e restos atribuídos a crocodilomorfos (e.g. Price, 1959; Maisey, 1991), tartarugas (e.g. Oliveira & Romano, 2007), pterossauros (e.g. Kellner & Tomida, 2000) e alguns dinossauros (e.g. Kellner & Campos, 2000). Adicionalmente, foram reportados muitos microfósseis de invertebrados (Coimbra *et al.*, 2002), algumas gimnospermas e angiospermas (Carvalho & Santos, 2005) e ocorrência de âmbar (Valença *et al.*, 2003).

Os primeiros fósseis de raias encontrados foram formalmente descritos por Santos (1968) como †*Rhinobatos beurleni*, esse novo táxon foi descrito com base em dois exemplares articulados, um deles coletado na região de Araripina (PE) e o outro em um ponto não identificado ao norte da Chapada, no estado do Ceará. Em um trabalho posterior, Brito & Séret (1996) redescreveram o material atribuído a †*Rhinobatos beurleni*, e propuseram a mudança de gênero, erigindo †*Iansan beurleni*. O táxon em questão compartilha diversas características com raias-viola viventes que corroboram a sua associação com o grupo. 1991).

I.I Contexto geológico

O conjunto formado pelas bacias interiores do Nordeste brasileiro, é constituído por pequenas bacias fanerozóicas, que apesar de terem sido consideradas fragmentos de uma única bacia interior (Cordani *et al.*, 1984), possuem estratigrafias particulares, indicando que possuem histórias geológicas distintas (Assine, 1994). A Bacia do Araripe, composta de duas sub-bacias Cariri e Feira Nova (Assine, 2007) é a maior dentre as Bacias interiores do Nordeste brasileiro, essa bacia encontra-se na divisa dos estados do Ceará, Pernambuco e Piauí, com área de 8000 Km² (Coimbra *et al.*, 2002) (Figura 2). A sua formação está intimamente ligada a abertura do Oceano Atlântico Sul e com a separação dos continentes sul americano e africano (Valença *et al.*, 2003). Os ciclos de deposição da bacia, pré-rifte, sin-rifte e o pós rifte, estão associados aos mecanismos tectônicos de separação dos continentes da margem atlântica, sendo, o estágio anterior a separação, o simultâneo ao esforço de fragmentação dos blocos continentais e o posterior a fragmentação, respectivamente (Carvalho & Santos, 2005).

Nesse contexto geológico, algumas formações se destacam do ponto de vista paleontológico, no entanto, as camadas fossilíferas mais importantes da região pertencem ao Grupo Santana. O nome dessas camadas tem origem na definição da estrutura geológica básica da Chapada de Small (1913), e é referente às camadas laminadas da atual Formação Crato.

Depois da descrição inicial de Small (1913), muitas reformulações foram propostas para a estratigrafia da região, e mesmo atualmente não existe ainda um consenso formal sobre as camadas e idades geológicas dessa unidade

estratigráfica (Beurlen, 1962; Ponte & Appi, 1990; Berthou *et al.*, 1994; Assine, 1994; Neumann & Cabrera, 1999; Valença *et al.*, 2003; Assine, 2007; Martill, 2007). No entanto, estudos recentes apontam a existência de dois *fossil lagerstätten* na Bacia do Araripe, que correspondem as Formações Crato e Romualdo, pertencentes ao Grupo Santana (e.g. Maisey, 1991; Martill, 2007).

A Formação Crato, mais antiga, datada do Aptiano, foi originada em um sistema lacustre, de águas calmas (Figura 3). Essa formação apresenta um assembleia fossilífera composta de plantas, artrópodes, peixes, crocodilomorfos, pterossauros além da presença de penas, que indicam a existência de aves ou até mesmo dinossauros (Martill, 2007). A Formação Romualdo, Aptiano-Albiano, é composta por camadas sobrepostas de folhelhos, margas e calcários e apresenta abundantes concreções calcárias contendo fósseis dos mais diversos organismos (Valença *et al.*, 2003) (Figura 3). Considerando o contexto paleogeográfico, as sessões mais inferiores da Formação Romualdo, sugerem a ocorrência de uma pequena transgressão marinha. Posteriormente, no Albiano a área sofreu uma invasão oceânica mais significativa e duradoura. Essa sequência é interpretada como um ciclo de golfo, uma parte de um complexo sistema originado pela separação da América do Sul e África (Valença *et al.*, 2003).

I.II Sistemática das raias-viola

A classificação adotada nesse trabalho é a proposta por Compagno (1973). O grupo *Rhinobatoidei sensu* Compagno (1973), pertencente a ordem Rajiformes contém nove gêneros vivos, distribuídos em quatro famílias: Rhinidae (*Rhina* Bloch & Schneider, 1801) Rhynchobatidae (*Rhynchobatus*

Müller & Henle, 1837) Rhinobatidae (*Aptychotrema* Norman, 1926; *Rhinobatos* Linck, 1790; *Trygonorrhina* Müller & Henle, 1838; *Zapteryx* Jordan & Gilbert, 1880) e Platyrrhinidae (*Platyrrhina* Müller & Henle, 1838; *Platyrrhinoidis* Garman, 1881 e *Zanobatus* Müller & Henle, 1841).

Analisando as demais propostas de classificação das raias-viola, observa-se que estas sofreram algumas modificações ao longo do tempo. Existem poucos pontos não congruentes nas classificações propostas, sendo a classificação de Platyrrhinidae o ponto menos consensual. No trabalho de Müller & Henle (1841), onde os autores revisam todo o grupo Elasmobranchii, os gêneros *Rhinobatos*, *Trygonorrhina* e *Platyrrhina* são atribuídos a Rhinobatidae, enquanto os gêneros *Rhina* e *Rhynchobatus* são atribuídos a Rhinidae. O gênero *Rhinobatos* foi subdividido por esses autores em dois subgêneros, *Rhinobatos* e *Syrrhina*. No sumário e revisão do gênero *Rhinobatos* elaborado por Norman (1926) o autor agrupa nove gêneros na família Rhinobatidae (*Aptychotrema*, *Platyrrhina*, *Platyrrhinoidis*, *Rhina*, *Rhinobatos*, *Rhynchobatus*, *Trygonorrhina*, *Zanobatus* e *Zapteryx*) e subdivide o gênero *Rhinobatos* em *Rhinobatos* e *Leiobatus*, essa classificação também é seguida por Fowler (1941). Posteriormente, Bigelow & Schroeder (1953) incluem duas famílias em Rhinobatoidea; Rhynchobatidae, composta por *Rhina* e *Rhynchobatus* e Rhinobatidae com os gêneros *Aptychotrema*, *Platyrrhina*, *Platyrrhinoidis*, *Rhinobatos*, *Trygonorrhina*, *Zanobatus* e *Zapteryx*. Compagno (1973), por sua vez, estabelece quatro famílias para a subordem Rhinobatoidei; Rhinidae (*Rhina*), Rhynchobatidae (*Rhynchobatus*), Rhinobatidae (*Aptychotrema*, *Rhinobatos*, *Trygonorrhina* e *Zapteryx*) e Platyrrhinidae (*Platyrrhina*, *Platyrrhinoidis*, e *Zanobatus*). Posteriormente, Nelson

(1994), subdivide a superfamília Rhinobatoidea em Rhinidae (*Rhina* e *Rhynchobatus*) e Rhinobatidae (*Aptychotrema*, *Platyrrhina*, *Platyrrhinoidis*, *Rhinobatos*, *Trygonorrhina*, *Zanobatus* e *Zapteryx*). Nos trabalhos de McEachran et al., 1996 e McEachran & Aschliman (2004) os gêneros *Platyrrhina*, *Platyrrhinoidis* são atribuídos a Platyrrhinidae e *Zanobatus* a Zanobatidae e estas famílias são incluídas dentro da ordem Myliobatiformes. Os demais gêneros, por sua vez são incluídos em Rhinobatidae. Nelson (2006) propõe a subdivisão de Rhinobatidae *sensu* McEachran & Aschliman (2004) em 3 famílias; Rhinidae, Rhynchobatidae, Rhinobatidae, e Platyrrhinidae e Zanobatidae continuam como grupos dentro de Myliobatiformes. Na proposta de Aschliman et al., 2012a Rhinobatidae (*Aptychotrema*, *Glaucostegus*, *Rhinobatos*, *Trygonorrhina* e *Zapteryx*), *Rhina* e *Rhynchobatus* são incluídos na ordem Rajiformes, no entanto, *Rhina* e *Rhynchobatus* são considerados grupos *incertae sedis* dentro da ordem. *Platyrrhina* e *Platyrrhinoidis* são considerados grupos *incertae sedis* não sendo incluídos em nenhuma ordem de Batoidea. Por fim, *Zanobatus* é incluído em Zanobatidae, dentro da ordem Myliobatiformes.

Genericamente, os táxons atribuídos a Rhinobatoidei apresentam características morfológicas peculiares que dão aos representantes do grupo um aspecto intermediário entre tubarões e raias, tais como cauda robusta com nadadeiras dorsais e caudal bem desenvolvidas, porém esses animais apresentam um disco (i.e., a fusão das nadadeiras peitorais e cabeça) parcialmente formado em *Rhina* e *Rhynchobatus* e mais desenvolvido nos demais gêneros (Figura 4). As raias atribuídas ao grupo variam entre médias e grandes (50cm-3m). A cabeça é achatada, geralmente com forma de cunha e a cauda

robusta e contínua ao corpo. As duas nadadeiras dorsais apresentam tamanho semelhante, sendo a primeira dorsal posterior às nadadeiras pélvicas. A nadadeira caudal é fortemente assimétrica com o lobo superior bem desenvolvido e o inferior pouco desenvolvido ou ausente. A pele é coberta por dentículos dérmicos granulares, e frequentemente apresentam uma linha média dorsal de tubérculos que vão da cintura escapular até a primeira nadadeira dorsal, sendo comum continuarem até a nadadeira caudal. O focinho, sustentado por uma cartilagem rostral robusta, pode ser fortemente ou moderadamente alongado, com ápices que variam de forma marcante entre os gêneros. Os espiráculos são frequentemente grandes e próximos aos olhos. Atualmente, o grupo apresenta uma distribuição circumglobal, sendo representado majoritariamente por espécies marinhas distribuídas nos oceanos Atlântico, Índico e Pacífico, com poucas exceções de ocorrências em ambientes estuarinos. São habitantes de águas rasas de regiões tropicais e temperadas quentes, se alimentam de pequenos peixes, crustáceos, moluscos e outros pequenos invertebrados. As fêmeas são vivíparas aplacentárias.

I.III Registro Fóssil

Os Batoidea têm origem durante o Mesozóico, provavelmente, durante os eventos iniciais de irradiação de Neoselachii (Long, 1995). No entanto, dada a natureza cartilaginosa do esqueleto dos representantes do grupo, esqueletos parciais são bastante raros e o registro fóssil dos mesmos restringe-se, basicamente, às partes mineralizadas como dentes, dentículos dérmicos e espinhos

caudais. Dentes referidos a Batoidea são registrados desde o Toarciano, Jurássico Inferior, Toarciano (Cappetta, 1987, 2012; Cappetta *et al.*, 1993, Cavin *et al.*, 1995).

Os registros de esqueletos parciais mais antigos atribuídos ao grupo são provenientes do Jurássico Inferior (e.g. Agassiz, 1843; Meyer, 1859; Saint-Seine, 1949, Cappetta, 1987; Cavin *et al.*, 1995; Cione, 1999) e são morfologicamente muito semelhantes às raias-viola, sendo possivelmente proximamente relacionados (Compagno, 1973) . A maior parte desses fósseis mais antigos é registrada em sedimentos marinhos Europeus, com exceção de um único registro no Jurássico Superior da Argentina (Cione, 1999).

A família Rhinobatidae, juntamente com †Sclerorhynchidae e †Rhombodontidae, se destaca durante o Mesozóico em termos de diversidade e distribuição geográfica e temporal. O registro fóssil de Rhinobatidae durante essa Era é composto por doze gêneros, onde oito são conhecidos por esqueletos parciais. Ainda que o número de exemplares articulados seja alto, o número de registros baseados em dentes isolados é muito maior. Além dos gêneros formalmente descritos existem dezenas de registros de dentes isolados possivelmente associados à família (Cappetta, 2012). Incluído nesse grupo está o gênero *Rhinobatos*, com 17 espécies descritas para o Cretáceo, sendo dez delas baseadas em dentes isolados. Os registros da família Platyrrhinidae são mais restritos, existindo dois esqueletos parciais provenientes de depósitos do Cretáceo Superior da Europa e Marrocos atribuídos ao grupo (Carvalho, 2004; Claeson, *et al.*, 2013).

Considerando as formas do Jurássico, †*Asterodermus* do Jurássico Superior (Tithoniano) foi descrito primeiramente por Agassiz (1843), com base em um esqueleto incompleto. Posteriormente Meyer (1859) reportou maiores detalhes

morfológicos graças à um exemplar melhor preservado. †*Belemnobatis* é conhecido com base em esqueletos parciais e muitos registros de dentes isolados. Os esqueletos parciais datam do Jurássico Superior (Kimmeridgiano Superior), e dentes associados ao gênero são encontrados desde o Jurássico Médio até o Cretáceo Inferior na Europa e Tailândia (Cappetta, 2012). †*Spathobatis* é conhecido por esqueletos parciais do Jurássico Superior francês e também por dentes isolados coletados no Jurássico da Alemanha e no Cretáceo inglês. †*Euryarthra* e †*Aellopos*, ambos do Jurássico Superior, Tithoniano, são gêneros problemáticos. O primeiro foi descrito por Agassiz (1843) com base em um esqueleto parcial, proveniente de Solnhofen, Alemanha, no entanto, possivelmente é um sinônimo de †*Spathobatis*. Estudos conclusivos não podem ser feitos dado que o espécime tipo de †*Euryarthra muensteri* está perdido (Cappetta, 2012). †*Alleopos* por sua vez, foi descrito com base em esqueletos parciais coletados na Alemanha, no entanto a sua afinidade sistemática e mesmo a validade do gênero é bastante controversa (Cappetta, 20102). Cione (1999) cita a ocorrência de um rinobatídeo encontrado em sedimentos do Jurássico Superior da Argentina, porém nenhuma descrição formal foi feita.

Nos depósitos do Cretáceo existem registros de exemplares articulados no Brasil, Líbano, Israel, Marrocos e Itália. Nos depósitos da Formação Santana, Cretáceo Inferior, além de †*Iansan beurleni*, Brito *et al.*, (2013) descreveram †*Stahlraja sertanensis*. No presente trabalho esse táxon é considerado sinônimo de †*Iansan beurleni* (detalhes da sinonímia no capítulo III).

Em Israel, os depósitos de 'Ein Yabrud, Cretáceo Superior, Cenomoniano, apresentam registros de rinobatiformes articulados. Carvalho (2005) reporta a

existência de dois espécimes, provavelmente parte e conta-parte, relacionados ao grupo, porém ainda sem descrição formal. No Líbano, batóideos mesozóicos bem preservados são encontrados em três localidades, Haqil e Hgula com idade Cenomoniana e Sahel Alma, Santoniano (Cappetta 1980, 1987). São descritas sete espécies de *Rhinobatos* (†*Rhinobatos tenuirostris*, †*Rhinobatos maronita*, †'*Rhinobatos*' *latus*, †'*Rhinobatos*' *intermedius*, †'*Rhinobatos*' *hakelensis*, †'*Rhinobatos*' *whifieldi* e †'*Rhinobatos*' (*Britobatos*) *primarmatus*), no entanto, a associação desses fósseis ao gênero *Rhinobatos* é bastante controversa (Brito & Dutheil, 2004). Adicionalmente, †*Rhombopterygia rajoides* é descrita no Cenomoniano de Hadjula (Cappetta, 1980), com base em um esqueleto parcial e também há registro de muitos dentes associados ao gênero no Cenomaniano do Líbano e da Europa.

Duas espécies atribuídas a Platyrrhinidae foram descritas a partir de esqueletos parciais provenientes de depósitos do Cretáceo Superior da Itália e Marrocos. †*Tethybatis selachoides*, proveniente de depósitos do sudeste da Itália, na província de Puglia, onde foram coletados dois esqueletos parciais descritos por Carvalho (2004) . Claeson *et al.*, 2013 descrevem †*Tingitanius tenuimandibulus*, do Turoniano do Marrocos, a partir de um esqueleto parcial preservado em 3D ainda incluído na matriz rochosa.

I.IV Objetivos

- 1) Redescrever e comparar a morfologia dos fósseis atribuídos a †*Iansan beurleni* com táxons de raias-viola fósseis e viventes (comumente associados a Rhinobatoidei ou Rhinobatiformes);
- 2) Posicionar filogeneticamente o táxon †*Iansan beurleni* dentro de Batoidea, baseado em um estudo de caracteres morfológicos (inéditos e previamente propostos) de raias fósseis e viventes, contribuindo para um melhor entendimento das inter-relações em Batoidea;
- 3) Testar o monofiletismo do grupo Rhinobatoidei *sensu* Compagno (1973) (Batoidea, Euselachii).

Capítulo II

Materiais e Métodos

II.1 Material Analisado

Para a análise dos materiais estudados nesse trabalho, preferiu-se a observação dos espécimes pessoalmente. Porém, quando isso não foi possível foram usados dados presentes na literatura assim como dados, imagens ou peças anatômicas enviadas pelos curadores de outras instituições de pesquisa. Segue a lista de instituições visitadas ou colaboradoras (*instituições colaboradoras não visitadas pessoalmente).

- Laboratório de Paleontologia, Departamento de Geologia da Universidade Federal de Pernambuco (Recife, Brasil)
- Museu de Ciências da Terra do DNPM (Rio de Janeiro, Brasil)
- Museu Nacional (Rio de Janeiro, Brasil)
- Museu de Paleontologia Santana do Cariri (Ceará, Brasil)*
- American Museum of Natural History (Nova York, EUA)
- California Academy of Science (São Francisco, EUA)*
- Muséum national d'Histoire naturelle (Paris, França)
- Natural History Museum (Londres, Reino Unido)
- Etches Fossil Collection, (Kimmeridge, Reino Unido)*
- Museum für Naturkunde (Berlim, Alemanha)*
- Shanghai Ocean University (Xangai, China)
- National Museum of Marine Biology & Aquarium (Pingtung, Taiwan)
- Academia Sinica (Taipei, Taiwan)

- Fishery Research Institute (Taipei, Taiwan)
- Australian National Fish Collection CSRIO Marine and Atmospheric Research (Hobart, Austrália)*

Foram analisados 123 espécimes fósseis, sendo 49 fósseis atribuídos à †*Iansan beurleni* e 74 exemplares fósseis das seguintes espécies (Tabela 1 Anexo): †*Spathobatis bugesiacus*, †*Asterodermus platypterus*, †*Rhinobatos grandis*, †*Rhinobatos maronita*, †*Rhinobatos hakelensis*, †*Rhombopterygia rajoides*, †*Rhinobatos whitfieldi*, †*Rhinobatos tenuirostris*, †*Rhinobatos intermedius*, †*Rhinobatos latus*, †*Rhinobatos* sp., †*Britobatos primarmata*, †*Tingitanius tenuimandibulus*, †*Libanopristis* sp., †*Micropristis salomonis*, †*Sclerorhynchus atavus*, †*Raja davisii*, †*Pararaja (Raja) expansa*, †*Cyclobatis oligodactylus*, †*Cyclobatis tuberculatus* e um espécime de espécie indeterminada (número de registro K1894), proveniente do Jurássico inglês, depositada na coleção Etches Fossil Collection, Kimmeridge, Reino Unido.

Também foram analisados 86 exemplares de espécies viventes (Tabela 2 Anexo) das seguintes espécies: *Anoxypristis cuspidata*, *Aptychotrema vincentiana*, *Gymnura micrura*, *Narcine brasiliensis*, *Platyrhina tangi*, *Platyrhina sinensis*, *Platyrhinoidis triseriata*, *Potamotrygon motoro*, *Raja binocolata*, , *Raja texana*, *Rhina ancylostoma*, *Rhinobatos formosensis*, *Rhinobatos horkelii*, *Rhinobatos schelegelii*, *Rhinobatos percellens*, *Rhinobatos lentiginosus*, *Rhinobatos annulatus*, *Rhinobatos glaucostigmus*, *Rhinobatos albomaculatus*, *Rhinobatos armatus*, *Rhinobatos annulatus*, *Rhinobatos typus*, *Rhinobatos cf. leucospilus*, *Rhinobatos leucorhynchus*, *Rhinobatos rhinobatos*, *Rhinobatos cemiculus*, *Rhynchobatus djiddensis*, *Rhynchobatus australiae*, *Rhynchobatus laevis*, *Rhynchobatus*

springeri, *Taeniura lymma*, *Trygonorrhina dumerlii*, *Trygonorrhina sp.*, *Zapteryx brevirostris*, *Zapteryx xyster* e *Zanobatus schoenleinii*.

II.II Técnicas de preparação

Espécimes Fósseis

- Preparação química

A fim de levantar o maior número possível de características morfológicas relevantes, dois exemplares da coleção do Instituto de Geociências USP foram preparados quimicamente (GP/2E2274, GP/nn). O objetivo da preparação química foi isolar completamente, quando possível, o fóssil da matriz calcária (Figura 5). Para essa preparação foi utilizado ácido fórmico diluído em três concentrações (3%, 5% e 10%). Primeiramente, os espécimes foram limpos e o acrílico previamente depositado foi removido com acetona. Os espécimes foram então colocados em um banho de ácido fórmico 10% por 5 minutos para completar a limpeza. Em seguida, os fósseis foram lavados em água corrente por 12 horas, e depois colocados para secar naturalmente por um dia. Depois de secos os fósseis foram incluídos em um “cama” de resina acrílica (suporte envolvendo a matriz e o fóssil). Após o processo de inclusão na resina e secagem da mesma os fósseis foram submetidos a banhos de 2h em ácido fórmico diluído, com concentrações mais altas no início e mais baixas no final da preparação. A concentração inicial nos primeiros banhos era de 10%. Após os banhos de ácido os fósseis eram deixados de molho em água corrente por 12 horas e depois secavam naturalmente. Com o andamento da preparação a concentração da

solução de ácido foi modificada para 5% e 3%. Os materiais utilizados nessa etapa foram resina acrílica, catalizador e ácido fórmico.

Táxons Vivos

Dado que nos espécimes fósseis grande parte, se não todos, os caracteres relacionados as partes moles são perdidos, e apenas as partes mineralizadas, tais como esqueleto, dentículos e dentes, podem ser comparadas com táxons vivos, foi necessário acessar dados do esqueleto de espécimes vivos para realizar as comparações. Para tanto, foram utilizados espécimes de táxons vivos diafanizados, esqueletos secos, esqueletos preservados em álcool, radiografias e espécimes dissecados.

- Fervura em CaCO_3

Os esqueletos de um espécime de *Zapteryx brevirostris* e um de *Rhinobatos horkelli* foram preparados utilizando fervura com Carbonato de Cálcio (CaCO_3) (ver Compagno, 1988). Para esse procedimento foram utilizados animais frescos, que haviam sido mantidos apenas congelados, sem a injeção de nenhum tipo de conservador. Os espécimes foram mantidos em solução de CaCO_3 fervente até que a musculatura e a pele se soltassem completamente do esqueleto. Ao final do procedimento de fervura as peças do esqueleto parcialmente articuladas foram recuperadas e conservadas em álcool 70%.

- Dissecção manual e uso do dermestário

Exemplares inteiros de *Zapteryx brevirostris* e *Rhinobatos horkelli* conservados em álcool 70%, assim como mixopterígios de *Rhinobatos horkelli*, *Rhinobatos*

percelens, *Zapteryx brevirostris*, *Aptychotrema vincentiana*, *Trygonorrhina dumerilii*, *Rhynchobatus australiae* e *Zanobatos schoenleinii* foram dissecados manualmente. A dissecação dos esqueletos completos de *Zapteryx brevirostris* e *Rhinobatos horkelii* foi finalizada com o auxílio de coleópteros da família Dermestidae. Durante esse processo os dois espécimes foram deixados nos dermestários do Laboratório de Preparações Osteológicas IB-USP durante 5 dias. Após o final dessa etapa os esqueletos foram lavados com água oxigenada (H₂O₂) 20% por 3 minutos a fim de limpar e clarear as peças. Ao final dessa etapa os esqueletos foram conservados secos.

- Radiografia

Durante a visita ao National Museum of Marine Biology & Aquarium (Pingtung, Taiwan) foram radiografados espécimes de *Rhinobatos schelegelli*, *Rhinobatos formosensis*, *Platyrrhina tangi* e *Rhynchobatus djiddensis*. Adicionalmente, foram feitas radiografias de exemplares de *Zapteryx brevirostris*, *Rhinobatos horkelli*, *Rhynchobatus laevis* e *Zanobatos schoenleinii* no Departamento de Radiologia da Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia - USP.

Microscopia eletrônica de varredura

Para o estudo morfológico dos dentículos dérmicos e dentes de espécimes fósseis e viventes foram utilizadas imagens obtidas em seções de microscopia eletrônica de varredura, visto a escala milimétrica dos mesmos. As imagens foram obtidas no Laboratório de Microscopia Eletrônica de Varredura do Instituto de Biociências – USP. As amostras de elementos hipermineralizados foram montadas sobre *stubs* e recobertos com ouro, em um sistema de

pulverização no equipamento da marca Balzers SDC 050, com tempo de exposição de 180 segundos e corrente de 50mA. Posteriormente, os stubs foram analisados em um microscópio eletrônico de varredura da marca Zeiss DSM 940. As imagens foram capturadas em arquivos digitais e posteriormente editadas utilizando o programa Adobe Photoshop versão 12.0.

II.III Estudo comparativo

Para o estudo morfológico comparativo dos materiais analisados os espécimes, fósseis e viventes, foram fotografados em todos os ângulos considerados informativos. As imagens, posteriormente, foram editadas no programa Adobe Photoshop versão 12.0.

A nomenclatura utilizada nas descrições anatômicas foi baseada nos seguintes trabalhos:

- Neurocrânio: El-Toubi & Hamdy (1959) e Compagno (1988);
- Arco mandibular: El-Toubi & Hamdy (1959) e Nishida (1990);
- Arcos hióide e branquial: El-Toubi & Hamdy (1959), Miyake & McEachran (1991) e Lebrun (2001);
- Cartilagem sinarcual: Saint-Seine (1949) e Lebrun (2001);
- Cintura peitoral : Leible (1988);
- Cintura pélvica: Hulley (1972);
- Nadadeira peitoral: Howes (1890) e Compagno (1988) com modificações;
- Nadadeira pélvica: Saint-Seine (1949) e Nishida (1990);
- Mixopterígio: Saint-Seine (1949) e Hulley (1972);
- Coluna vertebral: Saint-Seine (1949) e Compagno (1988);
- Dentes: Cappetta, (1987) e Herman et al. (1997);

- Dentículos dérmicos: Reif (1985), Duffin & Ward (1993) e Thies (1995).

Os fósseis provenientes do Cretáceo do Líbano são referidos como †*Rhinobatos* devido a evidente necessidade de revisão taxonômica que, no entanto, está fora do escopo desse trabalho.

Análise Cladística

A matriz de dados morfológicos foi construída e editada no programa Nexus versão 0.5.0 e as análises foram feitas utilizando o programa TNT - *Tree Analysis Using New Technology*, versão 1.1 (Golobof et al., 2003, 2008). Os parâmetros de busca estão detalhados no capítulo IV.

Capítulo III

Resultados

III. I Sistemática

CHONDRICHTHYES Huley, 1880
BATOMORPHII Cappetta, 1980
RAJIFORMES Berg, 1940
RHINOBATOIDEI Fowler, 1941
RHINOBATIDAE Müller & Henle, 1838
†*Iansan beurleni* (Silva Santos, 1968)

1968 †*Rhinobatos beurleni* Silva Santos; Silva Santos & Valença: 349 (somente nome; não disponível)

1968 †*Rhinobatos beurleni* Silva Santos; Silva Santos: 492 (descrição original ilustrada)

1986 †*Rhinobatos beurleni* Silva Santos, Mones: 28

1990 †*Rhinobatos beurleni* Silva Santos, Wenz & Brito: 339

1991 †“*Rhinobatos*” *beurleni* Silva Santos, Maisey: 110, fig 1, 2, 4, 5.

1991 †*Rhinobatos beurleni* Silva Santos, Silva Santos: 32

2013 †*Stahlraja sertanensis* Brito Leal & Galo, Brito Leal & Gal.: 2, fig 1, 2, 3, 4. (descrição original)[sinonímia nova]

Holótipo: Escola de Geologia de Pernambuco, EGP 2510, Formação Santana, Lagoa de Dentro.

Parátipo: Divisão de Geologia e Mineralogia, Rio de Janeiro, DGM-DNPM 917, Formação Santana, região norte da Chapada do Araripe.

Diagnose emendada: Rinobatídeo de tamanho pequeno a médio (raramente ultrapassam 50 cm), com rostro relativamente curto, narinas obliquas, processos *horn-like* presentes nas margens anteriores das cápsulas nasais e arcúalias dorsais posicionadas dorsalmente ao contato do neurocrânio e sinarcual. As nadadeiras peitorais apresentam o mesopterígio bem desenvolvido, com 16-18 cartilagens radiais no propterígio, presença de 1 ou 2 cartilagens radiais articuladas diretamente à cintura peitoral e 9 ou 12 elementos radiais no

mesopterígio. As nadadeiras pélvicas apresentam 7 ou 10 segmentos radiais. Na coluna vertebral, 15 centros vertebrais se encontram incorporados à cartilagem sinarcual, aproximadamente 17 centros monospondílicos e cauda com pelo menos 81 centros diplospodílicos. No mixopterígio, a cartilagens marginal dorsal e marginal ventral apresentam ornamentação drapeada ao longo do comprimento.

No trabalho de descrição da nova espécie †*Stahlraja sertanensis* (imagem do holótipo na página 190 do Anexo), os autores apresentam como características diagnósticas do táxon a extensão da cartilagem rostral até a borda do focinho, presença de processos *horn-like* na margem anterior das cápsulas nasais, duas cartilagens radiais articuladas diretamente à cintura peitoral, cartilagens radiais robustas e presença de arcuálias dorsais. A comparação das características encontradas nos fósseis de †*Iansan beurleni*, analisados no presente trabalho, com as observadas no parátipo designado para †*Stahlraja sertanensis* (MPSC P099) e com as descritas para o holótipo por Brito *et al.* (2013) indicam que as características diagnósticas propostas pelos autores não são efetivas para a separação dos dois táxons.

O holótipo de †*Iansan beurleni* (Figura 1) apresenta a região média do corpo preservada, com parte dos arcos mandibulares, hiomandíbulas, restos de arcos branquiais, sinarcual, nadadeiras peitorais parciais, cintura peitoral parcial, alguns corpos vertebrais e costelas. Nesse exemplar pode-se notar cartilagens radiais robustas semelhantes as encontradas em MPSC P099 e descritas para o holótipo de †*Stahlraja sertanensis*. Adicionalmente, também são visíveis cartilagens radiais articuladas diretamente à cintura peitoral no holótipo de †*Iansan beurleni*. Brito *et al.* (2013) argumentam que essa característica é

encontrada em *Rhinobatos horkelii*, *Zapteryx brevirostris*, †*Rhinobatos intermedius*, †*Rhinobatos whitfieldi*, †*Rhombopterygia*, e †*Iansan beurleni*, no entanto, a análise realizada no presente trabalho indica que essa característica é mais abrangente. Além dos táxons citados pelos autores, cartilagens radiais articuladas diretamente à cintura peitoral foram observadas em †*Rhinobatos grandis* e nas espécies viventes atribuídas a Rhynchobatidae e Rhinobatidae analisadas. Ainda com relação as nadadeiras peitorais, nota-se que a distribuição, forma e proporção dos elementos basais também é semelhante em †*Iansan beurleni* e †*Stahlraja sertanensi*. A forma quadrangular do mesopterígio, evidente nos espécimes designados para †*Stahlraja sertanensis*, foi observada em todos os exemplares de †*Iansan beurleni* que apresentavam tal estrutura preservada (Figuras 1, Figura 33b, d). A extensão do propterígio até a região anterior da cápsula nasal também é observada no espécime MB. f. 12425 de †*Iansan beurleni* (Figura 6). De acordo com Brito *et al*, 2013 a extensão do propterígio de †*Stahlraja sertanensis* é comparável a encontrada em Platyrrhinidae, no entanto nesse grupo o propterígio se estende até a região da cartilagem rostral (Figura 35 f, g).

Considerando o neurocrânio, em †*Iansan beurleni* também é observada a extensão da cartilagem rostral até o focinho e a presença de processos *horn-like* na margem anterior da capsula nasal (MB. f. 12425, AMNH FF 11806) (Figuras 7). Ainda é possível observar que nos espécimes de †*Stahlraja sertanensis*, assim como nos de †*Iansan beurleni*, a cartilagem rostral apresenta comprimento similar à distância entre os côndilos occipitais e o contato das margens anteriores das cápsulas nasais com o neurocrânio (Figura 7), a fontanela fontanela supracranial está localizada na mesma região (Figuras 7a, 9a, c, f), e o

processo pós-orbital contínuo a crista supra ótica faz com que a região ótica tenha um contorno anguloso em vista dorsal em ambos os táxons (Figura 9 a, b, f).

Arcuálias dorsais também foram encontradas em †*Iansan beurleni* (AMNH FF11993, AMNH FF19125, GP/2E2274) (Figura 24) durante a realização dos estudos anatômicos comparativos. Essas cartilagens que também são reportadas para, *Aptychotrema vincentiana*, *Trygonorrhina sp.* e *Zapteryx brevirostris* serão melhores tratadas durante a descrição anatômica comparativa.

Considerando o acima exposto, a sinonímia de †*Iansan beurleni* e †*Stahlraja sertanensis* é proposta devido a falta de caracteres diagnósticos efetivos na separação de ambos os táxons. Como visto, algumas características utilizadas na diagnose de †*Stahlraja sertanensis*, como presença de processo triangular com forma de chifre (*horn-like*), na margem anterior das cápsulas nasais, extensão do rostro até a margem do focinho, extensão do propterígio e presença de arcuálias dorsais não estão preservadas no holótipo de †*Iansan beurleni*, porém são encontradas em outros exemplares. Dessa forma, a comparação das características e proporções do esqueleto, preservados nos exemplares de †*Iansan beurleni* analisados no presente trabalho e nos exemplares designados para †*Stahlraja sertanensis*, impossibilitam a separação dos dois táxons.

III. II Descrição Anatômica Comparativa

Características gerais

As características anatômicas descritas a seguir baseiam-se em todos os exemplares de †*Iansan beurleni* analisados. Entre os exemplares analisados, os preparados quimicamente se mostraram mais informativos dada a possibilidade de observar as estruturas anatômicas em três dimensões. Foram analisados onze exemplares preparados; desses, nove depositados no *American Museum of Natural History* (AMNH) (AMNH FF 19091, AMNH FF 11093, AMNH FF 19036, AMNH FF 19089, AMNH FF 19125, AMNH FF 19090, AMNH FF 19092, AMNH FF 19126, AMNH FF 19127) e dois exemplares depositados no Instituto de Geociências USP, GP/2E 2273 e GP/2E sem número (Figura 5). São exceções os espécime AMNH FF 12664 (parte e contraparte) e MB. f. 12425 (Figura 6) ainda incluídos na matriz, porém com um grau de preservação excepcional, e com características preservadas bastante informativas. Todos os fósseis preparados quimicamente foram expostos dorsalmente, dessa forma, a descrição das estruturas ventrais foram prejudicadas devido a dificuldade em acessar a informação. Nota-se ainda que, na maioria dos exemplares com cabeça, disco e cauda parcialmente preservados faltam as extremidades anterior e posterior e a parte distal das nadadeiras peitorais. Esse artefato de preservação já foi citado por Silva Santos e segundo o autor, essa condição é comum nos peixes encontrados nas concreções do Membro Romualdo (Silva Santos, 1968).

Neurocrânio

Nos exemplares mais bem preservados e completos de †*Iansan beurleni* é possível observar que o neurocrânio (**n**), em vista dorsal e ventral, tem o formato de uma ampulheta, com constrições bem marcadas na região orbital entre as cápsulas nasais (**cn**) e a região ótica. A cartilagem rostral (**cr**) está completamente preservada em poucos espécimes. No espécime MBf. 12425, em exposição ventral é possível observar que a cartilagem rostral apresenta comprimento similar à distância entre os côndilos occipitais e o contato das margens anteriores das cápsulas nasais com o neurocrânio, formando um rostro curto quando comparado com espécies do gênero '*Rhinobatos*' fósseis e viventes. Em nenhum dos fósseis é possível observar claramente os contornos da fontanela anterior (**fa**), pois a margem anterior dessa abertura não está preservada em nenhum dos exemplares preparados quimicamente e não está visível nos exemplares sem preparação. No entanto, a margem posterior da fontanela anterior pode ser observada; esta é semi-circular com o ponto mais côncavo localizado posteriormente à linha de origem anterior das cápsulas nasais.

Na região etmoidal, em vista dorsal é possível observar que a margem anterior das cápsulas nasais formam um ângulo agudo com o neurocrânio, fazendo com que essas se disponham diagonalmente em relação a linha média anteroposterior do neurocrânio (Figura 7). As cartilagens antorbitais (**ca**) se articulam lateroposteriormente com as cápsulas nasais. Em vista dorsal, no exemplar AMNH FF11806 é possível notar pequenas projeções triangulares na margem anterior lateral das cápsulas (Figura 7a). Infelizmente, as cápsulas nasais não estão totalmente preservadas ou expostas dorsalmente em nenhum

outro exemplar analisado, dificultando o resgate de informações anatômicas mais detalhadas. Ventralmente, observa-se que a abertura das cápsulas nasais são elípticas (Figura 7b). Em AMNH FF 19091 é possível observar o canal orbito-nasal (**con**) na região medial da margem posterior da capsula nasal. Existem vestígios do processo pré-orbital (**pro**) nos espécimes AMNH FF 19091 e AMNH FF 11806 este parece ser delgado e pouco desenvolvido (Figura 7a).

A região orbital é constrita, sendo mais estreita que a região etimoidal e ótica, com crista supra-orbital (**cs**) evidente. No espécime AMNH FF 11082 é possível observar a série de forames preservados no lado esquerdo do fóssil, tentativamente associados aos forames *ophthalmicus superficialis* (**fos**) (Figura 9a). O processo pós orbital (**ppo**) é evidente (Figura 7a). Em alguns exemplares a fontanela supracranial posterior (**fsp**) está preservada; esta abertura apresenta formato oval e está localizada na região central do neurocânio, levemente deslocada posteriormente, fazendo com que o ponto central da abertura esteja na mesma altura dos processos pós-orbitais (Figura 7a).

Na região ótico-occipital a fossa endolinfática (**fen**) está preservada como uma depressão na porção mediana desta região (Figura 7a e Figura 8c). Nela estão presentes dois pares de forames; anteriormente os forames endolinfáticos (**fe**) e posteriormente os forames perilinfáticos (**fp**). A crista supra-ótica (**csot**) é bem marcada e contínua ao processo pós-orbital, fazendo com que a região posterior do neurocrânio tenha um contorno anguloso.

Em vista lateral, na região orbital são visíveis alguns forames, porém o estado de preservação dos fósseis não propicia uma tentativa de associação precisa. Posterior às perfurações é visível a comissura lateral (**cl**) (Figura 8b). Em vista occipital, é visível o forame magno (**fm**) com contorno triangular,

flanqueado pelos côndilos occipitais (**coc**), além de pequenas perfurações que o circundam. Essas perfurações foram identificadas como o forames vagos (**X**), forames para o ramo lateral do nervo glossofaríngeo (**fIX**) e forame para a veia cerebral posterior (**vpc**). Em vista lateral, na região occipital, é visível o arco jugal (**aj**) bem desenvolvido e duas perfurações, a maior localizada mais próximo a região ventral foi identificada como o forame do nervo glossofaríngeo (**IX**) e a menor, localizada dorsalmente, como forame do nervo facial (**VII**) (Figura 8b).

A cartilagem antorbital tem o aspecto triangular, com a região de articulação com o neurocrânio muito mais larga que a região distal. A margem distal é rombuda, ligeiramente voltada para a região posterior e aparenta não se articular diretamente com o propterígio (Figura 9 c, f).

Entre os demais exemplares fósseis estudados foram observados neurocrânios minimamente preservados, que possibilitam comparações, em †*Spathobatis bugesiacus*, †*Belemnobatis sismondae*, †*Rhinobatos' whifieldi*, †*Rhinobatos' tenuirostris*, †*Rhinobatos' maronita*, †*Rhinobatos' latus*, †*Rhinobatos' intermedius*, †*Rhinobatos' hakelensis*, †*Rhinobatos' grandis* e †*Britobatos primarmatus* (Figura 10). Também foram feitas comparações com o neurocrânio de †*Tingitanius tenuimandibulus*, a partir de imagens de CT-scan descritas por Claeson *et al.* (2013), visto que o fóssil ainda se encontra imerso na matriz rochosa.

Ambos os espécimes provenientes do Jurássico europeu, †*Spathobatis bugesiacus* (NHMUK P.10934) e †*Belemnobatis sismondae* (MNHN CRN 13) estão preservados em exposição ventral impossibilitando a visualização de estruturas da região dorsal. O espécime de †*Spathobatis bugesiacus* apresenta as cartilagens melhores preservadas; nele é possível observar a cartilagem rostral

proporcionalmente longa com apêndice rostral (**ar**) bem desenvolvido anterior e lateralmente ao nodo rostral (**nr**). As cápsulas nasais são perpendiculares à cartilagem rostral, e com aberturas ventrais elípticas. As cartilagens antorbitais se articulam posterolateralmente com as cápsulas nasais, semelhante ao que acontece em †*Iansan beurleni* e em gêneros recentes (Figura 10b). O neurocrânio do espécime de †*Belemnobatis sismondae* analisado foi preservado como impressão, dificultado o resgate de informações. No entanto, é possível observar que a cartilagem rostral é proporcionalmente curta, com apêndices rostrais bem desenvolvidos que percorrem lateralmente quase todo o comprimento da cartilagem rostral (Figura 10h). As cápsulas nasais são perpendiculares ao rostro, diferente de †*Iansan beurleni*.

Os fósseis provenientes do Cretáceo do Líbano são preservados em duas dimensões, o que dificulta a recuperação de algumas informações, no entanto, a forma geral e as proporções dos neurocrânios podem ser observadas.

Entre os táxons estudados, três deles apresentam o rostro proporcionalmente curto, semelhante a †*Iansan beurleni*; †*Rhinobatos' whitfieldi*, †*Rhinobatos' hakelensis* e †*Britobatos primarmatus*. O neurocrânio em †*Rhinobatos' whitfieldi* (Figura 10a) é robusto, a cartilagem rostral apresenta formato triangular, não sendo observados restos do apêndice rostral em nenhum fóssil estudado (NHMUK P.63199, NHMUK P.24965, AMNH FF 3707). A forma geral e as proporções desse táxon são bastante semelhantes às encontradas em *Platyrrhinoidis triseriata* (descrita com mais detalhes abaixo). As cápsulas nasais não estão bem preservadas em nenhum dos espécimes, porém os restos indicam que estas formavam um ângulo agudo com o rostro. †*Rhinobatos' hakelensis* (MNHN 1946- 17-272 a/b) (Figura 10g) e †*Britobatos primarmatus* (MNHN

1946-18-94a/b) (Figura 10e) apresentam neurocrânios robustos, com a cartilagem rostral bem desenvolvida. Em ambos os táxons, o apêndice rostral se encontra desenvolvido lateral e anteriormente ao nodo rostral. As cápsulas nasais em †*Rhinobatos' hakeiensis* são perpendiculares ao rostro, com aberturas circulares. Em †*Britobatos primarmatus* as cápsulas nasais formam um ângulo agudo com o rostro e assim como em †*Iansan beurleni*, é observado um processo triangular na margem anterior das cápsulas, no entanto em †*Britobatos primarmatus* o processo é mais desenvolvido.

Em †*Tingitanius tenuimandibulus* (NHMUK P.66857) o neurocrânio está preservado em três dimensões. Esse táxon compartilha muitas características com †*Iansan beurleni* o rostro robusto, cápsulas nasais levemente orientadas anteriormente, formando um ângulo agudo com a base da cartilagem rostral. As cápsulas nasais também apresentam aberturas elípticas e um processo triangular em forma de chifre (*horn-like*) anterior. O processo pós-orbital é visível, porém pouco desenvolvido e o arco jugal se encontra na região anteroposterior da capsula ótica.

Os demais táxons analisados, †*Rhinobatos' tenuirostris*, †*Rhinobatos' maronita*, †*Rhinobatos' latus*, †*Rhinobatos' intermedius* e †*Rhinobatos' grandis* apresentam o rostro proporcionalmente longo. O holótipo de †*Rhinobatos' latus* (NHMUK P.4014) (Figura 10f) apresenta a cartilagem rostral preservada parcialmente, sem a porção distal; dessa forma, não é possível observar a presença do apêndice rostral. As cápsulas nasais, assim como em †*Iansan beurleni* formam um ângulo agudo com o rostro e apresentam um processo triangular na margem anterior das cápsulas, no entanto, os processos são mais desenvolvidos em †*Rhinobatos' latus*. Nos espécimes de †*Rhinobatos'*

intermedius e †*Rhinobatos' grandis* analisados (MNHN 1941-18-1152 e NHMUK P.63201) a cartilagem rostral é a porção do neurocrânio melhor preservada. Em ambos os espécimes a cartilagem rostral é longa e robusta e o apêndice rostral é bem desenvolvido. As demais características do neurocrânio não foram preservadas (Figura 10d , j).

Os exemplares de †*Rhinobatos' tenuirostris* (NHMUK P.4770) e †*Rhinobatos' maronita* (HAK 549, HAK 564, NHMUK P.4319, NHMUK P.8645, NHMUK P.10695, NHMUK P.10696, NHMUK P.49511) analisados mostram rostros muito longos, com o comprimento da cartilagem rostral mais de três vezes o comprimento da região entre as cápsulas nasais e região occipital (Figura 10c, i). Nesses táxons a cartilagem rostral é robusta e longa com margens paralelas. Em †*Rhinobatos' maronita* o apêndice rostral é bem desenvolvido anterolateralmente com a extensão lateral chegando até metade do comprimento do rostro. Em †*Rhinobatos' tenuirostris* não é possível delimitar a extensão do apêndice rostral devido as características da preservação. Em ambos os táxons as cápsulas nasais possuem um processo bem desenvolvido na margem anterior da capsula nasal, em †*Rhinobatos' tenuirostris* o processo é robusto e triangular, semelhante aos descritos anteriormente para †*Britobatos primarmatus* e †*Rhinobatos latus*, enquanto o processo em †*Rhinobatos' maronita* é delgado e mais expandido anteriormente.

A cartilagem antorbital está preservada em †*Rhinobatos' hakeleensis* (MNHN 1946- 17-272 a/b), †*Britobatos primarmatus* (MNHN 1946-18-94a/b), †*Rhinobatos' tenuirostris* (NHMUK P.4770) e †*Rhinobatos' maronita* (MNHN 1946-17-299 a/b, , MNHN 1946-17-274, NHMUK P.10696, NHMUK P.49511). Assim como em †*Iansan beurleni*, as cartilagens antorbitais encontradas nesses

exemplares são triangulares e voltadas posteriormente. Em †*Britobatos primarmatus* e †*Rhinobatos' tenuirostris* a cartilagem antorbital é proporcionalmente maior quando comparada com †*Iansan beurleni*, sendo bem desenvolvida e expandida lateralmente (Figura 10e). Em †*Rhinobatos' hakelensis* e †*Rhinobatos' maronita* a cartilagem antorbital é menos robusta (Figura 10c, g). Em †*Rhinobatos' hakelensis* a porção medial e distal da cartilagem antorbital é delgada com o ápice pontiagudo, enquanto que em †*Rhinobatos' maronita* a forma triangular é mais evidente, sendo este mais semelhante a †*Iansan beurleni*.

Foram analisados neurocrânios de quinze táxons viventes de raias-viola: *Aptychotrema vincentiana*, *Rhinobatos horkelii*, *Rhinobatos formosensis*, *Rhinobatos schlegelii*, *Rhinobatos percellens*, *Rhinobatos lentiginosus*, *Rhina ancylostoma*, *Rhynchobatus djiddensis*, *Rhynchobatus springeri*, *Rhynchobatus laevis*, *Zapteryx brevirostris*, *Platyrhina tangi*, *Platyrhinoidis triseriata*, *Trygonorrhina* sp. e *Zanobatus schoenleinii*. Dentre os materiais analisados, neurocrânios de *Rhinobatos horkelii* e *Zapteryx brevirostris* foram dissecados e estudados em maior detalhe dada a maior disponibilidade de material. Os exemplares de *Aptychotrema vincentiana*, *Rhinobatos percellens*, *Rhinobatos lentiginosus* e *Trygonorrhina* sp. analisados estão depositados na coleção ictiológica do AMNH. Apesar de parcialmente preparados (*Aptychotrema vincentiana* e *Trygonorrhina* sp.) ou diafanizados (*Rhinobatos percellens*, *Rhinobatos lentiginosus*) a impossibilidade de terminar a preparação ou de desarticular os espécimes diafanizados prejudicou a recuperação de todos os detalhes anatômicos. Os neurocrânios de *Rhinobatos formosensis*, *Rhinobatos schlegelii*, *Platyrhina tangi*, *Platyrhinoidis triseriata*, *Rhynchobatus djiddensis*, *Rhynchobatus springeri*, *Rhynchobatus laevis*, e *Zanobatus schoenleinii* foram

analisados a partir de radiografias. Dessa forma, as informações resgatadas são restritas. As observações dos forames e detalhes da vista ventral e occipital foram prejudicados, porém informações gerais puderam ser resgatadas. As informações anatômicas do neurocrânio de *Rhina ancylostoma* foram resgatadas a partir de um exemplar diafanizado (AMNH I-44015) e outro parcialmente dissecado (NMMBP 01253).

Em *Zapteryx brevirostris* o neurocrânio é robusto e com forma geral de ampulheta nas vistas ventral e dorsal (Figura 11a, b). Considerando as proporções de altura e comprimento do neurocrânio, esse táxon é bastante semelhante à †*Iansan beurleni*. A cartilagem rostral é relativamente curta, triangular. O apêndice rostral, pouco desenvolvido, é formado por uma cartilagem delgada que se expande lateral e anteriormente a partir do nodo rostral. A fontanela anterior apresenta as margens laterais convergentes e a margem posterior levemente côncava. As cápsulas nasais se originam na base da fontanela anterior e se expandem lateralmente ao neurocrânio, sendo perpendiculares a ele. Ventralmente, as cápsulas apresentam aberturas de formato elíptico. (Figura 11a).

O processo pré-orbital é contínuo à crista supra-orbital nas extremidades distais posteriores da face dorsal das cápsulas. Em vista dorsal, existem cristas ramificadas que percorrem a superfície das cápsulas nasais. A crista se origina no processo pré-orbital segue anteriormente e se ramifica dorsalmente ao forame da canal pré-orbital (**cpo**), um desses ramos segue anteriormente para o rostro e o outro segue anterolateralmente pela superfície da cápsula, porém não chega a margem ventral das cápsulas nasais.

Na região ótico-occipital, na margem dorsal da cápsula ótica encontra-se o processo pós-orbital e posteriormente é observada a crista supra-ótica. O processo pós-orbital e a crista supra-ótica são bem desenvolvidos, não sendo nítida a separação entre eles. Na região posterior da cápsula ótica situa-se a faceta articular da hiomandíbula.

Em vista occipital o neurocrânio apresenta forma quadrangular (Figura 11d). Na região occipital é observado o forame magno com formato circular e localizado centralmente em contato com a margem ventral do neurocrânio. O forame magno é flanqueado por dois côndilos occipitais. Em vista lateral, é visível o arco jugal que conecta a porção posterior da cápsula ótica à faceta articular da hiomandíbula. Ventralmente, a região de encaixe do processo odontóide da cartilagem sinarcual apresenta o contorno levemente convexo.

O neurocrânio de *Rhinobatos horkelii* (Figura 12) também apresenta a forma de ampulheta, porém é mais delgado e estreito quando comparado ao neurocrânio de *Zapteryx brevirostris* e †*Iansan beurleni*. Além disso, as proporções de comprimento e altura são diferentes, sendo muito mais longo e baixo quando comparado a †*Iansan beurleni* e *Zapteryx brevirostris*. A cartilagem rostral é longa, com um apêndice rostral que se expande lateral e anteriormente ao nodo rostral. A margem posterior do processo rostral se apresenta côncava. A fontanela anterior, na superfície dorsal do rostro, se inicia entre as cápsulas nasais e percorre toda a cartilagem rostral até o nodo rostral. A margem posterior da fontanela é mais larga, tornando-se gradualmente mais estreita (Figura 12a).

As cápsulas nasais formam um ângulo agudo com o neurocrânio, apresentam aberturas ventrais elípticas (Figura 12b). O processo pré-orbital é

contínuo à crista supra-orbital nas extremidades distais posteriores da face dorsal das cápsulas. Assim como em *Zapteryx brevirostris*, em vista dorsal, existem cristas ramificadas que percorrem a superfície das cápsulas nasais. A crista se origem no processo pré-orbital segue anteriormente e se ramifica dorsalmente ao forame da canal pré-orbital, a partir desse ponto um dos ramos segue anteriormente para o rostro e o outro segue anterolateralmente pela superfície da cápsula. No entanto, em *Rhinobatos horkelii*, a crista que corre anterolateralmente chega á margem da abertura ventral da capsula nasal. Em vista ventral, é visível um pequeno processo anterior na margem das cápsulas nasais. Processos nas margens anteriores das cápsulas nasais são observados em alguns fósseis descritos, inclusive †*Iansan beurleni*, além dos táxons recentes, *Platyrhina*, *Platyrhinoidis* e *Rhynchobatus*, sendo muito mais desenvolvido nesse último.

A região orbital, em vista lateral, apresenta uma comissura lateral bem marcada (Figura 12c). Na região ótico-occipital, na margem dorsal da cápsula ótica encontra-se o processo pós-orbital, e posteriormente é observada a crista supra-ótica. Diferente de *Zapteryx brevirostris* o processo pós orbital e a crista supra-ótica não são contínuos. O processo pós-orbital e a crista supra-ótica são bem desenvolvidos. Na região posterior da cápsula ótica situa-se a faceta articular da hiomandíbula.

Em vista occipital o neurocrânio apresenta forma retangular. Na região occipital é observado o forame magno com formato circular e localizado centralmente em contato com a margem ventral do neurocrânio (Figura 12d). O forame magno é flanqueado por dois côndilos occipitais. Em vista lateral, é visível o arcos jugal que conecta a porção posterior da cápsula ótica à faceta

articular da hiomandíbula. Ventralmente, a região de encaixe do processo odontóide da sinarcual apresenta o contorno côncavo mais acentuado quando comparado com *Zapteryx brevirostris* e †*Iansan beurleni*.

A análise dos espécimes diafanizados de *Rhinobatos lentiginosus* e *Rhinobatos percellens*; e dos radiografados de *Rhinobatos formosensis*, *Rhinobatos schlegeli*, indica pouca variação entre as proporções do neurocrânio entre as diferentes espécies. Ocorrem pequenas variações na inclinação das cápsulas nasais e largura da cartilagem rostral (Figura 14a, b).

Todos os exemplares de *Trygonorrhina* sp. analisados apresentam pele fortemente aderida a região dorsal do neurocrânio, impedindo a visualização de estruturas e forames presentes nessa região. No entanto, é possível notar que assim como em *Zapteryx brevirostris* e †*Iansan beurleni*, o neurocrânio de *Trygonorrhina* sp. é robusto e proporcionalmente alto. A cartilagem rostral é relativamente curta e triangular com a fontanela anterior apresentando as margens laterais convergentes. O processo rostral é bem desenvolvido, anteriormente e lateralmente. Ventralmente, as cápsulas nasais apresentam aberturas de formato elíptico. Em vista occipital o neurocrânio se apresenta quadrangular, como em *Zapteryx brevirostris*. Nessa região é observado o forame magno flanqueado por dois côndilos occipitais. Em vista lateral, é visível o arco jugal que conecta a porção posterior da cápsula ótica à faceta articular da hiomandíbula.

Aptychotrema vincentiana compartilha muitas características do neurocrânio com *Rhinobatos horkelii*. Nesse táxon o neurocrânio também é mais delgado, estreito e mais longo e baixo quando comparado a †*Iansan beurleni*, *Zapteryx brevirostris* e *Trygonorrhina*. A cartilagem rostral é longa, com um

apêndice rostral que se expande lateral e anteriormente ao nodo rostral. A margem posterior do processo rostral se apresenta côncava. A fontanela anterior, na superfície dorsal do rostro, se inicia entre as cápsulas nasais e percorre toda a cartilagem rostral até o nodo rostral, sendo mais larga proximalmente e tornando-se gradualmente mais estreita distalmente. As cápsulas nasais formam um ângulo agudo com o neurocrânio e apresentam aberturas ventrais elípticas. Em vista dorsal, são observadas cristas ramificadas percorrendo a superfície das cápsulas nasais, com o mesmo padrão descrito para *Rhinobatos horkelii*. Na região ótica, dorsalmente, o processo pós-orbital e a crista supra-ótica são bem desenvolvidos e contínuos. Nos exemplares analisados restos de tecido conjuntivo impediram a observação da fontanela posterior. Na região posterior lateral da cápsula ótica situa-se a faceta articular da hiomandíbula. A região occipital, assim como em *Rhinobatos horkelii* tem formato retangular, com o forame magno circular central e dois côndilos occipitais.

A partir da análise dos neurocrânios de *Zapteryx brevirostris*, *Rhinobatos horkelii*, *Trygonorrhina* sp. e *Aptychotrema vincentiana* foi observado que o número e o padrão de distribuição das perfurações do neurocrânio são semelhantes nesses gêneros (Figura 11c, 12c). Na parte interna das aberturas das cápsulas nasais é visível o forame olfatório (**fo**). Na margem posterior das cápsulas nasais, ventralmente aos forames olfatórios, está presente o forame do canal orbito-nasal (**con**), com diâmetro muito menor que o forame olfatório. Dorsalmente, próximos à base da fontanela anterior, são visíveis os forames do canal pré-orbital (**cpo**). Na região orbital, dorsalmente, é observada a fontanela supracranial posterior (**fsp**), que tem formato elíptico nesses táxons.

Lateralmente, são observadas diversos forames por onde passam vasos sanguíneos e nervos. Na linha média anteroposterior da região orbital se encontra o forame óptico (**II**), o maior forame dessa região, e o forame pró-óptico (**fpo**). Acima do forame óptico, próximo a cápsula nasal está localizado o forame da veia cerebral anterior (**vca**). Acima da linha média também está localizado o forame do nervo troclear (**IV**) e o forame do nervo oculomotor (**III**). Abaixo da linha média estão o forame do canal orbito-nasal, o forame aferente pseudobranquial (**fpb**) e forame do nervo facial (**VII**). Na região ótico-occipital dorsal estão presentes os forâmens endolinfáticos e perilinfáticos na fossa endolinfática. Em vista lateral, anterior à comissura lateral, atravessando a mesma, e posteriormente ao forame pró-óptico está presente o forame para o ramo ótico do nervo facial (**VII**). Em vista ventral, no centro da placa basal está situado o forame da artéria carótida interna (**ci**). Em vista occipital, localizados dorsalmente aos côndilos occipitais se encontram os forames vagos (**X**), e acima destes estão os forames do ramo lateral do nervo glossofaríngeo (**fIX**). Dorsalmente a estes últimos estão presentes os forames para a veia cerebral posterior (**vpc**). Entre os côndilos occipitais e os arcos jugais são observados forames do nervo glossofaríngeo (**IX**). O número de forames na região occipital dos gêneros vivos analisados é menor do que o observado em †*Iansan beurleni*.

O neurocrânio de *Platyrhina tangi*, *Platyrhina sinensis* e *Platyrhinoidis triseriata* apresentam a cartilagem rostral robusta, curta e triangular, que não alcança a ponta do focinho, sendo proporcionalmente menor em *Platyrhina* (Figura 13b, d). As cápsulas nasais são perpendiculares e lateralmente expandidas. Em vista ventral, em *Platyrhina* a abertura das cápsulas nasais é

circular, enquanto em *Platyrhinoidea* elas são elípticas. Ambos os táxons apresentam processos na margem anterior da capsula nasal, sendo esses mais desenvolvidos em *Platyrhinoidea*.

Os neurocrânios de *Rhynchobatus djiddensis*, *Rhynchobatus springeri* e *Rhynchobatus laevis* analisados mostram a cartilagem rostral robusta e bem desenvolvida, longa e proporcionalmente mais larga quando comparada com os demais táxons descritos anteriormente (Figura 13a). O processo rostral se desenvolve anterior e lateralmente restrito a região do nodo rostral. O processo pré-orbital é bem desenvolvido. As cápsulas nasais se expandem lateralmente porém a abertura ventral é oblíqua e proporcionalmente menor. É possível observar que a região de articulação da aba da sinarcual é bem definida e com contornos circulares.

Rhina ancylostoma possui o neurocrânio bastante diferente dos demais táxons descritos (Figura 14c). Esse gênero apresenta neurocrânio massivamente robusto, alto, largo e com proporções muito distintas. A cartilagem rostral é curta e larga com a fontanela anterior circular. São observados apêndices rostrais expandidos lateralmente. As cápsulas nasais se expandem lateralmente e a sua abertura apresenta formato elíptico. Na região anterior das cápsulas nasais são observados processos anteriores muito robustos e bem desenvolvidos com formato triangular; esses processos se expandem anteriormente até muito próximo dos apêndices rostrais. Na região lateroposterior das cápsulas nasais se encontram as cartilagens antorbitais fusionadas às cápsulas nasais. As cartilagens antorbitais são robustas, poligonais, orientadas posteriormente e com forames bem marcados na região anterior e posterior. A crista supra-orbital e a crista supra-ótica são bem desenvolvidas. Na região occipital, é visível o arco

jugal bem desenvolvido. Dada a preparação dos exemplares examinados, não foi possível observar os padrões dos forames do neurocrânio.

O neurocrânio de *Zanobatus schoenleinii* é bastante distinto dos demais neurocrânios descritos (Figura 13c). As características gerais do neurocrânio e compartilham poucas semelhanças quando comparados aos fósseis de †*Iansan beurleni*. Não é nítida a presença de uma cartilagem rostral, que pode ser pouco calcificada ou inexistente. O processo pós-orbital bem desenvolvido e a cartilagem rostral ausente ou reduzida são semelhantes ao padrão encontrado em alguns táxons de Myliobatiformes.

A cartilagem antorbital apresenta variação de forma entre os táxons estudados (Figura 15). Em *Zapteryx brevirostris*, *Trygonorrhina* sp. e *Aptychotrema vincentiana* essa cartilagem é triangular, com a região de articulação com o neurocrânio, expandida e é curvada posteriormente e com o ápice distal pontiagudo, com o formato de chifre (Figura 15a). Em *Rhinobatos horkelii* a cartilagem antorbital também é triangular, porém é expandida anteroposteriormente com o ápice rombudo, semelhante à †*Iansan beurleni* (Figura 15b). *Plathyrinoidis* apresenta a cartilagem antorbital com forma geral semelhante à †*Iansan beurleni* e *Rhinobatos*, porém com um processo anterior próximo à região de articulação com a capsula óptica e um processo posterior distal próximo à margem distal da cartilagem (Figura 15b). Em *Platyrhina tangi* e *Platyrhina sinensis* são observados dois segmentos de cartilagem antorbital. Um deles maior e mais desenvolvido, com a forma de um triângulo de base larga e ápice pontiagudo, articulado à capsula nasal e outro anterior menor e de formato quadrangular, também articulado à capsula nasal (Figura 15d). *Rhynchobatus* apresenta a cartilagem antorbital com grandes perfurações e com projeções

pontiagudas, uma anterior e outra posterior, sendo muito diferente dos demais táxons analisados (Figura 15d). Entre as espécies de *Rhynchobatus* analisadas, *Rhynchobatus djiddensis* apresenta a projeção anterior na cartilagem antorbital mais expandida. Em *Zanobatus schoenleinii* a cartilagem antorbital é bastante diferente dos demais gêneros analisados. Elas são proporcionalmente menores e mais delgadas e não são expandidas lateralmente, assim como o neurocrânio a forma, a região de articulação e superfície de articulação da cartilagem antorbital com o propterígio se assemelha com gêneros basais de Myliobatiformes.

A análise da cartilagem antorbital dos táxons estudados mostrou a presença de forames na maioria deles. Em *Rhinobatos*, *Aptychotrema vincentiana*, *Zapteryx brevirostris*, *Trygonorrhina* e *Platyrhinoidis triseriata* são observadas pequenas perfurações na base do côndilo de articulação com a capsula nasal. Em *Platyrhina tangi*, as perfurações são maiores e localizadas próximas a região de articulação. As espécies de *Rhynchobatus* analisadas, por sua vez, apresentam pequenas perfurações na região de articulação e perfurações maiores no processo anterior da cartilagem antorbital (Figura 15e). Não foi possível observar com clareza a existência de perfurações na cartilagem antorbital em *Zanobatus schoenleinii*.

Arcos mandibulares e branquiais

Arco mandibular

Em †*Iansan beurleni*, o arco mandibular é composto por cartilagens robustas, com formato geral retangular (Figura 16). O palatoquadrado (**pq**) é formado por duas cartilagens retangulares que aparentam possuir a mesma espessura da sínfise até a região de articulação. Na região de articulação com a

cartilagem de Meckel (**cm**) são observados processos anteriores dorsais. Em vista ventral, é observado um processo lateral na extremidade distal anterior de cada ramo dando aspecto quadrangular à região de articulação. As cartilagens de Meckel se apresentam como placas expandidas anteroposteriormente. A área de articulação é ampla e sinuosa com o processo posterior do palatoquadrado se articulando com a região convexa da cartilagem de Meckel, formando um arranjo de “*peg and socket*” (Figura 16b). Na face posterior das cartilagens de Meckel, na região lateral distal, se encontram fossas de articulação, bem marcadas, onde se articulam as hiomandíbulas. Placas dentárias não estão presentes em nenhum dos fósseis analisados, no entanto, em muitos exemplares foi observada a presença de dentes isolados espalhados pela matriz.

Entre os demais fósseis analisados dois exemplares de †*Spathobatis bugesiacus* (NHMUK P.2099 e NHMUK P.10934) apresentam as cartilagens do arco mandibular minimamente preservadas possibilitando a comparação com †*Iansan beurleni*. Nesses fósseis, as cartilagens mandibulares estão parcialmente preservadas, sendo a cartilagem de Meckel mais completa (Figura 17). Assim como em †*Iansan beurleni*, os dois ramos são separados pela sínfise. A cartilagem de Meckel é robusta e tem forma retangular. †*Tingitanius tenuimandibulus* (NHMUK P.66857), assim como †*Iansan beurleni*, apresenta a articulação do palatoquadrado e cartilagem de Meckel formando um arranjo de “*peg and socket*” e processos anteriores dorsais na cartilagem de Meckel.

Nos exemplares dos gêneros vivos analisados, *Rhinobatos*, *Zapteryx*, *Trygonorrhina*, *Aptychotrema* e *Platyrrhina* foi observada pouca variação morfológica nos arcos mandibulares, sendo o formato retangular, a robustez das cartilagens e as proporções dessa estrutura nesses gêneros bastante semelhante

a encontrada em †*Iansan beurleni*. Nos exemplares viventes o palatoquadrado e a cartilagem de Meckel são levemente achatadas mesialmente expandindo-se distalmente (Figura 18, 19). Nos gêneros estudados é encontrado o mesmo padrão de articulação do palatoquadrado e cartilagem de Meckel, adicionalmente, também estão presentes a fossa de articulação da hiomandíbula bem marcado, o processo lateral na extremidade distal superior de cada ramo do palatoquadrado e o processo dorsal na região distal do palatoquadrado.

Arco Hióide e Arcos Branquiais

Em †*Iansan beurleni* as cartilagens da hiomandíbula (**hm**) são robustas e se encontram dispostas diagonalmente ao eixo anteroposterior. Elas apresentam contorno triangular, com a região mais ampla articulando-se ao neurocrânio, lateralmente à cápsula ótica, enquanto a região mais estreita forma um côndilo que se articula à extremidade distal da cartilagem de Meckel (Figura 20).

Informações sobre o basihial (**bh**) não foram recuperadas em nenhum dos espécimes. Silva Santos (1968) indica a existência de um basihial preservado em EG UFPE 2510a, no entanto, o grau de preservação do espécime impediu que essa estrutura fosse identificada. Em alguns espécimes de †*Iansan beurleni* analisados foram observados vestígios dos ceratobranquiais (**cb**) e epibranquiais (**eb**). No entanto, a condição da preservação desses elementos não permite resgatar informações morfológicas relevantes além da disposição desses elementos.

Em alguns exemplares fósseis analisados foram observados elementos dos arcos branquiais parcialmente preservados. Na maioria dos espécimes apenas são encontrados restos das cartilagens da hiomandíbula e os

ceratobranquias. Em †*Spathobatis bugesiacus* (NHMUK P.10934) são observados restos de ceratobranquiais e possíveis epibranquiais e faringobranquiais (**fb**), porém a preservação do fóssil impossibilita a observação da forma desses elementos. A hiomandíbula em †*Spathobatis bugesiacus* apresenta contorno triangular, com a região mesial, de articulação com o neurocrânio expandida anteroposteriormente, assim como em †*Tingitanius tenuimandibulus* (NHMUK P.66857) (Figura 10b). Nos exemplares de †*Belemnobatis sismondae* (MNHN CRN 68) e †*Rhinobatos' maronita* (NHMUK P.10695), estão preservados vestígios dos ceratos e epibranquiais, porém não é possível visualizar a hiomandíbula (Figura 21b). Os elementos branquiais apresentam a mesma disposição dos encontrados em †*Iansan beurleni*. Em †*Rhinobatos' hakelensis* (MNHN 1946- 17-272 a/b; NHMUK P.4012) e †*Britobatos primarmatus* (MNHN 1946-18-94a/b) estão preservados pseudohiais (**ph**) parciais, traços dos ceratobranquiais (**cb**) com raios branquiais (**rb**) e hiomandíbulas parciais (Figura 21a, d). Nesses exemplares as hiomandíbulas parciais são semelhantes as descritas para †*Iansan beurleni* tanto no formato triangular quanto na disposição diagonalmente ao eixo anteroposterior.

Durante a análise dos espécimes vivos foi observada um padrão de disposição e forma do arco hióide e dos arcos branquiais constante em *Zapteryx brevirostris*, *Rhinobatos horkelii*, *Rhinobatos lentiginosus* (AMNH 8913SW), *Trygonorrhina sp.*, *Aptychotrema vincentiana* e *Platyrrhina sinensis*. Nesses táxons, a hiomandíbula (**hm**) localiza-se na face dorsal, e a região proximal dessa cartilagem conecta-se à cápsula ótica, na lateral do neurocrânio. Distalmente, a hiomandíbula se articula com a extremidade distal da cartilagem de Meckel. Em todos os exemplares a hiomandíbula encontra-se disposta diagonalmente ao eixo

anteroposterior e apresenta forma triangular, com a região proximal mais larga estreitando-se ao longo do comprimento e, na face dorsal, é observado uma crista dorsal bem desenvolvida.

A cartilagem basihial (**bh**) encontra-se articulada com a região proximal dos hipobranquiais 1 (**hb1**). O complexo 'basihial + hipobranquial 1' apresenta a forma de barra, perpendicular ao eixo anteroposterior, com as porções distais voltadas posteriormente em todos os exemplares analisados (Figura 23). Em *Platyrrhina sinensis* o basihial é mais expandido lateralmente do que nos demais táxons analisados. O pseudohial (**ph**) é uma estrutura alongada, estreita, composta por uma barra dorsal e uma ventral que apresentam raios branquiais. A barra dorsal se articula proximalmente com os hipobranquiais 1 e a região distal com o ceratobranquial 1. A barra dorsal articula-se lateralmente com os arcos jugais do neurocrânio, proximalmente com a hiomandíbula e distalmente com o ceratobranquial 1.

A cartilagem ceratohial está presente (**ch**) em *Rhinobatos* e *Trygonorrhina* sp.. Nesses dois táxons essa cartilagem é bastante reduzida, com tamanho muito menor quando comparada ao pseudohial (Figura 23d). Em *Platyrrhina sinensis*, *Zapteryx brevirostris* e *Aptychotrema vincentiana* essa cartilagem não foi observada. A ausência da cartilagem ceratohial em *Platyrrhina sinensis* e *Zapteryx brevirostris* foi reportada por Miyake & McEachran (1991). A ausência dessa cartilagem nos espécimes de *Aptychotrema vincentiana* analisados pode ser um artefato de preparação.

Nos espécimes de *Rhinobatos*, *Zapteryx brevirostris*, *Trygonorrhina* sp., *Aptychotrema vincentiana* e *Platyrrhina sinensis* analisados, em vista ventral, são observados cinco ceratobranquiais (Figura 23). Os quatro primeiros

ceratobranquiais possuem raios branquiais. Os ceratobranquiais de 1 a 3 se articulam com elementos hipobranquiais, enquanto o ceratobranquial 4 (**cb4**) articula-se com a região médio-lateral do hipobranquial 4 e com a extremidade anterior do ceratobranquial 5. O ceratobranquial 5 (**cb5**), diferente dos demais, articula-se com a cópula basibranquial (**bb**) e não apresenta raios branquiais, além disso é mais robusto, cilíndrico e com a região de articulação com a cópula basibranquial mais larga, em comparação com a região distal que se articula com o escapulo-coracóide.

Os elementos hipobranquiais apresentam um padrão uniforme nesses quatro gêneros, porém com algumas pequenas variações (Figura 23). Em todos eles o hipobranquial 1 forma um complexo articulando-se proximalmente com o basihial. Distalmente, em vista ventral, nos gêneros que possuem a cartilagem ceratohial (*Rhinobatos* e *Trygonorrhina*) o hipobranquial 1 faz contato com o ceratohial, pseudohial e com o processo anterior da margem interna do ceratobranquial. Em *Zapteryx brevirostris* e *Platyrhina sinensis* o primeiro elemento hipobranquial se articula com o processo anterior da margem medial do ceratobranquial 1. O hipobranquial 2 (**hb2**) apresenta um formato conspícuo em todos os exemplares dos quatro gêneros analisados, sendo também observado no espécime de *Platyrhinoideis triseriata* (CAS 59621) parcialmente dissecado. Essa cartilagem se apresenta como uma placa achatada e delgada, semi-circular que se origina na margem anterior da cópula basibranquial e se articula distalmente com o processo posterior da margem mesial do ceratobranquial 1 e o processo anterior da margem mesial do ceratobranquial 2, formando um arco (Figura 23). O hipobranquial 3 (**hb3**) também é uma placa delgada e achatada, com a margem interna convexa e está orientada

anteroposteriormente, lateral ao hipobranquial 2 (**hb2**). A região anterior do hipobranquial 3 se articula com a região distal do hipobranquial 2 e com o processo anterior da margem interna do ceratobranquial 3. O hipobranquial 4 (**hb4**) é menor e mais mineralizado quando comparado com os demais elementos hipobranquiais e apresenta formato triangular. Essa cartilagem articula-se com a cópula basibranquial posteriormente, mesialmente com o hipobranquial 3 e lateralmente com a margem posterior do ceratobranquial 3 e anterior do ceratobranquial 4. Em *Platyrrhina sinensis* esse elemento aparenta estar fusionado à cópula basibranquial.

A cópula basibranquial localizada centralmente é uma placa achatada, com formato poligonal, com a margem anterior variando entre reta e convexa nos táxons estudados, e possui uma projeção posterior pontiaguda. Na cópula basibranquial e nos hipobranquiais 3 e 4, em vista ventral, são visíveis projeções ventrais que acompanham o contorno anterior do coração e das artérias branquiais aferentes.

Cinco elementos epibranquiais (**eb**) estão presentes na superfície dorsal. Os epibranquiais de 1 a 4 possuem raios branquiais. Esses elementos são alongados, sendo mais estreitos na região de articulação com os faringobranquiais tornando-se mais largos na extremidade distal. Os epibranquiais 1 até 4 (**eb1, eb2, eb3, eb4**) se articulam, dorsalmente, com os faringobranquiais. O epibranquial 5 (**eb5**) é mais robusto e perpendicular ao eixo anteroposterior. Diferente dos demais elementos epibranquiais o epibranquial 5 não possui raios branquiais, e apresenta largura contínua ao longo do seu comprimento e articula-se dorsalmente com a face ventral da sinarcual.

Os faringobranquiais (**fb**) são as cartilagens mais dorsais da cesta branquial. Nos táxons estudados foram encontrados quatro faringobranquiais que se articulam com a região ventral da sinarcual. Os faringobranquiais são alongados e delgados, orientados diagonalmente ao eixo anteroposterior e não possuem raios branquiais. Os faringobranquiais de 1 a 4 se articulam com os respectivos epibranquiais. Em *Platyrrhina sinensis* os faringobranquiais 4 e 5 e a região medial do faringobranquial 3 são fusionados.

A região branquial de um exemplar de *Rhina ancylostoma* foi parcialmente dissecada ventralmente. Os elementos branquiais nesse táxon apresentam um padrão diferente do encontrado nos táxons acima descritos. As cartilagens branquiais encontradas em *Rhina* são semelhantes as ilustradas para *Rhynchobatus djiddensis* por Garman (1913) e ilustradas e descritas para o mesmo táxon por El-Toubi & Hamdy (1959) e Miyake & McEachran (1991). Dessa forma, a tentativa de identificação dos elementos que compõem o aparato branquial de *Rhina ancylostoma* é baseada na comparação dos elementos encontrados nesse táxon com os descritos para *Rhynchobatus djiddensis* presentes na literatura (Figura 22).

Entre os elementos hipobranquiais e a cartilagem de Meckel é observada uma barra perpendicular ao eixo anteroposterior com as porções distais voltadas posteriormente. No entanto, diferente dos táxons acima descritos onde é possível individualizar três elementos (basihial + hipobranquiais 1) nesses táxons, *Rhina* e *Rhynchobatus*, essa estrutura se apresenta como uma barra única. Adicionalmente, a região distal desse elemento é mais desenvolvida, anteroposteriormente expandida, com uma região de articulação maior,

articulando-se com a placa ventral do pseudohióide e com extremidade anterior do ceratobranquial 1.

Na região média da cesta branquial, em *Rhina* e *Rhynchobatus*, são observados dois elementos hipobranquiais de cada lado. Os elementos mais anteriores são muito mais desenvolvidos lateralmente e anteriormente expandidos e possuem a porção anterior fundida. Os hipobranquiais são parcialmente divididos em uma porção medial e uma lateral. A porção medial se origina na margem anterior da cópula basibranquial e se expande anteriormente, além da barra que se articula com o pseudohióide e ceratobranquial 1, e forma um arco que se articula distalmente com o processo posterior da margem interna dos ceratobranquiais 1 e o processo anterior da margem interna dos ceratobranquiais 2. O ramo lateral do hipobranquial se articula com o ceratobranquial 2; a partir da comparação com os arcos brânquiais de *Rhynchobatus djiddensis* assume-se que esse ramo lateral aparenta ser o terceiro hipobranquial fusionado ao hipobranquial 2, em *Rhina*. Posteriormente, entre o ramo lateral e a cópula basibranquial é observado um elemento hipobranquial diminuto, com forma poligonal, que se articula com a processo posterior da margem interna do ceratobranquial 3, acredita-se que esse seja o hipobranquial 4.

Os ceratobranquiais 4 e 5 apresentam menor tamanho comparado com os demais ceratobranquias, são orientados posteriormente e estão articulados diretamente com cópula basibranquial. A cópula basibranquial (**bb**), assim como nos demais táxons, está localizada centralmente, é uma placa achatada, com formato circular, com a margem anterior levemente convexa e também possui uma projeção posterior pontiaguda. Comparada com os demais táxons descritos

a cópula basibrânquial em *Rhina ancylostoma* é menor e relativamente menos expandida lateralmente exibindo contorno circular (Figura 23f).

Arcuália Dorsal

Em quatro dos exemplares de †*Iansan beurleni* analisados (GP/2274, AMNH FF 11993, AMNH FF 19125 e MPSC 099) foi encontrado um par de pequenas cartilagens circulares na região de articulação entre o neurocrânio e a sinarcual (Figura 24 a, b, c). Esses exemplares foram preparados quimicamente expondo a região dorsal do fóssil. Nos exemplares em questão, o par de cartilagens se localiza dorsalmente à articulação neurocrânio/sinarcual. Essas pequenas cartilagens apresentam contorno elíptico com as bordas mais espessas que o centro.

Não foram observadas cartilagens circulares nos exemplares fósseis provenientes do Líbano e do Jurássico europeu analisados. No entanto, a ausência dessas estruturas pode ser devido a artefatos de preservação e preparação.

Durante a análise dos gêneros viventes foram encontradas cartilagens circulares muito semelhantes em forma e posição nos gêneros *Aptychotrema vincentiana*, *Trygonorrhina* sp., *Zapteryx brevirostris* e *Platyrrhina sinensis* (Figura 24 d, e, f). Nas quatro espécies, o par de cartilagens apresenta a mesma posição, porém elas são relativamente menores em *Aptychotrema vincentiana*, *Trygonorrhina* sp. e *Zapteryx brevirostris* quando comparadas com as encontradas em †*Iansan beurleni*. Nos exemplares viventes, o par de cartilagens apresenta pequenas variações de formato e tamanho relativo; no entanto, assim como no fóssil elas são achatadas e apresentam a borda mais espessa que o

centro. Em *Zapteryx brevirostris* e *Aptychotrema vincentiana* as cartilagens são proporcionalmente menores e mais circulares, enquanto em *Trygonorrhina* sp. elas são elípticas. Em *Platyrrhina sinensis* as cartilagens apresentam forma poligonal e se estendem dorsalmente ocupando quase todo o espaço entre o neurocrânio e a sinarcual.

Os espécimes do gênero *Rhinobatos* analisados e *Rhina ancylostoma* não possuem esse par de cartilagens. Brito *et al.* (2013) reporta a existência dessas cartilagens em AMNH FF 19125 e MPSC 099 sugerindo o nome de arcuália dorsal (**ad**) para essa estrutura. A origem, função e possível homologia dessas peças esqueléticas ainda é desconhecida, sendo necessário estudos mais aprofundados para o entendimento das mesmas.

Sinarcual

A cartilagem sinarcual (**s**) em †*Iansan beurleni* é massiva, com formato subretangular em vista ventral, sendo mais estreita na região anterior e posterior e mais larga na região média onde se encontram os suportes laterais (**sl**) (Figura 25). A placa ventral (**pv**) da sinarcual se expande lateralmente de forma gradativa até aproximadamente a região média, fazendo com que os suportes laterais fiquem inclinados em relação ao plano do septo intermuscular (**si**). Posteriormente aos suportes ocorre uma constrição da placa ventral. Na região anterior que se articula com o neurocrânio é observado um processo odontóide (**po**) medial, flanqueado por duas superfícies de articulação laterais, as extensões laterais (**el**). O processo odontóide se encaixa na região do forame magno no neurocrânio e os côndilos occipitais laterais ao forame magno se

articulam com as extensões laterais (Figura 25a). Uma crista média dorsal robusta, o septo intermuscular, percorre toda a extensão anteroposterior da sinarcual. A extremidade dorsal dos suportes apresenta uma expansão lateral. Na base do septo intermuscular são observadas duas séries de forames espinais (**fep**) diminutos, dispostos em paralelo, que percorrem toda a extensão lateral da sinarcual. Os forames espinais dorsais (**fed**) formam a linha mais dorsal, e abaixo desses estão os forames espinais ventrais (**fev**). Os suportes laterais projetam-se dorsalmente e apresentam formato trapezoidal em vista lateral. A extremidade dorsal dos suportes apresenta uma expansão lateral assim como no septo intermuscular. Em vista ventral, são observados corpos vertebrais cervico-torácicos (**cvc**) anteriores à linha de origem dos suportes laterais (Figura 25a, c).

A cartilagem sinarcual não está bem preservada em nenhum dos fósseis do Jurássico Europeu e Cretáceo do Líbano analisados. Traços da sinarcual minimamente informativos são observados em †*Belemnobatis sismondae* (MNHN CRN 68), †*Spathobatis bugesiacus* (NHMUK P.10934), †*Rhinobatos' grandis* (NHMUK P.4013) †*Rhinobatos' whitfield* (NHMUK P.47519), †*Rhinobatos' maronita* (MNHN 2002-5-7) e †*Rhinobatos' hakeleensis* (NHMUK P.4012). Em †*Belemnobatis sismondae* e †*Rhinobatos' whitfield* é observada uma aparente expansão lateral na região média da placa ventral, enquanto nos demais táxons as margens laterais da sinarcual são paralelas (Figura 26c). Em †*Spathobatis bugesiacus*, †*Rhinobatos' grandis* e †*Rhinobatos' hakeleensis* o processo odontóide está parcialmente preservado e é possível verificar que estes possuem a margem anterior circular, sendo mais estendidos anteriormente em †*Rhinobatos' grandis* e †*Rhinobatos' hakeleensis* (Figura 26b). Em †*Tingitanius tenuimandibulus* (NHMUK P.66857) a sinarcual possui margens paralelas não

existindo uma expansão lateral bem marcada. Em vista ventral, a origem dos corpos vertebrais cérvico-torácicos é posterior aos suportes laterais.

Entre os táxons viventes, para o estudo da cartilagem sinarcual, foram analisados espécimes de *Aptychotrema vincentiana*, *Rhinobatos horkelii*, *Rhinobatos lentiginosus* e *Rhinobatos percellens*, *Trygonorrhina* sp., *Zapretyx brevirostris* e *Platyrrhina sinensis*. Em *Zapretyx brevirostris* a sinarcual é robusta, com contorno sub retangular semelhante à †*Iansan beurleni*. Assim como no fóssil, a placa ventral da sinarcual se expande lateralmente de forma gradativa até aproximadamente a região média, fazendo com que os suportes laterais fiquem inclinados em relação ao plano anteroposterior (Figura 27d, e). Posteriormente aos suportes laterais é observada uma constrição da placa ventral. A margem anterior do processo odontóide tem formato circular; o processo é flanqueado pelas extensões laterais que se articulam com os côndilos occipitais. A origem anterior do septo intermuscular é coincidente com a linha das extensões laterais. O septo intermuscular é bem desenvolvido, com o ápice dorsal expandido lateralmente, como em †*Iansan beurleni*. Os suportes laterais tem formato quadrangular e apresentam expansões laterais na extremidade dorsal assim como no septo intermuscular. A extremidade dorsal dos suportes apresenta uma expansão lateral assim como na crista média. Ventralmente, corpos vertebrais cérvico-torácicos são observados a partir da região posterior aos suportes laterais.

Em *Aptychotrema vincentiana* e *Trygonorrhina* sp. a cartilagem sinarcual, assim como em *Zapretyx brevirostris* e †*Iansan beurleni*, é robusta e com formato subretangular. A expansão lateral da placa basal também é compartilhada por esses táxons, fazendo com que a região média seja mais larga que as

extremidades da sinarcual e que os suportes laterais sejam diagonais ao plano anteroposterior (Figura 27a). Na região posterior aos suportes ocorre uma constrição da placa ventral, mais abrupta em *Aptychotrema vincentiana*, fazendo com que a região de contato da sinarcual com as vértebras monospondílicas tenha a mesma largura da região anterior, no contato sinarcual/neurocrânio. Em vista lateral os suportes branquiais são trapezoidais em *Aptychotrema vincentiana* e quadrangulares em *Trygonorrhina sp.*

Em *Rhinobatos horkelii*, *Rhinobatos lentiginosus* e *Rhinobatos percellens* também é observado um septo intermuscular bem desenvolvido, porém a sinarcual é mais delgada e menos robusta quando comparada com os gêneros viventes acima descritos (Figura 27b, c). Nos exemplares desse gênero a expansão lateral da placa ventral é menor, semelhante ao observado em †*Rhinobatos hakeleensis* e †*Rhinobatos grandis*. As espécies viventes de *Rhinobatos* também compartilham com os fósseis a expansão anterior do processo odontóide mais desenvolvida (Figura 27b, c). Os suportes laterais em vista lateral apresentam formato trapezoidal. Ventralmente, o primeiro centro vertebral visível na sinarcual é mais anterior quando comparado com os demais gêneros.

Em *Platyrrhina sinensis*, *Platyrrhina tangi* e *Platyrrhinoidis triseriata* assim como em †*Iansan beurleni* e *Zapteryx brevirostris*, também é observado uma expansão lateral maior com os suportes laterais orientados diagonalmente. O processo odontóide em *Platyrrhina sinensis* é curto, e na região ventral o primeiro centro vertebral visível na sinarcual se encontra posterior a região dos suportes laterais (Figura 13 b, d).

Em todos os espécimes analisados, dissecados ou diafanizados, são observadas duas linhas paralelas de perfurações na base do septo intermuscular, os forames espinais dorsais e os espinais ventrais.

Nas radiografias de *Rhynchobatus djiddensis* e *Rhynchobatus springeri* é possível observar que a cartilagem sinarcual dessas espécies compartilha com *Rhinobatos* a expansão lateral na região média menos acentuada e o processo odontóide bem desenvolvido anteriormente (Figura 13a). Diferente dos táxons já descritos as espécies de *Rhynchobatus* analisadas apresentam a margem anterior do processo odontóide com formato quadrangular, sendo que os suportes laterais são proporcionalmente muito menores nesses exemplares.

Cintura peitoral

Em †*Iansan beurleni* a cintura peitoral é robusta estando parcialmente preservada na maioria dos espécimes analisados. O escapulo-coracóide se apresenta massivo e bem desenvolvido com os processos escapulares (**pe**) robustos e ligeiramente voltados para a região posterior. Os processos escapulares apresentam a região lateral mais larga estreitando-se na região medial. A barra coracóide (**bc**) também é bem desenvolvida e perpendicular à sinarcual. Essa peça é evidente em poucos espécimes estudados, devido a falta de preservação ou mesmo à exposição dorsal na maioria dos fósseis analisados, assim, poucos detalhes puderam ser recuperados. Lateralmente, o escapulo-coracóide é retangular ligeiramente alongado anteroposteriormente (Figura 28). O mesocôndilo (**msc**) é deslocado anteriormente enquanto o metacôndilo (**mc**) está localizado na margem posterior voltado posteriormente. Estão preservadas as fenestras anterodorsal (**fad**) e anteroventral (**fav**), localizadas entre o

procôndilo (**pc**) e o mesocôndilo. Posterior ao mesocôndilo, estão preservadas pequenas perfurações, possíveis forâmens posterodorsais (**fd**) e a fenestra posteroventral (**fpv**). Em vista dorsal a supraescápula (**su**) tem a forma de “X” com processos laterais expandidos lateralmente onde se articulam com os processos escapulares (Figura 29).

Dentre os exemplares fósseis analisados do Jurássico europeu e do Cretáceo do Líbano poucos apresentam restos da cintura peitoral preservados minimamente informativos. A conformação tridimensional do escapulo-coracóide dificulta o resgate de informações em espécimes preservados em duas dimensões. Nos táxons do Jurássico, †*Asterodermus platypterus* (NHMUK P.12067) e †*Spathobatis bugesiacus* (NHMUK P.10934), são observadas cinturas peitorais robustas com processos escapulares triangulares, com a região lateral mais larga que a região medial, e longos, semelhantes aos encontrados em †*Iansan beurleni*. A barra coracóide está bem preservada em †*Spathobatis bugesiacus* (NHMUK P.10934), ela é perpendicular a sinarcual e expandida anteroposteriormente na região média (Figura 34a). O estado de preservação dos fósseis não permite o acesso à informações da vista lateral da cintura peitoral, no entanto, é possível observar no exemplar de †*Spathobatis bugesiacus* que o metacôndilo, assim como em †*Iansan beurleni*, é voltado posteriormente e o mesocôndilo é mais próximo ao procôndilo do que do metacôndilo.

Em †*Rhinobatos' hakeleensis* (MNHN 2002-5-7) a barra coracóide foi perdida, porém os processos escapulares foram parcialmente preservados. Assim como nos demais fósseis descritos o processo escapular é mais curto e robusto quando comparado com os demais (Figura 34c). Em †*Britobatos primarmatus* (MNHN 1946-18-94b) a barra coracóide é robusta e perpendicular

a sinarcual, e relativamente menos expandida lateralmente, quando comparada com †*Iansan beurleni* e os demais gêneros fósseis descritos. A região lateral é expandida anteroposteriormente, porém a região dos côndilos não está preservada.

A cintura peitoral de †*Tingitanius tenuimandibulus* (NHMUK P.66857) é bastante semelhante a descrita para †*Iansan beurleni*. Nas imagens de CTscan é possível observar que escapulo-coracóide é robusto, com processos escapulares bem desenvolvidos e ligeiramente voltados para a região posterior. Os processos escapulares apresentam a região lateral mais larga estreitando-se na região medial. A barra coracóide não se encontra bem preservada nesse exemplar, assim como a região lateral da cintura peitoral. Não é possível observar o padrão de forames porém é evidente que a região lateral do escapulo-coracóide é expandida anteroposteriormente. A supraescápula tem a forma de “X” com processos laterais expandidos lateralmente e orientados anteriormente.

Entre os gêneros viventes foram analisadas as cinturas peitorais dissecadas e isoladas de quatro espécies viventes, *Rhinobatos horkelii*, *Zapteryx brevirostris*, *Trygonorrhina* sp. e *Aptychotrema vincentiana*, exemplares diafanizados de *Rhinobathos lentiginosus*, *Rhinobatos percellens*, *Platyrhina sinensis* e radiografias de *Platyrhina tangi*, *Rhynchobatus djiddensis*, *Rhynchobatus laevis*, *Platyrhinoidis triseriata* e *Zanobatus schoenleinii*.

Zapteryx brevirostris e *Trygonorrhina* sp. possuem cinturas peitorais com características semelhantes as descritas para †*Iansan beurleni* e aos gêneros fósseis do Jurássico descritos. Ambos apresentam a cintura peitoral robusta e bem desenvolvida, com a barra coracóide e processos escapulares largos e robustos, triangulares e levemente direcionados posteriormente (Figuras 30c e

31a). Em vista lateral, assim como em †*Iansan beurleni*, *Zapteryx brevirostris* e *Trygonorrhina* sp. apresentam a face lateral da cintura peitoral retangular, expandida anteroposteriormente, sendo o mesocôndilo mais próximo ao procôndilo do que do metacôndilo (Figura 32c, d). Nesses gêneros são observados as fenestras anterodorsal e anteroventral entre o procôndilo e o mesocôndilo. Posteriormente, entre o mesocôndilo e o metacôndilo, dorsalmente em relação aos côndilos, estão presentes pequenas perfurações, os forames dorsais e ventralmente a fenestra posteroventral. Na linha média entre as perfurações dorsais e ventrais, são observados pequenos pontos de articulação de cartilagens radiais que se articulam diretamente com a cintura peitoral, em *Trygonorrhina* sp. esses pontos são mais numerosos. A supraescápula tem formato de “X” com processos laterais bem desenvolvidos e com contornos triangulares. A porção ventral da supraescápula se articula com os espinhos neurais das vértebras imediatamente posteriores à sinarcual.

Em *Rhinobatos* e *Aptychotrema vincentiana* as cinturas peitorais são mais delgadas, com processos escapulares estreitos ligeiramente voltados posteriormente (Figura 30a e 31b). Nos exemplares observados, tanto a barra coracóide quanto os processos escapulares são mais finos e delicados se comparados com *Zapteryx brevirostris* e *Trygonorrhina* sp.. Lateralmente, o escapulo-coracóide tem formato hexagonal e assim como em *Zapteryx brevirostris* e *Trygonorrhina* sp., também apresenta o mesocôndilo mais próximo ao procôndilo do que ao metacôndilo, porém a distância entre mesocôndilo e metacôndilo é menor (Figura 32a, b). Em ambos os gêneros, são observados anteriormente as fenestras anterodorsal e anteroventral, e posteriormente as fenestras posterodorsal e fenestra posteroventral. A supraescápula também

possui quatro processos laterais, dois anteriores e dois posteriores, semelhantes aos descritos para *Zapteryx brevirostris* e *Trygonorrhina* sp., porém nos táxons em questão os processos posteriores são paralelos aos anteriores. A porção ventral da supraescápula se articula com os arcos neurais das vértebras imediatamente posteriores a sinarcual, assim como nos gêneros viventes descritos anteriormente.

Platyrrhina tangi, *Platyrrhina sinensis* e *Platyrrhinoideis triseriata*, assim como os demais táxons descritos, também apresentam processos escapulares longos e ligeiramente voltados para a região posterior. Em vista lateral, a cintura peitoral de *Platyrrhina sinensis* se assemelha a de *Rhinobatos* e *Aptychotrema vincentiana*, com formato hexagonal, porém o procôndilo, mesocôndio e metacôndilo são equidistantes. A supraescápula apresenta forma de “X”, com os processos laterais com formato quadrangular em *Platyrrhina sinensis* e triangular em *Platyrrhinoideis triseriata*, e assim como nos demais táxons viventes descritos a supraescápula se articula com os arcos neurais posteriores a sinarcual (Figura 13d).

Poucos detalhes foram recuperados da cintura peitoral de *Rhynchobatus*. É possível observar nas radiografias que esse táxon apresentam a barra coracóide robusta e perpendicular à sinarcual e processos escapulares ligeiramente voltados para a região posterior (Figura 13 a). Nesse último táxon também é notável uma expansão anteroposterior da face lateral da supraescápula maior que a encontrada em *Trygonorrhina* sp. e *Zapteryx brevirostris*. A supraescápula apresenta o mesmo padrão descrito para *Rhinobatos* e *Aptychotrema vincentiana*.

O escapulo-coracóide em *Zanobatus schoenleinii* apresenta características bastante distintas das descritas anteriormente para os táxons fósseis e viventes.

Os processos escapulares são mais curtos e expandidos anteroposteriormente quando comparados aos demais táxons. A região lateral é expandida anteroposteriormente num grau muito mais acentuado do que o observado em *Zapteryx brevirostris* e *Trygonorrhina* sp. São observados pequenos côndilos de articulação das cartilagens radiais com a cintura peitoral entre o procôndilo e o metacôndilo (Figura 13c).

Nadadeiras peitorais

Em nenhum dos fósseis estudados de †*Iansan beurleni* as nadadeiras peitorais estão totalmente preservadas; faltam as porções mais distais e muitas vezes a porção posterior. Nas nadadeiras peitorais os elementos basais, propterígio (**pp**), mesopterígio (**mSP**) e metapterígio (**mp**) são maciços e bem desenvolvidos (Figura 33). O propterígio, se articula mesialmente com o procôndilo e com o mesopterígio, sendo lateralmente expandido na região de articulação e se tornando gradativamente cilíndrico na sua porção mais distal, onde apresenta, pelo menos, duas subdivisões. O número exato de subdivisões distais do propterígio não pôde ser observado dado a falta de espécimes com essa região preservada. O número de cartilagens radiais (**crd**) articuladas ao propterígio varia entre 14 e 16. A primeira subdivisão do propterígio ocorre na altura da hiomandíbula (Figura 33c). Em nenhum dos fósseis analisados existe o indicativo da existência de articulação entre o propterígio e a cartilagem antorbital. O mesopterígio é bem desenvolvido com o aspecto de uma placa quadrangular e com a margem lateral semicircular. Esse elemento se articula mesialmente com o mesocôndilo e anteriormente com o propterígio. O número

de cartilagens radiais que se articulam com o mesopterígio varia entre 8 e 11. O mesopterígio não se articula com o metapterígio dada a existência de 1 ou 2 cartilagens radiais que se articulam diretamente com a cintura peitoral entre esses dois elementos. O metapterígio é o elemento da nadadeira menos preservado nos espécimes analisados, mas pode-se observar que este tem a forma de uma barra cilíndrica e maciça, voltada posteriormente e levemente arqueada com cartilagens radiais articuladas que variam entre 15 e 20 (Figura 33b). Nos fósseis preparados quimicamente é possível observar que as cartilagens radiais das nadadeiras peitorais são achatados dorsoventralmente, em secção transversal estes apresentam contorno retangular com vértices arredondados.

Entre os demais exemplares fósseis estudados foram analisadas nadadeiras peitorais parcialmente preservadas em †*Asterodermus platypterus* (NHMUK P.1206), †*Spathobatis bugesiacus* (NHMUK P.2099; NHMUK P.10934), †*Rhinobatos' grandis* (NHMUK P.4013), †*Rhinobatos' hakeiensis* (MNHN 1946-17-272 a/b) e †*Rhinobatos' maronita* (NHMUK P.10695). Nos os táxons do Jurássico, †*Asterodermus platypterus* e †*Spathobatis bugesiacus*, as nadadeiras peitorais são mais robustas com elementos basais mais desenvolvidos. Em †*Spathobatis bugesiacus* a extensão anteroposterior da nadadeira é menor do que nos demais gêneros fósseis analisados incluindo †*Iansan beurleni*. O propiterígio em †*Spathobatis bugesiacus* é pouco expandido lateralmente na região mesial e apresenta uma grande região de contato com o mesopterígio além da articulação com o procôndilo (Figura 34a). Distalmente, são observadas duas subdivisões, a primeira subdivisão ocorre na altura da hiomandíbula. As cartilagens radiais se estendem, pelo menos, até a altura das cápsulas nasais, no

entanto, não há indicativos da existência de articulação ou contato entre o propterígio e a cartilagem antorbital. O mesopterígio em †*Asterodermus platypterus* e †*Spathobatis bugesiacus* se apresenta como uma placa poligonal expandido lateralmente com a região anterolateral mais expandida que a posterior. Em †*Spathobatis bugesiacus*, entre o mesopterígio e o metapterígio duas cartilagens radiais se articulam diretamente com a cintura peitoral. O metapterígio nos três espécimes é tubular, orientado posteriormente e com uma curvatura acentuada (Figura 34f).

Nos espécimes fósseis do Cretáceo do Líbano, †'*Rhinobatos' grandis*, †'*Rhinobatos' hakelensis* e †'*Rhinobatos' maronita*. As nadadeiras peitorais são mais delgadas quando comparadas aos táxons do Jurássico e †*Iansan beurleni*. Nesse exemplares o propterígio menos expandido lateralmente, sendo mais largos na região de articulação com o procôndilo se estreitando distalmente. Em †'*Rhinobatos' maronita* e †'*Rhinobatos' hakelensis* são observadas subdivisões distais no propterígio, em ambos os espécimes a primeira subdivisão ocorre na altura da hiomandíbula (Figura 34c, f). O mesopterígio nesses táxons se articula com o mesocôndilo e anteriormente com o propterígio. Nos três espécimes o mesopterígio apresenta a margem distal semicircular e é proporcionalmente menor quando comparado aos demais táxons fósseis descritos. Entre o mesopterígio e o metapterígio existem cartilagens radiais que se articulam diretamente com a cintura peitoral, assim como em †*Iansan beurleni* e nos táxons jurássicos. O metapterígio é tubular, levemente expandido e com curvatura menos acentuada do que a observada em †*Spathobatis bugesiacus*.

Foram analisadas as nadadeiras peitorais de quinze espécies viventes: *Aptychotrema vincentiana*, *Platyrrhina sinensis*, *Platyrrhina tangi*, *Platyrrhoidis*

triseriata, *Rhina ancylostoma*, *Rhinobatos horkelii*, *Rhinobatos percellens*, *Rhinobatos lentiginosus*, *Rhinobatos formosensis*, *Rhinobatos schlegelii*, *Rhynchobatus laevis*, *Rhynchobatus djiddensis*, *Rhynchobatus speregeri*, *Trygonorrhina sp.*, *Zanobatus schoenleinii* e *Zapteryx brevirostris*. Em todas as espécies analisadas o propterígio é segmentado distalmente, sendo o primeiro segmento, mais próximo à cintura peitoral, o maior e mais desenvolvido; além disso, é notável que nesses táxons o propterígio é expandido lateralmente, com a margem lateral semicircular, e a porção próxima a articulação com o procôndilo mais expandida quando comparada com a região distal (Figuras 35 e 36) assim como em †*Iansan beurleni*.

A forma do propterígio e o padrão de segmentação é muito semelhante em *Zapteryx brevirostris*, *Trygonorrhina sp.*, *Platyrrhinoidis triseriata*, *Platyrrhina sinensis* e *Platyrrhina tangi*. Nesses táxons o propterígio apresenta pequenos segmentos anteriores, começando a se segmentar na altura dos arcos mandibulares. Nesses táxons o segmento imediatamente posterior à primeira segmentação é bifurcado. A extensão anterior das cartilagens radiais é diferente entre os quatro gêneros, em *Platyrrhina sinensis*, *Platyrrhina tangi* e *Platyrrhinoidis triseriata* as cartilagens radiais se estendem anteriormente muito além das cápsulas nasais, indo além da cartilagem rostral. Em *Trygonorrhina sp.* as cartilagens radiais também vão além das cápsulas nasais, no entanto nesse gênero elas não ultrapassam o limite anterior da cartilagem rostral. Em *Zapteryx brevirostris*, as cartilagens radiais vão até a altura das cápsulas nasais (Figura 34b).

Nas espécies do gênero *Rhinobatos* analisadas, *Rhinobatos horkelii*, *Rhinobatos formosensis* e *Rhinobatos schlegelii*, o primeiro segmento do

propterígio se estende até a altura média da cartilagem antorbital (Figura 35 a, d, h). Nos embriões diafanizados de *Rhinobathos lentiginosus* e *Rhinobatos percellens* a primeira divisão do propterígio é posterior, na altura do arco mandibular (Figura 14b). Em *Rhinobatos* os segmentos distais do propterígio são menos desenvolvidos, apresentam um comprimento anteroposterior menor e poucas cartilagens radiais ancoradas quando comparados com os táxons já descritos.

Nas espécies de *Rhynchobatus* estudadas e em *Rhina ancylostoma*, assim como nos demais gêneros o primeiro segmento do propterígio é expandido lateralmente na região proximal se tornando mais estreito distalmente. No entanto, nesses gêneros o propterígio só tem uma subdivisão, sendo o segundo segmento pouco desenvolvido, com aspecto de um filamento e sem cartilagens radiais ancoradas. A primeira subdivisão do propterígio, nesses gêneros, ocorre na altura da cartilagem pseudohióide e as cartilagens radiais se estendem anteriormente até a altura da cartilagem de Meckel (Figura 35c).

A relação entre o propterígio e a cartilagem antorbital difere entre os táxons estudados. Em *Rhynchobatus* e *Rhina ancylostoma* o diminuto segundo segmento do propterígio não chega até a cartilagem antorbital, não existindo contato entre esses elementos (Figura 35c). Já em *Platyrrhina sinensis*, *Platyrrhina tangi* e *Zanobatus schoenleinii* existe a sobreposição dessas cartilagens, em ambos os táxons o segundo segmento do propterígio sobrepõe dorsal e lateralmente a cartilagem antorbital, porém em *Zanobatus schoenleinii* os segmentos distais do propterígio se curvam medialmente e fazem um grande contato com toda a margem da cartilagem antorbital e parte da margem anterior

das cápsulas nasais, o que não ocorre nas espécies de *Platyrhina* (Figura 35 e, f, g).

Em *Zapteryx brevirostris*, *Trygonorrhina* sp., *Platyrhinoidis triseriata*, *Aptychotrema vincentiana* e nas espécies de *Rhinobatos* o propterígio não é observado contato direto entre o propterígio e a cartilagem antorbital, sendo essas cartilagens conectadas por tecido conjuntivo. Em *Zapteryx brevirostris* e *Trygonorrhina* sp. a cartilagem antorbital encontra-se posicionada lateralmente ao segundo segmento do propterígio. Em *Platyrhinoidis* a cartilagem antorbital está posicionada lateralmente ao terceiro segmento do propterígio. Em *Rhinobatos horkelii*, *Rhinobatos formosensis* e *Rhinobatos schlegelii* a região posterior da cartilagem antorbital se encontra posicionada lateralmente à porção distal do primeiro segmento do propterígio. Em *Aptychotrema vincentiana* os últimos e diminutos segmentos distais do propterígio estão posicionados lateralmente à cartilagem antorbital.

O mesopterígio é o elemento basal com a maior variação de forma e tamanho entre as espécies analisadas. Esse elemento foi observado em todas as espécies analisadas, exceto *Zanobatus schoenleinii* e *Rhina ancylostoma*. O mesopterígio das espécies viventes quando comparado com o mesopterígio de †*Hansan beurleni*, †*Asterodermus platypterus* e †*Spathobatis bugesiacus* são muito menores e menos desenvolvidos (Figura 34a, f). Em *Rhinobatos* e *Zapteryx brevirostris* o mesopterígio possui formato bastante semelhante sendo relativamente maior no segundo táxon. Ambos apresentam uma pequena região de articulação com a cintura peitoral na região proximal média, e outra superfície de articulação anterior com o propterígio e a margem distal é circular (Figura 35b). O mesopterígio de *Trygonorrhina* sp. é semelhante aos acima

descritos, porém a margem distal circular menos acentuada (Figura 36b). *Rhynchobatus* apresenta o mesopterígio relativamente pouco desenvolvido e com formato pentagonal. *Platyrhina* e *Aptychotrema vincentiana* também apresentam o mesopterígio relativamente pequeno (Figuras 35f 36a). Nesses gêneros essa cartilagem é quadrangular com arestas na margem distal. Em *Zanobatus schoenleinii* o propterígio se articula com a base fundida de radiais diretamente ligados à cintura peitoral, aqui tentativamente identificado como um neopterígio (**np**) (Figura 35e). No exemplar de *Rhina ancylostoma* analisado não foi possível reconhecer o mesopterígio dada as características da preparação do espécime.

São encontrados radiais articulados diretamente com a cintura peitoral em todos os gêneros, exceto *Platyrhina* e *Platyrhinoidis*. Nas espécies de *Rhinobatos* e em *Aptychotrema vincentiana* aproximadamente duas cartilagens radiais se articulam diretamente com a cintura peitoral, enquanto nos demais gêneros esse número é maior. Em *Zapteryx brevirostris* são encontradas de três a quatro elementos, nas espécies de *Rhynchobatus* estudadas aproximadamente quatro elementos, em *Trygonorrhina sp.* aproximadamente oito elementos e em *Zanobatus schoenleinii* aproximadamente doze elementos se articulam diretamente.

O metapterígio apresenta menor variação, quando comparado com os outros componentes basais. Em todos os indivíduos analisados essa cartilagem se apresenta como uma barra tubular expandida dorso-ventralmente e levemente expandida lateralmente. Em todos os exemplares analisados foi observado uma subdivisões distais do metapterígio. As espécies de *Rhinobatos* analisadas e *Zapteryx brevirostris* apresentam uma subdivisão, *Rhynchobatus* e

Rhina ancylostoma apresentam duas subdivisões e *Zanobatus schoenleinii* apresenta três subdivisões. Não foi possível contabilizar o número exato de subdivisões distais do metapterígio em *Aptychotrema vincentiana* e *Trygonorrhina* sp. devido à preparação dos exemplares analisados. Espécies dos gêneros *Rhinobatos*, *Aptychotrema* e *Rhynchobatus* apresentam uma curvatura do metapterígio menos acentuada do que a observada nos demais táxons.

Cintura e Nadadeiras Pélvicas

Dentre todos os exemplares de †*Iansan beurleni* analisados poucos apresentavam restos da cintura pélvica e nadadeiras pélvicas preservadas (AMNH FF 11084, AMNH FF 11803, AMNH FF 12664, MN5837V). Nesses exemplares essas estruturas estão mal preservadas e muitos detalhes anatômicos foram perdidos. A barra puboisquiádica (**bpi**) é uma barra delgada e ligeiramente curvada com as extremidades distais mais posteriores. As extremidades laterais são pouco preservadas, porém é possível observar o processo pré-pélvico lateral (**pppl**) expandido anteriormente. Existem resquícios do propterígio pélvico (**ppp**) (como é por vezes denominada a primeira cartilagem radial hiperdesenvolvida), do basipterígio (**bp**) e de algumas cartilagens radiais pélvicas (Figura 37).

Restos da cintura e nadadeiras pélvicas minimamente informativos foram parcialmente preservados em sete espécimes fósseis analisados †*Asterodermus platypterus* (NHMUK P.1206), †*Spathobatis burgesiacus* (NHMUK P.10934, NHMUK P.2099), †*Belemnobatis sismondae* (MNHN CRN 68), †*Rhinobatos' maronita* (NHMUK P.39234), †*Rhinobatos' whitfieldi* (NHMUK P.63187), †*Rhinobatos' latus* (NHMUK P.4014) e †*Britobatos primarmatus* (MNHN SHA

1569b). Em †*Belemnobatis sismondae* e †*Spathobatis burgesiacus* a barra puboisquiática é robusta e paralela a coluna vertebral. Na região distal, é observado o processo pré-pélvico lateral expandido anteriormente e o basipterígio articulado na região posterior. O basipterígio é mais largo na região de articulação com a barra puboisquiática e se torna mais estreito distalmente, são observadas cartilagens radiais pélvicas articuladas ao basipterígio (Figura 38a, e). O mesmo formato de basipterígio é encontrado em †*Asterodermus platypterus* (Figura 34f). A barra puboisquiática em †*Rhinobatos' maronita*, †*Rhinobatos' whitfieldi*, †*Rhinobatos' latus* e †*Britobatos primarmatus* é menos expandida anteroposteriormente, semelhante a descrita para †*Iansan beurleni*, com o processo pré-pélvico evidente na região distal anterior (Figura 38b, c, d, f).

Entre os gêneros vivos foram analisadas as cinturas pélvicas e nadadeiras dissecadas e isoladas de quatro espécies vivas, *Rhinobatos horkelii*, *Zapteryx brevirostris*, *Trygonorrhina sp.* e *Aptychotrema vincentiana*, exemplares diafanizados de *Rhinobatos lentiginosus*, *Rhinobatos percellens*, *Platyrhina sinensis* e *Rhina ancylostoma*, e radiografias de *Platyrhina tangi*, *Rhinobatos formosensis*, *Rhinobatos schlegelli*, *Rhynchobatus laevis*, *Rhynchobatus djiddensis*, *Platyrhinoidis triseriata* e *Zanobatus schoenleinii*.

A barra puboisquiática em *Aptychotrema vincentiana*, *Zapteryx brevirostris*, *Rhinobatos horkelii*, *Rhinobatos percellens*, *Rhinobatos lentiginosus*, *Rhinobatos formosensis* e *Rhinobatos schlegelli* é levemente arqueada com as regiões distais ligeiramente deslocadas posteriormente (Figuras 39c, d, f e 40a). Na região distal são observados três processos, o processo pré-pélvico lateral, o processo ilíaco (**pi**) e o processo isquiático (**piq**). O processo pré-pélvico lateral estende-se anteriormente a partir da margem anterodistal da barra

puboisquiática. Em *Zapteryx brevirostris* a região mais anterior do processo é rombuda, enquanto nas espécies de *Rhinobatos* essa região é pontiaguda. O processo íliaco se projeta ventralmente sendo mais largo na base e estreitando-se distalmente. O processo isquiático, em ambos os gêneros, é uma pequena projeção ventral, nas laterais da barra, com extremidades arredondadas.

A cintura pélvica em *Trygonorrhina* sp., *Platyrhina* e *Platyrhinoidis* é relativamente mais robusta, quando comparada com os demais exemplares viventes descritos, assemelhando-se com a barra puboisquiática descrita para †*Belemnobatis sismondae*. Em *Platyrhina tangi*, *Platyrhina sinensis* e *Platyrhinoidis triseriata* a barra é perpendicular a coluna vertebral, enquanto em *Trygonorrhina* sp. ela é levemente arqueada anteriormente (Figuras 39a, b e 40b). Na região distal são observados três processos assim como em *Rhinobatos* e *Zapteryx brevirostris*. O processo pré-pélvico lateral é expandido anterolateralmente e apresenta a margem distal rombuda. O processo íliaco se estende ventro-lateralmente e se apresenta muito mais desenvolvido nesses táxons. Na região média das barras puboisquiáticas em *Platyrhina* e *Platyrhinoidis* são observados dois processos pós-pélvicos (**ppop**) expandidos posteriormente.

Em *Rhina ancylostoma* e nas espécies de *Rhynchobatus* analisadas a barra puboisquiática é delgada e apresenta uma curvatura acentuada com as regiões distais deslocadas posteriormente (Figura 39e). Em *Rhina ancylostoma* é observado um processo pré-pélvico medial (**pppm**) que se expande anteriormente a partir da região média da barra. Em *Rhynchobatus* esse processo parece ser vestigial. Na região distal, o processo pré-pélvico lateral é pouco

desenvolvido em ambos os gêneros. O processo isquial e processo ilíaco também estão presentes, sendo o último mais desenvolvido em *Rhina ancylostoma*.

Em *Zanobatus schoenleinii* a cintura pélvica é bastante distinta das descritas anteriormente. Nesse gênero a barra puboisquiática é robusta e possui uma curvatura anterior acentuada. A região distal é expandida anterolateralmente com o processo isquial bastante desenvolvido e expandido posteriormente com a margem distal rombuda. O processo pré-pélvico lateral se estende a partir da região lateral anterior da barra e possui a margem distal rombuda.

As nadadeiras pélvicas são muito semelhantes em todos os gêneros estudados. Em todas elas estão presentes basipterígio segmentado distalmente, um propterígio da pélvica e muitos raios pélvicos (**rp**). Nos gêneros onde foi possível observar exemplares de machos e fêmeas, *Zapteryx brevirostris*, *Rhinobatos horkelii*, *Aptychotrema vincentiana*, *Trygonorrhina sp.* e *Platyrhina tangi* é notável dimorfismo sexual, nos machos o basipterígio apresenta uma curvatura mais acentuada do que nas fêmeas.

O propterígio da pélvica apresenta forma de barra achatado dorsoventralmente, disposto na mesma direção dos raios pélvicos e apresenta raios pélvicos articulados em todos os gêneros vivos analisados. O basipterígio também possui forma de barra e está disposto anteroposteriormente. Os raios pélvicos se articulam ao longo de todo o comprimento do basipterígio dispostos diagonalmente.

Mixopterígios

O mixopterígio (**m**) se encontra preservado nos exemplares GP/2E2274 e MBf. 12425o de †*Iansan beurleni*. Em MBf. 12425o ambos os mixopterígios estão preservados e em GP/2E2274 o mixopterígio esquerdo está preservado parcialmente (Figuras 41 e 42). Em ambos os espécimes as cartilagens preservadas se mostram robustas e indicam que se tratava de um mixopterígio longo e delgado, semelhante aos encontrados nas raias-viola atuais. Nos fósseis é possível observar restos das cartilagens do grupo axial articuladas e algumas cartilagens terminais que se encontram desarticuladas em GP/2E2274, porém próximas à posição de vida (Figura 43 e 44).

A nadadeira pélvica e as cartilagens do grupo basal não estão preservadas nos fósseis. Considerando o grupo axial, estão preservadas as cartilagens axial (**ax**), a cartilagem marginal dorsal (**md**) e a cartilagem marginal ventral (**mv**). A cartilagem axial se apresenta como um tubo cilíndrico com a calcificação prismática visível. Já as cartilagens marginais dorsal e ventral formam um tubo elíptico com a superfície drapeada. Na região distal, a cartilagem marginal ventral é lisa e aparentemente fundida à cartilagem axial, próximo à região de fusão existe uma perfuração bem marcada (Figura 41b). Entre as cartilagens do grupo terminal, em MBf. 12425o é observada a cartilagem terminal dorsal 1 (**td1**) e em GP/2E2274 existem três elementos desarticulados preservados (Figura 44). Dois elementos menores possuem afinidade incerta, podendo ser relacionados as cartilagens terminais dorsais e cartilagem ventral terminal (**tv**) (Figura 41b). O maior elemento aparenta ser, considerando a posição e formato, a cartilagem terminal dorsal 1. Assim como nas raias-viola viventes, a cartilagem terminal dorsal 1 observada nos fósseis aparenta ter uma calcificação diferenciada com diminutos poros por toda a extensão da cartilagem.

Foram analisados mixopterígios em quatro espécies fósseis, †*Rhinobatos maronita* (NHMUK P10696), †*Rhinobatos intermedius* (NHMUK P49516 Holótipo), †*Spathobatis bugesiacus* (NHMUK P2099), e em um táxon indeterminado (K1894) e em nove espécies viventes, *Rhinobatos horkelii*, *Rhinobatos percelens*, *Zapteryx brevirostris*, *Aptychotrema vincentiana*, *Trygonorrhina dumerilii*, *Rhynchobatus australaie*, *Platyrhina sinensis*, *Platyrhinoidis triseriata* e *Zanobatus schoenleinii*. Os mixopterígios dos fósseis analisados não apresentam a região do grupo basal preservada, exceto †*Spathobatis bugesiacus*, e devido a características da preservação em duas dimensões o entendimento das cartilagens da glândula também é dificultado, no entanto, as cartilagens do grupo axial estão bem preservadas em todos os espécimes estudados.

Os mixopterígios dos gêneros viventes analisados, com exceção de *Zanobatus schoenleinii*, compartilham características com o mixopterígio de †*Iansan beurleni*, como a cartilagem marginal dorsal (**md**) drapeada, a presença de uma perfuração distal na cartilagem marginal ventral e um padrão de mineralização diferenciado entre as cartilagens que compõe o mixopterígio, sendo visível a calcificação prismática na cartilagem axial (Figuras 45, 46 e 47).

A análise dos mixopterígios dos gêneros recentes permitiu ainda reconhecer características comuns a todos eles, menos *Zanobatus schoenleinii*. Os mixopterígios nesses gêneros são longos, tendo o comprimento total (comprimento do grupo basal, somado ao comprimento do grupo axial e comprimento da glândula) pelo menos duas vezes maior que o comprimento do basipterígio. Além disso, eles apresentam o número de cartilagens proximais variando entre 3 e 5 elementos (**b1-b5**); apresentam também a cartilagem

marginal ventral drapeada, com padrão de ornamentação semelhante à cartilagem marginal dorsal; e a cartilagem terminal dorsal 1 com um tipo de mineralização distinto onde é possível observar diversas pequenas perfurações distribuídas por toda a extensão da cartilagem (Figuras 46 e 47).

Considerando o grupo basal, os elementos proximais e cartilagem beta (β), nos espécimes analisados é observada pouca variação entre os mixopterígios estudados. As cartilagens proximais estão localizadas entre o basipterígio e a cartilagem axial. O basipterígio nesses grupos é uma cartilagem levemente curvada lateralmente, expandida dorsoventralmente em todo seu comprimento, sendo a inserção dos radiais mais próxima à margem dorsal do basipterígio. Diferente dos demais grupos de Batoidea, nos gêneros viventes estudados e em †*Spathobatis bugesiacus* é observado um número de elementos proximais intermediários que varia entre 3 e 5. Em *Rhinobatos horkelii* e *Trygonorrhina dumerilii* são encontrados três elementos proximais, já em *Rhinobatos percellens*, *Zapteryx brevirostris*, *Aptychotrema vincentiana*, *Platyrrhina sinensis*, *Rhynchobatus australie* e *Platyrrhoidis triseriata* são observados quatro elementos proximais e em †*Spathobatis bugesiacus* são encontrados cinco elementos proximais (Figura 45d). A cartilagem beta em *Rhinobatos horkelii*, *Rhinobatos percellens*, *Zapteryx brevirostris*, *Aptychotrema vincentiana*, *Trygonorrhina dumerilii* e *Rhynchobatus australiae* é achatada com o formato de uma placa e está localizada ventralmente aos elementos proximais, com a extremidade anterior ligada ao primeiro elemento proximal e a extremidade posterior ligada ao contato entre a cartilagem axial e cartilagem ventral marginal.

Nos exemplares fósseis e recentes estudados os elementos axiais, cartilagem axial, cartilagem marginal dorsal e cartilagem marginal ventral, são alongados e correspondem a aproximadamente 60% do comprimento do mixopterígio. A cartilagem axial é um tubo delgado articulado anteriormente com as cartilagens proximais percorrendo lateralmente todo o comprimento do mixopterígio até a glande. As cartilagens marginais se articulam com a axial, sendo que ambas apresentam um padrão drapeado com sulcos perpendiculares cartilagem axial. Esse padrão de ornamentação é observado em *Rhinobatos horkelii*, *Rhinobatos percellens*, *Zapteryx brevirostris*, *Aptychotrema vincentiana*, *Trygonorrhina dumerilii*, *Rhynchobatus australie*, *Platyrrhina sinensis*, *Platyrrhinoidis triseriata*, †*Iansan beurleni*, †'*Rhinobatos' maronita*, †'*Rhinobatos' tenuirostris* e espécie indeterminada K1894, proveniente do Jurássico inglês (Figuras 45, 46 e 47). Assim como em †*Iansan beurleni*, na região distal da cartilagem marginal ventral é observada uma perfuração bem marcada em *Zapteryx brevirostris*, *Rhynchobatus australie* e *Aptychotrema vincentiana* e aparentemente não está presente em *Rhinobatos* e *Trygonorrhina dumerilii*.

As cartilagens que compõe a glande, cartilagens acessórias terminais, sofrem poucas variações entre os grupos vivos estudados. Em todos os táxons são encontradas cinco cartilagens terminais. A cartilagem terminal dorsal 1 (**td1**), é a maior delas, e recobre a glande dorsalmente e tem o formato de uma placa poligonal, com a margem anterior diagonal e a margem posterior variando entre rombuda e pontiaguda dependendo do táxon. Em vista dorsal, com a terminal dorsal 1 removida é possível observar a cartilagem acessória terminal (**at**) articulada com a região distal da cartilagem ventral marginal. Do outro lado, articulada lateralmente à cartilagem dorsal marginal se encontra a terminal

dorsal 2 (**td2**). Distalmente no mixopterígio, posterior à cartilagem terminal acessória, está a cartilagem terminal ventral (**tv**) articulada à cartilagem axial; do lado oposto e também articulada à axial está a cartilagem terminal dorsal 3 (**td3**) nas espécies viventes (Figuras 46 e 47).

Vértebras e costelas

Em quase todos exemplares de †*Iansan beurleni* analisados são visíveis corpos vertebrais (**cv**) ainda em posição de vida ou dispersos pela matriz. Nos exemplares melhores preservados é possível observar também espinhos neurais (**en**) retangulares, projetados dorsalmente e bem desenvolvidos além de costelas (**cos**). As costelas se distribuem da região posterior a sinarcual até a região posterior à cintura pélvica (Figura 48). No exemplar AMNH FF 11993, preparado quimicamente é possível observar na região imediatamente posterior a sinarcual espinhos neurais, basidorsais (**bd**) e interdorsais (**id**) preservados. Os espinhos neurais, localizados dorsalmente são seguidos pelos basidorsais com formato losangular perfurados pelo forame espinal ventral (**fev**) e pelos interdorsais, também losangulares e perfurados pelo forame espinal dorsal (**fed**) (Figura 49b).

Dentre os demais exemplares fósseis analisados os que apresentam melhor preservação da coluna vertebral e costelas são †*Rhinobatos' maronita* (NHMUK P.10696 e NHMUK P.49513), †*Rhinobatos' hakelensis* (NHMUK P.4012), †*Rhinobatos' latus* (NHMUK P.4771) e †*Spathobatis bugesiacus* (NHMUK P.2099 e NHMUK P.10934). São encontrados vestígios de costelas pouco preservados em †*Rhinobatos' tenuirostris* (NHMUK P.4770), †*Rhinobatos'*

whitfield (NHMUK P.47519) e †*Britobatos primarmatus* (NHMUK P.15699) (Figura 50).

Em †*Rhinobatos' maronita* e †*Spathobatis bugesiacus* (NHMUK P.10934) são observados espinhos neurais bem desenvolvidos semelhantes ao encontrados em †*Iansan beurleni* (Figura 34a). Nos exemplares de †*Rhinobatos' hakelensis*, †*Rhinobatos' latus* e †*Spathobatis bugesiacus* (NHMUK P.2099) estão presentes costelas com o mesmo padrão de distribuição encontrado em †*Iansan beurleni* (Figuras 34d, 38e, 50a).

Nos gêneros vivos analisados é possível observar que a coluna vertebral se estende da extremidade distal cartilagem sinarcual até o final da nadadeira caudal. Também foi observado, em todos os gêneros vivos analisados, a presença de costelas, estas se estendem da região posterior a sinarcual até a região posterior barra puboisquiática, assim como ocorre em †*Iansan beurleni*. Informações mais detalhadas dos elementos que compõem a coluna vertebral puderam ser resgatadas dos exemplares dissecados e diafanizados, visto que nas radiografias o acesso a esses detalhes é impossibilitado.

Em *Zapteryx brevirostris*, *Rhinobatos horkelii*, *Trygonorrhina* sp., *Aptychotrema vincentiana* e *Platyrrhina sinensis*. A coluna vertebral é bastante semelhante composta por duas regiões distintas, a região monospondílica, localizada entre a sinarcual e o início dos arcos hemais, e a região diplospondílica que se origina a partir da origem dos arcos hemais até o final da nadadeira caudal.

Ao longo da coluna vertebral, em vista lateral, na região dorsal de cada corpo vertebral está situada um basidorsal com formato losangular e um forame

espinal ventral. Ventralmente aos basidorsais e entre os corpos vertebrais, encontram-se os interdorsais, também losangulares e com um forame espinal dorsal. Os espinhos neurais são estruturas achatadas lateralmente, retangulares e projetadas dorsalmente, situados dorsalmente aos basidorsais e interdorsais. Na região ventral estão presentes os basiventrais (**bv**) com a forma de placas retangulares que se articulam com a região ventral dos corpos vertebrais e que apresentam aberturas interbasiventrais (**ibv**). Os espinho hemais (**eh**) estão conectados à superfície ventral dos basiventrais, posteriores ao arco hemal (**ah**), sendo achatados lateralmente e projetados ventralmente, diminuindo de tamanho posteriormente.

Dentes

Nenhum dos exemplares de †*Iansan beurleni* estudados apresenta placas dentárias associadas aos arcos mandibulares. Na maior parte dos espécimes estudados dentes preservados isolados ou parcialmente articulados se encontram dispersos na matriz que envolve o fóssil.

Os dentes associados à †*Iansan beurleni* são muito diminutos, aproximadamente 250µm de comprimento, com coroa baixa, plana e sem ornamentação (Figura 51), e com a base dividida em dois lobos por um sulco. Um certo grau de heterodontia é notado entre os dentes estudados, porém a associação de variações de forma e diferentes posições no arco mandibular é dificultada devido ao fato deles terem sido encontrados isolados na matriz. Os dentes de †*Iansan beurleni* se distinguem dos demais dentes de rinobatídeos por apresentarem a combinação das seguintes características. Eles apresentam uma cúspide rudimentar, são tão altos quanto largos e a base, com formato triangular,

apresenta projeções laterais que ultrapassam a largura da coroa. A coroa baixa e sem ornamentação tem contorno rômbo em vista oral. As superfícies lingual e labial da coroa são separadas por uma crista mesio-distal que se entende por toda a coroa. A face labial é ligeiramente convexa, com uma protuberância da coroa que se estende além do limite da base (Figura 51b). A face lingual apresenta uma protuberância médio-lingual (apron) perpendicular ao contato base/coroa que suporta úvula central, esta é flanqueada por duas úvulas laterais pouco desenvolvidas (Figura 51a, d). A base triangular apresenta dois forames margino-linguais entre as úvulas laterais e a central abaixo do contato base coroa. Em vista basal é possível observar um sulco profundo que contém o forâmen basal central (Figura 51b.).

Os dentes associados a fósseis do Jurássico europeu apresentam pequeno tamanho, coroas baixas e sem ornamentação e base com poucos forames. São conhecidos muitos registros de dentes associados à †*Belemnobatis*, †*Spathobatis* e †*Asterodermus* sp., nesse último gênero a heterodontia é melhor estudada. Porém para os três gêneros são encontradas diferenças entre os dentes da mandíbula superior e inferior e ao longo das fileiras dentárias em cada mandíbula (Thies & Leidner, 2011).

Nas figuras 52, 53 e 54 é possível observar as diferenças entre os dentes de diversas fileiras dentárias de †*Belemnobatis sismondae*, †*Spathobatis bugesiacus* e †*Asterodermus* sp. Os dentes apresentam como características comuns uma cúspide central rudimentar, úvula bem desenvolvida e bulbosa apicalmente, superfícies lingual e labial da coroa lisas e separadas por uma crista mesio distal que se entende por toda a coroa e a raiz holaulacoriza.

Os dentes de †*Asterodermus* sp da região da sínfise da mandíbula superior e da região de articulação dos arcos mandibulares, e os dentes de †*Belemnobatis sismondæ* e †*Spathobatis bugesiacus* são lateralmente expandidos com a face labial aproximadamente duas vezes mais larga que alta. Os dentes de †*Asterodermus* localizados próximos a sínfise na mandíbula inferior são menores e mais estreitos, sendo bastante similares aos dentes anterolaterais e também aos descritos para †*Iansan beurleni*.

Comparando os dentes de †*Iansan beurleni* com dentes dos táxons descritos para o Cretáceo Superior do Líbano, e Marrocos é possível perceber que eles se assemelham aos dentes descritos para †*Rhinobatos' grandis*, †*Rhinobatos' intermedius*, †*Rhinobatos' latus*, †*Rhinobatos' maronita*, †*Rhinobatos' hakelensis*, †*Britobatos primarmatus*, †*Rhinobatos' tenuirostris*, †*Rhinobatos' whitfiledi*, †*Rhombopterygia rajoides* e †*Tingitanius tenuimandibulus*.

Dentre esses táxons, †*Rhinobatos' intermedius*, †*Britobatos primarmatus*, †*Rhinobatos' hakelensis*, †*Rhinobatos' tenuirostris* e †*Tingitanius tenuimandibulus*, assim como †*Iansan beurleni*, apresentam dentes robustos, tão altos quanto largos, com uma crista mesio-distal que se entende por toda a coroa (Figuras 55 e 56). No entanto, em †*Rhinobatos' hakelensis*, †*Rhinobatos' intermedius* e †*Tingitanius tenuimandibulus* as úvulas laterais não são definidas e a úvula central é menos desenvolvida se comparada a †*Iansan beurleni*. Por sua vez, os dentes de †*Rhinobatos' tenuirostris* e †*Britobatos primarmatus* apresentam uma cúspide melhor definida e a úvula central mais desenvolvida. Forames margino-linguais entre as úvulas laterais e a central são observados em †*Rhinobatos' tenuirostris*, †*Britobatos primarmatus* e †*Rhinobatos' intermedius*.

No estudo dos dentes dos táxons viventes, foram analisados diretamente dentes de *Zapteryx brevirostris* e *Rhinobatos horkelii*, extraídos de espécimes fixados e mantidos em álcool e analisados a partir de imagens de microscopia eletrônica de varredura. As informações sobre os dentes de *Aptychotrema bougainvillii*, *Platyrhina sinensis*, *Platyrhinoidis triseriata*, *Rhina ancylostoma*, *Rhinobatos cemiculos*, *Rhinobatos rhinobatos*, *Rhynchobatus djiddensis*, *Trygonorrhina fasciata*, *Zanobatos schoenleinii* foram retiradas das descrições e imagens do trabalho de Herman et al. (1997).

Os dentes dos táxons em questão, exceto *Zanobatos schoenleinii*, apresentam características gerais semelhantes aos dentes fósseis estudados, como a presença de uma crista mesio-distal que se entende por toda a coroa separando as superfícies lingual e labial, presença de úvula central e base com dois lobos separados por um sulco que contém o forâmen basal central. (Figura 57). Entretanto, os dentes de *Zapteryx brevirostris*, *Platyrhina sinensis*, e *Platyrhinoidis triseriata* compartilham com os de †*Iansan beurleni* a forma losangular em vista oral e o formato quadrangular em vista lingual, sendo tão altos quanto largos, com úvulas laterais evidentes e também apresentam uma crista mesio-distal que se estende por toda a coroa além de uma cúspide rudimentar. *Platyrhina sinensis* e *Platyrhinoides triseriata* ainda compartilham com †*Iansan beurleni* a presença dos forames margino-linguais entre as úvulas laterais e a central.

Nos dentes de *Trygonorrhina fasciata* as úvulas laterais e os forames margino-linguais entre as úvulas laterais e a central não estão presentes e crista mesio-distal que se entende por toda a coroa separando as superfícies lingual e labial é pouco marcada. Os dentes de *Aptychotrema bougainvillii*, *Rhinobatos*

cemiculos, *Rhinobatos horkelii*, *Rhinobatos rhinobatos* diferem dos de †*Iansan beurleni* por serem são mais largos do que altos e elípticos em vista oral. No entanto, *Rhinobatos* apresenta os forames margino-linguais entre as úvulas laterais e a central.

Os dentes de *Rhina ancylostoma* e *Rhynchobatus djiddensis* diferem dos demais táxons por serem dentes de coroa alta, com ornamentação reticulada bem marcada nos adultos. Em ambos os táxons é observada apenas a úvula central. Os dentes de *Zanobatos schoenleinii* são bastante diversos com uma constrição entre a base e coroa mais acentuada, os forames margino-linguais entre as úvulas laterais e a central não estão presentes e a úvula central não é bem definida.

Dentículos dérmicos

Durante a análise de todos os espécimes de †*Iansan beurleni* foi possível observar que alguns espécimes possuíam muitos dentículos dérmicos (**dd**) preservados. O exemplar MN-5812-V encontra-se parcialmente preparado, nele é possível observar, ao esteriomicroscópio, regiões do corpo com dentículos dérmicos articulados e dentículos dérmicos da linha média próximos a posição de vida (Figura 58). No exemplar MN-5842-V, é possível observar dentículos massivos, bem desenvolvidos e articulados na região da cabeça e sinarcual (Figura 59). No exemplar MN-5844-V estão preservados os dentículos articulados na região ventral posterior (Figura 60).

Foram reconhecidos 4 morfótipos diferentes de dentículos dérmicos atribuídos à †*Iansan beurleni*, a partir dos elementos dérmicos recuperados após a filtração da solução de ácido utilizada na preparação química. Na região dorsal

anterior, cabeça e sinarcual, de †*Iansan beurleni* são encontrados dentículos dérmicos bem desenvolvidos, que apresentam, uma variação de tamanho entre 1mm e 0,5mm. Esses elementos dérmicos apresentam uma base robusta, globulosa, circular e bem desenvolvida, que ultrapassa os limites da coroa. A coroa, recoberta de enamelóide, apresenta pouca ou nenhuma ornamentação e tem forma quadrangular, com uma leve constrição média, com a margem anterior lobada e a margem posterior circular. Forames dos canais do colarinho são observados no contato base coroa e são regularmente distribuídos, além disso pequenas perfurações são observadas por toda a base (Figura 61). São observadas cristas bem marcadas ao longo da base. A margem basal é convexa dando um aspecto globular a esse elemento dérmico.

Esse padrão de distribuição de dentículos dérmicos mais desenvolvido na região dorsal anterior também foi observado em *Rhinobatos cemiculos*, *Rhinobatos rhinobatos* e em menor grau em *Zapteryx xyster*, sendo que nos gêneros viventes esse tipo de dentículo se encontra restrito ao rostro e neurocrânio (Figura 62).

Espalhados pela região dorsal são encontrados dentículos dérmicos com coroa alta, com alguma ornamentação nas margens (Figura 63). Esses dentículos são menores quando comparados com os previamente descritos, apresentam a coroa menos expandida anterodorsalmente, e a região anterior é mais ampla que a posterior. A base se estende muito mais que os limites da coroa e, assim como no primeiro tipo de dentículo descrito, são encontrados forames dos canais do colarinho e cristas que circundam todo o contato base coroa.

Na região anterior das nadadeiras peitorais de †*Iansan beurleni* foram recuperados dentículos bastante desenvolvidos com a coroa pontiaguda.

Nenhum dos elementos recuperados apresenta uma boa preservação, a coroa está bastante danificada em todos os dentículos recuperados. Esse tipo de dentículo é maior do que os descritos anteriormente, com a coroa alta e pontiaguda, aparentemente a coroa não era ornamentada, assim como os outros elementos descritos esse apresenta forames na região do colarinho e cristas bem marcadas na base circular (Figura 64). Esse morfótipo é semelhante a alguns dentículos isolados descritos para †*Belemnobatis sismondae* do Jurássico europeu. Dentículos mais desenvolvidos e pontiagudos distribuídos na região anterior da nadadeira peitoral, denominados série anterolateral por Deynat (2005) também estão presentes em *Zapteryx brevirostris* (Figura 72b), *Platyrhina tangi*, *Platyrhinoidis triseriata*, †'*Rhinobatos*' *maronita*, †'*Rhinobatos*' *whitifieldi* (Figura 65).

Na região ventral são encontrados dentículos diminutos de coroa baixa e lisa, com poucas ornamentações na margem (Figura 66). Nesses dentículos a base é quase tão ampla quanto a coroa ultrapassando pouco os limites da última. O colarinho é bem marcado e é observado apenas um forame bem desenvolvido nessa região. A base é circular e lisa com a margem basal reta.

Comparando os dentículos dérmicos reportados para †*Iansan beurleni* com outros gêneros fósseis do Mesozóico tais como †*Asterodermus*, †*Spathobatis* e †*Belemnobatis* do Jurássico europeu, espécimes atribuídos ao gênero *Rhinobatos* e †*Rhombopterygia* do Cretáceo Superior do Líbano e também †*Tingitanius* do Cretáceo Superior do Marrocos é possível observar semelhanças entre esses elementos dérmicos. Entre os táxons do Jurássico, independente da variação de tamanho, observa-se que os três gêneros apresentam dentículos semelhantes aos dentículos encontrados na região da cabeça e sinarcual de

†*Iansan beurleni* (Figuras 67a, 68, 69a1). Nesses elementos também são observadas bases amplas, coroas sem ornamentação com uma leve constrição média e forames dos canais do colarinho e cristas na base.

Nos fósseis do Cretáceo do Líbano os dentículos ventrais se encontram preservados sendo muito semelhantes aos descritos para †*Iansan beurleni* (Figura 55f, g, h). São dentículos diminutos com coroa baixa e lisa com borda circular. Em †'*Rhinobatos' maronita* e †'*Rhinobatos' intermedius* são encontrados dentículos que se assemelham aos descritos para o dorso de †*Iansan beurleni*.

Considerando †*Tinginatus*, foram descritos três tipos de dentículos para o táxon (Figura 70), sendo todos comparáveis aos tipos de dentículos encontrados em †*Iansan beurleni*. Entre os morfótipos encontrados um apresenta maior tamanho (aproximadamente 1,5mm) e coroa oval (Figura 70a, b), os outros dois tipos apresentam menor tamanho, sendo um deles com formato poligonal (Figura 40c,d, e f) e o outro com formato de seta (Figura 70g,h).

Entre os exemplares vivos analisados, dentículos dérmicos de *Rhinobatos* e *Zapteryx* apresentam semelhanças com os dentículos descritos para †*Iansan beurleni*. Os dentículos mais desenvolvidos da linha média do corpo, paralelos a coluna vertebral das espécies de *Rhinobatos* analisadas (Figura 71a, b) se assemelham aos maiores dentículos encontrados em †*Iansan beurleni* com o formato oval e região posterior dentada. Adicionalmente, os dentículos da região ventral são bastante semelhantes aos dentículos pequenos e de coroa lisa e baixa encontrados em †*Iansan beurleni*, com o padrão de articulação também coincidente (Figura 71c). Em *Zapteryx brevirostris* são encontrados dentículos com a margem dentada e cristas na base evidentes na região da cabeça (Figura

72a), sendo esses semelhantes aos encontrados na região dorsal de †*Iansan beurleni*.

Tecido mole

Durante a análise de todos os espécimes fósseis de †*Iansan beurleni* foi possível observar que alguns espécimes possuíam uma preservação excepcional, inclusive com a preservação de tecidos moles (músculos). O exemplar MN-5812-V encontra-se parcialmente preparado, nele é possível observar, ao esteriomicroscópio, regiões do corpo com musculatura preservada (Figura 58). Restos da musculatura do exemplar GP/sem número, preservados na região média do corpo foram analisados utilizando microscopia eletrônica de varredura as fibras musculares se encontram bem preservadas (Figura 73). A preservação de tecidos moles é um fenômeno muito raro, no entanto, no caso dos fósseis em questão a preservação dos feixes musculares é pouco informativa. Dado que apenas poucos feixes esparsos foram preservados tentativas de comparação com organismos vivos se mostram infrutíferas.

A análise dos Rhinobatiformes do Líbano depositados nas coleções europeias também mostrou exemplares com tecido mole preservado. No espécime de †*Rhinobatos tenuirostris* (NHMUK P.4770), é possível observar poros da linha lateral preservados próximo a região das cápsulas nasais (Figura 74). As perfurações são tentativamente associadas a parte do canal supraorbital e canal hiomandibular. A distribuição dessas perfurações se assemelha ao descrito para *Rhinobatos horkelli* e *Rhinobatos productos* (Ragno, 2014).

III. III Discussão Aspectos Anatômicos

A partir das descrições comparativas é possível notar o compartilhamento de características anatômicas pelos táxons fósseis e viventes. Considerando a amostragem dos táxons, o gênero com características mais distintas é *Zanobatus*, esse gênero apresenta características distintas nos dentes, nadadeira peitoral, cintura pélvica e mixopterígio. Nos demais táxons analisados, dentre os principais complexos descritos, nota-se congruências no padrão de distribuição dos dentículos dérmicos, na anatomia dos dentes, dos arcos branquiais, dos mixopterígios e no padrão de articulação da supraescápula à coluna vertebral. Nos parágrafos seguintes tenta-se conciliar as informações previamente disponíveis na literatura com as observações feitas nesse trabalho.

Os dentes atribuídos a rinobatídeos são muito diminutos, aproximadamente 250µm de comprimento, com coroa baixa, plana e sem ornamentação, com a base dividida em dois lobos por um sulco e um certo grau de heterodontia é observado ao longo do arco mandibular (Everhart, 2007; Kriwet *et al.*, 2007). No trabalho de Herman *et al.*, (1997) foram analisadas a distribuição dos dentes nos arcos mandibulares, a anatomia e ultra estrutura dos dentes em amostras de treze espécies, *Aptychotrema bougainvillei*, *Platyrhina sinensis*, *Platyrhinoidis triseriata*, *Rhina ancylostoma*, *Rhinobatos albomaculatus*, *Rhinobatos cemiculus*, *Rhinobatos irvinei*, *Rhinobatos rhinobatos*, *Rhynchobatus djiddensis*, *Rhynchobatus lübberti*, *Trygonorrhina fasciata*, *Zanobatus schoenleinii* e *Zapteryx brevirostris*. Os autores apresentam a diagnose diferencial dos dentes de cada gênero e concluem que a morfologia dentária suporta a divisão das raia-violas em três grupos: 1. *Rhina* e *Rhynchobatus*, 2. *Aptychotrema*, *Platyrhina*, *Platyrhinoidis*, *Rhinobatos* e *Trygonorrhina* e 3. *Zanobatus* e *Zapteryx*. As

observações e comparações feitas no presente trabalho são congruentes com os resultados apresentados por Herman *et al.*, (1997), exceto pelo agrupamento de *Zanobatus* e *Zapteryx*. Nas amostras de *Zapteryx* analisadas nesse trabalho as características recuperadas, tais como presença de úvula lingual e base bilobada, permitem a associação desse gênero ao segundo grupo proposto por Herman *et al.*, (1997).

A anatomia e padrão de distribuição dos dentículos dérmicos de raias-viola viventes foi estudado por Deynat (1998 e 2005). Segundo o autor as raias-viola são caracterizadas por possuírem duas séries escapulares e uma série rostral bem desenvolvida, além de dentículos dérmicos com ornamentação anterolateral. Esse tipo de ornamentação foi observada nos fósseis analisados, concordando com o padrão descrito para as raias-viola viventes. Em Deynat (2005) o autor descreve a presença de uma série de dentículos anterolaterais em *Platyrhina* e *Platyrhinoidis*, no presente trabalho a série anterolateral também foi observada em *Zapteryx brevirostris*, †*Rhinobatos' maronita*, †*Rhinobatos' whitifieldi* e †*Iansan beurleni*, adicionalmente, a morfologia dos dentículos dérmicos da série anterolateral é semelhante a um dos morfótipos descritos para †*Belemnobatis sismondae*, indicando a possível presença dessa série nesse táxon jurássico.

Durante a análise dos táxons viventes foi notado a semelhança na forma e distribuição dos elementos branquiais das raias-viola estudadas. Arcos branquiais de *Rhinobatos halavi* e *Rhinobatos granulatus* foram descritas por El-Toubi & Hamdy (1959) e Khalil (1973), mostrando o mesmo padrão encontrado em *Rhinobatos horkelii* nesse trabalho. Garman (1913) ilustra os arcos branquiais de *Rhinobatos percellens* e *Zapteryx brevirostris*, além de

Rhynchobatus djiddensis, já discutido anteriormente, sendo o padrão encontrado em *Rhinobatos* e *Zapteryx* congruentes com os encontrados nesse trabalho. Esse padrão é apontado por Miyake & McEachran (1990) como típico de raias-viola. Com relação aos fósseis, estrutura dos arcos branquiais é muito delicada e dificilmente preservada, porém alguns exemplares de †*Belemnobatis* e †*Spathobatis* do Jurássico europeu apresentam essa estrutura bem preservada. Os trabalhos como De Saint-Seine (1949), Miyake & McEachran (1991) e Cavin *et al.* (1995) tentam traçar homologias e entender o padrão encontrados nesses fósseis. De Saint-Seine (1949) considera que ambos os táxons apresentam a estrutura dos arcos branquiais semelhante. Para o autor, a disposição dos elementos hipobranquiais nessas espécies fósseis está mais próxima a encontrada em *Pristiophorus* do que em rinobatídeos. Esse argumento é utilizado por Maisey (1984, 1990) quando esse autor considera que †*Spathobatis*, †*Belemnobatis* e rinobatídeos atuais não formam um grupo monofilético. Por outro lado, para Cavin *et al.* (1995) a disposição dos elementos hipobranquiais encontrada em †*Spatobatis* e †*Belemnobatis* é comparável com a encontrada em rinobatídeos atuais. Ainda segundo os autores, o arranjo articulação do hipobranquial 2 com a cópula basibranquial e com o ceratobranquial, que é o mesmo encontrado em todos os exemplares de raias-viola analisados nesse trabalho, permite atribuir os dois táxons do Jurássico a família Rhinobatoidei *sensu* Compagno (1973).

Em Hulley (1972) o autor descreve alguns aspectos do mixipterígio de espécies de *Rhinobatos* e *Platyrhina*, a fim de utilizar as informações em comparações com mixipterígios de rajídeos. Algumas características levantadas tais como maior número de elementos proximais e articulação medial entre as

cartilagens terminal dorsal 2 e dorsal marginal, foram encontradas em todos os mixipterígios de raias-viola analisados, indicando um padrão para o grupo. Adicionalmente, outra característica é levantada no presente trabalho, a presença de ornamentação drapeada nas cartilagens dorsal marginal e ventral marginal foi encontrada em táxons fósseis e viventes.

Nas raias-viola e nos peixes-serra a cartilagem supraescapular se articula com a os arcos neurais das vértebras adjacentes a sinarcual (Garman, 1913; Compagno, 1973; Miyake, 1988; Claerson, 2010). Ainda que essa característica não tenha sido claramente observada em nenhum dos fósseis analisados, dado características de preservação, existe indícios de que essa condição também se aplique a †*Iansan beurleni*. Considerando a posição do primeiro centro vertebral livre, a posição nas raia viola é mais anterior quando comparada com as demais ordens de Batoidea (Claerson, 2011). O análise das sinarcuais dos táxons fósseis e viventes indica ainda a existência de uma variação da posição do primeiro centro vertebral livre entre as raias-viola.

Capítulo IV

Análise filogenética

O trabalho de Compagno (1973) é, geralmente, considerado como o início das tentativas mais recentes de entender as inter-relações entre os táxons viventes que compõe Elasmobranchii. Neste trabalho o autor propõe a existência de quatro ordens de Batoidea atuais: Torpediniformes, Myliobatiformes, Pristiformes e Rajiformes, sendo este último formado por duas subordens, Rhinobatoidei e Rajoidei. O autor identifica Pristiformes como grupo irmão de todos os demais grupos de raias, e Torpediniformes como grupo irmão do clado formado por Rajiformes e Myliobatiformes (Figura 75a). Essa proposta de classificação e a filogenia na qual se baseia foram consideradas fenéticas por Aschliman (2011) que considera que as conclusões de Compagno foram baseadas em similaridades e diferenças ao invés de caracteres derivados compartilhados. Posteriormente, Compagno, (1977) segue o trabalho fenético com uma análise cladística, e propõe 5 grupos que seriam monofiléticos em Batoidea: rhinobatóides, rajóides, torpedinóides, miliobatóides e pristóides.

Após essas primeiras tentativas de classificação e estabelecimento de inter-relações muitos trabalhos foram feitos focando em estudos comparativos detalhados (e.g. Nishida 1990; Miyake & McEachran, 1991; Shirai, 1992). Como resultado, as relações entre alguns táxons incluídos em Batoidea são, atualmente, melhor estabelecidas. No entanto, ainda não existe consenso de quais seriam os

táxons basais dentro do grupo. Alguns autores apontam Torpediniformes como táxons menos derivados (Compagno, 1977; McEachran *et al.*, 1996), enquanto outros trabalhos posicionam Pristiformes como o grupo mais basal (Compagno, 1973; Heemstra & Smith, 1980; Nishida, 1990; Shirai, 1992, 1996). Adicionalmente, as relações entre os Rhinobatoidei *sensu* Compagno (1973) continuam pouco entendidas (McEachran *et al.*, 1996; McEachran & Aschliman, 2004; Brito & Dutheil, 2004; Aschliman *et al.*, 2012a; Aschliman *et al.*, 2012b; Claerson *et al.*, 2013). Análises filogenéticas utilizando dados morfológicos e moleculares apontam que Rhinobatoidei, ao contrário dos demais grupos incluídos em Batoidea, é um grupo parafilético (Nishida, 1990; McEachran *et al.*, 1996; McEachran & Aschliman, 2004; Brito & Dutheil, 2004; Aschliman *et al.*, 2012a; Aschliman *et al.*, 2012b, Naylor *et al.*, 2012).

Na hipótese apresentada por Nishida (1990) Rhinobatoidei aparece pela primeira vez como um grupo parafilético. Nessa proposta, *Rhinobatos* e *Aptychotrema* formam uma politomia com o grupamento que inclui outros Rhinobatiformes em politomia (*Zapteryx*, *Trygonorrhina* e *Platyrrhina* + *Platyrrhinoidis*) com o clado formado por Rajiformes e Myliobatiformes. Em uma análise posterior, McEachran *et al.* (1996) apresentam uma hipótese de relações em Batoidea melhor resolvida; no entanto, os Rhinobatoidei continuam como um grupo parafilético com relações pouco esclarecidas (Figura 75b). Nessa topologia, *Rhinobatos*, *Zapteryx*, *Trygonorrhina* e rajídeos formam uma politomia com *Platyrrhina* + *Platyrrhinoidis* e *Zanobatus* + Myliobatiformes. McEachran & Aschliman (2004) propõe uma topologia concordante com a proposta por McEachran *et al.* (1996), porém com algumas exceções (Figura 75c). Nessa análise, *Rhina* e *Rhynchobatus* são grupos irmãos sucessivos ao clado formado

por rinobatídeos + rajídeos. O clado formado por *Rhinobatos* e *Zapteryx* é grupo irmão do clado formado por *Trygonorrhina* e (*Bathyraja*+*Raja*). Em uma análise mais recente, Aschliman *et al.* (2012a), mostram uma topologia onde Torpediniformes são grupo irmão do clado que agrupa os demais táxons em uma politomia de rajídeos, peixes-serra, Rhinidae, Rhynchobatidae, Rhinobatidae e um grupo formado por Platyrrhinidae como grupo irmão do clado que contém *Zanobatus* e Myliobatiformes (Figura 75d).

Em topologias baseadas em dados moleculares as relações a inter-relação entre as raias-viola também não são consensuais. Na hipótese apresentada por Aschliman, *et al.* (2012b), Batoidea é recuperado como uma politomia de Rajídeos, Platyrrhinidae, Torpediniformes e um clado que agrupa (*Trygonorrhina* + *Zapteryx*), um clado politômico com *Pristis*, *Rhinobatos*, *Glaucostegus*, *Rhynchobatus*, e *Rhina* e um clado formado por *Zanobatus* como grupo irmão de uma politomia que agrupa Myliobatiformes (Figura 75e).

No trabalho de Naylor *et al.* (2012), na topologia obtida com base em caracteres moleculares de genes mitocondriais, os autores recuperam a filogenia interna de Batoidea como uma politomia dos principais grupos (Figura 75f). Diferente dos trabalhos descritos anteriormente, as relações entre as raias-viola são melhores resolvidas, nessa análise é recuperado um clado que agrupa Rhinidae, Rhynchobatidae, Rhinobatidae, *Zanobatus* e os peixe-serra, no clado nomeado Rhinopristiformes (Figura 75f). Nesse clado, o agrupamento formado por *Trygonorrhina*, *Aptychotrema* e *Zapteryx* é basal ao restante dos Rhinopristiformes, que inclui *Zanobatus* como grupo irmão do grupamento que inclui *Rhinobatos*, *Rhynchobatus*, *Rhina*, *Pristis*, *Glaucostegus* e *Anoxypristis*. Platyrrhinidae não apresenta relação próxima ao clado que inclui as raias-viola,

sendo posicionado como grupo irmão das raias elétricas (Torpediniformes). O clado formado por *Rhinobatos*, *Rhynchobatus*, *Rhina*, *Pristis*, *Glaucostegus* e *Anoxypristis* também foi recuperado por Aschiliman, *et al.* (2012b).

Nos trabalhos que incluem táxons fósseis nas análises filogenéticas a situação não é menos complicada. No trabalho de Brito & Séret (1996), onde é erigido o novo gênero †*Iansan*, os autores analisaram uma matriz de dados modificada a partir da proposta por Nishida (1990), adicionando à análise †*Iansan beurleni* e mais três táxons (†*Belemnobatis*, †*Spathobatis* e *Zanobatus*). A hipótese filogenética resultante pouco difere da apresentada por Nishida, sendo que as relações entre os Rhinobatiformes permanecem pouco resolvidas. †*Iansan* é posicionado em politomia com *Rhinobatos* e *Aptychotrema*, na base do clado formado por eles e o grupo que inclui outros Rhinobatiformes (em politomias basais) e o clado formado por Rajiformes + Myliobatiformes (Figura 76b). A análise filogenética das espécies de '*Rhinobatos*' do Cretáceo do Líbano realizada por Brito & Dutheil (2004) indica que esses táxons não formam um grupo monofilético, a topologia resultante da análise mostra uma série de politomias (Figura 76a). No trabalho de Claeson *et al.* (2013) as topologias resultantes das análises mostram Platyrrhinidae como um grupo bem resolvido, porém, o consenso estrito mostra o restante dos táxons como uma sequência de politomias (Figura 76c). Nesse trabalho, os Torpediniformes estão em politomia junto com †*Sclerorhynchus*, †*Spathobatis*, *Pristis* e um clado que agrupa o restante dos Batoidea incluídos na análise. Nesse segundo clado também é observada uma grande politomia com dois grupamentos melhores resolvidos, em um deles †*Rhinobatos whitfieldi* é grupo irmão do clado formado por *Zanobatus* e Myliobatiformes, no segundo, †*Rhinobatus latus*, †*Rhinobatos*

intermedius, e o clado formado por †*Britobatos primamartus*, †*Tethybatis*, *Platyrhina*, *Platyrhinoidis* e †*Tingitanus* estão em politomia. Na hipótese proposta no trabalho de Brito *et al.* (2013) *Pristis* é o grupo basal ao clado que inclui os demais grupos de Batoidea. O grupo politômico formado por *Rhynchobatus*, †*'Rhinobatos' maronita* e *'Rhinobatos' tenuirostris* aparece como grupo basal ao clado que apresenta Torpediniformes basais a uma grande politomia que inclui raias-violas fósseis e viventes e rajídeos (Figura 76d).

Como exposto, as inter-relações entre os táxons incluídos em Batoidea não são consensuais, e uma das principais controvérsias envolve a monofilia, composição e posicionamento das raias-viola, Rhinobatoidei. A falta de consenso entre as hipóteses indicam a possibilidade e a necessidade da realização de estudos mais conclusivos. Dessa forma, o principal objetivo da análise filogenética nesse trabalho foi gerar uma hipótese do posicionamento filogenético de †*Iansan beurleni* entre os Batoidea atuais e fósseis, incluindo os fósseis possivelmente relacionados a 'Rhinobatiformes' proveniente de depósitos do Jurássico europeu, do Cretáceo do Líbano e do Cretáceo do Marrocos. Secundariamente, objetiva-se testar a monofilia de Rhinobatoidei *sensu* Compagno (1973).

IV.I Grupo interno e grupo externo

Dado os objetivos desse trabalho, o grupo interno definido para a análise foi Batoidea; o monofiletismo do grupo que compreende todas as raias é corroborado por diversos trabalhos (Compagno 1973, 1977; Maisey, 1984; Theis & Reif, 1985; Shirai, 1992, 1996; Carvalho & Maisey, 1996). Foram analisados 30 táxons,

incluindo representantes fósseis e viventes de todos os grandes grupos incluídos em Batoidea. Entre os fósseis, além de †*Iansan beurleni*, foram incluídos na análise dez táxons proximamente relacionados com Rhinobatoidei (†*Britobatos primamartus*, †*Rhinobatos' tenuirostris*, †*Rhinobatos' maronita*, †*Rhinobatos' whitfieldi*, †*Rhinobatos' latus*, †*Rhinobatos' hakeleensis*, †*Rhinobatos' intermedius*, †*Sphatobatis bugesiacus*, †*Tethybatis selachoides* e †*Tingitanius tenuimandibulus*), cujas afinidades foram propostas em trabalhos anteriores (Brito & Dutheil, 2004; Carvalho, 2004, Claeson *et al.*, 2013). Adicionalmente, foram incluídos mais três fósseis, †*Titanonarke molini*, †*Cyclobatis oligodactylus* e †*Asterotrygon maloneyi*, com afinidades propostas a Torpediniformes, Rajiformes e Myliobatiformes, respectivamente (Carvalho, 2010; Claeson, 2010 e Carvalho *et al.*, 2004).

Considerando os táxons viventes, os nove gêneros incluídos em Rhinobatoidei *sensu* Compagno (1973), (*Aptychotrema*, *Platyrrhina*, *Platyrrhinoidea*, *Rhina*, *Rhinobatos*, *Rhynchobatus*, *Trygonorrhina*, *Zanobatus* e *Zapteryx*) foram analisados. Representantes dos demais grupos de Batoidea foram examinados porém com uma amostragem de gêneros menor (sete táxons), visto os objetivos da presente análise e que a monofilia dos mesmos foi corroborada por diversos trabalhos anteriores (Nishida, 1990, McEachran *et al.*, 1996; McEachran & Aschiliman, 2004; Brito & Dutheil, 2004; Aschiliman *et al.*, 2012a,b)

O grupo externo foi escolhido baseado nas topologias presentes nos trabalhos de Carvalho, 1996 e Shirai, 1992. Nesses trabalhos, *Squatina* está inserida no contexto da Superordem Hypnosqualea, sendo grupo irmão do clado formado por Pristiphoriformes e Batoidea.

IV.II Caracteres

Para a seleção dos caracteres a serem incorporados na análise filogenética, foram revisados trabalhos de cunho filogenético anteriores que tratam sobre as inter-relações em Batoidea (Nishida, 1990; McEachran *et al.*, 1996; Brito & Dutheil, 2004; McEachran & Aschliman 2004; Aschliman *et al.*, 2012 e Claerson *et al.*, 2013). O processo de definição dos caracteres passou pelos seguintes passos: 1. Identificação dos caracteres de esqueleto, dentes e dentículos dérmicos previamente propostos; 2. Verificação da efetiva variação desses caracteres nos materiais analisados; 3. Exclusão de estados de caracteres não necessários e renumeração dos estados restantes, se necessário; 4. Exclusão de caracteres redundantes; 5. Reconhecimento de novos caracteres.

Durante a análise comparativa dos táxons fósseis e viventes estudados foi possível observar variações anatômicas interessantes nos arcos branquiais, supraescápula, mixopterígio e cobertura dérmica. Considerando as variações presentes nesses elementos anatômicos foram tentativamente inferidos aspectos sistematicamente informativos desses complexos anatômicos para análises filogenéticas. Dessa forma, são propostos dez caracteres novos (indicados com * na listagem abaixo), sendo um relativo aos arcos branquiais, um relativo à supraescápula, cinco relativos ao mixopterígio e três aos dentículos dérmicos.

Dessa forma, foram codificados 60 caracteres para o grupo externo e grupo interno, resultando em uma matriz OTU x caracteres (Anexo). Constam dezessete caracteres relativos a características do neurocrânio (#1até 17), oito relativos aos arcos branquiais (#18 até 25), doze relativos a sinarcual, cintura e nadadeiras peitorais (#26 até 37), dez relativos a cintura e nadadeiras pélvicas e clássper (#38 até 46), cinco relativos a outras características do esqueleto (#47

até 51) e nove relativos aos dentes e dentículos dérmicos (#52 até 60). Desse total quatorze caracteres são multiestado e todos os estados foram considerados com pesos iguais.

A seguir é detalhada a lista de caracteres utilizados e seus respectivos estados.

Neurocrânio

1. Cartilagem rostral: (0) ausente; (1) presente.
2. Extensão da cartilagem rostral: (0) alongada, indo até a ponta do focinho; (1) curta, não alcançando a ponta do focinho. (Modificado de Aschliman *et al*, 2012a caráter 26)
3. Formato da cartilagem rostral: (0) filamentosa; (1) alongada e robusta com bordas paralelas; (2) robusta e subtriangular. (Modificado de Brito & Dutheil, 2004 caráter 1, Carvalho, 2004)
4. Apêndice rostral: (0) ausente; (1) presente. (Aschiliman *et al*, 2012a, caráter 28)
5. Processos rostrais: (0) ausente; (1) presente. (Aschiliman *et al*, 2012a caráter 29)
6. Cartilagem antorbital: (0) ausente; (1) presente. (Brito & Dutheil, 2004 caráter 2)
7. Direção da projeção da cartilagem antorbital: (0) posterolateral; (1) anterior. (Claeson *et al*, 2013 caráter 7)
8. Formato da cartilagem antorbital: (0) afilada distalmente; (1) forma de leque ou galhada; (2) ampla, robusta e aproximadamente triangular. (Modificado de Aschliman *et al*, 2012a caráter 61)

9. Conexão das cartilagem antorbital e propterígio: (0) livre; (1) unido por tecido conjuntivo; (2) articulada. (Modificado de Brito & Dutheil, 2004 caráter 4 e McEachran & Aschliman, 2004 caráter 7)
10. Borda anterior da capsula nasal: (0) lisa; (1) com processo em forma de chifre (“horn-like”). (Brito & Dutheil, 2004 caráter 5)
11. Expansão da cápsula nasal: (0) lateralmente expandida; (1) ventrolateralmente expandida (McEachran & Aschliman, 2004 caráter 27)
12. Fossa pré-cerebral: (0) presente como uma concavidade circular/oval; (1) estendendo-se anteriormente como um tubo alongado. (Brito & Dutheil, 2004 caráter 11)
13. Crista supra-orbital: (0) presente; (1) ausente. (Brito & Dutheil, 2004 caráter 6, e McEachran & Aschliman, 2004 caráter 30)
14. Processo pós-orbital: (0) ausente; (1) presente (Modificado de McEachran & Aschliman, 2004 caráter 32)
15. Desenvolvimento do processo pós-orbital: (0) reduzido; (1) bem desenvolvido. (McEachran & Aschliman, 2004 caráter 32)
16. Arco jugal: (0) ausente; (1) presente. (McEachran & Aschliman, 2004 caráter 35)
17. Arcuália dorsal na região nucal anterior à sinarcual: (0) ausente; (1) presente. (Brito *et al.*, 2013 caráter 30)

Arcos branquiais

18. Basihial: (0) ausente; (1) presente (Modificado de McEachran & Aschliman, 2004 caráter 43)

19. Complexo hipobranquiais 1 + basihial: (0) segmentado; (1) não segmentado. (Modificado de McEachran & Aschliman, 2004 caráter 43)
20. Ceratohial: (0) ausente; (1) presente. (Modificado de McEachran & Aschliman, 2004 caráter 44)
21. Desenvolvimento do ceratohial: (0) bem desenvolvido; (1) reduzido. (Modificado de McEachran & Aschliman, 2004 caráter 44)
22. * Hipobranquiais 2: (0) não formam um arco; (1) formam um arco. Essa cartilagem se apresenta como uma placa achatada e delgada, semi-circular que se origina na margem anterior da cópula basibranquial e se articula distalmente com o processo posterior da margem mesial do ceratobranquial 1 e o processo anterior da margem mesial do ceratobranquial 2, formando um arco em *Aptychotrema*, *Platyrrhina*, *Platyrrhinoidis*, *Rhina*, *Rhinobatos*, *Rhynchobatus*, *Trygonorrhina* e *Zapteryx*. Nos demais grupos vivos, torpediniformes, rajídeos e miliobatiformes os hipobranquiais apresentam arranjos distintos, com a fusão de alguns elementos.
23. Pseudohial: (0) ausente; (1) presente. (Brito & Dutheil, 2004 caráter 10 McEachran & Aschliman, 2004 caráter 3)
24. Hipobranquiais fundidos em uma única placa: (0) ausente; (1) presente (Nishida, 1990 caráter 15)
25. Região distal do quinto ceratobranquial: (0) independente do escapulocoracóide; (1) articulado ao escapulocoracóide. (Brito & Dutheil, 2004 caráter 9 e McEachran & Aschliman, 2004 caráter 4)

Sinarcual e cintura peitoral

26. Sincual: (0) ausente; (1) presente (Brito & Dutheil, 2004 caráter 23)
27. Extensão da aba da sincual: (0) curta; (1) longa. (Claeson, *et al.*, 2013 caráter 39)
28. Articulação da supraescápula: (0) não articulada; (1) articulada com a coluna vertebral; (2) fundida com a sincual. (Modificado de Aschliman *et al.*, 2012 caráter 50)
29. * Forma da supraescápula em vista dorsal: (0) barra delgada com a forma de U ou V; (1) forma de X com dois processos anteriores e dois posteriores ao processo escapular; (2) projeções laterais expandidas antero-posteriormente com a forma de abas; (3) fundida aos dois lados da sincual, formando uma articulação “peg and socket” de articulação. A forma e tipo de articulação de supraescápula com a sincual ou coluna vertebral varia entre os grandes grupos de Batoidea. A articulação com a coluna vertebral e a supraescápula com forma de X em vista dorsal foi observada nos gêneros *Aptychotrema*, *Trygonorrhina*, *Zapteryx*, *Rhinobatos*, *Platyrhina*, *Plathyrinoidis*, *Rhynchobatus*, *Rhina* e †*Iansan beurleni*. Entre os exemplares de Torpediniformes a supraescápula é delgada com a forma de U ou V. A supraescápula nos rajídeos tem a forma de abas expandidas antero-posteriormente e em Myliobatiformes essa peça é fundida à sincual.
30. Processo escapular: (0) bem desenvolvido; (1) reduzido (Brito & Dutheil, 2004 caráter 26, McEachran & Aschliman, 2004 caráter 49)
31. Articulação vertebral occipital: (0) aba da sincual se encaixa em um entalhe do neurocrânio; (1) aba se apoia no forame magno (Aschliman *et al.*, 2012a caráter 52)

32. Posição relativa do mesocôndilo: (0) equidistante; (1) escaulocoracóide expandido entre meso- e metacôndilo; (2) escapulocoracóide expandido entre o pro- e mesocôndilo. (Modificado de McEachran *et al*, 1996 caráter 48)
33. Porção proximal do propterígio: (0) não se estende posteriormente ao procôndilo; (1) se estende posterior ao procôndilo (McEachran & Aschliman, 2004 caráter 56)
34. Radiais peitorais: (0) todos se articulam com os elementos basais; (1) elementos se articulam diretamente a escapulocoracóide entre meso e metapterígio; (2) muitos elementos se articulam direto à cintura devido a ausência de mesopterígio. (Modificado de Brito & Dutheil, 2004 caráter 28, McEachran & Aschliman, 2004 caráter 57)
35. Mesopterígio: (0) presente; (1) ausente (Modificado de McEachran & Aschliman, 2004 caráter 62)
36. Segmentação distal do propterígio: (0) posterior ou na altura dos arcos mandibulares; (1) entre os arcos mandibulares e a cápsula nasal; (2) altura das cápsulas nasais. (Aschliman *et al*, 2012 caráter 52)
37. Extensão do propterígio: (0) não chega a altura das capsulas nasais (1) vai até a altura das capsulas nasais, (2) se estende além das capsulas nasais. (Brito & Dutheil, 2004 caráter 15)

Cintura pélvica e mixopterígio

38. Forma da barra puboisquiática: (0) robusta e reta; (1) delgada e arqueada; (2) robusta e arqueada (Modificado de Aschliman *et al*, 2012a caráter 70)

39. Processo pós-pélvico da barra puboisquiática: (0) ausente; (1) presente (Aschliman *et al*, 2012a caráter 69)
40. Processos pré-pélvicos na barra puboisquiática: (0) processos pré-pelvicos laterais e processo pré-pélvico presentes e bem desenvolvidos; (1) apenas processos pré-pelvicos laterais presentes e bem desenvolvidos. (Modificado de Aschliman *et al*, 2012a caráter 70)
41. Propterígio pélvico: (0) achatado dorsoventralmente com forma de fita; (1) modificado em um elemento composto. (Aschliman *et al*, 2012a caráter 71)
42. * Número de cartilagens proximais: (0) variando entre 1 e 2; (1) variando de 3 a 5. As cartilagens proximais variam, em número, entre uma e duas em rajídeos, miliobatiformes e torpediniformes. Em rinobatiformes, fósseis e viventes, são encontradas entre 3 e 5 cinco cartilagens proximais. Em *Rhinobatos horkelii* e *Trygonorrhina dumerili* são encontrados três elementos proximais, já em *Rhinobatos percelens*, *Zapteryx brevirostris*, *Aptychotrema vincentiana*, *Platyrhina sinensis*, *Rhynchobatus australiae* e *Platyrhinoidis triseriata* são observados quatro elementos proximais e em †*Spathobatis bugesiacus* são encontrados cinco elementos proximais.
43. * Cartilagens marginal dorsal e marginal ventral com ornamentação drapeada/pregueada: (0) ausente; (1) presente. As cartilagens marginal dorsal e ventral, que compõe o grupo axial junto com a cartilagem axial apresentam ornamentação drapeada em *Rhinobatos*, *Zapteryx*, *Aptychotrema*, *Trygonorrhina*, *Rhynchobatus*, *Platyrhina*, *Platyrhinoidis*,

- †*Iansan beurleni*, †*Rhinobatos' intermedius*, e †*Rhinobatos' maronita*. Esse padrão de ornamentação não é encontrado em outros grupos de Batoidea.
44. * Comprimento do mixopterígio: (0) Menos de três vezes o comprimento do basipterígio; (1) Mais de três vezes o comprimento do basipterígio. Entre os grupos incluídos em Batoidea são encontrados basicamente dois tipos de mixopterígios, curtos em torpediniformes e miliobatiformes, e longos em rajídeos e rinobatiformes. O caráter comprimento do mixopterígio: (0) curto; (1) longo já foi proposto e utilizados em análises anteriores (e.g. Brito & Dutheil, 2004; Aschliman *et al.*, 2012a; Claerson *et al.*, 2013), aqui é proposta uma medida relativa que torne menos subjetiva a interpretação de “longo” e “curto” para a avaliação do comprimento do clássper.
45. * Perfuração na região distal da cartilagem marginal ventral: (0) ausente; (1) presente. Entre os mixopterígios analisados foi observada a presença de uma perfuração na região distal da cartilagem marginal ventral em *Aptychotrema*, *Trygonorrhina*, *Rhynchobatus*, *Zapteryx* e †*Iansan beurleni*.
46. * Posição relativa da cartilagem terminal 2 em relação a cartilagem dorsal marginal (0) distal; (1) medial. O arranjo das cartilagens que compõe a glândula no mixopterígio das raias-viola viventes analisadas é bastante semelhante. Uma das características constantes é a posição relativa da cartilagem terminal 2 em relação a cartilagem dorsal marginal. Nos táxons analisados a cartilagem terminal 2 se articula medialmente à cartilagem dorsal marginal. Nos outros grupos de Batoidea a articulação é distal.

Outras estruturas esqueléticas

47. Vértebras caudais: (0) diplospondílicas; (1) fundidas (Aschliman *et al*, 2012a caráter 80)
48. Costelas: (0) presentes; (1) ausentes (Nishida, 1990 caráter 33)
49. Órgão elétrico: (0) ausente; (1) presente (Nishida, 1990 caráter 64)
50. Nadadeira dorsal: (0) presente; (1) ausente/reduzida (Nishida, 1990 caráter 42)
51. Nadadeira caudal: (0) presente; (1) reduzida/ausente (Nishida 1990 caráter 53)

Dentículos e dentes

52. Úvula lingual nos dentes: (0) ausente; (1) reduzida ou pouco desenvolvida; (2) bem desenvolvida. (Claeson *et al.*, 2013 caráter 21)
53. Úvulas laterais diferenciadas no dente: (0) ausente; (1) reduzidas; (2) bem desenvolvidas. (Claeson *et al.*, 2013 caráter 22)
54. Espinhos alares: (0) ausentes; (1) presentes. (Brito & Dutheil, 2004 caráter 21)
55. Espinho caudal serrilhado: (0) ausente; (1) presente. (McEachran & Aschliman, 2004 caráter 14)
56. Dentículos dérmicos dorsais bem desenvolvidos: (0) estriados; (1) lisos com formato de flecha; (2) lisos ovais; (3) ausentes. (Claeson, *et al.*, 2013 caráter 25)
57. Distribuição dos dentículos dérmicos: (0) uniformemente distribuídos; (1) limitados; (2) ausentes. (Aschliman *et al*, 2012 caráter 15)
58. * Série anterolateral de dentículos dérmicos: (0) ausente; (1) presente.
Uma série de dentículos dérmicos bem desenvolvidos de coroa alta e

pontiaguda esta distribuída nas laterais anteriores das nadadeiras dorsais dos gêneros *Zapteryx*, *Platyrhina*, *Platyrhinoidis* e nos fósseis de †*Rhinobatos maronita* e †*Rhinobatos whitfield*. (Deynat, 2005)

59.* Duas séries escapulares de dentículos dérmicos: (0) ausente; (1) presente. Duas séries paralelas de dentículos dérmicos mais desenvolvidos são encontrados na região distal da cintura peitoral em *Zapteryx*, *Platyrhina*, *Platyrhinoidis*, *Rhinobatos*, *Rhynchobatos*, *Rhina*, *Aptychotrema* e *Trygonorrhina*. (Deynat, 2005)

60.* Série rostral de dentículos dérmicos: (0) ausente; (1) presente. Dentículos dérmicos bem desenvolvidos na região do rostro são encontrados nos gêneros *Rhinobatos*, *Zapteryx*, *Zanobatos*, *Platyrhina* e *Platyrhinoidis* e nos fósseis de †*Iansan beurleni* e †*Rhinobatos whitfieldi*. (Deynat, 2005).

IV.III Parâmetros de busca

As análises de máxima parcimônia foram realizadas no software *Tree Analysis Using New Technology* – TNT, versão 1.1 (Goloboff *et al.*, 2003, 2008). Foi utilizada a opção de busca heurística com número de réplicas estabelecido em 10.000, *tree bisection-reconnection* (TBR) como algoritmo de *branch swapping* e *hold* estabelecido em 20.

Os caracteres multiestados da análise foram tratados como não ordenados a fim de reduzir a subjetividade. Existe uma grande discussão sobre o ordenamento dos caracteres multiestado, no entanto, a maioria dos trabalhos cladísticos recentes optam por trata-los como não ordenados (ver revisão de Grand *et al.*, 2013).

Duas medidas de suporte de clado foram aplicadas para avaliar as topologias obtidas: a reamostragem de *bootstrap* [BS] (Felsenstein, 1983), utilizando os mesmos parâmetros da análise de parcimônia e com 50% de limite mínimo e o índice de decaimento (suporte de Bremer [BDI]) para os cladogramas obtidos (Bremer, 1988, 1994).

IV.IV Resultados

Como resultado das buscas realizadas com os parâmetros acima descritos, foram obtidas 280 árvores mais parcimoniosas (MPT) de 150 passos, com índice de consistência (CI) de 0,513 e índice de retenção (RI) de 0,759. O número elevado de MPTs recuperado era esperado dada a existência de dados ausentes (*missing data*), 23% de dados faltantes na matriz, inerentes das análises com fósseis (Gauthier *et al.*, 1988; Wilkinson, 2003). Para melhor visualização, e para discussões das relações obtidas, as MPTs foram sumarizadas em consenso estrito (Sokal & Rohlf, 1981) (Figura 77).

Na topologia de consenso estrito é possível observar uma politomia composta por †*Titanonarke*, os Torpediniformes vivos e o clado que inclui os demais Batoidea. O clado que inclui rajídios, miliobatoformes, peixes-serra e as raias-viola é composto por dois grupos irmãos. Um deles apresenta *Zanobatus* na base como grupo irmão do clado que une rajídeos e Myliobatiformes. Dentro do clado das raias com ferrão †*Asterotrygon* tem posição basal ao clado formado pelos Myliobatiformes vivos.

No clado formado pelos peixe-serra e raias-viola, *Anoxypristis* é basal ao clado formado pelas raias-viola, que incluem os táxons agrupados em

Rhinobatoidei por Compagno (1973), exceto *Zanobatus*. Dentro do clado formado pelas raias-viola, *Rhina* + *Rhynchobatus* é grupo irmão de um clado formado por uma grande politomia que inclui os táxons vivos e fósseis do Jurássico Europeu e Cretáceo do Líbano, Brasil e Marrocos. Existem três cladogramas definidos entre os táxons politômicos, (\dagger '*Rhinobatos*' *whitfieldi* + \dagger '*Rhinobatos*' *hakelensis*), (*Zapteryx* + *Aptychotrema*) e uma politomia formada por \dagger *Tingitanius*, \dagger *Tehtybatis*, *Platyrrhina* e *Platyrrhinoidis*.

Considerando a topologia de consenso estrito foram listadas as sinapomorfias encontradas em todas as MPTs.

Clado A – Batoidea – representa o grupo interno da análise. A monofilia do grupo, que é uma premissa do método, foi estabelecida por vários trabalhos, onde podem ser encontradas as sinapomorfias propostas para o grupo (Compagno 1973, 1977; Maisey, 1984; Theis & Reif, 1985; Shirai, 1992; Shirai, 1996; Carvalho & Maisey, 1996). Na topologia em questão o clado é formado por uma politomia que inclui \dagger *Titanonarke*, o clado formado por *Narke* e *Torpedo* e o clado que inclui os demais grupos de raias. [BS]: 100.

Clado B – Torpediniformes – Esse clado é formado pelos dois gêneros de raias elétricas vivos incluídos na análise. É definido por 2 sinapomorfias: presença de órgão elétrico (49: 0 → 1) e ausência de dentículos dérmicos (57: 0 → 2). [BS]: 31.

Clado C – Clado composto por dois grupamentos, um composto por *Zanobatus*, rajídeos e miliobatiformes e o outro composto por *Anoxypristis* e as raias-viola.

Sustentado por: projeção posterolateral da cartilagem antorbital (7:1→0), presença do processo posorbital (14: 0→1), presença do arco jugal (16: 0→1) e úvula lingual nos dentes reduzida ou pouco desenvolvida (52: 0→1). [BS]: 14.

Clado D – Clado que une *Zanobatus*, rajídeos e miliobatiformes, com *Zanobatus* grupo irmão do clado formado por rajídeos e milobatiformes. Sustentado por: cartilagem antorbital articulada diretamente ao propterígio (9: 0→2), escaulocoracóide expandido entre meso e meta condilo (32: 0→1) e segmentação distal do propterígio entre os arcos mandibulares e a capsula nasal (36: 0→1). [BS]: 1.

Clado E – Clado formado por rajídeos + miliobatoformes, sustentado por 4 sinapomorfias: costelas ausentes (48: 1→0), Nadadeira dorsal reduzida ou ausente (50: 0→1), Nadadeira caudal reduzida ou ausente (51: 0→1) e dentículos dérmicos com distribuição restrita a partes limitadas do corpo (57: 0→1). [BS]: 18.

Clado F – Rajidae – Clado que une *Raja* e †*Cyclobatis*, é sustentado por uma sinapomorfia: propterígio pélvico modificado em um elemento composto (41: 0→1). [BS]: 35.

Clado G – Myliobatiformes – Clado formado por †*Asterotrygon* como grupo irmão do clado politômico que une os táxons de raias com ferrão viventes. Sustentado por: capsula nasal ventrolateralmente expandida (11: 0→1),

Ausência de úvula lingual nos dentes (52: 1→0) e espinho caudal presente (55: 0→1). [BS]: 77.

Clado H – Clado que agrupa os Myliobatiformes vivos. Sustentado por vértebras caudais fundidas (47: 0→1). [BS]: 63.

Clado I – Clado que agrupa peixes-serra + raias-viola. *Anoxypristis* é grupo irmão do clado formado por Rhinidae, Rhynchobatidae, Rhinobatidae, Platyrhinidae e fósseis relacionados. Sustentado por: borda anterior da capsula nasal com processo triangular (10: 0→1) e mixopterígio longo (44: 0→1). [BS]: 13.

Clado J – Clado formado por Rhinidae, Rhynchobatidae, Rhinobatidae, Platyrhinidae e fósseis relacionados, com (*Rhina*+*Rhynchobatus*) grupo irmão do clado politômico que inclui Rhinobatidae, Platyrhinidae e fósseis relacionados. Sustentado por: hipobranquial 2 forma um arco (22: 0→1), Porção proximal do propterígio não se estende posteriormente ao procôndilo (33: 1→0). [BS]: 14.

Clado K – O clado que une *Rhina* e *Rhynchobatus* é sustentado por: processos pré-pélvicos na barra puboesquiática processos pré-pelvicos laterais e processo pré-pélvico bem desenvolvidos (40: 1→0). [BS]: 47.

Clado L – Clado que inclui Rhinobatidae, Platyrhinidae e fósseis relacionados. Cartilagem antorbital unida por tecido conjuntivo ao propterígio (9: 0→1), o propterígio se estende até a altura das capsulas nasais (37: 0→1), Úvulas laterais

diferenciadas reduzidas (53: 0→1) e presença de série rostral de dentículos dérmicos (60: 0→1). [BS]: 30.

Clado M – Clado formado por duas formas fósseis provenientes do Cenomoniano do Líbano, †*Rhinobatos* whitfield e †*Rhinobatos* hakelensis, sustentado pela extensão da aba da sinarcual longa (27: 0→1). [BS]: 5.

Clado N – Clado que agrupa *Zapteryx* e *Aptychotrema*. Sustentado por uma sinapomorfia: borda anterior da cápsula nasal lisa (10: 0→1). [BS]: 2.

Clado O – Platyrrhinidae – O clado politômico que agrupa †*Tethybatis selachoides*, †*Tingitanius tenuimandibulus*, *Platyrrhina* e *Platyrrhinoidis* é sustentado por uma sinapomorfia: cartilagem rostral robusta e subtriangular (3: 1→2). [BS]:20.

Como pode ser observado, as medidas de *bootstrap* se mostram baixas. Esse fato pode ser relacionado ao grande número de *missing data* presente na matriz, esse é um problema comum em análises filogenéticas que incluem táxons cujos materiais são incompletos (Kearney & Clark, 2003).

A partir dos resultados obtidos com a primeira análise foi rodada uma segunda retirando-se os táxons fósseis na tentativa de melhorar a resolução das relações entre as raias-viola nas topologias de consenso. Na nova busca foi utilizada a enumeração implícita. Como resultado foram obtidas 13 MPTs com 118 passos, CI de 0,627 e RI de 0,778. A figura 78 mostra a topologias de consenso estrito obtida.

Na segunda análise Torpediniformes aparece como grupo irmão do clado formado pelos demais grupos de raias. A relação de grupo irmão entre o clado que inclui *Zanobatus*, rajídeos e Myliobatiformes e o clado composto por peixe-serra e raias-viola também foi recuperada nessa análise. No primeiro, *Zanobatus* e *Raja* aparecem como grupos irmãos sucessivos da politomia formada pelos Myliobatiformes viventes. O clado que une os peixe-serra e raias-viola é formado por uma politomia que inclui *Anoxypristis* e (*Rhina* + *Rhynchobatus*), e o clado formado por *Zapteryx*, *Rhinobatos*, *Trygonorrhina*, *Aptychotrema* e (*Platyrhina* + *Platyrrhinoidis*).

Foram recuperados os seguintes nós em todas as MPTs.

Clado A – Batoidea – representa o grupo interno da análise. A monofilia do grupo, que é uma premissa do método, foi estabelecida por vários trabalhos, onde podem ser encontradas as sinapomorfias propostas para o grupo. Na topologia em questão o clado apresenta Torpediniformes na base como grupo irmão do clado formado pelos demais grupos de raias. [BS]: 100.

Clado B – Torpediniformes - Clado formado por *Narke* e *Torpedo*, sustentado por três sinapomorfias: crista supra orbital ausente (13: 0→1), órgão elétrico presente (49: 0→1) e ausência de dentículos dérmicos (56: 0→2). [BS]: 96.

Clado C – Clado composto por dois grupamentos, um composto por *Zanobatus*, rajídeos e miliobatiformes e o outro composto por *Anoxypristis* e as raias-viola. Sustentado por: processo pós-orbital presente (14: 0→1), Arco jugal presente (16: 0→1) e presença de úvula lingual nos dentes reduzida ou pouco

desenvolvida (52: 0→1). [BS]: 51.

Clado D - Clado que une *Zanobatus*, rajídeos e miliobatiformes, sustentado por: cartilagem antorbital articulada ao propterígio (9: 0→2), segmentação entre os arcos mandibulares e a capsula nasal (36: 0→1). [BS]: 42.

Clado E - Clado formado por rajídeos grupo irmão de milibatiformes, Sustentado por: Costelas ausentes (48: 1→0), Nadadeira dorsal ausente (50: 0→1), Nadadeira caudal reduzida ou ausente (51: 0→1) e dentículos dérmicos com distribuição restrita a partes limitadas do corpo (57: 0→1). [BS]: 42.

Clado F - Myliobatiformes - sustentado por: capsula nasal ventrolateralmente expandida (11: 0→1), Hipobranquiais fundidos em uma única placa: (24: 0→1), vértebras caudais fundidas (47: 0→1) , ausência de úvula lingual nos dentes (52: 1→0) e espinho caudal presente (55: 0→1). [BS]: 96.

Clado G - Clado politômico que une peixes-serra e raias-viola, sustentado por 6 sinapomorfias: cartilagem antorbital ampla, robusta e aproximadamente triangular (8: 1→2), Borda anterior da capsula nasal com processo triangular (10: 0→1), Número de cartilagens proximais variando 3 a 5 (42: 0→1), cartilagens marginal dorsal e marginal ventral com ornamentação drapeada/pregueada (43: 0→1), mixopterígio longo (44: 0→1), e duas séries escapulares de dentículos dérmicos (59: 0→1). [BS]: 44.

Clado H - Clado formado por *Rhina* e *Rhynchobatus*, suportado por: barra puboisquiática delgada e arqueada (38: 0→1). [BS]: 60.

Clado I - Clado formado por Rhinobatidae e Platyrrhinidae, sustentado por: cartilagem antorbital unida por tecido conjuntivo ao propterígio (9: 0→1), presença da arcúlia dorsal na região nugal da sinarcual(17: 0→1), Úvulas laterais diferenciadas reduzidas (53: 0→1) e presença de série rostral de dentículos dérmicos (60: 0→1). [BS]: 44.

Clado J - Platyrrhinidae - Clado formado por *Platyrrhina* e *Platyrrhinoidis*, sustentado por três sinapomorfias, presença de processos rostrais (5: 0→1), Presença de processo pós- pélvico na barra puboisquiática (39: 0→1) e dentículos dérmicos dorsais bem desenvolvidos lisos e ovais (56: 0→2). [BS]: 97.

IV.V Discussão

A comparação das topologias obtidas nas análises feitas nesse trabalho com as topologias encontradas nos trabalhos descritos anteriormente mostram poucas congruências. Considerando as hipóteses de inter-relações entre os Batoidea viventes propostas em trabalhos anteriores (Nishida, 1990; McEachran et al., 1996; McEachran & Aschliman, 2004; Aschliman *et al.*, 2012a) a maior diferença é a recuperação das raias-viola, Rhinobatoidei sensu Compagno (1973) exceto *Zanobaus*, como monofilético. Ainda que o posicionamento de †*Iansan beurleni* não seja bem definido, esse táxon juntamente com os demais fósseis atribuídos a rinobatídeos se agrupam numa politomia que reúne os Rhinobatidae e Platyrrhinidae atuais, indicando uma maior proximidade entre esses táxons. Levando-se em consideração os trabalhos mais recentes que tratam das inter-relações de Batoidea, utilizando dados morfológicos, moleculares e incluindo táxons fósseis (e.g. Aschliman *et al.*, 2012a; Naylor *et al.*, 2012; Claeson *et al.*, 2013) alguns pontos congruentes são encontrados, como mostrado a seguir.

A relação de grupos irmãos entre *Platyrrhina* e *Platyrrhinoidis* é encontrada em todos os trabalhos. Com a inclusão dos táxons fósseis, Platyrrhinidae, ainda que em politomia, foi recuperada indicando a maior proximidade de †*Tethybatis selachoides*, †*Tingitanius tenuimandibulus*, *Platyrrhina* e *Platyrrhinoidis*, concordando com os trabalho de Claeson *et al.* (2013). O posicionamento de Platyrrhinidae próximo a Rhinobatidae é exclusivo da topologia recuperada nesse trabalho. A família Platyrrhinidae apresenta posicionamento pouco consensual entre as topologias analisadas. Na análise que utiliza dados morfológicos e táxons viventes de Aschliman *et al.*, (2012a) esse clado é posicionado como grupo irmão do clado que agrupa *Zanobatus* e Myliobatoformes. Diferente dos

resultados encontrado em Claeson *et al.* (2013) onde *Platyrhina* e *Platyrhinoidis* se encontram em um grupo formado por táxons fósseis do Líbano, Marrocos e Europa que por sua vez está em politomia com os demais grupos de Batoidea, exceto Torpediniformes. Ainda, na topologia baseada em dados moleculares proposta por Naylor *et al.* (2012), diferente de todas as topologias discutidas, Platyrhinidae aparece como grupo irmão de Torpediniformes.

O posicionamento de *Zanobatus* mais próximo aos Myliobatiformes é concordante com as topologias de Claeson *et al.* (2013) e Aschiliman *et al.* (2012a), no entanto, no trabalho de Naylor *et al.* (2012) esse táxon aparece inserido entre as raias-viola. Ainda considerando a topologia baseada em dados moleculares, a relação (*Zapteryx* + *Aptychotrema*) e (*Rhina* + *Rhynchobatus*) também foi recuperada por Naylor *et al.* (2012), não sendo encontrada nos trabalhos que utilizaram dados morfológicos.

Considerando as duas análises filogenéticas rodadas no presente trabalho, a análise que inclui os táxons fósseis apresenta as inter-relações entre as raias-viola melhores resolvidas do que quando os fósseis são retirados. A exclusão dos táxons fósseis a fim de diminuir a quantidade de *missing data* da análise, diminuiu a resolução do clado de interesse, um resultado que concorda com os trabalhos que defendem que a adição de táxons fósseis pode ajudar a recuperar as relações filogenéticas entre táxons viventes (Donoghue *et al.*, 1989; Doyle & Donoghue, 1987; Gauthier *et al.*, 1988a).

Capítulo V

Conclusões

Nesse último capítulo são sumarizadas as principais conclusões derivadas da análise dos dados tratados no presente trabalho.

- O estudo anatômico comparativo mostra que †*Iansan beurleni* compartilha diversas características esqueléticas e de elementos dérmicos com raias-viola fósseis e viventes;
- Os estudo comparativo dos arcos branquiais e mixopterígios mostrou a existência de um padrão compartilhado pelas raias-viola fósseis e viventes.
- Na hipótese filogenética proposta nesse trabalho, †*Iansan beurleni* se encontra incluído dentro do clado que agrupa Rhinobatidae + Platyrrhinidae;
- Caracteres do esqueleto branquial e mixopretígio sustentam Rhinobatoidei *sensu* Compagno, exceto *Zanobatus*, como um grupo monofilético;
- Caracteres dos elementos dérmicos, dentes e dentículos dérmicos sustentam o clado formado por Rhinobatidae, Platyrrhinidae e fósseis relacionados;
- A análise dos caracteres da anatomia esquelética de *Zanobatus* e o posicionamento do táxon na hipótese de relação obtida a partir da análise filogenética indicam que *Zanobatus* não é proximamente relacionado as raias-viola.

Os Chondrichthyes são componentes comuns das faunas aquáticas desde o Paleozóico. No entanto, devido à natureza cartilaginosa do esqueleto o registro paleontológico dos mesmos restringe-se, basicamente, às partes mineralizadas como dentes, dentículos dérmicos e os espinhos cefálicos ou das nadadeiras. A preservação de esqueletos articulados, como os esqueletos parciais da raia-viola †*Iansan beurleni* (Batoidea), é rara. O táxon em questão é proveniente de rochas do Cretáceo Inferior (Formação Romualdo, Bacia do Araripe), da Chapada do Araripe, região nordeste, Brasil. Existe um grande número de espécimes bem preservados atribuídos a essa espécie coletados e depositados em coleções nacionais e internacionais. Apesar do número de espécimes as poucas publicações acerca desse material não exploram todo o potencial informativo dos fósseis. Dessa forma, esse trabalho objetivou descrever os esqueletos de †*Iansan beurleni* e realizar uma comparação morfológica entre os espécimes de †*Iansan beurleni* e de outros táxons de raias-viola fósseis e viventes. O estudo comparativo evidenciou padrões anatômicos presentes nos arcos branquiais, mixopterígios e elementos dérmicos que são compartilhados pelos táxons de raias-viola analisados. A partir dos caracteres morfológicos levantados foi realizada uma análise filogenética a fim de gerar uma hipótese de relação entre †*Iansan beurleni* e as demais raias-viola e do relacionamento dessas com os demais Batoidea. Foi realizada uma análise usando uma busca heurística, onde 60 caracteres relativos ao esqueleto e a elementos dérmicos foram analisados sob o critério de máxima parcimônia. Na topologia de consenso estrito obtida †*Iansan beurleni* está inserida no clado que une táxons viventes atribuídos a Rhinobatidae e Platyrrhinidae além de táxons fósseis mesozóicos da Europa, Líbano e Marrocos. Adicionalmente, as raias-viola foram recuperadas como monofiléticas, resultado inédito, sustentadas por caracteres dos arcos branquiais e do mixopterígio.

Abstract

Chondrichthyans are common aquatic faunal components since the Paleozoic. However, articulated remains of chondrichthyans are relatively rare; †*Iansan beurleni*, from the Santana Group, Romualdo Formation (Lower Cretaceous) from northeastern Brazil is an exception. There are many well-preserved 3D specimens of this species in collections, but few publications are devoted to describing its anatomy and relationships. The aim of this work was to describe the skeletal anatomy of †*Iansan beurleni* and perform a morphological comparative study including extant and fossils guitarfishes. The comparative study of the main skeletal complex shows a pattern in the branchial arches and clasper shared among guitarfish taxa. The comparative study provided morphological characters that were used in a phylogenetic analysis. Using a heuristic search, 60 characters relative to skeleton and dermal elements were analysed under maximum parsimony. The strict consensus tree obtained resolves †*Iansan beurleni* in a clade with extant Rhinobatidae, Platyrhinidae and Mesozoic guitarfish taxa from Europe, Lebanon and Morocco. Additionally, guitarfishes were recovery as a monophyletic group for the first time in a cladistic analysis, supported by characters of the branchial arches and clasper skeleton.

Referências Bibliográficas

- AGASSIZ, L. Reserches sur le poisson fossils. Neuchatel, 1833-1844. 1420 p.
- ASCHLIMAN, N.C. *The batoid tree of life: recovering the patterns and timing of the evolution of skates, rays and allies (Chondrichthyes: Batoidea)*. 2011. 184 f. Tese (Doutorado) – Florida State University College of Arts and Science. 2011
- ASCHLIMAN, N.C.; CLAESON K. M.; MCEACHRAN J. D. Phylogeny of Batoidea. In: J. C. Carrier; J. A. Musick; M. R. Heithaus (Eds.). *Biology of Sharks and Their Relatives, Second Edition*. Florida: CRC Press, Boca Raton, 2012a. p. 57–96.
- ASCHLIMAN, N.C.; NISHIDA, M.; MIKA, M.; INOUE, J.G.; ROSANA, K.M.; NAYLOR, G.J.P. Body plan convergence in the evolution of skates and rays (Chondrichthyes: Batoidea). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, v. 63, p. 28-42, 2012b.
- ASSINE, M.L. Paleocorrentes e Paleogeografia na Bacia do Araripe, nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Geociências*, v. 24, n. 4, p. 223-232, 1994.
- ASSINE, M.L. Bacia do Araripe. *Boletim de Geociências*. Petrobras, Rio de Janeiro, v. 5, n. 2, p. 371–389, 2007
- BEURLEN, K. Geologia da Chapada do Araripe. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, v. 34, p. 365–370, 1962.
- BERTHOU, P.Y.; DEPÊCHE F.; COLIN J.P.; FILGUEIRA J.B.M.; TELES M.S.L. New data on the ostracods from Crato lithologic units (lower member of the Santana Formation, Latest Aptian-Lower Albian) of the Araripe basin

- (Northeastern Brazil). *Acta Geologica Leopoldensia*, v. 17, 39 n. 2, p. 539-554, 1994.
- BIGELOW, I. L. B.; SCHROEDER, W.C. Saw fishes, Guitarfishes, Skates and Rays In: TEE-VAN, J. *et al.* (Eds). *Fishes of the Western North Atlantic. Memoir Sears Foundation for Marine Research*. 1953. p.1-514.
- BRITO, P.M.; SERET, B. The new genus *Iansan* (Chondrichthyes, Rhinobatiodea) from the Early Cretaceous of Brazil and its Phylogenetic relationships. In: G. Arratia; G. Viohl (Eds). *Mesozoic Fishes: Systematics and Paleoecology*. Munich, Alemanha: Verlag Dr Fridrich Pfeil, 1996. p. 47 – 62.
- BRITO, P.M.; DUTHEIL, D.B. A preliminary systematic analysis of Cretaceous guitarfishes from Lebanon. In: G. Arratia; A. Tintori (Ed.). *Mesozoic Fishes 3 - Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity*. Munich, Alemanha: Verlag Dr Fridrich Pfeil, 2004. p. 101-109.
- BRITO, P.M.; LEAL, M.E.C.; GALO, V. A new Lower Cretaceous guitarfish (Chondrichthyes, Batoidea) from Santana Formation, Northeastern Brazil. *Boletim do Museu Nacional*. v. 75, p. 1-13, 2013
- CAPPETTA, H. Les sélaciens du Crétacé supérieur Du Liban. II: Batoïdes. *Palaentographica*, v. 168, p. 149-229, 1980
- CAPPETTA, H. Chondrichthyes II: Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii. In: H.P. Schultze (Ed). *Handbook of Paleoichthyology*. Stuttgart: Gustav Fisher Verlag, 1987. v.3B, p. 193
- CAPPETTA, H. 2012. Chondrichthyes Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii: Teeth. In: H.P. Schultze & O.M. Kuhn (Ed). *Handbook of Paleoichthyology*. Stuttgart, Gustav Fisher Verlag, Vol.3E, 511 p.

- CAPPETTA, H.; DUFFIN, C.; ZIDEK, J. Chondrichthyes. In: M.J. Benton (Ed). *The Fossil Record 2*. London: Chapman & Hall, 1993. p. 593-609.
- CARVALHO, M.R. Higher-level elasmobranch phylogeny, basal squalians, and paraphyly. In: Stiassny, M. L. J.; Parenti, L. R.; Johnson, G. D. (Eds.), *Interrelationships of fishes*. San Diego: Academic Press, 1996. p. 35-62.
- CARVALHO, M.R. A Late Cretaceous thornback ray from southern Italy, with a phylogenetic reappraisal of the Platyrrhinidae (Chondrichthyes: Batoidea). In: Arratia, G; Tindori, A. (Eds). *Mesozoic Fishes 3 – Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity*. München, Alemanha: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 2004. p. 75-100.
- CARVALHO, M.R. A preliminary report on Cenomanian (Late Cretaceous) chondrichthyans from 'Ein Yabrud, Israel. In: G. Arratia; H.P. Schultze (Eds). *Mesozoic Fishes 4 – Systematics and Fossil Record*. München, Alemanha: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 2005. p 59-63.
- CARVALHO, M.R. Morphology and phylogenetic relationships of the giant electric ray from the Eocene of Monte Bolca, Italy (Chondrichthyes: Torpediniformes). In: Elliot, E; Maisey, J.G; Yu, X; Miao, D. (Eds.). *Morphology, Phylogenetic and Paleobiogeography of Fossil Fishes*. München, Alemanha: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 2010. p. 183-198.
- CARVALHO, M.R.; MAISEY, J.G. Phylogenetic relationships of the Late Jurassic shark *Protospinax* Woodward 1919 (Chondrichthyes: Elasmobranchii). In: G. Arratia; G. Viohl (Eds). *Mesozoic Fishes: Systematics and Paleoecology*. München, Alemanha: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 1996. p. 9-46.
- CARVALHO, M.R.; MAISEY, J.G.; GRANDE, L. Freshwater stingrays of the Green River Formation of Wyoming (Early Eocene), with the description of a

- new genus and species and as analysis of its phylogenetic relationship (Chondrichthyes: Myliobatiformes). *Bulletin of the American Museum of Natural History*. v. 284, p. 1-136, 2004.
- CARVALHO, M.S.S.; SANTOS M.E.C.M. Histórico das pesquisas paleontológicas na Bacia do Araripe, nordeste do Brasil. *Anuário do Instituto de Geociências*, v. 28, p. 15–34, 2005.
- CAVIN, L.; CAPPETTA, H.; SERET, B. Révision de *Belemnobatis morinicus* (Sauvage, 1873) du Portlandien du Boulonnais (Pas-de-Calais, France). *Geologica et Paleontologica*, v. 29, p. 245-267, 1995.
- CLAESON, K.M. 2010. *Trends in Evolutionary Morphology: A Case Study in the Relationships of Angel Sharks and Batoid Fishes*. 2010. 275 f. Tese (Doutorado) - University of Texas at Austin. Texas.
- CLAESON, K.M.; UNDERWOOD, C.J.; WARD, D. *Tingitanius tenuimandibulus*, a new Platyrrhinid from the Turonian (Cretaceous) of Marroco and the Cretaceous radiation of the Platyrrhinidae. *Journal of Vertebrate Paleontology* v. 33, n. 5, p. 1-18, 2013.
- CIONE, A.L. First report of a Jurassic ray outside of Europe. In: G. Arratia; H.P. Schultze (Eds). *Mesozoic Fishes 2 – Systematics and Fossil Record*. München, Alemanha: Verlag Dr Fridrich Pfeil, 1999. p. 21 – 28.
- COIMBRA, J.C.; ARAI, M.; CARRENO A.L. Biostratigraphy of Lower Cretaceous microfossils from the Araripe Basin, northeastern Brazil. *Geobios*, v. 35, p. 687–698, 2002.
- COMPAGNO, L.J.V. Interrelationships of living elasmobranches. In: P.H. Greenwood; R. S. Miles; C. Patterson (Eds). *Interrelationships of fishes*. New York: Academic Press, 1973. p. 15-61.

- COMPAGNO, L.J.V. Phyletic relationships of living sharks and rays. *American Zoologist*, v. 17, p. 303- 322, 1977.
- CORDANI, U.G.; NEVES, B.B.B.; FUCK, R.A.; PORTO, R.; THOMAZ FILHO, A.; CUNHA F.M.B. Estudo preliminar de integração do Pré-Cambriano com os eventos tectônicos das bacias sedimentares brasileiras. Rio de Janeiro: PETROBRÁS, *Série Ciência-Técnica-Petróleo*, p. 1-70, 1984.
- DEYNAT, P.P. Le revêtement cutané des raies (Chondrichthyes, Elasmobranchii, Batoidea). II. Morphologie et arrangement des tubercules cutanés. *Annales des Sciences Naturelles*, v. 3-4, p. 155-172, 1998.
- DEYNAT, P.P. Characteristics of the dermal covering in Platyrrhinidae (Chondrichthyes, Rhinobatiformes). *Biociências*, v. 13, n. 1, p. 75-84, 2005.
- DONOGHUE, M.J.; DOYLE, J.A.; GAUTHIER, J.; KLUGE, A.G., ROWE, T. The importance of fossils in phylogeny reconstruction. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 20, p. 431-460, 1989.
- DOYLE J.A.; DONOGHUE, M.J. The importance of fossil in elucidating seed plant phylogeny and macroevolution. *Review of palaeobotany and palynology*. v. 50, p. 63-95, 1987.
- DUFFIN, C.J.; WARD D.J. Neoselachian sharks' teeth from the Lower Carboniferous of Britain and the Lower Permian of the U.S.A. *Palaeontology*, v. 26, n. 1, p. 93-110, 1983.
- EL-TOUBI, M.R.; HANDY, A.R. Studies on the head skeleton of *Rhinobatos halavi*, *Rhynchobatus djiddensis* and *Trygon kuhlii*. *Publications of the Marine Biological Station, Ghardaqa*, v. 10, p. 3-39, 1959.

- EVERHART, M.J. New stratigraphic records (Albian-Campanian) of *Rhinobatos* sp. (Chondrichthyes, Rajiformes) from the Cretaceous of Kansas. *Transactions of the Kansas Academy of Science*, v. 110, n. 3-4, p. 225-235, 2007.
- FOWLER, H.W. The fishes of the groups Elasmobranchii, Holocephali, Isospondyli, and Ostariophysi obtained by United States Bureau of Fisheries Steamer Albatross' in 1907 to 1910, chiefly in the Philippine Islands and adjacent seas. *Bulletin United States National Museum*, v.100, n. 13, p. 1-879, 1941.
- GARMAN, S. The Plagiostomia (Sharks, Skates and Rays). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College*, v. 36, p. 1- 515, 1913.
- GAUTHIER, J.; KLUGE, A.G.; ROWE, T. Amniote phylogeny and the importance of fossils. *Cladistics*, v. 4, p.105-209, 1988.
- HEEMSTRA, P.C.; SMITH, B.G. Hexatrygonidae, a new family of stingrays (Myliobatiformes: Batoidea) From South Africa, with commentes on the classification of batoid fishes. *Ichthyological Bulletin of the J.L.B Smith Institute of Ichthyology*, v. 43, p. 1-17, 1980.
- HERMAN, J.; HOVESTADT-EULER, M.; HOVESTADT, D.C.; STEHMANN, M. Part B: Batomorphii No. 2: Order Rajiformes - Suborder: Pristoidei - Family: Pristidae - Genera: Anoxypristis and Pristis No. 3: Suborder Rajoidei - Superfamily Rhinobatoidea - Families: Rhinidae - Genera: Rhina and Rhynchobatus and Rhinobatidae - Genera: Aptychotrema, Platyrrhina, Platyrrhinoidis, Rhinobatos, Trygonorrhina, Zanobatus and Zapteryx. In: M. Stehmann (Ed.) *Contributions to the study of the comparative morphology of teeth and other relevant ichthyodorulites in living supra-*

- specific taxa Chondrichthyan fishes*. Bulletin de Institute Royal des Sciences Naturelles de Belgique. Biologie, 1997. v. 67, p. 107- 162
- HOWES, G.B. Observations of the pectoral fin-skeleton of the living Batoid Fishes and of the extinct genus *Squaloraja*, with especial reference to the affinities of the same. *Proceedings of the Zoological Society of London*, v.46, p. 675-688, 1890.
- HULLEY, P.A. Annals of the South African Museum/ Annale van die Suid-Afrikaanse museum. The origin, interrelationships and distribution of southern african Rajidae (Chondrichthyes, Batoidei). 1972. 103 p.
- KEARNEY, M.; CLARK, J.M. Problems due to missing data in phylogenetic analyses including fossils: a critical review. *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 23, n. 2, p. 263–274, 2003.
- KELLNER, A.W.A.; TOMITA, Y. Description of a new species of Anhangueridae (Pterodactyloidea) with comments on the pterosaur fauna from the Santana Formation (Aptian-Albian), Northeastern Brazil. *Natural Science Museum Tokyo, Monographs*, v. 17, p. 1-135, 2000.
- KELLNER, A.W.A.; CAMPOS, D.A. Brief review of dinosaur studies and perspectives in Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro, v. 72, n. 4, p 509-538, 2000.
- KRIWET, J; SOLER-GIJÓN, R.; LÓPES-MARTÍNEZ, N. Neoselachians from the upper Campanian and lower Maatrichtian (Upper Cretaceous) of the southern Pyrenees, northern Spain. *Palaeontology*, v. 50, n. 5, p.1051-1071, 2007.
- LEBRUN, P. Requins, raies: Diversité, morphologie générale, classification et phylogénèse des requins et autres chondrichthyes: (diversité, anatomie,

- classification et phylogénèse des requins et autres chondrichthyés) *In*:
Minéraux & Fossiles / Hors. CEDIM. Paris. 2001. 112 p.
- LONG, J.A. The Rise of Fishes: 500 Million Years of Evolution. Johns Hopkins
University Press. 1995. 224 p.
- MAISEY, J.G. Higher elasmobranch phylogeny and biostratigraphy. *Zoological
Journal of the Linnean Society*, v. 82, p. 33-54, 1984.
- MAISEY, J.G. *Santana Fossils*. An illustrated Atlas. Estados Unidos: TFH
Publications Inc., 1991. 459 p.
- MARTILL, D.M. The age of the Cretaceous Santana Fossil fossil Konservat
Lagerstätte of north-east Brazil: a historical review and an appraisal of
the biostratigraphic utility of its palaeobiota. *Cretaceous Research*,
v. 28, p. 895-920, 2007.
- MCEACHRAN, J.D; MIYAKE, T.; DUNN, K. Interrelationships of living batoid fishes.
In: M.L.J Stiasny; L.R. Parenti; G.D. Johnson (Eds). *Interrelationships of
Fishes*. San Diego: Academic Press, 1996. p. 63-84.
- MCEACHRAN, J.D; ASCHLIMAN, N.C. Phylogeny of Batoidea. *In*: Carrier J.C.;
Musick J. A.; Heithaus M. R. (Eds.). *Biology of sharks and their relatives*.
Florida: CRC Press, 2004. P. 79-113.
- MEYER, H. *Asterodermus platypterus* aus dem lithographischen Schiefer von
Kelheim. *Palaeontographica*, v. 7, p. 9-11, 1859.
- MIYAKE, T. *The systematics of the stingray genus Urotrygon with comments on the
interrelationships within Urolophidae Chondrichthyés, Myliobatiformes)*
Vol. I e II. 1988. Tese (Doutorado) - College Station: Texas A & M
University. 1988.

- MIYAKE, T.; MCEACHRAN, J.D. The morphology and evolution of the ventral gill arch skeleton in the batoid fishes (Chondrichthyes: Batoidea). *Zoological Journal of the Linnean Society*, v. 102, p. 75-100, 1991.
- MONES, A. Paleovertebrata Sudamericana. Catálogo Sistemático de los Vertebrados fósiles de América del Sur. Parte I. Lista Preliminar y Bibliografía. *Cour. Forsch- Inst. Senckenberg*, v. 82, p. 1-625, 1986.
- MÜLLER, J.; HENLE, F.G.J. Systematische Beschreibung der Plagiostomen. Verlag Von Veit und Compagnie. 1841. XII + 204 pp.
- NAYLOR, G.J.P; CAIRA, J.N.; JENSEN, K.; ROSANA, A.M.; STRAUBE, N.; LAKNER, C. Elasmobranch Phylogeny: A mitochondrial estimate based on 595 species. In: J.C. Carrier; J.A. Musick; M.R. Heithaus (Eds.). *Biology of Sharks and Their Relatives, Second Edition*. Boca Raton, Florida: CRC Press, 2012. p. 31-56.
- NELSON, J.S. *Fishes of the World*. Terceira edição. Hoboken, New Jersey: John Wiley & Sons, 1994. 600p.
- NELSON, J.S. *Fishes of the world*. Quarta edição. Hoboken, New Jersey: John Wiley & Sons, Inc., 2006. 601p.
- NEUMANN, V.H.; CABRERA, L. Una nueva propuesta estratigráfica para la tectonosecuencia post-rifte de la cuenca de Araripe, noreste de Brasil. In: Boletim do 5º simpósio sobre o Cretáceo do Brasil, 1999. São Paulo, p. 279–285.
- NISHIDA, K. Phylogeny of the Suborder Myliobatidoidei. *Memoirs of the Faculty of Fisheries Hokkaido University*, v. 37, n. 1-2, p.1-108. 1990.
- NORMAN, J.R. A synopsis of the Rays of the Family Rhinobatidae, with a Revision of the Genus *Rhinobatus*. *Proceedings of the Zoological Society of London*, v. 4, n. 62, p. 941-982, 1926.

- OLIVEIRA G.R.; ROMANO P.S.R. Histórico dos achados de tartarugas fósseis do Brasil. *Arquivos do Museu Nacional*, v. 65, n. 1, p. 113-133, 2007.
- PONTE, F.C.; APPI, C.J. Proposta de revisão da coluna litoestratigráfica da Bacia do Araripe. In: 36 Congresso Brasileiro Geologia, 1990. Natal (RN), Anais 1. p. 211-236.
- PRICE, L.I. Sobre um crocodilídeo Notossuquio do Cretáceo Brasileiro. Departamento Nacional da Produção Mineral/Divisão de Geologia e Mineralogia. *Boletim*, v. 188, p. 1-56, 1959.
- RAGNO, M.P. *Distribuição e Morfologia dos canais da linha lateral em raias e sua relevância sistemática (Chondrichthyes: Elasmobranchii: Batoidea)*. 2013. 184 f. Dissertação (Mestrado) - Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- REIF, W.E. Squamation and ecology of sharks. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, v. 78, p. 1-255, 1985.
- SILVA SANTOS, R. Paleoictiofauna da Formação Santana - Euselachii. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro, v. 40, n. 4, p. 491-497, 1968.
- SILVA SANTOS, R.; VALENÇA, J.G. A Formação Santana e sua paleoictiofauna. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro, v. 40, n. 3, p. 339-360, 1968.
- SILVA SANTOS, R. Fósseis do nordeste do Brasil. Paleoictiofauna da Chapada do Araripe. 1991. Rio de Janeiro: Universidade do Estado do Rio de Janeiro. 62p.
- SAINT-SEINE, P. Les poissons des calcaries lithographies de Cerin (Ain). *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon*, v. 2, p. 1-347, 1949.

- SHIRAI, S. Squallean Phylogeny: *A new framework of Squaloid sharks and related taxa*. Sapporo: Hokkaido University Press, 1992. 58p.
- SHIRAI, S. Phylogenetic interrelationships of Neoselachians (Chondrichthyes: Euselachii). In: M. Stiassny; L. Parenti; G. Johnson (Eds.). *Interrelationships of fishes*. New York : Academic Press, 1996. p. 9-34.
- SMALL, H.L. Geologia e suprimento d'água subterrânea no Ceará e parte do Piauí. Rio de Janeiro. *Inspectoria Federal de Obras Contra as Secas, Boletim*. 1913. n. 25, 81p.
- SOKAL, R.R.; ROHLF, F.J. Taxonomic congruence in the Leptodomorpha re-examined. *Systematic Zoology*, v. 30, p. 309-325, 1981.
- THIES, D. Placoid scales (Chondrichthyes, Elasmobranchii) from the Late Jurassic (Kimmeridgian) of North Germany. *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 15, p. 463-481, 1995.
- THIES, D.; REIF, W.E. Phylogeny and evolutionary ecology of Mesozoic Neoselachii. *Neues Jahrbuch fur Geologie und Palaeontologie Abhandlungen*, v. 169, p. 331-369, 1985.
- THIES, D; LEIDNER, A. Sharks and guitarfishes (Elasmobranchii) From the Late Jurassic of Europe. *Palaeontodiversity*, v. 4, p. 63-184, 2011.
- VALENÇA, L.M.M.; NEUMANN, V.H.; MABESOONE, J.M. An overview on Callovian-Cenomanian intracratonic basins of Northeast Brazil: Onshore stratigraphic record of the opening of the southern Atlantic. *Geologica Acta*, v. 1, n. 3, p. 261-275, 2003.
- WENZ, S; BRITO, P.M. L'ichthyofaune des nodules fossilifères de la Chapada do Araripe (N.E. du Brésil). In: I Simpósio sobre a bacia d Araripe e bacias interiores do nordeste. 1990. Crato, Ceará. Resumos. 14p.

WILKINSON, M. Missing entries and multiple trees: instability, relationships, and support in parsimony analysis. *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 23, p. 311-323, 2003.

Figuras

As legendas das abreviações utilizadas nas imagens são detalhadas ao longo do texto e na lista de abreviações presente no Anexo.



Figura 1: Parte e contraparte do holótipo de *Iansan berlueni*. **a.** EG UFPE 2510a. **b.** EG UFPE 2510b. Escala: 3,8 cm.



Figura 2: Mapa da localização da Bacia do Araripe no Nordeste do Brasil, mostrando as principais cidades da Região. (Modificado de Fara *et al.*, 2005)

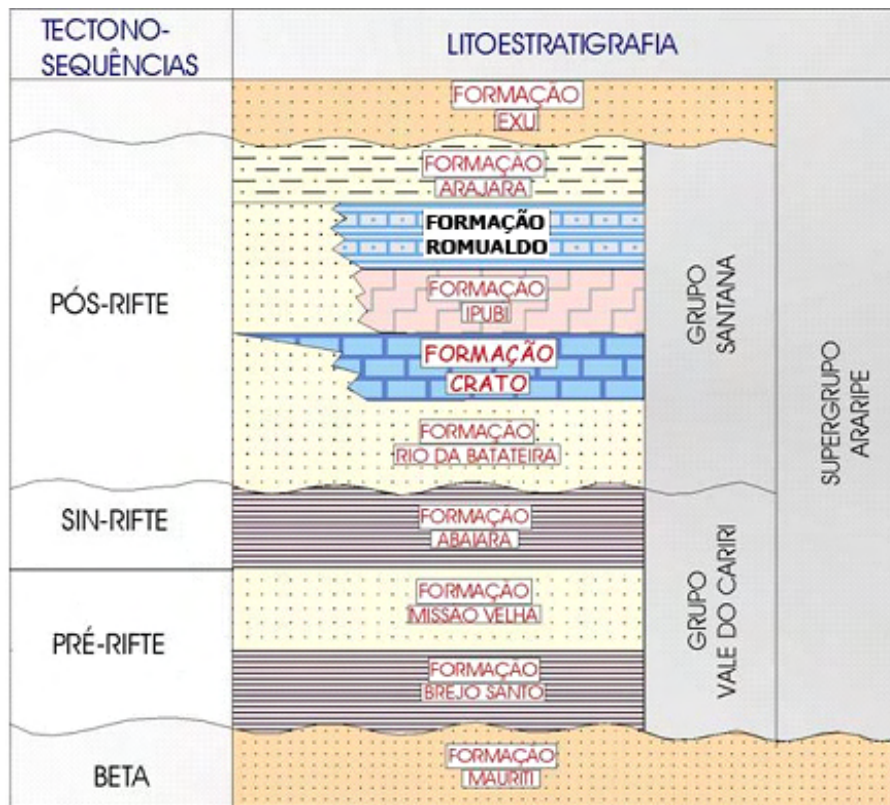


Figura 3: Litoestratigrafia da Bacia do Araripe, assinalado em negrito o posicionamento da Formação Romualdo (Modificado de Neumann e Cabrera, 1999).

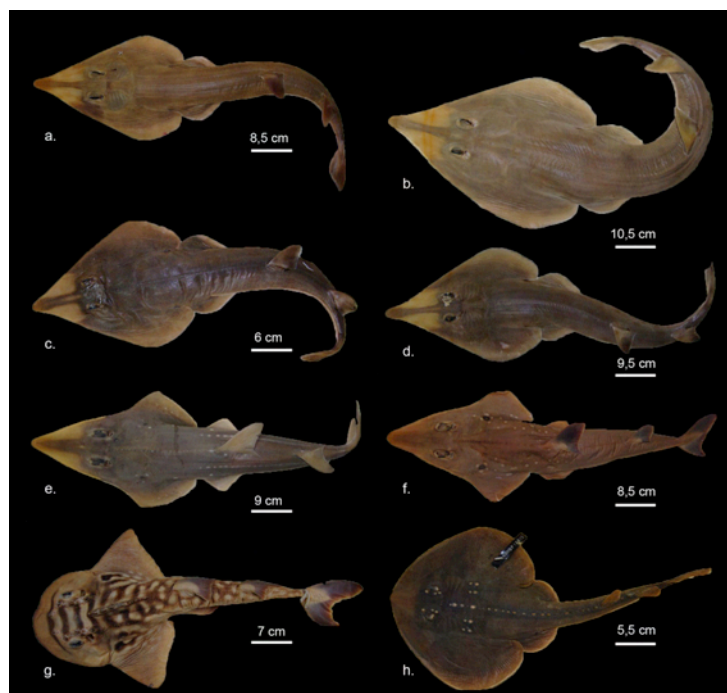


Figura 4: Exemplos da diversidade de Rhinobatiformes do Oceano Pacífico. **a** *Rhinobatos formosensis*; **b** *Rhinobatos* sp.; **c** *Rhinobatos hynemcephalus*; **d** *Rhinobatos schelligelli*; **e** *Rhynchobatus* sp.; **f** *Rhynchobatus djiddensis*; **g** *Rhina ancylostoma*; **h** *Platyrhina tangi*.

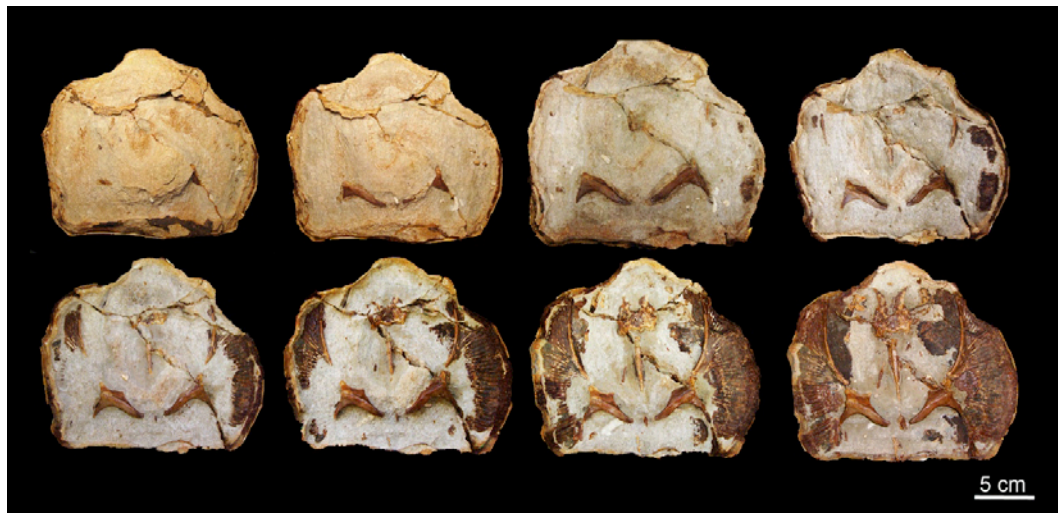


Figura 5: Estágios da preparação química do exemplar GP/sem número.

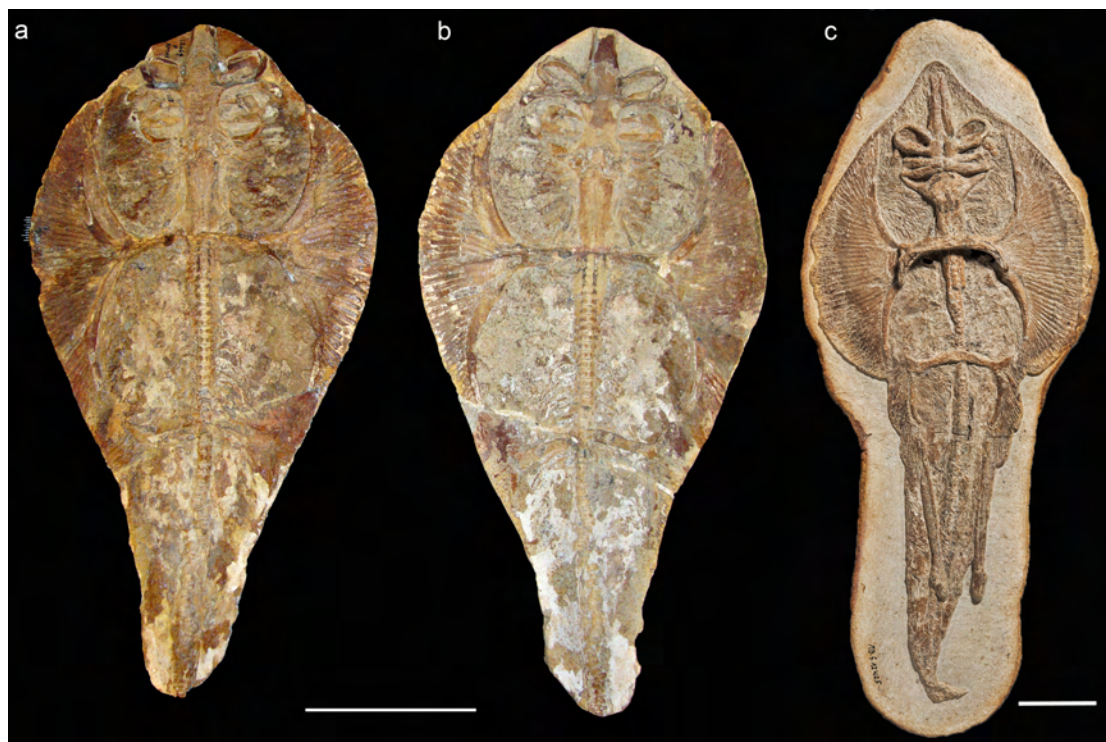


Figura 6: Exemplos mais completos de †*Iansan beurleni* analisados. **a**, **b** AMNH FF12664 (parte e contraparte) escala: 10cm; **c** MB. f. 12425 escala: 5cm.

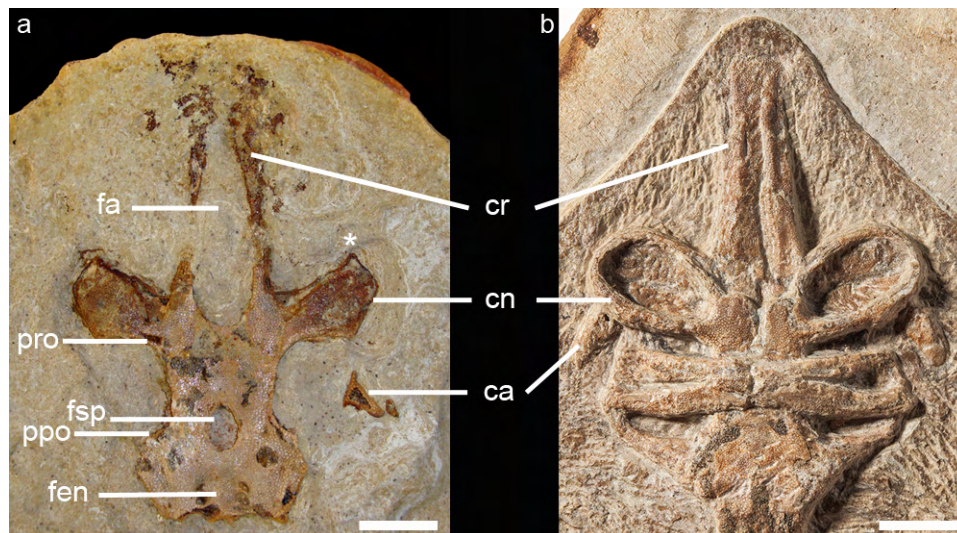


Figura 7: Neurocrânio de †*Iansan beurleni*. **a** AMNH FF 11806 vista dorsal; **b** MB. f. 12425 vista ventral. Escala: 1,2cm. Lista de abreviações no Anexo.

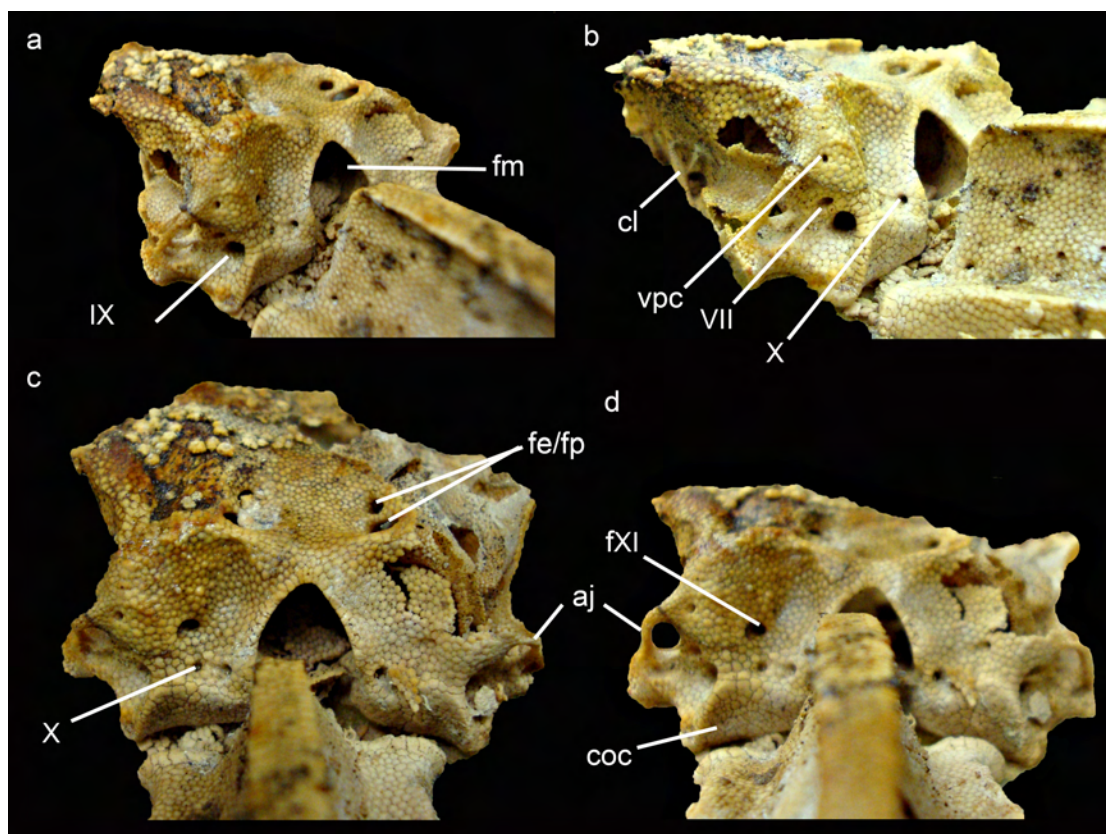


Figura 8: Detalhe das regiões ótica e occipital do neurocrânio de †*Iansan beurleni*. AMNH FF 19091. **a, b** vista lateral occipital; **c, d** vista occipital. Lista de abreviações no Anexo.

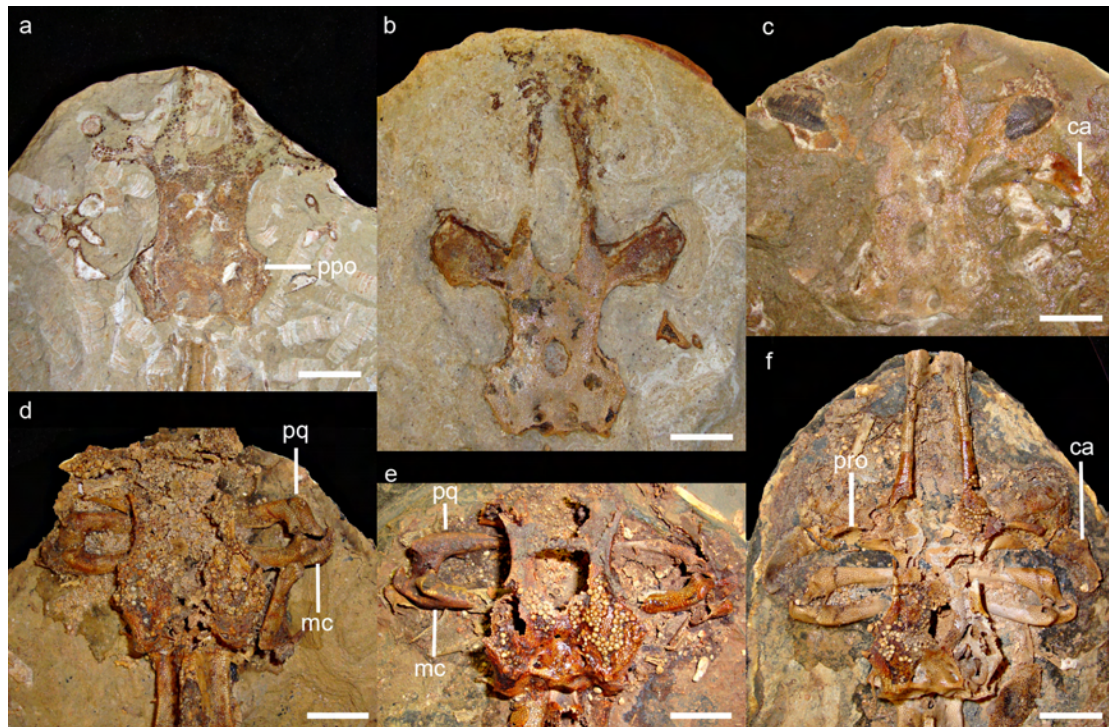


Figura 9: Neurocrânio de †*Iansan beurleni*. **a** AMNH FF11802 escala 1,6cm; **b** AMNH FF11806 escala 1,5cm; **c** MN 5841 escala 1cm; **d** AMNH FF19092 escala 1cm; **e** AMNH FF19125 escala 1cm; **f** AMNH FF19091 escala 1cm. Lista de abreviações no Anexo.

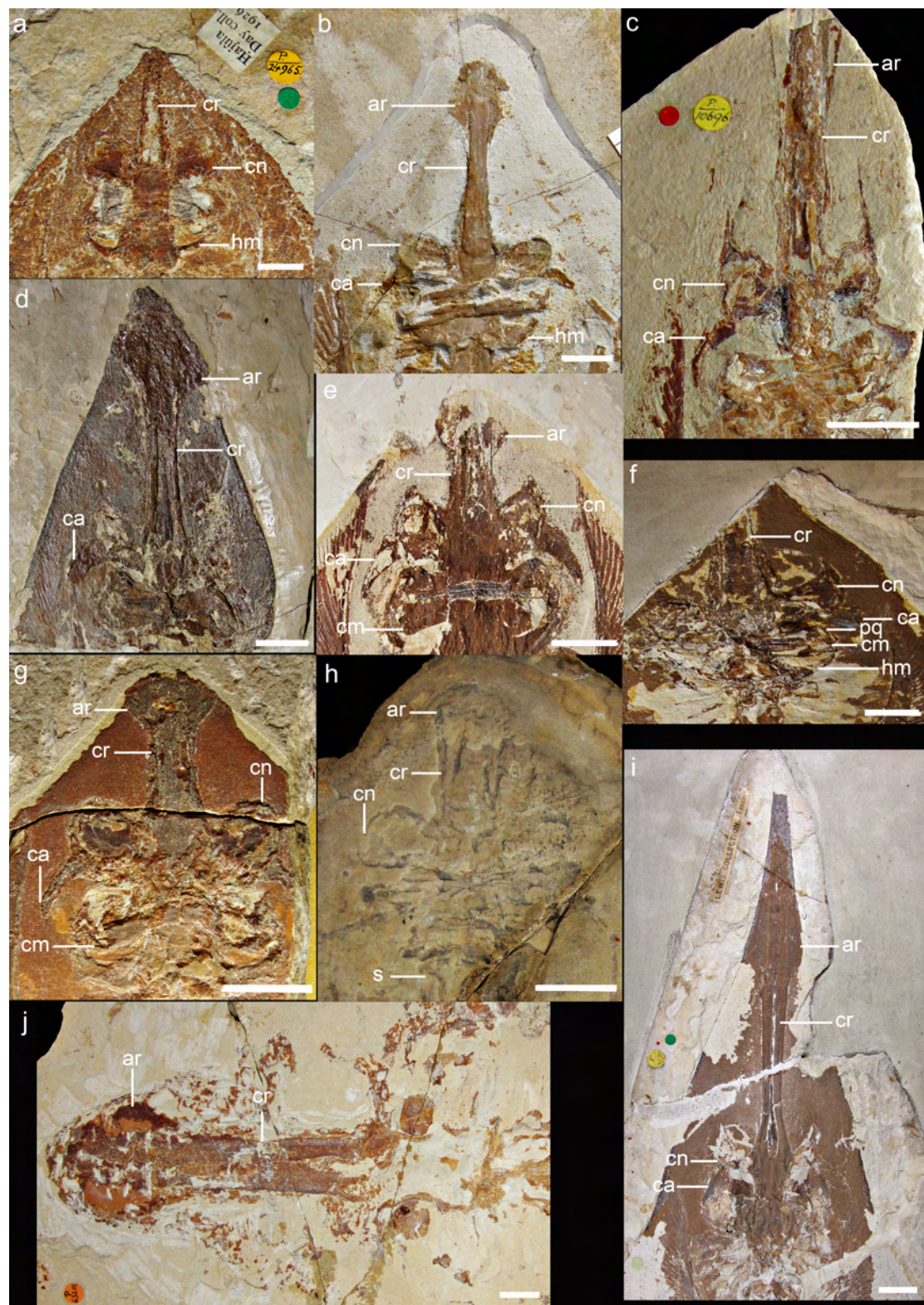


Figura 10: Neurocrânios parciais. **a** †*Rhinobatos* *whitfieldi* escala: cm; **b** †*Spathobatis* *bugesiacus* escala: cm; **c** †*Rhinobatos* *maronita* escala: 1cm; **d** †*Rhinobatos* *intermedius* escala: 1cm; **e** †*Britobatos* *primarmatus* escala: 1cm; **f** †*Rhinobatos* *latus* escala: 1cm; **g** †*Rhinobatos* *hakelensis* escala: 1cm; **h** †*Belemnobatis* *sismondae* escala: 2cm; **i** †*Rhinobatos* *tenuirostris* escala: 1cm; **j** †*Rhinobatos* *grandis* escala: 1cm. Lista de abreviações no Anexo.

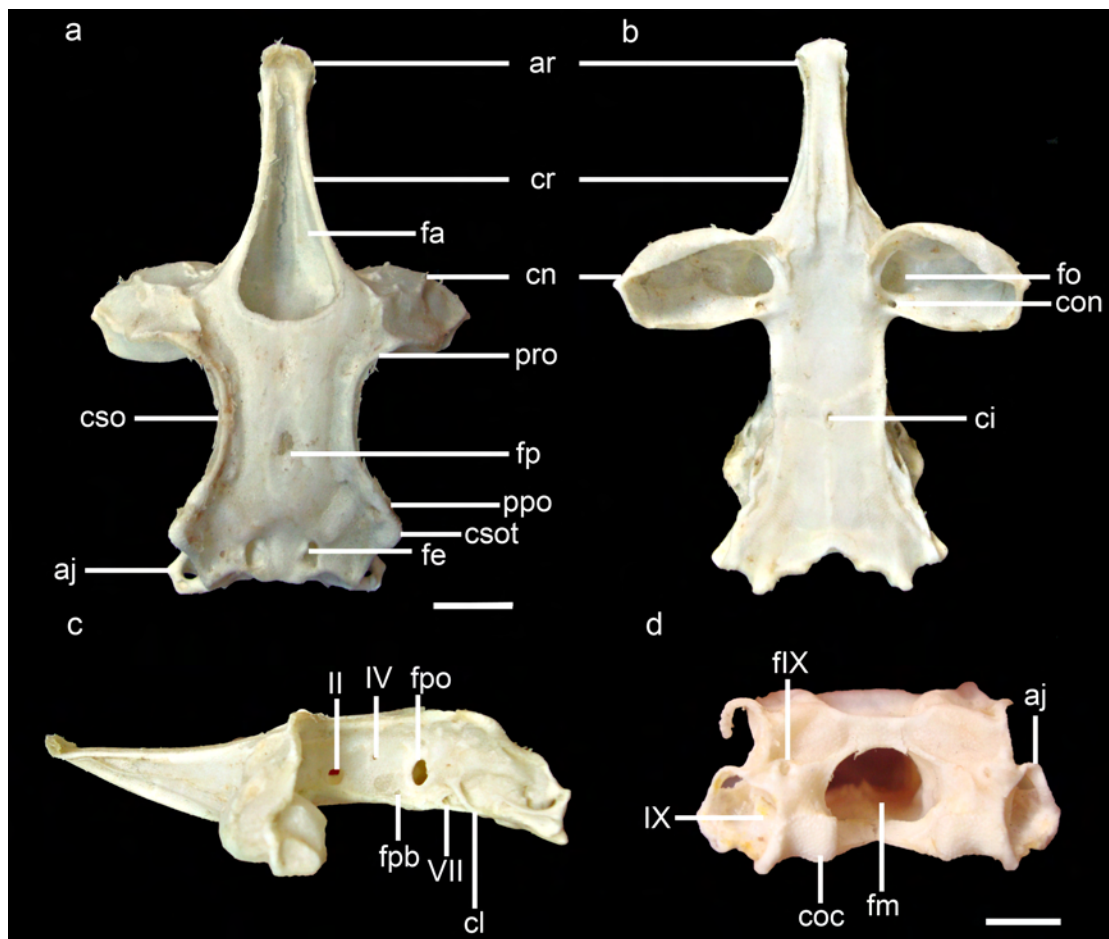


Figura 11: Neurocrânio de *Zapteryx brevirostris*. **a** vista dorsal; **b** vista ventral; **c** vista lateral escala: 1cm. **d** vista occipital escala: 2cm. Lista de abreviações no Anexo.

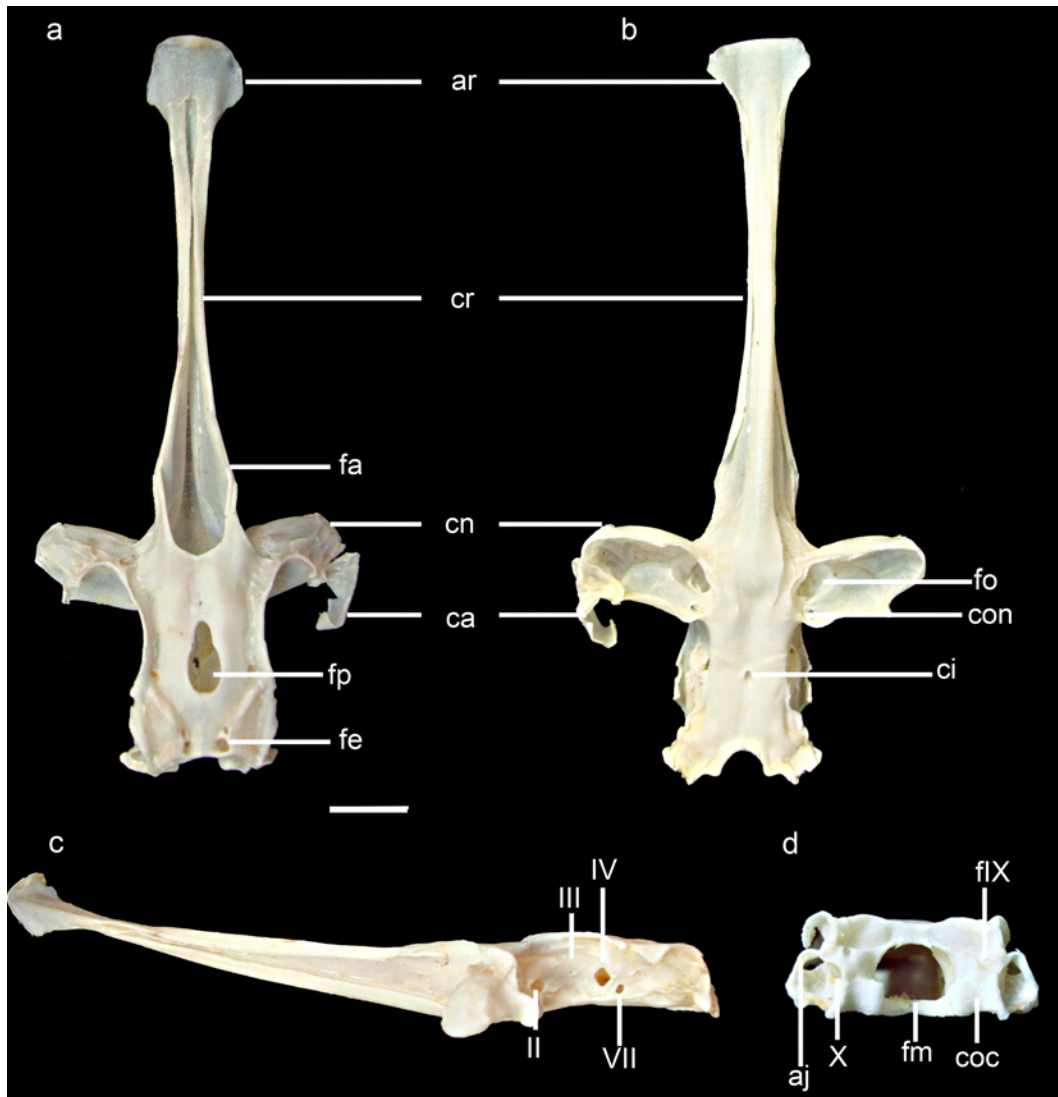


Figura 12: Neurocrânio de *Rhinobatos horkelii*. **a** vista dorsal; **b** vista ventral; **c** vista lateral; **d** vista occipital. Escala: 1cm. Lista de abreviações no Anexo.

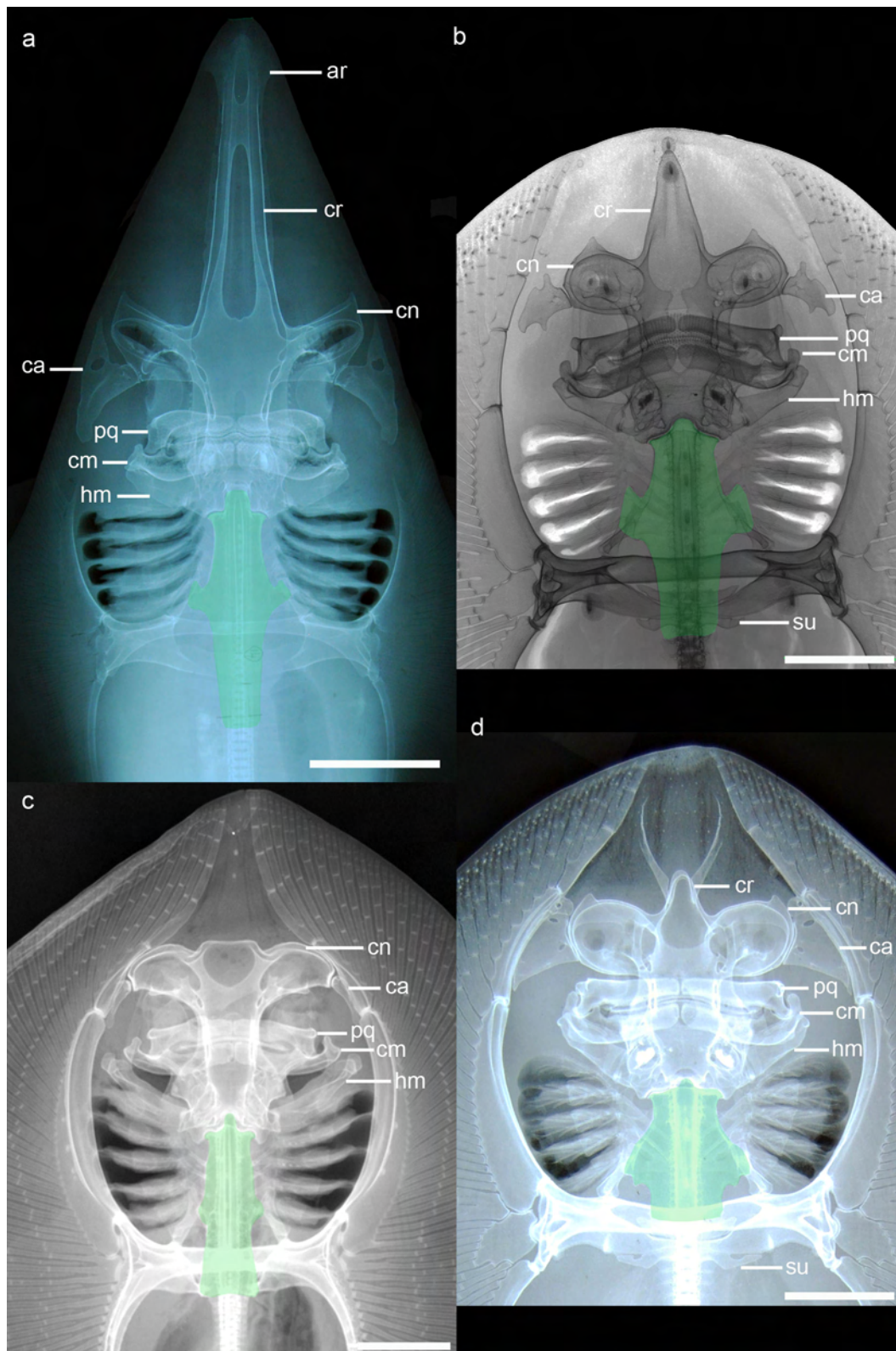


Figura 13: Radiografias da região anterior. **a** *Rhynchobatus djiddensis*, escala: cm; **b** *Platyrrhinoidis triseriata* escala cm; **c** *Zanobatus schoenleinii* escala cm; **d** *Platyrrhina tangi* escala: cm. Marcação verde: Cartilagem sinarcual. Lista de abreviações no Anexo.

Figuras

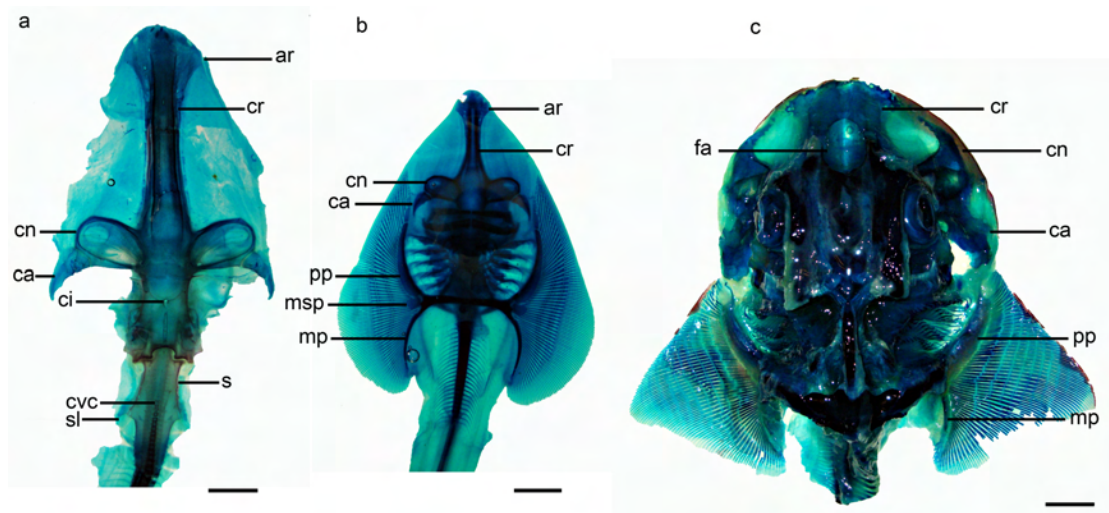


Figura 14: Exemplos diafanizados, detalhe região anterior. **a** *Rhynobatos lentiginosus* escala: 1cm; **b** *Rhynobatos percellens* escala: 0,5cm; **c** *Rhina ancylostoma* escala: 1cm. Lista de abreviações no Anexo.

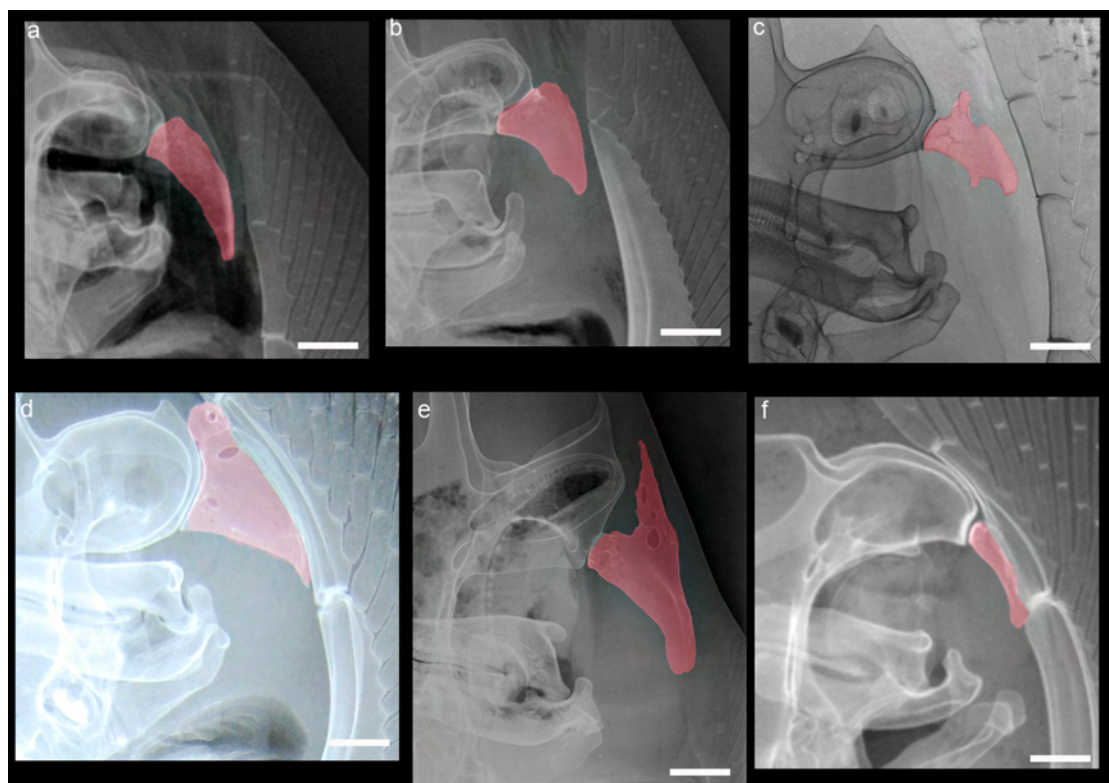


Figura 15: Cartilagem antorbital táxons vivos marcada em rosa. **a** *Zapteryx brevirostris*; **b** *Rhynobatos horkelii*; **c** *Platyrhinoidis triseriata*; **d** *Platyrhina tangi*; **e** *Rhynobatus laevis*; **f** *Zanobatus schoenleinii*. Escala: 1cm.

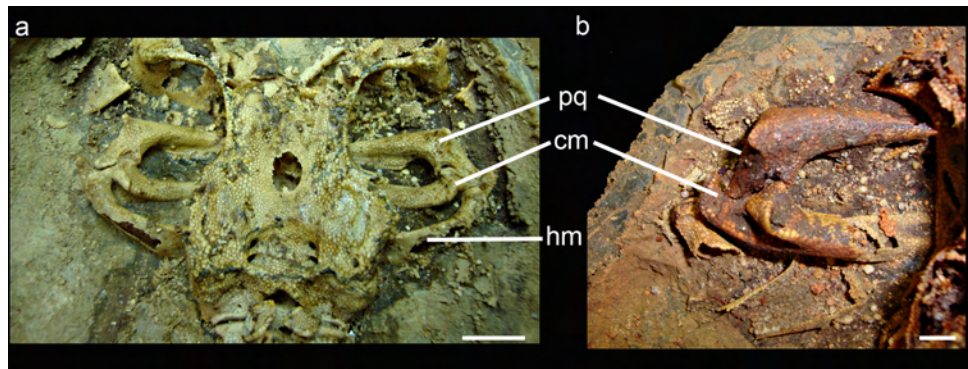


Figura 16: Arcos mandibulares parcialmente preservados de †*Flansan beurleni*. **a** AMNH FF11993 escala: 1cm; **b** 19125 escala 0,5cm. Lista de abreviações no Anexo.

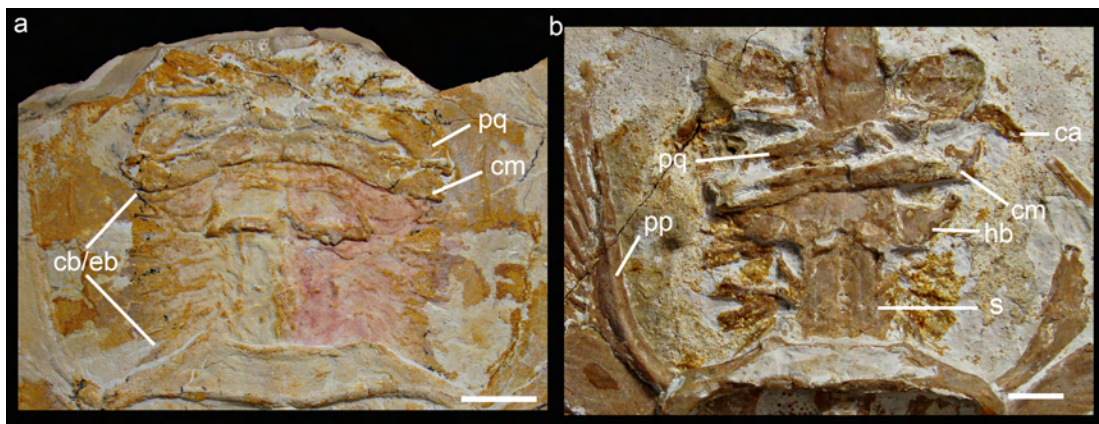


Figura 17: Arcos mandibulares parcialmente preservados de †*Spathobatis bugesiacus*. **a** NHMUK P.2099; **b** NHMUK P.10934. Escala: 1cm. Lista de abreviações no Anexo.



Figura 18: Arcos mandibulares. **a** *Aptychotrema vincentiana*; **b** *Trygonorrhina* sp. Escala: 1cm. Lista de abreviações no Anexo

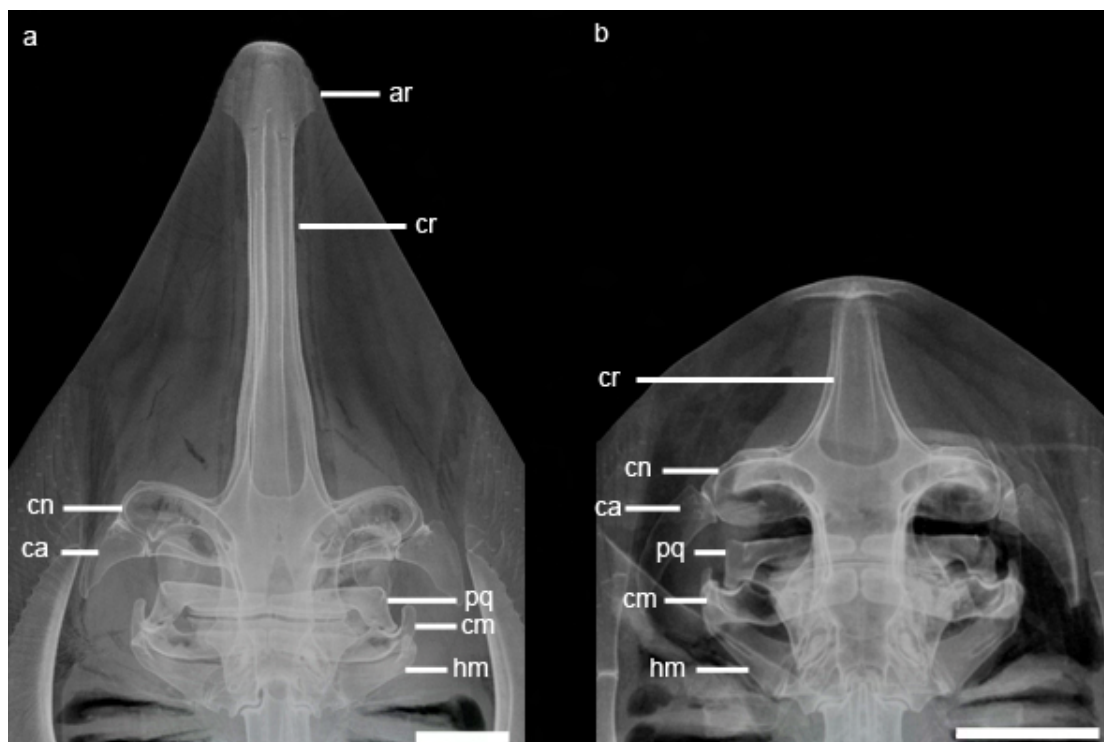


Figura 19: Radiografia região anterior. **a** *Rhinobathos horkelii* escala: 1,5cm; **b** *Zapteryx brevirostris* escala: 2cm. Lista de abreviações no Anexo.

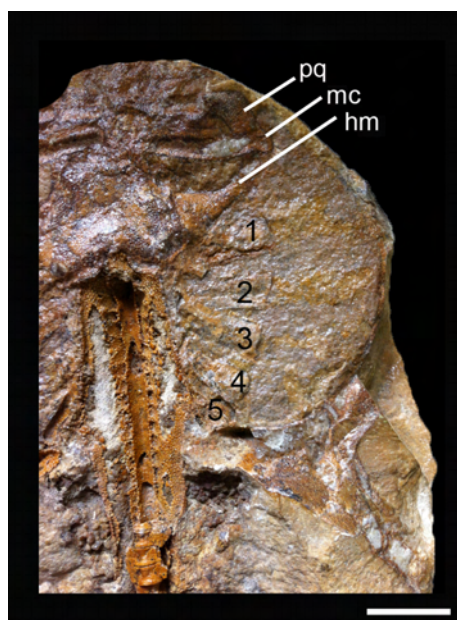


Figura 20: †*Iansan beurleni*. Detalhes de EG UFPE 2510b. Região do neurocrânio e arcos viciais. 1 – restos do primeiro arco branquial, 2 - restos do segundo arco branquial, 3 – restos do terceiro arco branquial, 4 - restos do quarto arco branquial, 5 - restos do quinto arco branquial. Lista de abreviações no Anexo.



Figura 21: Arcos braquiais parciais. **a** †*Britobatos primarmatus*; **b** †'*Rhinobatos*' *maronita*; **c** †*Belemnobatis sismondae*; **d** †'*Rhinobatos*' *hakeleensis*; **e** †'*Rhinobatos*' *grandis*. Escala: 1cm. Lista de abreviações no Anexo.

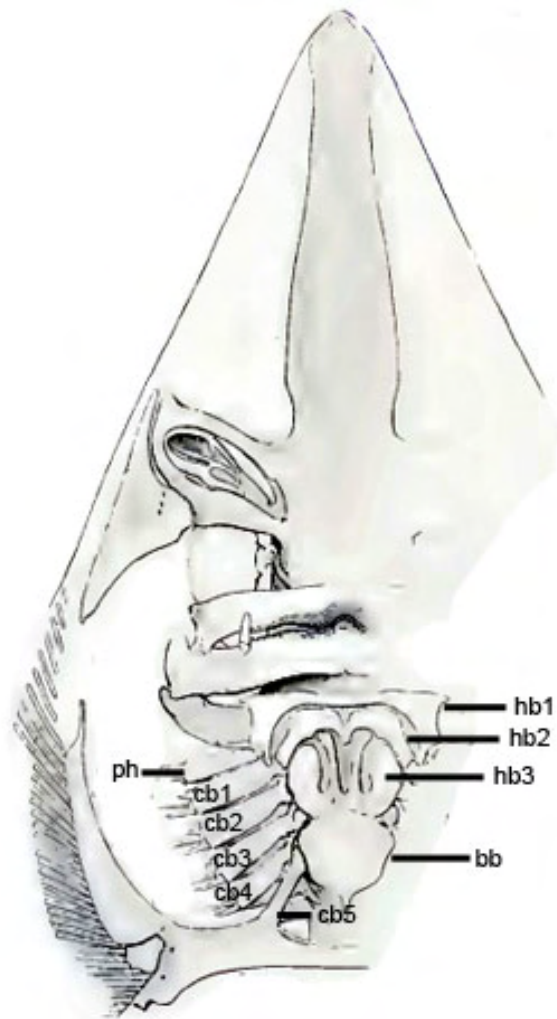


Figura 22: Arcos branquiais de *Rhynchobatus djiddensis*. Modificado de Garman, 1913. Legendas do autor.

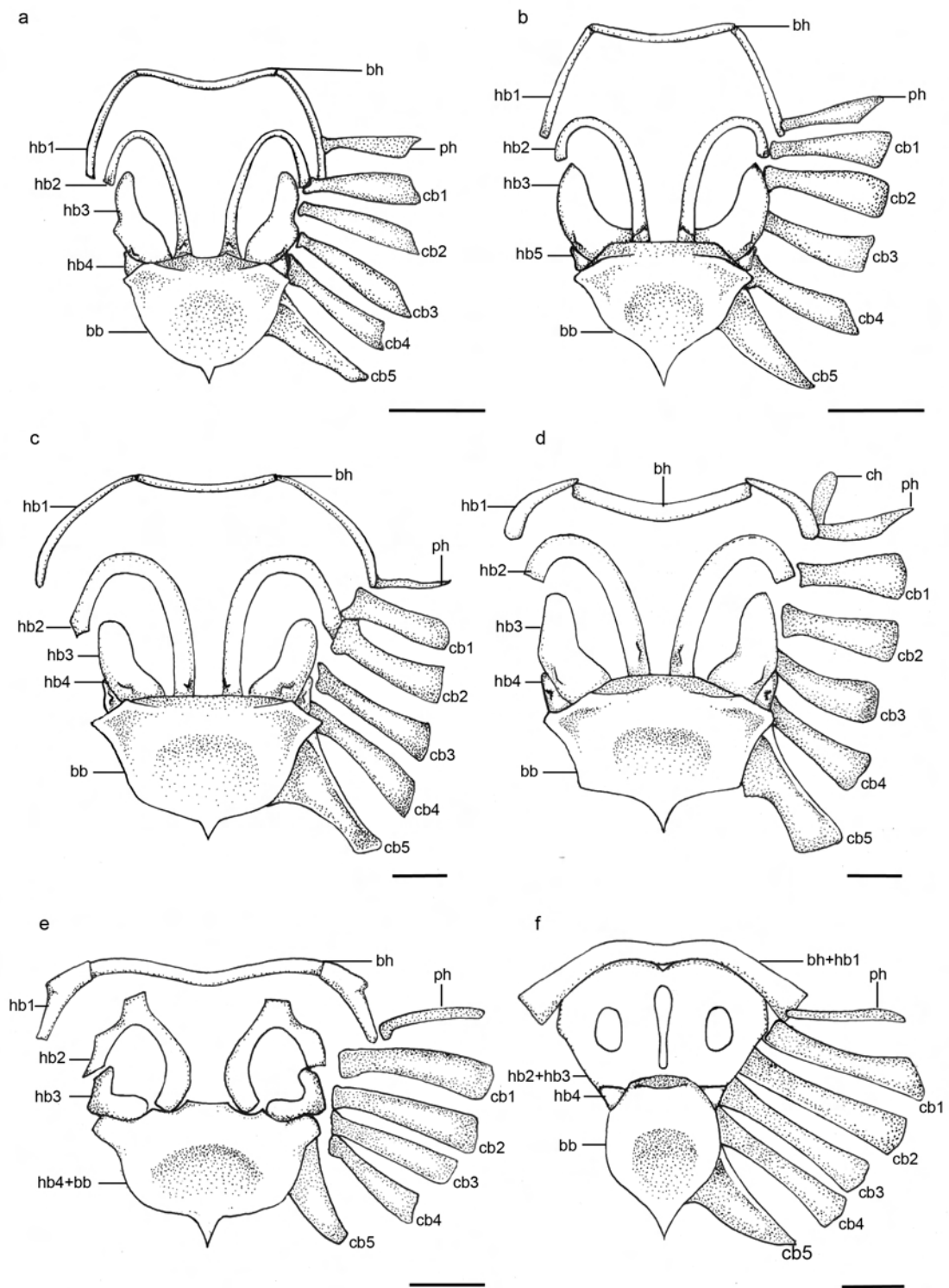


Figura 23: Arcos branquiais de raias-viola viventes. **a** *Rhinobatos horkelii* escala: 1cm; **b** *Zapteryx brevirostris* escala: 1cm; **c** *Aptychotrema vincentiana* escala: 1cm; **d** *Trygonorrhina* sp escala: 1cm; **e** *Platyrhina sinensis* escala: 0,5cm; **f** *Rhina ancylostoma* escala: 1cm. Lista de abreviações no Anexo.

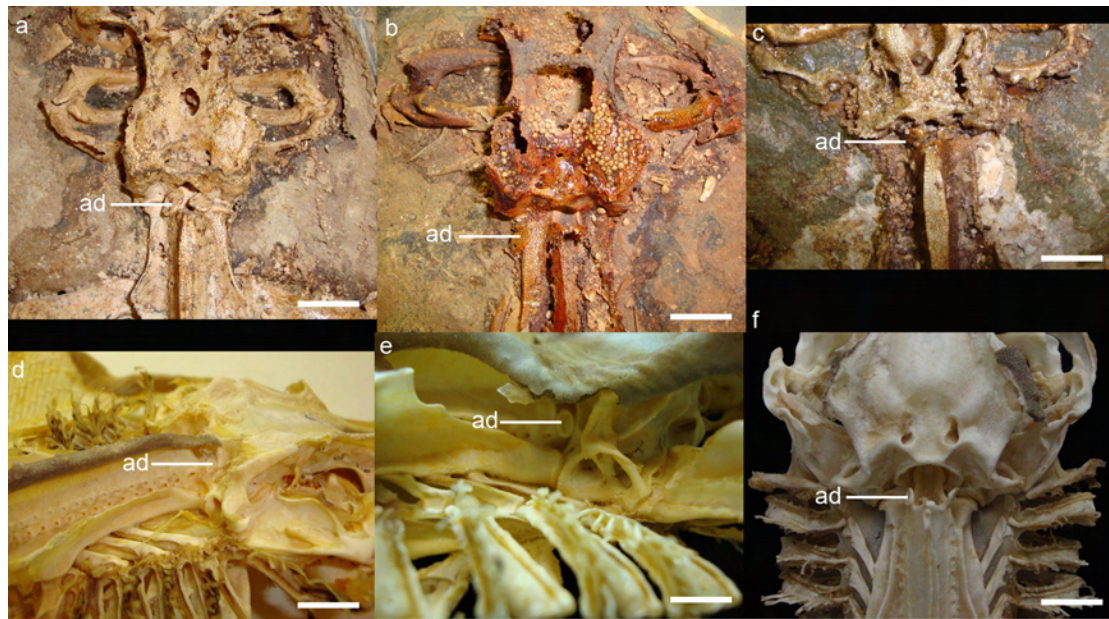


Figura 24: Detalhe região da arcuália dorsal. **a** †*Iansan beurleni* AMNH FF11993 escala: 0,5cm; **b** †*Iansan beurleni* AMNH FF19125 escala: 0,5cm; **c** †*Iansan beurleni* GP/2E2274 escala: 0,5cm; **d** *Aptychotrema vincentiana* escala: 0,5cm; **e** *Trygonorrhina* sp. escala: 0,5cm; **f** *Zapteryx brevirostris* escala: 0,5cm. Lista de abreviações no Anexo.

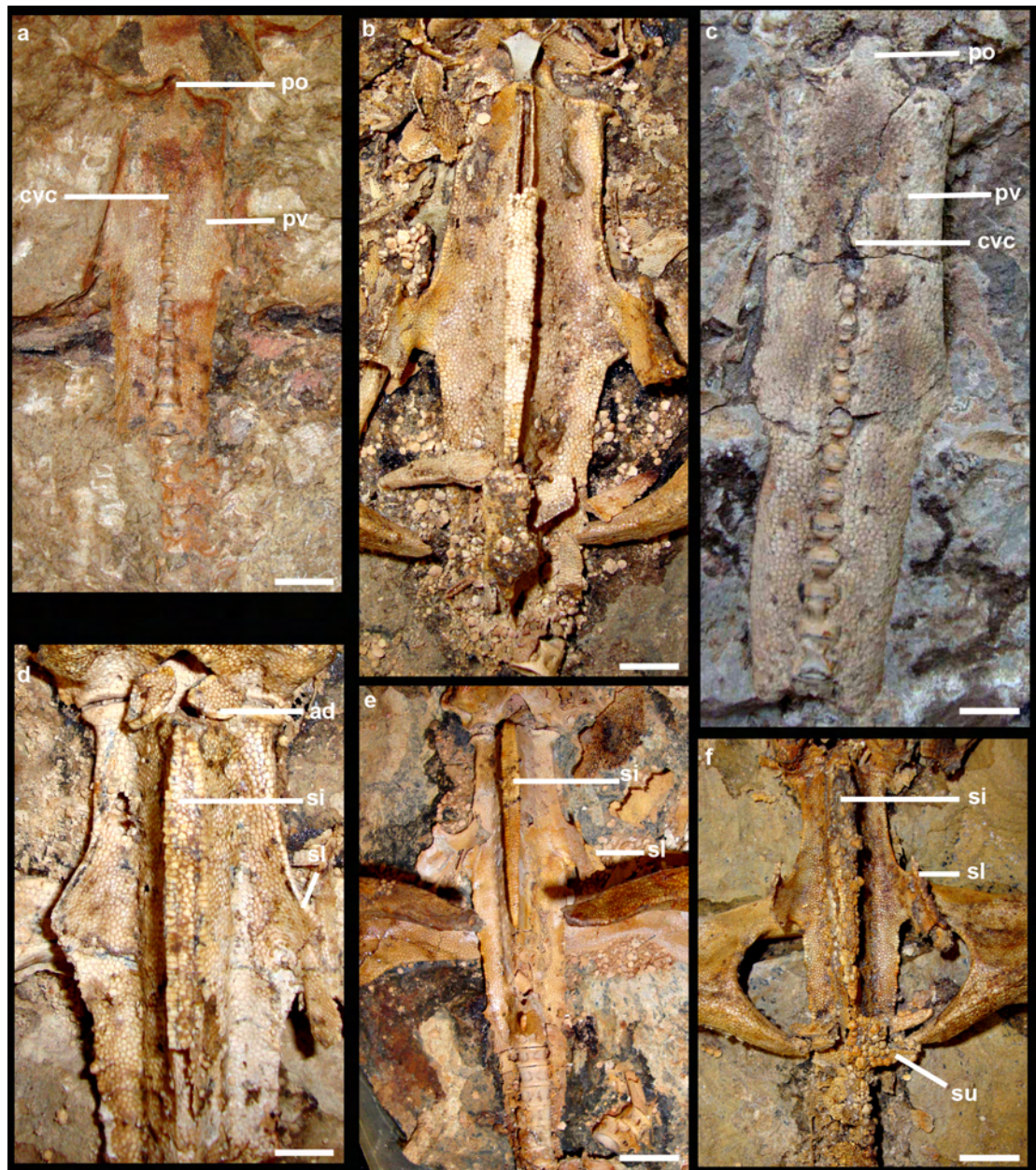


Figura 25: Detalhe da região da cartilagem sinarcual em †*Iansan beurleni*. **a** AMNH FF11801 (vista ventral) escala: 0,5cm; **b** AMNH FF19036 escala: 0,3cm; **c** GP/Sem número (vista ventral) escala: 0,5cm; **d** AMNH FF11993 escala: 0,5cm; **e** AMNH FF19091 escala: 1cm; **f** AMNH FF19092 escala: 0,5cm. Lista de abreviações no Anexo.

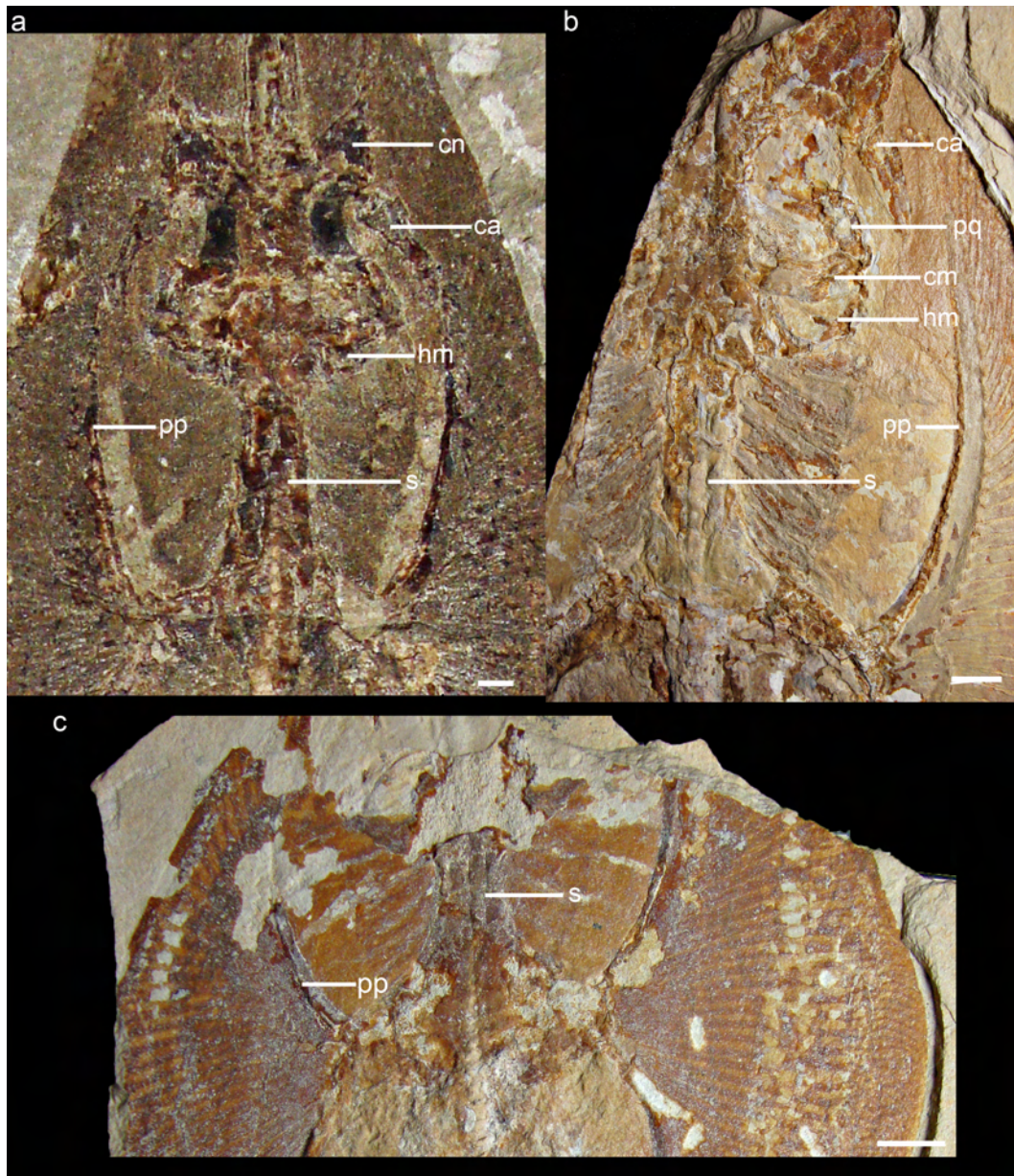


Figura 26: Detalhe da região da cartilagem sinarcual. **a** †*Rhinobatos' maronita*; **b** †*Rhinobatos' hakelensis*; **c** †*Rhinobatos' whitifield*. Escala 1cm. Lista de abreviações no Anexo.



Figura 27: Cartilagem sinarcual. **a** *Aptychotrema vincentiana*, vista dorsal; **b,c** *Rhinobatos horkelii*, vista dorsal, vista ventral; **d, e** *Zapteryx brevirostris* vista dorsal, vista ventral. Escala: 1cm.

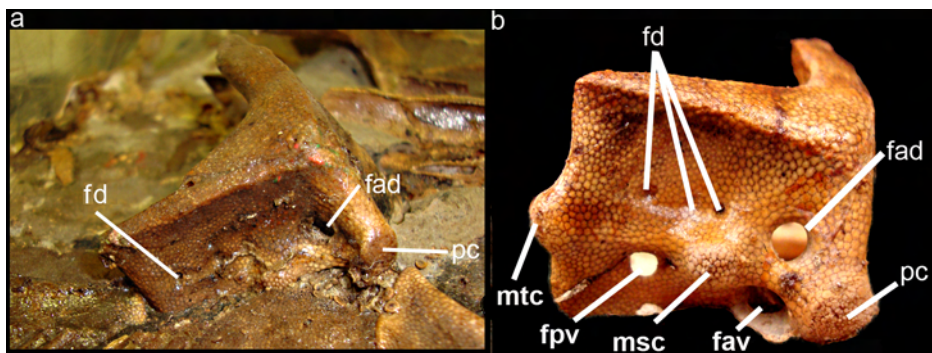


Figura 28: Vista lateral escápulocoracóide †*Iansan beurleni*. **a** GP/ sem número; **b** AMNH FF19091. Lista de abreviações no Anexo.

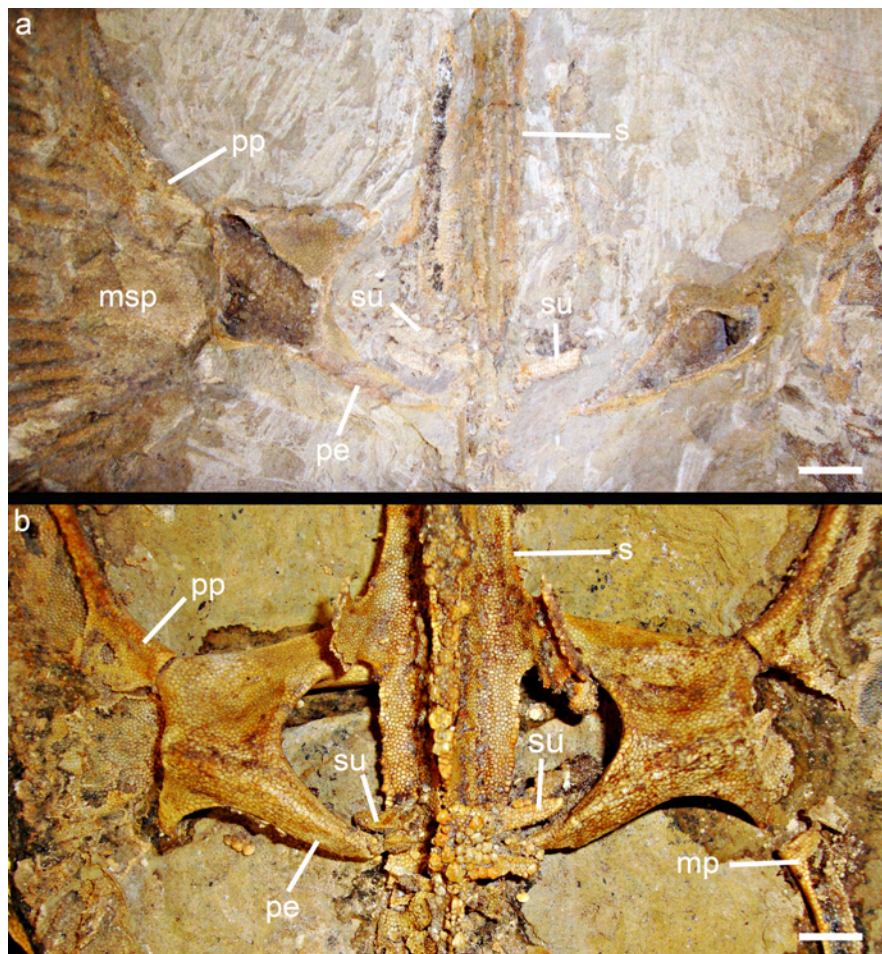


Figura 29: Detalhe da região da cintura peitoral em vista dorsal de †*Iansan beurleni*. a GP/2E 7726; b AMNH FF19092. Escala: 1cm. Lista de abreviações no Anexo.



Figura 30: Radiografias cintura peitoral. **a** *Rhinobathos horkelii*; **b** *Zapteryx brevirostris*; **c** *Zanobatus schoenleinii*. Escala: 1cm.

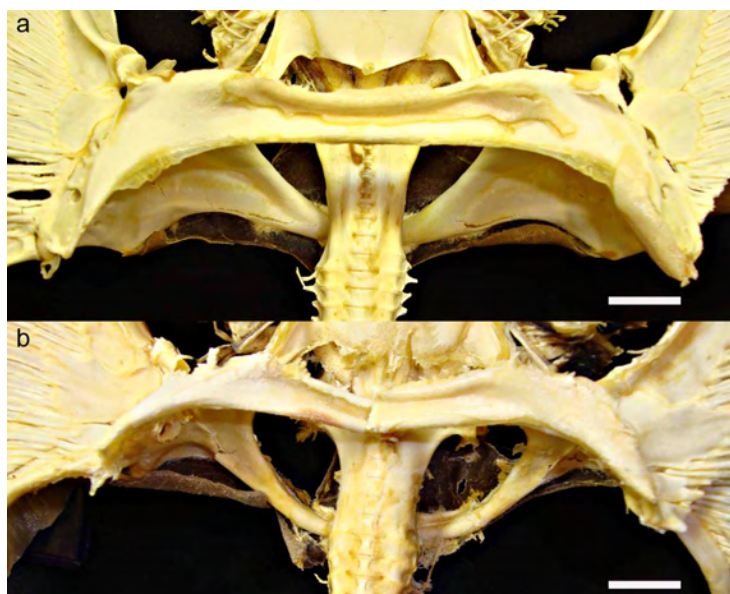


Figura 31: Cintura peitoral, vista ventral. **a** *Trygonorrhina* sp., **b** *Aptychotrema vincentiana*. Escala: 0,5cm.

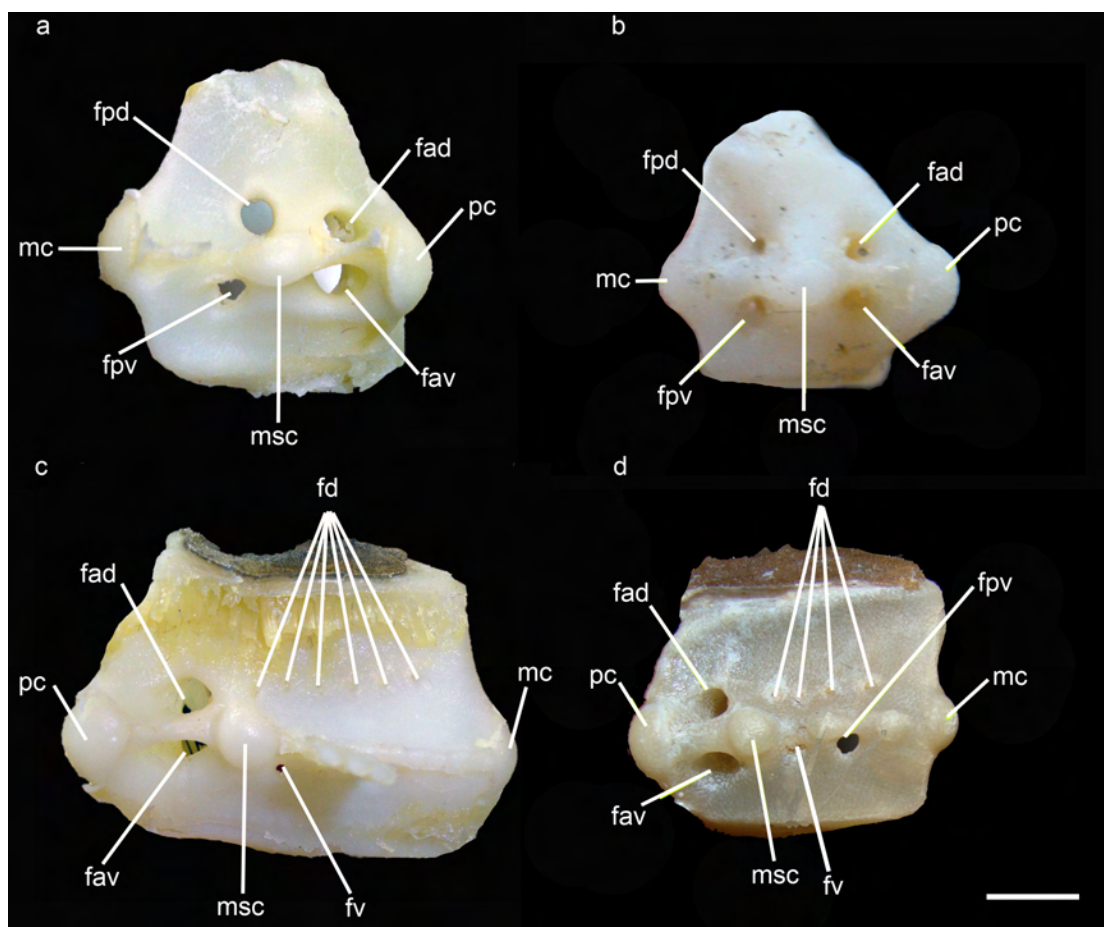


Figura 32: Vista lateral da escápulocoracóide. **a** *Aptychotrema vincentiana*; **b** *Rhinobatos horkelii*; **c** *Trygonorrhina* sp; **d** *Zapteryx brevirostris*. Escala: 1cm. Lista de abreviações no Anexo.

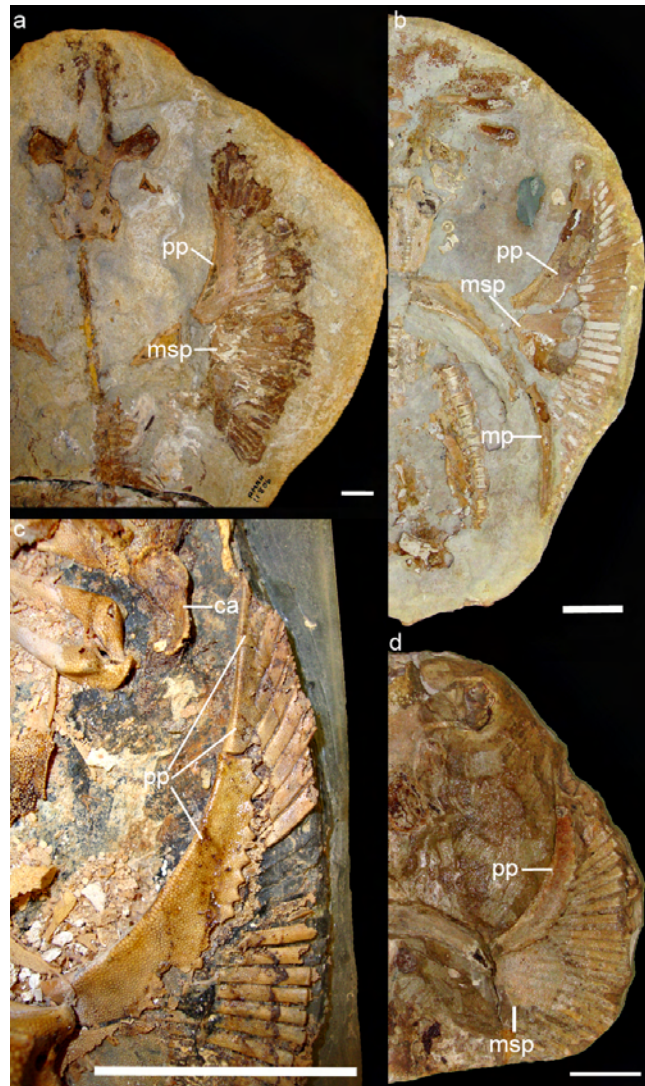


Figura 33: Nadadeira peitoral †*Iansan beurleni*. **a** AMNH FF11806 escala: 2cm; **b** GP/2E2273 escala: 1cm; **c** AMNH FF19091 escala: 4cm; **d** MN 5943 escala: 1cm. Lista de abreviações no Anexo.

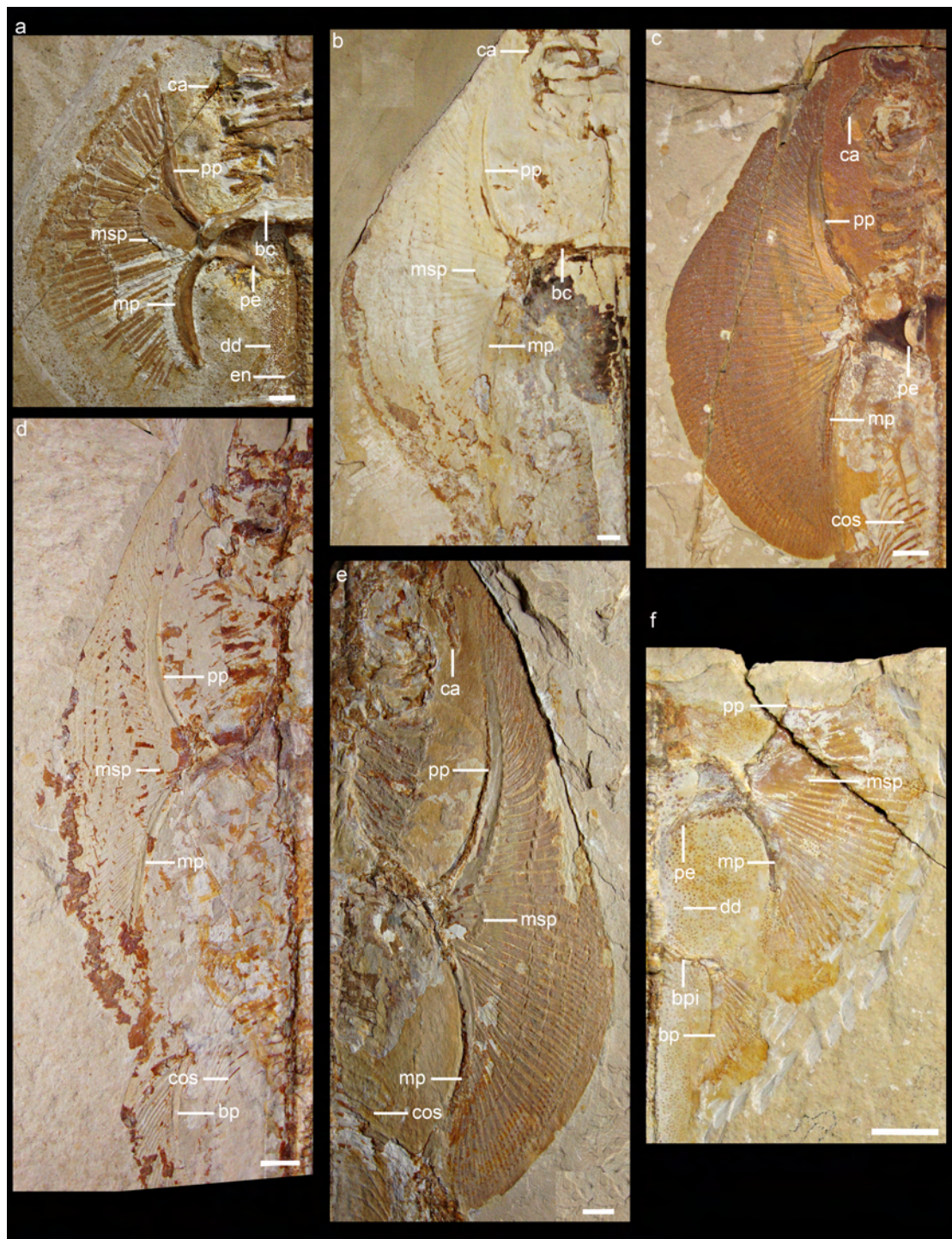


Figura 34: Nadadeiras peitorais. **a** †*Spathobatis bugesiacus*; **b** †*Rhinobatos' grandis*; **c** †*Rhinobatos' hakelensis* (holótipo); **d** †*Rhinobatos' maronita*; **e** †*Rhinobatos' hakelensis*; **f** †*Asterodermus platypterus*. Escala: 1cm. Lista de abreviações no Anexo.

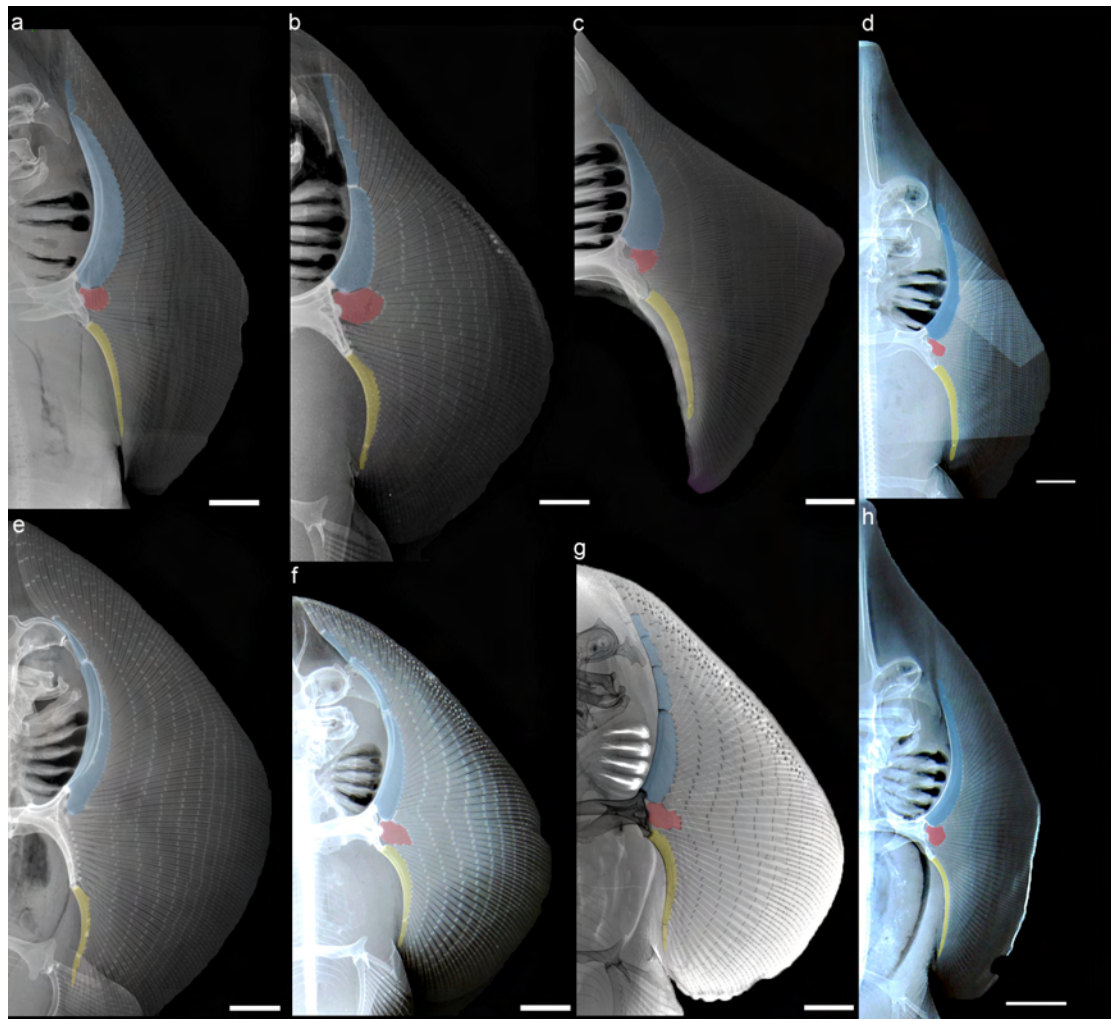


Figura 35: Radiografias das nadadeiras peitorais de raias-viola viventes. **a** *Rhinobatos horkelii* escala: 1cm; **b** *Zapteryx brevirostris* escala: 1cm; **c** *Rhynchobatus laevis*. escala: 3cm; **d** *Rhinobatos formosensis* escala: 1cm; **e** *Zanobatos schoenleinii* escala: 1cm; **f** *Platyrrhina tangi* escala: 1,3cm; **g** *Platyrrhinoidis triseriata* escala: 0,5cm; **h** *Rhinobatos schlegelii* escala: 1cm. Marcação de cores: azul – proptério, vermelho-mesoptério e amarelo-metapterío.

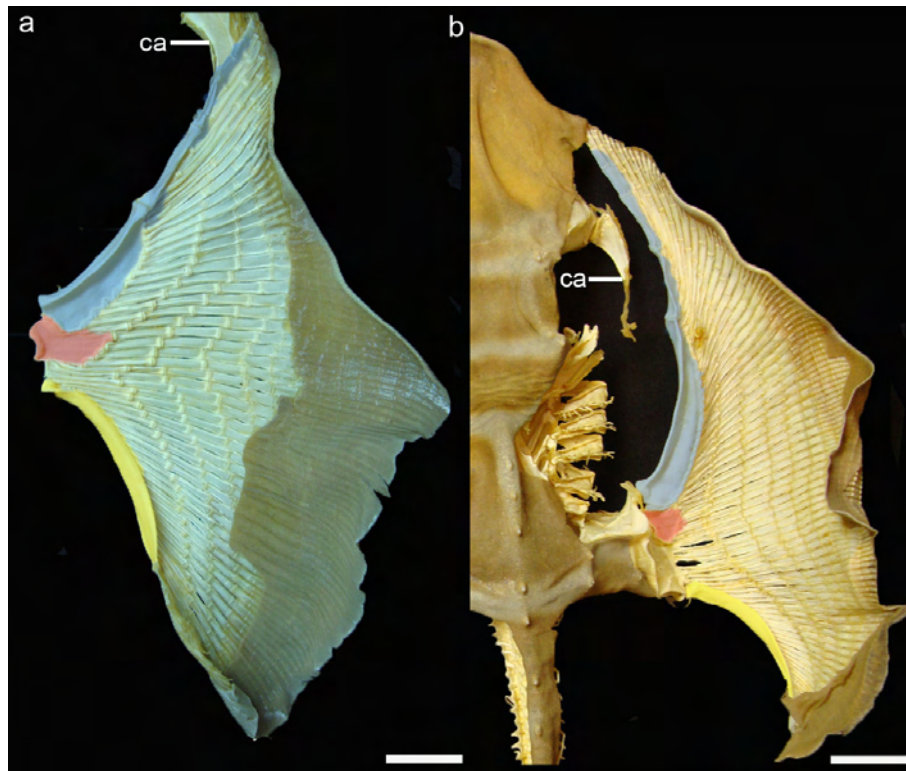


Figura 36: Nadadeira peitoral. **a** *Aptychotrema vincentiana* escala: 0,7cm; **b** *Trygonorrhina* sp escala: 3cm. Marcação de cores: azul – propterígio, vermelho-mesopterígio e amarelo-metapterígio. Lista de abreviações no Anexo.

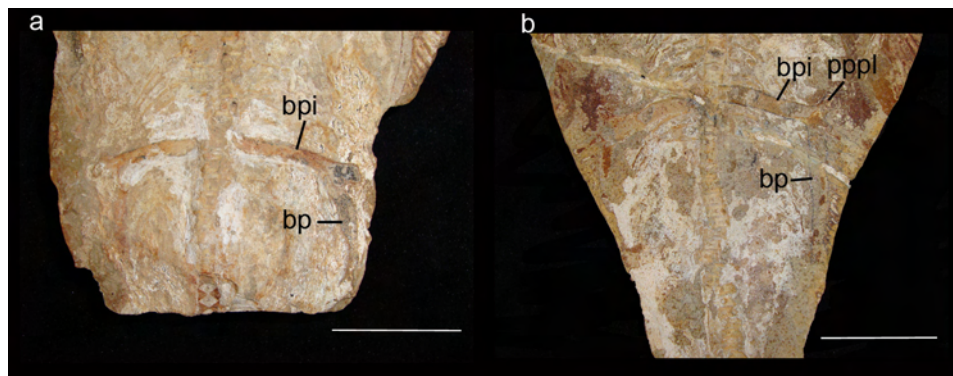


Figura 37: Detalhe nadadeiras pélvicas parciais de †*Iansan beurleni*. **a** AMNH FF 11804 escala: 3cm; **b** AMNH FF 12664 escala: 5cm. Lista de abreviações no Anexo.



Figura 38: Cinturas e nadadeiras pélvicas parciais. **a** †*Belemnobatis sismondae*; **b** †*Britobatos primarmatus*; **c** †*Rhinobatos' maronita*; **d** †*Rhinobatos' latus*; **e** †*Spathobatis burgesiacus*; **f** †*Rhinobatos' whitfieldi*; **g** †*Spathobatis burgesiacus*. Escala 1cm. Lista de abreviações no Anexo.

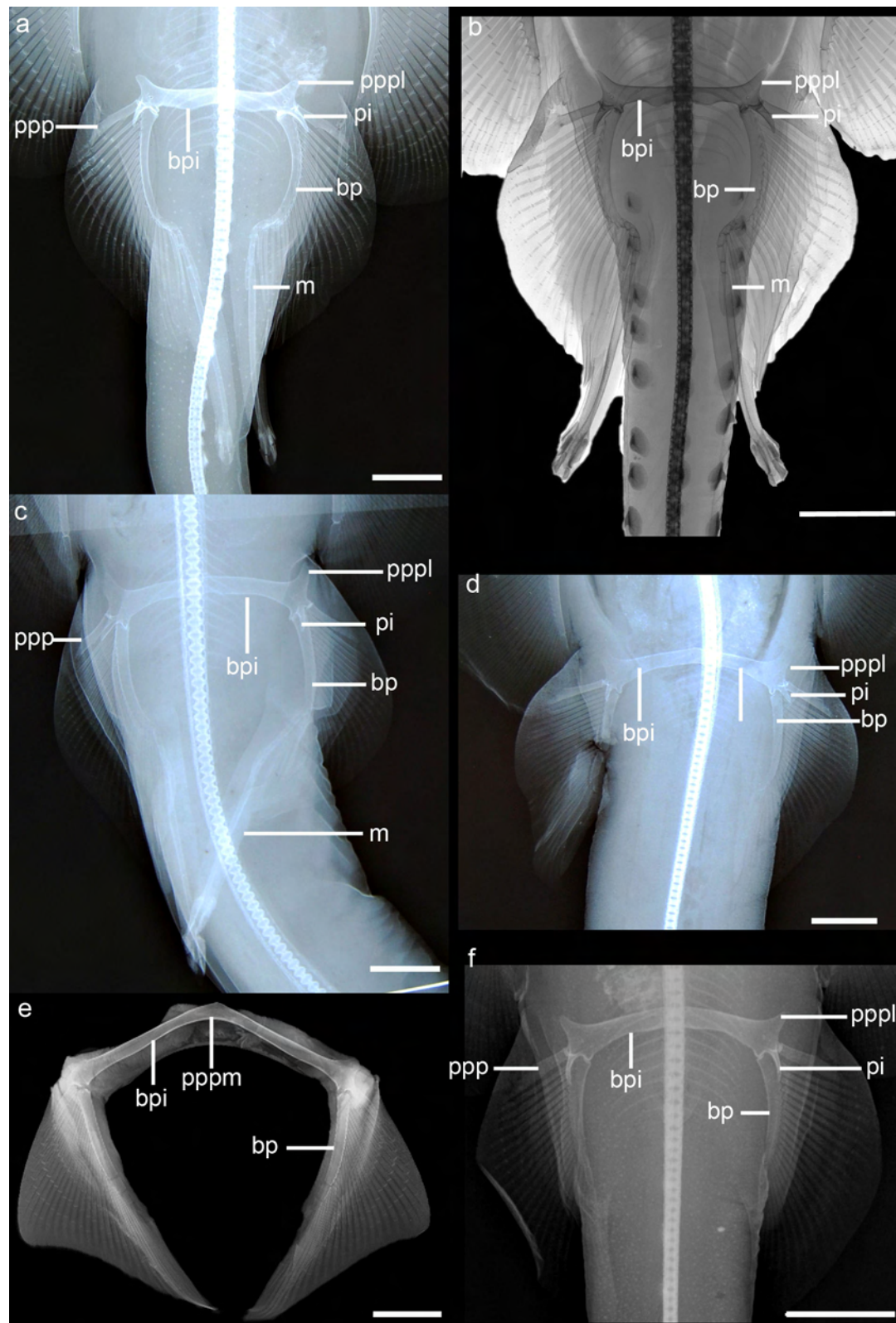


Figura 39: Radiografias de cinturas e nadadeiras pélvicas de raias-viola viventes. **a** *Platyrrhina tangi*; **b** *Platyrrhinoidis triseriata*; **c** *Rhinobatos formosensis*; **d** *Rhinobatos schlegelii*; **e** *Rhynchobatus laevis*; **f** *Zapteryx brevirostris*. Escala 2cm. Lista de abreviações no Anexo.

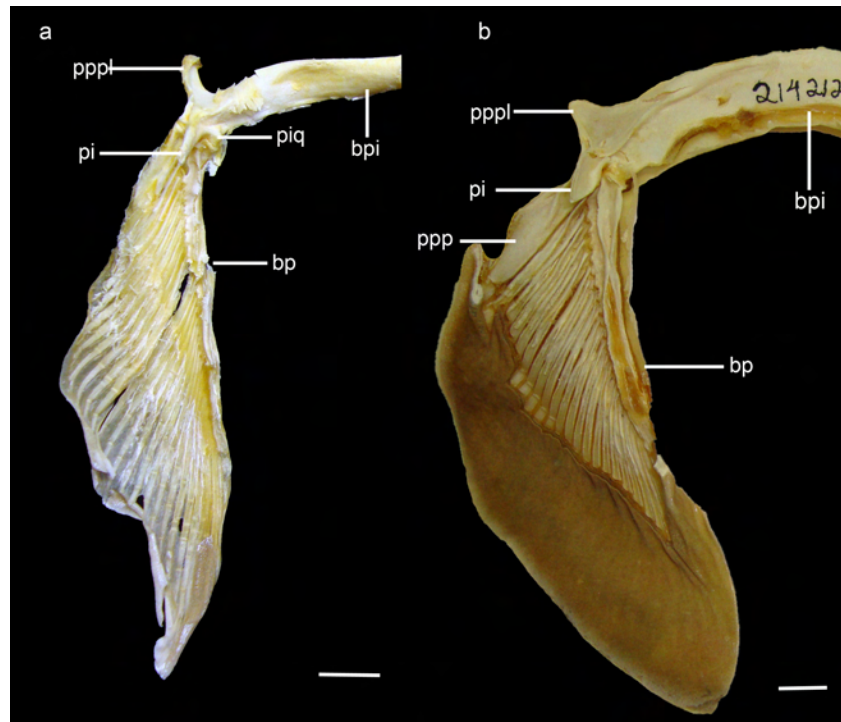


Figura 40: Região distal da cintura pélvica e nadadeira pélvica. **a** *Aptychotrema vincentiana*; **b** *Trygonorrhina* sp. Escala: 1cm. Lista de abreviações no Anexo.



Figura 41: Detalhe mixopterígio de †*Iansan beurleni* GP/2E2274. a vista geral das cartilagens preservadas; b detalhe região distal. Escala: 0,7 cm. Lista de abreviações no Anexo.



Figura 42: Detalhe mixopterígio de †*Iansan beurleni* MBf. 12425o. Escala: 5cm. Lista de abreviações no Anexo.

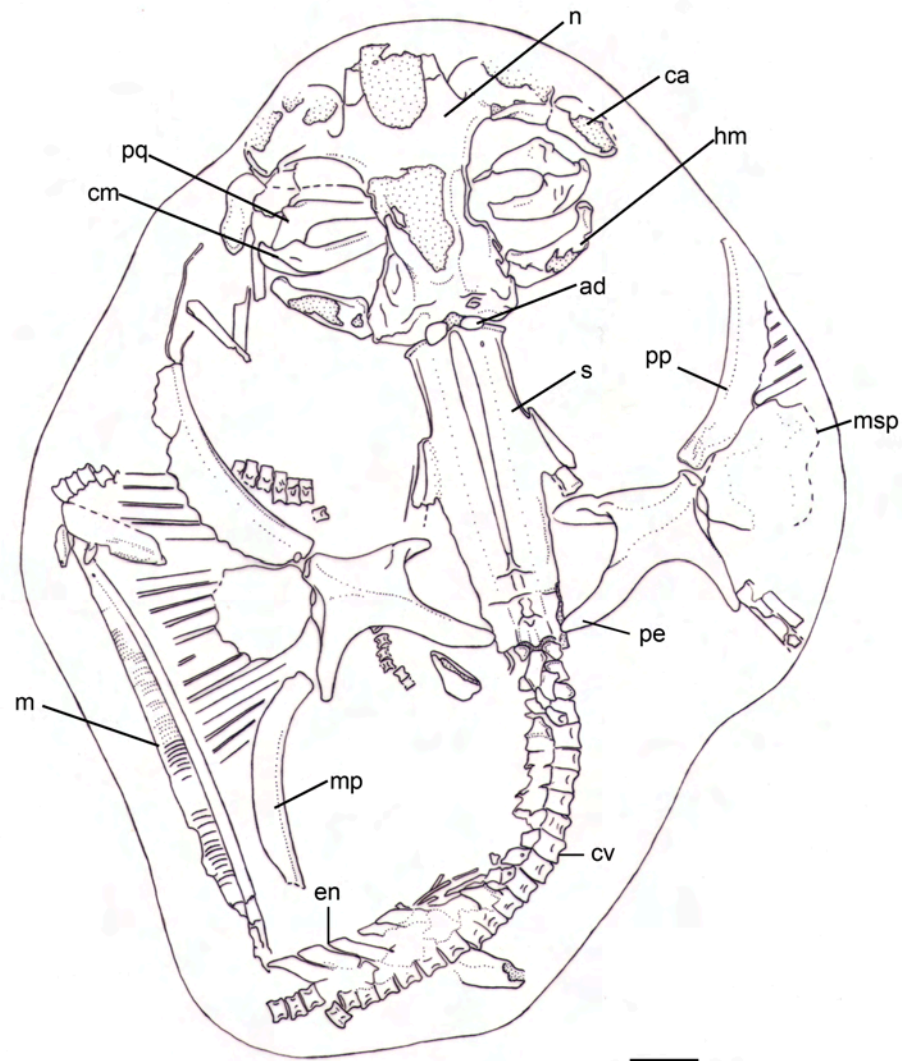


Figura 43: Representação esquemática do exemplar GP/2E2274. Lista de abreviações no Anexo.

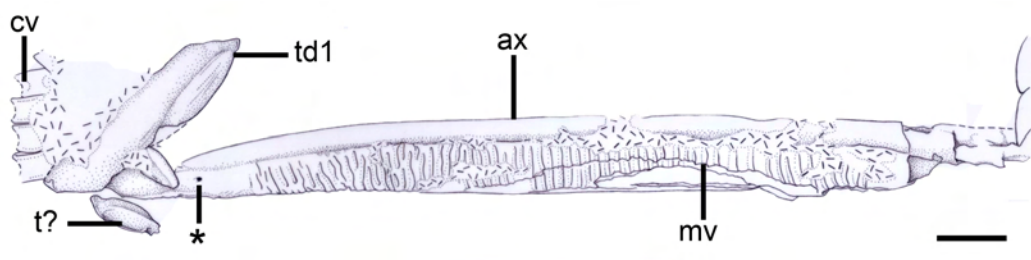


Figura 44: Representação esquemática do mixopterígio preservado em GP/2E2274. Escala: 0,9cm. Lista de abreviações no Anexo.

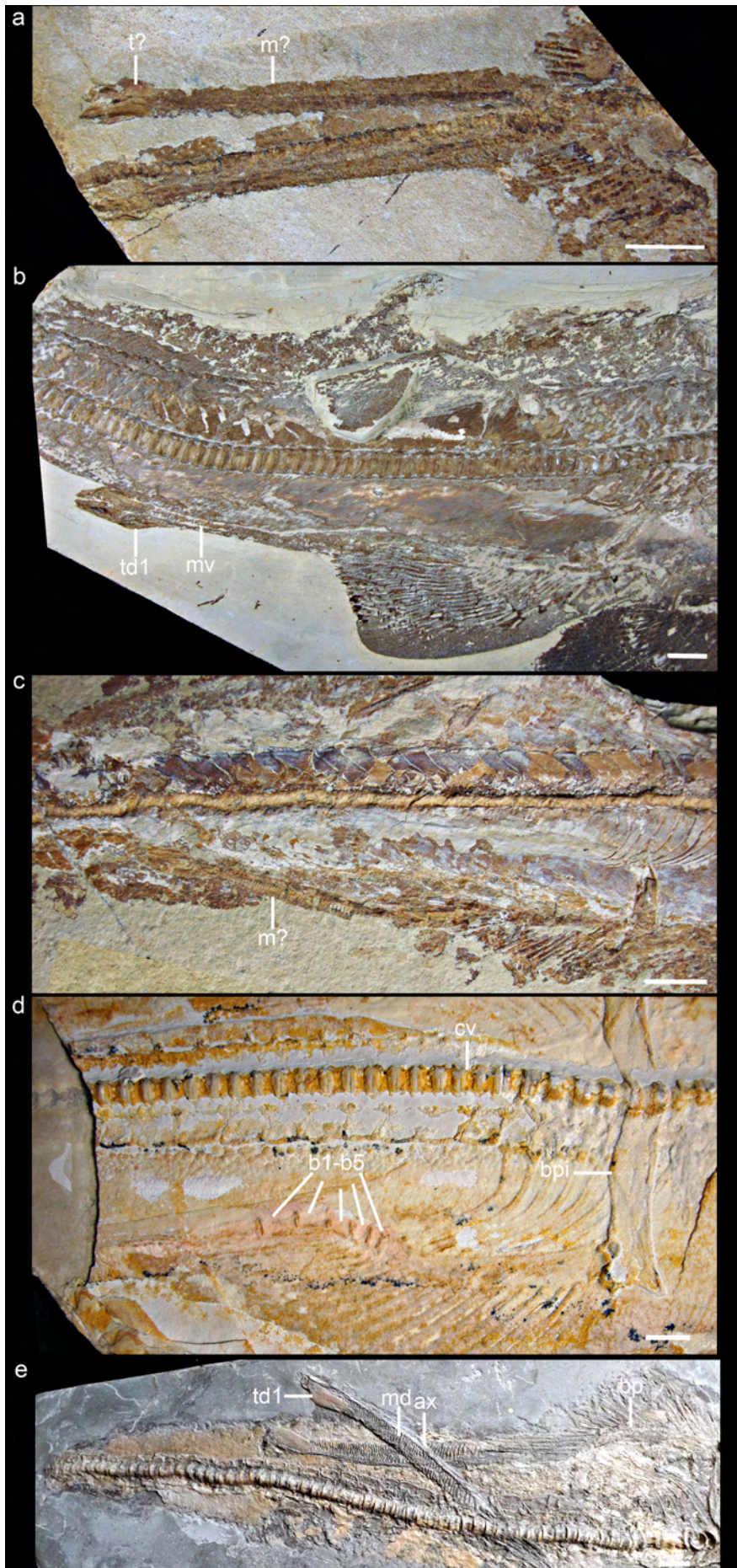


Figura 45: Mixopterígios parciais. **a** †*Pararaja expansa*; **b** †*Rhinobatos intermedius*; **c** †*Rhinobatos maronita*; **d** †*Spathobatis bugesiacus*; **e** espécie indeterminada K1894. Escala 1cm. Lista de abreviações no Anexo.

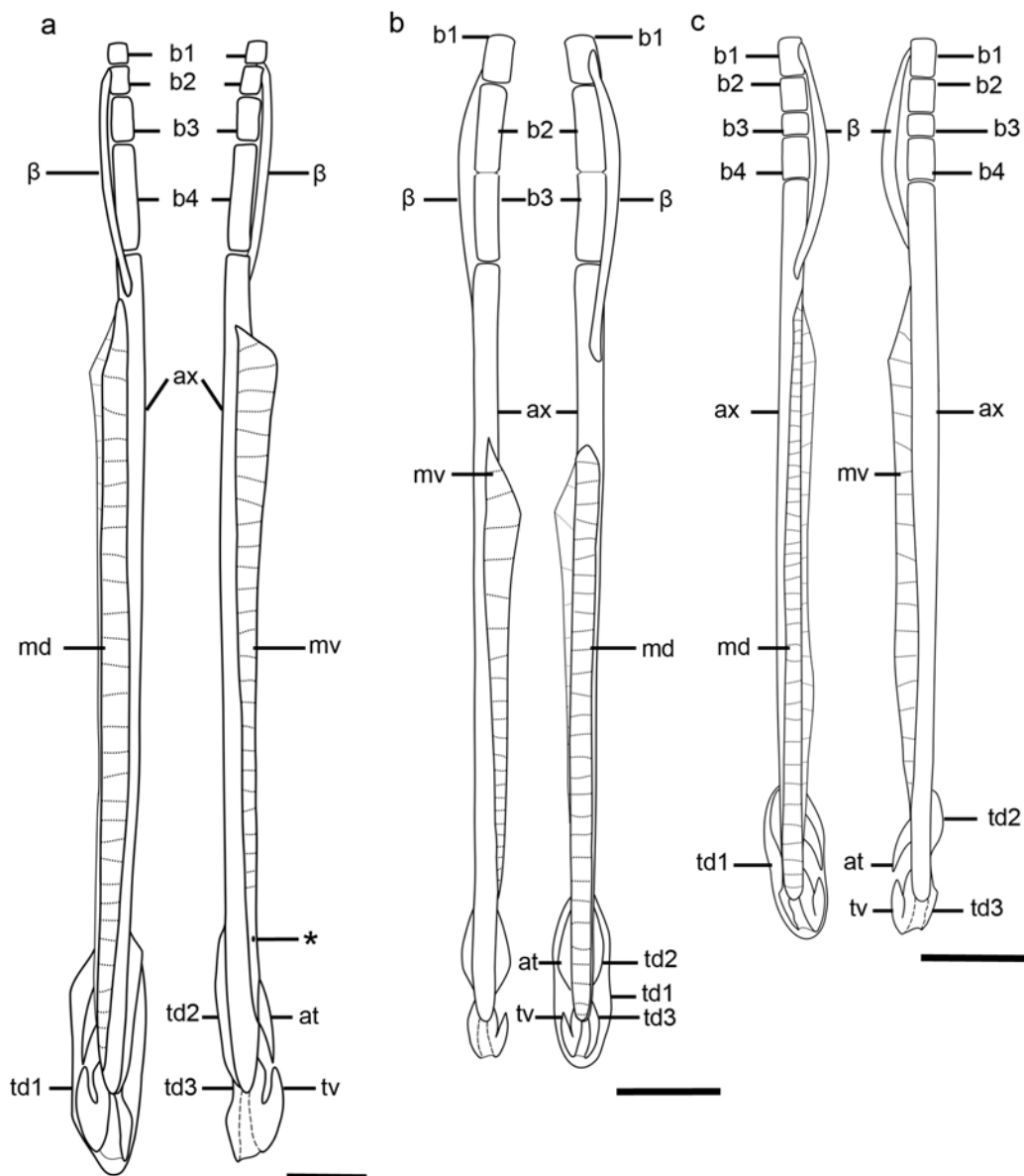


Figura 46: Representação esquemática dos mixopterígios de raias-violas viventes. **a** *Aptychotrema vincentiana*; **b** *Rhinobatos horkelii*; **c** *Rhinobatos percellens*. Escala: 1cm. Lista de abreviações no Anexo.

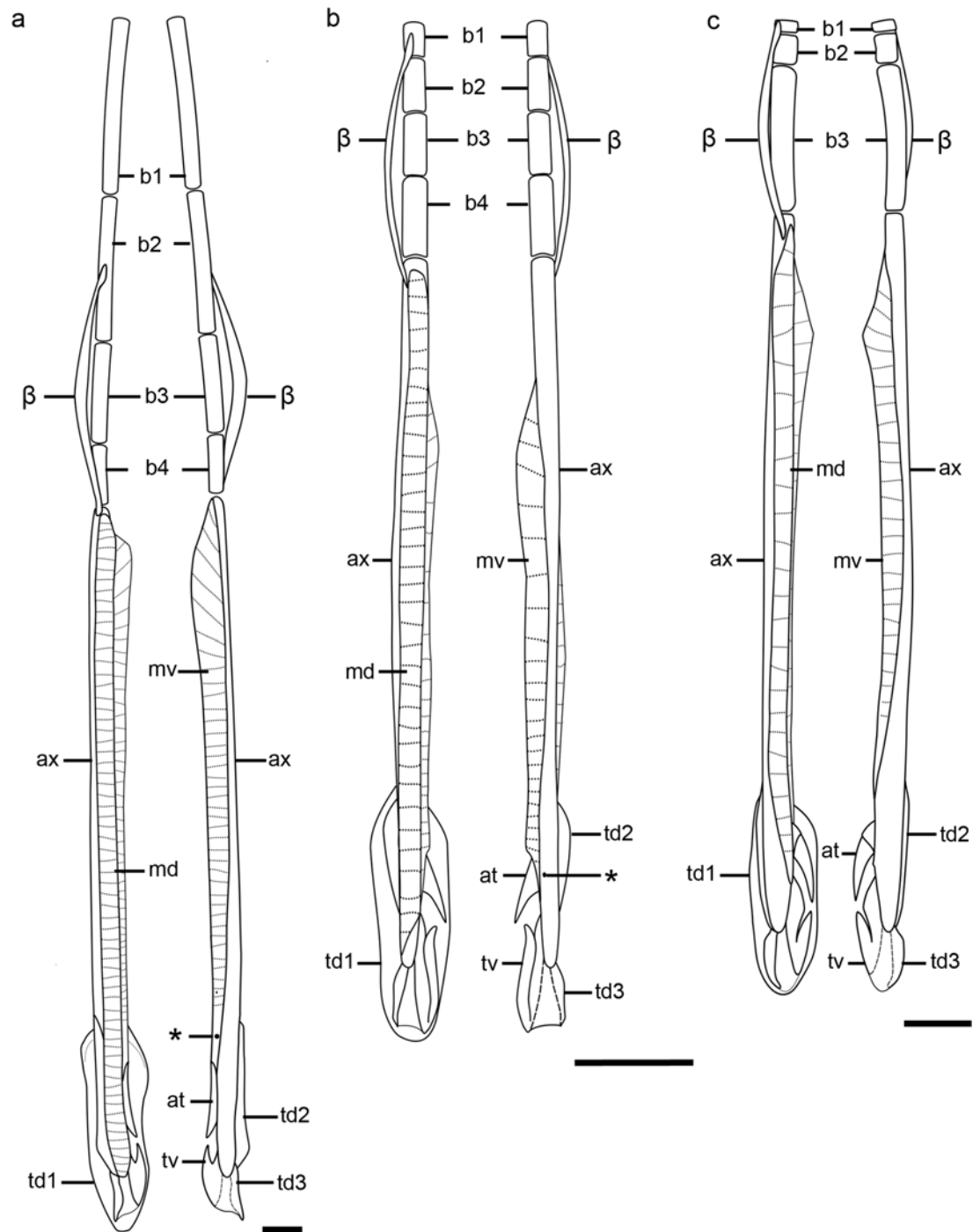


Figura 47: Representação esquemática dos mixopterígios de raias-violas viventes. **a** *Rhynchobatus australiae*; **b** *Zapteryx brevirostris*; **c** *Trygonorrhina dumerilii*. Escala: 1cm. Lista de abreviações no Anexo.

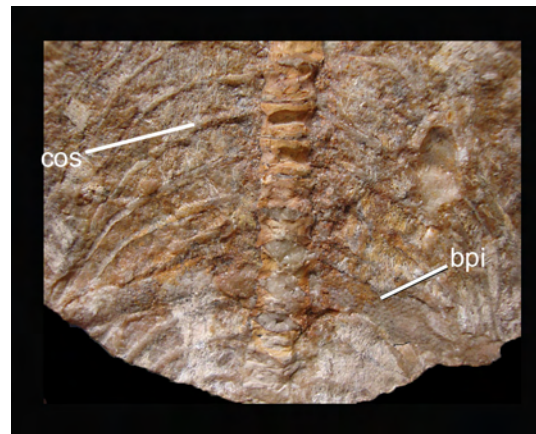


Figura 48: Região posterior com costelas e parte da cintura pélvica †*Iansan beurleni*. Lista de abreviações no Anexo.

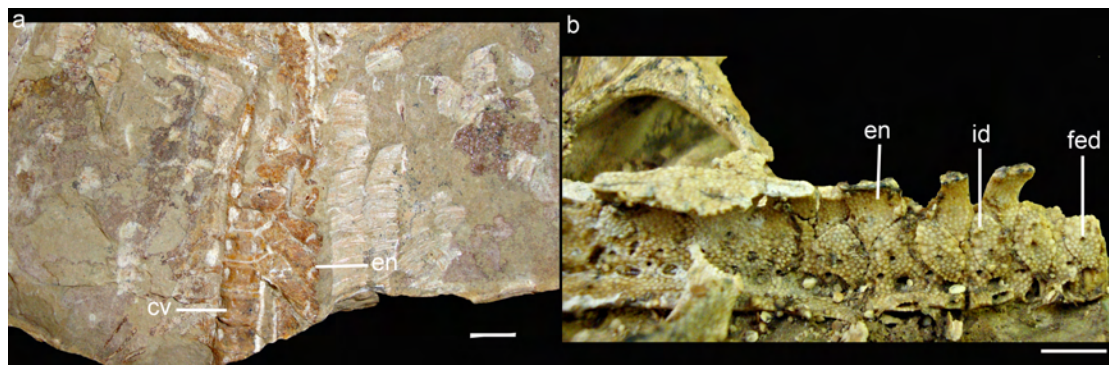


Figura 49: Região posterior à cartilagem sinarcual em †*Iansan beurleni*. **a** AMNH FF 11802, vista dorsal, escala: 1cm; **b** AMNH FF 11993, vista lateral, escala: 0,5cm. Lista de abreviações no Anexo.



Figura 50: Distribuição das costelas. **a** †*Rhinobatos' latus*; **b** †*Rhinobatos' maronita*. Escala 2cm. Lista de abreviações no Anexo.

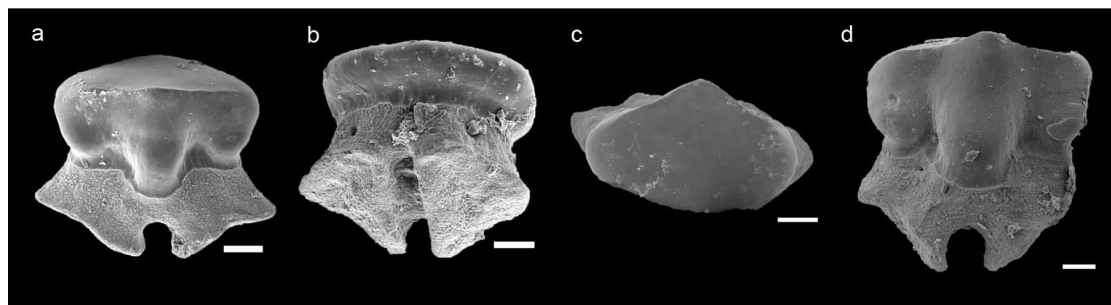


Figura 51: Dentes de †*Iansan beurleni*. **a** vista lingual; **b** vista labial; **c** vista oral; **d** vista labial. Escala: 50µm

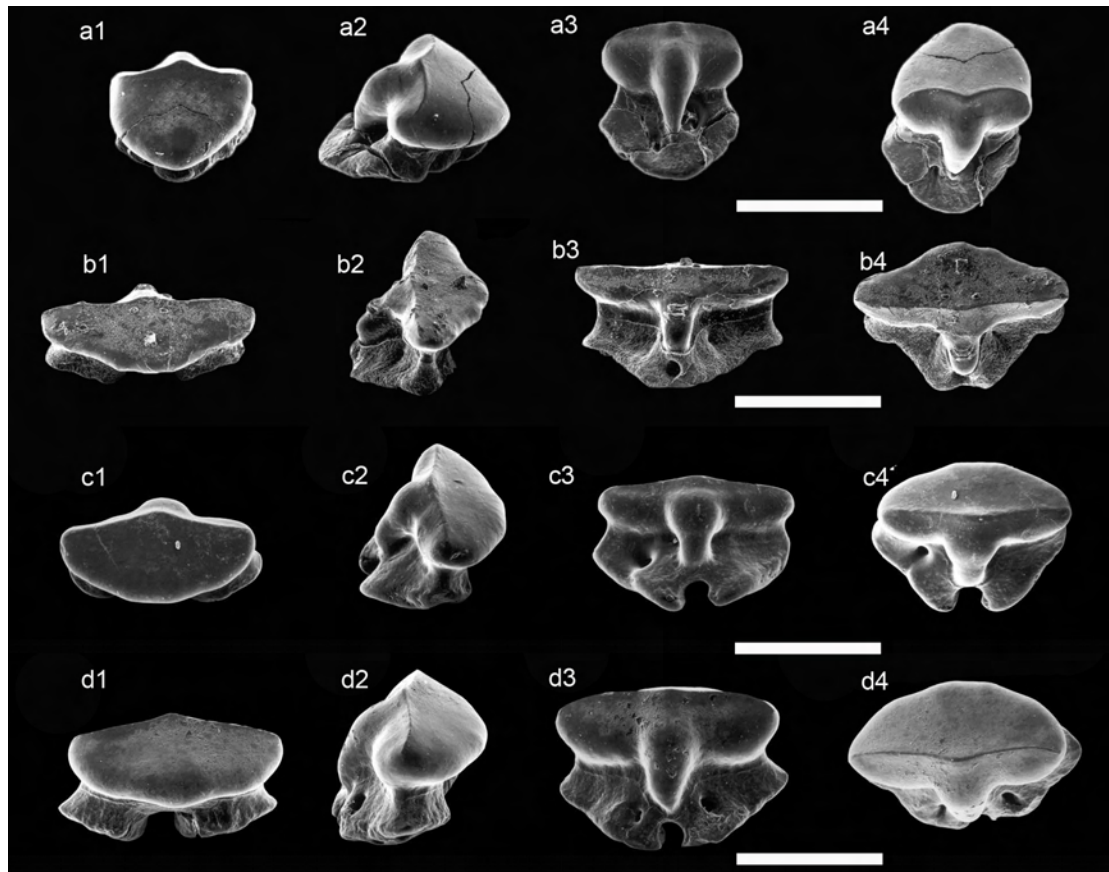


Figura 52: Dentes de †*Asterodermus* sp. Modificado de Thies & Leidner, 2011

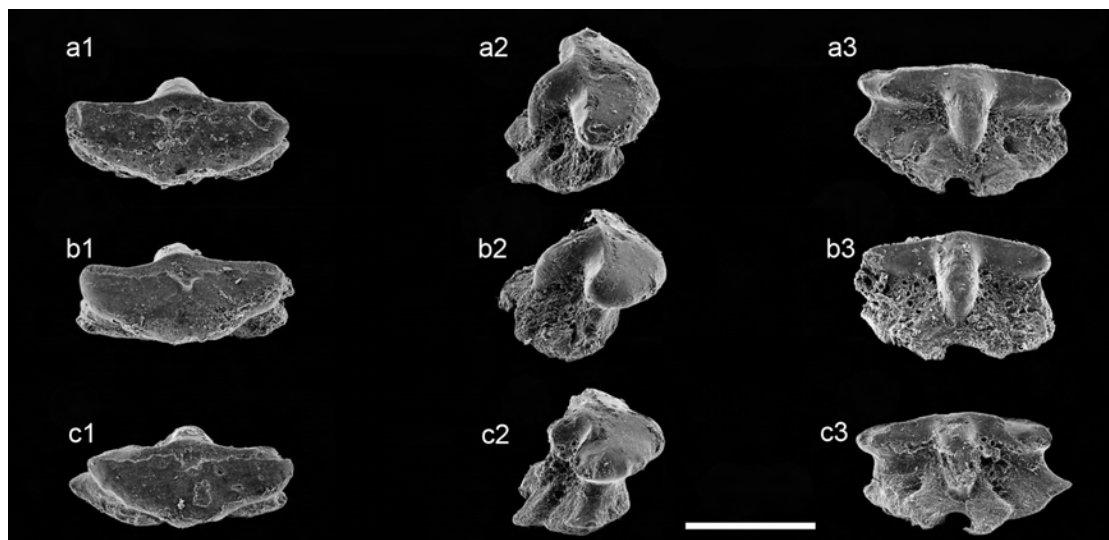


Figura 53: Dentes de †*Belemnobatis sismondiae*. Retirado de Thies & Leidner, 2011.

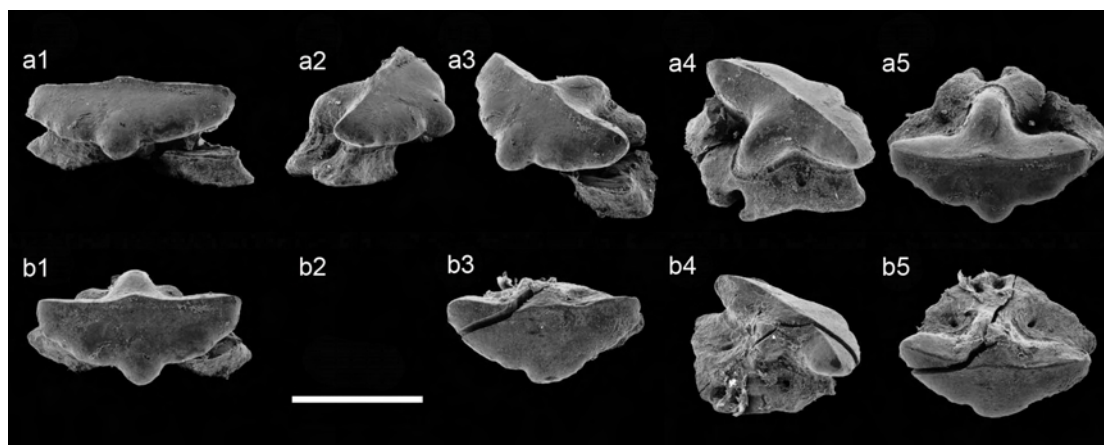


Figura 54: Dentes de †*Spathobatis bugesiacus*. Retirado de Thies & Leidner, 2011.

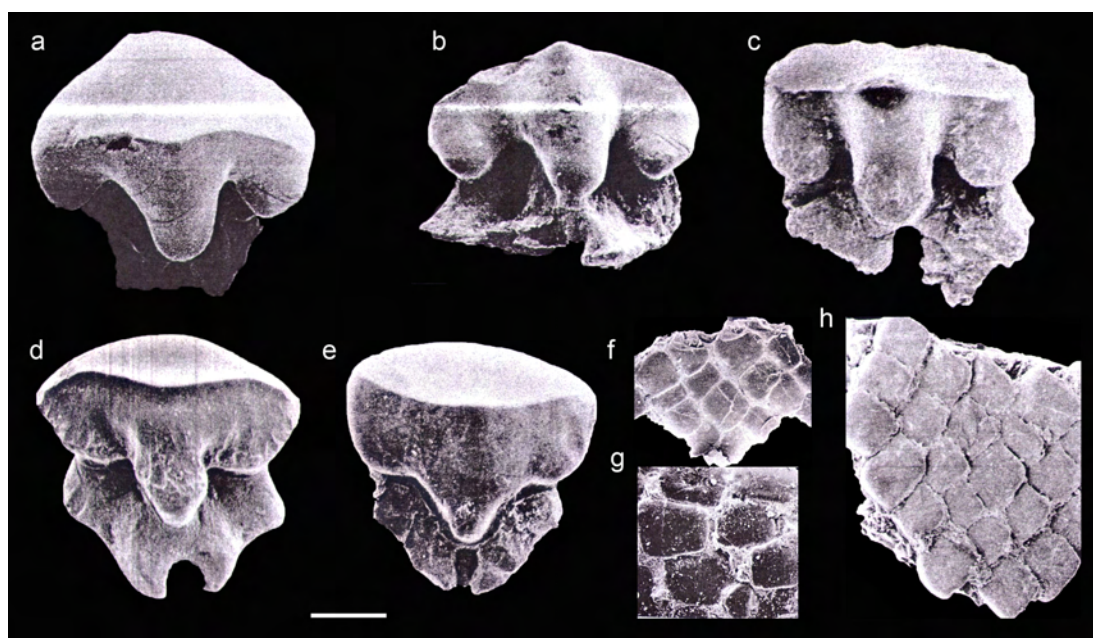


Figura 55: Dentes e dentículos dérmicos fósseis de espécies proveniente do Cretáceo do Líbano. **a, b** †*Britobatos primarmatus*; **c** †*Rhinobatos* *tenuirostris*; **d** †*Rhinobatos* *intermedius*; **e** †*Rhinobatos* *hakeiensis*; **f** dentículos dérmicos de †*Rhinobatos* *hakeiensis*; **g**, dentículos dérmicos de †*Rhombopterygia rajoides*, **h**, dentículos dérmicos de †*Rhinobatos* *latus*. Retirado de Cappetta, 1980. Escala 100µm.

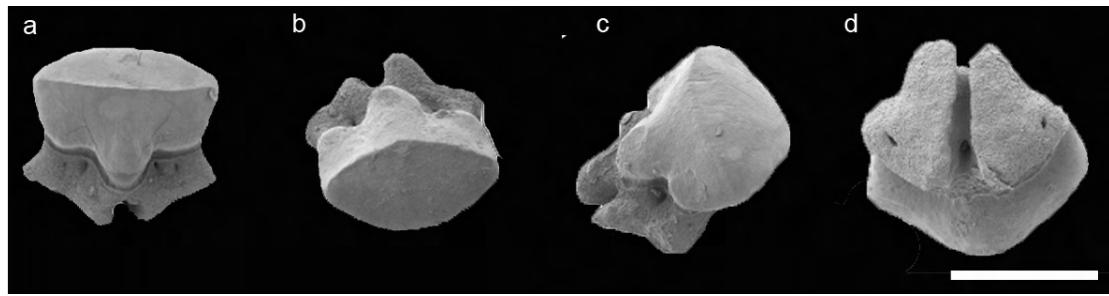


Figura 56: Dentes de †*Tingitanius tenuimandibulus*. Modificado de Claeson *et al*, 2013 **a** vista lingual; **b** vista oral; **c** vista lateral; **d** vista basal. Escala: 50µm

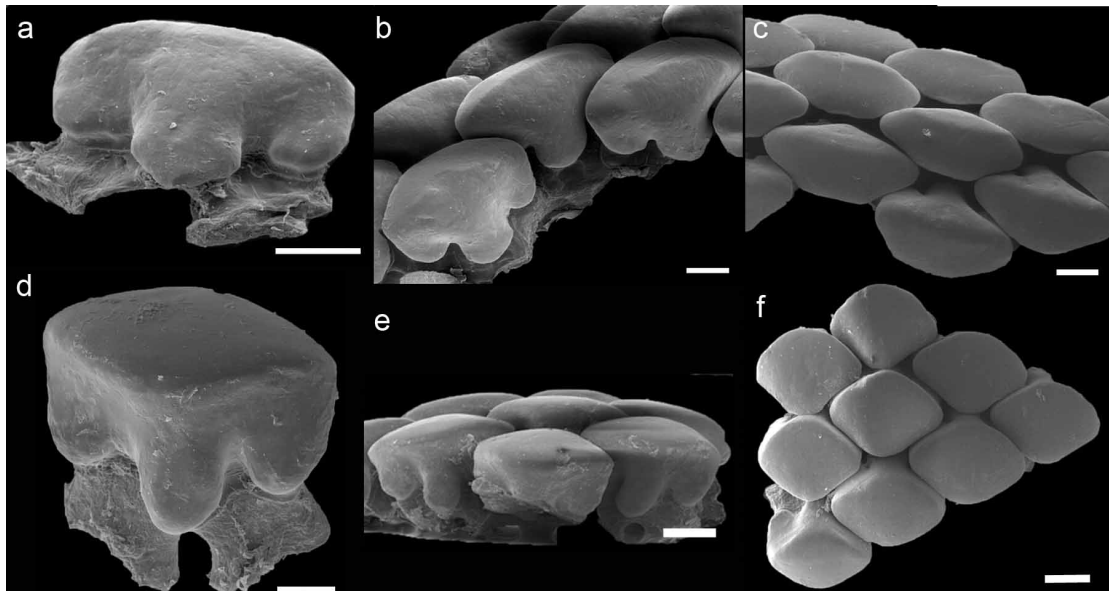


Figura 57: Dentes de raias-viola viventes. **a, b, c** *Rhinobatos horkelii*, dente isolado vista lingual, dentes articulados vista lingual, dentes articulados vista oral; **d, e, f** *Zapteryx brevirostris*, dente isolado vista lingual, dentes articulados vista lingual, dentes articulados vista oral. Escala: 200µm.

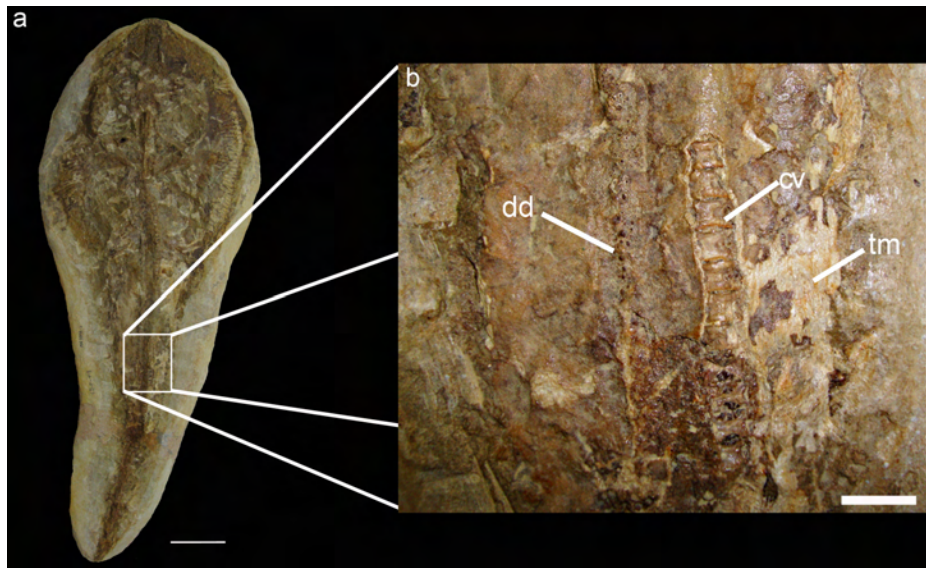


Figura 58: †*Iansan beurleni*. **a** exemplar MN-5812-V escala: 4cm; **b** detalhe escala: 1cm. Lista de abreviações no Anexo

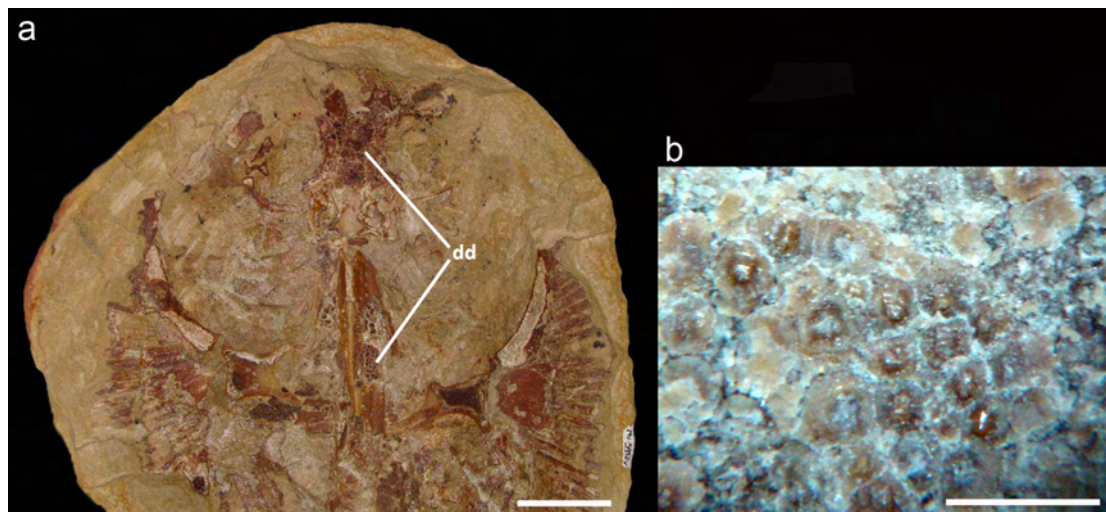


Figura 59: †*Iansan beurleni*. **a** exemplar MN-5842-V escala: 2cm; **b** detalhe: dentículos dérmicos dorsais da região do neurocrânio escala: 3mm. Lista de abreviações no Anexo.

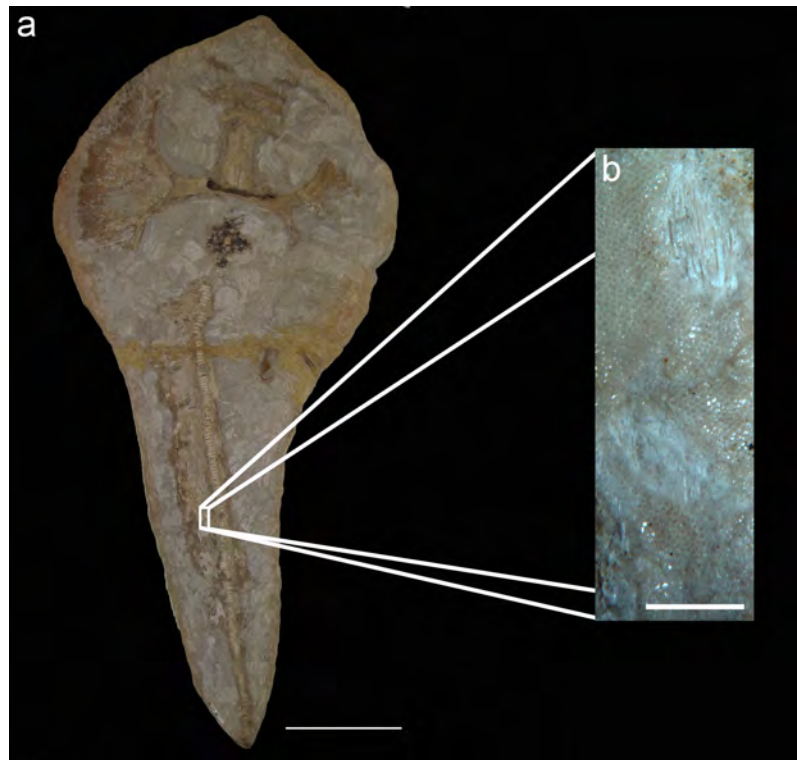


Figura 60: †*Iansan beurleni*. **a** exemplar MN5844-V escala: 10cm; **b** detalhe: dentículos dérmicos de região ventral preservados escala: 0,5cm.

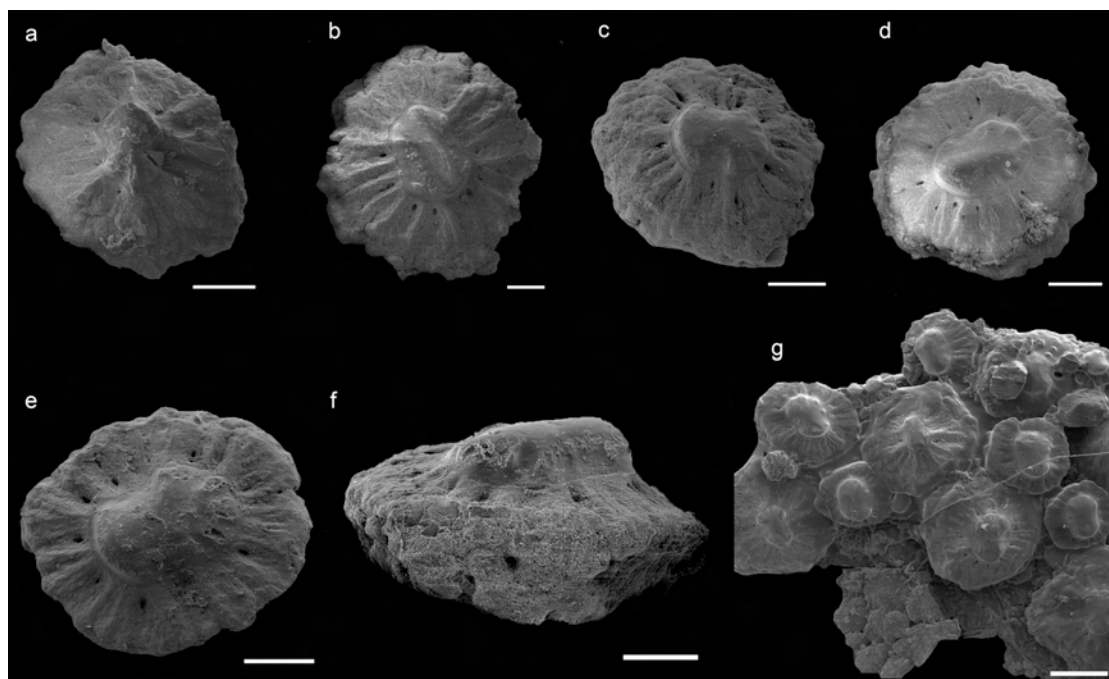


Figura 61: Dentículos da região dorsal anterior de †*Iansan beurleni*. Vista apical **a** escala: 200 μ m; **b** escala 100 μ m; **c** escala: 200 μ m; **d** escala: 200 μ m; **e** escala: 200 μ m; Vista lateral **f** escala: 200 μ m; **g** dentículos dérmicos anticulados escala: 500 μ .

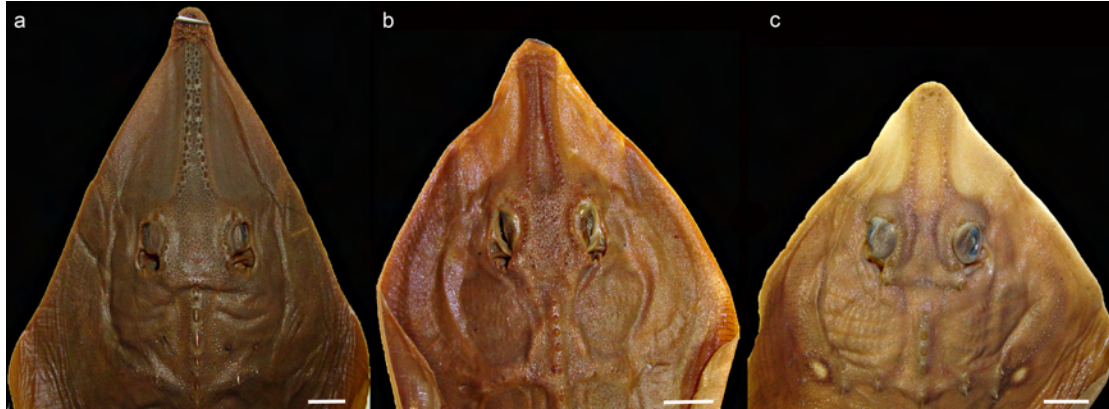


Figura 62: Padrões de distribuição dos dentículos dérmicos rostrais em táxons viventes. **a** *Rhinobatos cemiculus*; **b** *Rhinobatos rhinobatos*; **c** *Zapteryx xyster*. Escala 1cm.

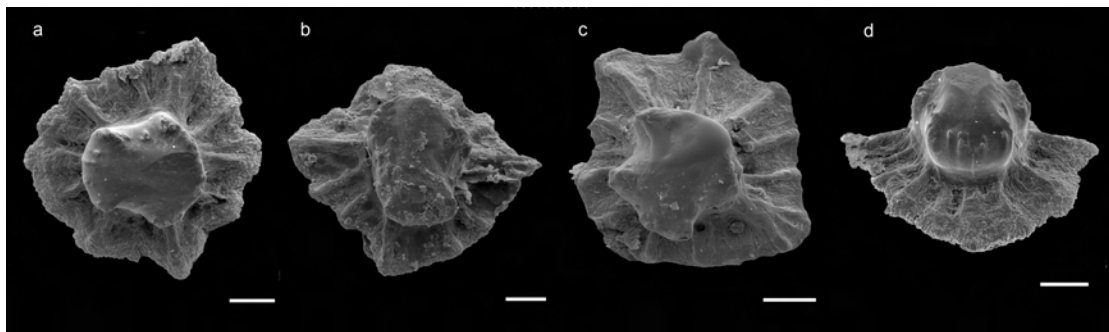


Figura 63: Dentículos da região dorsal de †*Iansan beurleni*. **a, b, c** Vista apical; **d** vista lateral. Escala 50 μ m.

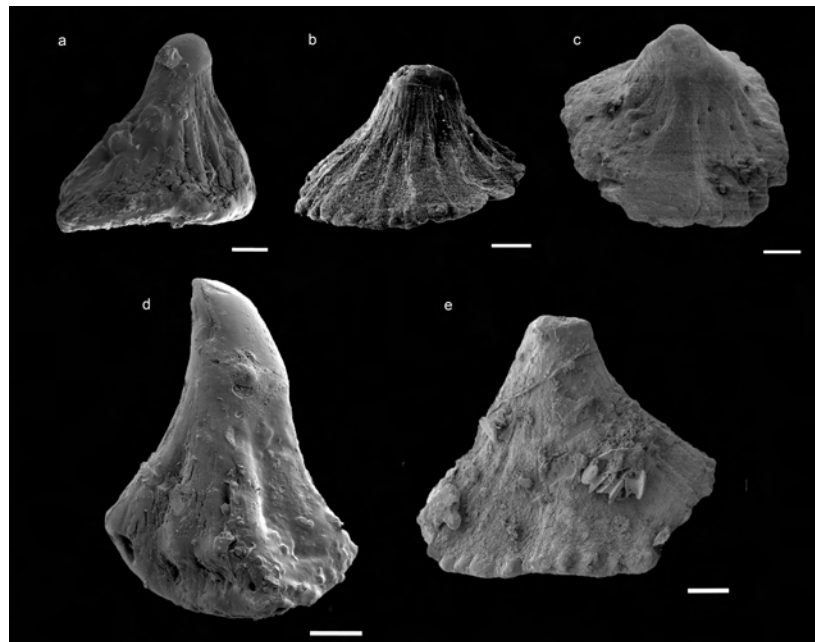


Figura 64: Dentículos dérmicos da região da margem anterior da nadadeira peitoral (série anterolateral?) de †*Iansan beurleni*. Vista lateral. Escala: 200µm.

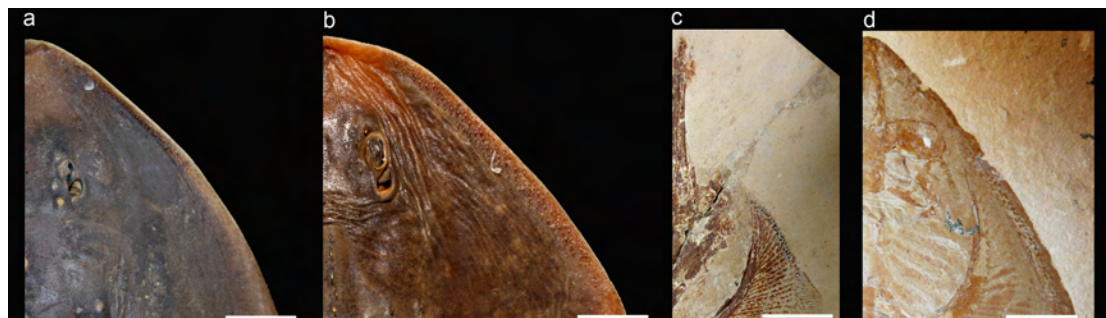


Figura 65: Detalhe dos dentículos dérmicos mais desenvolvidos da região da margem anterior da nadadeira peitoral (série anterolateral). **a** *Platyrrhina tangi* escala: 4cm; **b** *Platyrrhinoidis triseriata* escala: 2cm; **c** †*Rhinobatos* *maronita* escala: 3cm; **d** †*Rhinobatos* *whitfieldi* escala: 1,5cm.

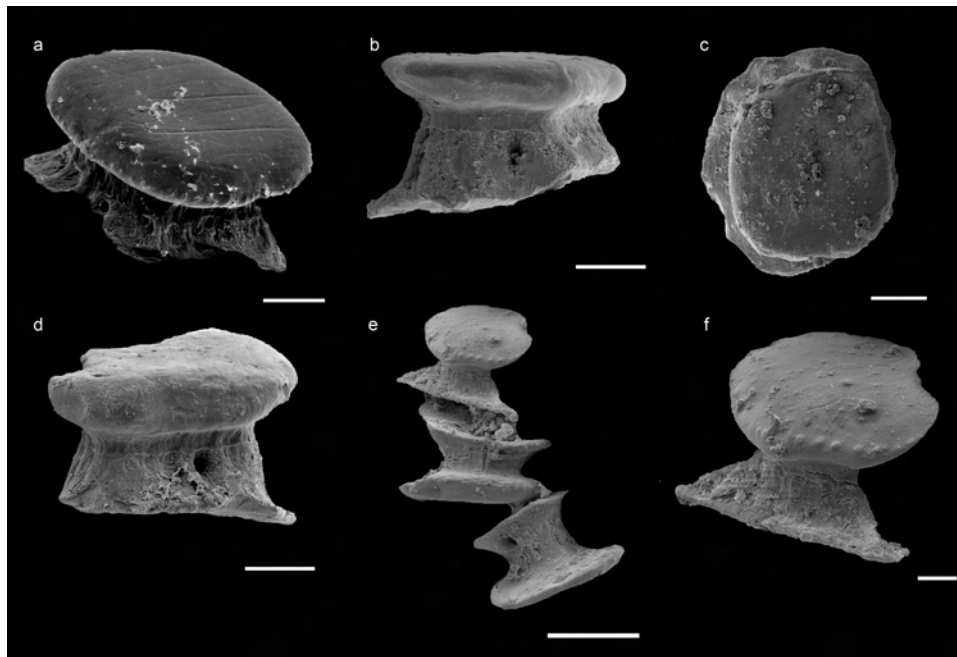


Figura 66: Dentículos da região ventral de †*Iansan beurleni*. **a** vista apical/lateral escala: 50 μ m; **b** vista lateral escala: 100 μ m; **c** vista apical escala: 100 μ m; **d** vista lateral escala: 100 μ m; **e** vista lateral escala 100 μ m; **f** vista lateral escala 20 μ m.

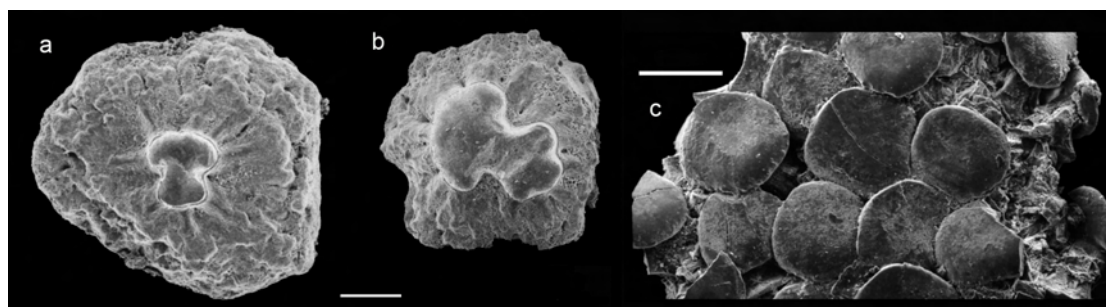


Figura 67: †*Asterodermus* sp. **a, b** dentículos dérmicos região dorsal escala: 400 μ m; **c** dentículos dérmicos articulados região ventral escala: 200 μ m. Retirado de Thies & Leidner, 2011

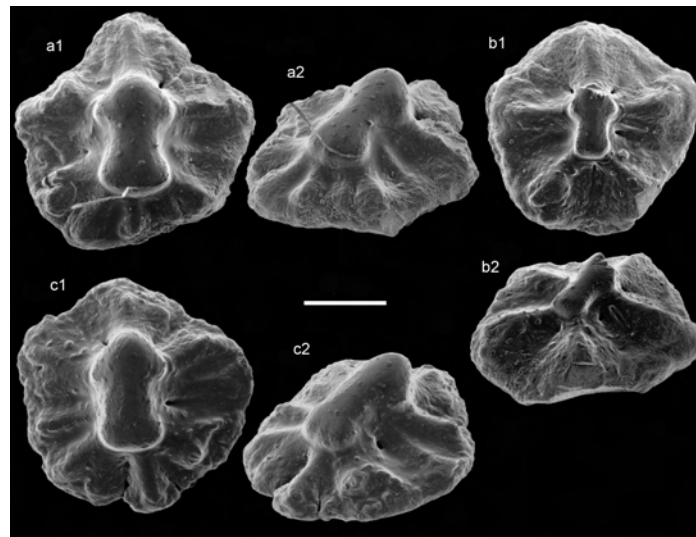


Figura 68: †*Spathobatis bugesiacus*. **a1**, **b1**, **c1** dentículos dérmicos região dorsal vista apical; **a2**, **b2**, **c2** dentículos dérmicos região dorsal vista lateral. Escala: 400µm Retirado de Thies & Leidner, 2011.

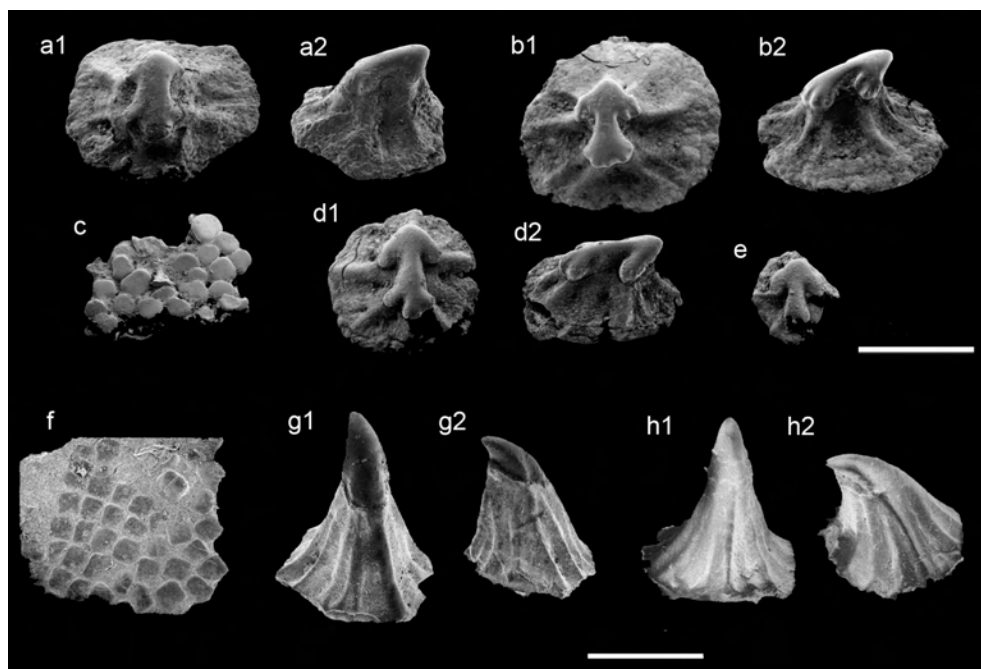


Figura 69: †*Belemnobatis sismondae*. **a1**, **b1**, **d1** dentículos dérmicos região dorsal vista apical. **a2**, **b2**, **d2** dentículos dérmicos região dorsal vista lateral; **c**, **f** dentículos dérmicos região ventral. **g1**, **g2**, **h1**, **h2** dentículos dérmicos série lateral?. Escala: 1mm. Retirado de Thies & Leidner, 2011

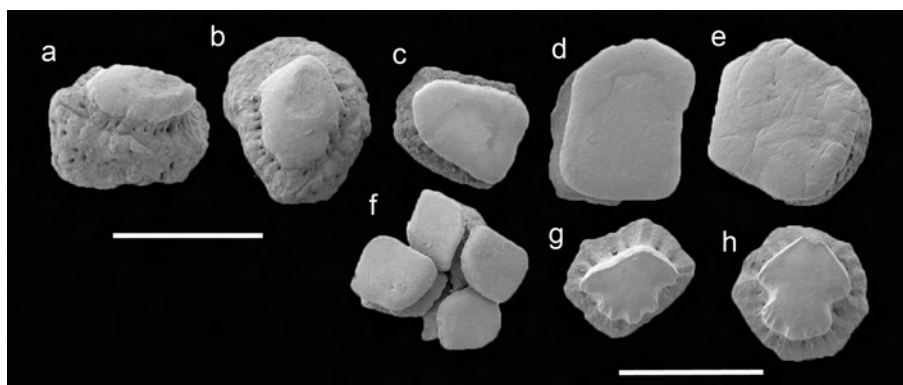


Figura 70: Morfotipos de dentículos dérmicos descritos para †*Tingitanius tenuimandibulus*. **a, b** escala 1,5mm; **c-h** escala 0,5 mm. Modificado de Claerson *et al.*, 2013.

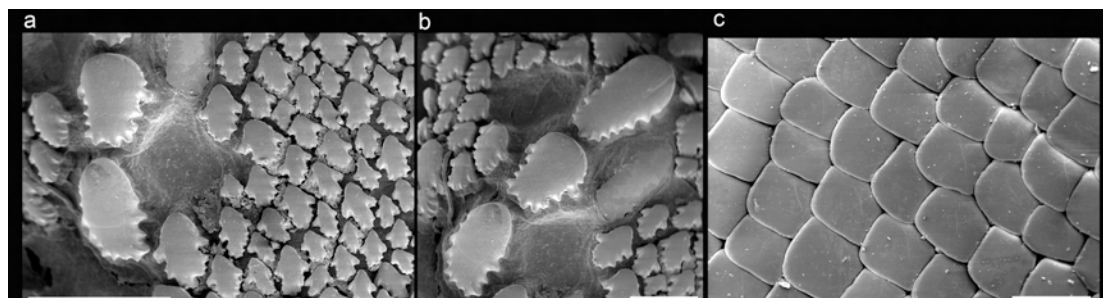


Figura 71: Dentículos dérmicos de *Rhinobatos horkelli*. **a, b** vista dorsal dos dentículos da linha média escala 1mm, 500µm; **c** vista apical dos dentículos da região ventral escala: 200µm.

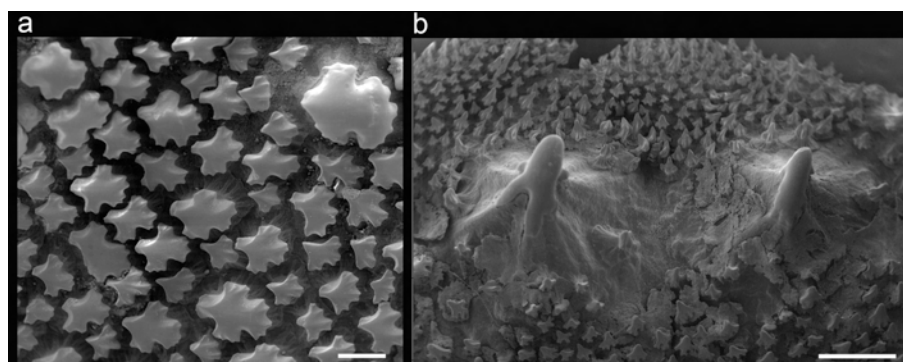


Figura 72: Dentículos dérmicos de *Zapteryx brevirostris*. **a** vista apical dos dentículos da região da cabeça escala: 200µm; **b** dentículos dérmicos mais desenvolvidos na região da margem anterior da nadadeira peitoral (série anterolateral?) escala: 1mm.

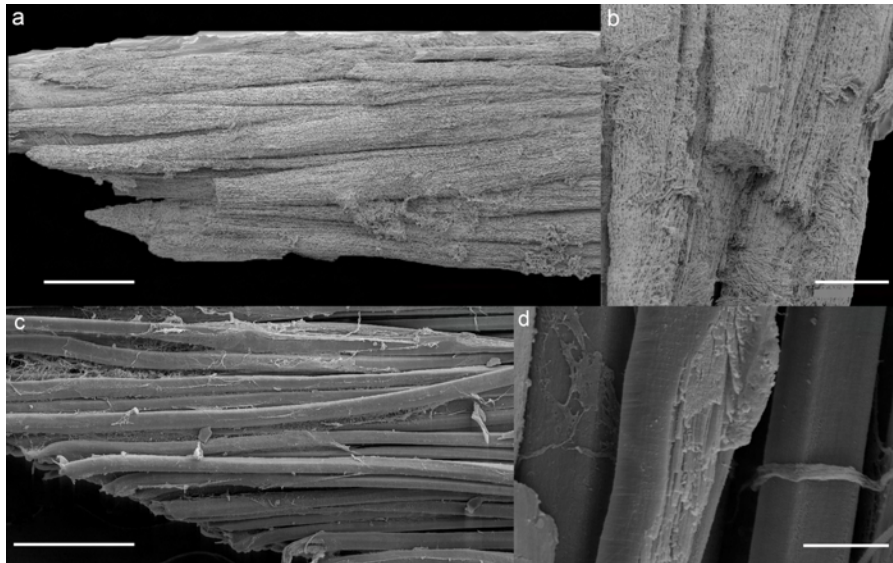


Figura 73: Musculatura região média do corpo. **a, b** feixes musculares preservados em †*Iansan beurleni* (GP/ sem número) escala: 200µm, 100µm; **c, d** feixes musculares da região dorsal de *Rhinobatos horkelli* escala: 200µm, 20µm.



Figura 74: Detalhe região anterior do espécime NHMUK P.4770, †*Rhinobatos tenuirostris*. Setas indicam possíveis poros de canais da linha lateral. Lista de abreviações no Anexo.

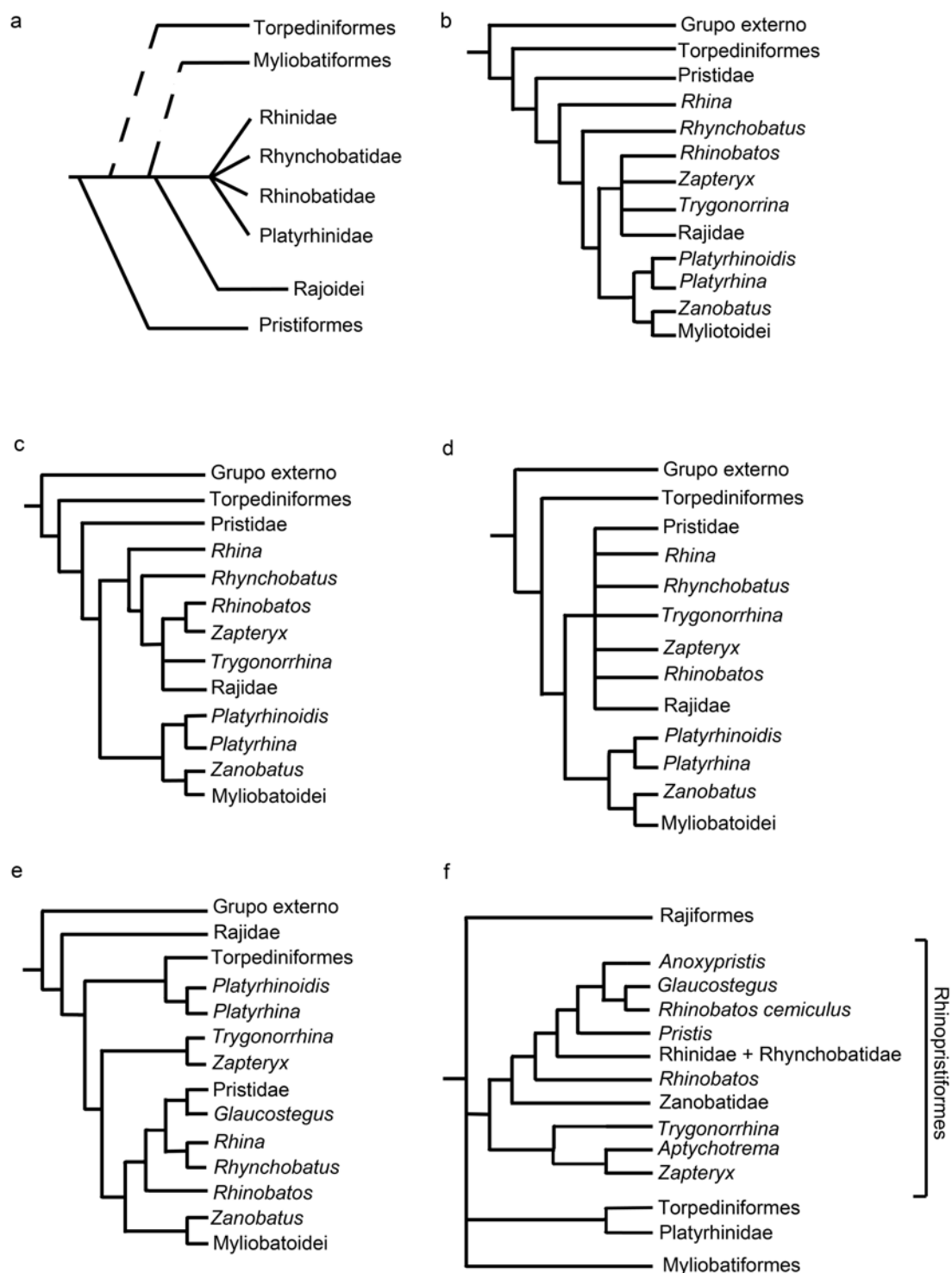


Figura 75: Hipóteses prévias de inter-relação entre Batoidea, considerando apenas táxons vivos. **a** modificado de Compagno, 1973; **b** modificado de McEachran *et al.*, 1996; **c** modificado de McEachran & Aschliman, 2004; **d** modificado de Aschliman *et al.*, 2012a; **e** modificado de Aschliman *et al.*; 2012b; **f** modificado de Naylor *et al.* 2012.

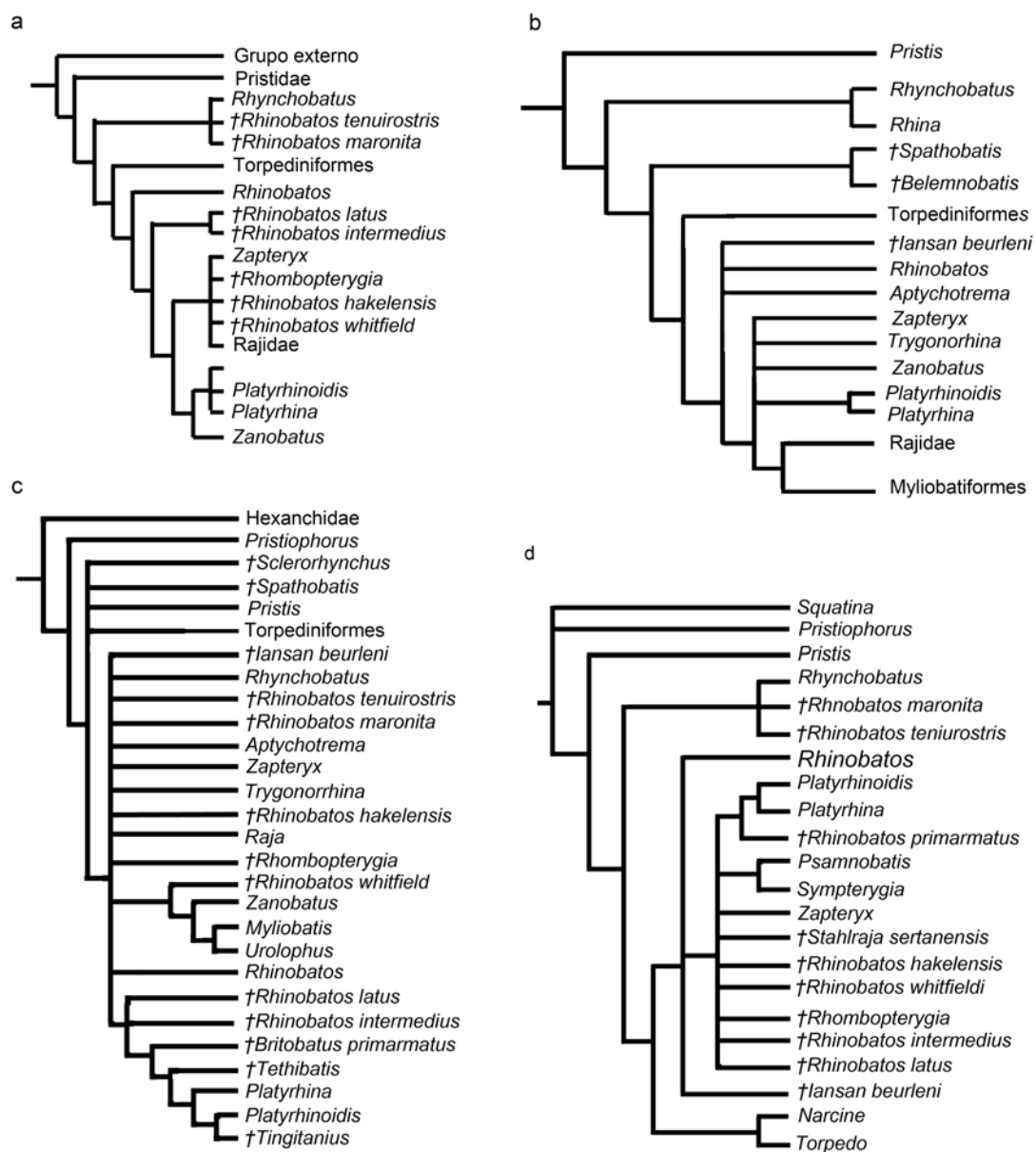


Figura 76: Hipóteses prévias de inter-relação entre Batoidea, considerando táxons fósseis e viventes. a modificado de Brito & Dutheil, 2004; b Modificado de Brito & Seret, 1996; c Modificado de Claerson *et al.*, 2013; d modificado de Brito *et al.*, 2013

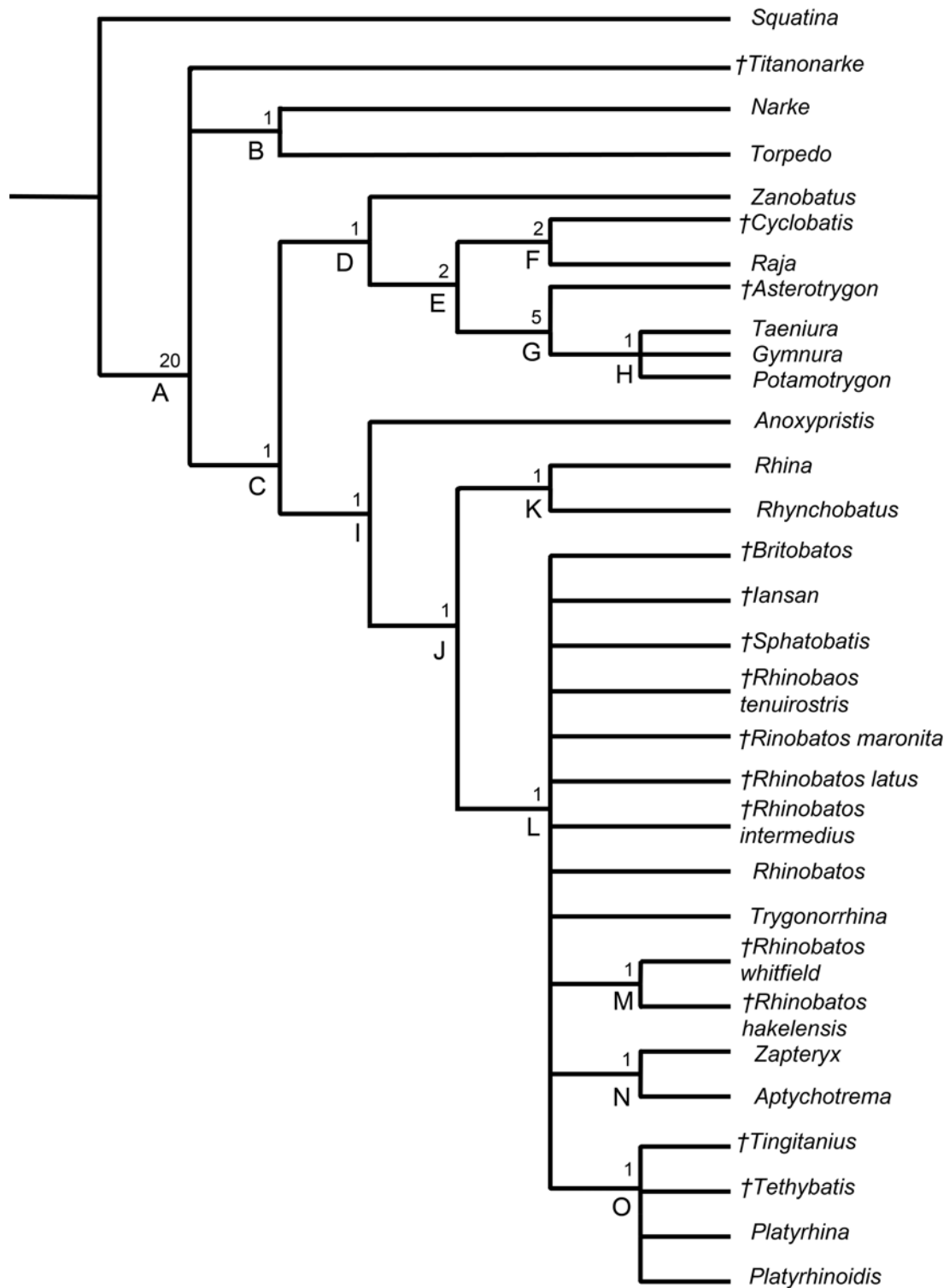


Figura 77: Árvore de consenso estrito. Letras que indicam os clados estão referenciadas no texto. Números acima dos nós são valores do suporte de Bremer.

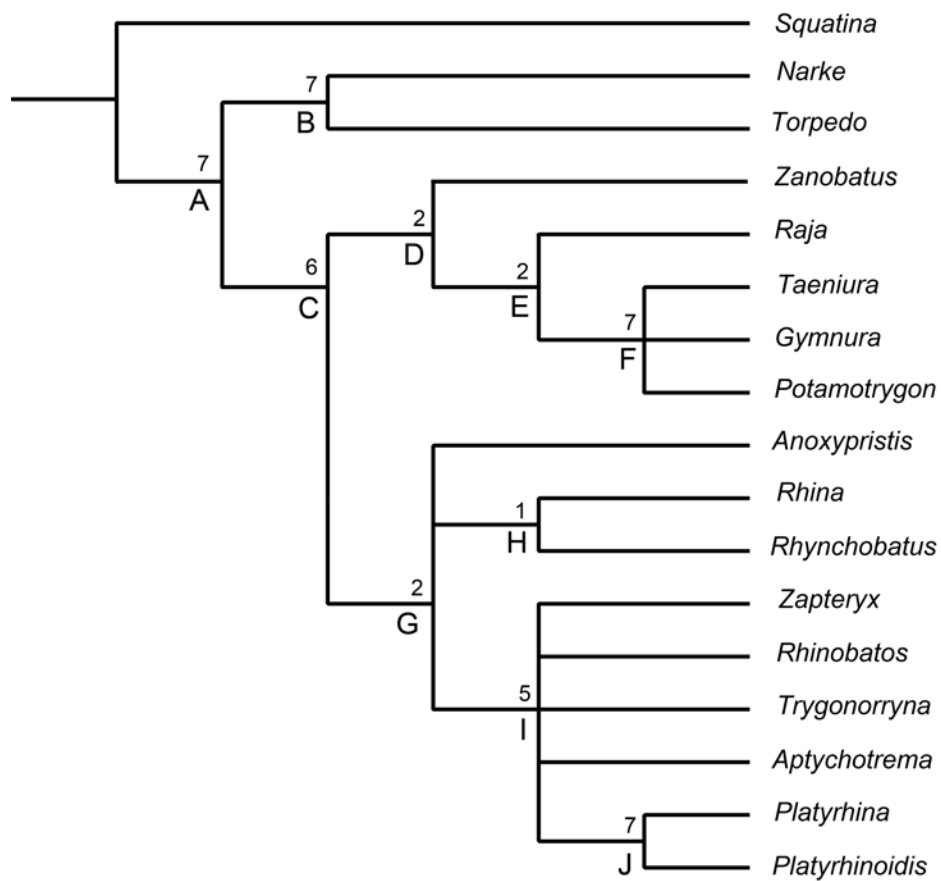


Figura 78: Árvore de consenso estrito da segunda análise sem os táxons fósseis. Letras que indicam os clados estão referenciadas no texto. Números acima dos nós são valores do suporte de Bremer.

Anexos

Lista de abreviações e símbolos

†	Táxon extinto
*	Perfuração distal na cartilagem marginal ventral
II	Forame do nervo óptico
III	Forame do nervo oculomotor
IV	Forame do nervo troclear
VII	Forame do nervo facial
IX	Forame para o nervo glossofaríngeo
X	Forames vagos
β	Cartilagem beta
ad	Arcuália dorsal
ah	Arco hemal
aj	Arco jugal
ar	Apêndice rostral
at	Cartilagem acessória terminal
ax	Cartilagem axial
b1-b5	Cartilagens proximais
bb	Cópula basibranquial
bc	Barra coracóide
bd	Basidorsais
bh	Basihial
bp	Basipterígio
bpi	Barra puboisquiática
bv	Basiventrais
ca	Cartilagem antorbital
cb	Ceratobranquiais
ci	Forame da carótida interna
cl	Comissura lateral
cn	Cápsulas nasais
cm	Cartilagem de Meckel
coc	Côndilos occipitais
con	Canal orbito-nasal
cos	Costelas
cpo	Canais pré-orbitais
cr	Cartilagem rostral
crd	Cartilagens radiais
cso	Crista supra-orbital
csot	Crista supra-ótica
cv	Corpos vertebrais
cvc	Corpo vertebral cérvico-torácico
dd	Dentículos dérmicos
eb	Epibranquiais
eh	Espinho hemal
el	Extensão lateral
en	Espinhos neurais

fa	Fontanela anterior
fad	Fenestra anterodorsal
fav	Fenestra anteroventral
fb	Faringobranquiais
fd	Forames posterodorsais
fe	Forames endolinfáticos
fed	Forames espinais dorsais
fen	Fossa endolinfática
fep	Forames espinais
fev	Forames espinais ventrais
fIX	Forames do ramo lateral do nervo glossofaríngeo
fm	Forame magno
fo	Forame olfatório
fos	Forames ophtalmicus superficialis
fp	Forames perilinfáticos
fpb	Forames aferentes pseudobranquiais
fpo	Forame pró-óptico
fpv	Fenestra posteroventral
fsp	Fontanela supracranial posterior
hb	Hipobranquiais
hm	Hiomandíbula
ibv	Aberturas interbasiventrais
id	Interdorsais
m	Mixopterígio
mc	Metacôndilo
md	Cartilagem marginal dorsal
mp	Metapterígio
msc	Mesocôndilo
msp	Mesopterígio
mv	Cartilagem marginal ventral
n	Neurocrânio
np	Neopterígio
nr	Nodo rostral
pc	Procôndilo
pe	Processo escapular
ph	Pseudohióide
pi	Processo ilíaco
piq	Processo isquiático
po	Processo odontóide
pp	Propterígio
ppo	Processo pós-orbital
ppop	Processo pós-pélvico
ppp	Propterígio da pélvica
pppl	Processo pré-pélvico lateral
pppm	Processo pré-pélvico medial
pq	Palatoquadrado
pro	Processo pré-orbital
pv	Placa ventral
rb	Raios branquiais

rp	Raios pélvicos
s	Sinarcual
si	Septo intermuscular
sl	Suporte lateral
su	Supraescápula
td1	Cartilagem terminal dorsal 1
td2	Cartilagem terminal dorsal 2
td3	Cartilagem terminal dorsal 3
tm	Tecido muscular
tv	Cartilagem terminal ventral
vca	Forame para a veia cerebral anterior
vpc	Forame para a veia cerebral posterior

Tabela 1: Espécimes fósseis analisados.

Abreviações: **UFPE** (Laboratório de Paleontologia, Departamento de Geologia da Universidade Federal de Pernambuco), **DNPM** (Museu de Ciências da Terra do DNPM), **IG-USP** (Instituto de Geociências – Universidade de São Paulo), **MN** (Museu Nacional), **AMNH** (American Museum of Natural History), **MNHN** (Muséum national d'Histoire naturelle), **NHM** (Natural History Museum), **EFC** (Etches Fossil Collection, Kimmeridge), **MB** (Museum für Naturkunde), **MPSC** (Museu de Paleontologia Santana do Cariri)

	Instituição	Número de coleção	Taxon	Tipo de preparação
1	UFPE	EGP 2510 a/b (Holótipo)	<i>Iansan beurleni</i>	Sem preparação
2	DNPM	DGM 917-P (Parátipo)	<i>Iansan beurleni</i>	Sem preparação
3	IG-USP	GP/2E2273	<i>Iansan beurleni</i>	Preparado quimicamente
4	IG-USP	GP/2E2274	<i>Iansan beurleni</i>	Sem preparação
5	IG-USP	GP/2E2275	<i>Iansan beurleni</i>	Sem preparação
6	IG-USP	GP/2E2276	<i>Iansan beurleni</i>	Sem preparação
7	IG-USP	GP/2E2277	<i>Iansan beurleni</i>	Sem preparação
8	IG-USP	GP/nn	<i>Iansan beurleni</i>	Preparado quimicamente
9	MN	MN 5844 V	<i>Iansan beurleni</i>	Sem preparação
10	MN	MN 5842 V	<i>Iansan beurleni</i>	Sem preparação
11	MN	MN 5558 V	<i>Iansan beurleni</i>	Sem preparação
12	MN	MN 5843 V	<i>Iansan beurleni</i>	Sem preparação
13	MN	MN 5841 V	<i>Iansan beurleni</i>	Sem preparação
14	MN	MN 3453 V	<i>Iansan beurleni</i>	Sem preparação
15	MN	MN 5560 V	<i>Iansan beurleni</i>	Sem preparação
16	MN	MN 5812 V	<i>Iansan beurleni</i>	Sem preparação
17	MN	MN 5837 V	<i>Iansan beurleni</i>	Sem preparação
18	MN	MN 7403 V	<i>Iansan beurleni</i>	Sem preparação
19	MN	MN 5839 V	<i>Iansan beurleni</i>	Sem preparação
20	MN	MN 5557 V	<i>Iansan beurleni</i>	Sem preparação
21	MN	MN 5836 V	<i>Iansan beurleni</i>	Sem preparação
22	AMNH	FF11086	<i>Iansan beurleni</i>	Sem preparação
23	AMNH	FF 19091	<i>Iansan beurleni</i>	Preparado quimicamente
24	AMNH	FF 11093	<i>Iansan beurleni</i>	Preparado quimicamente
25	AMNH	FF 12664a/b	<i>Iansan beurleni</i>	Sem preparação
26	AMNH	FF 11802	<i>Iansan beurleni</i>	Sem preparação
27	AMNH	FF 11804	<i>Iansan beurleni</i>	Sem preparação
28	AMNH	FF 11801	<i>Iansan beurleni</i>	Sem preparação
29	AMNH	FF 12494	<i>Iansan beurleni</i>	Sem preparação
30	AMNH	FF 12492	<i>Iansan beurleni</i>	Sem preparação
31	AMNH	FF 11803	<i>Iansan beurleni</i>	Sem preparação
32	AMNH	FF 11805	<i>Iansan beurleni</i>	Sem preparação
33	AMNH	FF 11807	<i>Iansan beurleni</i>	Sem preparação
34	AMNH	FF 11808	<i>Iansan beurleni</i>	Sem preparação

35	AMNH	FF 19036	<i>Iansan beurleni</i>	Preparado quimicamente
36	AMNH	FF 12493	<i>Iansan beurleni</i>	Sem preparação
37	AMNH	FF 19089	<i>Iansan beurleni</i>	Preparado quimicamente
38	AMNH	FF 19125	<i>Iansan beurleni</i>	Preparado quimicamente
39	AMNH	FF 19090	<i>Iansan beurleni</i>	Preparado quimicamente
40	AMNH	FF 19092	<i>Iansan beurleni</i>	Preparado quimicamente
41	AMNH	FF 19126	<i>Iansan beurleni</i>	Preparado quimicamente
42	AMNH	FF 14009	<i>Iansan beurleni</i>	Sem preparação
43	AMNH	FF 20620	<i>Iansan beurleni</i>	Sem preparação
44	AMNH	FF 19127	<i>Iansan beurleni</i>	Preparado quimicamente
45	AMNH	FF 14001	<i>Iansan beurleni</i>	Sem preparação
46	AMNH	FF 13799	<i>Rhinobatos sp.</i>	Dente isolado
47	AMNH	FF 6639	<i>Rhinobatos casieri</i>	Dente isolado
48	AMNH	FF 6649	<i>Rhinobatos casieri</i>	Dente isolado
49	AMNH	FF 12129	<i>Rhinobatos casieri</i>	Dente isolado
50	AMNH	FF 12097	<i>Rhinobatos casieri</i>	Dente isolado
51	AMNH	FF 12096	<i>Rhinobatos casieri</i>	Dente isolado
52	AMNH	FF 12095	<i>Rhinobatos casieri</i>	Dente isolado
53	AMNH	FF 3707 (Holótipo)	<i>Rhinobatos whitfield*</i>	Sem preparação
54	AMNH	FF 3708	<i>Rhinobatos whitfield</i>	Sem preparação
55	AMNH	FF 3709	<i>Rhinobatos whitfield</i>	Sem preparação
56	AMNH	FF 8866	<i>Rhinobatos maronita</i>	Sem preparação
57	MNHN	MNHN 1946-17-299 a/b	<i>Rhinobatos maronita</i>	Sem preparação
58	MNHN	MNHN 1946-17-274	<i>Rhinobatos maronita</i>	Sem preparação
59	MNHN	MNHN 1946-17-272 a/b (Holótipo)	<i>Rhinobatos hakeleensis*</i>	Sem preparação
60	MNHN	HAK 569	<i>Rhinobatos hakeleensis</i>	Sem preparação
61	MNHN	MNHN 1961-29-195 a (Holótipo)	<i>Rhombopterygia rajoides*</i>	Sem preparação
62	MNHN	MNHN 1939-13-179b	<i>Rhombopterygia rajoides</i>	Sem preparação
63	MNHN	MNHN 1972-1-1	<i>Rhombopterygia rajoides</i>	Sem preparação
64	MNHN	MNHN 1941-18-1152	<i>Rhinobatos intermedius</i>	Sem preparação
65	MNHN	MNHN 1946-18-94a/b (Holótipo)	<i>Britobatos primamartus*</i>	Sem preparação
66	MNHN	MNHN SHA 1550	<i>Britobatos primamartus</i>	Sem preparação

67	MNHN	MNHN 1961-29-225	<i>Rhinobatos whitfield</i>	Sem preparação
68	MNHN	MNHN 1961-29-1036	<i>Rhinobatos whitfield</i>	Sem preparação
69	MNHN	MNHN 1939-7-179a	<i>Pararaja expansa</i>	Sem preparação
70	MNHN	MNHN 1946-18-1160	<i>Sclerorhynchus atavus</i>	Sem preparação
71	MNHN	MNHN1946-18-1165	<i>Sclerorhynchus atavus</i>	Sem preparação
72	MNHN	MNHN 1961-29-224	<i>Micropristis salomonis</i>	Sem preparação
73	MNHN	MNHN 1972-1-2	<i>Libanopristis</i>	Sem preparação
74	MNHN	MNHN 1945-18-1463	<i>Rajiforme indet.</i>	Sem preparação
75	MNHN	MNHN 1939-7-142a/b	<i>Rhinobatos indet.</i>	Sem preparação
76	MNHN	MNHN CRN 13	<i>Belemnobatis sismondae</i>	Sem preparação
77	MNHN	MNHN CRN 68	<i>Belemnobatis sismondae</i>	Sem preparação
78	NHMUK	P12067	<i>Asterodermus platypterus</i>	Sem preparação
79	NHMUK	P63201	<i>Rhinobatos grandis</i>	Sem preparação
80	NHMUK	P4013	<i>Rhinobatos grandis</i>	Sem preparação
81	NHMUK	P2099	<i>Spathobatis bugesiacus</i>	Sem preparação
82	NHMUK	P10934	<i>Spathobatis bugesiacus</i>	Sem preparação
83	NHMUK	P4014	<i>Rhinobatos latus</i>	Sem preparação
84	NHMUK	P10695a/b	<i>Rhinobatos maronita</i>	Sem preparação
85	NHMUK	P49511	<i>Rhinobatos maronita</i>	Sem preparação
86	NHMUK	P10696a/b	<i>Rhinobatos maronita</i>	Sem preparação
87	NHMUK	P49512	<i>Rhinobatos maronita</i>	Sem preparação
88	NHMUK	P39234	<i>Rhinobatos maronita</i>	Sem preparação
89	NHMUK	P49319	<i>Rhinobatos maronita</i>	Sem preparação
90	NHMUK	P9145	<i>Rhinobatos maronita</i>	Sem preparação
91	NHMUK	P49554	<i>Rhinobatos maronita</i>	Sem preparação
92	NHMUK	P49513	<i>Rhinobatos maronita</i>	Sem preparação
93	NHMUK	P39233	<i>Rhinobatos maronita</i>	Sem preparação
94	NHMUK	P98	<i>Rhinobatos maronita</i>	Sem preparação
95	NHMUK	P49510	<i>Rhinobatos sp</i>	Sem preparação
96	NHMUK	P63199	<i>Rhinobatos whitfieldi</i>	Sem preparação
97	NHMUK	P47519	<i>Rhinobatos</i>	Sem preparação

			<i>whitfieldi</i>	
98	NHMUK	P4012	<i>Rhinobatos hakeleensis</i>	Sem preparação
99	NHMUK	P4770	<i>Rhinobatos tenuirostris</i>	Sem preparação
100	NHMUK	P24965	<i>Rhinobatos sp.</i>	Sem preparação
101	NHMUK	P49517	<i>Britobatos primamarta</i>	Sem preparação
102	NHMUK	P4016	<i>Britobatos primamarta</i>	Sem preparação
103	NHMUK	P4015	<i>Britobatos primamarta</i>	Sem preparação
104	NHMUK	P8694	<i>Rhinobatos sp.</i>	Sem preparação
105	NHMUK	P48106	<i>Rhinobatos sp.</i>	Sem preparação
106	NHMUK	P8645	<i>Rhinobatos sp.</i>	Sem preparação
107	NHMUK	P63187	<i>Rhinobatos whitfieldi</i>	Sem preparação
108	NHMUK	P48214	<i>Raja sp.?</i>	Sem preparação
109	NHMUK	P47520-21	<i>Raja expansa</i>	Sem preparação
110	NHMUK	P4780	<i>Raja davisii</i>	Sem preparação
111	NHMUK	P4034	<i>Raja?davisii</i>	Sem preparação
112	NHMUK	P8643	<i>Raja expansa</i>	Sem preparação
113	NHMUK	P4772	<i>Pararaja expansa</i>	Sem preparação
114	NHMUK	P62947	<i>Iansan beurleni</i>	Sem preparação
115	NHMUK	P66857	<i>Tingitanius tenuimandibulus</i>	Sem preparação
116	NHMUK	P10436	<i>Cyclobatis tuberculatus</i>	Sem preparação
117	NHMUK	P601	<i>Cyclobatis oligodactylus</i>	Sem preparação
118	NHMUK	P4009	<i>Cyclobatis oligodactylus</i>	Sem preparação
119	EFC	K1894	Indeterminado	Sem preparação
120	MB	F12425	<i>Iansan beurleni</i>	Preparação mecânica
121	MPSC	P099	<i>Iansan beurleni</i>	Preparação química
122	MPSC	P2255	<i>Iansan beurleni</i>	Sem preparação
123	MPSC	P2256	<i>Iansan beurleni</i>	Sem preparação

Tabela 2: Espécimes vivos analisados

Abreviações: **SOU** (Shanghai Ocean University), **NMMBA** (National Museum of Marine Biology & Aquarium), **CSIRO** (Australian National Fish Collection CSIRO Marine and Atmospheric Research), **CAS** (California Academy of Science), **AMNH** (American Museum of Natural History), **MNHN** (Muséum national d'Histoire naturelle), **IB-USP** (Instituto de Biociências – Universidade de São Paulo)

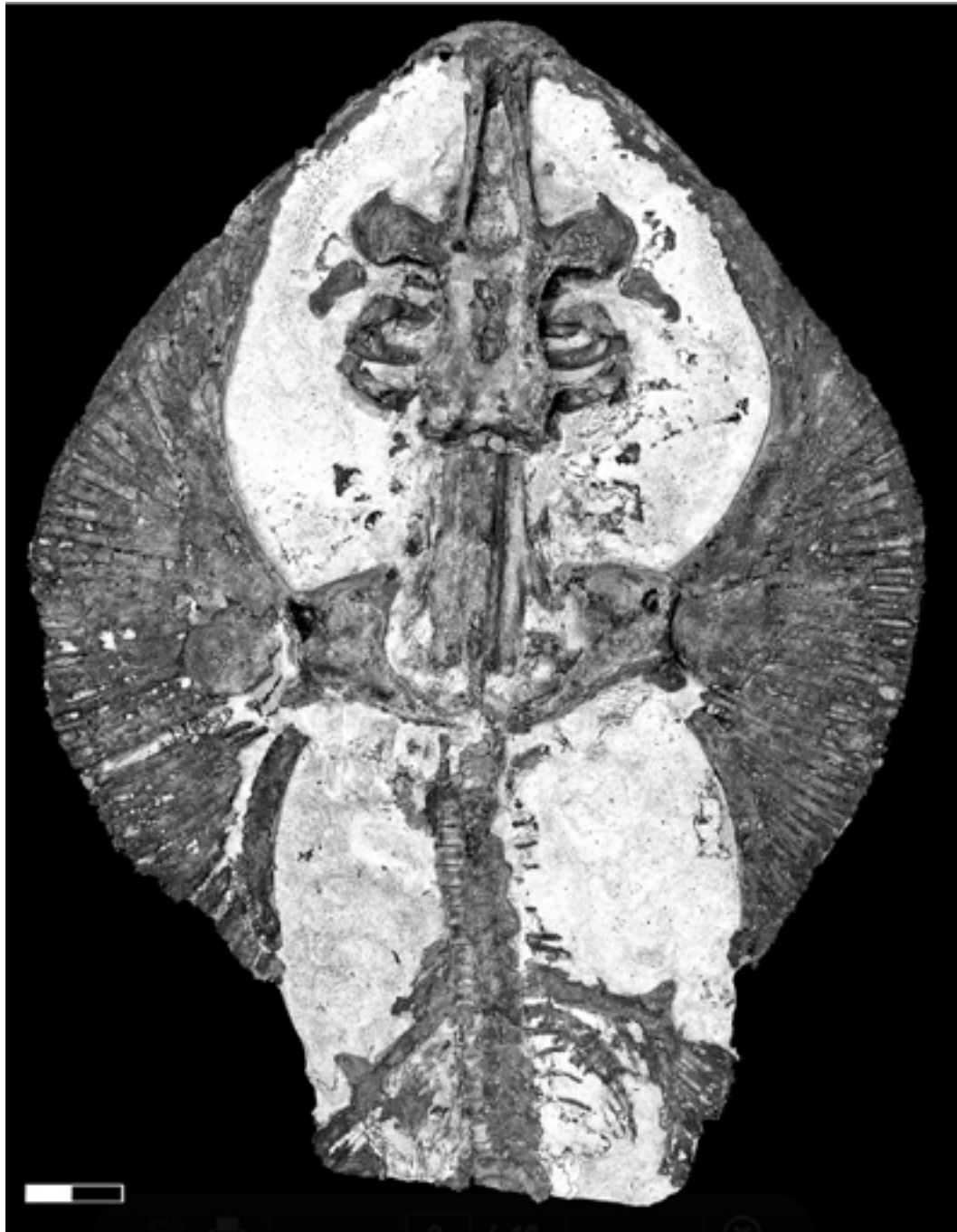
	Instituição	Número de coleção	Táxon	Tipo de preparação
1	SOU	SH-12878	<i>Platyrrhina sinensis</i>	Espécime completo preservado em álcool
2	SOU	SH- 5986	<i>Rhynchobatus djiddensis</i>	Espécime completo preservado em álcool
3	SOU	SFU-10477/SFU 10469	<i>Rhinobatos schlegelii</i>	Espécime completo preservado em álcool
4	SOU	SH6327/SFU 5188	<i>Rhinobatos hynnincephalus</i>	Espécime completo preservado em álcool
5	SOU	SFU 5189 SFU 9694+	<i>Rhina ancylostoma</i>	Espécime completo preservado em álcool
6	NMMBA	NMMBP 15894	<i>Rhinobatos hynnincephalus</i>	Espécime completo preservado em álcool
7	NMMBA	NMMBP 15628	<i>Rhinobatos hynnincephalus</i>	Espécime completo preservado em álcool
8	NMMBA	NMMBP 15895	<i>Rhinobatos hynnincephalus</i>	Espécime completo preservado em álcool
9	NMMBA	NMMBP 16225	<i>Rhynchobatus springeri</i>	Espécime completo preservado em álcool
10	NMMBA	NMMBP 15663	<i>Rhynchobatus djiddensis</i>	Espécime completo preservado em álcool

11	NMMBA	NMMBP 15664		<i>Rhynchobatus djiddensis</i>	Raio X
12	NMMBA	NMMBP 16230		<i>Rhinobatos schlegelli</i>	Espécime completo preservado em álcool
13	NMMBA	NMMBP 16231		<i>Rhinobatos schlegelli</i>	Espécime completo preservado em álcool
14	NMMBA	NMMBP 7104		<i>Rhinobatos schlegelli</i>	RaioX
15	NMMBA	NMMBP 15772		<i>Rhinobatos formosensis</i>	Espécime completo preservado em álcool
16	NMMBA	NMMBP 6485		<i>Rhinobatos formosensis</i>	Espécime completo preservado em álcool
17	NMMBA	NMMBP 4280		<i>Rhinobatos formosensis</i>	RaioX
18	NMMBA	NMMBP 01253		<i>Rhina ancylostoma</i>	Espécime completo preservado em álcool
19	NMMBA	NMMBP 15915		<i>Platyrrhina tangi</i>	RaioX
20	NMMBA	NMMBP 15661		<i>Rhynchobatus laevis</i>	Espécime completo preservado em álcool
21	CSIRO	Espécime registrado	não	<i>Aptychotrema vincentiana</i>	2 cláspers isolados
22	CSIRO	Espécime registrado	não	<i>Aptychotrema vincentiana</i>	Cláspers direito isolado
23	CSIRO	Espécime registrado	não	<i>Rhynchobatus australie</i>	Cláspers direito isolado
24	CRIRO	CSIRO H 6346-22		<i>Trygonorrhina dumerilii</i>	Cláspers direito isolado
25	CAS	CAS 17916		<i>Platyrrhoidis triseriata</i>	RaioX
26	CAS	CAS 59621		<i>Platyrrhoidis triseriata</i>	RaioX
27	AMNH	I-98508 SD		<i>Aptychotrema vincentiana</i>	Esqueleto seco
28	AMNH	I-98509 SD		<i>Aptychotrema vincentiana</i>	Esqueleto seco
29	AMNH	I-98510 SD		<i>Aptychotrema vincentiana</i>	Esqueleto seco
30	AMNH	I-98511 SD		<i>Aptychotrema vincentiana</i>	Esqueleto seco
31	AMNH	I-98512 SW		<i>Aptychotrema vincentiana</i>	Esqueleto preservado em álcool

32	AMNH	I-98513 SW	<i>Aptychotrema vincentiana</i>	Esqueleto preservado em álcool
33	AMNH	I-98514 SD	<i>Aptychotrema vincentiana</i>	Esqueleto seco
34	AMNH	I-98515 SD	<i>Aptychotrema vincentiana</i>	Esqueleto seco
35	AMNH	I-26413	<i>Platyrrhina sinensis</i>	Espécime completo preservado em álcool
36	AMNH	I-44055	<i>Platyrrhina sinensis</i>	Diafanizado
37	AMNH	I-23942	<i>Platyrrhina sinensis</i>	Espécime completo preservado em álcool
38	AMNH	I-44015	<i>Rhina ancylostoma</i>	Diafanizado
39	AMNH	I-55714	<i>Rhina ancylostoma</i>	Espécime completo preservado em álcool
40	AMNH	I-44104	<i>Trygonorrhina fasciata</i>	Esqueleto preservado em álcool
41	AMNH	I-214209 SD	<i>Trygonorrhina sp.</i>	Esqueleto seco
42	AMNH	I-214218 SW	<i>Trygonorrhina sp.</i>	Esqueleto preservado em álcool
43	AMNH	I-214211 SD	<i>Trygonorrhina sp.</i>	Esqueleto seco
44	AMNH	I-214212 SD	<i>Trygonorrhina sp.</i>	Esqueleto seco
45	AMNH	I-214213 SD	<i>Trygonorrhina sp.</i>	Esqueleto seco
46	AMNH	I-214214 SD	<i>Trygonorrhina sp.</i>	Esqueleto seco
47	AMNH	I-214215 SD	<i>Trygonorrhina sp.</i>	Esqueleto seco
48	AMNH	I-233922	<i>Zapteryx sister</i>	Espécime completo preservado em álcool
49	AMNH	I-55621 SW	<i>Rhinobatos percellens</i>	Diafanizado
50	AMNH	I-8913 SW	<i>Rhinobatos lentiginosus</i>	Diafanizado
51	AMNH	I-55622	<i>Rhinobatos percellens</i>	Diafanizado
52	AMNH	I-44067	<i>Rhinobatos annulatus</i>	Espécime completo preservado em álcool
53	AMNH	I-44132	<i>Rhinobatos glaucostigma</i>	Espécime completo preservado em álcool
54	AMNH	I-44068	<i>Rhinobatos albomaculatos</i>	Espécime completo preservado em álcool

55	AMNH	I-44029	<i>Rhinobatos armatus</i>	Espécime completo preservado em álcool
56	AMNH	I-232489	<i>Rhinobatos annulatus</i>	Espécime completo preservado em álcool
57	AMNH	I-242131	<i>Rhinobatidae</i>	Espécime completo preservado em álcool
58	AMNH	I-98734	<i>Rhinobatos batillun</i>	Esqueleto preservado em álcool
59	AMNH	I-44046	<i>Rhinobatos lentiginosus</i>	Espécime completo preservado em álcool
60	AMNH	I-232511	<i>Rhinobatos Leucospilus</i>	<i>cf.</i> Espécime completo preservado em álcool
61	AMNH	I-233903	<i>Rhinobatos leucorhynchus</i>	Espécime completo preservado em álcool
62	AMNH	I-233789	<i>Rhinobatos (Zapteryx)</i>	Espécime completo preservado em álcool
63	AMNH	I-58753	<i>Rhinobatosschellegelii</i>	Espécime completo preservado em álcool
64	AMNH	I-216224	<i>Rhinobatos productus</i>	Espécime completo preservado em álcool
65	AMNH	I-238815	<i>Rhinobatos percellens</i>	Espécime completo preservado em álcool
66	AMNH	I-3938	<i>Rhinobatos percellens</i>	Espécime completo preservado em álcool
67	AMNH	I-237442	<i>Rhinobatos percellens</i>	Espécime completo preservado em álcool
68	AMNH	I-11803	<i>Rhinobatos productus</i>	Espécime completo

				preservado em álcool
69	AMNH	I-11796	<i>Rhinobatos productos</i>	Espécime completo preservado em álcool
70	AMNH	I-40994	<i>Rhinobatos rhinobatos</i>	Espécime completo preservado em álcool
71	AMNH	I-49557	<i>Rhinobatos cemiculus</i>	Espécime completo preservado em álcool
72	AMNH	I-44079	<i>Taeniura lymma</i>	Diafanizado
73	AMNH	I-38156	<i>Raja binocolata</i>	Diafanizado
74	AMNH	I-2488	<i>Narcine brasiliensis</i>	Diafanizado
75	AMNH	I-3268	<i>Anoxypristis cuspidata</i>	Diafanizado
76	AMNH	I- 2488	<i>Narcine brasiliensis</i>	Diafanizado
77	MNHM	Não catalogado	<i>Zanobayus schoenleinii</i>	Espécime parcialmente dissecado preservado em álcool
78	IB- USP	Não catalogado	<i>Potamotrygon sp.</i>	Diafanizado
79	IB- USP	Não catalogado	<i>Potamotrygon motoro</i>	Radiografia
80	IB- USP	Não catalogado	<i>Gymnura micrura</i>	Diafanizado
81	IB- USP	Não catalogado	<i>Zapteryx brevirostris</i>	Esqueleto seco
82	IB- USP	Não catalogado	<i>Zapteryx brevirostris</i>	Esqueleto preservado em álcool
83	IB- USP	Não catalogado	<i>Zapteryx brevirostris</i>	Radiografia
84	IB- USP	Não catalogado	<i>Rhinobatos horkelli</i>	Radiografia
85	IB- USP	Não catalogado	<i>Rhinobatos horkelii</i>	Esqueleto seco
86	IB- USP	Não catalogado	<i>Rhinobatos horkelii</i>	Diafanizado



†*Stahlraja sertanensis* (holótipo, UERJ-PMB P 400) Escala: 0,2cm. Retirado de Brito *et al.*, 2013.

