UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS

REVISÃO DAS ESPÉCIES DO GÊNERO
Lepidotes **AGASSIZ, 1832 (ACTINOPTERYGII,**
SEMIONOTIFORMES) DO MESOZÓICO DO BRASIL,
COM COMENTÁRIOS SOBRE AS RELAÇÕES
FILOGENÉTICAS DA FAMÍLIA SEMIONOTIDAE

Valéria Gallo-da-Silva

Orientador: Prof. Dr. Oscar Rösler
Co-orientador: Prof. Dr. Rubens da Silva Santos (*in memoriam*)

TESE DE DOUTORAMENTO

Programa de Pós-graduação em Geologia Sedimentar

VOLUME I: Texto

SÃO PAULO
1998

**REVISÃO DAS ESPÉCIES DO GÊNERO *Lepidotes* AGASSIZ, 1832
(ACTINOPTERYGII, SEMIONOTIFORMES) DO MESOZÓICO DO BRASIL,
COM COMENTÁRIOS SOBRE AS RELAÇÕES FILOGENÉTICAS
DA FAMÍLIA SEMIONOTIDAE**

**TESE DE DOUTORAMENTO
Universidade de São Paulo**

Volume 1 - Texto

DEDALUS - Acervo - IGC

30900004993

Valéria Gallo-da-Silva

1998

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS

**REVISÃO DAS ESPÉCIES DO GÊNERO Lepidotes
AGASSIZ, 1832 (ACTINOPTERYGII,
SEMIONOTIFORMES) DO MESOZÓICO DO BRASIL,
COM COMENTÁRIOS SOBRE AS RELAÇÕES
FILOGENÉTICAS DA FAMÍLIA SEMIONOTIDAE**

VALÉRIA GALLO-DA-SILVA

Orientador: Prof. Dr. Oscar Rösler

TESE DE DOUTORAMENTO

COMISSÃO JULGADORA

Nome

Assinatura

Presidente: Prof. Dr. Oscar Rösler

Examinadores: Prof. Dr. Heraldo Antonio Britski

Prof. Dr. Paulo Marques Machado Brito

Prof. Dr. Setembrino Petri

Prof. Dr. Thomas Rich Fairchild

SÃO PAULO
1998

"É destino do cientista enfrentar constantes solicitações para mostrar que seu saber tem alguma 'valia'. Contudo, pode não ser de nenhum interesse, para ele, que essa 'valia' exista; ele pode achar que o deleite de saber, de compreender, de sondar o Universo constitua a sua inteira recompensa. Nesse caso o cientista pode até dar-se ao prazer de desacatar quem quer que seja que peça mais do que isso."

ISAAC ASIMOV

SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS

RESUMO

ABSTRACT

RÉSUMÉ

FICHA CATALOGRÁFICA

1. Introdução	1
1.1 Generalidades sobre o Gênero <i>Lepidotes</i>	1
1.2 O Gênero <i>Lepidotes</i> no Brasil	4
1.3 Objetivos e Justificativa	7
2. Material e Métodos.....	8
3. Sistemática Paleontológica	14
3.1 Diagnose Revista.....	14
4. <i>Lepidotes piauhyensis</i> Roxo & Löfgren, 1936.....	16
4.1 Diagnose Revista.....	16
4.2 Generalidades	17
4.3 Aspectos Anatômicos	18
Esqueleto craniano	18
Ossos dérmicos do teto craniano e da região rostral.....	19
Ossos dérmicos da face.....	22
Série opercular.....	24
Maxila superior.....	25
Maxila inferior.....	25
Dentição	27
Suspensão e arco hióide.....	27
Arcos branquiais	32
Neurocrânio.....	32
Ossos dérmicos da cintura escapular	33
Canais sensoriais do crânio.....	34

Ornamentação dos ossos dérmicos do crânio	35
Esqueleto pós-craniano	35
Escamas.....	37
Morfologia.....	37
Histologia.....	38
Dimensões do corpo	38
4.4 Características Taxonômicas.....	39
4.5 Contexto Geológico e Paleoambiental	39
5. <i>Lepidotes roxoi</i> Silva Santos, 1953	41
5.1 Diagnose Revista.....	41
5.2 Generalidades	42
5.3 Aspectos Anatômicos	43
Esqueleto craniano	43
Ossos dérmicos do teto craniano e da região rostral.....	43
Ossos dérmicos da face.....	45
Série opercular.....	47
Maxila inferior.....	48
Maxila superior.....	48
Ossos dérmicos da cintura escapular	48
Canais sensoriais do crânio	49
Ornamentação dos ossos dérmicos do crânio	50
Esqueleto pós-craniano	50
Escamas.....	51
Morfologia.....	51
Histologia.....	52
Dimensões do corpo	53
5.4 Características Taxonômicas.....	53
5.5 Contexto Geológico e Paleoambiental	54
6. <i>Lepidotes souzai</i> Woodward, 1908.....	56
6.1 Diagnose Revista.....	56
6.2 Generalidades	56
6.3 Aspectos Anatômicos	57
Esqueleto craniano	57
Ossos dérmicos do teto craniano e da região rostral.....	57

Ossos dérmicos da face	58
Série opercular	58
Ossos dérmicos da cintura escapular	59
Ornamentação dos ossos dérmicos da crânio	60
Escamas	60
Morfologia	60
Histologia	61
6.4 Características Taxonômicas	61
6.5 Contexto Geológico e Paleoambiental	62
7. <i>Lepidotes llewellyni</i> Silva Santos, 1953	63
7.1 Diagnose Revista	63
7.2 Generalidades	64
7.3 Aspectos Anatômicos	64
Esqueleto craniano	65
Série opercular	65
Ossos dérmicos da cintura escapular	65
Escamas	65
Morfologia	66
Histologia	67
7.4 Características Taxonômicas	67
7.5 Contexto Geológico e Paleoambiental	68
8. <i>Lepidotes mawsoni</i> Woodward, 1888	69
8.1 Diagnose Revista	69
8.2 Generalidades	70
8.3 Aspectos Anatômicos	70
Escamas	70
Morfologia	71
Histologia	72
8.4 Características Taxonômicas	73
8.5 Contexto Geológico e Paleoambiental	74

9. <i>Lepidotes oliveirai</i> Silva Santos, 1969.....	75
9.1 Diagnose Revista.....	75
9.2 Generalidades	76
9.3 Aspectos Anatômicos	76
Escamas.....	76
Morfologia.....	76
Histologia.....	77
9.4 Características Taxonômicas.....	78
9.5 Contexto Geológico e Paleoambiental	79
10. <i>Lepidotes dixseptiensis</i> Silva Santos, 1963	80
10.1 Diagnose Revista.....	80
10.2 Generalidades	81
10.3 Aspectos Anatômicos	81
Escamas.....	81
Morfologia.....	81
Histologia.....	82
10.4 Características Taxonômicas.....	83
10.5 Contexto Geológico e Paleoambiental	84
11. <i>Lepidotes igatuensis</i> (<i>nomen nudum</i>) Vogel, 1976.....	85
11.1 Diagnose Revista.....	85
11.2 Generalidades	86
11.3 Aspectos Anatômicos	87
Esqueleto craniano	87
Ossos dérmicos do teto craniano e da região rostral.....	87
Série circumorbital	88
Dentição	88
Ossos dérmicos da cintura escapular	89
Ornamentação dos ossos dérmicos do crânio	89
Escamas.....	89
Morfologia.....	90
Histologia.....	91

11.4 Características Taxonômicas.....	92
11.5 Contexto Geológico e Paleoambiental	92
12. Outros Materiais Atribuídos a <i>Lepidotes</i>	94
12.1 <i>Lepidotes</i> sp. “1”	94
Generalidades	94
Aspectos Anatômicos	95
Ossos dérmicos do teto craniano.....	95
Ossos dérmicos da face.....	95
Série opercular.....	97
Maxila superior.....	97
Maxila inferior.....	97
Esqueleto pós-craniano	98
Escamas.....	98
Considerações Taxonômicas	98
12.2 <i>Lepidotes</i> sp. “2”	99
Generalidades	99
Aspectos Anatômicos	100
Dentes	100
Morfologia.....	101
Histologia.....	102
12.3 <i>Lepidotes</i> sp. “3”.....	104
Generalidades	104
Aspectos Anatômicos	105
Escamas.....	105
Morfologia.....	105
Histologia.....	105
Considerações Taxonômicas	106
12.4 <i>Lepidotes</i> cf. <i>oliveirai</i> Silva Santos, 1969.....	107
13. <i>Araripelapidotes temnurus</i> (Agassiz, 1841).....	109
13.1 Diagnose Revista.....	109
13.2 Generalidades	110
13.3 Aspectos Anatômicos	111
Esqueleto pós-craniano	111
Nadadeira caudal.....	111
Escamas.....	113

Morfologia.....	113
Histologia.....	114
13.4 Características Taxonômicas.....	115
13.5 Contexto Geológico e Paleoambiental	116
14. Distribuição do Gênero <i>Lepidotes</i> e Considerações Paleobiogeográficas	117
15. Considerações sobre as Escamas dos Semionotidae	123
16. Estudo Morfométrico Comparativo das Escamas Isoladas das Espécies de <i>Lepidotes</i> do Mesozóico do Brasil.....	128
17. Estudo Histológico Comparativo das Escamas de Semionotidae do Mesozóico do Brasil	130
18. Análise Comparativa da Superfície da Ganoína das Escamas dos Semionotidae Brasileiros	132
19. Dentição e Hábito Alimentar em Semionotidae.....	135
20. Morfometria Comparada dos Semionotidae, Lepisosteidae e Amiidae pela Análise Multivariada de Redes de Trelças.....	140
21. Considerações Filogenéticas sobre os Semionotidae	141
22. Proposta para as Relações Filogenéticas dos Semionotidae.....	144
22.1 Resultados.....	158
23. Conclusões.....	162
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	164
APÊNDICE 1	187
Listagem completa do material estudado	187
APÊNDICE 2	192
Tabela 1: Medidas das Escamas de <i>Lepidotes roxoi</i> (em mm).....	192
APÊNDICE 3	193
Tabela 2: Medidas das Escamas de <i>Lepidotes mawsoni</i> (em mm)	193
APÊNDICE 4	195
Tabela 3: Medidas das Escamas de <i>Lepidotes oliveirai</i> (em mm)	195
Tabela 4: Medidas das Escamas de <i>Lepidotes dixseptiensis</i> (em mm)	195
Tabela 5: Medidas das Escamas de " <i>Lepidotes igatuensis</i> " (em mm).....	195

APÊNDICE 5	196
Tabela 6: Medidas dos Dentes de <i>Lepidotes</i> sp. "2" (em mm)	196
APÊNDICE 6	197
Tabela 1: Tabela de Análise de Variância para o comprimento e a largura das escamas da região mediana em quatro espécies de <i>Lepidotes</i>	197
Tabela 2: Comparação <i>a posteriori</i> entre as médias das espécies de <i>Lepidotes</i> pelo teste HSD de Tukey	197
APÊNDICE 7	198
Tabela 1: Análise dos tubérculos na superfície externa da ganoína	198
Tabela 2: Dados apresentados por Meunier & Gayet (1992) e Gayet & Meunier (1993) para microtubérculos de alguns Semionotidae	198
APÊNDICE 8	199
Artigo publicado nos <u>Anais da Academia Brasileira de Ciências</u>	199
APÊNDICE 9	207
Matriz de Caracteres	207
APÊNDICE 10	208
<u>Descrição das Árvores</u>	208
APÊNDICE 11	250
Quadro 1. Posicionamento Estratigráfico do Gênero <i>Lepidotes</i> no Jurássico Superior das Bacias Sedimentares Brasileiras	250
Quadro 2. Posicionamento Estratigráfico do Gênero <i>Lepidotes</i> no Cretáceo Inferior das Bacias Sedimentares Brasileiras	251
Quadro 3. Posicionamento Estratigráfico do Gênero <i>Lepidotes</i> no Cretáceo Superior das Bacias Sedimentares Brasileiras	252

AGRADECIMENTOS

Os resultados do estudo aqui apresentado como Tese de Doutorado no Curso de Pós-graduação em Geologia Sedimentar, do Departamento de Paleontologia e Estratigrafia do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo foram frutos de um longo trabalho, cuja realização só foi possível através da colaboração de várias instituições, pesquisadores, técnicos e amigos. O trabalho em apreço teve a orientação do Prof. Dr. Oscar Rösler, Professor Titular do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo, a quem dedico meus mais sinceros agradecimentos; e a co-orientação do Prof. Dr. Rubens da Silva Santos (*in memoriam*), paleoictiólogo da Universidade do Estado do Rio de Janeiro, meu grande mestre e amigo, para quem as palavras existentes em todas as línguas, que traduzissem gratidão e reconhecimento, seriam insuficientes.

Ao CNPq devo a concessão de uma bolsa, no período de março de 1994 a agosto de 1995. Da mesma forma, agradeço à CAPES, através do convênio PICDT/CAPES/UERJ, o apoio através de uma bolsa parcial de doutorado, no período de setembro de 1995 a abril de 1997, e uma bolsa integral, no período de maio de 1997 a fevereiro de 1998.

Fico muito grata às instituições que permitiram acesso às coleções paleoictiológicas, bem como aos pesquisadores a elas vinculados, que de várias maneiras auxiliaram na elaboração desta Tese:

* Departamento Nacional da Produção Mineral: Déa Regina Bouret Campos, Diógenes de Almeida Campos, Marise Sardenberg Salgado de Carvalho e Rita de Cássia Tardin Cassab.

* Departamento de Geologia e Paleontologia do Museu Nacional/UFRJ: Alberto Barbosa de Carvalho, Alexander W.A. Kellner, Benedicto Humberto Rodrigues Francisco, Diana Mussa, Loiva Lízia Antonello, Luciana Barbosa de Carvalho, Sergio Alex Kugland de Azevedo e Victor de Carvalho Klein, e aos demais colegas deste Departamento.

* Departamento de Biologia Animal e Vegetal da Universidade do Estado do Rio de Janeiro: Andreia Francisco Afonso, Bartira C. M. da Costa-Carvalho,

Francisco José de Figueiredo e Paulo Marques Machado Brito, e a todos os colegas do Laboratório de Elasmobrânquios.

* Departamento de Biologia Geral da Universidade Santa Úrsula: José V. Andreato e Mauro José Cavalcanti.

* Laboratório de Microscopia Eletrônica do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo (Proc. FAPESP 1995/5635-4).

* Laboratório de Paleontologia do Museu de Ciências e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul: Ângelo Maffissoni e Martha Richter.

* Universidade de Nova Iguaçu: Hécio Magalhães Barros.

* American Museum of Natural History: Ivy Rutzky e John Maisey.

* Carnegie Museum of Natural History: Mary R. Dawson.

* Muséum national d'Histoire naturelle: Philippe Taquet, Sylvie Wenz e François Meunier.

* Natural History Museum: Alison Longbottom.

* Aos coordenadores do Projeto Dinossauros do Brasil, Antônio Jorge Vasconcellos Garcia e Sergio Alex Kugland de Azevedo, agradeço a possibilidade de ter realizado vários trabalhos de campo nas bacias sedimentares do nordeste.

* Ao colega Alberto Correa de Vasconcellos, doutorando do Museu Nacional/UFRJ, sou grata pelas suas preciosas sugestões especialmente no que diz respeito ao texto sobre a filogenia do grupo em estudo.

Cabem, ainda, agradecimentos a algumas pessoas que realizaram trabalhos técnicos da mais alta qualidade: Denis Serrette (fotógrafo do Muséum national d'Histoire naturelle); Luiz Antônio Alves Costa (desenhista e pesquisador do Museu Nacional do Rio de Janeiro/UFRJ); Tarcísio Raymundo de Abreu (laminador da Seção de Laminação do Instituto de Geociências/UFRJ); Alan Alves dos Santos (laminador da Seção de Laminação da Faculdade de Geologia da Universidade do Estado do Rio de Janeiro); e Isaac Jamil Sayeg (responsável pela utilização do MEV do Instituto de Geociências/USP).

Por fim, agradeço o apoio incansável, não apenas do pesquisador e professor, mas do grande companheiro Sergio Alex.

RESUMO

Neste trabalho, efetuamos uma revisão morfológica e sistemática das espécies do gênero *Lepidotes* Agassiz, 1832 do Mesozóico brasileiro, comparando-as com outras espécies de *Lepidotes* e outros Semionotidae de diversas localidades estrangeiras. Apresentamos, ainda, a distribuição biogeográfica do gênero durante o Mesozóico, dando maior ênfase às ocorrências nas bacias sedimentares brasileiras, procurando estabelecer correlações entre as unidades estratigráficas.

O material estudado consta, em sua maioria, de exemplares incompletos, escamas, dentes e/ou elementos ósseos desarticulados, provenientes das bacias sedimentares do Nordeste brasileiro. *Lepidotes piauhyensis* Roxo & Löfgren, 1936 é a espécie que apresenta um maior número de espécimens completos ou, pelo menos, com complexos anatômicos passíveis de descrição. Este fato permitiu uma redescritção detalhada desta espécie, revelando estruturas anatômicas previamente desconhecidas, destacando-se os elementos do arco hióide e do suspensório mandibular, o que resultou na elaboração de uma diagnose com, pelo menos, uma autapomorfia e na proposta de uma sinapomorfia com *Lepidotes glorie* Thies, 1989. *Lepidotes roxoi* Silva Santos, 1953, *Lepidotes souzai* Woodward, 1908 e uma espécie nova da Bacia de Sergipe-Alagoas também apresentam esqueletos parcialmente completos, permitindo uma descrição razoável de seus espécimens.

Realizamos um minucioso estudo morfo-histológico das escamas articuladas e/ou isoladas. Duas microestruturas presentes nestas escamas, canaliculos de Williamson e osteócitos, receberam um tratamento estatístico, indicando que os osteócitos representam, em termos quantitativos, um caráter taxonômico diagnóstico. As escamas foram também analisadas no Microscópio Eletrônico de Varredura, com o objetivo de caracterizar os microtubérculos presentes na superfície da camada de ganoína. Esta análise revelou uma diferença mais significativa na densidade média destes microtubérculos entre as espécies estudadas.

Como as escamas de Semionotidae são estruturas muito freqüentes no registro fóssilífero, consideramos relevante discutir, em detalhe, sua origem e estrutura. Tal discussão pode ser encontrada no Capítulo 15 desta Tese.

Cerca de 21 dentes desarticulados de *Lepidotes* sp. (da Bacia do Recôncavo) foram analisados morfo-histologicamente, revelando detalhes interessantes na constituição mineralógica da camada de acrodina, que devem estar relacionadas a um tipo de dente triturador. Com base, principalmente, na dentição dos Semionotidae, elaboramos um estudo detalhado sobre hábitos alimentares do grupo (Capítulo 19).

Para os exemplares inéditos aqui estudados, abrangendo escamas e dentes isolados e um crânio quase completo com parte da porção pós-cefálica, não foi proposto um *status* específico.

A espécie *Lepidotes llewellyni* Silva Santos, 1953 foi aqui proposta como sinônimo de *Lepidotes souzai*, uma vez que foi descrita com base em material incompleto, constituído principalmente por escamas articuladas. Estas escamas são muito semelhantes às de *Lepidotes souzai*, quanto à morfologia e à ornamentação da camada de ganoína, representada por cristas e sulcos.

As espécies *Lepidotes mawsoni* Woodward, 1888, *Lepidotes oliveirai* Silva Santos, 1969 e *Lepidotes dixseptiensis* Silva Santos, 1963 foram consideradas válidas, tendo como base não só a morfologia externa das escamas, mas também sua microestrutura e as características dos tubérculos presentes na superfície externa da ganoína.

A espécie *Araripelepidotes temnurus* (Agassiz, 1841), por não se tratar do objeto central desta Tese, não foi detalhadamente estudada. Porém, apresentamos, pela primeira vez, uma descrição de seu esqueleto caudal.

Considerando a morfologia externa de algumas espécies de Semionotidae, Lepisosteidae e Amiidae, famílias cujas relações filogenéticas ainda não se encontram estabelecidas e fazendo parte do antigo grupo "Holostei", realizamos um estudo de morfometria comparada, com o objetivo de verificar se tais famílias poderiam ser discriminadas através de métodos de estatística multivariada. Os resultados deste estudo foram publicados em um artigo, cuja separata foi incluída no Apêndice 8 desta Tese.

Devido à grande controvérsia que ainda existe sobre o posicionamento filogenético e as inter-relações dos Semionotidae, sobretudo no que diz respeito ao gênero *Lepidotes*, apresentamos uma proposta das relações filogenéticas desta família, considerando preliminarmente 13 táxons. Esta proposta será ampliada e discutida em futuros trabalhos.

ABSTRACT

In this work, we bring about a methodological and systematic revision of the species belonging to the genus *Lepidotes* Agassiz, 1832 from the Brazilian Mesozoic, comparing them to other species of *Lepidotes* and other Semionotidae from several foreign localities. We also present the geographic distribution of the genus during the Mesozoic, giving more emphasis to the occurrences in the Brazilian sedimentary basins, in an attempt to establish correlations among the stratigraphic units.

The material studied consists mostly of incomplete specimens, scales, teeth, and/or disjointed bony elements, coming from the sedimentary basins of Northeastern Brazil. *Lepidotes piauhyensis* Roxo & Löfgren, 1936 is the species that presents the greatest number of complete specimens or at least anatomical complexes amenable to description. This fact allowed a detailed redescription of this species, unravelling previously unknown anatomical structures, especially the hyoid arch and the *suspensorium*, what resulted in the elaboration of a diagnosis with at least one autapomorphy and the presence of a synapomorphy with *Lepidotes gloriae* Thies, 1989. *Lepidotes roxoi* Silva Santos, 1953, *Lepidotes souzai* Woodward, 1908, and a new species of the Sergipe-Alagoas Basin also present partially complete skeletons, allowing a reasonable description of their specimens.

We accomplished a meticulous histo-morphological study of the articulated and/or isolated scales. The microstructures present in these scales, canalicules of Williamson and osteocytes, received a statistical treatment, showing that the osteocytes represent, in quantitative terms, a diagnostic taxonomic character. The scales were also analyzed under the Scanning Electronic Microscope, with the aim of characterize the microtubercles present on the external surface of the ganoine layer. This analysis disclosed the average density of microtubercles as the most significant difference among the studied species.

As the scales of Semionotidae are very frequent structures in the fossil record, we consider important to discuss in detail their origin and structure. Such a discussion can be found in Chapter 15 of this thesis.

About 21 disarticulated teeth of *Lepidotes* sp. (from the Recôncavo Basin) were analyzed histo-morphologically, showing interesting details in the mineralogical constitution of the acrodin layer, that may be related to the crushing-type teeth. Mainly on the basis of the dentition of the Semionotidae, we elaborated a detailed study on the feeding habits of the group (Chapter 19).

A specific status was not proposed for the new specimens here studied, comprising scales and isolated teeth, as well as an almost complete skull with part of the postcephalic region.

The species *Lepidotes llewellyni* Silva Santos, 1953 has been proposed here as a synonym of *Lepidotes souzai*, since it was described on the basis of incomplete material, consisting mainly of articulated scales. These scales are very similar to those of *Lepidotes souzai*, regarding the morphology and ornamentation of the ganoine layer, represented by ridges and grooves.

The species *Lepidotes mawsoni* Woodward, 1888, *Lepidotes oliveirai* Silva Santos, 1969 and *Lepidotes dixseptiensis* Silva Santos, 1963 were considered as valid, on the basis of not only the external morphology of the scales, but also their microstructure and the characteristics of the tubercles present on the external surface of the ganoine layer.

The species *Araripelapidotes temnurus* (Agassiz, 1841) was not studied in detail, since it does not constitute the central focus of this thesis. However, we present for the first time, a description of their caudal skeleton.

Regarding the external morphology of some species of Semionotidae, Lepisosteidae, and Amiidae, families with not yet well-established phylogenetic relationships and that comprise the old group "Holostei", we performed a comparative morphometric study, with the aim of investigating if such families could be discriminated by means of multivariate statistical methods. The results of this study were published as a paper, a reprint of which was included in Appendix 8 of this thesis.

Due to the great controversy that still persists in the phylogenetic position and the interrelationships of the Semionotidae, especially regarding the genus *Lepidotes*, we present a proposal for the phylogenetic relationships of this family, considering provisionally 13 taxa. This proposal will be expanded and discussed in future articles.

RÉSUMÉ

Dans ce travail, nous proposons une révision morphologique et systématique des espèces du genre *Lepidotes* Agassiz, 1832 du Mésozoïque du Brésil, en comparant aux autres espèces de *Lepidotes* et aux autres Semionotidae de plusieurs localités étrangères. La distribution géographique et stratigraphique du genre est abordée en mettant l'accent sur la répartition dans les bassins sédimentaires brésiliens.

Le matériel étudié comprend surtout des spécimens incomplets, des écailles, des dents et des os dermiques désarticulés qui proviennent des bassins sédimentaires du Nord-Est du Brésil. *Lepidotes piauhyensis* Roxo & Löfgren, 1936, espèce qui comporte le plus grand nombre de spécimens complets, a pu être décrit de manière détaillée et a révélé des structures anatomiques jamais étudiées (éléments de l'arc hyoïde et du *suspensorium*). Une diagnose propose, au moins, une autapomorphie et une synapomorphie pour *Lepidotes piauhyensis* et *Lepidotes gloriae* Thies, 1989. *Lepidotes roxoi* Silva Santos, 1953, *Lepidotes souzai* Woodward, 1908 et une nouvelle espèce du bassin Sergipe-Alagoas présentent des squelettes partiellement complets, qui ont permis une description correcte des spécimens.

L'étude histologique des écailles, articulées ou isolées, souligne deux microstructures, des canalicules de Williamson et des ostéocytes, dont il est possible de faire l'analyse statistique. Cet analyse a montré que, sur le plan quantitatif, les ostéocytes fournissent un caractère taxonomique pouvant intervenir dans la diagnose. L'examen au Microscope Électronique à Balayage de la surface externe de ganoïne des écailles des espèces étudiées a révélé des différences dans la densité moyenne des tubercules.

Comme les écailles de Semionotidae sont les restes les plus fréquents dans les gisements fossilifères, nous avons discuter leur origine et leur structure. Cette discussion correspond au chapitre 15 de cette Thèse.

Les études morphologiques et histologiques de vingt et une dents isolées de *Lepidotes* sp., provenant du Bassin du Recôncavo, ont révélé des détails intéressants dans la constitution minéralogique de la couche d'acrodine, qui doivent être mise en relation avec la trituration. Ceci nous a conduit à discuter aussi, dans le chapitre 19, des habitudes alimentaires des Semionotidae, fondée surtout sur la dentition.

Aucun nom d'espèce n'a été donné pour les spécimens inédits étudiés ici, représentés par des écailles, des dents isolées, un crâne partiellement complet et une portion du squelette post-crânien.

L'espèce *Lepidotes llewellyni* Silva Santos, 1953 a été proposée ici comme synonyme de *Lepidotes souzai*, car elle a été décrite sur du matériel incomplet, constitué surtout par des écailles articulées. Ces écailles sont très semblables à celles de *Lepidotes souzai*, pour leur morphologie externe, aussi bien que pour l'ornementation de leur couche de ganoïne.

Les espèces *Lepidotes mawsoni* Woodward, 1888, *Lepidotes oliveirai* Silva Santos, 1969 et *Lepidotes dixseptiensis* Silva Santos, 1963 ont été considérées comme valides, en raison de la morphologie externe des écailles, de leur microstructure, ou des caractéristiques des tubercules à la surface externe de la ganoïne.

L'espèce *Araripelapidotes temnurus* (Agassiz, 1841), ne constituant pas l'objet central de la thèse, n'a pas été étudiée en détail. Toutefois, nous avons présenté, pour la première fois, une description de sa nageoire caudale.

A partir de la morphologie externe de quelques espèces de Semionotidae, Lepisosteidae et Amiidae, familles dont les relations phylogénétiques ne sont pas encore résolues, nous avons réalisé une étude de morphométrie comparée, pour vérifier si ces familles pourraient être discriminées par des méthodes statistiques. Les résultats de cet étude apparaissent dans l'Appendice 8 de cette Thèse.

Toutes les analyses ont permis d'établir, de manière préliminaire, les relations phylogénétiques de la famille Semionotidae. Cette proposition devra être plus argumentée et discutée dans de futurs travaux.

FICHA CATALOGRÁFICA

GALLO-DA-SILVA, Valéria

Revisão das Espécies do Gênero *Lepidotes* Agassiz, 1832 (Actinopterygii, Semionotiformes) do Mesozóico do Brasil, com Comentários sobre as Relações Filogenéticas da Família Semionotidae
São Paulo. USP, Instituto de Geociências, 1998.

252p., 40 ilustr., LXXV EST.

Tese: Doutora em Geociências (Paleontologia)

Capa: Reconstituição de *Lepidotes piauhyensis* Roxo & Löfgren, 1936 (Desenho de Francisco J. de Figueiredo).

Palavras-chave:

1. *Lepidotes*; 2. Mesozóico; 3. Morfologia; 4. Taxonomia; 5. Filogenia

I. Universidade de São Paulo - Instituto de Geociências - Departamento de Paleontologia e Estratigrafia

II. Teses

1. Introdução

1.1 Generalidades sobre o Gênero *Lepidotes*

O gênero *Lepidotes*, do grego Λεπιδωτεζ, (Gr. *Lepidoto* = coberto de escamas), foi criado por Agassiz (1832) com base em um peixe do Liássico Superior (Eojurássico) de Wurtemberg, Alemanha, o qual denominou *Lepidotes gigas*, posteriormente sinonimizado com *L. elvensis* (Est. I, A e B). Entretanto, Wenz (1967) afirma que o representante mais antigo deste gênero foi descrito por Michael (1893) para o Rético Superior (Neotriássico) da Alemanha, porém sob o nome de *Prolepidotus gallineki*. Segundo Wenz (*op. cit.*), a anatomia craniana, bem como a morfologia das escamas e dos raios das nadadeiras, indicam tratar-se do gênero *Lepidotes*.

Este gênero apresentou uma ampla distribuição geográfica, de caráter quase cosmopolita, ocorrendo na maioria dos continentes, com exceção da Antártida, e uma longa trajetória geológica, do Neotriássico ao Neocretáceo (Fig. 1). Esta amplitude geocronológica explicaria, em parte, o grande número de espécies descritas para este gênero. Woodward, no seu "Catalogue of the fossil fishes in the British Museum (Natural History), Part III - 1895", registrou 97 espécies, sendo hoje, ainda, consideradas 40 espécies (THIES, 1989). Durante sua existência, os indivíduos ocuparam diversos ambientes e desenvolveram hábitos particulares, ocorrendo tanto em depósitos sedimentares de origem marinha, como continental.

O material que aparece na literatura como *Lepidotes* é muito vasto, geralmente englobando qualquer tipo de escama óssea, com a superfície esmaltada, denominada escama ganóide. A quase totalidade deste material citado não é ilustrada, nem possui maiores estudos, como por exemplo, análises micro- e ultra-estruturais. O próprio uso do nome genérico é confuso, pois o autor do gênero, depois de criá-lo, passou a usar a grafia *Lepidotus*. De acordo com a data de publicação, a forma correta é *Lepidotes*. White & Moy-Thomas (1940) foram os primeiros a chamarem atenção para esta questão da grafia do gênero *Lepidotes*.

O gênero *Lepidotes* tem sido objeto de estudo por parte de vários paleontólogos (AGASSIZ, 1832, 1833-1844; BRANCO, 1887; WOODWARD, 1888, 1889-1901, 1908; PRIEM, 1908; DECHASEAUX, 1935, 1943; ROXO & LÖFGREN,

1936; SAINT-SEINE, 1949; SILVA SANTOS, 1945, 1953 a, b e c, 1963, 1969, 1990; BELTAN, 1958; JAIN & ROBINSON, 1963; WENZ, 1967; GAYET, 1982; JAIN, 1983; THIES, 1989, 1991, entre outros). Estes estudos objetivavam, principalmente, melhor conhecer sua anatomia, para apresentar uma definitiva diagnose para o gênero, uma definição mais completa de suas inúmeras espécies, bem como discutir e estabelecer sua filogenia.

No decorrer da sua existência geológica, este peixe apresentou, segundo diversos autores (PRIEM, 1908; DECHASEAUX, 1935, 1943; BELTAN, 1958; JAIN & ROBINSON, 1963; WENZ, 1967), muitas modificações na sua estrutura anatômica, não apenas em relação ao esqueleto cefálico, como ao pós-cefálico, embora Maisey (1991) afirme que os peixes do gênero *Lepidotes* apresentam uma “anatomia conservadora”, que, aparentemente, não variou muito durante sua evolução. Wenz (1997) também afirma que os semionotídeos possuem um padrão estável de ossos cranianos e estruturas pós-cranianas.

Seguindo uma escola sistemática mais tradicional, e em função do grande número de espécies de *Lepidotes*, alguns autores estabeleceram morfótipos bem distintos, com base, não só nas diferenças anatômicas, como também, na idade geológica das espécies. Para estes autores, as formas do Jurássico apresentam dois morfótipos distintos: um, de dimensões relativamente pequenas (aproximadamente 500mm de comprimento padrão); escamas lisas, com a camada de ganoína cobrindo toda a superfície exposta; e dentes marginais estiliformes (p. ex., *L. elvensis*, *L. minor*, *L. notopecterus* e *L. piauihyensis*); e outro, envolvendo formas de grande porte e dentes trituradores (p. ex., *L. maximus*). Já as formas do Cretáceo, em geral, são de grande porte (p. ex., *L. roxoi*, com 1500mm de comprimento padrão); apresentam escamas ornamentadas com rugas ou tubérculos, com a camada de ganoína irregular e reduzida (p. ex., *L. latifrons*, *L. souzai* e *L. roxoi*); e dentes trituradores. Entretanto, parece-nos que este tipo de padronização não reflete a evolução do gênero *Lepidotes*. Há grandes variações nestas características, independente da idade geológica, indicando que elas podem ser homoplásticas nas espécies consideradas, e não indicar estados primitivos ou derivados.

Desta forma, Thies (1989) conclui criticamente que não foram, ainda, propostas autapomorfias válidas para o gênero *Lepidotes*, conseqüentemente este táxon parece ser para- ou polifilético. Não há, realmente, uma diagnose definitiva para o gênero e as

diagnoses apresentadas nos diversos trabalhos, não são mais do que uma combinação de caracteres a critério dos autores.

Agassiz (1832) criou o gênero *Lepidotes* e, com ele, as espécies *Lepidotes gigas* (espécie-tipo), *L. frondosus* e *L. ornatus*. O autor baseou-se, principalmente, na forma oblonga do corpo e suas grandes dimensões; no modo de articulação das escamas; na forma destas estruturas, variando de quadrangulares a rombóides; na espessa e brilhante camada de esmalte (ganoína) das escamas e sua ornamentação, em forma de cristas e sulcos; e na forma e tamanho das nadadeiras.

Já Agassiz (1833-1844), embora também não tenha elaborado uma diagnose, apresentou uma descrição detalhada do gênero, com base em várias espécies. Inicialmente, o autor caracteriza o gênero *Lepidotes* como representante de unidades estratigráficas de idade jurássica, interpretação errônea que acabou se consagrando, durante muito tempo, na literatura paleontológica. Os demais caracteres apresentados pelo autor foram: tamanho grande dos exemplares, raramente preservados inteiros, encontrando-se, em sua maioria, escamas e dentes; forma oblonga do corpo; forma e localização das nadadeiras; heterocerquia abreviada da nadadeira caudal; presença de fulcras em todas as nadadeiras; escamas rombóides e muito espessas; espessa camada de ganoína; série circumorbital completa; presença de placas pós-orbitais; dimensões e modo de articulação dos ossos do teto craniano e da face; tamanho e forma dos elementos da maxila superior; abertura da boca proporcionalmente pequena; dentes marginais estiliformes e internos, hemisféricos, com uma constricção na base de fixação.

Woodward (1895) apresenta uma descrição pormenorizada de cada estrutura anatômica presente em *Lepidotes*, não se constituindo em uma diagnose. Na parte inicial da descrição, o autor faz uma síntese das principais características do gênero, a maioria já abordada por Agassiz (1832; 1833-1844). São elas: corpo fusiforme e levemente comprimido; dentes marginais estiliformes e internos, triturantes; ausência de placa gular; presença de fulcras bisseriais na borda anterior de todas as nadadeiras; tamanho e localização das nadadeiras; heterocerquia abreviada da nadadeira caudal; escamas muito espessas, lisas ou ornamentadas; forma e modo de articulação das mesmas; escamas das margens dorsal e ventral não conspícuas. Há outros caracteres apontados pelo autor que destacaremos, pois serão discutidos, por nós, posteriormente nos capítulos referentes a cada espécie e à filogenia dos Semionotidae. A saber: placas da face irregularmente

subdivididas, sendo, em geral, diferentes até mesmo em ambos os lados da cabeça; pré-maxilar com um grande ramo ascendente; vômer dentado co-ossificado; simplético desconhecido, dentalo-esplênial com processo coronóide alto e sínfise um tanto alta; notocorda persistente; extra-escapulares variando quanto ao número e arranjo; três escamas pré-anais diferenciadas; presença da articulação “peg-and-socket” nas escamas anteriores e medianas.

Woodward (1909) elabora uma descrição bem mais resumida do que a anterior, porém sem acrescentar nenhuma característica diagnóstica para *Lepidotes*. Na verdade, trata-se de um resumo do seu trabalho de 1895.

Posteriormente, vários trabalhos foram realizados, alguns definindo novas espécies, outros sugerindo sinonímias, porém a maioria deles não fornece uma diagnose precisa do gênero. Dentre estes trabalhos, poderíamos destacar Dechaseaux (1935), Silva Santos (1945, 1953a), Saint Seine (1949), Wenz (1967) e Jain (1983).

Somente Thies (1989), propõe uma diagnose para o gênero *Lepidotes*, apontando duas possíveis autapomorfias (vômer ímpar ou co-ossificado nos adultos e presença de duas concavidades no epiótico) e uma combinação de caracteres, tais como: corpo fusiforme; mais do que uma placa pós-orbital; dentalo-esplênial com um longo processo ventral, alcançando a borda posterior da maxila inferior; escamas do dorso não conspícuas, sem espinho posterior.

Entretanto, nenhum desses caracteres representa, na realidade, uma autapomorfia do gênero *Lepidotes*, tornando-se extremamente difícil elaborar uma boa diagnose, bem como diferenciá-lo dos outros Semionotidae (*Semionotus*, *Paralepidotus* e *Araripelepidotes*).

1.2 O Gênero *Lepidotes* no Brasil

A primeira referência ao gênero *Lepidotes* no Brasil data de 1841, quando Louis Agassiz descreveu a espécie *Lepidotes temnurus* (hoje espécie-tipo do gênero *Araripelepidotes*), com base em um fragmento da porção posterior do corpo de um peixe “ganóide”, encontrado no Cretáceo da Formação Santana da Bacia do Araripe, nordeste do Brasil (AGASSIZ, 1841). Este exemplar encontra-se no Natural History Museum, sob o número BM(NH) P 7420 (Est. II, A).

Dos peixes fósseis que ocorrem nos estratos do Brasil, *Lepidotes*, provavelmente, é um dos mais citados na literatura geo-paleontológica brasileira. Em um dos principais livros sobre as pesquisas geológicas realizadas até a década de 40 no Brasil (OLIVEIRA & LEONARDOS, 1943), há várias citações de ocorrência de *Lepidotes*. Estes fósseis eram encontrados principalmente por geólogos, durante seus trabalhos de levantamento, sendo quase sempre representados por escamas que, devido a sua estrutura muito resistente, conservaram-se mais facilmente nas rochas. A atribuição deste material a *Lepidotes* tinha como base o fato deste peixe ser muito conhecido, especialmente na Europa, possibilitando uma comparação.

Na identificação das escamas, os autores baseavam-se, de uma maneira geral, nas seguintes características: o tamanho geralmente grande das escamas que, às vezes, podem atingir até 50mm de comprimento, no caso de *Lepidotes roxoi*; a forma rômbrica; a presença de uma camada de uma substância resistente e brilhante, a ganoína, na sua superfície exposta; e apêndices articulares bem desenvolvidos na sua região anterior (Estampa II, B).

A designação de espécies com base apenas em escamas isoladas é uma tentativa de identificar a diversidade de escamas ganóides encontradas em diferentes formações geológicas do Brasil, utilizando-as, principalmente, para uma datação preliminar e correlação estratigráfica, uma vez que se trata de um peixe exclusivo do Mesozóico. Fora desse propósito é sempre problemático considerar como sendo de *Lepidotes* qualquer escama possuindo as características acima citadas.

Os caracteres utilizados para a classificação das escamas são mais abrangentes do que os acima expostos. Deve-se, inicialmente, verificar se a escama pertence mesmo a um semionotídeo, analisando-se a sua microestrutura. As escamas dos semionotídeos, incluindo *Lepidotes* e *Semionotus*, apresentam uma estrutura histológica própria, designada "lepisosteóide", bem distinta da estrutura paleoniscóide, presentes em escamas morfologicamente semelhantes às dos semionotídeos (WILLIAMSON, 1849; GOODRICH, 1907; MEUNIER & GAYET, 1996; SCHULTZE, 1996). O passo seguinte no estudo das escamas é verificar a que parte do corpo do peixe elas pertenciam, pois, geralmente, considera-se como mais importantes aquelas da parte anterior e mediana da região torácica, cuja ganoína apresenta ornamentação, que pode diferir de uma espécie para outra. O tamanho das escamas é importante apenas para calcular o comprimento

aproximado do peixe, não deixando de levar em conta que escamas pequenas podem ter pertencido a um indivíduo jovem.

São observados, ainda, nas escamas, os processos articulares, isto é, as duas projeções do seu bordo anterior, e um processo situado no meio do bordo lateral superior, o “peg”. Este processo, quando a escama está ainda no corpo do peixe, encaixa-se numa reentrância, o “socket”, existente no bordo lateral inferior da escama, que se acha imediatamente superior. Este sistema articular “peg-and-socket” está sempre presente nas escamas da região anterior do corpo do *Lepidotes* e de outros grupos com escamas ganóides (p. ex., *Lepisosteus*), e contribui para melhor fixar a escama no corpo do peixe.

Outro caráter a ser considerado, é a espessura das escamas. Em certas espécies, elas podem ser muito espessas (*L. mawsoni*) ou delgadas (*L. piauihyensis* e *L. oliveirai*). No caso de *L. mawsoni*, nota-se uma proeminente excrescência (*sensu* Woodward, 1888) na face inferior da escama, decorrente da acentuada espessura da base óssea, caráter que pode ser utilizado na diagnose da espécie.

Após essas verificações, vem o exame da camada de ganoína. Nas escamas de *Lepidotes*, há uma variação considerável na espessura desta camada. Ela pode apresentar-se cobrindo toda a face exposta da escama, sendo lisa ou ornamentada, com cristas e sulcos, que podem se dispor de modo paralelo ou divergir do núcleo da escama em direção ao seu bordo posterior. A ornamentação da ganoína pode ser também com tubérculos e sulcos, ao mesmo tempo, como no caso das escamas de *L. souzai* (SILVA SANTOS, 1953a). O bordo posterior da escama pode apresentar-se inteiro, denteado ou serrilhado.

No Brasil, foram descritas oito espécies de *Lepidotes*, fora as referências de *Lepidotes* sp. Algumas espécies são baseadas apenas em escamas como *L. oliveirai* Silva Santos, 1969 e *L. dixseptiensis* Silva Santos, 1963; escamas, dentes e raros fragmentos ósseos, como *L. mawsoni* Woodward, 1888; outras como *L. souzai* Woodward, 1908, *L. llewellyni* Silva Santos, 1953 e *L. igatuensis* (*nomem nudum*) Vogel, 1976a são conhecidas por escamas, dentes e porções do esqueleto cefálico. Esqueletos completos foram obtidos de *L. piauihyensis* Roxo & Löfgren, 1936 e de *L. roxoi* Silva Santos, 1953. Com exceção de *L. piauihyensis*, considerada como de idade neojurássica (PINTO & PURPER, 1974; SILVA SANTOS, 1974), todos os demais fósseis de *Lepidotes*

encontrados no Brasil são procedentes de rochas cretáceas, em sua maioria, da Bacia do Recôncavo (figs. 2 a 12; quadros 1, 2 e 3).

Além das espécies acima relacionadas, muito material, constando a maioria de escamas, tem sido referido na literatura geo-paleontológica brasileira simplesmente como *Lepidotes* sp. Isto decorre do fato do material ser insuficiente para estudo, isto é, existência de poucos exemplares e, às vezes, mal conservados; e em se tratando de escamas, serem elas de regiões do corpo, como por exemplo a região caudal, que não têm muito significado na diagnose das espécies.

Se todo o material encontrado no Brasil e referido a *Lepidotes* pertence realmente a este gênero de semionotídeo, pode-se dizer que esse peixe é o mais representativo do mesozóico brasileiro, ocorrendo desde o Neojurássico ao Neocretáceo (Cenomaniano).

1.3 Objetivos e Justificativa

Considerando que, ainda hoje, fósseis de *Lepidotes* vêm sendo coletados em diferentes formações geológicas do país, e que este gênero é um dos mais freqüentes na paleoictiofauna mesozóica brasileira, acreditamos que existe uma necessidade premente de se revisar o material brasileiro já descrito e/ou inédito, utilizando bibliografias e metodologias mais modernas, e dar subsídios para uma identificação adequada deste peixe, mesmo tratando-se apenas de escamas.

As espécies descritas com material incompleto, *L. oliveirai*, *L. dixseptiensis*, *L. llewellyni*, "*L. igatuensis*", incluindo os holótipos, e exemplares das espécies *L. souzai* e *L. mawsoni*, cujos tipos estão fora do Brasil, serão incluídas na referida revisão.

Em síntese, esta Tese de Doutorado objetiva:

- (1) redescrever todas as espécies brasileiras de *Lepidotes*, em especial *L. piauhyensis* e *Lepidotes roxoi*, ambas com espécimens completos, utilizando novos exemplares com estruturas anatômicas nunca descritas;
- (2) apresentar materiais inéditos de *Lepidotes*, como dentes, escamas e exemplares incompletos, porém sem propor, ainda, um *status* específico;

- (3) avaliar o valor das escamas isoladas na definição do gênero e das espécies desse semionotídeo, considerando além da morfologia, sua microestrutura e a superfície da ganoína;
- (4) avaliar a validade das espécies brasileiras descritas com base em material fragmentário;
- (5) propor uma metodologia para a identificação de escamas isoladas, com base em análises estatísticas;
- (6) propor um posicionamento filogenético dos Semionotidae.

2. Material e Métodos

As pesquisas desta Tese de Doutorado foram realizadas no Laboratório de Ictiologia do Departamento de Biologia Animal e Vegetal do Instituto de Biologia da Universidade do Estado do Rio de Janeiro (DBAV/IB/UERJ) e no Departamento de Paleontologia e Estratigrafia do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo (DPE/IG/USP). Para sua realização, utilizou-se o material brasileiro de *Lepidotes* existente nas coleções paleontológicas do Departamento Nacional da Produção Mineral/RJ (DNPM), cujo acervo paleontológico inclui o material referido às principais espécies descritas de *Lepidotes*, especialmente *L. piauiensis* e *L. roxoi*, incluindo as séries-tipo; Museu Nacional/UFRJ (MN); Universidade do Estado do Rio de Janeiro (UERJ); Universidade Federal de Pernambuco (UFPE); Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (PUCRS); American Museum of Natural History (AMNH - New York, USA); e Natural History Museum (BMNH - Londres, Inglaterra); e de material estrangeiro do AMNH; do Carnegie Museum of Natural History (CMNH - Pittsburgh, USA); Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN - Paris, França); e BMNH.

Cerca de 200 exemplares, incluindo esqueletos completos e incompletos, escamas articuladas ou isoladas, dentes e fragmentos ósseos de *Lepidotes*, e em menor escala, de *Araripelepidotes*, foram analisados para as finalidades do presente trabalho. O material mais expressivo e numeroso é o do acervo do Setor de Paleontologia do Museu de Ciências da Terra do Departamento Nacional da Produção

Mineral (RJ), seguido do material do Departamento de Geologia e Paleontologia do Museu Nacional do Rio de Janeiro e do Departamento de Biologia Animal e Vegetal/UERJ.

Com referência à *L. piauiensis*, as coleções do Departamento Nacional da Produção Mineral foram acrescidas de novos exemplares coletados em 1945, 1952 e 1967 (SILVA SANTOS, 1974), após as primeiras coletas realizadas em 1930 pelo então Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil, na localidade de Amarantes, no Estado do Piauí, e cujo material de *Lepidotes* foi estudado por Roxo & Löfgren (1936), Silva Santos (1945) e Schaeffer (1947). Os novos exemplares anteriormente referidos são inéditos e serão analisados, pela primeira vez, nesta Tese. De *L. roxoi* serão, também, agora analisados alguns exemplares não estudados por Silva Santos (1953a), quando da publicação de seu trabalho sobre os “Lepidotídeos” da ilha de Itaparica, Estado da Bahia, onde o autor criou a espécie. Das demais espécies de *Lepidotes*, todo o material já existente foi revisto e redescrito. Outros exemplares inéditos, por nós coletados, ou pertencentes às várias instituições acima referidas, ou ainda fazendo parte de coleção particular, serão aqui apresentados.

A relação abaixo é referente ao material em apreço, apresentado de acordo com os registros de catálogos das instituições a que pertencem. Os exemplares do Departamento Nacional da Produção Mineral vêm com a sigla **DGM** (Divisão de Geologia e Mineralogia), mais o número do exemplar seguido da letra “P” (peixe). Os exemplares do Museu Nacional são registrados com a sigla **MN**, mais o número do exemplar seguido da letra “V” (vertebrado). Os exemplares do Departamento de Biologia Animal e Vegetal/UERJ apresentam a sigla **Pz-DBAV-UERJ** (sendo “Pz” a sigla de Paleozoologia) mais o número do exemplar. O material da **UFPE** consta apenas de alguns exemplares de *L. piauiensis*, mas não apresentam número de coleção. Os exemplares do American Museum apresentam a abreviatura **AMNH**, seguida do número do espécimen; aqueles do Natural History Museum aparecem com **BM(NH)**, mais a letra “P” (de Paleovertebrate) e o número do exemplar; os do Carnegie Museum vêm com a sigla **CMNH** mais o número do espécimen; e os do Muséum national d’Histoire naturelle apresentam a abreviatura **MNHN**, seguida do número do exemplar.

A listagem completa do material, contendo a localidade (quando possível) e a estratigrafia, pode ser consultada no APÊNDICE 1, neste volume. Com relação às espécies do Brasil, as localidades de coleta, que, em geral são as próprias localidades-tipo, foram apresentadas nos capítulos referentes a cada espécie.

Os exemplares brasileiros de *Lepidotes* encontram-se preservados em folhelho, o que impede uma preparação química, que é bastante comum e eficaz quando se trata de material preservado em calcário, como é caso de *Araripelepidotes*. Os exemplares foram, então, preparados mecanicamente, utilizando-se várias ponteiras com agulhas finas, sob microscópio estereoscópio. Para a proteção do material, utilizou-se uma cola solúvel em acetona (BUTVAR 76).

Um réplica em resina foi confeccionada especificamente para o espécimen da Bacia de Sergipe-Alagoas, item que constou de várias etapas. Inicialmente, procedeu-se à confecção de um bloco de massa de modelar, onde o exemplar foi acomodado para ser moldado por borracha de silicone, que permite obter um grande detalhamento do material original. Este molde em silicone funciona como uma espécie de forma ou contra-molde, para a moldagem final em resina. Para proteção do espécimen, o mesmo foi coberto com a cola Butvar. O silicone foi misturado a um catalisador e esta mistura foi colocada em uma câmara de vácuo, para evitar a formação de bolhas de ar. Posteriormente, o silicone foi depositado no bloco, onde se encontrava o espécimen. Após a retirada do contra-molde em silicone do bloco, procedeu-se à preparação do molde em resina de poliéster, que constou do preenchimento do contra-molde por uma mistura de resina e catalisador, com adição de pigmentos, de forma a permitir melhor visualização e contraste dos detalhes. Após um período de cerca de 24 horas, fez-se a retirada do molde, soltando-se as laterais e empurrando a base para cima.

Secções delgadas de escamas, dentes e ossos cranianos foram confeccionadas na Seção de Laminação do Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio de Janeiro, outras na Seção de Laminação da Companhia de Pesquisa de Recursos Minerais (LAMIN/CPRM), outras ainda na Seção de Laminação da Faculdade de Geologia da Universidade do Estado do Rio de Janeiro, e as demais pela própria autora. A metodologia utilizada para a preparação das lâminas foi ligeiramente modificada de Ragonha (1984), e constou da inclusão dos espécimens em um bloco de resina de poliéster (EPOXI) e de posteriores cortes longitudinais e

transversais em uma serra. Após esta etapa, algumas secções foram polidas manualmente, utilizando-se lixas d'água, enquanto outras foram desgastadas na máquina politriz, até obter uma fração de 50 a 70 μ . As fotografias das lâminas histológicas foram realizadas, parte em um microscópio biológico e parte em um microscópio petrográfico, ambos com luz normal e polarizada.

Além da descrição histológica das escamas e dentes dos Semionotidae aqui considerados, foi realizada uma análise quantitativa de algumas microestruturas, especificamente canálculos de Williamson e osteócitos, objetivando verificar a possibilidade das mesmas serem utilizadas como caráter taxonômico para as diferentes espécies. Esta análise constou da contagem destas estruturas em um campo visual padronizado, visando à obtenção de sua densidade por unidade de mm². Estes dados foram, então, submetidos a uma análise estatística não-paramétrica, com base no método de Kruskal-Wallis, através do programa STATISTICA/w, versão 4.3 (STATSOFT, 1993).

Para a análise da superfície externa da ganoína, as escamas foram metalizadas com uma película de ouro e as fotografias foram realizadas em Microscópio Eletrônico de Varredura da marca LEO 440i no Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo. Os tubérculos de ganoína foram posteriormente medidos segundo a metodologia de Gayet & Meunier (1986). A distância intertubercular foi aqui tomada tendo como ponto de referência os centros dos tubérculos. Para a realização destas medidas, bem como para a contagem do número de tubérculos, seguiu-se as sugestões de Richter (1995), ou seja, tomou-se o cuidado de utilizar o mesmo aumento para as fotografias (700x na tela do MEV), como também procurou-se trabalhar com imagens que não induzissem a erros, em função da posição da amostra em relação aos feixes de elétrons do microscópio. Segundo a autora, as micrografias devem ser tiradas em ângulo reto à superfície da escama, sem ângulo de inclinação.

As ilustrações foram elaboradas de acordo com a técnica do desenho em ponto (COINEAU, 1982), seja a partir de um microscópio estereoscópio com câmara clara, ou a partir de fotografias e dos próprios exemplares.

Alguns exemplares foram fotografados recobertos por uma película de óxido de magnésio e outros com cloreto de amônia, para obter um melhor contraste e pôr em evidência certos detalhes que não apareceriam sem esta técnica.

A maioria das cartas geológicas, utilizadas para representar as bacias sedimentares brasileiras com ocorrência de *Lepidotes*, foi retirada do Boletim Técnico da PETROBRÁS de 1994.

A descrição anatômica dos exemplares, bem como a nomenclatura osteológica utilizada, baseou-se em Wenz (1967) e Brito (1995, 1997). Alguns termos anatômicos, adaptados para a língua portuguesa, foram retirados de Corrêa e Castro & Corrêa e Castro (1987).

A análise histológica das escamas e dentes, assim como a análise da superfície externa da ganoína das escamas, teve como base os trabalhos clássicos de Nickerson (1893), Williamson (1849), Goodrich (1907), Schultze (1966), Peyer (1968) e Ørvig (1978), e a literatura mais moderna, como por exemplo, Gayet & Meunier (1986, 1991), Meunier & Gayet (1992, 1996), Meunier *et alii* (1988), Sire & Meunier (1994) e Schultze (1996).

As sinonímias foram elaboradas de forma resumida, onde são apresentados apenas a primeira citação do gênero ou da espécie e os autores que modificaram a nomenclatura dos táxons.

Todas as diagnoses aqui propostas foram baseadas em uma combinação de caracteres primitivos e derivados. Este procedimento não é o mais adequado à luz da sistemática filogenética, pois apenas as feições exclusivas e derivadas permitem estabelecer táxons monofiléticos. Entretanto, segundo Arratia (1996), uma combinação particular de caracteres pode ser útil na prática, por permitir um pronto reconhecimento de táxons individuais.

As referências bibliográficas foram elaboradas segundo Oliveira & Bezerra (1995), que, por sua vez, se basearam na NBR-6033 (1989) da Associação Brasileira de Normas Técnicas, realizando algumas adaptações. As citações bibliográficas mencionadas entre parênteses foram escritas em caixa alta, para evitar possíveis confusões em relação às referências dos autores dos táxons.

A metodologia cladística, *sensu* Hennig (1966) e Wiley (1981), foi aplicada para elaborar uma proposta de ensaio filogenético dos Semionotidae, incluindo as espécies brasileiras e estrangeiras, cujos espécimens encontram-se total- ou parcialmente completos, permitindo um bom estudo anatômico. Esta metodologia compreende várias fases, iniciando-se com a escolha de um ou mais grupos-externos, que devem

representar táxons muito próximos filogeneticamente, apresentando, pelo menos, uma apomorfia. O grupo-externo é utilizado para polarizar os caracteres presentes em uma matriz, construída a partir da análise de cada caráter e seus diferentes estados (MADDISON *et alii*, 1984). As estruturas anatômicas consideradas na análise devem ser homólogas, porém no caso de não se poder estabelecer homologia, as mesmas devem apresentar uma estreita relação topográfica (BRITO, 1995). Com isso, os dados são submetidos a um programa de análise filogenética com parcimônia, que apresentará como resultado árvores filogenéticas, representando as hipóteses sobre a filogenia do grupo estudado.

No presente trabalho, uma matriz de dados com 33 caracteres e 14 táxons foi construída, com base em diferentes complexos anatômicos e histológicos. A polarização dos caracteres foi feita a partir de dois grupos-externos. Quanto à ordenação de caracteres, os estados encontram-se não-ordenados, tendo como base a proposta de Kluge & Farris (1969) de considerar os estados dos caracteres independentes uns dos outros. Uma discussão detalhada sobre a utilização de caracteres ordenados ou não-ordenados na construção de uma matriz pode ser encontrada em Amorim (1997).

Os dados foram analisados no programa PAUP (*Phylogenetic Analysis Using Parsimony*) versão 3.1 (SWOFFORD, 1993) em um microcomputador da linha Macintosh, utilizando-se a opção "*branch and bound*" (i. é, não heurística), o que, segundo Olsen & McCune (1991), garante encontrar as árvores mais parcimoniosas. A matriz de caracteres foi analisada, utilizando-se o critério de otimização ACCTRAN ("*procedures that ACCelerate the evolutionary TRANSformation of a character*"), ferramenta também oferecida pelo PAUP 3.1. Este procedimento procura atribuir a origem de um caráter a um nível de generalidades mais abrangente, preferindo uma única origem anterior de um caráter, seguida de uma ou mais reversões, a duas ou mais origens homoplásticas (AMORIM, 1997). A construção das árvores foi obtida pelo mesmo programa.

A apresentação da Tese foi feita em dois volumes isolados: um só para o texto e apêndices, estes últimos abrangendo tabelas, quadros e as árvores filogenéticas obtidas, nesta ordem; o segundo volume contém exclusivamente figuras (numeradas com algoritmos arábicos) e estampas (numeradas com algoritmos romanos), acompanhado de uma lista de abreviaturas.

3. Sistemática Paleontológica

Classe Osteichthyes Huxley, 1880

Subclasse Actinopterygii Cope, 1871

Infraclasse Neopterygii Regan, 1923

Divisão Halecostomi (*sensu* Patterson, 1973)

Ordem Semionotiformes Arambourg & Bertin, 1958

Família Semionotidae (*sensu* Tintori, 1996)

Gênero *Lepidotes* Agassiz, 1832

ESPÉCIE-TIPO: *Lepidotes elvensis* (Blainville, 1818) - Liássico Superior da Alemanha.

SINONÍMIA:

1818 - *Cyprinus* Blainville: 394

1832 - *Lepidotes* Agassiz: 145 (tipo: *Lepidotes gigas*)

1832 - *Lepidosaurus* von Meyer: 208 (tipo: *Lepidotus unguiculatus*)

1833 - *Lepidotus* Agassiz: 8, 233 (ortografia alterada)

1833 - *Sphaerodus* Agassiz: 15 (em parte)

1842 - *Scrobodus* von Münster: 38 (tipo: *Scrobodus subovatus*)

1863 - *Plesiodus* Wagner: 632 (tipo: *Plesiodus pustulosus*)

1893 - *Prolepidotus* Michael: 729 (tipo: *Prolepidotus gallineki*)

1895 - *Lepidotus* Woodward: 77

3.1 Diagnose Revista

Semionotidae caracterizado por, pelo menos, uma autapomorfia - presença de um vômer ímpar ou co-ossificado nos indivíduos adultos - e pela seguinte combinação de caracteres: corpo fusiforme, um tanto alto em função da elevação pré-dorsal, e levemente comprimido; cabeça relativamente pequena, cabendo cerca de três vezes no comprimento padrão; frontais, em geral, longos, alcançando até o dobro

do comprimento dos parietais; nasais estreitos e separados entre si; placas pós-orbitais anaméticas, variáveis em número, porém nunca menos que duas, por vezes muito numerosas; série circumorbital completa na maioria das espécies; um a dois pares de extra-escapular; dentes marginais estiliformes, ou moderadamente robustos, numa série simples no pré-maxilar, maxilar e dentalo-esplênico; dentes internos, estiliformes e finos, estiliformes e robustos, ou curtos e robustos, sempre lisos; abertura da boca pequena; supramaxilar único; dentalo-esplênico com um longo processo ventral, alcançando o bordo posterior da maxila inferior; vômer e série pterigóide-palatino com dentes; duas concavidades no epiótico; pré-opérculo em forma de crescente ou aproximadamente retilíneo; opérculo mais alto do que largo, sendo sua largura aproximadamente metade a $\frac{3}{4}$ da altura; processo ântero-dorsal do subopérculo alongado; raios branquiostégios pouco numerosos; placa gular ausente; escamas fulcrais grandes, fortes, bisseriais, presentes em todas as nadadeiras; nadadeiras pares relativamente pequenas; nadadeiras ímpares (com exceção da caudal) curtas e altas; nadadeira dorsal equidistantemente oposta ao espaço entre as nadadeiras pélvica e anal; nadadeira caudal heterocerca abreviada; escamas delgadas a robustas, quadrangulares a rombóides, lisas ou ornamentadas, com tubérculos, cristas ou sulcos raiados; bordo posterior liso ou denteado; escamas do flanco não muito mais altas do que largas, com sua margem anterior sobreposta nos ângulos superior e inferior; escamas do bordo dorsal conspícuas, com ou sem um espinho posterior; escamas da linha lateral curtas; escamas da face ventral aproximadamente tão altas quanto largas; escama pré-anal muito diferenciada; escamas caudais menores e pouco diferenciadas entre as espécies; espessura da camada de ganoína variando consideravelmente entre as espécies.

4. *Lepidotes piauiensis* Roxo & Löfgren, 1936

Material-tipo: DGM 297-P (Holótipo; peixe completo) (Est. III, A)

Localidade-tipo: Fazenda Muzinho, a 16km nordeste de Floriano, Estrada Floriano-Amarante, Piauí

Estratigrafia: Formação Pastos Bons, Neojurássico/Eocretáceo da Bacia do Parnaíba (Fig. 3)

4.1 Diagnose Revista

Semionotídeo caracterizado por uma possível autapomorfia – presença de uma lâmina óssea na porção ventral do cerato-hial anterior, e pela seguinte combinação de caracteres: corpo ligeiramente alto devido à presença de uma acentuada elevação pré-dorsal; cabeça representando cerca de 1/4 do comprimento total; parietais atingindo aproximadamente 1/3 do comprimento dos frontais; ossos dérmicos do teto craniano e da série circumorbital ornamentados por tubérculos salientes e relativamente densos; dentes marginais alongados e aguçados, expandindo-se na extremidade do pedículo em forma subcônica; dentes internos aproximadamente tão altos quanto os dentes marginais, porém um pouco mais robustos, apresentando pedículos longos e extremidade expandida; único par de extra-escapulares unidos na linha mediana do crânio; série circumorbital completa; três placas pós-orbitais anamésticas; processo ântero-dorsal do subopérculo curto; altura máxima do opérculo atingindo quase o dobro do seu maior comprimento; escamas lisas, sem ornamentação; escamas da margem dorsal conspícuas; nadadeira dorsal muito alongada, iniciando-se logo atrás da elevação pré-dorsal e com 9 raios, origem da nadadeira dorsal equidistante da origem da peitoral e pélvica; peitoral com 12 raios, pélvica com 8 ou 9, anal com 8.

4.2 Generalidades

A espécie *Lepidotes piauhyensis* foi erigida por Roxo & Löfgren (1936), com base em um exemplar quase completo, que se encontra hoje depositado no Setor de Paleontologia do Museu de Ciências da Terra do Departamento Nacional da Produção Mineral (RJ), sob o número DGM 297-P. Roxo & Löfgren (*op. cit.*) realizaram uma boa descrição das escamas, quanto à morfologia e à disposição no corpo do peixe, e uma breve caracterização dos ossos cranianos e nadadeiras. Além disso, estabeleceram uma comparação, quanto à forma do corpo, com as espécies *Lepidotes minor* Agassiz, 1837, *L. elvensis* (Blainville, 1818) e *L. laevis* Agassiz, 1837, todas do Jurássico da Europa, embora os autores considerem a formação geológica de onde provém *L. piauhyensis* como de idade cretácea. Os autores fizeram, ainda, uma breve consideração sobre o gênero *Lepidotes* no Brasil, em relação à ocorrência e idade.

Silva Santos (1945) realizou um detalhado estudo de *L. piauhyensis*, tendo como base apenas o holótipo (DGM 297-P), que apresenta um bom estado de conservação, o que permitiu, segundo o autor, observar quase todos os detalhes de significância morfológica. A cabeça e a parte anterior do corpo, incluindo a nadadeira pélvica, foram destacados da rocha-matriz, permitindo uma visão tridimensional de suas estruturas. Silva Santos (*op. cit.*) afirmou que *L. piauhyensis* diferencia-se das demais espécies brasileiras do gênero por apresentar, principalmente, as escamas lisas e denteadas posteriormente. O autor considerou a espécie pouco especializada, baseando-se em alguns caracteres que se consagraram na literatura paleontológica como diagnósticos para identificar o “grau de evolução” do gênero, tais como: aspecto e disposição dos dentes, ornamentação e quantidade de ganoína das escamas, número de ossos na série extra-escapular, e tamanho dos espécimens. Da mesma forma, considerou espécies da Bacia do Recôncavo (*L. mawsoni* e *L. souzai*) como mais especializadas do que *L. piauhyensis*, baseando-se nos mencionados caracteres.

Em função de não haver outros fósseis associados, Silva Santos (*op. cit.*) optou por não precisar a idade geológica do material, entretanto sugeriu tratar-se de uma forma do Jurássico, mas que poderia ter sobrevivido até o Cretáceo.

Schaeffer (1947) estudou uma coleção de peixes fósseis do Cretáceo e Terciário brasileiros, proveniente de São Paulo, Bahia, Alagoas, Sergipe e Piauí. Nesta coleção, constavam dois exemplares quase completos de *Lepidotes*

piauhyensis, que se encontram hoje depositados na coleção paleoictiológica do American Museum of Natural History, sob os números AMNH 10012 e AMNH 10013 (Est. IV, A e B). Neste trabalho, Schaeffer (*op. cit.*) apresentou uma diagnose revista para *L. piauhyensis*, bem como teceu algumas considerações sobre o gênero *Lepidotes* no Brasil, onde ele procurou estabelecer comparações com as espécies brasileiras de *Lepidotes* descritas àquela época, a saber, "*L. temnurus*", *L. mawsoni* e *L. souzai*. Entretanto, não há uma descrição morfológica pormenorizada dos dois espécimens e o autor cometeu um equívoco quanto à unidade estratigráfica de origem do material, que ele indicou ser Formação Santana, bem como quanto a sua idade, considerada por ele como neocretácea.

Segundo o autor, existia uma forte semelhança entre as escamas de *Lepidotes piauhyensis* e de *L. congolensis* (Hussakof, 1917) do Neojurássico da Bacia do Congo, na África. De fato, exemplares por nós examinados no American Museum of Natural History, referentes à *L. congolensis* (AMNH 6391, AMNH 6392 e AMNH 6395), incluindo a série-tipo, apresentam escamas muito semelhantes quanto à morfologia externa.

Serão aqui apresentados certos caracteres anatômicos, que não foram abordados pelos autores anteriores, com base em outros exemplares não analisados por eles, e uma reconstituição de *L. piauhyensis*, utilizando todos os espécimens disponíveis (Fig. 13).

4.3 Aspectos Anatômicos

Esqueleto craniano

A estrutura da cabeça é bem definida, com exceção dos elementos das regiões etmoidal e nasal. A forma, em vista lateral, é de aspecto triangular, sendo o eixo longitudinal o mais longo. Os ossos são revestidos de ganoína uni-estratificada (Est. V, A), com tuberculações irregulares mais pronunciadas e numerosas nos elementos da parte superior (Fig. 15). A órbita é pequena (distância pré-orbital igual a 2,6 vezes o diâmetro da

órbita), situada quase no meio da cabeça e contornada totalmente pela série de placas circumorbitais (Est. V, B).

Ossos dérmicos do teto craniano e da região rostral

(1) PRÉ-MAXILAR (PMx): Os pré-maxilares são formados por bordos alveolares (ba) longos e delgados, e por processos ascendentes (pap) curtos e robustos, unidos na linha mediana do crânio, e dirigidos dorso-posteriormente, atingindo a borda anterior dos frontais (Est. VI, A). Os bordos alveolares não apresentam dentes ligados a eles, podendo-se apenas observar os dentes isolados ou deslocados do osso. Pode-se observar nos processos ascendentes, devido ao deslocamento ou, mesmo, fratura dos nasais, uma depressão, onde se encontra o forâmen *olfactorium advehens*, por onde passa o nervo olfatório (I) (Est. VI, B; Fig. 14). Observa-se, ainda, um pequeno forâmen para o ramo palatino do nervo facial (VII).

(2) NASAL (Na): Em *Lepidotes*, os processos ascendentes do pré-maxilar são sobrepostos por um par de nasais reniformes, que atingem a extremidade dos frontais posteriormente e os rostrais anteriormente. Estes ossos não são unidos na linha mediana do crânio e existe entre eles um espaço ("ossos flutuantes"), deixando aparecer os pré-maxilares. Em todos os exemplares de *L. piauihyensis* observados, os nasais apresentam-se fragmentados, podendo ser melhor definidos no holótipo e no exemplar Pz.DBAV.UERJ 409, em especial o nasal esquerdo (Est. VI, B; Fig. 14). Pouco se pode dizer sobre esta estrutura, sabe-se, ao menos, que deveria atingir dimensões relativamente grandes e deveria portar poros do canal supra-orbital, embora nenhum poro tenha sido observado.

(3) ROSTRAL (Ros): Os rostrais, em *Lepidotes*, são pares, unidos na linha mediana do crânio, formados por dois ramos: um, ântero-mediano; outro, pósterolateral.

Em *L. piauihyensis*, o rostral é um osso tubular, podendo ser caracterizado como uma estrutura em "boomerang-like" (*sensu* THIES, 1989). Ele recobre parcialmente o

processo ascendente do pré-maxilar e apresenta a característica comissura etmoideana (com. et.) (Est. VII A e B; Fig. 15).

A região rostral é raramente preservada em *Lepidotes*, sendo descrita por Dechaseaux (1943) para *L. elvensis* e *L. laevis*, e por Wenz (1967) para *L. elvensis*. Com nossos estudos, pode-se acrescentar *L. piauihyensis* à relação das espécies onde se conhece a região rostral.

(4) FRONTAL (Fr): Os frontais são os ossos mais longos do teto craniano, sendo aproximadamente três vezes mais longos do que os parietais, mas mantêm aproximadamente a mesma largura por todo o seu comprimento. Entretanto, a região posterior do frontal esquerdo, na maioria dos exemplares, é mais larga que a do direito. A sua maior largura excede pouco mais de 1/3 do seu comprimento total (Est. VIII, A). A sutura interfrontal é aproximadamente reta, com pouca ou nenhuma sinuosidade e está situada bem na linha mediana do crânio. Já a linha de sutura entre os frontais e os parietais, principalmente no exemplar Pz.DBAV.UERJ 414 é bastante angular (Est. VIII, B). Observa-se nitidamente, em um outro exemplar, em vista ventral, o trajeto do canal supra-orbital, ao longo do frontal, com uma forte crista cobrindo-o. Observa-se, ainda, o centro de ossificação do frontal (Est. VIII, A; Fig. 16).

As relações anatômicas entre os frontais e os nasais não são muito nítidas, ao contrário do que ocorre com os pré-maxilares, que possuem um encaixe perfeito com o frontal (Est. VI, A e B; Fig. 14). A margem lateral do frontal apresenta uma constricção, sendo contornada em progressão ântero-posterior pelos elementos da série supra-orbital e pelo dermesfenótico (Est. VIII, A; Fig. 16). Posteriormente, o frontal está em contato com o parietal e dermopterótico.

O desenho da sutura interfrontal em *Lepidotes* parece variar de um indivíduo a outro, desde um contorno reto até sinuoso, de modo que o valor sistemático que alguns autores atribuíram a este caráter não é adequado.

(5) PARIETAL (Pa): Os parietais apresentam uma forma sub-retangular e, como os frontais, são assimétricos, mas apresentam aproximadamente a mesma largura e comprimento (o direito, em geral, é mais largo que o esquerdo), variando apenas a forma. Seu comprimento é cerca de 1/3 do comprimento do frontal (Fig. 16). Anteriormente, estão

em contato com os frontais, lateralmente, com os dermopteróticos e posteriormente, estão encobertos pela margem anterior do extra-escapular. A linha de sutura entre o parietal e o frontal é fortemente digitada (Fig. 15). O parietal esquerdo, em geral, sobrepõe-se à linha mediana do crânio em detrimento do parietal direito (Est. VI, B). Wenz (1967) afirma que este tipo de disposição é a normalmente observada nas formas do Liássico, mas tal também é vista em *L. piauhyensis*. A linha de sutura interparietal é bastante sinuosa (Est. VI, B).

(6) DERMOPTERÓTICO (Dpt): Apresenta forma aproximadamente retangular, com comprimento quase igual ao do parietal, porém menos largo. É limitado anteriormente pelo frontal e pelo dermesfenótico. Posteriormente é limitado, em grande parte, pelo bordo ântero-lateral do extra-escapular e pelo ângulo súpero-anterior do opérculo. O bordo mesial faz contato com o parietal e o bordo lateral recebe um dos elementos, o superior, da série pós-orbital, e o bordo superior do pré-opérculo (Est. VIII, B). O canal infra-orbital encontra-se profundamente incluso no dermopterótico e percorre este osso por quase todo seu comprimento, em posição mediana. Em vista interna, observa-se uma forte crista cobrindo este canal. Em sua porção anterior, o canal infra-orbital envia um ramo, dirigido ântero-medialmente, para o frontal (Est. VIII, A; Fig. 16).

(7) EXTRA-ESCAPULAR (ExEscap): O limite posterior do neurocrânio é protegido pela série extra-escapular, representada, nesta espécie, por apenas um par de placas ósseas de forma oval, simétricas e muito largas inferiormente. Estendem-se desde a sutura mediana, onde são bastante estreitas, até o bordo superior de cada opérculo (direito e esquerdo). Sua margem anterior cobre todo o bordo posterior do parietal e quase todo o do dermopterótico. A margem superior do opérculo é, em parte, também coberta pelos extra-escapulares (Est. V, B). Estes ossos são percorridos pela porção cefálica do canal da linha lateral (c. II) e pela comissura transversa (ct) (Est. VIII, B; Fig. 15).

Saint-Seine (1949) propôs que a subdivisão dos extra-escapulares em vários pares poderia ser interpretada como um “processo ortogenético” na evolução do gênero *Lepidotes*. Segundo este autor, as formas do Eojurássico apresentam apenas um par, e as do Neojurássico-Eocretáceo, três a quatro pares, embora o próprio autor reconhecesse que existem exceções. Deste modo, o valor evolutivo que o autor quis atribuir a este

caráter é contestável, pois o número de extra-escapulares varia consideravelmente em *Lepidotes*, independente de sua idade geológica, além de variar em muitos outros actinoptérigeos.

Ossos dérmicos da face

(1) SÉRIE CIRCUMORBITAL

Na face de *L. piauihyensis*, os ossos orbitais apresentam o plano geralmente conhecido nos semionotídeos. Há um conjunto de placas ósseas, delimitando completamente a órbita (Est. V, B), a série circumorbital (Sco), compreendendo a série supra-orbital, o dermesfenótico e a série infra-orbital; e um conjunto incompleto, envolvendo póstero-ventralmente o primeiro conjunto, a série pós-orbital (suborbital de WENZ, 1967) (Est. IX, A). A série circumorbital em *L. piauihyensis* forma um revestimento dérmico completo sem lacunas, com o supra-orbital anterior em contato com o primeiro infra-orbital (Est. XI, A).

- Série Supra-orbital (Suo): Situa-se acima da órbita, sendo formada por três elementos, aproximadamente quadrangulares, encaixando-se nas bordas laterais dos frontais (Est. VIII, A; Fig. 16). Uma das placas, mais alongada, porta um sulco raso, que corresponde à "pit line" vertical do canal supra-orbital da face (Est. IX, A).

- Dermesfenótico (Dsf): Representa o último osso da série infra-orbital (Io₆). É um osso de grandes dimensões, apresentando a forma de um hexágono irregular. Encontra-se articulado ao dermopterótico, ao terceiro supra-orbital e ao pós-orbital superior. O dermesfenótico forma o ângulo póstero-superior da órbita (Est. VIII, A; Est. IX, A).

- Série Infra-orbital (Sio): Esta série comporta seis placas ósseas, duas localizadas à frente da órbita, pequenas e de forma irregular, e quatro sob a órbita e posterior a ela, altas e quadrangulares. O número e a disposição das placas variam de um espécimen a outro e, por vezes, de um lado e de outro de um mesmo exemplar. A série é limitada

súpero-posteriormente pelo dermopterótico e ventro-posteriormente, pela série pós-orbital (Est. IX, A; Est. XI, A).

- Série Pós-orbital (SPo): É constituída por duas ou três placas anaméticas, de grandes dimensões, variando sua forma de quadrangular a sub-retangular (Est. IX, A e B).

Da mesma forma que ocorre com as placas infra-orbitais, há variações sobre o número e a forma das pós-orbitais. A presença de um elemento pós-orbital mais desenvolvido que os outros é comum, mas sua forma varia de um indivíduo para o outro; em especial o pós-orbital dorsal, freqüentemente individualizado, pode estar fusionado ao grande pós-orbital.

Conforme mencionado anteriormente, é comum nas espécies de *Lepidotes*, e mesmo entre outros Actinopterygii, haver variação na disposição e no número de placas da série circumorbital. No lado direito da cabeça do holótipo de *L. piauihyensis*, os elementos orbitais encontram-se deslocados das suas posições originais e alguns estão, em parte, fragmentados. Pode-se, entretanto, comparar as séries de um lado com as do outro lado (Est. IX, B; Est. XI, A). A série pós-orbital, em ambos os lados, é semelhante em número, mas diferem em tamanho. Na série supra-orbital, distinguem-se os mesmos elementos encontrados na série correspondente no lado esquerdo e indícios de outros elementos anteriores. Entretanto, a série infra-orbital parece variar tanto em número de suas placas como nas suas respectivas formas. No lado esquerdo do exemplar, no limite posterior da órbita, há pequeninos ossículos intercalados na série infra-orbital. No lado direito estes elementos não foram constatados.

(2) PRÉ-OPÉRCULO (POp): É um osso longo e estreito, em forma de crescente, apresentando um ramo anterior e um ramo vertical, sendo este mais longo e estreito do que aquele (Est. IX, B). É limitado anteriormente, em toda sua extensão, pela série pós-orbital, desde a borda látero-posterior do dermopterótico até a borda posterior da maxila inferior (Est. XI, A). A porção dorsal do ramo vertical atinge a borda lateral do teto craniano. O canal sensorial pré-opercular (c. pop) corre paralelo à borda anterior do pré-opérculo, emitindo ramificações laterais (Est. IX, B).

Série opercular

Lepidotes piauihyensis apresenta o número e o arranjo dos elementos operculares típicos dos Neopterygii.

(1) OPÉRCULO (Op): Apresenta forma aproximadamente retangular, sendo o elemento de maior destaque da série opercular. Apresenta uma ornamentação esparsa, em forma de tubérculos; margem anterior reta e posterior, convexa. É sempre mais alto que comprido, sendo seu maior comprimento cerca de 2/3 de sua altura. Estende-se inferiormente até o subopérculo, recobrimdo-o em parte (Est. X, A; Est. XI, A).

A forma e as proporções do opérculo variam consideravelmente em *Lepidotes*, tendo sido utilizadas como características diagnósticas por alguns autores (p. ex., WOODWARD, 1895).

(2) SUBOPÉRCULO (SOp): É mais largo do que o opérculo e relativamente elevado em relação a certas espécies de *Lepidotes* (p. ex., *L. lennieri* Sauvage, 1893). Apresenta-se encoberto pelo opérculo, exibindo a forma característica verificada no gênero, com um pequeno apófise dorsal ascendente intercalado fortemente entre o opérculo e o pré-opérculo (Est. X, A; Est. XI, A). É o osso de maior comprimento da série opercular, correspondendo a dois terços da altura do opérculo. Anteriormente está em contato com o interopérculo. Assim como o opérculo, o subopérculo é liso, ou seja, livre de ornamentações.

(3) INTEROPÉRCULO (IOp): Osso em forma de placa, triangular, curto, situado à frente do subopérculo, estendendo-se desde o bordo anterior deste até o ângulo posterior da maxila inferior. Sua extremidade anterior é pontuda e aguda. A sua margem superior é encoberta pelo ramo anterior do pré-opérculo (Est. X, A; Est. XI, A).

(4) RAIOS BRANQUIOSTÉGIOS (Rbr): Formam a parte mais inferior do aparato opercular, apresentando-se como faixas de osso longas e um tanto largas. Estendem-se ventralmente ao interopérculo até a extremidade inferior do cleitro. Os mais superiores são

os mais largos. No exemplar Pz.DBAV.UERJ 411, o primeiro raio é notadamente maior que os demais (Est. X, B; Fig. 18 a). O número de raios varia de cinco a nove.

(5) PLACA GULAR: O gênero *Lepidotes* não apresenta esta estrutura. Dentro dos Semionotiformes, somente *Dapedius* e *Tetragonolepis* parecem possuir esta estrutura (WENZ, 1967).

Maxila superior

(1) MAXILAR (Mx): É um osso curto, porém robusto, alto na sua porção proximal, afilando-se distalmente. Está em contato posteriormente com o dentalo-esplênico, não atingindo o angular. Sua borda proximal é reta e situa-se anteriormente à órbita. O maxilar é móvel e se articula com a face interna do pré-maxilar, porém não foi possível constatar a presença de um processo articular. É livre, sendo bem separado do pré-opérculo. Assim como em *L. elvensis*, verifica-se uma lacuna de ossificação entre o maxilar e os infra-orbitais. Aparentemente o maxilar é edentado (Est. XI, A).

(2) SUPRAMAXILAR (SMx): É único e localiza-se sobre a borda pósterodorsal do maxilar. Apresenta pequenas dimensões e tem a forma de uma pequena meia-lua (Est. XI, A).

Maxila inferior

A maxila inferior em *Lepidotes piauiensis* é bem desenvolvida, forte e relativamente alongada, sendo o dentalo-esplênico o elemento predominante (Est. XI, B). Ela apresenta um processo coronóide relativamente elevado, cuja altura equivale a 1/3 de seu comprimento, e a região da sínfise, alta.

A articulação quadrado-mandibular está situada ao nível do bordo posterior da órbita ou o precede ligeiramente. A face lateral da maxila inferior é formada por três ossificações: supra-angular, angular e dentalo-esplênico (Est. XI, B).

(1) SUPRA-ANGULAR (SAng): um pequeno supra-angular sobrepõe-se ao angular e ao dentalo-esplênial, formando o ângulo posterior do processo coronóide (Est. XI, B).

(2) ANGULAR (Ang): corresponde à toda a região pósterio-inferior da maxila inferior, sendo muito elevado e forma uma grande parte do processo coronóide (Est. XI, B). O centro de ossificação é visível à base do osso, antes da fosseta articular. A sutura ângulo-dental-esplênial apresenta um contorno sigmoidal (Est. XII, A), como é geralmente encontrado em *Lepidotes*, salvo *L. lennieri*.

(3) DENTALO-ESPLÊNIAL (DEspl): forma a maior parte da maxila inferior, sendo caracterizado pela forte curvatura da região anterior para o plano mediano. A sínfise é um tanto alta e a “plataforma” sinfisiária é muito estreita e não grandemente estendida, como em outras espécies (p. ex., *L. lennieri* e *L. mantelli*). Na região dentígera, o dentalo-esplênial é estreito, expandindo-se muito para trás, de modo que a região posterior do osso participe grandemente na formação do processo coronóide. O dentalo-esplênial envia um apófise caudal que se estende pelo bordo inferior do angular e alcança a região articular da maxila inferior (Est. XII, A; Fig. 17). Em um dos exemplares, pode-se observar a presença de 11 dentes, cônicos, pontiagudos, apresentando uma constrição (*sensu* AGASSIZ, 1833-1844) entre a coroa dentária e a base de fixação (Est. XII, A; Fig. 17).

A face interna da maxila inferior apresenta um coronóide posterior (observado em função do deslocamento do bordo superior do dentalo-esplênial no holótipo), portando dentes cônicos dispostos em várias fileiras (Est. XII, B), que deveria ser precedido anteriormente por um ou dois pequenos coronóides. A forma da maxila inferior (sínfise relativamente alta, processo coronóide elevado e afastado), o número de suas ossificações (presença de um supra-angular) são próximos daqueles de *Semionotus*, *Acentrophorus* e outros *Lepidotes* e lembram a maxila inferior do tipo Amióide.

O dentalo-esplênial e o angular portam os poros do canal sensorial mandibular que acompanham os bordos inferiores destes ossos; observa-se uma linha única de

poros, ao contrário da maioria das espécies de *Lepidotes* e, de maneira geral, nos Semionotidae (*S. normanniae*), que apresentam uma dupla linha de poros.

(4) ARTICULAR (Art): Em vista interna, vê-se um articular fragmentado, mas de grandes dimensões. Pósterio-ventralmente, observa-se uma superfície côncava para a articulação com o côndilo do quadrado. Anteriormente, uma porção alongada do articular situa-se entre o dentalo-esplênico e o pré-articular (Fig. 15).

(5) PRÉ-ARTICULAR (Part): Apresenta-se, também, fragmentado, mas deveria atingir grandes dimensões. Não foi possível constatar a presença de dentes (Fig. 15).

Dentição

Em *L. piauiensis* os dentes marginais estão presentes no pré-maxilar e dentalo-esplênico (Est. VI, B; Est. XII A e B). Estes dentes são bastante alongados e aguçados, expandindo-se na extremidade do pedículo em forma mais ou menos cônica (altura máxima = 3,97mm; largura máxima = 1,24mm). Os dentes internos do coronóide (Co) têm aproximadamente a mesma altura dos dentes marginais, porém são um pouco mais robustos, apresentando pedículos longos e extremidade expandida. A superfície oclusal é suavemente arredondada ou quase achatada (Est. XII, B).

Suspensão e arco hióide

Os ossos do suspensório estão visíveis, de forma satisfatória, no exemplar Pz.DBAV.UERJ 408 (Fig. 15), sendo conservados: hiomandibular, quadrado, inter-hial, cerato-hial anterior e posterior, hipial ventral e dorsal, ectopterigóide, endopterigóide, metapterigóide, autopalatino e dermopalatino. Apenas no exemplar Pz.DBAV.UERJ 413 (Est. XIII, A), pode-se observar o quadrado-jugal.

(1) HIOMANDIBULAR (Hi): O pré-opérculo foi deslocado no holótipo, permitindo visualizar somente uma estreita porção do bordo dorsal do hiomandibular (Est. X, A). Em outro exemplar, porém, este osso pode ser melhor observado (Est. XIII, B; Fig. 15). É relativamente longo e robusto, e dirigido obliquamente para frente. Dorsalmente, existe uma concavidade, que representa a fossa hiomandibular, onde se dá a articulação do hiomandibular com o endocrânio. O bordo anterior não se encontra muito bem definido, mas observa-se uma concavidade um tanto acentuada e dirigida dorso-ventralmente. Não se observam nem o processo de articulação para o opérculo, nem o processo de articulação para o pré-opérculo, uma vez que o bordo posterior do hiomandibular encontra-se encoberto pelo pré-opérculo. Percorrendo o hiomandibular, nota-se um canal para a passagem do ramo hiomandibular do nervo facial (VII) (Fig. 15).

(2) QUADRADO (Qu): O quadrado apresenta uma forma subtriangular, sendo relativamente pouco desenvolvido para um peixe com uma maxila inferior tão robusta. Sua borda dorsal é aproximadamente reta a ligeiramente arredondada. Sua porção inferior é desenvolvida em um côndilo maciço para a articulação com a maxila inferior (Est. XI, B). Lateralmente, o quadrado apresenta uma crista suave, que se dirige até próximo ao côndilo articular (Est. XIII, B; Fig. 15). Anteriormente, entra em contato com o (?) ectopterigóide posterior, e dorsalmente, com metapterigóide e hiomandibular (Fig. 15).

O bordo posterior do quadrado deveria apresentar uma superfície de encaixe para o quadrado-jugal, como ocorre em *Semionotus* (OLSEN & McCUNE, 1991), porém tal superfície não pôde ser observada, pois o quadrado encontra-se, em geral, parcialmente coberto por algum osso.

Não há qualquer citação na literatura da existência de simplético em *Lepidotes*. Em nenhum dos exemplares de *L. piauiensis* examinados, tal estrutura foi observada.

(3) QUADRADO-JUGAL (QuJ): É um osso de origem dérmica, localizado posteriormente ao quadrado, individualizado e não fusionado a este. Apresenta-se em forma de bastão alongado e estende-se ao longo da margem anterior do pré-opérculo. Nota-se uma linha sensorial vertical ao longo de toda a extensão do quadrado-jugal. Seu contato com o quadrado não pôde ser observado (Est. XIII, A).

O quadrado-jugal não se encontra preservado na maioria das espécies de *Lepidotes*. Patterson (1973) apontou a presença deste osso na crista lateral do quadrado em uma espécie indeterminada de *Lepidotes*. Thies (1989), por sua vez, indicou, em *L. glorioae*, a presença de uma alta e estreita crista na superfície lateral do quadrado, que poderia alojar o quadrado-jugal.

Segundo alguns autores, é provável que a presença do quadrado-jugal seja um caráter primitivo em actinopterígeos, estando ausente, segundo Patterson (1973) e Arratia & Schultze (1991), nos Halecomorphii e Teleostei.

(4) INTER-HIAL (IH): Pequeno osso de forma cilíndrica, articulado à porção pósterodorsal do cerato-hial posterior (Est. XIII, B; Fig. 15). Normalmente, o inter-hial liga o hiomandibular ao cerato-hial posterior, porém tal feição não foi observada, em função do tipo de fossilização que deslocou alguns ossos de sua posição original.

(5) CERATO-HIAL ANTERIOR (CH₁) e POSTERIOR (CH₂): O cerato-hial anterior é alongado, sendo cerca de três vezes mais longo que alto. Apresenta-se em forma de ampulheta, ou seja, é expandido dorsoventralmente e comprimido lateralmente. O bordo dorsal apresenta uma ligeira concavidade; o bordo ventral é reto, apresentando uma lâmina óssea (figs. 15, 18 a e b). Esta lâmina representa, provavelmente, um caráter exclusivo de *L. piauihyensis*, visto não ter sido observada, até o momento, em nenhuma outra espécie de *Lepidotes*. O bordo anterior é menos elevado que o bordo posterior. Do cerato-hial anterior partem os raios branquiostégios, cujas fôveas, onde encaixam-se estes raios, podem ser observadas apenas no exemplar Pz.DBAV.UERJ 408, que exhibe a face interna deste osso. O cerato-hial posterior é bem menor e de morfologia bastante distinta, um tanto arredondada (Est. X, B; Est. XIII, B; Est. XIV, A). Em sua porção posterior, encaixa-se o inter-hial. O contato entre o CH₁ e o CH₂ é marcado por uma sutura. Na porção superior de ambos os elementos, corre o canal para a passagem da artéria eferente hioideana (figs. 15, 18 a e b). Na frente, o cerato-hial anterior articula-se com dois hipiais, o ventral e o dorsal.

Nos exemplares onde os cerato-hiais encontram-se preservados, observa-se uma diferença em relação às dimensões. Como a morfologia é similar, provavelmente trata-se

de uma questão ontogenética, com os referidos exemplares representando indivíduos jovens e adultos (Est. X, B; Est. XIII, B; Est. XIV, A; figs. 15, 18 a e b).

(6) HIPIAL VENTRAL (HH (ve)) e DORSAL (HH (do)): O hipial, em *L. piauhyensis*, é um osso par, como em muitos teleósteos, de origem endocondral, que forma a porção inferior do arco hióide. O hipial ventral apresenta uma forma ovalada e articula-se à porção ântero-ventral do cerato-hial anterior. O hipial dorsal, de forma mais arredondada, apresenta dimensões muito menores do que o ventral, atingindo cerca de 1/3 do diâmetro deste, e articula-se à porção ântero-dorsal do cerato-hial anterior (Est. XIII, B; Fig. 15).

Segundo Thies (1989), *Lepidotes mantelli* Agassiz, 1837 e *L. elvensis* seriam as únicas espécies de *Lepidotes* nas quais o cerato-hial anterior, cerato-hial posterior e hipiais são bem conhecidos. Com nossos estudos, podemos indicar *Lepidotes piauhyensis* como mais uma espécie, onde estas estruturas podem ser observadas.

(7) ECTOPTERIGÓIDE ANTERIOR (Ecptg₁) e POSTERIOR (?Ecptg₂): Segundo Thies (1989), a porção ântero-lateral do palato em *Lepidotes glorieae* é formada por duas ossificações finas e em forma de lâmina: a anterior, denominada ectopterigóide 1; e a posterior, denominada, com dúvidas, ectopterigóide 2. Uma ossificação similar ao ?ectopterigóide 2, com respeito a sua relação com o ectopterigóide, de acordo com Thies (*op. cit.*), ocorre em *L. elvensis*, embora Wenz (1967) tenha se referido a este osso como quadrado. Devido ao fato do ?ectopterigóide 2 estar em contato com o endopterigóide dorso-medialmente, com o metapterigóide posteriormente, e, talvez, com o quadrado ventralmente, o referido autor tentativamente interpretou esta ossificação como um segundo e posterior ectopterigóide, embora um segundo par de ectopterigóide, segundo este mesmo autor, não tenha sido ainda encontrado em qualquer outro Actinopterygii fóssil ou atual.

Em *L. piauhyensis* estamos considerando, a exemplo de Thies (*op. cit.*), a presença de dois ectopterigóides, embora, também, com dúvidas. O ectopterigóide anterior é um osso longo e delgado, articulado posteriormente ao ectopterigóide posterior, por uma nítida sutura, e anteriormente ao dermopalatino. Sua margem dorso-medial é convexa, enquanto que a margem ventral é côncava, dando ao osso um aspecto levemente curvado. Ântero-dorsalmente, este osso apresenta uma

acentuada concavidade, provavelmente relacionada à inserção de algum músculo. Não foi observada a presença de dentes (Est. XIII, B; Fig. 15). O ectopterigóide posterior é um osso de menores dimensões e encontra-se articulado dorsalmente com o metapterigóide.

(8) ENDOPTERIGÓIDE (Enptg): Este osso preenche todo o espaço situado entre o autopalatino, na frente; e o metapterigóide, atrás, apresentando suturas bem marcantes. É representado por uma lâmina óssea alongada longitudinalmente e levemente convexa ventralmente (Est. XIII, B; Fig. 15). O endopterigóide, em *L. piauhyensis*, é mais alto do que na maioria das demais espécies do gênero (cerca de 14mm de altura), comparável apenas à *L. lennieri* (cerca de 16mm de altura), descrita por Wenz (1967).

Em *L. gloriae* não existe, de acordo com Thies (1989), nenhuma sutura entre o endopterigóide e o autopalatino, o que fez o autor propor que estes elementos sejam co-ossificados.

(9) METAPTERIGÓIDE (Mptg): É um osso de grandes dimensões, apresentando uma forma sub-retangular, um tanto mais longo que alto. O bordo dorsal apresenta uma incisura não muito profunda, porém larga (tal como em *L. lennieri*), pela qual devia passar um ramo do nervo trigêmeo (V). Esta incisura delimita posteriormente uma crista bastante acentuada (processo ótico, *sensu* WENZ, 1967). O processo basal, que normalmente situa-se anteriormente à incisura mencionada, não se encontra bem definido. Posteriormente, o metapterigóide está em contato com o hiomandibular e o quadrado; e anteriormente, com o endopterigóide (Est. XIII, B; Fig. 15).

(10) AUTOPALATINO (Aup): É um osso fino e longo, que se encontra posteriormente em contato com toda a porção anterior do endopterigóide, porém não fusionado a este, como parece ocorrer com *L. gloriae* (THIES, 1989). Ventralmente, encontra-se articulado com o dermopalatino e o ectopterigóide anterior. Seu bordo anterior é parcialmente coberto por uma placa óssea robusta, aqui interpretada como um possível infra-orbital (Est. XIII, B; Fig. 15).

(11) DERMOPALATINO (Dmp): É um osso relativamente pequeno, porém forte e maciço, de forma subtriangular, apresentando apenas dois dentes estiliformes preservados em sua superfície oral. Ele se articula posteriormente ao ectopterigóide e dorsalmente ao autopalatino e à placa infra-orbital, acima referida (Est. XIII, B; Fig. 15).

Gardiner (1984) estabeleceu que existe somente um par de dermopalatinos em *Lepidotes*. Porém, Thies (1989) identificou dois pares em *L. glorioe* (dermopalatinos 1 e 2). Segundo este autor, o dermopalatino 2 de *L. glorioe* assemelha-se morfologicamente ao “ptérigo-palatino” de *L. mantelli*, descrito por Woodward (1916). Um único dermopalatino foi observado em *L. piauihyensis*, sendo provável que exista apenas um par.

Arcos branquiais

(1) FARINGOBRANQUIAL (Fbr): Pequeno osso em forma de bastão, localizado fora de sua posição original devido à fossilização. Este osso compõe o segmento mais superior do esqueleto do arco branquial (Fig. 15).

Neurocrânio

(1) PARESFENÓIDE (Psf): É um osso mediano de origem dérmica, que forma a base do crânio dos peixes ósseos. Em *L. piauihyensis*, somente uma pequena porção deste osso pode ser observada pelo lado esquerdo do crânio do holótipo (Est. XIV, B), não permitindo uma descrição adequada, parecendo apenas tratar-se de um osso robusto.

(2) AUTO-ESFENÓTICO (Asf): Um osso parcialmente preservado e situado próximo ao dermesfenótico foi identificado, com dúvidas, como auto-esfenótico. Devido a sua má preservação, a forma exata não pôde ser definida. Nenhum forâmen foi observado neste osso (Fig. 15).

Ossos dérmicos da cintura escapular

O arco peitoral é fixado ao neurocrânio pelo pós-temporal que, juntamente com o extra-escapular, cobrem o bordo superior do opérculo.

(1) PÓS-TEMPORAL (Ptemp): É um osso um tanto robusto, em forma de "V", com o vértice arredondado e os bordos levemente convexos. Por vezes, o pós-temporal é separado do seu par pelas primeiras escamas do corpo (Est. XV, A). Ele é recoberto anteriormente pelo extra-escapular, cobrindo posteriormente o supracleito (Est. XV, B). Atravessando o pós-temporal, observa-se, o canal sensorial da linha lateral (c. II), que emite divertículos laterais. Nota-se, ventro-medialmente, uma concavidade acentuada, não observada em nenhuma outra espécie de *Lepidotes*. Ainda não temos uma interpretação adequada para esta característica "atípica" do pós-temporal.

(2) SUPRACLEITRO (ScI): É relativamente estreito e com alguma ornamentação, em forma de tubérculos, no seu bordo superior. Está em conexão acima com o pós-temporal e anteriormente é coberto, em alguns milímetros, pela margem posterior do opérculo. Em direção ao primeiro pós-cleito, este osso torna-se bastante estreito, terminando numa ponta, onde entra em contato com o cleito (Est. XV, A;).

(3) CLEITRO (CI): Apresenta ambas as extremidades bastante estreitas, em contraste com a região da nadadeira peitoral, onde é muito largo (Est. XV, A). A porção coberta pela margem posterior do opérculo, subopérculo e raios branquiostégios é muito expandida. Não apresenta qualquer ornamentação em sua superfície

Existe, atrás dos ossos dérmicos da cintura escapular, uma série de pós-cleitros muito grandes (Est. XIV, B). Um deles, dorsal, é muito mais alto que largo; os outros, ventrais, são tão altos quanto largos. O bordo posterior destes ossos é denteado.

Canais sensoriais do crânio

O canal supra-orbital, innervado pelo ramo oftálmico superior do nervo facial, atravessa a metade anterior do parietal, todo o frontal e o nasal. Sobre o parietal, o canal supra-orbital não se prolonga por uma "pit line" anterior, mas continua como canal profundo até próximo à "pit line" mediana. Esta última, innervada pelo ramo hiomandibular do nervo facial, é longa e ligeiramente arqueada, e atravessa a sutura parieto-dermopterótico, prolongando-se até aproximadamente a metade do dermopterótico. A "pit line" posterior não foi observada (Est. VIII, B; Fig. 16).

A partir de sua extremidade posterior, o canal supra-orbital descreve uma curva que acompanha o bordo do parietal, próximo à sutura parieto-dermopterótico. Ele penetra no frontal, onde percorre estreitamente seu bordo até a saliência pós-orbital do frontal, a partir da qual ele apresenta duas inflexões e um trajeto retilíneo até a extremidade anterior do frontal. No frontal, na proximidade imediata do ponto de contato dele com o parietal e o dermopterótico, um divertículo do canal supra-orbital desvia-se para trás, prolongando-se no dermopterótico.

Em vista interna, observa-se no exemplar Pz.DBAV.UERJ 410, uma forte crista no frontal e no dermopterótico, que deveria alojar o canal supra-orbital (Est. VIII, A; Fig. 16).

É difícil precisar o trajeto do canal supra-orbital no nasal, devido à má preservação deste osso nos exemplares analisados.

O canal infra-orbital, innervado pelos ramos óptico e bucal do nervo facial, representa um prolongamento da linha lateral principal do corpo na região cefálica. Alguns canalículos sensoriais da linha lateral são visíveis no pós-temporal e no supracleito. Ela continua seu percurso pelo extra-escapular, acompanhando estreitamente seu bordo, assim como o bordo externo do dermopterótico. A comissura transversa, que reúne as duas porções cefálicas da linha lateral, encontra-se bem marcada, principalmente no exemplar Pz.DBAV.UERJ 414 (Est. VIII, B). O canal infra-orbital dirige-se depois para o terceiro supra-orbital e percorre toda a série circumorbital. A partir da extremidade anterior do primeiro infra-orbital, o canal deveria dirigir-se para o osso nasal, constituindo o ramo inferior do V, porém tal trajeto não pôde ser constatado (Est. IX, A).

Dechaseaux (1943) foi o primeiro autor a demonstrar o trajeto dos canais sensoriais da região etmoidal em *Lepidotes*, e destacou que a disposição é semelhante àquela dos amiídeos (*Sinamia*) e dos parasemionotídeos (*Broughia*).

O pré-opérculo apresenta, imediatamente atrás de seu bordo anterior deprimido (zona de recobrimento do pré-opérculo), uma crista decorrente da presença do canal pré-opercular, situado, em posição anterior, na porção interna do osso (Est. IX, B). Esta localização do canal pré-opercular é comum em algumas espécies de *Lepidotes*. Este canal desvia-se do segmento cefálico da linha lateral na altura da “pit line” mediana do parietal, sendo innervado pelo ramo hiomandibular do nervo facial.

O canal mandibular, que representa um prolongamento do canal pré-opercular, é observado externamente como uma linha única de poros presente no bordo inferior do dentalo-esplênico e do angular (Est. XII, B; Fig. 17).

Ornamentação dos ossos dérmicos do crânio

Os ossos dérmicos do teto craniano e aqueles da série circumorbital são ornamentados por tubérculos salientes, relativamente densos e dispostos segundo o centro de ossificação do osso (Est. XI, A). Toda a região anterior do frontal é lisa (Fig. 15). Os pós-orbitais superiores apresentam alguns tubérculos de densidade fraca. Toda a série opercular e o pré-opérculo portam tubérculos muito pouco salientes e numerosos, esparsos sobre toda a superfície dos ossos, de tal modo que eles parecem quase lisos (Est. XI, A). Os raios branquiostégios, as maxilas inferior e superior são lisos. Esta repartição da ornamentação encontra semelhança com *L. mantelli* e *L. minor*, em contrapartida, espécies tais como *L. laevis*, *L. souzai* e *L. roxoi* são mais intensamente ornamentadas e de modo mais regular.

Esqueleto pós-craniano

Nas bases das nadadeiras, as lepidotríquias são fortes e maciças, tornando-se depois segmentadas e bifurcadas dicotomicamente em sua porção distal. Todas as

nadadeiras são protegidas, na sua borda anterior, por uma fileira dupla de escamas fulcrais.

Nadadeiras pares - A nadadeira peitoral (Est. XVI, A) é mais desenvolvida que a nadadeira pélvica e apresenta 11 lepidotríquias (Est. III, B; Est. XVI, A). A nadadeira pélvica é, da mesma forma que a peitoral, um pouco constricta na base e as suas escamas fulcrais são mais fortes que as da peitoral. O número de lepidotríquias não pôde ser verificado com certeza, mas parece ser próximo ao número encontrado na peitoral

Nadadeiras ímpares - A nadadeira dorsal é muito grande e fortemente inclinada para trás (Est. III, A e B). Os suportes endoesqueléticos para a inserção da nadadeira dorsal consistem de radial proximal (rp) (em forma de faca), onde existem raios (10 ou 11). A radial proximal anterior articula-se com a escama basal fulcral (ful) e lepidotríquias (Est. XVI, B). Como em macrosemiídeos (BARTRAM, 1977), as radiais distais não estão ossificadas ou não estão presentes e cada radial mediana articula-se com seu próprio radial proximal e as lepidotríquias. Estas são não-segmentadas por aproximadamente 1/3 do seu comprimento e, após, bifurcam-se ao menos três vezes. As escamas fulcrais que protegem a borda anterior são, dentre todas as nadadeiras, as mais fortes. Existe uma escama fulcral basal ímpar, três ou mais fulcrais basais pares e, pelo menos, 10 fulcrais franjadas. (Est. XVI, B). A nadadeira dorsal, em *L. piauhyensis*, está posicionada equidistantemente entre as nadadeiras pélvica e anal (Est. III, A e B).

Os suportes endoesqueléticos para a nadadeira anal lembram aqueles da dorsal (Est. XVII, A). Existe, entretanto, uma radial mais proximal, onde existem lepidotríquias. A primeira radial articula-se com a escama fulcral basal, como na nadadeira dorsal. O padrão de radiais medianas segue o padrão da nadadeira dorsal (Est. XVI, B). Existem de 9 a 10 lepidotríquias, que são não-segmentadas por aproximadamente metade a 1/3 do seu comprimento, e bifurcam-se, pelo menos, duas vezes. As lepidotríquias decrescem em tamanho, em direção ao pedúnculo caudal (Est. XVII, B). A nadadeira anal tem uma escama fulcral basal diferenciada, duas escamas fulcrais basais pares, e, pelo menos, 8 ou 9 escamas fulcrais franjadas (Est. XVII, A e B).

A escama fulcral modificada na base da nadadeira anal (Ea) foi observada nos quatro exemplares completos. Apresenta-se de forma aproximadamente circular, com um denteamento posterior (Est. XVII, A e B).

A nadadeira caudal é levemente heterocerca. Ambas as bordas da nadadeira são protegidas por fileiras de escamas fulcrais (Est. XVII, B; Est. XVIII, A). O número de lepidotríquias conservado é de 12, porém há impressão de mais três ou quatro destes raios.

Escamas

Nos quatro exemplares completos examinados, todo o corpo do peixe é coberto por escamas ganóides, dispostas em fileiras transversais no sentido ântero-dorsal para póstero-ventral. No holótipo, contam-se 40 fileiras de escamas, do bordo posterior do supracleitro até o lobo superior da caudal. A nadadeira peitoral começa na 1ª fileira transversal de escamas, a pélvica na 10ª, a anal na 19ª, a dorsal na 21ª e a caudal na 31ª. A fórmula das escamas, segundo a definição de Westoll (1944), seria a seguinte:

$$\begin{array}{r} 21 \\ 10 \quad 19 \quad 31 \\ \hline 40 \end{array}$$

Nos demais exemplares, as fileiras de escamas encontram-se arranjadas de forma similar à acima descrita.

Morfologia

As escamas são rômbricas, totalmente cobertas pela camada de ganoína e lisas. Com exceção daquelas próximas à nadadeira anal, quase todas as demais têm a borda posterior irregularmente denteada. As escamas anteriores são as maiores e apresentam-se fortemente imbricadas, sendo mais altas que compridas. Em direção às regiões dorsal e

ventral, as escamas tornam-se menos altas. Na porção posterior, apresentam pequenas dimensões, apresentando-se no pedúnculo caudal pequenas e alongadas.

As escamas na linha mediana dorsal são modificadas, formando uma crista bem pronunciada, principalmente na região anterior à nadadeira dorsal (Est. XVIII, B). No limite dessa nadadeira, elas decrescem sensivelmente em tamanho e forma, continuando até o início das escamas fulcrais da nadadeira caudal.

A análise da superfície externa da ganoína (Est. XIX, A) revelou a presença de tubérculos de pequenos diâmetros, porém com uma grande distância intertubercular, e com uma baixa densidade por mm^2 (Vide Capítulo 18).

Histologia

As secções histológicas realizadas revelaram uma camada de ganoína (GA) delgada em relação à placa óssea basal (PB), numa proporção de 1:8; multi-estratificada, apresentando várias linhas de crescimento (lc) bem marcadas (Est. XIX, B). Em luz polarizada, a ganoína apresenta uma nítida birrefringência. A placa basal é atravessada por curtos e poucos canálculos de Williamson (cW) (em média, 40 canálculos/ mm^2), que raramente apresentam-se bifurcados. Alguns canálculos ultrapassam o limite placa basal-ganoína, a maioria estando restrita às camadas proximais, porém alguns atingindo a superfície externa da ganoína (Est. XX, A). O contato entre a placa basal e a ganoína é evidenciado por uma digitação bem marcante, em especial nas bordas da escama. Observam-se, ainda, na placa basal, numerosas linhas de crescimento (lc); fibras de Sharpey (fS) muito densas, orientadas das bordas para o centro da escama; e um número razoável de osteócitos (os) (em média, 113 osteócitos/ mm^2) (Est. XX, B).

Dimensões do corpo

As dimensões dos exemplares completos de *Lepidotes piauiensis* encontram-se, em detalhes, na Figura 19.

4.4 Características Taxonômicas

Segundo Schaeffer (1947), existiria uma forte semelhança entre as escamas de *Lepidotes piauhyensis* e de *L. congolensis* (Hussakof, 1917) da Bacia do Congo, na África (Est. XXI, A e B). De fato, exemplares por nós examinados no American Museum of Natural History, referentes à *L. congolensis* (AMNH 6391, AMNH 6392 e AMNH 6395), incluindo material-tipo, apresentam escamas, dentes e alguns ossos cranianos muito semelhantes quanto à morfologia.

Os caracteres dos dentes e das escamas (espessura e ornamentação da camada de ganoína), somados às características de alguns ossos cranianos, apontam alguma similaridade entre *L. piauhyensis* e *L. elvensis* (Eojurássico da Europa). Por outro lado, a provável presença de um ectopterigóide posterior e a dentição não-triturante são caracteres compartilhados por *L. piauhyensis* e *L. gloriae* (Neojurássico de Cuba). Segundo Thies (1989), tais caracteres também ocorrem em *L. elvensis*.

4.5 Contexto Geológico e Paleoambiental

O material fóssilífero de *L. piauhyensis* foi coletado na Formação Pastos Bons na Bacia do Parnaíba (Fig. 3). O afloramento de onde provém o referido material é conhecido na literatura paleontológica brasileira como “folhelhos da Fazenda Muzinho”, tendo sido mencionado pela primeira vez por Campos (1924). A parte superior do afloramento é composta por folhelhos cinza-esverdeados, calcíferos, laminação ondulada, contendo uma importante intercalação de folhelho cinza-escuro a preto, com peixes, conchostráceos e cutículas vegetais.

As formações Pastos Bons e Corda formam o Grupo Mearim (*sensu* GÓES *et alii*, 1992), ocorrendo interdigitadas e sobrepostas em discordância ao Grupo Balsas e às vulcânicas Mosquito, e sotopostas, também em discordância, às formações Grajaú, Codó, Itapecuru e Sardinha. A Formação Pastos Bons é constituída de siltito e folhelho/argilito verde e castanho-avermelhado, com grãos de quartzo inclusos. Estes sedimentos se depositaram em um ambiente continental, controlado por sistemas flúvio-lacustres, sob um clima não muito quente (evidência fornecida pela presença regular de gimnospermas, notadamente coníferas) e provavelmente nas proximidades de áreas montanhosas. A

ausência completa de elementos do microplâncton afasta totalmente a possibilidade de influência marinha na deposição (LIMA & CAMPOS, 1980).

A idade da Formação Pastos Bons é bastante controversa. Apesar do conteúdo fossilífero relativamente pobre, admite-se, segundo Góes & Feijó (1994), idade neojurássica para esta unidade, com base na ocorrência de ostracodes, conchostráceos e de *Lepidotes piauhyensis*. Alguns autores, porém, admitem a possibilidade desta unidade litoestratigráfica estender-se até o Eocretáceo (PINTO & PURPER, 1974; SILVA SANTOS, 1974).

Lima & Campos (1980) realizaram análise polínica nos níveis onde também se encontravam restos de *L. piauhyensis*, e propuseram, com reserva, uma idade cretácea (Andar Buracica) para a Formação Pastos Bons, sobretudo pela presença das espécies *Vitreisporites pallidus* e *Dicheiropollis etruscus*.

Brito (1981) realizou um detalhado estudo estratigráfico da Bacia do Parnaíba, considerando as unidades geológicas presentes no que denominou “Seqüências Sedimentares Superiores”. Neste trabalho, o autor apresenta uma discussão pormenorizada sobre a Formação Pastos Bons, destacando a referida controvérsia sobre a sua idade.

De acordo com Hasui *et alii* (1991), os sedimentos da Formação Pastos Bons representam o início de uma seqüência deposicional do Cretáceo, após um longo período de soerguimento, quando o alto de Xambioá passou a baixo deposicional neste período. Os sedimentos extravasam seus limites e recobrem discordantemente as formações paleozóicas Poti, Piauí, Pedra de Fogo e Motuca.

As unidades litoestratigráficas definidas na Bacia do Parnaíba podem também ser referidas como seqüências deposicionais de segunda ordem, nos termos que correspondem aproximadamente à definição e conceitos de Sloss (1963). O Grupo Mearim, do qual faz parte a Formação Pastos Bons, corresponde à Seqüência Jurássica. Este ciclo, de distribuição e espessuras bastante reduzidas, marca condições de deposição exclusivamente continentais na bacia. Credita-se a deposição dessa seqüência ao peso da carga vulcânica resultante do magmatismo básico ocorrido na bacia durante o Triássico (GÓES & FEIJÓ, 1994).

5. *Lepidotes roxoi* Silva Santos, 1953

Sinonímia:

1860 - (?) *Lepidotus* Allport, v. 16, p. 265, Est. XIV, figs. 5, 8, 9 e 10; Est. XV, figs. 1a-b e 2.

1888 - (?) *Lepidotus mawsoni* Woodward (em parte), p. 135.

1895 - (?) *Lepidotus mawsoni* Woodward (em parte), p. 120-121.

Material-tipo: DGM 423-P (Holótipo; um exemplar quase completo, faltando a parte anterior da cabeça, adiante da órbita e parte das nadadeiras) - (Est. XXII, A)

Localidade-tipo: Manguinhos, ilha de Itaparica, Estado da Bahia

Estratigrafia: Formação Candeias, Eocretáceo da Bacia do Recôncavo (Fig. 4)

5.1 Diagnose Revista

Corpo fusiforme e convexo no dorso; cabeça ocupando cerca de 1/3 do comprimento padrão. Órbita pequena e situada à frente do meio da cabeça. Maxila inferior aparentemente forte, articulando ao nível da órbita. Placas pós-orbitais anamésticas numerosas (seis a dez), em série dupla. Superfície dos ossos dérmicos do teto craniano, da face e da série opercular ornamentada por rugas e tubérculos bem marcantes. Origem da nadadeira dorsal um pouco além da elevação pré-dorsal e oposta ao espaço entre as pélvicas e a anal. Origem da nadadeira anal à frente do meio da distância entre as pélvicas e a base da caudal. Nadadeiras peitorais muito grandes. Nadadeiras pélvicas relativamente pequenas. Todas as nadadeiras com fulcras. Escamas anteriores muito grandes e de forma retangular; tornando-se menores e rombóides posteriormente, porém todas relativamente delgadas. Com exceção das escamas caudais, as demais são ornamentadas com sulcos e cristas. Nas escamas anteriores e medianas do corpo e naquelas dos flancos, contam-se de cinco a nove cristas que se irradiam do centro ou da região anterior da superfície exposta da escama para o seu bordo posterior, onde formam, às vezes, forte crenulação. Camada de ganoína, com exceção das pequenas escamas da base da nadadeira caudal, reduzida a pequenas porções esparsas na superfície exposta das escamas ou completamente ausente.

5.2 Generalidades

A forma geral e as proporções de *L. roxoi* são verificadas no holótipo (Est. XXII, A), cuja porção preservada, que vai do limite da órbita à base da nadadeira caudal, mede cerca de 1390mm. Quando completo, esse peixe deveria alcançar cerca de 1600mm de comprimento total.

Silva Santos (1953a) publicou um trabalho intitulado "Lepidotídeos do Cretáceo da ilha de Itaparica, Estado da Bahia", onde erigiu a espécie *Lepidotes roxoi*, com base em um exemplar quase completo (o holótipo) e três outros exemplares incompletos, porém com importantes estruturas anatômicas preservadas. O autor estudou, ainda, neste mesmo trabalho, impressões de escamas de *Lepidotes souzai* Woodward, 1908 e figurou algumas escamas de *Lepidotes mawsoni* Woodward, 1888. Silva Santos (*op. cit.*) mencionou que, originalmente, algumas escamas de *L. roxoi* foram classificadas por Allport (1860) como *L. mawsoni*. Porém as escamas de *L. roxoi* distingue-se pela sua ornamentação rugosa, por serem mais delgadas e pela falta de uma excrescência proeminente na face interna das escamas. Segundo o autor, das espécies brasileiras de *Lepidotes*, a que mostra maiores afinidades com *L. roxoi* é *L. souzai*, pois ambas são de grandes proporções e apresentam ossos e escamas fortemente ornamentados com tubérculos e/ou rugas. Além disso, a camada de ganoína sobre as escamas é irregular e reduzida, e os extra-escapulares seriam representados por mais de um par.

Silva Santos (*op. cit.*) afirmou que o grande número de placas pós-orbitais em *L. roxoi* diferenciaria esta espécie das demais espécies de *Lepidotes* encontradas no Brasil, ao mesmo tempo que poderia indicar um certo parentesco entre semionotídeos e lepisosteídeos. Para o autor, a associação de *L. roxoi* com teleósteos, encontrados nos sedimentos da Bacia do Recôncavo, sugeriria uma idade cretácea para esta espécie.

Posteriormente a este estudo de Silva Santos, a referida espécie não sofreu qualquer revisão, apenas foi mencionada, a título de comparação, por Dechaseaux (1943) e Piveteau (1966).

Serão aqui apresentados certos caracteres anatômicos, que não foram abordados pelos autores anteriores, bem como uma tentativa de estabelecer comparações taxonômicas com espécies contemporâneas do Brasil e de outras localidades, e uma

proposta de relacionar filogeneticamente *L. roxoi* às demais espécies de *Lepidotes*, com exemplares total- ou parcialmente completos.

É necessário mencionar, ainda, que o exemplar DGM 429-P, descrito neste trabalho, encontra-se, no momento, desaparecido, o que nos impediu de ilustrá-lo.

5.3 Aspectos Anatômicos

Esqueleto craniano

A cabeça está incompleta em todos os exemplares, faltando principalmente a região anterior à órbita. Verifica-se, entretanto, pelas proporções conservadas, que era um tanto mais comprida que alta (altura da cabeça = 415mm; comprimento da cabeça = 490mm), cabendo cerca de três vezes no comprimento padrão. Em vista lateral, apresenta aspecto triangular e órbita muito pequena. Os ossos são espessos e ornamentados com fortes rugas, cristas, tubérculos arredondados e elipsóides, que parecem irradiar-se do seu centro de ossificação (Est. XXII, B).

Os ossos do dermocrânio estão melhor conservados no exemplar DGM 429-P, mesmo assim apenas os elementos do lado direito estão completos. Os mesmo elementos, no lado esquerdo, ou faltam ou estão incompletos, como é o caso do dermopterótico, parietal, frontal e nasal. Em compensação, pode-se identificar o angular, o cerato-hial anterior, alguns raios branquiostégios e a nadadeira peitoral.

Ossos dérmicos do teto craniano e da região rostral

Os ossos pré-maxilar e rostral não foram preservados em nenhum dos exemplares estudados.

(1) ? NASAL (Na): Em apenas um dos exemplares, pode-se observar a presença de dois ossos de pequenas dimensões, um deles articulando com a porção medial do bordo anterior do frontal direito, e o outro, um tanto fragmentado, articulado ao bordo anterior do

frontal esquerdo. Estes ossos foram interpretados por Silva Santos (1953a) como nasal, porém, ao nosso ver, pode tratar-se, na realidade, dos processos ascendentes dos pré-maxilares, principalmente por encontrarem-se articulados diretamente aos frontais. Silva Santos (*op. cit.*) afirma ainda que, de acordo com a forma do “nasal” direito, deveria haver um espaço entre ele e o “nasal” esquerdo, e que estes se tocariam apenas no bordo posterior. Tal característica pode ser observada em relação aos processos ascendentes dos pré-maxilares de *Lepidotes lennieri* (WENZ, 1967), que também só entram em contato distalmente.

A ornamentação destes ossos não acompanha toda sua extensão, havendo ântero-lateralmente uma região lisa e um tanto escavada, onde deveria se encaixar alguma placa óssea da série supra-orbital.

(2) FRONTAL (Fr): Os frontais, embora um tanto fragmentados, deveriam ocupar 2/3 do teto craniano (Est. XXII, B) e são assimétricos. O frontal direito é largo na sua porção mediana, estreitando-se nas extremidades; já o frontal esquerdo é mais largo na região posterior, afilando-se anteriormente. Esta assimetria é marcada por uma sutura interfrontal bem irregular. Alguns trabalhos mais antigos consideravam a sutura interfrontal como uma boa característica para separar espécies, segundo sua idade geológica. Assim, a sutura retilínea seria típica das espécies do Neojurássico e Cretáceo; e a linha de sutura sinuosa caracterizaria as espécies de *Lepidotes* do Eojurássico. Em função da grande variação deste caráter, independente da idade geológica da espécie, e à luz dos conhecimentos sistemáticos atuais, não é possível fazer tal separação.

(3) PARIETAL (Pa): Os parietais são também assimétricos, sendo o direito mais comprido que o esquerdo. O parietal direito apresenta uma forma sub-retangular (Est. XXIII, A), enquanto o esquerdo é mais largo e afilado anteriormente (Est. XXII, B). A sutura interparietal não é irregular como a interfrontal, sendo quase retilínea.

(4) DERMOPTERÓTICO (Dpt): Em todos os exemplares analisados, o dermopterótico encontra-se um tanto fragmentado, mas é um osso de grandes dimensões (comprimento médio = 85mm) e apresenta forma sub-retangular com as margens onduladas, especialmente a ventral, onde se articula a placa pós-orbital superior (Est.

XXIII, A). O canal sensorial supra-orbital percorre lateralmente o dermopterótico, bem próximo a sua margem ventral, sendo melhor visualizado no exemplar DGM 422-P (Est. XXIII, A).

(5) EXTRA-ESCAPULAR (ExEscap): O bordo posterior do crânio dos exemplares analisados não foi perfeitamente preservado, por isso não é possível estabelecer o número real destes ossos. Há evidências de dois pares de extra-escapulares, que podem ser melhor observados no espécimen DGM 422-P (Est. XXIII, A), sendo o mediano mais desenvolvido que o lateral. A comissura transversa pode ser observada apenas no holótipo (Est. XXII, B). O extra-escapular mediano é percorrido pela porção cefálica do canal da linha lateral, que se continua no dermopterótico.

Ossos dérmicos da face

(1) SÉRIE CIRCUMORBITAL

A órbita é caracteristicamente pequena e está situada bem anteriormente, um pouco à frente do meio da cabeça, quase no nível da articulação das maxilas (Est. XXIII, A). O plano geral da disposição das placas orbitais em *Lepidotes roxoi* obedece ao padrão genérico, com exceção da série pós-orbital, que é muito numerosa.

No holótipo, toda a série circumorbital apresenta-se um tanto confusa, especialmente o final da série infra-orbital e toda a série supra-orbital. Há muitas placas reconstituídas, o que dificulta, ainda mais, a definição precisa da série (Est. XXII, B).

Segundo Silva Santos (1953a), os elementos formadores da série circumorbital variam em número, forma e tamanho, não só de um espécimen para outro dentro de uma mesma espécie, como também de um lado e de outro de um mesmo exemplar. Entretanto, tal afirmação não foi por nós confirmada em *L. roxoi*, pois, em função do tipo de fossilização, nenhum dos exemplares pode ser visto tridimensionalmente.

- Série Supra-orbital (So): Esta série apresenta três placas de grande dimensões, mais altas do que compridas, sendo a primeira menor que as demais (Est. XXIII, A e B). O canal sensorial supra-orbital atravessa estas placas bem inferiormente.

- Dermesfenótico (Dsf): É um osso de grandes dimensões, mais comprido do que alto. Apresenta ventralmente uma acentuada concavidade, onde se encaixa uma placa infra-orbital (Est. XXIII, A e B).

- Série Infra-orbital (Slo): Contam-se seis placas nesta série, de dimensões variadas, porém todas de grande porte, sendo a terceira excepcionalmente maior que as demais (Est. XXIII, A e B). O canal sensorial infra-orbital percorre estas placas em sua porção dorsal (Est. XXIII, B).

- Série Pós-orbital (SPo): É constituída por seis a dez placas anamésticas, de dimensões bastante variadas, distribuídas em série dupla (Est. XXII, B; Est. XXIII, A). Apenas em *L. roxoi*, *L. latifrons* Woodward, 1893 e *L. maximus* Wagner, 1863 (as duas últimas do Neojurássico da Europa), constatamos este grande número de placas. *L. latifrons* apresenta 12 placas arranjadas em duas fileiras (vide JAIN & ROBINSON, 1963); enquanto em *L. maximus*, verificamos a presença de oito a onze placas (Est. XXVII, B).

Em função da grande variação no número de placas pós-orbitais, Jain & Robinson (1963) distinguiram, sem estabelecer qualquer afinidade filogenética, dois grupos de *Lepidotes*: um grupo apresentando de duas a seis placas; e outro grupo, com sete ou mais placas. O segundo grupo seria dividido, ainda, em dois subgrupos: um com as placas formando uma fileira única adjacente ao pré-opérculo; outro apresentando mais do que uma fileira ou um “mosaico irregular de ossos” à frente do pré-opérculo. Segundo os referidos autores, *L. roxoi* faria parte do segundo grupo, apresentando a disposição “em mosaico”. Um arranjo análogo também pode ser observado em formas fósseis e atuais do gênero *Lepisosteus*.

Uma característica que está associada ao número de placas pós-orbitais é o tamanho da órbita, sendo esta relação inversamente proporcional.

(2) PRÉ-OPÉRCULO (POp): É um osso longo, estreito em sua porção ântero-superior, alargando-se inferiormente. O seu ramo vertical é reto a ligeiramente inclinado, podendo ou não atingir o dermopterótico. O ramo ventral, embora um tanto fragmentado, é relativamente largo, porém mais curto que o vertical, cabendo duas a três vezes neste (Est. XXII, B; Est. XXIII, A). Todo o pré-opérculo é ornamentado principalmente por tubérculos. O canal sensorial pré-opercular (c. pop) situa-se bem posteriormente, com suas ramificações dirigindo-se para a borda posterior do pré-opérculo (Est. XXIII, A). É possível observar os forâmens deste canal, principalmente no holótipo.

Série opercular

A série opercular é completa em *Lepidotes roxoi*.

(1) OPÉRCULO (Op): Apresenta forma aproximadamente quadrangular (comprimento médio = 145mm; altura média = 162mm), com a margem posterior convexa. Sua altura equivale ao comprimento do frontal. O opérculo é completamente ornamentado por rugas e tubérculos (Est. XXII, B). O bordo superior do opérculo encontra-se encoberto quase totalmente pelo extra-escapular, parte pelo dermopterótico e parte pelo pós-temporal (Est. XXIII, A).

(2) SUBOPÉRCULO (SOp): É um osso de grandes dimensões, com um processo ântero-superior ascendente longo, atingindo quase a metade do bordo anterior do opérculo (Est. XXII, B). A sua margem anterior é aproximadamente reta e está em contato com o pré-opérculo; enquanto que a margem posterior é convexa.

(3) INTEROPÉRCULO (IOp): Apenas uma pequena porção deste osso encontra-se preservada, podendo ser caracterizado como o menor elemento da série opercular e por apresentar uma forma triangular (Est. XXII, B; Est. XXIII, A).

(4) RAIOS BRANQUIOSTÉGIOS (Rbr): Estas estruturas encontram-se preservadas apenas no exemplar DGM 429-P. São bastante desenvolvidos, principalmente os raios

mais superiores, tornando-se mais afilados inferiormente. Não foi possível contar o número exato de raios, mas parecem ter sido numerosos. Nos demais exemplares, estes raios são apenas reconstituições.

(5) CERATO-HIAL ANTERIOR (CH₁): À frente dos raios branquióstégios, observa-se o cerato-hial anterior, que é relativamente grande e alongado, lateralmente comprimido, constrito no meio, e com a porção posterior mais desenvolvida.

Maxila inferior

Da maxila inferior, apenas a porção posterior do ramo esquerdo do ângulo-articular foi conservada no holótipo. Provavelmente, era um complexo curto, porém forte. O processo coronóide é um tanto alto e o ângulo-articular articulava-se com o dentalo-esplênico por uma sutura marcadamente angulosa (Est. XXII, B).

Maxila superior

Os ossos maxilar e supramaxilar não foram preservados em nenhum exemplar analisado. Podem ser observadas apenas reconstituições destas estruturas nos exemplares já mencionados.

Ossos dérmicos da cintura escapular

(1) PÓS-TEMPORAL (Ptemp): O arco peitoral de *L. roxoi* é fixo ao crânio por um pós-temporal de pequenas dimensões e de forma triangular. Ele é articulado com os extra-escapulares lateral e mediano por sutura fortemente angulosa. Observa-se o canal sensorial da linha lateral percorrendo o pós-temporal. Próximo a ele, nota-se a presença de escamas dorsais (Est. XXIII, A).

(2) SUPRACLEITRO (Scl): É um osso estreito, porém longo, com alguma ornamentação apenas em sua porção superior. O supracleitro contorna posteriormente o opérculo, até o seu ângulo póstero-ventral (Est. XXIII, A). Em direção ao primeiro pós-cleitro, torna-se bastante estreito, e entra em contato com o cleitro (Est. XXII, B).

(3) CLEITRO (Cl): É um osso muito grande e largo, estendendo-se desde o ângulo póstero-ventral do opérculo até próximo ao bordo anterior do subopérculo (Est. XXII, B). A região anterior do cleitro, isto é, a que está em conexão com os ossos da série opercular, é ornamentada com fina granulação, enquanto que a sua região posterior é lisa.

(4) PÓS-CLEITRO (Pcl): Em contato estreito com o bordo póstero-superior do cleitro e o bordo póstero-inferior do supracleitro, encontram-se cerca de três pós-cleitros, de forma e tamanho variáveis. Um deles destaca-se por ser muito alto, porém estreito, e completamente liso (Est. XXII, B). Um número elevado de pós-cleitros representa uma condição primitiva em Actinopterygii.

Canais sensoriais do crânio

Os elementos do sistema sensorial foram pobremente preservados, com exceção do canal pré-opercular, que está bem preservado no exemplar DGM 422-P, situado posteriormente ao osso (Est. XXIII, A), o que é comum em algumas espécies de *Lepidotes*. No dermopterótico, pode-se visualizar o canal sensorial supra-orbital bem próximo a sua margem ventral. A porção cefálica do canal da linha lateral atravessa o pós-temporal e se continua no extra-escapular mediano. Na série supra-orbital, o canal sensorial supra-orbital percorre as três placas desta série em sua porção ventral. Já na série infra-orbital, o canal sensorial percorre suas seis placas em sua porção dorsal.

Ornamentação dos ossos dérmicos do crânio

A maioria dos ossos é fortemente ornamentada com tubérculos arredondados e/ou alongados em forma de bastão. O pré-opérculo e o supracleitro são apenas levemente ornamentados, em especial em seus bordos posterior e superior, respectivamente.

Esqueleto pós-craniano

As nadadeiras, de um modo geral, não foram bem preservadas, podendo ser observada no holótipo somente a sua reconstituição (Est. XXII, A). Desta forma, a descrição será um tanto subjetiva, pois terá como base apenas um molde de sua estrutura original.

Nadadeiras pares - A nadadeira peitoral (Est. XXII, A e B) é muito desenvolvida, apresentando 12 lepidotríquias, longas, lisas e ramificadas distalmente. A nadadeira pélvica é pouco desenvolvida (Est. XXII, A), com cerca de 10 lepidotríquias. Observam-se, na nadadeira pélvica, alguns pterigióforos proximais, porém encontram-se muito fragmentados.

Nadadeiras ímpares - A nadadeira dorsal, representada apenas pelas bases de alguns pterigióforos proximais e por algumas fulcras, tem origem um pouco além do meio do corpo, na 29ª fileira transversal de escama (Est. XXII, A).

A nadadeira anal foi dobrada para baixo do lado direito do corpo do peixe e encontra-se, também, incompleta. Deveria ser muito desenvolvida, tendo sua origem na 20ª fileira de escamas (Est. XXII, A). Pelo diâmetro de suas lepidotríquias, porém, deveria ser menos desenvolvida que a nadadeira dorsal. Estão presentes 15 lepidotríquias, que vão diminuindo de tamanho distalmente. Estas são lisas na base, articuladas e ramificadas distalmente.

O bordo do pedúnculo caudal, onde se inserem os raios da nadadeira caudal, tem uma forma sigmoidal, demonstrando sua estrutura heterocerca abreviada (Est. XXII, A). Os

raios desta nadadeira são relativamente fortes, articulados e ramificados distalmente. Contam-se 22 lepidotríquias.

Escamas

No holótipo, as escamas ganóides estão dispostas no corpo do peixe em fileiras transversais no sentido ântero-dorsal para póstero-ventral (Est. XXII, A). Contam-se 48 fileiras de escamas, do bordo posterior do supracleito até a porção média do pedúnculo caudal, e 52 ou 53 fileiras até o lobo superior da caudal. A nadadeira peitoral começa na 1ª fileira transversal de escamas, a pélvica na 9ª, a anal na 20ª, a dorsal na 29ª e a caudal na 48ª. A fórmula das escamas, segundo a definição de Westoll (1944), seria a seguinte:

$$\begin{array}{r} 29 \\ 9 \ 20 \ 48 \end{array} \quad 52$$

Morfologia

Além das escamas preservadas no corpo do holótipo, foram analisadas 16 escamas desarticuladas, representativas de várias regiões do corpo, algumas bastante completas (Est. XXIV, A), outras fragmentadas; 11 escamas articuladas em uma amostra de silito, bastante intemperizadas e algumas fragmentadas; duas escamas em folhelho; e cinco impressões de escamas em folhelho.

As escamas anteriores são muito grandes, porém delgadas, e apresentam forma retangular. As medianas são de dimensões menores que as anteriores, mas são ainda muito grandes. As escamas do dorso são ainda menores e delgadas, e são bem distintas em forma das demais escamas do corpo. As escamas das regiões dorsal e ventral do corpo, posteriores e as da região caudal são, mais ou menos, equilaterais e rombóides. Nos limites das nadadeiras dorsal e anal, as escamas modificam bruscamente sua forma e tamanho, tornando-se muito pequenas e apresentando ângulos arredondados ou truncados. Na base da nadadeira anal, essa redução do tamanho das escamas é muito

acentuado e, em consequência, há nessa região um irregular aumento do número de fileiras de escamas. As escamas que protegem as bases dos raios da nadadeira caudal apresentam também uma pequena modificação no seu aspecto, em relação às demais escamas da região caudal, sendo geralmente muito alongadas. As escamas diferenciadas, que comumente ocorrem na origem da nadadeira anal, não foram observadas. Nos limites da nadadeira peitoral, para trás do cleitro, há um pós-cleitro grande e bem diferenciado. De um modo geral, as escamas são fortemente imbricadas. Aquelas da região anterior, além da imbricação, apresentam processos articulares (= processos anteriores superior e inferior) e articulação "peg-and-socket". Em algumas escamas fragmentadas, é possível observar suas linhas de crescimento.

Todas as escamas, com exceção das pequenas escamas do extremo do pedúnculo caudal, são ornamentadas com cristas e rugas. Nas escamas anteriores do corpo e nas dos flancos, essas rugas entrecortam, em geral, de sete a nove cristas bem marcadas (podendo ocorrer até 12 cristas), que se irradiam da borda anterior ou do centro à borda posterior da superfície exposta da escama, formando uma estrutura reticulada. Na borda posterior, ocorre a formação de uma forte crenulação. Em algumas escamas, as cristas tendem a se bifurcar, ou mesmo, a se ramificar. Em outras, as cristas vão se espessando distalmente e apresentam uma certa sinuosidade.

A camada de ganoína, com exceção das escamas da base da nadadeira caudal, está reduzida a pequenas porções, em geral, cobrindo as cristas, ou, às vezes, está completamente ausente.

Algumas escamas desarticuladas que se encontram bem preservadas, quase completas, permitiram a tomada de medidas, que podem ser verificadas na Tabela 1 (APÊNDICE 2).

A análise da superfície externa da ganoína (Est. XXIV, B) revelou a presença de tubérculos de grandes diâmetros, porém com uma distância intertubercular relativamente pequena, e com uma alta densidade por mm² (Vide Capítulo 18).

Histologia

Nas secções histológicas aqui analisadas, observamos que as lamelas ósseas da placa basal (PB) estão dispostas paralelamente entre si e perifericamente voltadas para a

superfície da escama. Na periferia, essas lamelas superpõem, até uma certa extensão, à camada de ganoína (GA), que nesta espécie está representada apenas por pequena porção (numa proporção de 1:7) (Est. XXV, A). As lamelas ósseas são atravessadas por numerosos canalículos de Williamson (cW) (em média, 137 canalículos/mm²), que convergem da periferia para a região central da escama (Est. XXVI, A). Somente alguns poucos canalículos apresentam-se bifurcados, em especial os mais jovens. Alguns desses canalículos, provavelmente ainda jovens, são curtos, porém, em sua maioria, são bastante longos. Vários canalículos atravessam a placa basal, atingindo a ganoína, estando a maioria restrita à porção proximal da ganoína, tal como em *L. piauihyensis*. Na borda da escama, os canais tendem a ter uma distribuição mais oblíqua na placa basal. Observam-se, ainda, na placa basal, a presença de fibras de Sharpey (fS) esparsamente distribuídas e osteócitos (os) relativamente numerosos (em média, 88 osteócitos/mm²) (Est. XXVI, A e B).

Em alguns cortes, observa-se uma questão bastante interessante. A camada de ganoína apresenta-se encoberta por uma outra camada de tecido ósseo, marcado por um forte contato erosivo (→) (Est. XXV, A e B). Provavelmente, houve um processo de reabsorção óssea pelos osteoclastos e uma nova deposição de lamelas ósseas sobre a ganoína. Um fenômeno similar foi observado por Meunier & Gayet (1992) em relação à *Lepidotyle enigmatica* do Neocretáceo da Bolívia.

Dimensões do corpo

As dimensões do único exemplar completo de *Lepidotes roxoi* encontram-se, em detalhes, na Figura 20. Entretanto, cabe ressaltar que algumas medidas são relativas, visto o exemplar ter sido reconstituído em determinadas porções do corpo.

5.4 Características Taxonômicas

Segundo Silva Santos (1953a), há estreitas semelhanças entre *Lepidotes roxoi* e *L. mantelli*, do Eocretáceo da Europa, especialmente na forma de certos ossos

cranianos (parietal, opérculo e pós-temporal) e na grande divisão das placas orbitais. A série pós-orbital em *L. roxoi* é, entretanto, mais irregularmente dividida e com maior número de placas do que em *L. mantelli*.

Da mesma forma, *Lepidotes aff. L. souzai*, do Cretáceo do Egito, assemelha-se à *L. roxoi* em relação à descontinuidade da camada de ganoína e nas proporções das escamas, bem como no comprimento total dos espécimens.

Segundo Silva Santos (*op. cit.*), das espécies brasileiras de *Lepidotes*, a que mostra maiores afinidades com *L. roxoi* é *L. souzai*, pois ambas apresentam grandes dimensões e possuem ossos e escamas fortemente ornamentados com tubérculos e/ou rugas. Além disso, a camada de ganoína sobre as escamas é irregular e reduzida, e o extra-escapular é representado por dois pares, um par lateral e um par mediano. Discordamos desta proposição de Silva Santos, principalmente porque o tipo de ornamentação destas espécies difere consideravelmente. Em *L. roxoi*, os tubérculos não são tão arredondados como em *L. souzai*, e sim alongados em forma de bastão; além de serem muito mais proeminentes e conspícuos em *L. souzai*. Da mesma forma, a camada de ganoína sobre as escamas não é irregular, nem reduzida; ao contrário, ela é quase contínua, sendo apenas interrompida pela presença de sulcos radiantes.

Ao nosso ver, em termos taxonômicos, *Lepidotes maximus*, do Neojurássico da Europa, assemelha-se à *L. roxoi*, sobretudo pelas grandes dimensões (*L. maximus* pode atingir até 2000mm de comprimento total), pelo número e arranjo das placas pós-orbitais e pela ornamentação dos ossos cranianos e das escamas (Est. XXVII, A e B).

5.5 Contexto Geológico e Paleoambiental

A espécie *Lepidotes roxoi* é encontrada nas formações Candeias e Maracangalha da Bacia do Recôncavo (Fig. 4).

A Formação Candeias, segundo a reclassificação de Caixeta *et alii* (1994), admite dois membros, Tauá e Gomo. O primeiro caracteriza-se por apresentar folhelho escuro, físsil, com partição acicular; enquanto que o segundo é formado por folhelho cinza-esverdeado, laminado, com delgadas camadas de calcário e arenito fino cinza-claro. Estas rochas depositaram-se em ambiente lacustre, com subsidência rápida e forte aporte

sedimentar. Sua idade eo-Rio da Serra é inferida por datações bioestratigráficas, com base em ostracodes não-marinheiros.

A Formação Maracangalha reúne os membros Maracangalha e Pitanga, antigos integrantes da Formação Candeias, e as camadas Caruaçu, da Formação Marfim (VIANA *et alii*, 1971). A Formação Maracangalha é formada por folhelhos cinza-esverdeado e cinza-escuro, depositados em um ambiente lacustre, com turbiditos intercalados. Os arenitos muito finos, lamosos e maciços do Membro Pitanga permanecem, ainda como definido por Viana *et alii* (*op. cit.*), relacionados à Formação Maracangalha, pela íntima associação com os folhelhos desta unidade. A partir de análises bioestratigráficas, com base em ostracodes não-marinheiros, inferem-se as idades neo-Rio da Serra e Aratu para a Formação Maracangalha.

Estas duas unidades litoestratigráficas (formações Candeias e Maracangalha) podem ser referidas como seqüências deposicionais, sendo a primeira enquadrada na Seqüência K10 e a segunda, na Seqüência K30 (CAIXETA *et alii*, 1994). A Seqüência K10 é a primeira seqüência inteiramente cretácea e equivale à Formação Candeias, depositada em lagos na Bacia do Recôncavo, já associados aos falhamentos que caracterizam a fase *rift* desta bacia. Representa uma importante mudança climática, de árido para úmido, e apresenta uma idade berriasiana. Já a Seqüência K30 reúne as rochas hauterivianas e eoaptianas resultantes da atuação dos leques aluviais da Formação Salvador, dos sistemas fluviais do Grupo Massacará, dos deltas da Formação Pojuca e do lago da Formação Maracangalha. A evolução do *rift* cessou quase completamente no Eoaptiano, originando a discordância que marca esta seqüência.

6. *Lepidotes souzai* Woodward, 1908

Material-tipo: BM (NH) P 10603 (crânio incompleto mais parte anterior do corpo até a oitava fileira de escamas) (Est. XXVIII, A)

Localidade-tipo: Ilhéus ("distante 130 milhas ao sul de Salvador")

Estratigrafia: Bacia do Recôncavo (Fig. 4)

6.1 Diagnose Revista

Semionotídeo de grandes dimensões e robusto; ornamentação em forma de tubérculos muito proeminentes nos ossos dérmicos e nas escamas, com exceção do pré-opérculo; extra-escapulares representados por dois pares assimétricos; grande número de placas pós-orbitais; altura do opérculo cerca do dobro de seu comprimento; escamas relativamente delgadas e profundamente imbricadas; escamas anteriores cobertas por uma camada de ganoína entrecortada por seis a oito sulcos radiantes; presença de estreitas a largas cristas entre estes sulcos, por vezes com grandes tubérculos; escamas na parte mais posterior do tronco ainda mais fortemente tuberculadas.

6.2 Generalidades

Woodward (1908) descreveu esta espécie de *Lepidotes*, baseado, segundo ele, em parte de um crânio e em restos "esmagados" e, em parte, isolados, de um peixe quase completo, que não deveria ter tido menos de 1000mm de comprimento. O referido material foi doado pelo Dr. Ennes de Souza em dezembro de 1907 e, por esta razão, o nome da espécie foi dedicada a ele. Segundo o autor, *L. souzai* estaria taxonomicamente relacionada à *L. mawsoni*.

Silva Santos (1953a) estudou impressões de algumas escamas articuladas de *L. souzai*, provenientes da localidade de Manguinhos, ilha de Itaparica (DGM 424-P). Segundo o autor, as escamas não deveriam ter sido demasiadamente espessas, mas deveriam apresentar-se fortemente imbricadas. A impressão da tuberculação característica

da espécie foi observada, disposta sobre seis a oito cristas, irradiando-se do centro para o bordo posterior livre da escama. A porção exposta da escama deveria medir 25mm de comprimento e 26mm de largura.

Apesar de não apresentarem um estudo anatômico detalhado de *L. souzai*, Jain & Robinson (1963, p. 124, Fig. 4) elaboraram uma reconstituição do crânio desta espécie, com base no espécimen-tipo e em exemplares de outras espécies de *Lepidotes*.

6.3 Aspectos Anatômicos

A má preservação do material permitiu descrever apenas algumas estruturas anatômicas, bem como elaborar uma reconstituição parcial da espécie (Fig. 21).

Esqueleto craniano

Ossos dérmicos do teto craniano e da região rostral

(1) FRONTAL (Fr): O frontal apresenta-se um tanto fragmentado, mas deveria representar a maior parte do teto craniano. É ligeiramente estreito, apresentando uma forma sub-retangular. Não foi possível delimitar o trajeto do canal supra-orbital.

(2) DERMOPTERÓTICO (Dpt): Sua porção ântero-ventral está encoberta por uma placa pós-orbital. É relativamente grande e apresenta uma forma poligonal (Est. XXVIII, A; Fig. 21).

(3) EXTRA-ESCAPULAR (ExEscap): Em *L. souzai*, deveria ocorrer dois pares de extra-escapulares, uma vez que pode ser observada a presença de um extra-escapular lateral e um mediano, ambos do lado direito do holótipo, e, ainda, um osso mediano único de dimensões bastante reduzidas. Tal disposição é também encontrada em *L. latifrons*.

O extra-escapular lateral parece ser mais desenvolvido que o mediano, embora este encontre-se um tanto fragmentado. O lateral cobre a porção dorsal do opérculo e é percorrido pela porção cefálica do canal da linha lateral, que se continua no

dermopterótico (Est. XXVIII, A; Fig. 21). A comissura transversa também pode ser observada.

Ossos dérmicos da face

(1) SÉRIE CIRCUMORBITAL

A compressão do crânio no processo de fossilização causou a sobreposição de algumas placas da série circumorbital, enquanto outras foram deslocadas de sua posição original, dificultando estabelecer os limites entre elas. Com isto não foi possível determinar o número e o arranjo das placas orbitais, apenas observa-se que são fortemente ornamentadas por tubérculos densos e salientes.

Jain & Robinson (1963), entretanto, apontam a presença de 10 placas pós-orbitais em *L. souzai*, formando um “mosaico de ossos” à frente do pré-opérculo. Segundo os autores, um arranjo similar destas placas só é conhecido em *L. roxoi* e *L. latifrons*.

(2) PRÉ-OPÉRCULO (POp): É um osso relativamente largo, com seu ramo vertical levemente inclinado, cuja porção dorsal atinge o dermopterótico. O ramo anterior (ou ventral) não foi preservado (Fig. 21). O canal sensorial pré-opercular situa-se bem posteriormente, com algumas ramificações visíveis dirigindo-se para o bordo posterior do pré-opérculo (Est. XXVIII, A).

Série opercular

(1) OPÉRCULO (Op): Apresenta forma sub-retangular, com comprimento atingindo cerca de metade de sua altura, ou seja, é bem mais alto que comprido. Seu bordo anterior é reto e o posterior, convexo. É ornamentado por tubérculos densos e conspícuos, que se dispõem em cristas radiais a partir de seu centro de ossificação. Seu bordo superior encontra-se encoberto quase totalmente pelo extra-escapular lateral, e parte pelo dermopterótico (Est. XXVIII, A; Fig. 21).

(2) SUBOPÉRCULO (SOp): Deste osso, só se tem fragmento, mas deveria ser uma estrutura de grandes dimensões. Do processo ântero-superior ascendente, tem-se apenas a sua impressão, indicando ser longo, atingindo quase a metade do bordo anterior do opérculo (Est. XXVIII, A; Fig. 21).

(3) INTEROPÉRCULO (IOp): Apenas uma pequena porção deste osso encontra-se preservada, não permitindo uma descrição precisa. Pode-se somente observar densos tubérculos em sua superfície (Fig. 21).

Ossos dérmicos da cintura escapular

(1) PÓS-TEMPORAL (Ptemp): É um pequeno osso ornamentado, de forma aproximadamente triangular, com bordo superior arredondado, bem separado do pós-temporal esquerdo pelas primeiras escamas dorsais. Está em contato anteriormente com os extra-escapulares e inferiormente, com a porção dorsal do supracleito (Est. XXVIII, A). Observa-se, porém de forma não muito clara, o canal sensorial da linha lateral percorrendo o pós-temporal e continuando no extra-escapular lateral (Fig. 21).

(2) SUPRACLEITRO (ScI): É relativamente estreito e com alguma ornamentação no seu bordo superior. Está em contato anteriormente com o bordo posterior do opérculo. O supracleito afila-se distalmente, terminando em uma ponta, que atinge o bordo dorsal do cleitro (Est. XXVIII, A; Fig. 21).

(3) CLEITRO (CI): Este osso apresenta-se bastante fragmentado, não permitindo mensurar suas dimensões, nem realizar uma descrição adequada. Apenas observa-se que é um tanto estreito. Não apresenta qualquer ornamentação em sua superfície (Est. XXVIII, B; Fig. 21).

(4) PÓS-CLEITRO (Pcl): Em contato estreito com o bordo posterior do cleitro e o bordo pósterio-inferior do supracleito, encontram-se três pós-cleitros com dimensões distintas e pobremente ornamentados (Fig. 21). O pós-cleito inferior é muito alto, porém

estreito; o mediano é mais curto que o inferior, sendo entretanto mais largo; e o superior, embora bastante fragmentado, apresenta forma aproximadamente quadrangular.

Ornamentação dos ossos dérmicos do crânio

Excetuando-se o pré-opérculo, o cleitro e, em parte, o supracleitro, os demais ossos dérmicos apresentam sua superfície quase que totalmente coberta por tubérculos de ganoína arredondados, densos e conspícuos. Este tipo de ornamentação poderia ser apontada como uma característica exclusiva, ou, pelo menos, diagnóstica de *L. souzai*, uma vez que não foi verificada em nenhuma outra espécie de *Lepidotes* estudada (Fig. 21).

Escamas

As escamas estão dispostas no corpo do peixe em fileiras transversais no sentido ântero-dorsal para pósterio-ventral. Estão preservadas apenas oito fileiras de escamas, a partir da cintura peitoral, cada fileira com cerca de sete escamas (Est. XXVIII, A; Fig. 21). Não foi possível elaborar a fórmula das escamas de Westoll (1944), uma vez que a região pós-crânio encontra-se muito incompleta.

Morfologia

Além das escamas preservadas no corpo do holótipo, foram analisadas quatro escamas desarticuladas, atribuídas, com dúvidas, à *L. souzai*, pois faltam certos caracteres diagnósticos, uma vez que se apresentam fragmentadas e com ganoína ausente, em função do desgaste. A atribuição destas escamas à referida espécie teve como base a semelhança com as impressões de escama descritas por Silva Santos (1953a).

As escamas atingem grandes dimensões, são profundamente imbricadas e mostram o prolongamento dianteiro dos dois ângulos anteriores, típicos de escamas ganóides. Não são muito espessas e a articulação "peg-and-socket" não é muito marcante.

A parte exposta das principais escamas do flanco, logo atrás do arco peitoral, é um tanto mais comprida do que larga. As demais escamas, principalmente aquelas em que se pode observar a zona de imbricação, são aproximadamente quadrangulares. Todas as escamas são cobertas por uma camada quase contínua de ganoína, salvo pela presença de seis a oito sulcos que se irradiam do centro para o bordo posterior, porém aí não ocorre crenulação, ao contrário de *L. roxoi*. As cristas situadas entre estes sulcos apresentam, muitas vezes, tubérculos salientes. As escamas situadas na parte mais posterior do tronco são ainda mais fortemente tuberculadas (Est. XXVIII, A e B; Fig. 21).

Histologia

Os cortes histológicos realizados nas escamas desta espécie são pouco elucidativos. Observa-se apenas que a camada de ganoína não é muito espessa e os canalículos de Williamson são em número muito reduzido. As linhas de crescimento na placa óssea basal estão bem evidenciadas (Est. XXIX, A). No corte longitudinal perpendicular à superfície da escama, os canalículos de Williamson são melhor observados, bem como alguns osteócitos (Est. XXIX, B). Fibras de Sharpey não foram identificadas.

6.4 Características Taxonômicas

Segundo Woodward (1908), *Lepidotes souzai* seria uma espécie bem distinta das demais espécies de *Lepidotes* pelo grande número de tubérculos existentes nas escamas. De acordo com ele, esta forte tuberculização das escamas poderia ser uma característica dos representantes finais do gênero. O autor destacou, também, a subdivisão de seus extra-escapulares (dois pares) e o número elevado de placas orbitais. Em função de suas dimensões, o autor considerou-a, ainda, muito próxima à *L. mantelli*.

Weiler (1935), em seu trabalho sobre o Cretáceo do Egito, estudou algumas escamas que, segundo ele, eram muito parecidas com as de *L. souzai*, tendo identificado-as como *Lepidotes aff. L. souzai*. Com exceção de sulcos na superfície exposta da escama, irradiando-se do centro para seu bordo posterior, e da descontinuidade da

camada de ganoína, caracteres comuns a outras espécies de *Lepidotes*, Silva Santos (1953a) considerou não haver outras semelhanças que justifiquem a referida afinidade entre as duas espécies. A tuberculização, bem pronunciada e característica das escamas de *L. souzai*, parece faltar na espécie africana.

Segundo Silva Santos (*op. cit.*), *L. souzai* assemelha-se à *L. roxoi*, principalmente pelas grandes dimensões, pelo tipo de ornamentação dos ossos e escamas e o número de extra-escapular. Tal questão já foi abordada e melhor apresentada no Capítulo 5, sobre *L. roxoi*.

Em nossa opinião, as escamas de *L. souzai* são muito semelhantes às de *L. llewellyni* (que será descrita no Capítulo 7), salvo as mais próximas à região craniana, que apresentam tubérculos no bordo posterior, nas extremidades das cristas. Possivelmente, as espécies sejam sinônimas e a presença destes tubérculos em *L. souzai* (fato que não ocorre em *L. llewellyni*), além do maior número de cristas e sulcos, podem representar apenas estágios ontogenéticos distintos.

6.5 Contexto Geológico e Paleoambiental

Quanto à procedência do material-tipo, as informações são muito imprecisas, não permitindo identificar a que unidade litoestratigráfica da Bacia do Recôncavo se refere.

Já em relação aos outros exemplares, especialmente algumas escamas aqui estudadas, são provenientes das formações Candeias e Maracangalha, ambas já descritas anteriormente no item 5.5 do Capítulo 5, que trata da espécie *Lepidotes roxoi*.

7. *Lepidotes llewellyni* Silva Santos, 1953

Sinonímia:

1935 - *Lepidotus* sp. Arambourg & Schneegans, p. 20-23, Est. I, fig. 5; Est. III, fig. 8.

Material-tipo: DGM 425-P (espécimen incompleto, preservado em seu lado direito, portando algumas fileiras de escamas e alguns ossos cranianos) (Est. XXX, A e B)

Localidade-tipo: Corte da "Viação Férrea Federal Leste Brasileiro", entre o km 77 e 78, 5km a Leste de Santo Amaro, Bahia

Estratigrafia: Grupo Santo Amaro, Bacia do Recôncavo (Fig. 4)

7.1 Diagnose Revista

Semionotídeo caracterizado, principalmente, pela presença de escamas delgadas, com zona de imbricação bem desenvolvida e com o bordo posterior muito fino e cortante. Escamas da região anterior e mediana quadrangulares; escamas da região posterior, rombóides. Face externa das escamas coberta por uma camada contínua de ganoína, ornamentada por três a sete sulcos (exceção feita às escamas posteriores e caudais, que são lisas) profundos, e cristas de espessura irregular. Sulcos com comprimentos diferentes: alguns muito curtos, não chegando a alcançar o centro da superfície exposta; outros, ultrapassando essa região. Ora mostram uma disposição paralela; ora, apresentam uma divergência do centro para o bordo posterior da escama. Organização histológica lepisosteóide; camada de ganoína delgada em comparação com a placa óssea basal (proporção 1:7); pouco numerosos e longos canalículos de Williamson atravessando a placa basal, alguns ultrapassando o limite ganoína-placa basal, porém raramente bifurcam-se; osteócitos extremamente numerosos entre as lamelas ósseas; fibras de Sharpey na placa basal em grande número e muito ramificadas. Ossos dérmicos do crânio ornamentados com delicadas rugas e cristas, irradiando-se do centro de ossificação.

7.2 Generalidades

Silva Santos (1953b), ao descrever *Lepidotes llewellyni*, considerou o material extremamente interessante, inicialmente por pertencer ao Grupo Santo Amaro, onde não havia muitos fósseis de vertebrados; e, também, por apresentar escamas semelhantes às de um *Lepidotes* indeterminado, dos sedimentos de N'Kogho, da Bacia do Gabão, na África, descritas por Arambourg & Schneegans (1935).

Analisando material do Carnegie Museum of Natural History, encontramos uma peça, com escamas idênticas às de *L. llewellyni*, do Cretáceo da África, classificada como *Lepidotes* sp. (Est. XXXI, A). As escamas são delgadas e apresentam o mesmo tipo de ornamentação na ganoína, ou seja, alguns sulcos (3-7) cortando esta camada, com arranjo paralelo ou radiante. Desta forma, concordamos com Silva Santos (*op. cit.*), no que diz respeito a existir uma correlação estratigráfica entre as unidades do Grupo Santo Amaro da Bacia do Recôncavo com as unidades cretáceas da Bacia do Gabão.

Há, ainda, 20 exemplares classificados como *L. llewellyni* (DGM 1130-P), tendo sido um deles figurado por Lima (1989, p. 68). Porém uma análise mais minuciosa do material indica tratar-se de *L. roxoi*, devido às grandes dimensões das escamas e da ornamentação da ganoína, que não se encontra uniformemente distribuída por toda a superfície exposta.

7.3 Aspectos Anatômicos

Com base nas dimensões do holótipo, Silva Santos (1953b) estimou que a espécie *L. llewellyni* deveria atingir cerca de 1200mm de comprimento, sendo um peixe de tamanho moderado. Em função dos poucos elementos anatômicos preservados, optamos por não estabelecer as dimensões desta espécie.

Esqueleto craniano

Série opercular

OPÉRCULO (Op): Foi descrito, equivocadamente por Silva Santos (1953b), como supracleito. O opérculo encontra-se fragmentado anterior- e inferiormente, porém observa-se que é um osso um tanto alto (59,22mm). Seus bordos posterior e superior são levemente ornamentados com algumas rugas e cristas. A maior parte da porção preservada do opérculo é, entretanto, lisa (Est. XXX, A e B).

Ossos dérmicos da cintura escapular

PÓS-TEMPORAL (Ptemp): Este osso foi classificado como cleitro, por Silva Santos (*op. cit.*), sendo aqui interpretado como pós-temporal. Encontra-se, assim como o opérculo, fragmentado, mas pode-se observar sua típica forma triangular. Apresenta uma ornamentação mais evidente, com rugas e cristas bem marcantes, principalmente em sua porção posterior (Est. XXX, A e B). Um pouco abaixo da porção mediana do pós-temporal, nota-se a presença do canal sensorial da linha lateral (c. II).

Encaixado entre o opérculo e o pós-temporal, observa-se a presença do apêndice articular superior de uma escama da primeira fileira transversal.

Escamas

Apesar da preservação um tanto precária dos espécimens, pode-se contar, no holótipo, 12 fileiras transversais de escamas, e em outro exemplar (MN 4377-V), representado pela porção abdominal da parte mediana do corpo, nove fileiras. O número de escamas por fileiras varia de dois a sete. Não é possível elaborar a fórmula das escamas de Westoll (1944), uma vez que nenhuma nadadeira foi preservada.

Morfologia

Além do holótipo, foram analisados outros exemplares com escamas articuladas e algumas escamas desarticuladas, inteiras ou fragmentadas.

Um dos exemplares sofreu compressão e, deste modo, as escamas podem ser vistas em ambos os lados da peça (Est. XXXI, B); há também algumas escamas inclusas no nódulo de folhelho calcífero onde o exemplar está preservado. Este apresenta 130mm de comprimento, 120mm de largura e 27mm de espessura; e o holótipo, 246mm de comprimento, 138mm de largura e 41mm de espessura. As escamas são delgadas, quadrangulares, com camada de ganoína regular, revestindo totalmente a superfície exposta. Esta camada apresenta de três a sete sulcos profundos, que se irradiam do bordo anterior ou do centro da superfície exposta da escama em direção à margem posterior, ora retilínea, ora convexa. Os sulcos apresentam diferentes comprimentos, na maioria são curtos, não atingindo o centro da escama, isto é, as escamas são irregularmente sulcadas. Em algumas escamas, estes sulcos apresentam uma disposição paralela; já em outras há uma convergência para a parte central das mesmas. Os sulcos formam uma forte denteação no bordo posterior, que se apresenta fino e cortante, em virtude da redução da espessura da escama em direção posterior, caráter também observado por Silva Santos (1953b) para a espécie. O modo como as escamas estão dispostas nos exemplares sugere uma forte imbricação entre elas, melhor observada na face lateral direita de um deles (Est. XXXI, B), onde as escamas estão perfeitamente alinhadas. Em relação ao caráter bífido da parte óssea da escama, relatado por Silva Santos (1953b) para o holótipo de *L. llewellyni*, a forte imbricação entre as escamas impede a visualização desta estrutura; apenas na face lateral esquerda (Est. XXXI, B), uma escama fraturada parece evidenciar o caráter bífido.

A análise da superfície externa da ganoína (Est. XXXII, A) revelou a presença de tubérculos de grandes diâmetros, porém com uma distância intertubercular relativamente pequena, e com uma baixa densidade por mm² (Vide Capítulo 18).

Histologia

As lâminas aqui analisadas revelaram que a camada de ganoína é relativamente delgada em comparação com a placa óssea basal, bem espessa (proporção 1:7). As lamelas ósseas tendem para cima para a periferia da escama. Os canalículos de Williamson presentes na placa basal não são muito numerosos (em média, 58 canalículos/mm²) e relativamente longos (Est. XXXII, B), por vezes bifurcam-se à medida que se aproximam da extremidade superior. Alguns canalículos atravessam a placa basal, atingindo a ganoína (Est. XXXIII, A). Os osteócitos, entre as lamelas ósseas, são extremamente numerosos. Das espécies estudadas, *L. llewellyni* é a que apresenta maior densidade de osteócitos (em média, 229 osteócitos/mm²). No corte longitudinal perpendicular à superfície da escama, observa-se que estas células são radiantes e mais numerosas na região superior da escama (Est. XXXIII, B), próximo à camada de ganoína. As fibras de Sharpey, presentes na placa basal, são em grande número e muito ramificadas (Est. XXXIV, A), dispendo-se obliquamente às lamelas.

7.4 Características Taxonômicas

Silva Santos (1953b) propôs *Lepidotes llewellyni* como uma nova espécie, mesmo tratando-se de material incompleto, devido à variação das escamas e à natureza da ornamentação dos ossos dérmicos do crânio, o que, segundo o autor, permitiram diferenciá-la das outras espécies já descritas.

De acordo com este autor, as escamas de *L. llewellyni* mostram algumas semelhanças com as de *L. laevis* (Est. XXXIV, B), principalmente no grande desenvolvimento da zona de imbricação e no comprimento irregular dos sulcos que cortam a camada de ganoína. Diferem, entretanto, pelo menor número de sulcos sobre a ganoína, três a sete, em vez de seis a 10, como é o caso de *L. laevis*. Além disso, os sulcos em *L. llewellyni* parecem ser muito mais espessos que em *L. laevis*.

O equívoco mencionado anteriormente, no item generalidades, em relação a exemplares de *L. roxoi* (DGM 1130-P) classificados como *L. llewellyni*, deve-se ao fato

de haver uma certa semelhança entre as escamas destas espécies, sobretudo no que se refere à presença de sulcos radiantes e cristas.

Pelas nossas análises, as escamas de *L. llewellyni* são muito semelhantes às de *L. souzai*, conforme já mencionado anteriormente no item 6.4 do Capítulo 6, sobre a espécie *L. souzai*. Da mesma forma, considerando a morfologia e ornamentação das escamas, ela deve ser também a mesma espécie que ocorre na Bacia do Gabão, o que já havia sido afirmado por Silva Santos (*op. cit.*).

De todo modo, não é recomendável a criação de uma espécie com base apenas na morfologia externa de escamas. Tal procedimento pode gerar vários problemas taxonômicos, conforme salientado acima.

7.5 Contexto Geológico e Paleoambiental

O holótipo de *L. llewellyni* é proveniente do Grupo Santo Amaro, porém o autor não mencionou a formação exata; já os outros exemplares foram coletados nas formações Candeias e Maracangalha, ambas as unidades pertencentes à Bacia do Recôncavo (Fig. 4).

O Grupo Santo Amaro, na antiga classificação de Viana *et alii* (1971), abrangia as formações Itaparica e Candeias. Porém com a elevação dos membros Água Grande e Maracangalha à categoria de formação, por Caixeta *et alii* (1994), o referido grupo passou a congregar quatro formações: Itaparica, Água Grande, Candeias e Maracangalha. O Grupo Santo Amaro é de idade berriasiana a eobarremiana, conforme atestam as datações com ostracodes e palinórfos (CAIXETA *et alii*, 1994). As unidades litoestratigráficas pertencentes a este grupo depositaram-se em um ambiente lacustre, com alguma influência fluvial, e alguns eventos turbidíticos episódicos.

As formações Candeias e Maracangalha já foram descritas no item 5.5 do Capítulo 5, assim como dados sobre as seqüências deposicionais, abrangendo as unidades mencionadas, também foram apresentados.

8. *Lepidotes mawsoni* Woodward, 1888

Sinonímia:

1860 - *Lepidotus* sp. Allport., v. 16, p. 265, Est. XIV, figs. 5-13; Est. XV, figs. 1-4; Est. XVI, figs. 10-12.

Material-tipo: BM (NH) P 5534a,b (Síntipos; duas escamas isoladas) - (Est. XXXV, A e B)

Localidade-tipo: Bahia

Estratigrafia: Cretáceo da Bacia do Recôncavo (Fig. 4)

Idade: Cretáceo

8.1 Diagnose Revista

Semionotidae caracterizado por apresentar escamas anteriores grandes e muito espessas, com uma marcante excrescência na face interna; zona de imbricação bem evidenciada em todas as escamas; face externa das escamas coberta por uma camada de ganoína descontínua, sem uma ornamentação típica; sulcos e cristas muito largos e pouco numerosos, irradiando-se do centro para a borda posterior, onde formam leves denteações; nenhuma das escamas serrilhada. Organização histológica lepisosteóide; camada de ganoína pouco espessa em relação à placa óssea basal (proporção 1:9); muito numerosos, longos e não-ramificados canalículos de Williamson atravessando a placa basal, alguns ultrapassando o limite ganoína-placa basal; contato entre ganoína e placa basal plano no centro, passando a levemente serrilhado nas bordas da escama; numerosos osteócitos entre as lamelas ósseas; grande concentração de fibras de Sharpey na placa basal.

8.2 Generalidades

Desta espécie, Woodward (1888, 1895) descreveu apenas escamas isoladas e mencionou dentes e fragmentos ósseos. Segundo o autor, as escamas são muito espessas (ossificadas) e profundamente recobertas, com as bordas principais com esmalte freqüentemente descontínuo, marcado com cristas um pouco extensas e sulcos se irradiando do centro para a margem posterior, onde formam um recorte tênue; nenhuma das escamas denteada. Os dentes, segundo Woodward (1888), associados às escamas de *L. mawsoni* e aos fragmentos ósseos, provavelmente seriam da mesma espécie, estavam desarticulados, e caracterizam-se por serem muito pequenos e arredondados. O autor comenta que alguns dentes e escamas de *L. mawsoni* foram figurados e brevemente noticiados por Allport (1860), como *Lepidotus* sp. (Est. II, A). O autor afirma, ainda, que enquanto muitas das escamas de *L. mawsoni* são tão grandes quanto as de *L. maximus* (Neojurássico da Alemanha), os dentes mal atingem as dimensões de *L. mantelli* (Wealdiano da Inglaterra).

Figuramos pela primeira vez os síntipos de *Lepidotes mawsoni*, representados por duas escamas (Est. XXXV, A e B).

8.3 Aspectos Anatômicos

Escamas

Foram analisadas 60 escamas desarticuladas, representativas de várias regiões do corpo (Vide APÊNDICE 3, Tabela 2), além de amostras de siltito com apenas impressões de escamas. O posicionamento das escamas nas referidas regiões seguiu o modelo proposto por Vogel (1976a), porém, por tratarem-se de escamas isoladas, em alguns casos, não foi possível precisar sua localização exata. Algumas escamas encontram-se fragmentadas, o que, em alguns casos, impediu a tomada de medidas. Por outro lado, a fragmentação permite observar as linhas de crescimento na placa óssea basal. Em outras escamas, constatou-se que a ganoína apresenta um aspecto fosco, ou seja, não se encontra tão brilhante como na maioria delas, provavelmente em função do intemperismo.

Este fato faz com que, em alguns exemplares, a ganoína pareça estar ausente. Com exceção das escamas da região caudal, a ganoína não se encontra distribuída uniformemente por toda a superfície exposta, estando restrita a sua porção central, não atingindo as bordas. E em todas as escamas analisadas, independente da porção do corpo a qual pertenciam, a ganoína é praticamente lisa, ou seja, não apresenta uma ornamentação muito típica. Porém, por vezes é possível observar poucos e largos sulcos e cristas, resultantes da distribuição irregular da ganoína na superfície das escamas, com exceção daquelas da região caudal.

Morfologia

As escamas da região anterior do corpo de *L. mawsoni* caracterizam-se, principalmente, por possuírem uma forma aproximadamente quadrangular, por serem grandes e espessas, pela presença de uma marcante excrescência interna arredondada ou oval, articulação “peg-and-socket”, apêndices anteriores (superior e inferior) e uma porção rebaixada da superfície óssea, indicando uma forte imbricação. Estes apêndices, na maioria das escamas analisadas, encontram-se fragmentados, restando, por vezes, apenas a sua base (Est. XXXVI). A presença de crenulações posteriores, relatadas por Silva Santos (1953a) para *L. mawsoni*, não foram aqui confirmadas. Em algumas escamas, observa-se a presença de ganoína apenas na porção central, marcada por poucos e amplos sulcos e cristas radiantes do centro para a periferia, formando uma leve denteação, que, em alguns casos, pode ser bem marcante. Em outras escamas, a camada de ganoína é bastante irregular, estando praticamente restrita às bordas, o que resulta numa concavidade na porção central da superfície.

As escamas da região mediana são um pouco menores e menos espessas que as da região anterior, porém sua forma também pode ser caracterizada como aproximadamente quadrangular. É possível observar, em algumas escamas, a excrescência interna, porém não tão acentuada (Est. XXXVII). A ganoína também distribui-se irregularmente pela superfície da escama, estando restrita à porção central. Na borda externa de algumas escamas, observa-se uma leve denteação, em função da presença de sulcos e cristas pouco marcantes. A articulação “peg-and-socket” também está presente, mas tende a desaparecer nas escamas mais posteriores.

As escamas dos cumes dorsal e ventral apresentam morfologia bastante distinta. Em geral, são mais longas que largas, porém não atingem grandes dimensões. Caracterizam-se, ainda, por possuírem um único apêndice de articulação.

As escamas da região posterior podem ser caracterizadas pelas suas pequenas dimensões e forma tipicamente rombóide. Em algumas escamas observa-se a excrescência interna, porém muito reduzida. Como não apresentam articulação “peg-and-socket”, a zona de imbricação é bem destacada, o que permite uma forte ligação entre as escamas. A camada de ganoína, também, é descontínua e está restrita ao centro da superfície das escamas, formando, em algumas delas, uma fraca denteação (Est. XXXVII).

A escamas da região caudal são as que atingem menores dimensões, são bastante delgadas, e apresentam, como as posteriores, forma rombóide. Em nenhuma das escamas caudais, observa-se a presença de excrescência interna. Provavelmente, devido a suas pequenas dimensões, são as únicas escamas onde a ganoína apresenta-se como uma cobertura uniforme por toda a superfície (Est. XXXVII).

A análise da superfície externa da ganoína (Est. XXXVIII, A) revelou a presença de tubérculos de diâmetros muito grandes, porém com uma distância intertubercular relativamente pequena, e com uma alta densidade por mm² (Vide Capítulo 18).

Histologia

Richter & Smith (1995) estudaram uma secção vertical de uma escama de *L. mawsoni*, constatando que a placa óssea basal é atravessada por um grande número de canálculos de Williamson. Esta feição também pôde ser constatada, pelas autoras, em escamas de *Lepisosteus* sp. A organização dos cristalitos da ganoína, em ambos os táxons, é semelhante, e também são observados odontodes mergulhados, como uma pequena região de dentina adjacente à placa basal.

As secções aqui analisadas revelaram que a camada de ganoína é pouco espessa em relação à placa óssea basal, numa proporção de 1:9. As lamelas ósseas estão dispostas paralelamente entre si e perifericamente voltadas para a superfície da escama. Os canálculos de Williamson são muito numerosos e longos, sendo os da base mais longos do que os da superfície (Est. XXXVIII, B). Esta espécie é a que apresenta maior densidade de canálculos de Williamson (em média, 163 canálculos/mm²). Nenhum

canalículo mostrou-se bifurcado. Alguns canalículos ultrapassam o limite placa basal-ganoína (Est. XXXIX, A e B), a maioria estando restrita às camadas proximais, porém alguns atingindo a superfície externa da ganoína.

Em alguns cortes, observa-se que os canalículos de Williamson dispõem-se obliquamente às lamelas ósseas. Os osteócitos entre as lamelas são numerosos (em média, 160/mm²). Observa-se, ainda, na placa óssea basal uma grande concentração de fibras de Sharpey (Est. XL, A).

Em uma escama da linha lateral, o corte atingiu a região dos poros sensoriais, sendo que em um destes poros, a posição do corte permite observar as relações entre este e a superfície da escama. Neste caso, é possível constatar que o lúmen encontra-se envolvido por tecido ósseo disposto em camadas sobrepostas, formando uma espécie de “cone” protetor (Est. XL, B; Est. XLI, A). Nos poros adjacentes, cujos lúmens não foram atingidos pelo corte, o cone protetor é também observado, porém não de forma completa (Est. XLI, B).

8.4 Características Taxonômicas

Como a espécie *Lepidotes mawsoni* é representada especialmente por escamas, torna-se difícil estabelecer relações de parentesco com outras espécies de *Lepidotes*. Entretanto, *L. mawsoni* poderia taxonomicamente estar muito próxima à *L. roxoi*, levando-se em conta as grandes dimensões das escamas anteriores e medianas em ambas as espécies e a densidade de microtubérculos na superfície da ganoína (*Lepidotes mawsoni* com 1210/mm² e *L. roxoi* com 1248/mm²).

Em contrapartida, as escamas anteriores e medianas de *L. mawsoni* são, em sua maioria, mais espessas do que em *L. roxoi*, e apresentam uma marcante excrescência interna, o que não é observado nesta última. A camada de ganoína, em *L. mawsoni*, embora descontínua, não apresenta uma ornamentação muito característica, e é apenas raramente atravessada por poucos e largos sulcos e cristas.

Quanto às microestruturas, *L. mawsoni* separa-se claramente das demais espécies, sobretudo pela grande densidade de canalículos de Williamson. Em relação aos osteócitos, há uma pequena sobreposição, apenas, com *Lepidotes* sp. “3” da Formação

Itapecuru (Fig. 34). Sendo assim, embora esta espécie seja conhecida quase que exclusivamente por escamas, ela apresenta algumas características diagnósticas que asseguram a sua validade taxonômica.

8.5 Contexto Geológico e Paleoambiental

O material fóssilífero de *L. mawsoni* é procedente das seguintes localidades no Estado da Bahia: Mapele, Almeida Brandão, Almeida Brandão/Itacarânia, Itacarânia/Periperi, Periperi e Brejo do Tracupá, relacionadas às formações Candeias e Maracangalha; e São Thiago, relacionada à Formação Pojuca. As três unidades litoestratigráficas são representantes do Eocretáceo da Bacia do Recôncavo (Fig. 4).

As formações Candeias e Maracangalha já foram descritas no Capítulo 5 (item 5.5), que trata da espécie *Lepidotes roxoi*.

A Formação Pojuca, segundo a classificação original de Viana *et alii* (1971), é representada por intercalações de arenito cinza muito fino a médio, folhelho cinza-esverdeado, siltito cinza-claro e calcário castanho, que se sobrepõem à Formação Marfim. As formações Pojuca e Marfim estão incluídas no Grupo Ilhas, situado entre os folhelhos Candeias e os arenitos do Grupo Massacarã. A idade do Grupo Ilhas vai do Valanginiano ao Aptiano, de acordo com determinações bioestratigráficas, com base em ostracodes não-marinhos e palinórfos (CAIXETA *et alii*, 1994). Interpreta-se para os estratos da Formação Pojuca uma sedimentação lacustre-deltaica, com a presença de bioturbações, estruturas sedimentares indicativas de correntes de turbidez, como marcas de sola, marcas de onda, além de estratificação cruzada acanalada e tabular (SILVA, 1993b).

Esta unidade, juntamente com as formações Candeias e Maracangalha podem ser referidas como seqüências deposicionais, sendo a primeira enquadrada na Seqüência K10 e as demais, na Seqüência K30. Maiores detalhes sobre esta questão podem ser, também, obtidos no Capítulo 5 (item 5.5).

9. *Lepidotes oliveirai* Silva Santos, 1969

Material-tipo: DGM 952-P (Síntipo: seis escamas de diferentes regiões do corpo) (Est. XLII, A e B)

Localidade-tipo: Afloramento no lado direito da estrada para Santo Amaro, 4km do entroncamento com a estrada Salvador-Feira de Santana, Bahia

Estratigrafia: Grupo Santo Amaro, Formação Itaparica, Bacia do Recôncavo (Fig. 4)

Idade: Eocretáceo

9.1 Diagnose Revista

Semionotidae caracterizado por apresentar escamas muito delgadas, com excrescência interna muito reduzida; zona de imbricação muito curta; presença da articulação “peg-and-socket” nas escamas anteriores e medianas; apêndices anteriores muito curtos; camada de ganoína, sobre a superfície exposta, bastante regular e contínua, lisa, com borda posterior praticamente inteira e sem denteações. Organização histológica lepisosteóide; camada de ganoína pouco espessa em relação à placa óssea basal (proporção 1:10); poucos numerosos, longos (por vezes, curtos) e não-ramificados canalículos de Williamson atravessando a placa basal, porém apenas poucos ultrapassam o limite ganoína-placa basal; contato entre ganoína e placa basal plano no centro, passando a levemente serrilhado nas bordas da escama; numerosos osteócitos entre as lamelas ósseas; fibras de Sharpey muito densas e ramificadas.

9.2 Generalidades

As escamas estavam preservadas em um folhelho siltico cinza-escuro, associadas a ostracodes e conchostráceos (*Estheria*), indicativos de um paleoambiente de água-doce ou lagunar (SILVA SANTOS, 1969).

As escamas de *L. oliveirai*, segundo Silva Santos (*op. cit.*), apresentam as mesmas dimensões daquelas de *L. mantelli* (Wealdiano da Inglaterra), que deveria alcançar cerca de 1000mm de comprimento.

Malabarba & Garcia (1990) analisaram a morfologia, histologia e ultra-estrutura de algumas escamas das bacias Sergipe e Alagoas, atribuindo-as provisoriamente à espécie *Lepidotes oliveirai*.

9.3 Aspectos Anatômicos

Escamas

Foram analisadas 12 escamas isoladas, incluindo os síntipos, a maioria completa, representando várias regiões do corpo (Vide Tabela 3, APÊNDICE 4).

De um modo geral, as escamas não apresentam grandes dimensões, sendo as anteriores e medianas quadrangulares, ou seja, são tão longas quanto largas; as posteriores ou caudais têm forma rombóide, isto é, são mais longas que largas. Todas as escamas apresentam camada de ganoína distribuída uniformemente sobre a superfície exposta, salvo em alguns casos, onde elas estão muito intemperizadas.

Morfologia

As escamas anteriores e medianas são quadrangulares, delgadas, com a articulação “peg-and-socket” bem evidenciada (Est. XLII, A). Apresentam-se um tanto desgastadas, o que implica em uma excrescência interna pouco intumescida. A zona de imbricação é caracteristicamente muito estreita em relação à área exposta, assim como os apêndices anteriores também são curtos, estando fragmentados na maioria das escamas. Nas escamas anteriores, porém, os apêndices são um pouco mais longos. Em apenas

uma escama, provavelmente da região anterior, observam-se feições atípicas, qual sejam a ausência de apêndices articulares e uma zona de imbricação quase vestigial (Est. XLII, A), entretanto a articulação “peg-and-socket” está presente.

Apenas uma escama dorsal ou ventral foi identificada (Est. XLII, B). Apresenta forma aproximadamente rombóide, sendo um pouco mais longa e espessa que as demais. A zona de imbricação é longa, sendo sua porção inferior desenvolvida em um processo único, largo e aguçado. Esta é a única escama em que se observa na parte posterior da camada de ganoína uma pequena denticulação.

As escamas da região posterior ou caudal são longas, porém curtas, adquirindo forma rombóide (Est. XLII, B); apresentam zona de imbricação bem curta, em alguns casos quase vestigial. Estas escamas não possuem articulação “peg-and-socket”, nem apêndice articulares. A face interna apresenta-se um tanto intumescida, ou seja, uma excrescência interna ligeiramente acentuada está presente.

A análise da superfície externa da ganoína (Est. XLIII, A) revelou a presença de tubérculos de diâmetros relativamente grandes, uma grande distância intertubercular, e com uma baixa densidade por mm^2 (Vide Capítulo 18).

Histologia

Com relação a esta espécie, foram confeccionadas algumas lâminas histológicas em planos de corte transversal e longitudinal.

Uma das secções transversais foi realizada próximo à borda lateral da escama, permitindo observar uma camada de ganoína pouco espessa em comparação à placa óssea basal (1:10) (Est. XLIII, B). As terminações das lamelas ósseas formam projeções semelhantes a denteações no contato entre a ganoína e a placa basal, especialmente nas bordas das escamas. Os canalículos de Williamson são pouco numerosos (em média, 41 canalículos/ mm^2) (Est. XLIV, A) e apresentam comprimento variável, isto é, em algumas escamas são muito longos, em outras são mais curtos. Poucos canalículos ultrapassam o limite ganoína-placa basal, porém nenhum deles atinge as camadas mais distais da ganoína. Os canalículos não apresentam bifurcação e/ou ramificação. As fibras de Sharpey são muito densas (Est. XLIV, B) e ramificadas, dispondo-se paralelamente às

lamelas ósseas, e perpendicularmente aos canalículos de Williamson. Os osteócitos, entre as lamelas ósseas, são pouco numerosos (em média, 60 osteócitos/mm²).

Em secção longitudinal, estes osteócitos apresentam-se, na região superior da escama próximo à camada de ganoína, radiantes, muito numerosos e localizam-se bem próximos uns aos outros (Est. XLV, A e B).

9.4 Características Taxonômicas

Visto a espécie *Lepidotes oliveirai* ter sido proposta com base em apenas algumas escamas, torna-se extremamente difícil estabelecer uma relação de parentesco com as demais espécies de *Lepidotes*.

Em relação à morfologia externa, *L. oliveirai* apresenta algumas características diagnósticas, como por exemplo, zona de imbricação muito curta e apêndices anteriores também muito curtos. A camada de ganoína contínua e lisa sobre a superfície da escama é um caráter que ocorre também em *L. piauihyensis*, porém nesta espécie quase todas as escamas apresentam a borda posterior irregularmente denteada, enquanto naquela a borda posterior é praticamente inteira, sem denteações. A densidade de microtubérculos na superfície da ganoína, bem como a distância intertubercular, são também comparáveis à *L. piauihyensis*, porém quanto ao diâmetro destas estruturas *L. oliveirai* está mais próxima de *L. roxoi* e *L. llewellyni*, embora apresentem morfologia externa muito distinta.

Quanto aos caracteres histológicos, *L. oliveirai* e *L. piauihyensis* apresentam uma média de canalículos de Williamson quase idêntica, com a primeira espécie apresentando 41 canalículos/mm², e a segunda com 40 canalículos/mm².

Com base no acima exposto, poder-se-ia propor uma sinonímia entre as espécies *L. oliveirai* e *L. piauihyensis*. Entretanto, estas espécies não foram contemporâneas e, mesmo que o fossem, estariam muito isoladas biogeograficamente. *L. oliveirai* é característica do Eocretáceo da Bacia do Recôncavo; enquanto *L. piauihyensis* ocorre nas camadas neojurássicas da Bacia do Parnaíba.

Desta forma, como os caracteres de *L. oliveirai* não são suficientemente diagnósticos, teria sido mais prudente, por parte de Silva Santos (1969), tê-la classificado apenas como *Lepidotes* sp.

9.5 Contexto Geológico e Paleoambiental

As escamas de *Lepidotes oliveirai* foram coletadas apenas na localidade-tipo, pertencente à Formação Itaparica, Bacia do Recôncavo (Fig. 4). Esta unidade pertence ao Grupo Santo Amaro, já descrito anteriormente no item 7.5 do Capítulo 7, e é composta por folhelhos marrom e cinza-oliva, lacustres, sobrepostos concordantemente à Formação Sergi, e sotopostos em discordância à Formação Água Grande (SILVA, 1978). As determinações bioestratigráficas, com base em ostracodes não-marinhos indicam uma idade eoberriasiana para a Formação Itaparica (CAIXETA *et alii*, 1994).

10. *Lepidotes dixseptiensis* Silva Santos, 1963

Material-tipo: DGM 675-P (Holótipo: escamas conservadas em marga cinzenta) (Est. XLVI, A e B).

Localidade-tipo: Pedreira do Espadilha, a oeste da Vila Governador Dix-Sept Rosado, Município de Mossoró, Rio Grande do Norte

Estratigrafia: Grupo Apodi, Formação Jandaíra, Bacia de Potiguar (Fig. 8)

Idade: Neocretáceo

10.1 Diagnose Revista

Semionotidae caracterizado por apresentar escamas relativamente espessas, com forte excrescência na face interna; zona de imbricação, em geral, bem evidenciada; apêndices anteriores muito curtos; presença de uma concavidade, por vezes acentuada, na face externa; camada de ganoína uniformemente distribuída sobre a superfície exposta, sem uma ornamentação típica, porém marcada por numerosas e nítidas pontuações. Organização histológica lepisosteóide; camada de ganoína relativamente espessa em relação à placa óssea basal (proporção 1:6); canalículos de Williamson com baixa densidade, curtos, sendo alguns bifurcados; alguns canalículos atravessam o limite ganoína-placa basal; presença de raros osteócitos na placa basal; fibras de Sharpey muito densas.

10.2 Generalidades

O material foi coletado em uma pedreira calcária explorada pela extração de gipsita, a oeste da Vila Governador Dix-Sept Rosado, Município de Mossoró, estando fossilizado numa marga cinzenta, que ocorre, mais ou menos, a 14km do topo da pedreira, intercalada com camadas de argila e gipsita (DUARTE & SILVA SANTOS, 1961; SILVA SANTOS, 1963).

Segundo este autor, a falta de estruturas anatômicas, em especial do crânio, impossibilitou uma classificação precisa do material, fazendo com que fosse atribuído, com dúvidas, ao gênero *Lepidotes*. Porém consideraremos aqui a validade de *L. dixseptiensis*, baseada principalmente nas feições histológicas das escamas, bem como nas características dos microtubérculos presentes na superfície da ganoína.

10.3 Aspectos Anatômicos

Escamas

As escamas, de um modo geral, são espessas e na face interna há uma forte excrescência, como em *Lepidotes mawsoni*. A área exposta é coberta continuamente por uma camada de ganoína, que se apresenta pontuada (Est. XLVII, A). Estas pontuações na camada de ganoína seria, segundo Silva Santos (*op. cit.*), um caráter específico. A zona de imbricação é relativamente grande, prolongando-se sob a forma de apêndices articulares. Nota-se, apenas nesta espécie, a presença de uma concavidade ligeira- ou fortemente acentuada na face externa de quase todas as escamas.

Morfologia

Além do holótipo, foram analisadas três escamas isoladas (Vide APÊNDICE 4, Tabela 4) e vários fragmentos de rochas. Em alguns destes fragmentos, as escamas encontram-se incrustadas e isoladas; em outros, dispostas na superfície de estratificação e perfeitamente articuladas.

As escamas articuladas são alongadas e apresentam forma rombóide, provavelmente pertencentes às regiões posterior e caudal do corpo do peixe. Esta hipótese deve-se à ausência da articulação “peg-and-socket” em todas as escamas analisadas. Em algumas escamas, pode-se observar a presença de apêndices articulares relativamente longos (Est. XLVII, B).

Com relação às três escamas isoladas (Est. XLVIII, A), duas delas pertenceriam possivelmente às regiões posterior e caudal, devido à forma rombóide e pela ausência de apêndices articulares e “peg-and-socket”; a outra escama, pela forma quadrangular, e também carecendo das mesmas estruturas, assemelha-se às primeiras escamas dorsais pós-cranianas encontradas, por exemplo, em *L. piauhyensis*.

Algumas escamas foram, ainda, caracterizadas como pertencendo à margem dorsal ou ventral do corpo, não só pela forma bastante alongada, mas também pela presença de apêndice articular único.

A análise da superfície externa da ganoína (Est. XLVIII, B) revelou a presença de tubérculos de pequenos diâmetros e uma distância intertubercular relativamente pequena, porém com uma altíssima densidade por mm² (Vide Capítulo 18).

Histologia

As secções transversais realizadas nas escamas desta espécie evidenciaram uma camada de ganoína relativamente espessa em relação à placa óssea basal, numa proporção de 1:6 (Est. XLIX, A). Os canalículos de Williamson presentes na placa basal são pouco numerosos e curtos, alguns bifurcados (Est. XLIX, B). Das espécies estudadas, *L. dixseptiensis* é a que apresenta menor densidade de canalículos de Williamson (em média, 34 canalículos/mm²). Alguns canalículos atravessam o limite ganoína-placa basal, uns atravessando toda a ganoína, outros restringindo-se a sua porção mais basal. Os osteócitos, entre as lamelas ósseas, são também pouco numerosos (Est. L, A), apresentando a menor densidade dentre as espécies estudadas (em média, 39 osteócitos/mm²). As fibras de Sharpey são muito densas (Est. L, B).

10.4 Características Taxonômicas

Conforme mencionado anteriormente, Silva Santos (1963) atribuiu, com dúvida, as escamas aqui reestudadas ao gênero *Lepidotes*, por faltarem outras características anatômicas diagnósticas. Segundo o autor, a principal dúvida de atribuir o material ao referido gênero teria como base a pontuação da camada de ganoína, caráter não observado, de acordo com ele, em nenhuma outra espécie de *Lepidotes*.

Um outro ponto a ser discutido é o fato desta ser a única espécie encontrada em um paleoambiente marinho, característico da Formação Jandaíra. Todas as demais espécies de *Lepidotes* encontradas nas bacias sedimentares brasileiras são típicas de ambientes flúvio-lacustres, ou raramente, de ambientes estuarinos. Entretanto, segundo Araripe & Feijó (1994) é possível supor a existência de depósitos de origem fluvial associados aos sedimentos marinhos da Formação Jandaíra. Desta forma, *L. dixseptiensis* não teria habitado ambientes marinhos e sim fluviais ou flúvio-lacustres, como as outras espécies de *Lepidotes* descritas para o Brasil.

Existem algumas similaridades em relação à morfologia externa das escamas da espécie aqui considerada com outras espécies de *Lepidotes*, como por exemplo, a presença de uma excrescência marcante na face interna, também presente em *L. mawsoni*, o prolongamento da zona de imbricação em apêndices articulares; e sua grande espessura.

Quanto aos tubérculos presentes na superfície externa da ganoína, constatamos que *L. dixseptiensis* destaca-se nitidamente das demais espécies, principalmente quanto à densidade. Os diâmetros dos tubérculos são comparáveis aos de *L. piauiensis*; e as distâncias intertuberculares são próximas àsquelas de *L. llewellyni*.

Com relação aos caracteres microestruturais, a média de canálculos de Williamson em *L. dixseptiensis* estaria próxima à de *L. piauiensis* e *L. oliveirai*; já quanto a média de osteócitos, a única espécie relativamente próxima é *L. oliveirai*.

Assim, consideraremos aqui, com base nas características morfo-histológicas das escamas acima apresentadas, o material como pertencente ao gênero *Lepidotes*, e, conseqüentemente, a validade de *L. dixseptiensis*. Entretanto, do mesmo modo como foi apresentado para *L. oliveirai*, em nossa opinião, teria sido mais

conveniente no trabalho original (SILVA SANTOS, 1963), classificar o material apenas como *Lepidotes* sp.

10.5 Contexto Geológico e Paleoambiental

O material fóssilífero de *L. dixseptiensis* foi coletado somente na localidade-tipo, relacionada à Formação Jandaíra, Grupo Apodi, Bacia Potiguar (Fig. 8). O Grupo Apodi foi originalmente eleito, por Oliveira & Leonardos (1943), para conter as formações Açú e Jandaíra, sendo posteriormente ampliado por Tibana & Terra (1981), que introduziram a Formação Ponta do Mel, e Souza (1982), que definiu a Formação Quebradas.

A Formação Jandaíra foi proposta por Sampaio & Schaller (1968) para designar a seção carbonática de alta energia sobreposta aos arenitos Açú. É composta tipicamente por calcarenito bioclástico a foraminíferos bentônicos, por vezes associados a algas verdes. Ocorre, também, calcilutito com marcas de raízes, dismecrito e gretas de contração. Este conjunto de fácies sugere um ambiente de planície de maré (MONTEIRO & FARIA, 1988). A Formação Jandaíra é datada como turoniana a mesocampaniana, com base em seu conteúdo fóssilífero, sobretudo nos foraminíferos (ARARIPE & FEIJÓ, 1994).

O preenchimento sedimentar da Bacia Potiguar pode ser dividida em duas fases principais, com uma transição de permeio: *rift* e margem passiva. Em cada uma delas, há seqüências de terceira ordem limitadas por discordâncias de âmbito regional.

A Formação Jandaíra faz parte das seqüências da margem passiva. Em cada uma destas seqüências, estão presentes rochas de maior e menor energias, retratando a passagem lateral de sistemas fluviais para costeiro e plataforma. Esta unidade é representada por um pacote carbonático de alta e baixa energias, do Coniaciano e Santoniano (ARARIPE & FEIJÓ, 1994).

11. *Lepidotes igatuensis* (*nomen nudum*) Vogel, 1976

Material-tipo: DGM 1060-P (Ossos desarticulados do crânio e da cintura escapular, dentes, escamas isoladas e raios de nadadeira) (Est. LI, A e B)

Localidade-tipo: Cabeça de Negro, aproximadamente a 10km a Noroeste de José de Alencar, próximo ao leito da estrada que vai desta cidade à Palestina, Estado do Ceará

Estratigrafia: Bacia de Iguatu (Fig. 9)

Idade: Neojurássico/Eocretáceo

11.1 Diagnose Revista

Semionotídeo provavelmente de grandes dimensões em função das proporções dos ossos e escamas preservados; ossos dérmicos do crânio ornamentados com tubérculos pequenos e dispostos de modo regular, sendo mais densos nos ossos da série circumorbital; pré-maxilar com processo ascendente muito longo em relação ao bordo alveolar; dentes marginais alongados e aguçados. Escamas delgadas cobertas por uma camada praticamente contínua de ganoína, sendo em algumas das anteriores ornamentadas com sulcos e cristas, muito tênues, que se irradiam do centro ou do bordo anterior da superfície exposta para o seu bordo posterior, onde formam forte serrilhado. Zona de imbricação relativamente pequena. Articulação “peg-and-socket” muito desenvolvida. Organização histológica lepisosteóide; camada de ganoína muito espessa em relação à placa óssea basal (proporção 1:5); canalículos de Williamson pouco densos, alguns bifurcados e longos, porém nenhum ultrapassando o limite ganoína-placa basal; osteócitos razoavelmente numerosos entre as lamelas ósseas; fibras de Sharpey relativamente densas; presença de uma escama embrionária com camada intermediária de dentina.

11.2 Generalidades

O material referente a *Lepidotes igatuensis* foi estudado na Dissertação de Mestrado de Maria Amélia Curvelo Vogel, não sendo publicado em nenhuma revista científica, por isso está sendo considerado aqui nesta tese como *nomen nudum*. Entretanto, como será ressaltado no item 11.4, a espécie é, de fato, válida, o que implicará na publicação destes dados para que a mesma não continue, mais uma vez, restrita a uma tese, e como tal sendo um *nomen nudum*.

Em sua Dissertação, Vogel (1976a) realizou um detalhado estudo de quase todos os ossos dérmicos, escamas e raios de nadadeiras da referida espécie, que se encontravam preservados em ambos os lados de uma placa de arenito calcífero. Nós elaboramos uma revisão deste material, acrescentando novos dados à descrição original e modificando algumas interpretações com as quais discordamos. O resultados de nossos estudos serão apresentados de forma mais sintética.

As estruturas anatômicas de "*L. igatuensis*" foram preservadas juntamente com ostracodes e conchostráceos. A associação destes achados com a ocorrência de outros fósseis nos mesmos estratos, como por exemplo dentes e espinhos de hibodontídeos e dentes de dipnóicos, sugere que estes organismos viveram em um paleoambiente de águas rasas e calmas, possivelmente um estuário (VOGEL, 1976b).

Vogel (1976a), seguindo os estudos geológicos realizados por Cruz (1962), que dividiu os sedimentos da Bacia de Iguatu em três membros (Inferior, Médio e Superior), aponta que o material fossilífero de "*Lepidotes igatuensis*" pertenceria, provavelmente, ao Membro Médio da referida Bacia. A autora correlaciona esta unidade à Formação Missão Velha na Bacia do Araripe, deidade controversa na literatura geo-paleontológica, ora referida como neojurássica, ora como eocretácea.

11.3 Aspectos Anatômicos

Esqueleto craniano

Os ossos dérmicos do crânio, encontrados principalmente em um dos lados da placa onde foram preservados, são bastante longos e fortes, devendo provavelmente ter pertencido a um indivíduo de grandes dimensões.

Ossos dérmicos do teto craniano e da região rostral

(1) PRÉ-MAXILAR (PMx): O pré-maxilar esquerdo exhibe sua face interna e encontra-se um tanto fragmentado (Est. LII, A). Apresenta o processo ascendente forte e longo (28,8mm) e bordo alveolar curto, porém robusto, portando dois dentes alongados e aguçados. Destes, um está completo; enquanto do outro dente só se tem a base. Pode-se observar no processo ascendente, na altura do seu terço inferior, uma depressão, onde se encontra o forâmen *olfactorium advehens*, para a passagem do nervo olfatório (I)

(2) ROSTRAL (Ros): O rostral apresenta a típica forma de *boomerang*, sendo formado por dois ramos: um, ântero-mediano, que se encontra parcialmente fragmentado; outro, póstero-lateral. A comissura etmoideana (com. et.) está presente sob a forma de pequenos poros sensoriais (Est. LII, B).

(3) FRONTAL (Fr): Apenas o frontal esquerdo, visto pela sua face interna, apresenta-se parcialmente preservado, faltando toda a superfície de articulação da linha mediana (Est. LIII, A). Quando completo, deveria ser um osso longo, formando a maior parte do teto craniano. Observa-se o trajeto do canal supra-orbital ao longo do frontal, com uma crista cobrindo-o. Observa-se, ainda, o centro de ossificação do frontal. Sua margem lateral apresenta uma depressão, correspondendo à posição da órbita.

(4) DERMOPTERÓTICO (Dpt): Foi preservado o dermopterótico esquerdo, sendo observado pela face interna. Possui forma sub-retangular, sendo um pouco mais largo na borda anterior. A margem mediana de articulação com o parietal apresenta-se muito

fragmentada, aparentando ser levemente sinuosa; enquanto a margem lateral, que poderia estar em contato com uma placa pós-orbital ou mesmo com o dermesfenótico, apresenta uma leve concavidade no sentido ântero-posterior. Próximo à margem lateral, corre o ramo do canal sensorial infra-orbital, que se dirige anteriormente em direção ao dermesfenótico (Est. LIII, B).

Série circumorbital

Desta série, apenas foi preservado o dermesfenótico e uma placa da série pós-orbital.

- Dermesfenótico (Dsf): O dermesfenótico representa a última placa da série infra-orbital. É um osso de grandes dimensões, apresentando a forma de um hexágono irregular. Sua borda anterior se articularia com o último elemento da série supra-orbital; a superior estaria em contato com a margem pósterio-ventral do frontal; a posterior se articularia com o dermopterótico e, também, com uma das placas pós-orbitais; e a borda ventral se articularia com a placa pós-orbital superior. Atravessando o dermopterótico, o canal sensorial infra-orbital se dirigiria ao dermesfenótico pela sua borda dorsal, que é marcada por uma chanfradura. O dermesfenótico apresenta ornamentação em forma de tubérculos muito conspícuos (Est. LIV, A).

- Série Pós-orbital (Spo): Presença de apenas uma placa pós-orbital quadrangular, anaméstica, com densos e conspícuos tubérculos irradiando-se a partir do centro de ossificação (Est. LIII, B).

Dentição

Em "*Lepidotes igatuensis*", os únicos dois dentes conhecidos ocorrem no bordo alveolar do pré-maxilar, um completo e outro apenas com a base. Pelo comprimento do bordo alveolar e a distância relativa entre estes dois dentes, o número total de dentes pré-

maxilares deveria ser, segundo Vogel (1976a), cinco ou seis. São relativamente longos e aguçados, como em *L. piauihyensis* e *L. minor*. Vogel (*op. cit.*) propôs que os dentes marginais de "*L. igatuensis*" seriam apreensores, enquanto os internos, não preservados, deveriam apresentar coroa baixa e ampla para a trituração.

Ossos dérmicos da cintura escapular

(1) CLEITRO (Cl): O cleitro é representado por um fragmento, deixando dúvidas quanto a sua correta identificação, embora a morfologia e o aspecto geral indique ser um osso da cintura escapular. É alongado no sentido vertical, apresentando a margem anterior espessa e a margem posterior laminar. A porção súpero-posterior apresenta uma concavidade, onde possivelmente se encaixaria o supracleitro ou algum pós-cleitro.

Ornamentação dos ossos dérmicos do crânio

Os ossos dérmicos do crânio são ornamentados por tubérculos, relativamente pequenos e dispostos de modo regular sobre toda a sua superfície. A ornamentação é mais intensa nos ossos da face, especialmente nos da série circumorbital.

Escamas

Foram preservadas cerca de 40 escamas ganóides, representativas de várias regiões do corpo do peixe, algumas soltas (Vide APÊNDICE 4, Tabela 5), outras fixas na rocha. As escamas da região anterior são quadrangulares, enquanto aquelas da região posterior apresentam forma rombóide. Todas são relativamente delgadas, cobertas por uma camada praticamente contínua de ganoína, que por vezes é ornamentada com sulcos e cristas. Em algumas escamas, observa-se um serrilhamento na borda posterior. Em nenhuma escama, a excrescência interna está presente.

Morfologia

As escamas da região anterior são as que, segundo Vogel (1976a), melhor exprimem as características específicas de "*L. igatuensis*". Apresentam forma quadrangular, ou seja, o comprimento é quase igual à largura, e são ornamentadas por finos sulcos e cristas, que se dirigem do centro da escama até sua margem posterior, formando uma serrilha. A zona de imbricação é longa, assim como os apêndices articulares são relativamente longos. Articulação "peg-and-socket" bem desenvolvida, podendo-se observar, em algumas escamas, um entumescimento na zona da quilha, entre o "peg" e o "socket" (Est. LIV, B).

As escamas da região mediana são aproximadamente equilaterais, tendendo a uma forma rombóide. A ganoína também é ornamentada por cristas e sulcos, porém o número de serrilhas na borda posterior da escama é menor que nas anteriores. A zona de imbricação é mais curta do que nas escamas da região anterior, assim como os apêndices articulares são mais curtos. Articulação "peg-and-socket" está presente (Est. LV, A).

As escamas da região posterior apresentam forma caracteristicamente rombóide. Articulação "peg-and-socket" e apêndices articulares não estão presentes. A zona de imbricação é bem menor do que nas escamas anteriores e medianas. O número de serrilhas na ganoína diminui sensivelmente (Est. LV, A e B).

As escamas da região caudal são as menos representativas na definição da espécie. São desprovidas da articulação "peg-and-socket" e dos apêndices articulares; a zona de imbricação é quase vestigial. Apresentam a ganoína totalmente lisa, sem qualquer tipo de ornamentação (Est. LV, A e B).

As escamas da região dorsal ou ventral são muito raras e possuem forma aproximadamente rombóide. A zona de imbricação é relativamente longa e apresenta um processo único e aguçado. Escamas fulcrais também estão presentes, porém em número muito reduzido. São alongadas no sentido ântero-posterior, com contorno ligeiramente sigmoidal. A extremidade de articulação é entumescida e o extremo livre, fortemente aguçado (Est. LV, B).

Algumas escamas da linha lateral podem ser observadas, distinguindo-se claramente das demais pela presença de um entalhe para a passagem do canal sensorial da linha lateral.

A superfície externa da ganoína, quando observada ao MEV, não mostrou a presença de tubérculos. Tal fato pode estar relacionado a um desgaste acentuado da camada de ganoína, ou os tubérculos podem ter sido mascarados por algum artefato de preparação das amostras.

Histologia

Foram analisadas secções transversais e longitudinais de escamas das regiões anterior e posterior. Algumas lâminas são inéditas; outras, porém, já haviam sido estudadas por Vogel (1976a).

Observou-se que a camada de ganoína é muito espessa em relação à placa óssea basal, numa proporção de 1:5, e disposta em estratos muito numerosos evidenciados por linhas de crescimento (Est. LVI, A). Os canalículos de Williamson são pouco numerosos (em média, 57 canalículos/mm²), em geral longos, e muitos deles bifurcam-se tanto na base como no topo da placa basal (Est. LVI, B). Não foi observado nenhum canal atravessando o limite ganoína-placa basal. Os osteócitos são um tanto numerosos (em média, 96 osteócitos/mm²) (Est. LVI, B). Presença de fibras de Sharpey relativamente densas (Est. LVI, B).

No corte transversal realizado em uma escama da região anterior, observa-se a presença de uma camada mediana de dentina. Nesta camada, são observados, em vários pontos, fragmentos da rede de canais vasculares que caracterizam esta camada, com o sistema de tubos de dentina, que emergem desta rede verticalmente, em direção à camada de ganoína (Est. LVII, A e B).

Como a camada de dentina é típica de escamas ganóides do tipo paleoniscóide, Vogel (1976a) interpretou a espécie "*L. iguatuensis*" como primitiva e esta particularidade como um caráter taxonômico. Entretanto, as escamas de *Lepidotes*, em sua fase embrionária, apresentam camada de dentina. Posteriormente, com o crescimento do peixe, as escamas perdem a capacidade de produzir dentina e só produzem osso. Desta forma, as escamas de "*L. iguatuensis*", são, na verdade, escamas ganóides lepisosteóides e, casualmente, a autora seccionou uma escama na fase embrionária.

11.4 Características Taxonômicas

Algumas características dos ossos dérmicos do crânio e das escamas, como por exemplo o comprimento do processo ascendente do pré-maxilar, a forma do rostral e do dermopterótico, o tipo de ornamentação da ganoína, não são encontradas em nenhuma outra espécie de *Lepidotes* das bacias sedimentares brasileiras. Portanto, elas são diagnósticas de "*L. igatuensis*", sendo esta espécie válida.

Com base nas proporções das escamas e dos ossos, infere-se que *L. igatuensis* possuía dimensões relativamente grandes, maiores do que *L. piauiensis* e *L. elvensis*, ambas do Jurássico, que alcançaram cerca de 480mm de comprimento.

A ornamentação dos ossos cranianos, com tubérculos pequenos, conspícuos e dispostos regularmente, aproxima a espécie da Bacia de Iguatu das espécies do Jurássico da Europa, tais como, *L. elvensis*, *L. lennieri* e *L. minor*. Entre as espécies brasileiras, este tipo de ornamentação só é verificada em *L. piauiensis*.

A forma do pré-maxilar e do rostral de *L. igatuensis* é um tanto semelhante à dos mesmos ossos em *L. elvensis*, embora nesta espécie os mencionados ossos sejam menos robustos.

11.5 Contexto Geológico e Paleoambiental

O material fóssilífero de "*Lepidotes igatuensis*" é proveniente dos estratos da Bacia de Iguatu. Esta bacia está situada no centro-leste do Estado do Ceará, sendo constituída por sedimentos cretáceos e terciários.

Cruz (1962), realizando estudos geológicos numa área a oeste de José de Alencar, diferenciou os sedimentos da Bacia de Iguatu em três membros: Inferior, Médio e Superior. O autor, entretanto, considerou a hipótese de tais membros serem, na verdade, variações laterais de fácies, em virtude da extensão reduzida da área por ele estudada. De todo modo, Vogel (1976a) propôs que o material fóssilífero de "*Lepidotes igatuensis*" pertenceria, provavelmente, ao Membro Médio (*sensu* CRUZ, *op. cit.*).

Com relação à idade de "*L. igatuensis*", Silva Santos & Vogel (1975) e Vogel (1976b) apontam que a espécie teria vivido no final do Neojurássico. Quanto ao

paleoambiente, Vogel (*op. cit.*) afirma que a associação de "*L. igatuensis*" com outros fósseis, como Chondrichthyes do grupo dos hibodontídeos, de Dipnoi, conchostráceos e ostracodes permite concluir que esta fauna provavelmente viveu num ambiente de água calmas, de pouca profundidade, possivelmente em uma região estuarina.

Cavalcanti & Viana (1991) definiram três unidades litoestratigráficas informais na Bacia de Iguatu, denominadas de inferior, intermediária e superior. As autoras optaram por uma definição informal em função de não haver dados suficientes que permitam uma correlação com outras bacias interiores, e pela falta de uma perfeita identificação litológica das unidades com as anteriormente propostas para a bacia.

Na unidade inferior de Cavalcanti & Viana (*op. cit.*), foram definidas duas litofácies: conglomerados suportados pelos grãos, depositados por leques aluviais medianos a distais e arenitos com estratificação cruzada acanalada, interpretados como depósitos de canal em sistema fluvial "braided". Na unidade intermediária, foram definidas cinco litofácies: ritmitos areno-pelíticos e arenitos médios a grosseiros com cruzadas acanaladas, ambas de sistema fluvial meandrante; pelitos tabulares lacustres; arenitos sigmoidais, interpretados como depósitos deltaicos lacustres; e conglomerados suportados pelos grãos, depositados por leques aluviais. Na superior, foram definidas quatro litofácies: arenitos com estratificação cruzada acanalada, arenitos com cruzadas de baixo ângulo e siltitos tabulares, todas as três relacionadas a sistema fluvial "braided"; e uma litofácia de conglomerados suportados pelos grãos, depositada por leque aluvial na porção mediana a distal.

Poderíamos correlacionar tentativamente o Membro Médio definido por Cruz (1962) à unidade intermediária de Cavalcanti & Viana (*op. cit.*). O Membro Médio foi correlacionado, por Vogel (1976a), à Formação Missão Velha na Bacia do Araripe, de idade ?neojurássica/eocretácea. Para a unidade intermediária, considerada de idade eocretácea com base no registro fóssilífero, foi sugerida, por Cavalcanti & Viana (*op. cit.*), uma correlação com a Formação Souza do Grupo Rio de Peixe.

12. Outros Materiais Atribuídos a *Lepidotes*

12.1 *Lepidotes* sp. "1"

Material: SMC - 01, 01 A (Coleção Particular) (Est. LVIII, A; Fig. 22)

Localidade: Pedreira do Atol, Município de São Miguel dos Campos, Estado de Alagoas

Estratigrafia: Formação Coqueiro Seco, Eoaptiano da Bacia de Sergipe-Alagoas (figs. 10 e 11)

Generalidades

Esta é a primeira ocorrência de um exemplar quase completo de *Lepidotes* para o Aptiano da Bacia de Sergipe-Alagoas (Formação Coqueiro Seco). O material, preservado em seu lado direito, compreende um crânio quase completo, nadadeira peitoral e algumas escamas pós-cranianas (Est. LVIII, A; Fig. 22). Até o presente, apenas escamas de *Lepidotes* cf. *oliveirai* haviam sido citadas por Malabarba & Garcia (1990) para esta bacia, mesmo assim para as formações Bananeiras e Barra de Itiúba, ambas geologicamente mais antigas que a Formação Coqueiro Seco.

A Formação Coqueiro Seco é constituída por alternâncias monótonas de arcóseo fino a grosso, acastanhado, micáceo e folhelho siltico castanho. A Formação Morro do Chaves foi rebaixada à membro da Formação Coqueiro Seco, designando os calcirruditos a biválvios presentes na base da unidade ou próximo a ela, em parte das bacias de Sergipe e Alagoas (FEIJÓ, 1994). Os estratos da Formação Coqueiro Seco foram depositados por deltas curtos em ambiente lacustre (FALCONI, 1990) no Eoaptiano (Jiquiá-Alagoas), a julgar pelas datações baseadas em ostracodes não-marinhos e palinomorfos. O Membro Morro do Chaves ocorre apenas no Jiquiá.

O peixe apresenta algumas características diagnósticas, sobretudo a ausência de dentes no dentalo-esplênico e maxilar, e uma camada de ganoína cobrindo totalmente a superfície da escama, carecendo de ornamentação.

Do ponto de vista paleoambiental, o material aqui apresentado deveria ter uma relação taxonômica com as espécies de *Lepidotes* da Bacia do Recôncavo, uma vez

que esta bacia tem uma relação genética com a Bacia de Sergipe-Alagoas, considerando o intervalo de tempo do Neojurássico ao Eocretáceo.

Aspectos Anatômicos

Ossos dérmicos do teto craniano

FRONTAL (Fr): Do frontal, só se tem preservado o quarto anterior, tanto do lado esquerdo, quanto do direito. Porém pode-se observar sua impressão na rocha, o que indica tratar-se de um osso bastante longo (Est. LVIII, B; Fig. 22).

PARIETAL (Pa): Observa-se, apenas, a impressão do parietal, de dimensões bastante reduzidas em relação ao frontal, provavelmente representando metade de seu comprimento. Apresenta uma forma aproximadamente retangular (Est. LVIII, B; Fig. 22).

DERMOPTERÓTICO (Dpt): A face anterior do dermopterótico encontra-se encoberta pelo terceiro supra-orbital, o que impede de definir sua forma exata. Entretanto, percebe-se que é bem mais alto na sua porção posterior, afilando-se anteriormente. O dermopterótico faz limite com o dermesfenótico e a terceira placa pós-orbital (Est. LVIII, B; Fig. 22).

EXTRA-ESCAPULAR (ExEscap): Também só se tem a impressão deste osso, que se encontra em contato com o parietal e o dermopterótico. Apresenta uma forma ligeiramente triangular e, aparentemente, é representado por apenas um par.

Ossos dérmicos da face

SÉRIE CIRCUMORBITAL: A série circumorbital encontra-se bastante fragmentada, não permitindo delimitá-la de forma completa.

Série Supra-orbital (Suo): Nota-se a presença da terceira placa supra-orbital e alguns fragmentos que devem representar as placas supra-orbitais 1 e 2 (Est. LIX, A; Fig. 22). Devido à preservação precária, não foi possível caracterizar perfeitamente sua forma, mas aparenta ser subarredondada.

Série Infra-orbital (Slo): Quanto às placas infra-orbitais, é possível que alguns fragmentos situados anteriormente possam representá-las, porém não é possível precisar. Apenas o dermesfenótico (Dsf) encontra-se bem delimitado. É um osso de forma aproximadamente hexagonal e bastante destacado pelas suas dimensões (Est. LIX, A; Fig. 22). Observa-se o canal sensorial infra-orbital em sua porção médio-ventral.

Série Pós-orbital (SPo): As placas pós-orbitais estão representadas neste espécimen por uma única fileira, ao contrário do que se observa em *Lepidotes roxoi*, do Eocretáceo da Bacia do Recôncavo, que apresenta oito a dez placas pós-orbitais, distribuídas em duas fileiras. No material aqui estudado, contam-se três placas pós-orbitais anaméticas, de morfologia variada. A placa situada mais dorsalmente é a única totalmente completa. A segunda placa encontra-se um tanto fragmentada e da terceira só tem-se a impressão na rocha. De todo modo, a segunda placa é visivelmente mais longa que as demais. As três placas estão em contato estreito com o bordo anterior do pré-opérculo (Est. LIX, A; Fig. 22).

PRÉ-OPÉRCULO (POp): Uma parte da região ventral do pré-opérculo encontra-se fragmentada, mas observa-se que seu ramo vertical é longo e estreito, enquanto o ramo anterior é curto e largo. O canal sensorial pré-opercular (c. pop) corre ao longo do bordo anterior do pré-opérculo, emitindo seus divertículos em direção ao bordo posterior. Como a porção mais dorsal do pré-opérculo encontra-se fragmentada, parte do hiomandibular (Hi) pode ser observada (Est. LIX, A; Fig. 22).

Série opercular

OPÉRCULO (Op): O opérculo encontra-se fragmentado em seu bordo dorsal, mas demonstra ser um osso extremamente largo e longo, aproximadamente quadrangular. Seu bordo anterior é retilíneo, enquanto que o posterior é convexo. O contato com o subopérculo é caracteristicamente crenulado (Est. LIX, B; Fig. 22).

SUBOPÉRCULO (SOp): O subopérculo é curto e largo, quase da mesma largura do opérculo. Apresenta o processo ântero-dorsal curto, contornando o bordo anterior do opérculo, atingindo cerca de 1/3 do mesmo (Est. LIX, B; Fig. 22).

INTEROPÉRCULO (IOp): O interopérculo não foi preservado, mas há um espaço que deveria ser preenchido pelo mesmo. Este espaço sugere que deveria ser um osso pequeno, de forma triangular (Fig. 22).

Nenhum raio branquiostégio foi preservado.

Maxila superior

MAXILAR (Mx): É um osso largo na sua porção proximal, afilando-se distalmente. Encontra-se articulado com o angular e em contato com uma placa pós-orbital posteriormente. Sua porção proximal situa-se posteriormente à órbita. Aparentemente o maxilar é edentado (Est. LIX, A; Fig. 22).

Maxila inferior

DENTALO-ESPLENIAL (DEspl): O dentalo-esplenial mantém a mesma altura desde a sínfise até o processo coronóide, onde eleva-se ligeiramente. A sínfise é ligeiramente alta. Aparentemente o dentalo-esplenial é desprovido de dentes (Est. LIX, A; Fig. 22).

ANGULAR (Ang): O angular é um pequeno osso articulado ao dentalo-esplênico e apresenta uma superfície de articulação para o maxilar. Alguns poros do canal sensorial mandibular (p. c. md) são observados principalmente no dentalo-esplênico e também no angular, formando apenas uma fileira (Fig. 22).

Esqueleto pós-craniano

Somente a nadadeira peitoral foi preservada. Apresenta 10 raios e é guarnecida por cerca de seis fulcras basais (ful. b) e cerca de 24 fulcras franjadas (ful. f). Apenas a metade posterior dos raios é segmentada (Est. LIX, B; Fig. 22).

Escamas

Posteriormente ao opérculo (o cleitro não foi preservado), contam-se 12 escamas, de forma aproximadamente quadrangular, com ganoína cobrindo totalmente a superfície externa, sem ornamentação. Em três escamas, observa-se a zona de imbricação; e em duas delas, pelo menos, um dos apêndices anteriores (Est. LIX, B; Fig. 22).

Considerações Taxonômicas

As relações taxonômicas e filogenéticas de *Lepidotes* sp. "1" com as demais espécies de Semionotidae estão ainda sendo analisadas e deverão ser apresentadas em futuros trabalhos. Preliminarmente, destacamos que a forma do pré-opérculo e a posição do canal sensorial pré-opercular, a disposição das placas pós-orbitais e, sobretudo, a ausência de dentes são características também encontradas em *Araripelepidotes temnurus*, espécie do Albiano da Bacia do Araripe.

12.2 *Lepidotes* sp. "2"

Material: 17 dentes completos, três lâminas histológicas e um dente preparado para análise ao Microscópio Eletrônico de Varredura (MN 4418/1-V a MN 4418/17-V; MN 4419-V; MN 4471/1-V e MN 4471/2-V; MN 4475-V)

Localidade: Almeida Brandão, Periperi, Pedra Furada e São Thiago, Salvador, Bahia

Estratigrafia: formações Candeias e Maracangalha (para as localidades de Almeida Brandão, Periperi e Pedra Furada); Formação Pojuca (para localidade de São Thiago); Eocretáceo da Bacia do Recôncavo (Fig. 4)

Generalidades

Woodward (1888) designou a espécie *Lepidotes mawsoni*, com base principalmente em duas escamas (sintipos), alguns ossos isolados e dentes arredondados, que supôs serem do mesmo exemplar. O autor comenta que alguns dentes de *L. mawsoni* foram figurados e apresentados por Allport (1860), como *Lepidotes* sp. O autor afirma, ainda, que enquanto muitas das escamas de *L. mawsoni* são tão grandes quanto as de *L. maximus* (Neojurássico da Alemanha), os dentes mal atingem as dimensões de *L. mantelli* (Neojurássico da Inglaterra). Entretanto, nenhum estudo mais detalhado sobre a morfologia e histologia destes dentes foi realizado, o que nos impossibilitou de estabelecer comparações com o nosso material.

Os dentes aqui estudados apresentam pequenas dimensões (altura média = 4mm), são arredondados e calotiformes e o contato entre a coroa dentária e a base de fixação é marcado por uma constricção (estrangulamento, *sensu* Agassiz, 1833-1844) (Est. LX, A). Esta combinação de caracteres permitiu classificar o material no gênero *Lepidotes*. Entretanto, a determinação taxonômica a nível específico não foi possível, visto que, com exceção de *L. mawsoni*, ainda que pobremente estudado, não são conhecidos dentes das demais espécies de *Lepidotes* descritas para o Eocretáceo da Bacia do Recôncavo (*L. souzai*, *L. roxoi*, *L. llewellyni* e *L. oliveirai*). Poderíamos ter classificado os dentes em questão como *Lepidotes* cf. *mawsoni*, a exemplo de Malabarba & Garcia (1990), ao estudarem escamas isoladas provenientes da Bacia Sergipe-Alagoas, que

posicionaram o material em *Lepidotes* cf. *oliveirai*. Entretanto, por tratar-se de material isolado e não permitir um estudo morfo-histológico comparativo adequado, optamos por mantê-lo como *Lepidotes* sp.

Este é a primeira vez que se realiza um estudo detalhado sobre dentes de *Lepidotes* no Brasil, o que assume especial importância, devido à escassez de dados mesmo na literatura estrangeira. Os resultados obtidos em nosso estudo serão apresentados resumidamente nesta Tese, uma vez que um trabalho mais completo já foi submetido à publicação (GALLO-DA-SILVA & AZEVEDO, no prelo).

Em função do hábito alimentar triturante inferido pela morfologia dos dentes, possivelmente estes peixes buscavam seu alimento (pequenos crustáceos e/ou moluscos) em ambientes de águas rasas e calmas (ROXO & LÖFGREN, 1936; NORMAN, 1963). Este ambiente estaria de acordo com o já constatado para determinado período de deposição da Formação Candeias (SILVA, 1993 a e b). A presença de ostracodes e conchostráceos nos sedimentitos onde ocorre o material aqui estudado parece confirmar que as águas onde viviam estes peixes eram doces ou salobras, indicando um paleoambiente lagunar ou estuarino.

No Carnegie Museum of Natural History existem dois dentes muito semelhantes aos aqui analisados, porém são um pouco maiores (Est. LX, B). Não apresentam número de coleção, estão classificados como "*Mastodonsaurus*", e são provenientes de Stuttgart (Triássico da Alemanha).

Aspectos Anatômicos

Dentes

Foram estudados 21 dentes desarticulados (Vide APÊNDICE 5, Tabela 6), tendo sido realizadas três lâminas delgadas, em planos de corte transversal e longitudinal, visando a um melhor conhecimento do material. Destes, apenas um dente apresenta forma cilíndrica, os demais são calotiformes.

Morfologia

Os dentes de *Lepidotes* sp. "2" caracterizam-se, em sua maioria, por serem pequenos e apresentarem bom estado de conservação, com exceção de alguns, com base de fixação fragmentada ou ausente. As coroas dentárias têm aspecto geral calotiforme, apresentando, em vista dorsal, contorno circular ou elíptico a subcircular, com ou sem achatamento da superfície (Est. LX, A). Esta pode ser, em alguns casos, abaulada, levemente pontiaguda ou plana, em função do desgaste. A superfície externa do dente apresenta-se, em geral, brilhante e lisa, ou com pontos escuros e/ou ranhuras. Quando observada no MEV, esta superfície mostra-se bastante desgastada (Est. LXI, A), provavelmente devido ao hábito alimentar do peixe (malacofagia). A base de fixação é proporcional à coroa dentária, i. é, ambas apresentam aproximadamente a mesma altura. O contato entre a coroa e a base é marcado por uma constrição (estrangulamento, *sensu* AGASSIZ, 1833-1844), sendo este contato sinuoso ou reto. A porção proximal da base de fixação exibe uma marcada concavidade (Est. LX, A).

Em função de algumas diferenças morfológicas significativas, e tendo-se como base comparativa a dentição de *Lepidotes*, estabeleceu-se três tipos morfológicos:

Morfótipo 1: dentes molariformes circulares, com coroa lisa ou com pontos na superfície oclusal visíveis em lupa binocular (dentes mediais e palatais); 11 dentes foram incluídos neste morfótipo.

Morfótipo 2: dentes molariformes elípticos a subcirculares com coroa lisa ou com pontos na superfície oclusal visíveis em lupa binocular (dentes mediais); nove dentes foram incluídos neste morfótipo.

Morfótipo 3: dente incisiforme cilíndrico, com pedúnculo alongado, com a base mais alargada e superfície oclusal cônica; face externa ou anterior convexa nas extremidades e côncava no centro; face interna ou posterior plana (dente marginal).

Os dentes mediais (morfótipos 1 e 2) se enquadrariam no grupo "fortemente triturante" (*sensu* Jain, 1983).

Histologia

As secções estudadas mostraram a composição do dente em três camadas histológicas bem distintas: a primeira, mais externa, ganoína; uma segunda camada, acrodina, está presente em posição apical; e a terceira, mais interna, dentina, envolve a cavidade polpar (Est. LXI, B). Um padrão histológico similar foi descrito por Ørvig (1978) para *Lepidotes maximus*.

A dentina compõe o corpo principal do dente, sendo responsável pela delimitação da cavidade polpar. Nesta camada ("ortodentina", *sensu* Ørvig, 1967), é possível observar a presença de diversas células odontoblásticas e de inúmeros túbulos odontoblásticos (Est. LXII, A), dispostos em padrão radial, com origem a partir da área de delimitação da cavidade polpar, estendendo-se para dentro da camada de acrodina. Este tipo de estrutura, segundo Figueiredo & Silva Santos (1987), acha-se difundida entre os Semionotiformes. A dentina apresenta linhas de crescimento perfeitamente visíveis (Est. LXII, B), em especial na região próxima ao limite com a acrodina, que se apresenta regular (Est. LXIII, A) ou, por vezes, ondulado (Est. LXIII, B). Esta variação na forma da linha de contato entre a dentina e a acrodina pode ter algum significado taxonômico ou indicar diferentes posições dos dentes na boca do animal (de acordo com FRANÇOIS MEUNIER, 1996, comunicação verbal), ou mesmo indicar estágios ontogenéticos distintos. Não é possível delimitar subcamadas na dentina.

A acrodina é um enamelóide (segundo Ørvig, 1967) que reveste a dentina em posição distal à cavidade polpar, sendo responsável pela superfície de oclusão do dente, formando uma espécie de capuz que cobre a dentina. Apresenta nítida variação microestrutural em direção ao ápice do dente. Assim, é possível diferenciar uma região imediatamente adjacente à dentina ("Subcamada 1"), onde os túbulos de dentina penetram e mantêm sua disposição radial (Est. LXIV, A). Existe uma possibilidade desta subcamada ainda pertencer à dentina, fato enfatizado pela visualização de estruturas similares a linhas de crescimento.

Seguindo em direção ao ápice, é possível diferenciar uma segunda camada ("Subcamada 2"), caracterizada pela perda do padrão de organização dos túbulos (Est. LXIV, A). Neste ponto, os túbulos estão dispostos de forma desorganizada, apresentando várias regiões de entrelaçamento entre eles (canais tipo "C" da acrodina, *sensu* Ørvig,

1978). Esta área ocupa aproximadamente a metade distal da extensão total da camada de acrodina.

Na região apical, a ocorrência de túbulos não é mais observada, fato que caracteriza histologicamente a terceira camada da acrodina ("Subcamada 3").

Em luz polarizada, a acrodina mostra feições bastante particulares no que diz respeito à variação no padrão de orientação dos grupamentos cristalinos que a compõem (Est. LXI, B). É possível relacionar esta diferença histológica com a ilustração de Ørvig (1978, p. 304, fig. 24), onde a camada mais apical é apresentada com um padrão pontuado, sem nenhuma denominação e descrição pelo autor, similar ao observado no corte longitudinal aqui analisado. Na porção mais proximal, é notória a organização paralela dos grupamentos cristalinos, seguida de uma camada apresentando padrão de organização totalmente aleatório, em posição intermediária; enquanto que na região apical, os grupamentos cristalinos, paralelos entre si, orientam-se perpendicularmente à superfície, formando uma espécie de "franja" (Est. LXIV, B). Esta "franja", devido à orientação dos grupamentos cristalinos, oferece maior resistência à superfície do dente, podendo assumir função protetora semelhante à do esmalte, através da reprodução do padrão de orientação de grupamentos cristalinos desta última.

A ganoína está restrita à região basal da coroa formando uma espécie de colar (Est. LXI, B), fato já observado em outras espécies de *Lepidotes* por alguns autores (THOMASSET, 1930; PEYER, 1968; ØRVIG, 1978; GHEERBRANT *et alii*, 1985). Esta camada reveste a porção lateral da dentina e delimita-se com a base da acrodina em sua porção mais lateral (Est. LXV, A). Não apresenta qualquer espécie de canal e sua delimitação exata é visualizada em luz polarizada. É possível, ainda, observar a extinção ondular dos cristais que compõem a ganoína, com ângulo de cerca de 45° , resultado da associação de sua birrefringência com a disposição dos mesmos ao longo da camada. Além da orientação de grupamentos cristalinos perpendiculares à superfície externa do dente, é notória a presença de linhas de crescimento paralelas a esta superfície (Est. LXV, B).

A cavidade polpar é, em geral, pouco profunda, acompanhando a morfologia calotiforme do dente (Est. LX, A; Est. LXI, B).

12.3 *Lepidotes* sp. “3

Material: MN 4358-V (Est. LXVI,A)

Localidade: Porto de Itaqui, Ponta da Madeira, ilha de São Luís, Estado do Maranhão

Estratigrafia: Fácies Estuarina da Formação Itapecuru, Neocretáceo (Eocenomaniano) da Bacia de São Luís (Fig. 12)

Generalidades

As escamas de *Lepidotes* sp. “3” foram coletadas na fácies estuarina da Formação Itapecuru, na Bacia de São Luís (Fig. 12), unidade litoestratigráfica que também ocorre na Bacia do Parnaíba. É composta por arenitos médios e finos e conglomerado, intercalados com siltitos de cor vermelha e cinza (CAMPBELL, 1950). A deposição da Formação Itapecuru deu-se por rios a oeste, progradando sobre um ambiente marinho a leste.

Esta unidade constitui o mais importante pacote sedimentar da Bacia de São Luís. As fácies variam de continental-deltaico a estuarina. As ocorrências mais conhecidas das fácies estuarina e continental estão na baía de São Marcos, sendo que na fácies continental também há ocorrências fossilíferas na ilha do Livramento e em Itapecuru-Mirim (Bacia do Parnaíba). Na fácies estuarina, os palinomorfos permitem datar estes sedimentos como Cenomaniano Inferior.

Na Bacia de São Luís, é reconhecido apenas um conjunto de seqüências, as Seqüências *Rift*. Nos clásticos da Formação Itapecuru, podem ser reconhecidas seqüências de idade albiana, retratando sistemas fluviais progradantes sobre ambiente marinho. Postula-se nessa fase o preenchimento de depressões criadas por movimentos transpressionais dextrais, ligados à abertura do Atlântico Equatorial (AZEVEDO, 1991).

Aspectos Anatômicos

Escamas

Morfologia

As 15 escamas ganóides encontram-se isoladas e apresentam forma e tamanho variáveis, representando várias regiões do corpo do peixe, mas de um modo geral são de grande porte (as anteriores, com comprimento médio de 25,0mm; as posteriores, com comprimento médio de 13,0mm) e apresentam forma rombóide. A face externa é coberta por uma camada contínua de ganoína, lisa, sem nenhuma ornamentação (Est. LXVI, A). A preservação das escamas é precária, apresentando-se, por vezes, desgastadas ou fragmentadas. A zona de imbricação, de um modo geral, é curta, sendo quase vestigial nas escamas caudais; e a articulação "peg-and-socket" é vista em algumas escamas da região anterior. Em algumas escamas anteriores e medianas, nota-se a presença de uma forte excrescência interna. Os apêndices articulares estão presentes apenas nas escamas anteriores e medianas, mesmo assim muito fragmentados, podendo-se observar em algumas escamas somente a superfície de encaixe para os apêndices. Algumas escamas das regiões dorsal ou ventral foram preservadas e são nitidamente distintas das outras escamas. Sua forma é aproximadamente rombóide, porém é um pouco mais longa e espessa que as demais. A zona de imbricação é longa, sendo sua porção inferior desenvolvida em um processo único, largo e aguçado.

A análise da superfície externa da ganoína (Est. LXVI, B) revelou a presença de tubérculos de grandes diâmetros, distância intertubercular grande, e com uma densidade bem alta por mm² (Vide Capítulo 18).

Histologia

Foram feitas secções delgadas de quatro escamas em lâminas histológicas, duas em secção vertical e duas em secção horizontal.

As escamas ganóides são do tipo lepisosteóide, pois histologicamente são constituídas de duas camadas superpostas, a ganoína e a placa óssea basal.

A ganoína é pouco espessa em relação à placa basal, em uma proporção de 1:9, e apresenta estratificação evidenciada pela presença de linhas de crescimento bem marcadas (Est. LXVII, A). O contato entre a ganoína e a placa basal é plano, passando a levemente serrilhado nas bordas da escama, como anteriormente relatado para as outras espécies de *Lepidotes*. A ganoína é atravessada por vários canalículos de Williamson, em sua maioria, restritos à porção basal desta camada (Est. LXVII, B).

A placa basal é espessa, sendo composta por lamelas ósseas superpostas, decorrentes do crescimento da escama (Est. LXVIII, A). Cada lamela é atravessada por vários canalículos de Williamson (em média, 74 canalículos/mm²), dispostos subperpendicularmente a ela, sendo, em geral longos. É possível constatar a constituição laminar de cada lamela, sendo estas lâminas atravessadas pelos canalículos. Alguns longos e mais espessos canalículos passam de uma lamela para outra (Est. LXVIII, A). Estes canalículos partem da porção mais basal da escama e se irradiam do centro para a superfície; em nenhum corte analisado apresentaram-se bifurcados ou ramificados. Por vezes, ocorre precipitação de óxidos no contato entre as lamelas, evidenciando as linhas de crescimento, e ainda preenchendo os canalículos. A placa basal é atravessada por densas fibras de Sharpey em sua porção mediana interna (Est. LXVIII, A), e apresenta inúmeros osteócitos (em média, 138 osteócitos/mm²). Entre os canalículos de Williamson, os osteócitos distribuem-se regularmente e apresentam prolongamentos com orientação centrífuga (Est. LXVIII, B).

Considerações Taxonômicas

Comparando as escamas da Formação Itapecuru com escamas de outras espécies ocorrentes no Brasil, as que mais se assemelham em sua morfologia externa são *Lepidotes mawsoni* e *L. oliveirai*, descritas dos estados da Bahia (Bacia do Recôncavo) e Sergipe (Bacia Sergipe-Alagoas) (WOODWARD, 1888; SILVA SANTOS, 1953a e 1969; MALABARBA & GARCIA, 1990). Quanto aos caracteres microestruturais, a densidade de osteócitos em *Lepidotes* sp. "3" é muito próxima daquela de *L. mawsoni* e, também de *L. piauihyensis*. Entretanto, *L. piauihyensis*, embora sendo a única espécie do gênero descrita para a Bacia do Parnaíba, apresenta escamas morfologicamente distintas das aqui

apresentadas, especialmente algumas que apresentam a borda posterior irregularmente denteada. A idade também é incompatível, pois *L. piauiensis* viveu no Neojurássico, enquanto *Lepidotes* sp. “3”, no Neocretáceo.

12.4 *Lepidotes* cf. *oliveirai* Silva Santos, 1969

Estratigrafia: formações Bananeiras e Barra de Itiúba, Neojurássico e Eocretáceo da Bacia Sergipe-Alagoas

Malabarba & Garcia (1990) analisaram a morfologia, histologia e ultra-estrutura de 14 escamas desarticuladas de uma espécie de *Lepidotes*, atribuída provisoriamente à *L. oliveirai*.

A espécie é representada por escamas rômbricas, representativas de várias regiões do corpo do peixe. Apresenta apêndices articulares bem desenvolvidos; articulação “peg-and-socket” presente em quase todas as escamas; zona de imbricação estreita. A camada de ganoína é contínua e lisa, sem qualquer ornamentação.

Quanto aos aspectos histológicos, os autores não apresentam análises muito detalhadas, apenas apontam a presença das duas camadas típica das escamas ganóides lepisosteóides, ganoína e placa óssea basal. Apontam, ainda, a presença de fibras de Sharpey e canálculos de Williamson, que por vezes atravessam a ganoína, podendo-se observar, ao MEV, a abertura destes canálculos na superfície da escama. Segundo os autores, a ganoína possui uma estrutura lamelar, e seus grupamentos cristalinos estão arranjados, em geral, subperpendicularmente à superfície da escama.

A análise da superfície da ganoína ao MEV revelou a presença de tubérculos lisos e arredondados, com diâmetros e distâncias intertuberculares relativamente constantes.

Os exemplares foram coletados nas formações Bananeiras e Barra de Itiúba, compreendendo um intervalo do Neojurássico-Eocretáceo da Bacia Sergipe-Alagoas, e estão registradas sob os números MCP 3017 a 3019-V. Os autores discutiram detalhadamente o contexto paleoambiental em que o material foi depositado, apontando

para a Formação Bananeiras um depósito de inundito, retrabalhando sedimentos semiconsolidados em uma borda lacustre ressecada após período de estiagem; já para a Formação Barra de Itiúba, um depósito arenoso proveniente de uma frente deltaica lacustre.

A Formação Bananeiras foi datada por Schaller (1969) como Jurássico Superior-Cretáceo Inferior, com base em ostracodes continentais, correlacionados tentativamente ao Purbequiano (Andar Dom João). Malabarba & Garcia (*op. cit.*), embora sem discutir em detalhes a questão, apontam, com dúvidas, para a Formação Bananeiras idade Jurássico Superior (Andar Dom João). Para a Formação Barra de Itiúba, os autores comentam que a mesma foi datada como Cretáceo Inferior (andares Rio da Serra-Aratu-Buracica), com base também em ostracodes.

De acordo com Malabarba & Garcia (*op. cit.*), embora as escamas das duas formações sejam semelhantes quanto à morfologia externa e histologia, existe uma pequena variação nas medidas dos tubérculos. Segundo eles, as escamas da Formação Barra de Itiúba apresentam tubérculos maiores e mais distantes entre si que as da Formação Bananeiras. Tais características poderiam ser taxonomicamente significativas, não fosse o pequeno número de amostras.

13. *Araripelepidotes temnurus* (Agassiz, 1841)

Sinonímia:

1841 - *Lepidotus temnurus* Agassiz, v. 30, p. 83.

1844 - *Lepidotus lemnurus* Agassiz, v. 18, p. 1010 (Impresso erroneamente *lemnurus*).

1895 - *Lepidotus* (?) *pustulatus* Woodward, v. 3, p. 123.

1908 - *Lepidotus temnurus* Jordan & Branner, v. 52, p. 12.

1908 - *Lepidotes mawsoni* Jordan & Branner, v. 52, p. 12.

1923 - *Lepidotes temnurus* Jordan, p. 3, 15.

1938 - *Lepidotes temnurus* D'Erasmus, p. 13.

1985 - *Araripelepidotes temnurus* Silva Santos, p. 16.

1990 - *Araripelepidotes temnurus* Silva Santos, v. 62, n. 3, p. 241-242.

1991 - *Araripelepidotes temnurus* Maisey, p. 118.

1996 - *Araripelepidotes temnurus* Wenz & Brito, p. 153.

Material-tipo: Pz.DBAV.UERJ. 40 e Pz.DBAV.UERJ. 39

Localidade-tipo: Chapada do Araripe

Estratigrafia: Formação Santana, Mesocretáceo (Albiano) da Bacia do Araripe

13.1 Diagnose Revista

Semionotídeo caracterizado por, pelo menos, quatro autapomorfias – maxila inferior formada por ossificação única, redução ou perda do processo coronóide, quinto infra-orbital muito desenvolvido, atingindo a margem anterior do pré-opérculo e dermopterótico separado do frontal pelo dermesfenótico, e pela seguinte combinação de caracteres: ausência da elevação pré-dorsal; cabeça representando cerca de 1/5 do comprimento total; ossos dérmicos do crânio não ornamentados; dois pares de extra-escapular; série circumorbital completa; três placas pós-orbitais anamésticas; pré-opérculo sub-retangular e em posição verticalizada; opérculo com margem ventral crenulada; interopérculo curto e triangular; articulação das maxilas situada posteriormente ao nível da órbita; maxilar estreito, em forma de tira; supra-angular e angular ausentes ou fortemente

reduzidos; dentalo-esplênico, maxilar e pterigóide edentados; ossificação maciça do neurocrânio, sem grandes regiões cartilaginosas; região etmoideana pesadamente ossificada; presença de um basesfenóide hipertrofiado; escamas cobertas por uma camada uniforme e espessa de ganoína, sem ornamentação; escamas da região anterior com borda posterior serrilhada; escamas da margem dorsal inconspícuas; escamas fulcrais bem desenvolvidas; ausência de escama pré-anal diferenciada; origem da nadadeira dorsal no meio da distância entre o extremo posterior do crânio e a base da caudal; nadadeira caudal heterocerca abreviada; bordos distais dos seis hipurais enfileirados, formando uma borda arredondada.

13.2 Generalidades

A espécie *Lepidotes temnurus* foi proposta por Agassiz (1841), com base em um fragmento da parte posterior do corpo do peixe, onde o autor salientou como caracteres taxonômicos a nadadeira caudal fortemente furcada e a articulação cerrada dos raios das demais nadadeiras (Est. II, A).

Jordan & Branner (1908) estudaram três novos espécimens de *L. temnurus*, aproximadamente completos, realizando um estudo anatômico bastante detalhado. Os autores ressaltaram a morfologia das escamas, caracterizando-as como rômbricas, inteiras e profundamente dobradas para cima, a maior parte delas sendo mais alta do que comprida. A superfície das escamas não se apresenta lisa, mas mostrando cerca de três nervuras grosseiras, paralelas às margens anteriores. Ressaltaram, ainda, o fato das escamas de *L. temnurus* serem bastante distintas daquelas da espécie *L. mawsoni*, descrita por Woodward (1888) para o Cretáceo da Bacia do Recôncavo.

Silva Santos (1985, 1990) reestudou a espécie *Lepidotes temnurus* e propôs um novo gênero, *Aranipelepidotes* (Est. LXIX, A e B), tendo como base algumas características morfo-anatômicas do esqueleto cefálico, a posição das nadadeiras pélvicas em relação à nadadeira dorsal e as dimensões do pedúnculo caudal. Maisey (1991) considerou o gênero proposto por Silva Santos (*op. cit.*) e fez um estudo anatômico detalhado de alguns espécimens preparados mecânica- e quimicamente, tecendo algumas considerações filogenéticas sobre o gênero e os Semionotidae, em geral.

Em trabalhos sobre filogenia de Semionotidae e Lepisosteidae da Chapada do Araripe, Wenz & Brito (1994, 1996) descreveram detalhadamente o neurocrânio endocondral de *A. temnurus*, confirmando a validade do gênero *Araripelepidotes*.

Thies (1996) realizou um estudo detalhado das maxilas superior e inferior e do focinho do referido gênero. O autor observou estruturas anatômicas, até então, pobremente conhecidas e descritas, como o maxilar, dentalo-esplênial, nasal e antorbital. Segundo ele, as reconstituições anteriores do crânio de *Araripelepidotes*, propostas por Silva Santos (1990) e Maisey (1991), não representam adequadamente estas estruturas. Neste trabalho, Thies (*op. cit.*) identificou vários caracteres diagnósticos de *Araripelepidotes* e algumas autapomorfias, como por exemplo, a ausência de dentes orais e a redução ou perda do processo coronóide na maxila inferior. Entretanto, apesar de ter obtido vários dados novos e informativos, o autor não discutiu a posição sistemática nem as inter-relações de *Araripelepidotes* dentro dos Semionotidae.

Como *Araripelepidotes temnurus* possui recentes estudos de sua anatomia e por não se tratar especificamente do objeto desta tese, não realizaremos uma redescrição dos espécimens. Apenas elaboramos uma diagnose revista e um estudo detalhado do esqueleto caudal e das escamas, visto que estas estruturas não foram abordadas em detalhes pelos mencionados autores.

13.3 Aspectos Anatômicos

Esqueleto pós-craniano

Nadadeira caudal

Uma porção do endoesqueleto da nadadeira caudal pode ser observado especialmente no exemplar AMNH 11813 (Est. LXX, A; Fig. 23), quimicamente preparado. Em *Araripelepidotes*, assim como em *Lepidotes*, a notocorda é persistente, não havendo centros vertebrais preservados; de um modo geral, só estão ossificados os arcos neurais curtos e maciços e os arcos hemais relativamente longos. A extremidade da coluna vertebral eleva-se na região caudal, caracterizando o tipo de

nadadeira heterocerca abreviada (Est. LXX, B). Os arcos hemais são alongados anteriormente, tornando-se mais curtos à medida que se dirigem para o lobo superior da nadadeira caudal, mas não adquirem a forma de placas. Eles se tornam, então, os hipurais, que são bem ossificados, servindo para sustentação da nadadeira caudal e de suas lepidotríquias (Est. LXX, A; Fig. 23).

Observam-se cerca de 11 arcos hemais, sendo seis deles modificados em hipurais. Os arcos hemais, propriamente ditos, estão total- ou parcialmente encobertos por escamas, e um deles encontra-se fragmentado. Já os hipurais estão perfeitamente visíveis. Os bordos distais dos processos hipurais enfileiram-se, formando uma borda arredondada. Os hipurais consistem de uma porção proximal um tanto arredondada, lateralmente alargada e arqueada transversalmente, atingindo a porção ventral da notocorda. Esta porção é completamente ossificada e representa o componente arcocentral dos hipurais. Dela, um longo processo projeta-se distalmente.

Na maioria dos Semionotidae, Lepisosteidae e Amiidae, os bordos distais dos processos hipurais formam um arco de circunferência mais ou menos regular, como observado em *Araripelepidotes*. Apenas em *Lepidotes elvensis*, Wenz (1967) observou uma disposição heterocerca distinta, com os bordos distais dos hipurais formando uma borda sigmoidal.

Em *Lepidotes elvensis*, Wenz (1967) observou 17 elementos, dentre arcos hemais e processos hipurais (Est. LXXI, A). Já em *L. gloriae*, Thies (1989) afirmou não ser possível precisar o número exato de hipurais, uma vez que a porção posterior da série hipural encontra-se encoberta. Em *Semionotus elegans*, Olsen & McCune (1991) descreveram o lobo hipocordal da nadadeira caudal como sendo suportado por 18 arcos hemais, cinco dos quais provavelmente modificados em hipurais, e os 13 restantes, denominados pré-urais.

Observam-se 16 lepidotríquias em *Araripelepidotes*. De um modo geral, um par destas estruturas parece estar associado a um processo hipural, e mais raramente encontra-se uma única lepidotríquia em contato com um hipural. Este processo ocorre com as oito primeiras; nas oito restantes, não se observam os processos hipurais. As lepidotríquias ramificam-se, ao menos, duas vezes (Est. LXX, A; Fig. 23).

Os lobos superior e inferior da nadadeira caudal apresentam fulcras basais e franjadas (Est. LXX, A; Fig. 23).

Arcos neurais e epurais não foram perfeitamente preservados, o que impediu uma descrição destas estruturas.

Escamas

As escamas ganóides estão dispostas no corpo do peixe em fileiras transversais, contando-se, em média, 31 fileiras de escamas, da cintura peitoral até a porção média do pedúnculo caudal, e 40 fileiras até o lobo superior da caudal. A nadadeira pélvica está relacionada à 12^a fileira de escamas, a anal, à 22^a, a dorsal, à 19^a, e a caudal à 30^a. A fórmula das escamas, segundo a definição de Westoll (1944), seria a seguinte:

$$\begin{array}{r} 19 \\ \hline 12 \quad 22 \quad 31 \end{array} \quad 40$$

Morfologia

As escamas de *Araripelepidotes* caracterizam-se, de um modo geral, por serem pequenas e delgadas; por possuírem uma zona de imbricação curta; e por apresentarem a superfície externa coberta por uma camada uniforme de ganoína, completamente lisa, ou seja, livre de ornamentação.

As escamas da região anterior do corpo são quadrangulares e apresentam a borda posterior serrilhada. Apresentam, ainda, uma excrescência interna pouco acentuada; articulação “peg-and-socket” bem marcada; e apêndices anteriores curtos (Est. LXXI, B).

As escamas da região mediana apresentam praticamente as mesmas características daquelas da região anterior, diferenciando-se pela ausência de denteações na borda posterior.

Não há nenhuma escama modificada na linha do dorso, adiante da nadadeira dorsal; nem na parte ventral do corpo, adiante das nadadeiras pélvica e anal. Da

mesma forma, estão ausentes as escamas pré-anais diferenciadas, comumente encontradas na maioria das espécies de *Lepidotes*.

As escamas das regiões posterior e caudal podem ser caracterizadas pela sua forma tipicamente rombóide (Est. LXXII, A). Em algumas escamas observa-se a excrecência interna, porém muito reduzida.

Todas as nadadeiras são guarnecidas por fulcras basais e franjadas grandes e fortes, com a superfície exposta coberta de ganoína.

A análise da superfície externa da ganoína (Est. LXXII, B) revelou ser esta a espécie com tubérculos de maior diâmetro, com uma grande distância intertubercular, e com uma densidade relativamente alta por mm² (Vide Capítulo 18).

Histologia

Nas secções histológicas aqui analisadas, observou-se que a camada de ganoína é espessa em relação à placa óssea basal, numa proporção de 1:4. A placa basal é constituída por várias lâminas ósseas, evidenciando linhas de crescimento. Em um determinado ponto de uma das lâminas estudadas, existe uma estrutura atípica na placa basal, fazendo com que as lamelas circundem a referida estrutura, resultando em uma deformação das camadas (Est. LXXIII, A). A placa basal é atravessada por um número razoável de canalículos de Williamson (em média, 60 canalículos/mm²), alguns bifurcados, em geral, esta bifurcação ocorre mais para o topo da placa basal (Est. LXXIII, A e B). Alguns desses canalículos, provavelmente ainda jovens, são curtos, outros se estendem até próximo à camada de ganoína, e, alguns deles, atravessam esta camada. Observa-se, ainda, na placa basal, a presença de inúmeros osteócitos (em média, 215 osteócitos/mm²) (Est. LXXIII, B). Com exceção de *Lepidotes llewellyni*, é o semionotídeo com maior densidade de osteócitos. Fibras de Sharpey não muito densas.

13.4 Características Taxonômicas

Os Semionotidae estão representados na Chapada do Araripe principalmente por *Araripelepidotes temnurus*, existindo porém uma espécie nova de *Lepidotes* em estudo pelos paleoictiólogos Sylvie Wenz e Paulo M. Brito (PAULO BRITO, 1998, comunicação verbal).

Segundo Silva Santos (1990), *A. temnurus* estaria relacionada com os espécies do gênero *Lepidotes*, distinguindo-se principalmente pela estrutura óssea cefálica. Já Wenz & Brito (1996) afirmam que os caracteres do dermocrânio são muito próximos daqueles de *Lepidotes*, exceto pela forma das maxilas. Destacaria, entretanto, alguns caracteres diferenciais do dermocrânio de *Araripelepidotes*. Um deles, é a presença do quinto infra-orbital muito desenvolvido, atingindo a margem anterior do pré-opérculo. *Paralepidotus ornatus* também apresenta um infra-orbital póstero-ventral (quinto ou sexto) muito expandido, porém, segundo Tintori (1996), não atinge a margem anterior do pré-opérculo. Uma outra característica, seria a relação dermopterótico-frontal, uma vez que em *Araripelepidotes* o dermopterótico é separado do frontal pelo dermesfenótico (SILVA SANTOS, 1990; MAISEY, 1991). Tal caráter, dentro dos Semionotidae, só é observado neste gênero, podendo ser considerado uma autapomorfia.

Em relação ao neurocrânio, a maioria dos caracteres, de acordo com Wenz & Brito (*op. cit.*), é exclusiva de *Araripelepidotes*. A presença do processo do epiótico dirigido posteriormente, a perda do opistótico, a perda do intercalar endocondral, a perda ou ausência do intercalar dérmico, a posição do forâmen para o nervo vago e a incorporação de duas vértebras pelo basioccipital são características já conhecidas em relação ao neurocrânio de *Lepidotes*. Entretanto, a maciça ossificação do neurocrânio sem grandes regiões cartilaginosas, a região etmoidal pesadamente ossificada, a presença de um basesfenóide hipertrofiado e o desenvolvimento do processo posterior do epiótico são caracteres desconhecidos em *Lepidotes*, o que vem confirmar, segundo estes autores, a validade do gênero *Araripelepidotes*.

A filogenia dos Semionotidae, onde se incluem *Lepidotes*, *Paralepidotus*, *Semionotus* e *Araripelepidotes*, será discutida adiante.

13.5 Contexto Geológico e Paleoambiental

A Chapada do Araripe está situada na região nordeste do Brasil, nos limites dos estados do Ceará, Pernambuco e Piauí. Na parte leste, entre as cidades de Crato e Jardim, no Estado do Ceará, a altitude da Chapada é superior a 900m; já na vizinhança de Araripina, próximo ao Estado de Pernambuco, a oeste, a altitude é de aproximadamente 700m (SILVA SANTOS, 1991).

Do ponto de vista geomorfológico, a Chapada do Araripe é um testemunho resultante do intemperismo e erosão de uma seqüência sedimentar, de grande espessura, depositada durante as eras Paleozóica e Mesozóica, sobre o embasamento cristalino. A área de deposição dos sedimentos transcende de muitos quilômetros os limites da Chapada. Entretanto, é em seus paredões escarpados que se pode examinar os seus estratos (SILVA SANTOS, *op. cit.*).

A Chapada do Araripe é composta por quatro unidades litoestratigráficas, da base para o topo: formações Cariri, Missão Velha, Santana e Exu. Destas, a Formação Santana é a que apresenta maior interesse paleictiológico, e é subdividida em três membros: Crato, Ipubi e Romualdo.

Araripelepidotes temnurus é proveniente do Membro Romualdo, caracterizado por folhelhos com concreções carbonáticas, margas e carbonatos, indicativos de um mar não muito profundo (MEDEIROS, 1990). De acordo com Regali (1990), esta unidade litoestratigráfica pode ser datada como Eo-Mesoalbiano, com base na biozona de palinomorfo *Complicatisaccus cearensis*, e representaria um paleoambiente marinho-lagunar, com forte influência fluvial.

14. Distribuição do Gênero *Lepidotes* e Considerações Paleobiogeográficas

O gênero *Lepidotes* apresenta uma ampla distribuição paleogeográfica, ocorrendo em rochas de origem marinha e dulciaquícola de diferentes regiões do mundo (Europa, Ásia, África e nas américas do Norte, Central e do Sul), e uma longa trajetória geológica dentro do Mesozóico, a partir do Neotriássico ao Neocretáceo.

No Triássico, a única ocorrência confirmada de *Lepidotes* dá-se no Rético da Alemanha (Fig. 24), em sedimentos de origem marinha, sendo representada por *Lepidotes gallineki* (Michael, 1893). Pode-se, assim, propor uma repartição do tipo “pangeica” para o gênero, que posteriormente teria se distribuído, a partir do Neotriássico-Eojurássico, para outras localidades, inicialmente, da Europa e Índia.

O Eojurássico ainda não apresenta um grande registro para o gênero, destacando-se algumas ocorrências no Liássico da França, Inglaterra, Alemanha, Madagascar e Índia (Fig. 25). Com exceção da ocorrência na Índia, todas as demais deram-se em paleoambientes marinhos. Este fato poderia ser explicado pela formação de várias bacias interiores sem aportes marinhos, resultantes do processo de rifteamento durante a fragmentação do Supercontinente Pangea.

No Mesojurássico, também há poucas ocorrências de *Lepidotes*, sendo todas de origem marinha. Estas ocorrências são conhecidas do Batoniano da Inglaterra e do Marrocos e do Caloviano da França, Portugal e Espanha (Fig. 26).

No Neojurássico, as espécies de *Lepidotes* são muito numerosas, compreendendo, pelo menos, 19 táxons, com amplitude geológica do Oxfordiano ao Titoniano (vide THIES, 1989). Schaeffer & Patterson (1984) apresentaram cerca de 15 localidades de peixes fósseis no Neojurássico, abrangendo a maioria dos continentes, com exceção da Antártida. O gênero *Lepidotes* estaria presente em localidades fossilíferas da Europa (Alemanha, Inglaterra, França, Suíça, Portugal, Espanha e Itália), América do Sul (Argentina e Chile), América Central (Cuba), América do Norte (México e Estados Unidos da América), Ásia (Índia, China e Rússia) e África (Marrocos, Tunísia, Congo e Madagascar) (Fig. 27). De todas as localidades citadas, apenas na China e Argentina os depósitos sedimentares são representativos de um paleoambiente de água-doce.

Segundo Arratia (1994), durante o Neojurássico, existiria uma possível conexão entre as paleoictiofaunas da Europa, América Central e América do Sul pelo Mar de Tétis.

Nesta época, teria se formado um corredor marinho, conhecido como “Corredor Hispânico ou Caribeano”, entre o Oeste de Tétis e o Leste do Pacífico, por onde os peixes e outros vertebrados marinhos poderiam se deslocar. É provável, ainda, que outros corredores marinhos tenham surgido como consequência da separação do Gondwana e Laurásia.

A partir do Cretáceo, a ocorrência do gênero *Lepidotes* já não é mais tão abundante, estando os registros mais numerosos na América do Sul (principalmente no Brasil) e África.

As espécies encontradas em localidades fossilíferas do Eocretáceo da Europa (Alemanha, Inglaterra, França, Suíça e Itália - Fig. 28) apresentavam hábito de vida marinho. Com relação a este fato, cabe ressaltar que a ocorrência de *Lepidotes* na Europa, desde seu primeiro registro no Neotriássico da Alemanha até as últimas ocorrências no Eocretáceo, sempre deu-se em paleoambientes marinhos.

As ocorrências na África dão-se preferencialmente em rochas de origem flúvio-lacustres (Marrocos, Tunísia, Egito, Gabão, Congo, República dos Camarões - Fig. 28). Há, ainda, ocorrências continentais de *Lepidotes* no Eocretáceo do México, Brasil e China (Fig. 28).

Os registros mais recentes do gênero *Lepidotes* encontram-se no Cenomaniano do Brasil. Gayet (1982) havia ampliado a distribuição temporal do gênero ao Maastrichtiano da Bolívia. Porém, Meunier & Gayet (1992) reclassificaram este material, que Gayet (*op. cit.*) havia atribuído à *Lepidotes mawsoni*, como *Lepidotyle enigmatica*. De fato, as escamas, se comparadas ao material-tipo, são muito distintas morfologicamente daquelas de *L. mawsoni*.

Há, ainda, uma referência deste gênero no Oligo-Mioceno da Argentina, assinalada por Ameghino (1898). Entretanto, segundo Cione (1987) e Gayet & Meunier (1993), trata-se de uma referência equivocada, seja pela datação errônea das unidades litoestratigráficas onde o material foi encontrado, ou mesmo pela identificação incorreta do mesmo.

No Brasil, todos os achados de *Lepidotes* deram-se nas bacias sedimentares do nordeste, desde o Neojurássico ao Neocretáceo (figs. 2 a 12; quadros 1, 2 e 3). Há apenas uma referência deste gênero na região sudeste, no Neocretáceo do Grupo Bauru, feita por Pacheco (1913), para algumas escamas isoladas. Porém, Silva Santos (1984) questiona a identificação deste material e apresenta uma espécie nova de Lepisosteidae

(*Lepisosteus cominatori*). Como tanto o gênero *Lepisosteus* quanto o gênero *Lepidotes* apresentam escama ganóides, é provável que as escamas descritas, porém, não figuradas, por Pacheco (*op. cit.*) devam pertencer a um Lepisosteidae.

A ocorrência no Jurássico da Bacia do Parnaíba, na Formação Pastos Bons, é bastante questionada na literatura, tendo alguns autores considerado esta unidade como de idade neojurássica (PINTO & PURPER, 1974; SILVA SANTOS, 1974; GÓES & FEIJÓ, 1994), outros, porém, como eocretácea (LIMA & CAMPOS, 1980). Existe um registro válido de *Lepidotes* no Neojurássico apontado por Malabarba & Garcia (1990) na Bacia Sergipe-Alagoas, na Formação Bananeiras, que estudaram escamas deste gênero, atribuindo, com dúvidas, o material à *Lepidotes oliveirai*. Uma outra ocorrência neojurássica de *Lepidotes*, embora também questionada, foi referida por Vogel (1976 a e b) para a Bacia de Iguatu. Para maior discussão destes pontos, veja os capítulos quatro, onze e doze. Os demais fósseis de *Lepidotes* encontrados no Brasil são procedentes de rochas cretáceas.

De acordo com sua morfologia funcional e seu hábito alimentar, as espécies de *Lepidotes* descritas para o Brasil possivelmente eram de *habitat* de águas rasas e calmas, em enseadas, onde alimentavam-se de pequenos peixes, moluscos e crustáceos. Some-se a isto o fato dos fósseis serem encontrados, principalmente, em depósitos de águas salobras estuarinas ou lagunares de pouca profundidade, e não em depósitos exclusivamente marinhos, salvo *L. dixseptiensis*, proveniente da Formação Jandaíra, cujos sedimentos indicam um paleoambiente marinho. Entretanto, segundo Araripe & Feijó (1994) é possível supor a existência de depósitos de origem fluvial associados aos sedimentos marinhos da Formação Jandaíra. Desta forma, *L. dixseptiensis* não teria habitado ambientes exclusivamente marinhos e sim fluviais ou flúvio-lacustres, como as outras espécies de *Lepidotes* descritas para o Brasil.

Apresentaremos, a seguir, a distribuição do gênero *Lepidotes* nas diversas bacias brasileiras. Para tal, baseamo-nos principalmente no trabalho de Garcia (1991), onde o autor discute a evolução sedimentar da seqüência pré-rift das bacias costeiras e interiores do nordeste brasileiro, com base nas alterações paleoclimáticas e tectônicas reinantes na região, desde o limite Permo-Triássico até o Eocretáceo (Fig. 29). Com isso, o autor apresenta uma proposta de evolução paleogeográfica para o

Nordeste do Brasil durante o Neojurássico-Eocretáceo, período no qual há os principais registros de *Lepidotes*.

Com relação aos eventos geológicos ocorridos do Eocretáceo ao Neocretáceo, seguiremos basicamente Petri (1987) e Petri & Fúlfaro (1988), em especial no que se refere às bacias Potiguar e São Luís, onde também há ocorrências de material fóssilífero do gênero em questão.

O registro geológico do Mesozóico brasileiro aparece nas áreas costeiras, nas bacias intracratônicas e nas bacias do interior do Nordeste. A correlação entre as unidades litoestratigráficas destas bacias, sobretudo as costeiras e as do interior, pode ser observada nas figuras 30 e 31. Os primeiros sedimentos que preenchem estas bacias, de idade neojurássica, assentam-se ou diretamente sobre o embasamento pré-cambriano ou sobre rochas paleozóicas (PETRI & FÚLFARO, 1988).

A coluna pós-paleozóica das bacias costeiras do Nordeste, quando completa, consiste de três sucessões, a primeira puramente clástica (ciclo pré-rift), a média contendo evaporitos (fase rift) e a superior contendo carbonatos (ciclo de bacias abertas). Só a sucessão basal, puramente clástica, é de idade neojurássica-eocretácea; a média é aptiana-albiana, e a superior é albiana-oligocência (PETRI & FÚLFARO, *op. cit.*).

Segundo Garcia (1991), na fase pré-rift, é possível estabelecer uma correlação estratigráfica entre as bacias costeiras do Recôncavo, Tucano, Jatobá, Sergipe-Alagoas, Camamu, Almada e as bacias do oeste africano, como por exemplo, Gabão e Congo-Cabinda. Em relação às bacias interiores, esta correlação só é possível com a Bacia do Araripe (Fig. 29). O autor afirma, ainda, haver uma sedimentação “aparentemente” contínua entre as referidas bacias e a Bacia do Parnaíba, pelo menos no início de sua história evolutiva. Os primeiros registros de *Lepidotes* teriam ocorrido neste período, na Formação Pastos Bons, Neojurássico-Eocretáceo da referida bacia sedimentar.

Na realidade, durante a fase pré-rift, estas bacias ainda não se encontravam totalmente individualizadas, com o continente Gondwana ainda unificado. Observa-se, então, o estabelecimento inicial de uma sedimentação lacustre em condições semi-áridas, em uma grande bacia, intimamente relacionada com sedimentos fluviais e eólicos (formações Aliança e Bananeiras + Candeeiro). Nestes sedimentos,

especificamente na Formação Bananeiras, Malabarba & Garcia (*op. cit.*) registraram a ocorrência de *Lepidotes*.

A evolução sedimentar das regiões consideradas, acompanhada do gradativo agravamento das condições climáticas, cada vez mais áridas, permite suspeitar que as condições deposicionais em clima semi-árido (peridesértico) registradas na Formação Pastos Bons, no Membro Capianga da Formação Aliança, e na Formação Bananeiras, representam o cenário regional, possivelmente desde o Eotriássico-Mesotriássico até o Neojurássico/Eocretáceo.

Posteriormente, a grande paleobacia passa a ser modificada pelo avanço de sistemas fluviais entrelaçados provenientes fundamentalmente de N-NW e S-SW, ocasionando um assoreamento parcial da mesma, representado pelas formações Sergi e Serraria.

Segundo Garcia (*op. cit.*), há fortes indicativos para se reconhecer o estabelecimento do regime de drenagem endorreica, a partir da sedimentação dos arenitos fluviais das formações Sergi e Serraria. Da mesma forma que existem fortes argumentos para considerar, no início da sedimentação da seqüência pré-rift, uma possível continuidade entre as bacias do Recôncavo-Tucano-Parnaíba, passando pela Bacia do Araripe, considerando as formações Aliança e Sergi correlacionáveis à porção inferior da Formação Missão Velha (*sensu* Beurlen, 1962). Na Bacia do Araripe, Silva & Azevedo (1996) registraram a ocorrência de escamas de *Lepidotes* na Formação Brejo Santo.

Com o isolamento da Bacia do Parnaíba e a instalação do regime endorreico, as análises paleogeográfica, paleoclimática e paleoecológica passam a ser procedidas apenas dentro do contexto da "Depressão Afro-brasileira" (*sensu* Garcia, *op. cit.*).

A idade do início da sedimentação da fase pré-rift das bacias do Recôncavo e Sergipe-Alagoas, definida com base em biozonas de ostracodes, é neojurássica. Porém, Estrella (1972) propõe que os eventos de soerguimento que originaram a Depressão Afro-brasileira podem ter-se iniciado já no Neopermiano, apesar de seu clímax ter ocorrido no Triássico-Jurássico. O hiato na sedimentação entre o fim do Permiano e Neojurássico, no Nordeste do Brasil, segundo alguns autores (p. ex.,

ALMEIDA, 1969; MABESOONE & CASTRO, 1975; GHIGNONE, 1979), pode indicar que esta região comportou-se como uma zona de erosão/não deposição.

O pronunciado afundamento da região com a intensificação dos efeitos da separação continental (fase rift) levou ao afogamento dos sistemas fluviais das formações Sergi e Serraria pelos sedimentos lacustres das formações Itaparica e Barra de Itiúba. Nestes sedimentos lacustres, há várias ocorrências fossilíferas do gênero em questão. Inicia-se, então, a individualização propriamente dita das bacias do nordeste brasileiro e oeste africano. Este período é caracterizado, principalmente, pelo estabelecimento de paleoambientes lacustres nas várias bacias marginais, onde há inúmeros registros de *Lepidotes*, destacando-se a ocorrência de uma espécie nova, aqui estudada (vide Capítulo 12), no Eoaptiano da bacia de Sergipe-Alagoas. A seguir, o “protoceano” Atlântico começa a se formar, tendo início, na costa do Brasil, o ciclo de bacias abertas, que é caracterizado durante o Albiano-Cenomaniano por períodos de transgressão e regressão (PETRI, 1987).

Observa-se, então, uma diminuição considerável nas ocorrências fossilíferas do gênero em estudo, estando limitadas, a partir do Meso-Neocretáceo às bacias Potiguar e São Luís. Segundo Petri & Fúlfaro (*op. cit.*), estas bacias constituíam áreas emersas, fontes para os sedimentos que estavam se depositando nas porções mais negativas da plataforma continental, em condições marinhas. Os autores estabeleceram uma correlação entre estas bacias, considerando as formações Jandaíra e Itapecuru, onde se encontrariam os últimos registros do gênero *Lepidotes*.

15. Considerações sobre as Escamas dos Semionotidae

A importância das escamas na classificação dos semionotídeos foi considerada pela primeira vez por Agassiz (1833-1844) e, desde então, vários autores têm se preocupado com seu estudo, tanto morfológico, quanto histológico e ultra-estrutural.

As escamas de *Lepidotes*, dependendo da porção do corpo a qual pertençam, podem ser muito distintas, quanto à forma e ornamentação, em um mesmo indivíduo. Em contrapartida, algumas escamas de diferentes espécies deste gênero podem assemelhar-se bastante macroscopicamente. Por isso, uma análise histológica a partir de secções delgadas, de diferentes planos de corte de escamas atribuídas ao grupo, é extremamente válida para uma melhor compreensão de sua taxonomia.

As escamas de *Lepidotes* são caracterizadas como escamas ganóides do tipo lepisosteóide. Goodrich (1907) propôs o termo "ganóide" para um tipo de escama rômbrica, com uma base óssea sobreposta por ganoína, encontrado na maioria dos Actinopterygii, com exceção dos Teleostei atuais. Segundo este autor, existem dois tipos morfológicos bem distintos de escamas: a cosmóide e a ganóide, sendo esta caracterizada, quanto à microestrutura, em paleoniscóide ou lepisosteóide. Estes dois tipos de escamas, em princípio, apresentavam histologicamente três camadas distintas: uma basal, composta por lâminas ósseas; uma camada mediana, apresentando uma rede horizontal de canais vasculares envolvidos por dentina, e a camada superior, revestida por esmalte. No processo evolutivo, algumas escamas perderam a camada de dentina no animal adulto, surgindo, assim, a escama ganóide lepisosteóide.

Algumas espécies de Semionotidae podem apresentar ainda histologia transicional entre o tipo paleoniscóide e lepisosteóide. A passagem de escamas paleoniscóides para lepisosteóides é gradual, isto é, uma espécie pode exibir ambos os tipos, lepisosteóide na porção anterior e paleoniscóide na porção posterior, como por exemplo, *Lepidotes minor* (GROSS, 1935; SCHULTZE, 1966). Acrescente-se, ainda, que em escamas embrionárias de algumas espécies de *Lepidotes* pode ocorrer uma camada intermediária de dentina, típica das escamas ganóides paleoniscóides, como por exemplo em "*Lepidotes igatuensis*" (VOGEL, 1976a).

Segundo Goodrich (1907), a escama ganóide (*sensu lato*) caracteriza-se por apresentar um crescimento em espessura pela acresção de superfícies concêntricas por

toda a extensão da escama, ou seja, novas camadas estão continuamente sendo adicionadas sobre toda a superfície, conseqüentemente a camada mais antiga está situada no centro da escama. Em contrapartida, Britski *et alii* (1985) propuseram um processo diferente para o crescimento das escamas ganóides. Estes autores, com base nos estudos de Alexander (1975) sobre os odontodes presentes na armadura óssea dos Agnatha fósseis (heterostráceos), nas escamas e ossos dérmicos de crossopterígeos paleozóicos e nas escamas de paleoniscídeos, concluíram que os odontodes localizados internamente são mais jovens e aqueles situados na superfície da placa óssea, mais antigos, considerando que o tecido ósseo que os engloba cresce apenas para exterior. Em síntese, segundo Britski *et alii* (*op. cit.*), as escamas ganóides não se desenvolvem por acresção de novas camadas ósseas e sim pela produção de novos odontodes, a partir do centro da escama.

Embora macroscopicamente sugiram uma certa homogeneidade, histologicamente as escamas lepisosteóides são constituídas por duas camadas superpostas: uma camada basal, constituída de osso celular (placa óssea basal), também referida, por alguns autores, como isopedina; e uma camada superficial, multi-estratificada acelular e de aspecto vítreo (ganoína).

A ganoína é uma hidroxil-apatita $[\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6(\text{OH})_2]$, isto é, um fosfato de cálcio (Fig. 32), sendo composta por várias camadas deste complexo mineral, depositadas periodicamente, o que é evidenciado pela presença de linhas de crescimento. A camada de ganoína é, em geral, pouco espessa em relação à placa basal. A borda de cada camada de ganoína é parcialmente recoberta por osso e isto resulta em uma série de pequenas ondulações (SIRE, 1995). Por isso, o contato entre a ganoína e a placa basal é plano no centro, passando a levemente serrilhado nas bordas da escama.

A placa basal é geralmente espessa, sendo composta por lamelas ósseas superpostas, decorrentes do crescimento da escama. Cada lamela é atravessada por canalículos de Williamson, dispostos subperpendicularmente a ela. Apresenta uma constituição laminar, sendo estas lâminas também atravessadas pelos canalículos. Alguns longos e mais espessos canalículos passam de uma lamela para outra. A placa basal é atravessada por fibras de Sharpey em sua porção mediana interna, e apresenta osteócitos. Entre os canalículos de Williamson, os osteócitos distribuem-se regularmente e apresentam prolongamentos com orientação centrífuga.

Williamson (1849) criou o termo "ganoína" para referir-se à camada mais externa, brilhante, hipermineralizada das escamas de peixes da Ordem "Ganoidei" (*sensu* AGASSIZ, 1833-1844), um grupo artificial incluindo muitos paleonisciformes, bem como alguns actinoptérigeos primitivos, ripidísteos, celacantiformes, acantódeos, *Polypterus*, *Lepisosteus*, dipnóicos, os atuais Chondrostei (*sensu* PATTERSON, 1982) e muitos grupos de teleósteos como os Siluriformes. Williamson (*op. cit.*) afirmava que a camada externa de uma escama ganóide não é formada de esmalte verdadeiro, e que na verdade esta camada representaria uma continuação das camadas inferiores que atingem a superfície externa. Desde então, tem havido uma longa discussão sobre a origem embrionária e a natureza da ganoína. Segundo ØRVIG (1967), a ganoína seria um esmalte de estrutura pseudoprismática. Sire *et alii* (1986), através de experimentos com o Polypteridae *Calamoichthys calabaricus*, propuseram que a ganoína seria depositada pela camada basal da epiderme, sendo homóloga ao esmalte em Sarcopterygii.

Escamas ganóides do tipo lepisosteóide são encontradas, segundo Schultze (1996), nos Semionotidae *Lepidotes* e *Heterostrophus*; nos Macrosemiidae *Histionotus*, *Macrosemius*, *Notagogus* e *Propterus*; no Ophiopsidae *Ophiopsis*; nos Caturidae *Furo* e *Brachyichthys*; no Aspidorhynchidae *Belonostomus*; no Pleuropholidae *Pleuropholis*; e no Pholidophoridae *Pholidophorus*. As escamas de *Aspidorhynchus* e pichodontes são do tipo ganóide, mas perderam a ganoína; formas proximamente relacionadas (por exemplo, *Belonostomus* e *Vinctifer*, também pertencentes à família Aspidorhynchidae) retiveram o tipo lepisosteóide (SCHULTZE, *op. cit.*).

As escamas lepisosteóides caracterizam-se pela ausência de uma rede intermediária de canais vasculares e pela presença de inúmeros túbulos, por vezes ramificados, os canalículos de Williamson. Estes canalículos partem da porção mais basal da escama e se irradiam do centro para a superfície, alguns atingindo a ganoína em sua porção mais basal (GOODRICH, 1907). Por vezes, os canalículos de Williamson atravessam a camada de ganoína por toda sua extensão, como é o caso de *Lepidotyle enigmatica* (GAYET & MEUNIER, 1993) e na maioria das espécies de Semionotidae encontradas no Brasil. Estes canalículos armazenam os processos citoplasmáticos das células típicas de Williamson, que se localizam na superfície da escama. Estas células devem ter uma função nutritiva, provavelmente compensada pela ausência de canais vasculares (SIRE & MEUNIER, 1994).

Segundo Nickerson (1893), cada canalículo pertence a uma célula que se estende pela superfície da escama e emite um longo processo para baixo do canalículo. Em *Lepidotes* poucos canalículos ramificam-se, podendo alguns ramos atingir porções mais superiores, onde as lamelas ósseas entram em contato com a ganoína. Williamson (1849) caracterizou esta região como cosmina, mas Goodrich (1907) questionou esta idéia, pois na escama lepisosteóide não existe cavidade polpar, nem rede vascular originando canais. Acrescentou que estes canalículos poderiam simplesmente representar células ósseas modificadas, que, ao invés de estarem mergulhadas na matriz que produzem, ramificam-se externamente. Os canalículos não se formam apenas em um ponto da camada óssea: os inicialmente formados alcançam o centro da escama, enquanto que os mais recentes surgem em vários pontos entre as lâminas ósseas. Ocasionalmente alguns canalículos parecem atravessar a ganoína em sua região mais delgada, porém nunca atingindo a superfície exposta da escama.

Nos Semionotídeos, a placa óssea basal pode apresentar um contato serrilhado com a ganoína. Os canalículos de Williamson, em geral, são abundantes e distribuem-se ortogonalmente às linhas de crescimento da placa. Já nos Lepisosteídeos, a placa óssea basal apresenta um contato suave com a camada de ganoína. Os canalículos de Williamson são numerosos, sendo que alguns deles distribuem-se paralelamente às linhas de crescimento; alguns canalículos mais longos atravessam a placa basal, podendo atingir a camada de ganoína. E nos Polipterídeos, não se observam canalículos de Williamson, e sim apenas canais vasculares (MEUNIER & GAYET, 1996).

A superfície externa da ganoína das escamas dos semionotídeos, observada ao Microscópio Eletrônico de Varredura, mostra a presença de pequenos tubérculos lisos e arredondados, que podem ser utilizados, segundo Gayet & Meunier (1986), como importantes caracteres taxonômicos. Os primeiros pesquisadores a descreverem estes tubérculos foram Ermin *et alii* (1971), estudando escamas de *Polypterus*, e Schultze (1977), analisando escamas de *Dapedium*. Outros autores identificaram tal estrutura, não só em escamas, como também em ossos dérmicos, placas gulares, pínulas e lepidotríquias, em especial em Polypteridae e Lepisosteidae (MEUNIER *et alii*, 1987). Segundo Richter (1995), os tubérculos têm origem, provavelmente, a partir dos ganoinoblastos.

A validade destes tubérculos para a identificação de determinados táxons deve-se, de acordo com Gayet & Meunier (*op. cit.*), ao fato do diâmetro de sua base ser constante para uma mesma escama; da mesma forma que não variam nem o diâmetro, nem a densidade para um mesmo indivíduo, independentemente da localização da escama no corpo e desta pertencer ou não à linha lateral. Meunier & Gayet (1992) corroboram a importância dos tubérculos como um caráter taxonômico válido, afirmando que as medidas dos diâmetros de base dos tubérculos, bem como as medidas das distâncias entre os mesmos, não inversamente proporcionais, são diagnósticos de um gênero e, às vezes, até mesmo de uma espécie.

Segundo Meunier *et alii* (1986), os tubérculos de ganoína poderiam ter uma função mecânica, assumindo o papel de uma estrutura “anti-derrapante”, que diminuiria o deslizamento da epiderme sobre a ganoína, quando da passagem da água sobre o tegumento, durante a natação do peixe.

16. Estudo Morfométrico Comparativo das Escamas Isoladas das Espécies de *Lepidotes* do Mesozóico do Brasil

Para efetuar um estudo comparativo entre as espécies de *Lepidotes*, com base nas dimensões das escamas isoladas, foram tomadas medidas de comprimento e largura em um total de 77 exemplares de *L. roxoi*, *L. mawsoni*, *L. oliveirai*, *L. dixseptiensis* e "*L. igatuensis*" (APÊNDICE 2, Tabela 1; APÊNDICE 3, Tabela 2; APÊNDICE 4, tabelas 3, 4 e 5, respectivamente). A diferença entre as médias do comprimento e da largura entre as espécies foi testada por Análise de Variância Unidirecional (*One-Way ANOVA*: SOKAL & ROHLF, 1995), usando as espécies como critério de classificação, através do programa STATISTICA/w, versão 4.3 (STATSOFT, 1993).

Foram utilizadas para análise apenas as escamas da região mediana no corpo do peixe. A utilização das escamas de outras regiões do corpo (por exemplo, anterior e posterior) não foi possível, devido ao reduzido tamanho amostral disponível para algumas espécies, o que impossibilita o cálculo de médias e, portanto, a comparação estatística entre elas. Além disso, a espécie *Lepidotes dixseptiensis* foi excluída desta análise, para a qual não dispusemos de escamas da região mediana.

As médias foram também comparadas entre si por um teste *a posteriori* (HSD de Tukey: SOKAL & ROHLF, 1995), que definiu as médias estatisticamente diferentes entre si.

A análise de variância entre as espécies mostrou uma diferença altamente significativa para o comprimento ($p < 0,001$) e marginalmente significativa ($p \cong 0,03$) para a largura (APÊNDICE 6, Tabela 1 - ANOVA). A Figura 33 ilustra a média e o desvio padrão para cada espécie analisada, na forma de diagrama de Dice-Leraas (VANZOLINI, 1993).

Os resultados da comparação *a posteriori* pelo teste de Tukey, indicando as médias estatisticamente diferentes entre si, são apresentados na Tabela 2 (APÊNDICE 6). Estes resultados indicam que, embora haja uma diferença global entre as larguras médias das escamas para estas espécies, não existem diferenças significativas entre quaisquer pares de espécies, em relação a esta dimensão. Por outro lado, o

comprimento das escamas permite uma melhor diferenciação taxonômica, considerando apenas as escamas da região mediana.

Estes dados concordam com a morfologia externa das escamas medianas nestas espécies, que variam desde uma forma quadrangular (comprimento similar à largura) até aproximadamente romboidal (comprimento maior que a largura). Maiores detalhes sobre a morfologia das escamas consideradas neste estudo podem ser encontrados nos capítulos referentes à descrição anatômica de cada uma das espécies.

17. Estudo Histológico Comparativo das Escamas de Semionotidae do Mesozóico do Brasil

Das espécies de Semionotidae conhecidas no Brasil, quatro delas já possuíam estudo histológico: *Lepidotes mawsoni* (RICHTER & SMITH, 1995), *L. roxoi* (SILVA SANTOS, 1953a), *L. oliveirai* (SILVA SANTOS, 1969) e "*Lepidotes igatuensis*" (VOGEL, 1976a). Na Tese, analisamos, pela primeira vez, secções delgadas de escamas, ao microscópio óptico com luz normal e polarizada, de *L. souzai*, *L. piauhyensis*, *L. llewellyni*, *L. dixseptiensis*, *Lepidotes* sp. "3" e *Araripelepidotes temnurus*, bem como foi feito um novo estudo da histologia das demais espécies. Tal análise pode ser observada nos itens referentes a cada espécie. Neste capítulo, porém, propomos uma análise comparativa, procurando identificar o potencial destas feições histológicas como caráter taxonômico.

A análise quantitativa de algumas microestruturas (canalículos de Williamson e osteócitos) das escamas de semionotídeos aqui estudadas foi efetuada a partir da contagem destas estruturas em um campo visual padronizado, visando à obtenção de sua densidade por unidade de mm². Apenas *L. souzai* não participou da análise, pois os cortes histológicos de suas escamas não permitiram a realização de uma contagem adequada das microestruturas em questão. Posteriormente, os dados foram submetidos à análise estatística, utilizando o método não-paramétrico de Kruskal-Wallis, através do programa STATISTICA/w, versão 4.3 (STATSOFT, 1993).

O teste de Kruskal-Wallis é utilizado para verificar diferença de posição em dados ordenados, agrupados por classificação única (SOKAL & ROHLF, 1995). Segundo Potvin & Roff (1993) este é um dos métodos não-paramétricos mais comumente utilizados para este tipo de arranjo. A principal razão para a escolha deste teste para nossas análises deve-se ao fato de estarmos trabalhando com variáveis discretas, representadas pela contagem dos osteócitos e dos canalículos de Williamson. Um outro motivo, está relacionado ao pequeno tamanho amostral, justificado pela dificuldade de se obter um bom material para análises histológicas. Uma análise de variância tradicional, paramétrica, foi rejeitada, por ser esta mais adequada para tratamento de dados morfométricos e não contagens de estruturas, além de não ser adequada à análise de pequenas amostras.

Para ambas as variáveis, a diferença entre os grupos (táxons) foi altamente significativa ("canalículos de Williamson", Kruskal-Wallis H = 69,63270; "osteócitos",

Kruskal-Wallis $H = 85,06676$; $gl = 8$ (graus de liberdade), $p < 0,00001$). Os resultados da análise estão representados graficamente em Diagramas de Dice-Leraas (VANZOLINI, 1993).

As características histológicas, consideradas em conjunto na análise, não se mostraram adequadas para diferenciar as seguintes espécies: *Araripelepidotes temnurus* e *Lepidotes roxoi*, o que não vem a constituir problema taxonômico, pois as duas espécies são nitidamente distintas em relação à forma e ao tamanho (à morfologia externa) de suas escamas, não sendo passíveis de dúvidas quanto a sua classificação.

Em relação à densidade de osteócitos, não foi possível diferenciar quantitativamente as seguintes espécies: *L. llewellyni* de "*L. igatuensis*", e *A. temnurus* de *L. roxoi*. A diferenciação entre *L. mawsoni* e *Lepidotes* sp. "3" não é marcante. As demais espécies não apresentam sobreposições significativas, quando da análise de seus desvios padrão.

Em relação à densidade de canalículos de Williamson, não foi possível diferenciar *L. piauhyensis* de *L. oliveirai* e de *L. dixseptiensis*, em conjunto. Assim como não foi possível diferenciar *A. temnurus* de *L. roxoi* e de "*L. igatuensis*". A diferença entre *L. roxoi* e *Lepidotes* sp. "3" não é marcante.

Em síntese, estes resultados sugerem que as espécies *L. llewellyni* e *L. mawsoni* são distintas para a variável "canalículos de Williamson", e as demais encontram-se no intervalo de 40-80 canalículos. Quanto aos osteócitos, as espécies são mais claramente diferenciadas (Fig. 34). Desta forma, a análise quantitativa entre as espécies de Semionotidae indica que os osteócitos seriam mais apropriados como um caráter taxonômico do que os canalículos de Williamson.

O estudo histológico das escamas de Semionotídeos, apesar de ser uma técnica muito antiga, mostrou ser um bom complemento à classificação taxonômica deste grupo, sobretudo quando utilizado sob uma análise quantitativa. Seu uso torna-se ainda mais relevante, pelo fato de algumas espécies só apresentarem escamas e, em alguns casos, muito semelhantes quanto à morfologia externa.

18. Análise Comparativa da Superfície da Ganoína das Escamas dos Semionotidae Brasileiros

A superfície externa da ganoína das escamas dos semionotídeos, quando observada em Microscópio Eletrônico de Varredura, revela a presença de uma série de pequenos relevos na forma de tubérculos arredondados, dispostos de modo aproximadamente regular (GAYET & MEUNIER, 1986). Os primeiros pesquisadores a descreverem estes tubérculos foram Ermin *et alii* (1971), estudando escamas de *Polypterus*, e Schultze (1977), analisando escamas de *Dapedium*.

Estes tubérculos apresentam certos caracteres morfológicos, como o diâmetro e a distância intertubercular, que podem ser utilizados com objetivos taxonômicos, seja para identificar famílias, gêneros e, em certos casos, até espécies (GAYET & MEUNIER, 1993). Como exemplos, podemos citar o trabalho de Gayet & Meunier (1986), onde os autores conseguiram separar as famílias Semionotidae e Lepisosteidae pelas distâncias entre os tubérculos. E, dentro dos Lepisosteidae, conseguiram diferenciar *Lepisosteus* de *Atractosteus* pelo diâmetro e pelas distâncias intertuberculares. Da mesma forma, Gayet *et alii* (1988) diagnosticaram os gêneros *Polypterus* e *Lepisosteus*, com base nas características dos tubérculos.

Com relação aos aspectos taxonômicos acima referidos, os tubérculos assumem especial importância, uma vez que em uma mesma escama, seu diâmetro é sensivelmente constante. Além disso, em um mesmo indivíduo, o diâmetro e a densidade dos tubérculos são constantes, independentemente da posição da escama no corpo (escamas do flanco, dorso e cauda, p. ex.) e independentemente de pertencer ou não à linha lateral. Acrescente-se, ainda, que em uma mesma espécie, o diâmetro e a densidade dos tubérculos não variam sobre as escamas, independente da idade do peixe (GAYET & MEUNIER, 1986).

Seguindo estas premissas, os tubérculos, de fato, são uma importante ferramenta de trabalho, sobretudo quando se tem um número amostral pequeno por espécie. Desta forma, operacionalmente, não há muita diferença em efetuar medições de diâmetro e distâncias em várias escamas por espécie, ou realizar várias medições em poucas escamas.

Gayet & Meunier (1986) utilizaram um número pequeno de amostras, ou seja, o número de indivíduos e de escamas observados variou de um a três, segundo as espécies estudadas.

Por motivos operacionais, nós utilizamos somente uma escama de cada espécie, apenas padronizando quanto à localização da mesma, ou seja, todas pertenciam à região anterior do corpo do peixe. Porém, realizamos seis imagens de cada escama, para obtermos a média e o desvio padrão da densidade dos tubérculos e inúmeras medições dos diâmetros e das distâncias intertuberculares por amostra. Das espécies de Semionotidae aqui estudadas, *L. souzai* não pôde ser analisada, devido à falta de disponibilidade de material; e "*L. igatuensis*", por não ter apresentado nenhum tubérculo na amostra estudada.

Na superfície da ganoína das escamas de *Lepidotes* e *Araripelepidotes*, encontram-se tubérculos, que apresentam uma variação em suas dimensões e nas distâncias entre eles. Neste estudo, objetivamos verificar se tais variações podem ser aplicadas para distinguir as espécies dos gêneros citados, encontradas nas bacias sedimentares brasileiras.

A análise dos dados obtidos para densidade de tubérculos, diâmetro e distância intertubercular das diferentes espécies analisadas (APÊNDICE 7, Tabela 1), demonstra, preliminarmente, um distanciamento entre *Lepidotes dixseptiensis*, *L. piauiensis* e as demais. Com base nos critérios citados, apenas estas duas espécies podem ser claramente diferenciadas entre si e em relação às outras; o grupo restante apresenta dados muito próximos. Assim, as relações discutidas a seguir, devem ser encaradas como uma tentativa de determinar critérios que permitam a melhor compreensão de alguns problemas taxonômicos apresentados pelo gênero *Lepidotes*, que deverão ser objeto de estudos complementares.

Lepidotes oliveirai, forma conhecida apenas por escamas, apresenta diâmetro de seus tubérculos e distância entre estes muito próximos àqueles encontrados em outras formas (*Araripelepidotes* e *Lepidotes* sp. "3", por exemplo). Entretanto, apesar disto, a densidade de tubérculos apresenta-se estatisticamente diferenciada das demais formas, denotando a inexistência de uma proporcionalidade direta entre as variáveis consideradas. Esta característica pode vir a ser eficiente no reconhecimento taxonômico desta espécie.

Lepidotes roxoi e *L. mawsoni* encontram-se estatisticamente sobrepostas na análise, e qualquer tentativa de diferenciá-las com base nas relações entre microtubérculos deve ser desconsiderada. No entanto, outras características morfo-histológicas, discutidas ao longo do presente trabalho, permitem a diferenciação entre estas duas espécies. A sobreposição aqui apresentada pode ser decorrente das características estruturais da camada de ganoína de ambas, pois é notória a descontinuidade dessa camada sobre a superfície da escama, tanto em *L. roxoi* quanto em *L. mawsoni*. As relações encontradas em *L. llewellyni* permitem sua inclusão nesse grupo, porém sua diferenciação está relacionada a outros fatores morfológicos já discutidos.

Quanto às formas de Semionotidae provenientes da Bacia Sergipe-Alagoas e classificadas provisoriamente como *Lepidotes* cf. *oliveirai* por Malabarba & Garcia (1990), os dados aqui apresentados diferem consideravelmente, fato que torna necessário o aprofundamento, tanto do presente estudo, quanto daquele realizado pelos autores citados.

Em relação à densidade de tubérculos na camada de ganoína, não foram encontradas referências na literatura, o que impediu análises comparativas com este dado. Existem estudos efetuados para algumas formas europeias de Semionotidae (vide APÊNDICE 7, Tabela 2), que diferem das aqui analisadas quanto às distâncias médias entre os tubérculos e são comparáveis quanto à média dos seus diâmetros, fato que se repete para Semionotidae indet. (GAYET & MEUNIER, 1993) do Neocretáceo da Bolívia. *Lepidotyle enigmatica* (MEUNIER & GAYET, 1992), também do Neocretáceo da Bolívia não apresenta qualquer similaridade no que se refere às relações entre seus tubérculos, com as formas aqui analisadas.

A diferença marcante observada entre as distâncias intertuberculares médias do material aqui analisado e dos dados de literatura poderia ser explicada de duas maneiras: ou existe um problema metodológico, isto é, os autores basearam-se na menor distância entre dois tubérculos, diferenciando-se do nosso procedimento (vide Material e Métodos); ou esta diferença existe e representaria um caráter taxonômico válido. Entretanto, como não há indicação da metodologia de tomada de medidas nos trabalhos mencionados, nem a densidade de tubérculos é mencionada, torna-se inviável explicar tal diferença

19. Dentição e Hábito Alimentar em Semionotidae

A família Semionotidae é aqui considerada como sendo composta pelos gêneros *Lepidotes*, *Semionotus*, *Araripelepidotes* e *Paralepidotus*. Destes, apenas em *Araripelepidotes* não foi constatada, até o momento, a presença de dentes. Com relação aos demais gêneros, *Lepidotes* é o que apresenta maiores estudos sobre sua dentição.

A dentição em *Lepidotes* é bem típica, com séries de dentes simples que se distribuem nos bordos distais do pré-maxilar, maxilar e dentalo-esplénial (dentes marginais); e séries compostas que revestem o vômer, palatino, pterigóide e coronóide (dentes mediais em relação aos primeiros). Os dentes marginais são geralmente estiliformes (tipo de dente apreensor); os dentes internos são mais robustos, às vezes, apresentando pedúnculos muito curtos e extremidades bastante largas e arredondadas (tipo de dente triturante). A boca é caracteristicamente pequena, com suspensório e arco hióide ligeiramente oblíquos e dirigidos para frente.

Autores antigos (AGASSIZ, 1833-1844; WOODWARD, 1895; PRIEM, 1908; SILVA SANTOS, 1945) consideravam a morfologia externa dos dentes de *Lepidotes* como um caráter evolutivo, no sentido gradista. Para estes autores, as espécies do Jurássico (p. ex., *L. elvensis* - Eojurássico; e *L. piauihyensis* - Neojurássico) não possuíam uma heterodontia muito acentuada, apresentando dentes marginais estiliformes e com pedúnculos longos, e dentes mediais com características similares, apenas com a coroa levemente arredondada. Já as espécies do Cretáceo (p. ex., *L. mawsoni* - Eocretáceo), apresentavam dentes marginais incisiformes, pedunculados, mas não estiliformes, e os dentes mediais, desprovidos de pedúnculos e representados por uma coroa semi-esférica.

A partir destas considerações, Woodward (1895) concluiu que a dentição triturante foi gradualmente modificando-se durante o Jurássico, passando de um morfótipo pedunculado para um morfótipo de coroa baixa e arredondada.

Como existem várias exceções a esta hipótese- por exemplo, *L. maximus* é uma espécie do Neojurássico e apresenta dentição fortemente triturante (JAIN, 1983, 1985), não é aconselhável considerar a variedade de tipos dentários em *Lepidotes* como um caráter evolutivo, mas sim como uma adaptação a diferentes hábitos alimentares.

Com base nas características dos dentes mediais de *Lepidotes*, Jain (1983) propôs uma classificação em três grupos dentários funcionais: “não-triturantes” (encontrados em *L. elvensis*, p. ex.) (Est. LXXIV, A), “moderadamente triturantes” (em *L.*

piauhyensis, *L. minor* e *L. notopterus* Agassiz, 1837, dentre outros) (Est. LXXIV, B) e "fortemente triturantes" (em *L. maximus* e *L. laevis*, p. ex.) (Est. LXXV, A e B).

Quanto aos aspectos histológicos, os dentes são caracterizados por apresentarem um núcleo de dentina coberto pela acrodina, e um denso colar de tecido hipermineralizado envolvendo a porção basal da coroa dentária, a ganoína, cobrindo levemente a acrodina (PEYER, 1968; ØRVIG, 1978; GHEERBRANT *et alii*, 1985). Carlson (1989) discute a natureza do colar de ganoína, o qual, dependendo da presença ou ausência de túbulos e uma matriz orgânica colágena, é referido como esmalte verdadeiro (PEYER, 1968), enamelóide (SHELLIS & MILES, 1974) ou ganoína (RICHTER, 1983). Gallo-da-Silva & Azevedo (no prelo) constataram que os grupamentos cristalinos que compõem a acrodina dos dentes triturantes de *Lepidotes*, orientam-se paralelamente entre si e perpendicularmente à superfície do dente, formando uma espécie de "franja". Este arranjo proporcionaria uma maior resistência à superfície dentária, podendo assumir função protetora semelhante à do esmalte, através da reprodução do padrão de orientação de grupamentos cristalinos do mesmo.

A partir destes dados morfo-histológicos, é possível supor que o gênero em questão possuía dois tipos básicos de hábitos alimentares.

As espécies com dentição não-triturante ou moderadamente triturante provavelmente alimentavam-se de presas um tanto pequenas e de corpo mole. Em geral, estas espécies apresentam órbitas de grandes dimensões, o que deveria proporcionar uma boa visão, facilitando a captura de presas.

As espécies com dentição fortemente triturante deveriam alimentar-se de moluscos, crustáceos e/ou braquiópodos. Para tal, observam-se algumas adaptações nos ossos do aparato mandibular, como por exemplo, um aumento da região portadora de dentes do coronóide; vômeres co-ossificados; dentalo-esplênico com sínfise alta; e porções direita e esquerda da maxila inferior firmemente suturadas, proporcionando uma superfície triturante estável e forte.

Segundo Böss (1982), a dentição triturante é adaptada e diferenciada para aumentar a eficiência do processamento do alimento. Assim, os dentes marginais seriam utilizados para arrancar o alimento do substrato. Os dentes mediais que, em geral, formam um pavimento e são separados dos marginais por um diastema, normalmente apresentam

pequenos tubérculos. Estes tubérculos fixariam a presa em sua superfície, para triturá-la mais lentamente, porém com maior eficácia.

Em relação ao gênero *Semionotus*, destacaríamos apenas o trabalho de Olsen & McCune (1991), por ser o único que apresenta, ainda que de forma resumida, maiores detalhes sobre a dentição deste táxon.

Segundo estes autores, há presença de dentes nas seguintes estruturas anatômicas: pré-maxilar, maxilar, vômer, dermopalatino, ectopterigóide, dentalo-esplênial, pré-articular e paresfenóide. De um modo geral, são dentes pequenos, pouco numerosos e estiliformes, por vezes muito finos, pontiagudos e recurvados, em função de sua localização.

Histologicamente, apresentam padrão similar ao de *Lepidotus*, em especial os dentes vomerianos. São constituídos por um núcleo de dentina, um capuz de acrodina bem desenvolvido e um distinto colar de ganoína, pobre em matriz orgânica.

Embora possua uma ampla distribuição paleobiogeográfica, o gênero *Semionotus* é mais abundante e diversificado em depósitos lacustres do Supergrupo Newark no leste da América do Norte (McCUNE, 1986). Nestes lagos, deveria alimentar-se de pequenos animais de corpo mole.

Quanto ao gênero monotípico *Paralepidotus* (a única espécie conhecida é *Paralepidotus ornatus*), os dentes estão presentes no vômer, dermopalatino, dentalo-esplênial e coronóide. O maxilar e o pré-maxilar são aparentemente edentados.

Tintori (1996) elaborou uma detalhada revisão deste gênero, abordando não só os aspectos morfológicos e taxonômicos, como também questões paleoambientais e paleoecológicas. Este autor destacou algumas importantes modificações ao longo da ontogenia, dentre as quais a dentição. Segundo ele, os indivíduos jovens apresentam dentes com coroa alta, possuindo um tubérculo apical; enquanto nos adultos, a coroa dentária é baixa e semi-esférica, com superfície oclusal completamente lisa. A análise histológica deste tubérculo apical revelou a presença de uma camada de acrodina tegmentar (*sensu* ØRVIG, 1978), tal como em outros semionotídeos (BONI, 1937).

Esta mudança na dentição está associada também a uma mudança na dieta alimentar. Os jovens não eram completamente durófagos como os adultos, porém possuíam corpo mais delgado, sendo nadadores mais velozes. Sua dentição não era suficientemente forte para quebrar conchas de moluscos, mas deveria ser capaz de

quebrar exoesqueleto de crustáceos nectônicos. Os adultos, de corpo mais pesado, e dentição fortemente triturante, alimentava-se, provavelmente, de moluscos bentônicos (TINTORI, 1996).

As modificações na dentição implicaram, ainda, em uma mudança no *habitat*, com os indivíduos passando das águas rasas de um ambiente marinho a águas mais profundas, com associação de bancos de moluscos. Tal estágio era atingido entre 250-300mm de comprimento padrão, e os dentes adquiriam uma forma estritamente triturante.

O fato da dentição ser desconhecida em *Araripelepidotes* dificultava, em parte, a interpretação de seu hábito alimentar. Entretanto Thies (1996), ao realizar um estudo detalhado da morfologia dos ossos das maxilas deste peixe, afirmou que a ausência do processo coronóide na maxila inferior e de dentes orais, assim como a presença de um dentalo-esplênico com porção anterior muito delicada, indicariam que *Araripelepidotes* não poderia realizar movimentos rápidos com as maxilas para capturar presas grandes e velozes, tampouco deveria ter uma mordida poderosa, própria para durofagia. Por outro lado, este gênero apresenta, de acordo com Lauder (1980, 1982), duas feições típicas de animal sugador: maxilar móvel e presença de interopérculo. Estas estruturas, associadas à musculatura e a outros complexos anatômicos, atuavam no controle do fluxo de água no interior da cavidade oral (THIES, *op. cit.*).

Através de comparações morfológicas estabelecidas entre *Araripelepidotes* e as formas atuais do gênero *Cyprinus* Blainville, 1818, considerando as dimensões similares do corpo, abertura da boca relativamente pequena e a presença de maxilas edentadas, Thies (*op. cit.*) sugeriu que a dieta alimentar de ambos deveria ser semelhante, consistindo de pequenos invertebrados, tais como larvas de insetos, ostracódeos e moluscos. Esta hipótese concordaria parcialmente com o fato dos fósseis de *Araripelepidotes* serem mais abundantes, segundo Maisey (1991), nas concreções calcárias da Formação Santana ricas em ostracódeos.

A presença de escamas ganóides, imbricadas pelo sistema de articulação “peg-and-socket”, não proporcionava uma ampla flexibilidade ao corpo de *Araripelepidotes*. Desta forma, este gênero deveria ser representado por peixes de nado lento, vivendo em recantos de água calmas, provavelmente em um mar não muito profundo.

De um modo geral, observa-se que quanto maior o focinho, os peixes apresentam dentes mais finos (estiliformes), podendo alimentar-se de pequenos peixes ou

outros animais de corpo mole. Por outro lado, quanto menor o focinho, os indivíduos possuem, em sua maioria, dentes triturantes, apresentando a malacofagia como hábito alimentar. Com base nestes pressupostos, Gallo-da-Silva & Cavalcanti (1997) efetuaram um estudo preliminar aplicando a morfometria geométrica à variação da forma do corpo em várias espécies de Semionotidae (*Araripelepidotes temnurus*, *Lepidotes elvensis*, *L. laevis*, *L. piauihyensis*, *L. roxoi*, *Paralepidotus ornatus*, *Semionotus elegans*, *Semionotus* cf. *robustus* e *Semionotus* sp.), a fim de verificar a presença de alterações morfológicas no focinho destes peixes.

Este estudo teve como base a análise de deformações relativas (ROHLF, 1993), que foi executada com as coordenadas x-y de nove marcos anatômicos, definidos com base na morfologia externa e homólogos entre as espécies (Fig. 35). Detalhes computacionais sobre este método podem ser encontrados em BOOKSTEIN (1991) e ROHLF (*op. cit.*). As deformações foram obtidas através do programa TPSRelw de F.J. Rohlf, utilizando-se a configuração média dos grupos (Fig. 36) como configuração de referência. Tal procedimento é recomendado por Bookstein (1996) por permitir a melhor aproximação possível dos espécimens no espaço da forma.

A análise dos diagramas de deformação relativa permitiu a diferenciação de duas espécies de *Lepidotes* (*L. laevis* e *L. elvensis*), com a primeira espécie apresentando um maior alongamento do focinho em relação à segunda (Fig. 37). Com base nos mesmos diagramas de deformação relativa, foi possível distinguir três espécies de *Lepidotes* (*L. piauihyensis*, *L. elvensis* e *L. roxoi*), tomando como base a inflexão do focinho em direção ventral, sendo *L. piauihyensis* a espécie que apresenta maior inflexão (Fig. 38).

Os autores, concluíram, então, que estas alterações localizadas na posição relativa do focinho dos peixes estão provavelmente relacionadas a diferenças de hábito alimentar entre as espécies consideradas.

20. Morfometria Comparada dos Semionotidae, Lepisosteidae e Amiidae pela Análise Multivariada de Redes de Trelças

Gallo-da-Silva *et alii* (1998) realizaram um trabalho de morfometria multivariada, utilizando métodos estatísticos para analisar variação e co-variação na forma em algumas espécies de Semionotidae, Lepisosteidae e Amiidae. A técnica de análise de componentes principais foi utilizada especificamente para detectar padrões de variação na forma corpórea dos peixes, bem como para determinar se as espécies poderiam ser discriminadas através de métodos de estatística multivariada, tendo como base caracteres morfométricos externos.

As famílias Semionotidae, Lepisosteidae e Amiidae não variaram muito sua morfologia externa geral, ao longo de sua trajetória evolutiva. Portanto, a forma do corpo não demonstra ser um bom caráter a ser considerado em sua evolução. Porém se observarmos algumas porções do corpo, notaremos, em especial, uma nítida modificação, quanto à forma e posição relativa da nadadeira dorsal e um alongamento da região pré-caudal (entre o limite posterior das nadadeiras dorsal e anal, e a origem da nadadeira caudal). Estes caracteres, embora de cunho fenético, quando tratados pela metodologia da morfometria multivariada, são claramente evidenciados como medidas diferenciais. As medidas que estão relacionadas às modificações foram as que apresentaram maior índice de variação no segundo e terceiro componentes principais.

A análise de componentes principais das distâncias entre os marcos anatômicos definiu três grupos e revelou que o morfoespaço ocupado pelos Semionotidae está mais próximo daquele dos Lepisosteidae do que do morfoespaço de Amiidae. Este resultado concorda parcialmente com uma das hipóteses propostas por Patterson (1973, 1994) para as relações filogenéticas dos Neopterygii. Embora estejamos trabalhando com dados quantitativos, os marcos anatômicos são pontos presumivelmente homólogos e poderão, através de um refinamento futuro do método, ser empregados, para inferências evolutivas.

No APÊNDICE 8, apresentamos uma cópia do nosso artigo, publicado nos Anais da Academia Brasileira de Ciências (1998), v. 70, n. 1, p. 117-124.

21. Considerações Filogenéticas sobre os Semionotidae

Antes de discutirmos o posicionamento sistemático dos Semionotidae, bem como suas relações filogenéticas até o nível dos Neopterygii, iniciaremos este capítulo apresentando uma classificação taxonômica simplificada, com base em Nelson (1994):

Infraclasse Neopterygii

Divisão Ginglymodi → Lepisosteidae

Divisão Halecostomi → Semionotidae† e Pycnodontiformes†

Subdivisão Halecomorphi → Amiiformes (Parasemionotídeos†, Amiidae)

Subdivisão Teleostei

Os Semionotidae constituem atualmente um grupo monofilético indubitável, embora, em trabalhos mais antigos, esta família, que se acreditava compreender cerca de 20 gêneros, era, segundo Patterson (1973), claramente não-monofilética.

Até a década 70, os semionotídeos eram incluídos, de acordo com a sistemática gradista, no grupo “Holostei”, juntamente com os lepisosteídeos e amiídeos. Patterson (*op. cit.*) considerou este grupo artificial e propôs a primeira hipótese filogenética das relações de atuais “holostei”-teleostei. O autor posicionou os Halecomorphii (incluindo *Amia*) como grupo-irmão de teleósteos, formando o clado Halecostomi, que, por sua vez, seria o grupo-irmão de Ginglymodi (incluindo *Lepisosteus*). Em relação aos semionotídeos, entretanto, o autor considerou-os como um grupo basal, ocupando uma posição incerta dentro dos Halecostomi.

Olsen (1984) reconheceu uma relação próxima entre semionotídeos e *Lepisosteus*, posicionando este clado como grupo-irmão de teleósteos. Em uma análise mais abrangente, Olsen & McCune (1991) propuseram duas hipóteses de relação filogenética para os Neopterygii: em uma delas, posicionando os Halecomorphii + Semionotiformes como o grupo-irmão de teleósteos; na outra, sugerindo que os Semionotiformes seriam o grupo-irmão de teleósteos.

Olsen & McCune (*op. cit.*) consideraram a Ordem Semionotiformes como um grupo monofilético, incluindo os semionotídeos e o grupo-irmão macrosemiídeo-lepisosteídeo. Esta ordem apresentaria as seguintes sinapomorfias: série de lacrimais anterior à série circumorbital; “epiótico” como sendo o pterótico modificado; extensão

anterior do exoccipital em volta do nervo vago; pré-maxilar com processo nasal longo; perda do opistótico; redução na ossificação etmoideana; redução da ossificação no componente endocondral da cintura peitoral; ausência de placa gular; e perda do intercalar.

Em parte concordando com as propostas de Olsen & McCune (*op. cit.*), Waschewitz & Thies (1997) afirmam que os Neopterygii compreendem alguns grupos monofiléticos, tais como macrosemiídeos, amiídeos, lepisosteídeos e picnodontídeos. Porém, segundo estes autores, existem ainda outros grupos dentro dos Neopterygii considerados para- ou polifiléticos, os parasemionotídeos, caturídeos e Semionotiformes.

Alguns trabalhos baseados em dados moleculares sugerem um possível monofiletismo para *Lepisosteus* + *Amia* (p. ex., NORMARK *et alii*, 1991; LÊ *et alii*, 1993), corroborando o grado Holostei. Tal hipótese é também em parte sustentada por caracteres morfológicos, segundo os estudos de Olsen & McCune (*op. cit.*) e Brito (1997). Entretanto, ao rever a controvérsia "Holostei", Patterson (1994) adverte que dados moleculares podem ser tão incongruentes quanto caracteres morfológicos.

Considerando especificamente a família Semionotidae, Olsen & McCune (*op. cit.*) restringiram-na somente aos gêneros *Lepidotes* e *Semionotus*, tendo como base os trabalhos de Lehman (1966) e Wenz (1967), onde os autores excluíram da referida família *Dapedium* e formas afins. Os Semionotidae, *sensu* Olsen & McCune (*op. cit.*), formam um grupo monofilético suportado por duas sinapomorfias: presença de uma fileira completa de escamas na margem dorsal e um processo bem desenvolvido, dirigido posteriormente sobre o epiótico. Tintori (1996) argumenta que *Paralepidotus* deve ser incluído nos Semionotidae por apresentar ambos os caracteres, embora as escamas desta fileira sejam inconspícuas. Da mesma forma, Wenz & Brito (1996) afirmam que *Araripelepidotes* apresenta as duas sinapomorfias, mas, como em *Paralepidotus*, estas escamas também não são conspícuas. Ao nosso ver, a família Semionotidae deve ser redefinida, compreendendo os quatro gêneros mencionados: *Lepidotes*, *Semionotus*, *Paralepidotus* e *Araripelepidotes*.

McCune (1986) afirma que os gêneros-irmãos *Lepidotes* e *Semionotus* podem ser diferenciados principalmente pelo número de placas pós-orbitais anamésticas, com o primeiro gênero apresentando um único pós-orbital, e o segundo,

com dois ou mais pós-orbitais. A autora destaca, ainda, a distinção equivocada que alguns autores mais antigos faziam entre os dois gêneros, com base no tempo geológico. Para eles, *Semionotus* era encontrado apenas em rochas triássicas, enquanto *Lepidotes*, somente em sedimentitos jurássicos.

Segundo Olsen & McCune (1991), um único pós-orbital anaméstico é um caráter derivado ao nível dos Semionotidae, e suportaria o monofiletismo do gênero *Semionotus*. Tintori (1996) afirma que as relações filogenéticas de *Paralepidotus* com *Lepidotes* e *Semionotus* não são ainda muito claras, porém considera a existência do clado *Semionotus-Paralepidotus*, com base na presença do pós-orbital único. Este clado, segundo o autor, seria o grupo-irmão de *Lepidotes*.

De acordo com Wenz (1997), os quatro gêneros de Semionotidae são diferenciados principalmente pela morfologia da maxila inferior e pelo tipo de dentição. Os gêneros *Lepidotes*, *Semionotus* e *Paralepidotus* caracterizam-se por possuírem o dentalo-esplênico com processo coronóide bem desenvolvido e por uma cobertura dérmica lateral, na maxila inferior, formada por três ossificações: dentalo-esplênico, com um longo processo ventral atingindo a extremidade posterior da maxila inferior; angular; e supra-angular. Já o gênero *Araripelepidotes*, de acordo com Thies (1996), apresenta a maxila inferior formada por ossificação única, com uma forte redução ou mesmo perda do processo coronóide. Este caráter somado à ausência de dentes orais podem ser considerados autapomorfias de *Araripelepidotes* (THIES, *op. cit.*).

Embora muito estudo já tenha sido realizado, com o objetivo de verificar as relações filogenéticas dos Neopterygii, há ainda muitas questões a serem discutidas e melhor compreendidas. Com base neste fato, realizamos um estudo preliminar sobre a filogenia dos Semionotidae, que se encontra no Capítulo 20 desta Tese.

22. Proposta para as Relações Filogenéticas dos Semionotidae

Neste Capítulo, estamos propondo um ensaio filogenético preliminar dos semionotídeos, incluindo as espécies brasileiras, com exemplares completos, ou pelo menos, exemplares com boa parte dos caracteres anatômicos preservados, bem como espécies de localidades estrangeiras, cujos espécimens puderam ser analisados. Alguns dados de literatura foram, também, utilizados.

Vários obstáculos dificultam a análise cladística dos Semionotidae e os grupos afins. Em primeiro lugar, muitos espécimens deste grupo são pobremente preservados, conhecidos, por vezes, apenas através de elementos isolados, como ossos, dentes e escamas. A anatomia dos ossos internos (por exemplo, complexo pterigóide e suspensório) da maioria dos táxons, tais como as formas do Eocretáceo do Brasil, é virtualmente desconhecida devido ao tipo de fossilização. Desta forma, não há, praticamente, nenhum conhecimento sobre a ontogenia do grupo, e obviamente não existe um grupo-externo convincente para uma análise filogenética conclusiva.

Os caracteres escolhidos para construção da matriz foram preferencialmente baseados na morfologia externa, por estarem presentes na maioria dos táxons analisados. Alguns caracteres da histologia das escamas e dentes foram também incluídos na matriz.

A análise filogenética incluindo apenas táxons extintos implica em vários problemas, dentre os quais detectar suas apomorfias. Desta forma, as sinapomorfias aqui consideradas estão estritamente ao nível da família Semionotidae, uma vez que alguns caracteres analisados podem ocorrer em outros grupos e não representarem, de fato, sinapomorfias em um nível de generalidades maior. Como exemplo, podemos citar o trabalho de Tintori (1996), onde o autor estabelece como autapomorfia do gênero *Paralepidotus* uma longa inserção da nadadeira dorsal. Tal caráter pode ser também observado em alguns Amiidae atuais (*Amia calva*) e fósseis (*Amia scutata*) (vide GRANDE, 1996), e em alguns Ophiopsidae e Macrosemiidae (vide BARTRAM, 1975, 1977). Olsen & McCune (1991) propuseram um monofiletismo para o gênero *Semionotus*, com base na presença de um pós-orbital único. Porém, esta característica também ocorre em *Paralepidotus*. Com isto a autapomorfia de *Semionotus* passou a representar uma sinapomorfia para *Semionotus* + *Paralepidotus*.

Os Semionotidae brasileiros são representados pelas espécies *Lepidotes piauihyensis*, *L. roxoi*, *L. souzai*, *L. llewellyni*, *L. mawsoni*, *L. oliveirai*, *L. dixseptiensis*, "*L. igatuensis*", *Lepidotes* sp. "1", *Lepidotes* sp. "2", *Lepidotes* sp. "3", *Lepidotes* cf. *oliveirai* e *Araripelepidotes temnurus*, todas já mencionadas ao longo deste trabalho. Destas espécies, apenas as três primeiras e a última apresentam estruturas anatômicas que permitem uma análise filogenética relativamente bem fundamentada. *Lepidotes* sp. "1" apresenta estruturas anatômicas articuladas, porém o material mostra-se um tanto fragmentado, carecendo de porções ósseas importantes na análise. Das demais espécies, apenas têm-se preservadas estruturas isoladas, como escamas, dentes e ossos desarticulados.

As espécies estrangeiras incluídas no estudo foram: *Lepidotes elvensis*, *L. gloriae*, *L. laevis*, *L. lennieri*, *L. maximus*, *Semionotus elegans* e *S. kanabensis*. A escolha destes táxons deveu-se, não só ao bom estado de conservação de seus exemplares, como também à relação paleobiogeográfica existente entre as cinco primeiras espécies, através de uma conexão marinha estabelecida durante o Neojurássico entre a Europa, América Central e América do Sul (ARRATIA, 1994). Embora tenha existido uma estreita relação entre a América do Sul e África, durante o Mesozóico, não foi possível utilizar as espécies africanas de Semionotidae nesta análise, pois estas são representadas principalmente por escamas isoladas e/ou ossos desarticulados (vide, p. ex., HUSSAKOF, 1917; WEILER, 1935 e TABASTE, 1963). Com relação ao gênero *Semionotus*, pretendia-se constatar se ele apresenta maiores afinidades filogenéticas com *Lepidotes*, conforme propuseram Olsen & McCune (1991), ou com *Paralepidotus*, de acordo com Tintori (1996).

Foram escolhidos dois gêneros para grupos-externos: o "Parasemionotidae" *Watsonulus*, uma vez que o mesmo já foi utilizado em análises cladísticas anteriores de Actinopterygii basal fósseis (OLSEN, 1984; GARDINER & SCHAEFFER, 1989; OLSEN & McCUNE, 1991; BRITO, 1997), e também por haver estudos anatômicos bastante detalhados de exemplares bem conservados do gênero em questão (LEHMAN, 1952; OLSEN, 1984); E o Semionotidae *Paralepidotus*, por ter sido considerado durante muito tempo na literatura paleontológica como um "Parasemionotidae", tendo sido incluído nos Semionotidae apenas no trabalho de Tintori (1996). Desta forma, pretendíamos testar a hipótese deste autor. Além disso, a

escolha do gênero *Paralepidotus* deveu-se também ao fato de ter sido detalhadamente estudado no trabalho mencionado, bem como pelos numerosos exemplares em bom estado de conservação.

Em uma primeira tentativa de análise filogenética, utilizando-se a metodologia cladística, construímos uma matriz de dados com 33 caracteres de diferentes complexos morfológicos e procedemos à análise no programa PAUP versão 3.1 (SWOFFORD, 1993), incluindo todas as espécies. Obtivemos 7540 árvores igualmente parcimoniosas, resultado este provavelmente relacionado à ausência de muitos dados na matriz, o que praticamente inviabilizou nossos estudos. Cabe lembrar que em análises cladísticas de táxons fósseis o número de dados ausentes é, em geral, muito grande, o que pode causar problemas de ambigüidade dos caracteres.

Desta forma, partimos para uma segunda tentativa, utilizando a mesma matriz de caracteres, porém considerando apenas os quatro táxons brasileiros com maior número de estruturas anatômicas preservadas, e os sete táxons estrangeiros (APÊNDICE 9). Nesta etapa, obtivemos duas árvores igualmente parcimoniosas (APÊNDICE 10).

Abaixo apresentaremos uma listagem com os 33 caracteres e seus estados considerados na análise, bem como sua polarização e uma breve discussão.

1. Ramo ascendente do pré-maxilar

0 - curto (cerca de 2/6 do comprimento frontal)

1 - longo (cerca de 1/2 a 1/3 do comprimento do frontal)

Woodward (1895) já apontava como uma das características do gênero *Lepidotes* o pré-maxilar com um grande ramo ascendente, encaixando em um entalhe na porção anterior do frontal. Da mesma forma, Olsen & McCune (1991) afirmam que *Semionotus*, macrosemiídeos, lepisosteídeos e *Amia* apresentam pré-maxilar com ramo ascendente longo (processo nasal, *sensu* PATTERSON, 1973). Olsen (1984) interpreta este caráter como uma sinapomorfia para lepisosteídeos, semionotídeos e macrosemiídeos. Entretanto, em, pelo menos, duas espécies de *Lepidotes* aqui analisadas (*L. piauhyensis* e *L. maximus*), bem como em *Paralepidotus* e *Acentrophorus*, o ramo ascendente é curto.

2. Região anterior do frontal

- 0 - muito estreita
- 1 - pouco estreita
- 2 - ligeiramente alargada

Dentro da família Semionotidae e, mesmo, no âmbito do alto número de espécies de *Lepidotes*, há uma grande variação na porção anterior do frontal, desde muito estreita em *L. lennieri*, carácter considerado por Wenz (1967) diagnóstico para esta espécie, a ligeiramente alargada em *L. roxoi*.

3. Relação fronto-parietal

- 0 - frontal muito maior que o parietal
- 1 - frontal aproximadamente do mesmo tamanho do parietal

Na maioria dos semionotídeos, o parietal representa cerca de 1/3 do comprimento do frontal, podendo em algumas espécies atingir proporções maiores. Como, em geral, estas proporções são constantes para uma mesma espécie, este carácter, em combinação com outros, parece útil para diagnosticar determinadas espécies (JAIN, 1983).

Em grupos mais primitivos, como alguns “paleoniscídeos” e “parasemionotídeos”, o frontal é nitidamente mais longo do que o parietal. Por outro lado, grupos filogeneticamente próximos aos semionotídeos, como Dapediidae, apresentam frontal e parietal com dimensões aproximadas, podendo, em alguns casos, até mesmo haver fusão destes ossos.

4. Relação dermopterótico-frontal

- 0 - dermopterótico articulado diretamente ao frontal
- 1 - dermopterótico separado do frontal pelo dermesfenótico

Existe um contato usual do dermopterótico com o frontal, dermesfenótico e parietal. Entretanto, observa-se que em *Araripelepidotes* o dermopterótico é

nitidamente separado do frontal pelo dermesfenótico. Segundo Maisey (1991), este parece ser um estado derivado para Semionotidae.

5. Sutura interparietal

0 - sinuosa

1 - retilínea

Em algumas espécies de *Lepidotes* e *Semionotus*, os parietais são notadamente assimétricos, devido ao tipo de sutura interparietal. Algumas formas apresentam o parietal esquerdo maior que direito, em outras ocorre o oposto. Segundo Wenz (1967), a assimetria dos parietais poderia ser explicada pela fusão da série óssea mediana com um ou com outro lado da cabeça do indivíduo. Segundo a autora, a existência de uma série óssea mediana no teto craniano primitivo dos peixes é admitida por vários autores.

6. Trajeto do canal supra-orbital

0 - percorrendo o parietal

1 - não percorrendo o parietal

O canal supra-orbital, na maioria das espécies de *Lepidotes*, atravessa o nasal, todo o frontal e prolonga-se até a metade anterior do parietal. Tal característica parece ser primitiva dentro dos Actinopterygii. Segundo Tintori (1996), nenhuma evidência da presença do canal supra-orbital foi observada no parietal de *Paralepidotus*. Da mesma forma, este canal não se prolonga no parietal de *Araripelepidotes*.

7. Dermopterótico

0 - sub-retangular, sem margens onduladas

1 - sub-retangular, com margens onduladas

Algumas espécies de *Lepidotes* e *Semionotus*, bem como *Paralepidotus*, apresentam o dermopterótico com margens notadamente onduladas. É provável que

esta feição possa representar um estado derivado para Semionotidae. Porém ainda não foi possível comprovar esta hipótese.

8. Número de ossos da série extra-escapular

0 - um par

1 - mais de um par

Um único par de extra-escapular em Halecostomi foi interpretado como uma sinapomorfia deste grupo em relação aos dois pares em lepisosteídeos (WILEY, 1976). Entretanto, a presença de um par, dois ou até três pares desta estrutura é conhecida em paleoniscóides (GARDINER, 1984) e em algumas espécies de *Lepidotes*.

9. Série circumorbital

0 - completa

1 - incompleta

Em *Semionotus* e em quase todas as espécies de *Lepidotes*, com exceção de *L. lennieri*, a série circumorbital é completa, consistindo de supra-orbitais, dermesfenótico, infra-orbitais e pós-orbitais. Segundo Wiley (1976), esta série é completa apenas nos peixes ósseos mais primitivos e em *Lepisosteus*.

10. Placas pós-orbitais

0 - pelo menos duas

1 - única

A maioria dos semionotídeos apresenta de duas a doze placas pós-orbitais anamésticas. Apenas *Semionotus* e *Paralepidotus* apresentam uma única placa, cobrindo grande parte do ramo vertical do pré-opérculo. Esta característica é única entre os semionotídeos, sendo considerada um estado derivado. Além disso, Olsen & McCune (1991) consideram este o único e principal caráter distintivo entre *Semionotus* e, seu grupo irmão, *Lepidotes*. Segundo Tintori (1996), se a presença de um pós-

orbital único é um caráter derivado de *Semionotus* e *Paralepidotus*, então este clado é o grupo-irmão de *Lepidotes* spp.

11. Infra-orbital póstero-ventral

0 - largo, atingindo a margem anterior do pré-opérculo

1 - estreito, não atingindo a margem anterior do pré-opérculo

A presença de um largo infra-orbital póstero-ventral, atingindo a margem anterior do pré-opérculo, foi considerada por Tintori (1996) como uma autapomorfia para *Paralepidotus ornatus*. Porém, uma característica similar pode ser observada em *Araripelepidotes temnurus*, sendo que neste táxon é especificamente o quinto infra-orbital que é mais desenvolvido. Em *Semionotus kanabensis* e Pholidophoridae, observa-se situação semelhante.

12. Forma do pré-opérculo

0 - sub-retangular e vertical

1 - em forma de crescente

A maioria dos Semionotidae apresenta o pré-opérculo em forma de crescente, com dois ramos, um anterior e outro vertical. Em *Araripelepidotes*, no entanto, ele apresenta uma forma sub-retangular e encontra-se em posição verticalizada. Em alguns Dapediidae e "paleoniscídeos", observa-se que o pré-opérculo encontra-se em posição quase horizontal. É possível supor que este seria o estado primitivo, passando por uma forma em meia-lua, até chegar ao estado mais derivado, encontrado em *Araripelepidotes*, considerando a ocorrência de algumas homoplasias.

13. Ramo anterior do pré-opérculo

0 - longo

1 - curto

Considerando o acima proposto, o estado primitivo seria a presença de um pré-opérculo em forma de crescente com um longo ramo anterior.

14. Posição do canal sensorial pré-opercular

0 - próximo ao bordo posterior

1 - paralelo ao bordo anterior

Este caráter foi proposto por Brito (1995, 1997) para os Aspidorhynchidae, e foi aplicado por nós aos Semionotidae. Porém, o autor considerou a posição mais posterior do canal pré-opercular como o estado derivado. Em relação aos semionotídeos, no entanto, verifica-se o oposto, considerando, principalmente o grupo-externo, bem como algumas formas mais primitivas dentro dos “paleoniscídeos”. Em nossa opinião, este caráter necessita, ainda, um melhor estudo para ser bem aplicado aos Semionotidae.

15. Processo ântero-dorsal do subopérculo

0 - curto

1 - longo

Este caráter apresenta uma grande variação dentro dos semionotídeos, por vezes podendo ser bastante longo, atingindo cerca de metade da altura do opérculo. Em alguns “paleoniscídeos” (por exemplo, *Ptycholepis* e *Boreosomus*), porém, ele pode ser bastante curto ou simplesmente não existir. É provável que este seja o estado primitivo do caráter.

16. Número de raios branquiostégios

0 - mais de oito, sendo o primeiro mais desenvolvido

1 - menos de oito, todos aproximadamente com a mesma dimensão

Os raios branquiostégios são ossos dérmicos que apresentam forma e tamanho variáveis, cuja origem pode ser atribuída aos ossos gulares laterais de peixes “paleoniscídeos” (GOSLINE, 1967). Segundo este autor, o grande número de raios

encontrado em Actinopterygii, especialmente nas formas fósseis, representa um caráter primitivo.

17. Supramaxilar

0 - ausente

1 - presente

A presença de um supramaxilar é considerada uma sinapomorfia dos Halecostomi (PATTERSON, 1973). Alguns semionotídeos apresentam supramaxilar único, mas tal característica, segundo Olsen & McCune (1991), seria primitiva para os Semionotiformes. A presença de dois supramaxilares é um caráter derivado dos teleósteos (BRITO, 1997).

18. Maxilar

0 - longo, atingindo a margem ântero-superior do angular

1 - curto, não atingindo a margem ântero-superior do angular

O maxilar é um osso longo em osteícities fósseis, diminuindo em comprimento nas formas mais modernas. Observa-se em alguns "paleoniscídeos" (*Boreosomus*, por exemplo) a presença de um longo maxilar, caráter que parece perdurar até os Amiidae.

19. Vômer

0 - ímpar ou co-ossificado

1 - par

A presença de um par de vômeres é constatada em muitos peixes primitivos. Nos demais peixes, eles se fusionam, originando um vômer único, que vai formar a porção mais anterior do palato.

Em *Semionotus elegans*, existe um par de vômeres, dentado, com dentes finos e pontudos (OLSEN & McCUNE, 1991). Já em *Lepidotes*, de um modo geral, os indivíduos jovens apresentam vômer par, enquanto que, nos adultos, esta estrutura é

ímpar ou fusionada. Segundo Thies (1989), somente a estrutura do vômer é diagnóstica para separar *Lepidotes* dos demais semionotídeos. Porém, tal caráter não pode ser considerado uma autapomorfia do gênero *Lepidotes*, uma vez que a presença de um vômer mediano também é verificada nos hipsosomáticos gêneros *Dapedium* e *Tetragonolepis* (PATTERSON, 1973; THIES, 1991).

20. Dentalo-esplênial

0 - sínfise baixa

1 - sínfise alta

Este caráter estaria mais relacionado ao tipo de alimentação dos semionotídeos (vide Capítulo 17). As espécies durófagas apresentam dentição fortemente triturante e algumas adaptações nos ossos do aparato mandibular, como por exemplo, maxila inferior com sínfise alta, proporcionando uma forte ligação entre suas porções direita e esquerda. Apenas poder-se-ia acrescentar que a sínfise é baixa em *Watsonulus* e em muitos “paleoniscídeos”.

21. Canal sensorial mandibular

0 - uma fileira de poro-canais

1 - duas fileiras de poro-canais

O dentalo-esplênial e o angular portam os poros do canal sensorial mandibular, que percorrem o bordo inferior destes ossos. Em algumas espécies de Semionotidae, observa-se uma dupla fileira de poros, sendo que uma delas, a mais superior, é restrita ao dentalo-esplênial. Segundo Wenz (1967), esta fileira dupla de poros na porção anterior do canal mandibular é relativamente constante nesta família.

Thies (1989) observou, também, em *Lepidotes glorioe* a presença de dois canais longitudinais na porção anterior do dentalo-esplênial. O autor, porém, discriminou estes canais, denominando o dorsal como canal oral, e o ventral, como canal mandibular.

22. Ornamentação dos ossos do teto craniano

- 0 - em forma de tubérculos
- 1 - em forma de rugas
- 2 - sem ornamentação

Os ossos do teto craniano dos Semionotidae apresentam uma ornamentação muito variável, não sendo possível determinar, com os conhecimentos atuais, quais seriam os estados primitivo e derivado deste caráter. Entretanto, algumas espécies podem ser claramente relacionadas pelo tipo de ornamentação ou pela ausência dela.

23. Ornamentação do aparato opercular

- 0 - em forma de tubérculos
- 1 - em forma de rugas
- 2 - sem ornamentação

A mesma proposição do item anterior pode ser aqui aplicada. Associado a outras sinapomorfias, o tipo de ornamentação dos ossos do aparato opercular pode ser útil na diagnose de algumas espécies.

24. Elevação pré-dorsal

- 0 - ausente ou moderada
- 1 - presente ou exagerada

A elevação pré-dorsal presente ou exagerada é encontrada especialmente em algumas espécies de *Lepidotes*. Nas demais espécies de Semionotidae, ela é ausente ou moderada, tal como em várias espécies de "paleoniscídeos", cuja forma do corpo é claramente fusiforme.

Tintori (1996) pôde observar diferentes estágios ontogenéticos nos espécimens de *Paralepidotus*. O autor constatou que as formas juvenis apresentam corpo fusiforme e delgado, tornando-se mais alto e apresentando a elevação pré-dorsal (a qual ele denominou "hump") nas formas adultas.

25. Escamas da margem dorsal

- 0 - inconspícuas
- 1 - conspícuas

As escamas bem desenvolvidas na margem dorsal estão presentes apenas em *Lepidotes* e *Semionotus*, sendo uma sinapomorfia para estes gêneros (OLSEN & McCUNE, 1991). Nenhum outro Neopterygii, incluindo Dapediidae, *Acentrophorus* e *Paralepidotus*, apresenta estas escamas.

Estas escamas, em Semionotidae, são bem diferenciadas das demais, sendo mais estreitas e longas, com espinhos na porção posterior e, sobretudo em *Semionotus elegans*, apresentam uma concavidade dorsal. Outras espécies de *Semionotus* têm escamas convexas e de formas variáveis.

26. Inserção da nadadeira dorsal

- 0 - logo atrás da elevação pré-dorsal até a base da nadadeira pélvica
- 1 - longa, a partir da elevação pré-dorsal até a base da nadadeira anal
- 2 - entre as nadadeiras pélvica e anal

Tintori (1996) estabeleceu como autapomorfia para o gênero *Paralepidotus* uma longa inserção da nadadeira dorsal. Nas demais espécies de Semionotidae, com exceção de *L. piauiensis*, em geral, a nadadeira dorsal está situada entre as nadadeiras peitoral e pélvica.

27. Escama pré-anal

- 0 - semicircular
- 1 - circular
- 2 - ausente

Situada anteriormente à nadadeira anal, observa-se a presença de uma ou duas escamas bem diferenciadas das demais e com formas muito variáveis. Tal escama é observada em forma bem primitivas de osteícties, sendo provável que a sua ausência seja um estado derivado do caráter.

28. Superfície da escama

- 0 - totalmente coberta por ganoína
- 1 - cobertura de ganoína não-uniforme

Observa-se, de um modo geral, que as escamas ganóides dos peixes mais primitivos apresentam uma camada de ganoína contínua sobre a superfície exposta da escama. É provável que o desaparecimento gradual da ganoína tenha sido um evento secundário, culminando na ausência total deste esmalte nas escamas dos teleósteos.

Escamas ganóides são encontradas, atualmente, apenas em primitivos Actinopterygii, tais como esturjões, “gars” e “bowfins”, mesmo assim, neste dois últimos grupos a ganoína é quase vestigial.

29. Ornamentação da ganoína das escamas

- 0 - margem posterior denteada
- 1 - em forma de rugas ou sulcos
- 2 - em forma de tubérculos

Assim como ocorre com a ornamentação dos ossos do teto craniano e do aparato opercular, a camada de ganoína das escamas dos Semionotidae apresenta uma grande variação, o que torna problemático, ainda, determinar a direção de polarização deste caráter.

30. Espessura da camada de ganoína

- 0 - fina, com poucas linhas de crescimento
- 1 - espessa, com inúmeras linhas de crescimento

Como não existem muitos trabalhos na literatura paleontológica que tratem especificamente dos aspectos histológicos das escamas dos Semionotidae, baseamos-nos, sobretudo, em nossos estudos sobre a microestrutura das escamas de *Lepidotes* e, em parte, nos estudos de Thomson & McCune (1984 a e b). Neste sentido, mesmo com a questão abordada no item 28, acreditamos que este caráter ainda precisa ser melhor avaliado.

É possível que com estudos futuros, não só da camada de ganoína, mas também das microestruturas das escamas, estes caracteres possam ser amplamente utilizados na análise filogenética dos Semionotidae.

31. Dentes

0 - marginais pouco diferentes dos internos (heterodontia abreviada)

1 - marginais muito diferentes dos internos (heterodontia acentuada)

Assim como o caráter 20, e de forma ainda mais estreita, os dentes estariam mais relacionados ao tipo de alimentação do que a um processo evolutivo. Apenas poder-se-ia acrescentar que os dentes marginais e mediais em *Watsonulus* e em alguns “paleoniscídeos”, de um modo geral, possuem morfologia muito semelhante, ou por vezes apresentam uma pequena heterodontia.

32. Camada de acrodina dos dentes

0 - acrodina tegmentar (*sensu* ØRVIG, 1978)

1 - acrodina circum-verruciforme (*sensu* ØRVIG, 1978)

A acrodina tem uma grande importância funcional nos dentes triturantes dos Semionotidae (vide Capítulo 12, item 12.2 nesta Tese) e, na maioria deles, ela se apresenta de forma tegmentar. Acreditamos que estudos mais detalhados desta característica histológica dos dentes, sobretudo do arranjo de seus grupamentos cristalinos possa ajudar, numa análise filogenética mais completa dos Semionotidae. Acrescentaríamos, apenas, que a acrodina circum-verruciforme foi detectada em alguns táxons mais primitivos, como por exemplo em *Colobodius*.

33. Placa gular

0 - presente

1 - ausente

A presença de uma ou mais placas gulares é típica de muitos “paleoniscídeos”, tanto que sua perda deve ser derivada. A perda de placas gulares

também ocorreu em muitos teleósteos modernos, *Acentrophorus* e *Hulettia* (PATTERSON, 1973; BARTRAM, 1977; SCHAEFFER & PATTERSON, 1984). Em relação a *Watsonulus* (um dos grupos-externos de nossa análise), não há placa gular; enquanto que *Paralepidotus* (o outro grupo-externo de nossa análise) manteve esta estrutura. Nenhuma espécie de *Lepidotes* apresenta placa gular. Dentro dos Semionotiformes, somente *Dapedius* e *Tetragonolepis* parecem possuir esta estrutura (WENZ, 1967).

22.1 Resultados

Os resultados desta análise, utilizando a opção “*branch and bound*” do programa PAUP 3.1, mostraram duas árvores igualmente parcimoniosas (Fig. 39), com um comprimento de 73 passos, índice de consistência de 0,52 e índice de retenção de 0,53 (APÊNDICE 10).

A topologia destas duas árvores variou em relação ao nível de resolução, principalmente quanto ao posicionamento de *Araripelepidotes*. De todos os consensos efetuados (Estrito, Semi-estrito e de Adams), o consenso de Adams (ADAMS, 1972) foi o que mais aproximou da topologia original de ambas as árvores, ressaltando a não resolução do posicionamento de *Araripelepidotes*. Segundo Amorim (1997), o consenso de Adams aproveita ao máximo os agrupamentos exibidos nos cladogramas, eliminando apenas os táxons incongruentes. Assim, quando a fonte de dúvida for apenas um táxon sobre o qual pouco se sabe ou sobre o qual os dados não são muito confiáveis, a árvore de consenso de Adams seria uma representação apropriada.

Um dos problemas pertinentes ao consenso de Adams é que alguns clados que não estavam presentes nas árvores originais podem aparecer na árvore deste consenso (SIEBERT, 1992). Além disso, os grupos formados podem não ser necessariamente monofiléticos, fato que em nossa análise mostrou-se extremamente útil, visto que não foi determinado *a priori* o monofiletismo do gênero *Lepidotes*.

Os resultados serão, então, discutidos com base no Consenso de Adams das duas topologias obtidas, apontando um total de 11 nós para 13 táxons terminais (Fig. 40).

Com estes resultados, têm-se que:

- ◆ *Paralepidotus*, inicialmente escolhido para grupo-externo foi para o grupo-interno, confirmando sua inclusão na família Semionotidae, de acordo com a proposta de Tintori (1996).
- ◆ Os Semionotidae podem ser considerados um grupo monofilético, com *Paralepidotus* e *Araripelepidotes* fazendo parte deste grupo, apresentando, pelo menos duas sinapomorfias: presença de uma fileira completa de escamas conspicuas na margem dorsal e ausência de placa gular ("sinapomorfia não-exclusiva", *sensu* DARLU & TASSY, 1993). O fato destas escamas não serem conspicuas em *Araripelepidotes* pode indicar uma reversão deste caráter.
- ◆ Os táxons (*Paralepidotus* + *Semionotus elegans*) + *S. kanabensis* formam um clado, sustentado principalmente pela presença de uma única placa pós-orbital (caráter 10), representando uma sinapomorfia para o clado e concordando com a proposta de Tintori (*op. cit.*) de monofiletismo para os dois gêneros. *Paralepidotus* + *Semionotus elegans* compartilham em estado derivado a presença de um dermopterótico com margens onduladas (caráter 7) e um processo ântero-dorsal do subopérculo longo (caráter 15).
- ◆ O gênero *Lepidotes*, nesta análise, formou um agrupamento não necessariamente monofilético, sendo suportado principalmente, ou apenas, por caracteres homoplásticos. A presença de um infra-orbital póstero-ventral estreito (caráter 11) e a posição anterior do canal pré-opercular (caráter 14) ou representam simplesiomorfias, ou "sinapomorfias não-exclusivas" (*sensu* DARLU & TASSY, *op. cit.*).

- ♦ *Lepidotes piauhyensis* aparece como a base do agrupamento *Lepidotes*, provavelmente devido à presença de, pelo menos, uma plesiomorfia (caráter 26) e uma simplesiomorfia (caráter 1).

- ♦ Dentro do grupo "*Lepidotes*", a parte *L. piauhyensis*, ocorre a formação de alguns subgrupos: um formado por *L. roxoi* + (*L. laevis* + *L. maximus*) + *L. souzai* + (*L. glorieae* + *L. elvensis*) + *L. lennieri*; outro formado por *L. roxoi* + (*L. laevis* + *L. maximus*) + *L. souzai*; e um outro por (*L. glorieae* + *L. elvensis*). O primeiro grupo é sustentado por duas prováveis sinapomorfias: ramo anterior do pré-opérculo curto (caráter 13) e raios branquiostégios pouco numerosos (caráter 16). O segundo grupo é corroborado pelos caracteres compartilhados 8 (mais de um par de extra-escapulares), 28 (cobertura de ganoína não-uniforme na superfície da escama) e 29 (camada de ganoína ornamentada com rugas e/ou tubérculos). O terceiro grupo é suportado por uma sinapomorfia (presença de duas fileiras de poro-canais no canal sensorial mandibular - caráter 21).

- ♦ As relações filogenéticas de *Araripelepidotes* não estão bem esclarecidas, aparecendo no cladograma de consenso de Adams como o táxon mais derivado. Entretanto, em uma das duas árvores obtidas, o gênero forma um clado com *Paralepidotus*, sustentado por um caráter derivado (6), duas simplesiomorfias (caracteres 17 e 25). Na outra árvore, *Araripelepidotes* forma um grupo com *L. souzai* + (*L. laevis* + *L. maximus*) + *L. roxoi*, apresentando em comum os caracteres 8, 12 (pré-opérculo sub-retangular e vertical) e 14 (posição do canal pré-opercular). Tal fato poderia ser explicado por este gênero possuir, pelo menos, duas autapomorfias: relação fronto-parietal (caráter 3) e relação dermopterótico-frontal (caráter 4).

Com base nas hipóteses levantadas neste ensaio das relações filogenéticas dos Semionotidae, nota-se que existem várias questões ainda a serem resolvidas. A principal questão, ao nosso ver, continua sendo afirmar se o gênero *Lepidotes* é ou não monofilético. Não nos foi possível ainda identificar uma única autapomorfia de *Lepidotes*, estudando o material brasileiro, nem dentro dos inúmeros trabalhos sobre a anatomia do gênero, já publicados desde Agassiz (1832). Isto não significa que não exista tal autapomorfia. É possível que esta dificuldade esteja relacionada ao fato de que muitos dos táxons classificados como *Lepidotes* possam tratar-se de outros gêneros, a exemplo do que ocorreu com *Lepidotes temnurus*, hoje *Araripelepidotes temnurus*. Entretanto, no presente estágio do conhecimento sobre *Lepidotes* e considerando as inúmeras espécies, bem como sua longa amplitude estratigráfica (Neotriássico-Neocretáceo), é mais prudente considerá-lo como um táxon parafilético, conforme já proposto por Thies (1989).

Em um outro nível de generalidade, destacaríamos o problema com a espécie *Lepidotes piauhyensis*, aparecendo nos cladogramas como um grupo basal, e com o gênero monotípico *Araripelepidotes*, até o momento sem resolução para suas relações filogenéticas. Pretendemos realizar estudos futuros, utilizando outras espécies de Semionotidae, bem como tentaremos encontrar outros caracteres morfológicos e histológicos, com objetivo de estabelecer de forma mais completa as relações filogenéticas desta família.

23. Conclusões

Os resultados obtidos neste estudo podem ser sintetizados do seguinte modo:

(1) O estudo de novos exemplares de *Lepidotes piauhyensis* permitiu a identificação de estruturas anatômicas até então desconhecidas para a espécie, destacando-se os elementos do arco hióide e do suspensório mandibular. Algumas destas estruturas são comparáveis àquelas das espécies jurássicas *L. glorieae* (Cuba) e *L. elvensis* e *L. lennieri* (Europa).

(2) Constatou-se a presença de uma provável autapomorfia para *L. piauhyensis*, que é a presença de uma lâmina óssea na porção ventral do cerato-hial anterior.

(3) A espécie *Lepidotes llewellyni* foi aqui proposta como sinônimo de *L. souzai*, uma vez que foi descrita com base em material incompleto, constituído principalmente por escamas articuladas. Estas escamas são muito semelhantes às de *L. souzai*, quanto à morfologia e à ornamentação da camada de ganoína.

(4) *Lepidotes mawsoni*, *L. oliveirai* e *L. dixseptiensis*, embora descritas no passado com base apenas em escamas, são válidas, considerando não só a morfologia externa das escamas, como também sua microestrutura e as características dos tubérculos presentes na superfície externa da ganoína.

(5) A análise histológica mostrou-se um bom método para o estudo de escamas isoladas, principalmente se as microestruturas forem submetidas a uma análise quantitativa, com testes estatísticos adequados.

(6) As características dos tubérculos (densidade, diâmetro e distância intertubercular), presentes na camada de ganoína das escamas, podem ser ferramentas importantes na diferenciação das espécies. Mesmo considerando um

número amostral pequeno, a densidade média dos tubérculos demonstra ser um caráter taxonômico diagnóstico.

(7) O estudo histológico dos dentes triturantes de *Lepidotes* sp. "2" mostrou que a orientação dos grupamentos cristalinos que formam a acrodina, provavelmente oferece maior resistência à superfície do dente, podendo assumir função protetora semelhante à do esmalte, através da reprodução do padrão de orientação de grupamentos cristalinos desta última.

(8) A metodologia de morfometria multivariada aplicada aos antigos "Holostei" mostrou que o morfoespaço ocupado pelos Semionotidae está mais próximo daquele dos Lepisosteidae do que do morfoespaço de Amiidae.

(9) *Paralepidotus* e *Araripelepidotes* devem ser incluídos no grupo monofilético Semionotidae, por apresentarem, pelo menos uma das duas sinapomorfias do grupo: presença de uma fileira de escamas conspícuas na margem dorsal e ausência de placa gular. A ausência desta fileira de escamas em *Araripelepidotes* pode representar uma perda secundária deste caráter.

(10) A família Semionotidae representa um grupo monofilético, sendo constituída por peixes altamente diversificado dentro dos Neopterygii, incluindo formas tão distintas quanto *Lepidotes roxoi* e *L. maximus*, que atingem grandes dimensões, e a pequena e derivada espécie *Araripelepidotes temnurus* do Cretáceo Médio da Bacia do Araripe.

(11) A proposta filogenética aqui apresentada mostrou que *Lepidotes* forma um agrupamento não necessariamente monofilético. Os caracteres diagnósticos deste gênero, apresentados ao longo desta Tese, ou são simplesiomórficos, ou representam "sinapomorfias não-exclusivas", ou ainda não estão presentes em todas as espécies. Porém, em combinação, eles podem ser úteis para uma pronta identificação específica.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ADAMS III, E.N. (1972) Consensus techniques and the comparison of taxonomic trees. Systematic Zoology, v. 21, p. 390-397.
- AGASSIZ, L. (1832) Untersuchungen ueber die fossilen Fische der Lias-Formation. Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefaktenkunde, p. 139-149.
- AGASSIZ, L. (1833-1844) Recherches sur les poissons fossiles. Neuchatel, Ed. Petitpierre, t. 1-5, 1420p.
- AGASSIZ, L. (1841) On the fossil fishes found by Mr. Gardner in the Province of Ceará, in the north of Brazil. Edinburgh of New Philosophical Journal, v. 30, p. 82-84.
- ALEXANDER, R. Mc.N. (1975) The chordates. Cambridge, Cambridge University Press, 480p.
- ALLPORT, S. (1860) On the discovery of some fossil remains near Bahia in South America. Proceedings of the Geological Society, v. 14, p. 263-268.
- ALMEIDA, F.F.M. (1969) Diferenciação tectônica da Plataforma Brasileira. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 23., Salvador, 1969. Anais. Salvador, SBG, v. 1, p. 29-46.
- AMEGHINO, F. (1898) Sinopsis geológico-paleontológico. In: CENSO DE LA REPÚBLICA ARGENTINA, 2., Buenos Aires, 1898. Buenos Aires, v. 1, p. 111-255.
- AMORIM, D.S. (1997) Elementos básicos de sistemática filogenética. 2.ed. Ribeirão Preto, Holos Editora e Sociedade Brasileira de Entomologia, 276p.
- ARAMBOURG, C.; BERTIN, L. (1958) Super-ordre des Holostéens et des Halecostomi (Holostei et Halecostomi). In GRASSÉ, P.-P., ed. Traité de Zoologie: Anatomie,

systematique, biologie. Paris, Masson et C^{ie} Éditeurs, Tome XIII (Agnathes et poissons: Anatomie, Éthologie, Systématique), 3^{eme} Fasc., p. 2173-2203.

ARAMBOURG, C.; SCHNEEGANS, D. (1935) Poissons fossiles du basin sedimentaire du Gabon. Annales de Paléontologie, v. 4, p. 1-24.

ARARIPE, P.T.; FEIJÓ, F.J. (1994) Bacia Potiguar. Boletim de Geociências da PETROBRAS, v. 8, n. 1, p. 127-141.

ARRATIA, G. (1994) Phylogenetic and paleogeographic relationships of the varasichthyid group (Teleostei) from the Late Jurassic of Central and South America. Revista Geologica de Chile, v. 21, n. 1, p. 119-165.

ARRATIA, G. (1996) Basal teleosts and Teleostean phylogeny. Uppsala, 318p. (PhD Thesis) - Institute of Earth Sciences, Uppsala University.

ARRATIA, G.; SCHULTZE, H.-P. (1991) Palatoquadrate and its ossifications: development and homology within osteichthyans. Journal of Morphology, Philadelphia, v. 208, p. 1-81.

ASSOCIAÇÃO BRASILEIRA DE NORMAS TÉCNICAS (1989) Referências bibliográficas: procedimento. São Paulo, ABNT, 19p. (NBR-6033).

AZEVEDO, R.P. (1991) Tectonic evolution of Brazilian Equatorial continental margin basins. London, 456p. (PhD Thesis) - Imperial College of London.

BARTRAM, A.W.H. (1975) The holostean fish genus *Ophiopsis* Agassiz. Zoological Journal of the Linnean Society, v. 56, p. 183-205.

BARTRAM, A.W.H. (1977) The Macrosemiidae, a Mesozoic family of holostean fishes. Bulletin of British Museum (Natural History), Geology, v. 29, n. 2, p. 137-234.

- BELTAN, L. (1958) Étude d'un neurocrâne de *Lepidotus* du Bathonien du Maroc. Bulletin de la Société Géologique de France, (6), VII. - 71, p. 1091-1106.
- BEURLEN, K. (1962) A Geologia da Chapada do Araripe. Anais da Academia Brasileira de Ciências, v. 34, n. 3, p. 365-370.
- BLAINVILLE, H.D. (1818) Sur les ichthyolites ou les poissons fossiles. Nouveau Dictionnaire d'Histoire Naturelle, Nouvelle édition, v. 37, p. 310-395.
- BOOKSTEIN, F.L. (1991) Morphometric tools for landmark data. Geometry and Biology. Cambridge, Cambridge University Press, 435 p.
- BOOKSTEIN, F.L. (1996) Combining the tools of geometric morphometrics. In: MARCUS, L.F.; CORTI, M.; LOY, A.; NAYLOR, G.J.P.; SLICE, D.E. eds. Advances in Morphometrics. New York, NATO ASI Series A: Life Sciences, Plenum Publishing, v. 284, p. 131-151.
- BONI, A. (1937) Vertebrati retici italiani. Memories di Recherche de la Accademia Nazionale di Lincei, serie 6, v. 6, n. 10, p. 521-719.
- BÖSS, H.-P. (1982) Locomotion and feeding in Mesozoic durophagous fishes. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen, v. 164, n. 1-2, p. 167-171.
- BRANCO, W. (1887) Beiträge zur Kenntniss der Gattung *Lepidotus*. Abhandlungen zur geologischen Specialkarte von Preussen und den Thuringischen Staaten, Bd. VII, Heft 4, p. 323-406. (Atlas: 8 Taf.).
- BRITO, I.M. (1981) Estratigrafia da Bacia do Parnaíba. II - As seqüências sedimentares superiores. Anais da Academia Brasileira de Ciências, v. 53, n. 3, p. 529-549.

- BRITO, P.M.M. (1995) Révision des Aspidorhynchidae (Pisces, Actinopterygii) du Mésozoïque: ostéologie et relations phylogénétiques. Paris, 2 v., 188p. (Thèse de Doctorat) - Museum national d'Histoire naturelle.
- BRITO, P.M. (1997) Révision des Aspidorhynchidae (Pisces, Actinopterygii) du Mésozoïque: ostéologie, relations phylogénétiques, données environnementales et biogéographiques. Geodiversitas, v. 19, n. 4, p. 681-772.
- BRITSKI, H.A.; ANDREUCCI, R.D.; MENEZES, N.A.; CARNEIRO, J. (1985) Coalescence of teeth in fishes. Revista Brasileira de Zoologia, v. 2, n. 8, p. 459-484.
- CAIXETA, J.M.; BUENO, G.V.; MAGNAVITA, L.P.; FEIJÓ, F.J. (1994) Bacias do Recôncavo, Tucano e Jatobá. Boletim de Geociências da PETROBRAS, v. 8, n. 1, p. 163-172.
- CAMPBELL, D.F. (1950) Bacia do Maranhão (Geologia). Relatório 1949 do Conselho Nacional do Petróleo, p. 81-83.
- CAMPOS, G. (1924) Notas sobre algumas localidades da costa norte e nordeste do Brasil onde se encontram os fósseis terciários e cretáceos referidos na presente monografia. Monographias do Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil, v. 4, p. 1-630.
- CARLSON, S.J. (1989) Vertebrate dental structures. In: CARTER, J.G. Skeletal biomineralization: Patterns, processes and evolutionary trends. New York, Ed. Van Nostrand Reinhold, v. 1, p. 531-556.
- CAVALCANTI, V.M.M.; VIANA, M.S.S. (1991) Considerações sobre o Cretáceo da Bacia de Iguatu, Nordeste do Brasil. Anais da Academia Brasileira de Ciências, v. 63, n. 1, p. 93.

- CIONE, A. (1987) The Late Cretaceous fauna of Los Alamitos, Patagonia, Argentina. Part I: The Fishes. Revista del Museo Argentino de Ciencias naturales "Bernardino Rivadavia", Paleontología, v. 3, n. 3, p. 111-120.
- COINEAU, Y. (1982) Comment réaliser vos dessins scientifiques, Paris, Gauthier-Villars. 237p.
- COPE, E.D. (1871) Observations on the systematic relations of the fishes. Proceedings of the American Association for the Advancement of Science, v. 20, p. 317-343.
- CORRÊA E CASTRO, R.M.; CORRÊA E CASTRO, M.M. (1987) Proposta de uma nomenclatura osteológica para Characiformes (Pisces: Ostariophysi). Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Série Zoologia, v. 3, n. 1, p.25-32.
- CRUZ, W. (1962) Geologia da faixa oeste de José de Alencar, Município de Iguatu, Ceará. Arquivos Geológicos da Universidade de Recife, v. 3, p. 11-41.
- DARLU, P.; TASSY, P. (1993) Reconstruction phylogénétique: concepts et méthodes. Paris, Masson Press.
- DECHASEAUX, C. (1935) *Lepidotus hourcqui*: nouvelle espèce du Lias de Madagascar. Bulletin de la Société Géologique de France, (5), v. 34, p. 527-533.
- DECHASEAUX, C. (1943) Contribution a l'étude du genre *Lepidotus*. Annales de Paléontologie, v. 30, p. 3-13.
- D'ERASMO, G. (1938) Ittioliti Cretacei del Brasile. Atti della reale Accademia della Società fisiche e matematiche di Napoli, (3), v. 1, n. 3, p. 1-44.
- DUARTE, L.; SILVA SANTOS, R. (1961) Novas ocorrências fossilíferas nos estados do Rio Grande do Norte e Ceará. Coleção Mossoroense, Sér. B, n. 56, p. 1-10.

- ERMIN, R.; RAU, R.; REIDEBANZ, H. (1971) Der submikroskopische Aufbau der Ganoidschuppen von *Polypterus* in Vergleich zu den Zahngeweben der Säugetiere. Biom mineralization, v. 3, p. 12-21.
- ESTRELLA, G.O. (1972) O estágio "rift" nas bacias marginais do leste brasileiro. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 25., Belém, 1972. Anais. Belém, SBG, v. 3, p. 21-28.
- FALCONI, C.M.O. (1990) Sedimentação e caracterização dos arenitos-reservatório da Formação Coqueiro Seco (Cretáceo Inferior), Campo de Pilar, Bacia Sergipe-Alagoas. Ouro Preto, 178p. (Dissertação - Mestrado) - Universidade Federal de Ouro Preto.
- FEIJÓ, F.J. (1994) Bacias de Sergipe e Alagoas. Boletim de Geociências da PETROBRAS, v. 8, n. 1, p. 149-161.
- FIGUEIREDO, F.J.; SILVA SANTOS, R. (1987) Considerações taxonômicas dos picnodontídeos da Formação Gramame (Camada de Fosfato), PE. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 10., Rio de Janeiro, 1987. Anais. Rio de Janeiro, SBP, v. 1, p. 21-35.
- GALLO-DA-SILVA, V.; AZEVEDO, S.A.K. (no prelo) Histo-morphological study of *Lepidotes* teeth (Neopterygii: Semionotidae) from the Lower Cretaceous of Brazil. Anais da Academia Brasileira de Ciências. Rio de Janeiro.
- GALLO-DA-SILVA, V.; CAVALCANTI, M.J. (1997) Application of geometric morphometrics to the study of body shape variation in †Semionotiformes (Actinopterygii: Neopterygii). In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 15., São Pedro, 1997. Boletim de Resumos. São Pedro, UNESP, p. 76.
- GALLO-DA-SILVA, V.; CAVALCANTI, M.J.; LOPES, P.R.D. (1998) Comparative morphometrics of Semionotidae, Lepisosteidae and Amiidae (Actinopterygii:

Neopterygii) by multivariate analysis of truss networks. Anais da Academia Brasileira de Ciências, v. 70, n. 1, p. 117-124.

GARCIA, A.J.V. (1991) Evolução sedimentar da seqüência pré-rift das bacias costeiras e interiores do Nordeste brasileiro. Pesquisas, v. 18, n. 1, p. 3-12.

GARDINER, B. (1984) The relationships of the palaeoniscid fishes, a review based on new specimens of *Mimia* and *Moythomasia* from the Upper Devonian of Western Australia. Bulletin of the British Museum of Natural History (Geology), v. 4, p. 239-384.

GARDINER, B.G.; SCHAEFFER, B. (1989) Interrelationships of lower actinopterygian fishes. Zoological Journal of the Linnean Society, v. 97, p. 135-187.

GAYET, M. (1982) Nouvelle extension géographique et stratigraphique du genre *Lepidotes*. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, t. 294, Série II, p. 1387-1390.

GAYET, M.; MEUNIER, F.J. (1986) Apport de l'étude de l'ornementation microscopique de la ganoïne dans la détermination de l'appartenance générique et/ou spécifique des écailles isolées. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, t. 303, Série II, n. 13, p. 1259-1262.

GAYET, M.; MEUNIER, F. (1991) First discovery of Polypteridae (Pisces, Cladistia, Polypteriformes) outside of Africa. Geobios, v. 24, n. 4, p. 463-466.

GAYET, M.; MEUNIER, F. (1993) Conséquences paléobiogéographiques et biostratigraphiques de l'identification d'écailles ganoïdes du Crétacé Supérieur et du Tertiaire Inférieur d'Amérique du Sud. Document du Laboratoire Géologique de Lyon, n. 125, p. 169-185.

- GAYET, M.; MEUNIER, F.J.; LEVRAT-CALVIAC, V. (1988) Mise en évidence des plus anciens Polypteridae dans le gisement sénonien, d'In Becetern (Niger). Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, t. 307, Série II, p. 205-210.
- GHEERBRANT, E.; MARTIN, M.; DAUPHIN, Y.; BUFFETAUT, E.; JAEGER, J.-J. (1985) Différence de microstructure dentaire entre des groupes convergents d'Actinoptérygiens mésozoïques. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, t. 300, Série II, n. 15, p. 775-778.
- GHIGNONE, J.I. (1979) Geologia dos sedimentos fanerozóicos do Estado da Bahia. In: INDA, H.A.V. Geologia e Recursos Minerais do Estado da Bahia. Salvador, Textos Básicos SME-CPM, v. 1, p. 24-117.
- GÓES, A.M.O.; FEIJÓ, F.J. (1994) Bacia do Parnaíba. Boletim de Geociências da PETROBRAS, v. 8, n. 1, p. 57-67.
- GÓES, A.M.O.; TRAVASSOS, W.A.; NUNES, K.C. (1992) Projeto Parnaíba – Reavaliação da bacia e perspectivas exploratórias. Relatório Interno da PETROBRÁS, Belém.
- GOODRICH, E.S. (1907) On the scales of fish, living and extinct, and their importance in classification. Proceedings of the Zoological Society of London, v. 197, n. 204, p. 751-774.
- GOSLINE, W.A. (1967) Reduction in branchiostegal ray number. Copeia, v. 1967, n. 1, p. 237-239.
- GRANDE, L. (1996) Using the extant *Amia calva* to test the monophyly of Mesozoic groups of fishes. In: ARRATIA, G.; VIOHL, G., eds. Mesozoic Fishes - Systematics and Paleoecology. München, Ed. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, p. 181-189.

- GROSS, W. (1935) Histologische Studien am Aussenskelett fossiler Agnathen und Fische. Palaeontographica A, v. 83, p. 1-60.
- HASUI, Y; COSTA, J.B.S.; BORGES, M.S.; ASSIS, J.F.P.; PINHEIRO, R.V.L.; BARTORELLI, A.; PIRES NETO, A.G.; MIOTO, J. A. (1991) A borda sul da Bacia do Parnaíba no Mesozóico. In: SIMPÓSIO NACIONAL DE ESTUDOS TECTÔNICOS, 3., Rio Claro, 1991. Boletim. Rio Claro, SBG - Núcleo de São Paulo, p. 93-95.
- HENNIG, W. (1966) Phylogenetic Systematics. Urbana, University of Illinois Press, 263p.
- HUSSAKOF, L. (1917) Fossil fishes collected by the American Museum Congo expedition. Bulletin of the American Museum of Natural History, v. 37, art. 27, p. 761-767.
- HUXLEY, T.H. (1880) On the applications of the laws of evolution to the arrangement of the Vertebrata. Proceedings of the Zoological Society of London, p. 649-662.
- JAIN, S.L. (1983) A review of the genus *Lepidotes* (Actinopterygii: Semionotiformes), with special reference to the species from Kota Formation (Lower Jurassic), India. Journal of the Palaeontological Society of India, v. 28, p. 7-42.
- JAIN, S.L. (1985) Some new observations on *Lepidotes maximus* (Holostei: Semionotiformes) from the German Upper Jurassic. Journal of the Palaeontological Society of India, v. 30, p. 18-25.
- JAIN, S.L.; ROBINSON, P.L. (1963) Some new specimens of the fossil fish *Lepidotes* from the English Upper Jurassic. Proceedings of the Zoological Society of London, v. 141, n. 1, p. 119-135.
- JORDAN, D.S. (1921) (1923) Peixes cretáceos do Ceará e Piauí. Monographias do Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil, v. 3, p. 1-97.

- JORDAN, D.S.; BRANNER, J.C. (1908) The Cretaceous fishes of Ceará, Brazil. Smithsonian Miscellaneous Collections, 52 Quart. Issue, v. 5, n. 1, p. 1-29.
- KLUGE, A.G.; FARRIS, J.S. (1969) Quantitative phyletics and the evolution of anurans. Systematic Zoology, v. 18, p. 1-32.
- LAUDER Jr., G.V. (1980) Evolution of the feeding mechanism in primitive actinopterygian fishes: A functional anatomical analysis of *Polypterus*, *Lepisosteus*, and *Amia*. Journal of Morphology, v. 163, p. 283-317.
- LAUDER Jr., G.V. (1982) Patterns of evolution in the feeding mechanism of actinopterygian fishes. American Zoologist, v. 22, p. 275-285.
- LÊ, H.L.V.; LECOINTRE, G.; PERASSO, R. (1993) A 28S rRNA-based phylogeny of the gnathostomes: first steps in the analysis of conflict and congruence with morphologically based cladograms. Molecular Phylogenetics and Evolution, v. 2, p. 31-51.
- LEHMAN, J.P. (1952) Étude complémentaire des Poissons de l'Eotrias de Madagascar. Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar, v. 2, serie 4, n. 6, p. 1-201.
- LEHMAN, J.P. (1966) Actinopterygii. In: PIVETEAU, J., ed. Traité de Paléontologie. Paris, Masson et C^{ie} Éditeurs, p. 1-242.
- LIMA, M.R. (1989) Fósseis do Brasil. São Paulo, T.A. Queiroz (editor), Editora da Universidade de São Paulo, 118p.
- LIMA, M.R.; CAMPOS, D.A. (1980) Palinologia dos folhelhos da fazenda Muzinho, Floriano, Piauí. Boletim do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo, v. 11, p. 149-154.

- MABESOONE, J.M.; CASTRO, C. (1975) Desenvolvimento geomorfológico do Nordeste brasileiro. Boletim do Núcleo Nordestino de Geologia, v. 3, p. 5-36.
- MADDISON, W.P.; DONOGHUE, M.J.; MADDISON, D.R. (1984): Outgroup analysis and parsimony. Systematic Zoology, v. 33, n. 1, p. 83-103.
- MAISEY, J.G. (1991) *Araripelepidotes* Silva Santos, 1985. In: MAISEY, J.G. Santana Fossils: An Illustrated Atlas. Neptune City, T.F.H. Publications, Inc., p. 117-123.
- MALABARBA, M.C.S.L.; GARCIA, A.J.V. (1990) Peixes (Semionotidae e Hybodontidae) do Jurássico e Cretáceo da Bacia Sergipe-Alagoas, Brasil. Paula-Coutiana, n. 4, p. 61-77.
- McCUNE, A.M. (1986) A revision of *Semionotus* (Pisces: Semionotidae) from the Triassic and Jurassic of Europe. Palaeontology, v. 29, Part 2, p. 213-233.
- MEDEIROS, R.A. (1990) Estratigrafia da Chapada do Araripe - o estado de arte. In: SIMPÓSIO SOBRE A BACIA DO ARARIPE E BACIAS INTERIORES DO NORDESTE, 1., Crato, 1990. Atas. Crato, SBP, p. 43-51.
- MEUNIER, F.J.; GAYET, M. (1992) Remaniement de la ganoïne chez un Semionotidae nouveau du Crétacé Supérieur de Bolivie: Intérêt paléobiologique. Geobios, Note brève, n. 25, fasc. 6, p. 767-774.
- MEUNIER, F.J.; GAYET, M. (1996) A new polypteriform from the Late Cretaceous and the middle Paleocene of South America. In: ARRATIA, G.; VIOHL, G., eds. Mesozoic Fishes - Systematics and Paleoecology. München, Ed. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, p. 95-103.
- MEUNIER, F.J.; GAYET, M.; GÉRAUDIE, J.; SIRE, J.-Y.; ZYLBERBERG, L. (1988) Données ultrastructurales sur la ganoïne du dermosquelette des Actinoptérygiens primitifs. In: TEETH REVISITED: PROCEEDINGS OF THE VIIth INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON DENTAL MORPHOLOGY, Paris, 1986. RUSSEL, D.E.; SANTORO,

- J.-P.; SIGOGNEAU-RUSSEL, D., eds. Mémoires du Museum national d'Histoire naturelle, v. 53, Série C, p. 77-83.
- MEYER, H. von (1832) Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Lepidosaurus*. Palaeologica, p. 195-208.
- MICHAEL, R. (1893) Über eine neue Lepidosteiden-Gattung aus dem oberen Keuper Oberschlesiens. Zeitschrift der Deutschen geologischen Gesellschaft, p. 710-729.
- MONTEIRO, M.C.; FARIA, R.T. (1988) Planície de maré no poço 9-MO-13-RN, Formação Jandaíra - um exemplo do passado. Relatório Interno da PETROBRÁS.
- MÜNSTER, G. von (1842) Beiträge zur Kenntnis einiger neuen seltenen Versteinerungen aus den lithographischen Schiefern in Baiern. Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefaktenkunde, v. 1842, p. 35-64.
- NELSON, J.S. (1994) Fishes of the World, New York, John Wiley & Sons, Inc., 600p.
- NICKERSON, W.S. (1893) The development of the scales of *Lepidosteus*. Bulletin of Museum Comparative Zoology, v. 24, n. 5, p. 115-139.
- NORMAN, J.R. (1963) A history of fishes. 2nd ed. London, Ernest Benn, 333p.
- NORMARK, B.B.; McCUNE, A.R.; HARRISON, R.G. (1991) Phylogenetic relationships of neopterygian fishes, inferred from mitochondrial DNA sequences. Molecular Biology and Evolution, v. 8, n. 6, p. 819-834.
- OLIVEIRA, E.B.P.M.; BEZERRA, M.A. (1995) Manual de orientação para normalização de referências bibliográficas. São Paulo, Serviço de Biblioteca, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, 12p.

- OLIVEIRA, A.I.; LEONARDOS, O.H. (1943) Geologia do Brasil. 3ª ed. Mossoró, Escola Superior de Agricultura de Mossoró, Coleção Mossoroense, v. 72, 813p.
- OLSEN, P.E. (1984) The skull and pectoral girdle of the parasemionotid fish *Watsonulus eugnathoides* from the Early Triassic Sakamena Group of Madagascar, with comments on the relationships of the holostean fishes. Journal of Vertebrate Paleontology, v. 4, p. 481-499.
- OLSEN, P.E.; McCUNE, A.R. (1991) Morphology of the *Semionotus elegans* species group from the Early Jurassic part of the Newark Supergroup of Eastern North America with comments on the family Semionotidae (Neopterygii). Journal of Vertebrate Paleontology, v. 11, n. 3, p. 269-292.
- ØRVIG, T. (1967) Phylogeny of tooth tissues: Evolution of some calcified tissues in early vertebrates. In: MILES, A.E.W., ed. Structural and chemical organization of teeth. New York, Academic Press, v. 1, p. 45-110.
- ØRVIG, T. (1978) Microstructure and growth of the dermal skeleton in fossil actinopterygian fishes: *Nephrotus* and *Colobodius*, with remarks on the dentition in other forms. Zoologica Scripta, v. 7, p. 297-326.
- PACHECO, J.A.A. (1913) Relatório da Comissão Geográfica e Geológica do Estado de São Paulo, p. 33-38.
- PATTERSON, C. (1973) Interrelationships of holosteans. In: GREENWOOD, P.M.; WILES, R.S.; PATTERSON, C., eds. Interrelationships of Fishes. Londres, Academic Press, p. 233-305.
- PATTERSON, C. (1982) Morphology and interrelationships of primitive actinopterygian fishes. American Zoologica, v. 22, p. 241-259.

- PATTERSON, C. (1994) Bony fishes. In: PROTHERO, D.R.; SCHOCH, R.M., eds. Major features of vertebrate evolution. Knoxville, The Paleontological Society and University of Tennessee Press, n. 7, p. 57-84.
- PETRI, S. (1987) Cretaceous paleogeographic maps of Brazil. Palaeogeography, Paleoclimatology, Palaeoecology, v. 59, n. 1987, p. 117-168.
- PETRI, S.; FÚLFARO, V.J. (1988) Geologia do Brasil. São Paulo, T.A. Queiroz Editor, Editora da Universidade de São Paulo, 631p.
- PEYER, B. (1968) Comparative odontology. Chicago, The University of Chicago Press, 347p.
- PINTO, I.D.; PURPER, Y. (1974) Observations on mesozoic Conchostraca from the north of Brasil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 28., Porto Alegre, 1974. Anais. Porto Alegre, SBG, v. 2, p. 305-316.
- PIVETEAU, J. (1966) Traité de Paléontologie - L'origine des vertébrés, leur expansion dans les eaux douces et le milieu marin - Actinoptérygiens, Crossoptérygiens, Dipneustes. Paris, Masson et C^{ie} Éditeurs, Tome IV, v. 3, 442p.
- POTVIN, C.; ROFF, D.A. (1993) Distribution-free and robust statistical methods: viable alternatives to parametrics statistics? Ecology, v. 74, n. 6, p. 1617-1628.
- PRIEM, F. (1908) Étude sur le genre *Lepidotus*. Annales de Paléontologie, t. III, p. 1-19.
- RAGONHA, E.W. (1984) Técnica de utilização de resina sintética na confecção de lâminas histológicas permanentes de material fóssil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 33., Rio de Janeiro, 1984. Anais. Rio de Janeiro, SBG, v. 2, p. 548-550.
- REGALI, M.S.P. (1990) Biocronoestratigrafia e paleoambiente do Eocretáceo das bacias do Araripe (CE) e Rio do Peixe (PB), NE - Brasil. In: SIMPÓSIO SOBRE A BACIA DO

ARARIPE E BACIAS INTERIORES DO NORDESTE, 1., Crato, 1990. Atas. Crato, SBP, p. 163-171.

REGAN, C.T. (1923) The skeleton of *Lepisosteus*, with remarks on the origin and evolution of the lower Neopterygian fishes. Proceedings of the Zoological Society of London, v. 1923, p. 445-461.

RICHTER, M. (1983) Ultra-estrutura de dentes de Paleoniscídeos (Pisces) do Grupo Passa Dois, RS, Brasil. Iheringia, Série Geológica, n. 8: 131-145.

RICHTER, M. (1995) Actinopterygian scale microstructure as a tool in the biostratigraphy of the Palaeozoic. Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba, tomo 60, entregas 3^a - 4^a, p. 545-553.

RICHTER, M.; SMITH, M.M. (1995) A microstructural study of the ganoine tissue of selected lower vertebrates. Zoological Journal of the Linnean Society, v. 114, p. 173-212.

ROHLF, F.J. (1993) Relative warp analysis and an example of its application to mosquito wings. In: MARCUS, L.F.; BELLO, E.; GARCÍA-VALDECASAS, A. eds. Contributions to Morphometrics. Madrid, Museo Nacional de Ciencias Naturales, p. 131-159.

ROXO, M.; LÖFGREN, A. (1936) *Lepidotus piauihyensis*, sp. nov. Notas Preliminares e Estudos, Divisão de Geologia e Mineralogia/DNPM, v. 1, p. 7-12.

SAINT-SEINE, M.P. (1949) Les poissons des calcaires lithographiques de Cerin. Nouvelles Archives du Muséum D'Histoire Naturelle de Lyon, fasc. II, p. 137-150.

SAMPAIO, A.V.; SCHALLER, H. (1968) Introdução à estratigrafia da Bacia Potiguar. Boletim Técnico da PETROBRÁS, v. 11, n. 1, p. 19-44.

- SCHAEFFER, B. (1947) Cretaceous and tertiary Actinopterygian fishes from Brazil. Bulletin of the American Museum of Natural History, v. 89, n. 1, p. 5-39.
- SCHAEFFER, B.; PATTERSON, C. (1984) Jurassic fishes from the Western United States, with comments on Jurassic fish distribution. American Museum Novitates, n. 2796, p. 1-86.
- SCHALLER, H. (1969) Revisão estratigráfica da Bacia de Sergipe/Alagoas. Boletim Técnico da PETROBRÁS, Rio de Janeiro, v. 12, n. 1, p. 21-86.
- SCHULTZE, H.-P. (1966) Morphologische und histologische Untersuchungen an Schuppen mesozoischer Actinopterygier (Übergang von Ganoid - zu Rundschuppen). Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen, v. 126, p. 232-314.
- SCHULTZE, H. -P. (1977) Ausgangsform und Entwicklung der rhombischen Schuppen der Osteichthyes (Pisces). Paläontologische Zeitschrift, v. 51, n. 3/4 p. 152-168.
- SCHULTZE, H.-P. (1996) The scales of Mesozoic actinopterygians. In: ARRATIA, G.; VIOHL, G., eds. Mesozoic Fishes - Systematics and Paleoecology. München, Ed. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, p. 83-93.
- SHELLIS, R.P.; MILES, A.E.W. (1974) Autoradiographic study of the formation of enameloid matrices in teleost fishes using tritiated amino acids. Proceedings of the Royal Society (B), v. 194, p. 253-269.
- SIEBERT, D.J. (1992) Tree statistics; trees and 'confidence'; consensus trees; alternatives to parsimony; character weighting; character conflict and its resolution. In: FOREY, P.L.; HUMPHRIES, C.J.; KITCHING, I.J.; SCOTLAND, R.W.; SIEBERT, D.J.; WILLIAMS, D.M., eds. Cladistics: a practical course in systematics. Oxford, Clarendon Press, p. 72-88.

- SILVA, O.B. (1978) Estudo do Membro Água Grande da Formação Itaparica. Relatório Interno da PETROBRÁS.
- SILVA SANTOS, R. (1945) Estudo morfológico de *Lepidotus piauhyensis*. Notas Preliminares e Estudos, Divisão de Geologia e Mineralogia/DNPM, v. 28, p. 1-18.
- SILVA SANTOS, R. (1953a) Lepidotídeos do Cretáceo da ilha de Itaparica, Estado da Bahia. Boletim da Divisão de Geologia e Mineralogia, v. 145, p. 1-26.
- SILVA SANTOS, R. (1953b) *Lepidotes llewellyni*, nova espécie, da Formação Santo Amaro, estado da Bahia. Notas Preliminares e Estudos, Divisão de Geologia e Mineralogia/DNPM, v. 67, p. 1-11.
- SILVA SANTOS, R. (1953c) Peixes triássicos dos folhelhos da fazenda Muzinho, estado do Piauí. Notas Preliminares e Estudos, Divisão de Geologia e Mineralogia/DNPM, n. 70, p. 1-4.
- SILVA SANTOS, R. (1963) Peixes do Cretácico do Rio Grande do Norte. Anais da Academia Brasileira de Ciências, v. 35, n. 1, p. 67-74.
- SILVA SANTOS, R. (1969) Sobre um *Lepidotes* da Formação Itaparica, estado da Bahia. Boletim de Geologia do Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio de Janeiro, n. 4, p. 43-46.
- SILVA SANTOS, R. (1974) A idade geológica da Formação Pastos Bons. Anais da Academia Brasileira de Ciências, v. 46, n. 3/4, p. 589-592.
- SILVA SANTOS, R. (1984) *Lepisosteus cominatoi* n.sp., da Formação Bauru, Estado de São Paulo, Brasil. Anais da Academia Brasileira de Ciências, v. 56, n. 2, p. 197-202.

- SILVA SANTOS, R. (1985) Nova conceituação taxinômica do *Lepidotes temnurus* Agassiz, do Cretáceo Inferior da Formação Santana, Nordeste do Brasil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 9., Fortaleza, 1985. Resumo das Comunicações. Fortaleza, SBP, p. 16.
- SILVA SANTOS, R. (1990) Nova conceituação genérica do *Lepidotes temnurus* Agassiz, 1841 (Pisces-Semionotidae). Anais da Academia Brasileira de Ciências, v. 62, n. 3, p. 239-249.
- SILVA SANTOS, R. (1991) Fósseis do Nordeste do Brasil: Paleoictiofáunula da Chapada do Araripe. Rio de Janeiro, Editado pela Universidade do Estado do Rio de Janeiro, 64p.
- SILVA SANTOS, R.; VOGEL, M.A.C. (1975) Considerações sobre a microestrutura das escamas de *Lepidotes* e sua aplicação na estratigrafia. Anais da Academia Brasileira de Ciências, v. 47, n. 2, p. 363.
- SILVA, V.G. (1993a) A "Coleção Cope" no Museu Nacional/UFRJ: Vertebrados fósseis da Bahia, Sergipe e Pernambuco (Brasil), e sua correlação estratigráfica. Rio de Janeiro, 171p. (Dissertação - Mestrado) - Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio de Janeiro.
- SILVA, V.G. (1993b) Classificação taxonômica e posicionamento estratigráfico de paleovertebrados da Bacia do Recôncavo. Acta Geologica Leopoldensia, v. 16, n. 38, p. 41-58.
- SILVA, V.G.; AZEVEDO, S.A.K. (1996) Um Dipnoi da Formação Brejo Santo, Eocretáceo da Chapada do Araripe, Ceará, Brasil. Acta Geologica Leopoldensia, v. 19, n. 43, p. 43-58.
- SIRE, J.-Y. (1995) Ganoine formation in the scales of primitive actinopterygian fishes, lepisosteids and polypterids. Connective Tissue Research, v. 33, n. 1-3, p. 213-222.

- SIRE, J.-Y.; MEUNIER, F.J. (1994) The canaliculi of Williamson in holostean bone (Osteichthyes, Actinopterygii): a Structural and Ultrastructural study. Acta Zoologica, v. 75, n. 3, p. 235-247.
- SIRE, J.-Y.; GÉRAUDIE, J.; MEUNIER, F.J.; ZYLBERBERG, L. (1986) Participation des cellules épidermiques à la formation de la ganoïne au cours de la régénération expérimentale des écailles de *Calamoichthys calabaricus* (Smith, 1886) (Polypteridae, Ostéichthyens). Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, t. 303, Série III, n. 14, p. 625-628.
- SLOSS, L.L. (1963) Sequences in the Cratonic Interior of North America. Bulletin of the Geological Society of America, n 74, p. 93-114.
- SMITH, A.G.; BRIDEN, J.C. (1977) Mesozoic and Cenozoic paleocontinental maps. Cambridge, Cambridge University Press, 63p.
- SOKAL, R.R.; ROHLF, F.J. (1995) Biometry: The Principles and Practice of Statistics in Biological Research. San Francisco, W.H. Freeman, 887p.
- SOUZA, S.M. (1982) Atualização da litoestratigrafia da Bacia Potiguar. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 32., Salvador, 1982. Anais. Salvador, SBG, v. 5, p. 2392-2406.
- STATSOFT (1993) STATISTICA/w User's Guide. Oklahoma, StatSoft, Inc. Tulsa, n.p.
- SWOFFORD, D.L. (1993) PAUP version 3.1, User's manual. Illinois, Illinois Natural History Survey.
- TABASTE, N. (1963) Étude de restes de poissons du Crétacé Saharien. Mémoire de l'Institut Français d'Afrique Noire, Mélanges Ichthyologiques, n. 68, p. 437-485.

- THIES, D. (1989) *Lepidotes gloriae*, sp. nov. (Actinopterygii: Semionotiformes) from the Late Jurassic of Cuba. Journal of Vertebrate Paleontology, v. 9, n. 1, p. 18-40.
- THIES, D. (1991) The osteology of the bony fish *Tetragonolepis semicincta* Bronn 1830 (Actinopterygii, †Semionotiformes) from the Early Jurassic (Lower Toarcian) of Germany. Geologica et Palaeontographica, v. 25, p. 251-297.
- THIES, D. (1996) The jaw of *Araripelepidotes temnurus* (Agassiz, 1841) (Actinopterygii, Semionotiformes) from the Early Cretaceous of Brazil. Journal of Vertebrate Paleontology, v. 16, n. 3, p. 369-373.
- THOMASSET, J. -J. (1930) Recherches sur les tissus dentaires des poissons fossiles. Archives d'Anatomie, d'Histologie et d'Embryologie, n. 11, p. 5-153.
- THOMSON, K.S.; McCUNE, A.R. (1984a) Scale structure as evidence of growth patterns in fossil semionotids fishes. Journal of Vertebrate Paleontology, v. 4, n. 3, p. 422-429.
- THOMSON, K.S.; McCUNE, A.R. (1984b) Development of the scales in *Lepisosteus* as a model for scale formation in fossil fishes. Zoological Journal of the Linnean Society, v. 82, n. 1/2, p. 73-86.
- TIBANA, P.; TERRA, G.J.S. (1981) Sequências carbonáticas do Cretáceo da Bacia Potiguar. Boletim Técnico da PETROBRÁS, v. 24, n. 3, p. 174-183.
- TINTORI, A. (1996) *Paralepidotus ornatus* (AGASSIZ 1833-43): A semionotid from the Norian (Late Triassic) of Europe. In: ARRATIA, G.; VIOHL, G., eds. Mesozoic Fishes - Systematics and Paleoecology. München, Ed. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, p. 167-179.
- VANZOLINI, P.E. (1993) Métodos estatísticos elementares em sistemática zoológica. São Paulo, Editora Hucitec, 130p.

- VIANA, C.F.; GAMA Jr., E.G.; SIMÕES, I.A.; MOURA, J.A.; FONSECA, J.R.; ALVES, R.J. (1971) Revisão estratigráfica da Bacia do Recôncavo/Tucano. Boletim Técnico da PETROBRÁS, v. 14, n. 3/4, p. 157-192.
- VOGEL, M.A.C. (1976a) Sobre um semionotídeo da Bacia de Iguatu-CE. Rio de Janeiro, 63 p. (Dissertação - Mestrado) - Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio de Janeiro.
- VOGEL, M.A.C. (1976b) Contribuição à paleontologia da Bacia de Iguatu, CE. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 29., Ouro Preto, 1976. Resumo dos Trabalhos. Ouro Preto, SBG, p. 384.
- WAGNER, A. (1863) Monographie der fossilen Fische aus den lithographischen Schiefern Bayerns. Zweite Abtheilung. Abhandlungen der Bayerischen Akademie der Wissenschaften, v. 9, n. 3, 2. Kl, p. 611-748.
- WASCHKEWITZ, J.; THIES, D. (1997) Phylogenetic position of the Semionotiformes (Osteichthyes, Actinopterygii). In: SECOND INTERNATIONAL MEETING OF MESOZOIC FISHES - SYSTEMATICS AND THE FOSSIL RECORD, Buckow, 1997. Resumos. Buckow, p. 43.
- WEILER, W. (1935) Ergebnisse der Forschungsreisen. Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägyptens. II. Wirbeltierreste der Baharije-Stufe 16. Neue Untersuchungen an der Fischresten. Abhandlungen der Bayerischen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-naturwissenschaftliche abteilung, Neue Folge, v. 32, p. 5-57.
- WENZ, S. (1967) Compléments à l'étude des poissons actinoptérygiens du Jurassique français. Cahiers de Paléontologie, Éditions du Centre National de la Recherche Scientifique, p. 1-276.
- WENZ, S. (1997) A new semionotid fish from the Lower Cretaceous of Gadoufaoua (Niger): Phylogenetic comments In: SECOND INTERNATIONAL MEETING OF MESOZOIC

FISHES - SYSTEMATICS AND THE FOSSIL RECORD, Buckow, 1997. Resumos. Buckow, p. 44.

WENZ, S.; BRITO, P.M. (1994) New data about the Lepisosteids and the Semionotids from the Early Cretaceous of Chapada do Araripe (NE Brazil): Phylogenetic implications. Anais da Academia Brasileira de Ciências, v. 66, n. 2, p. 252-253.

WENZ, S.; BRITO, P.M. (1996) New data about the lepisosteids and the semionotids from the Early Cretaceous of Chapada do Araripe (NE Brazil): Phylogenetic implications. In: ARRATIA, G.; VIOHL, G., eds. Mesozoic Fishes - Systematics and Paleoecology. München, Ed. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, p. 153-165.

WESTOLL, T.S. (1944) The Haplolepididae, a new family of late Carboniferous bony Fishes. Bulletin of the American Museum of Natural History, v. 83, p. 1-122.

WHITE, E.I.; MOY-THOMAS, J.A. (1940) Notes on the nomenclature of fossil Fishes, Pt. II. Homonyms D-L. Annals and Magazine of Natural History, ser. II, v. 6, p. 98-103.

WILEY, E.O. (1976) The phylogeny and biogeography of fossil and recent gars (Actinopterygii: Lepisosteidae). Miscellaneous Publications of the University of Kansas Museum of Natural History, v. 64, p. 1-111.

WILEY, E.O. (1981) Phylogenetics: The theory and practice of phylogenetic systematics. New York, John Wiley and Sons.

WILLIAMSON, W.C. (1849) On the microscopic structure of the scales and dermal teeth of some ganoid and placoid fish. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, v. 1, p. 435-475.

WOODWARD, A.S. (1888) Notes on some vertebrate fossils from the Province of Bahia, Brazil, collected by Joseph Mawson. Annals and Magazine of Natural History, v. 2, n. 8, p. 132-136.

- WOODWARD, A.S. (1889-1901) Catalogue of the fossil fishes in the British Museum (Natural History). London, British Museum (Natural History), Trustees of the British Museum, v. 1-4.
- WOODWARD, A.S. (1893) On the cranial osteology of the Mesozoic ganoid fishes, *Lepidotus* and *Dapedius*. Proceedings of the Zoological Society of London, v. 1893, p. 559-565.
- WOODWARD, A.S. (1895) Catalogue of the fossil fishes in the British Museum (Natural History). London, British Museum (Natural History), Trustees of the British Museum, Part III, 544 p.
- WOODWARD, A.S. (1908) On some fossil fishes discovered by Prof. Ennes de Souza in the Cretaceous Formations at Ilhéos (State of Bahia), Brazil. Quarterly Journal of the Geological Society, v. 64, p. 358-362.
- WOODWARD, A.S. (1909) Fossil fishes of the English chalk. Palaeontographical Society, Part V, p. 153-184.
- WOODWARD, A.S. (1916) The fossil fishes of the English Wealden and Purbeck Formations. Paleontographica Society, Part 1, v. 69, p. 1-26. Paleontographical Society, Monographs, London.

APÊNDICES

APÊNDICE 1

Listagem completa do material estudado

Araripelepidotes temnurus: Formação Santana, Mesocretáceo da Bacia do Araripe (Aptiano/Albiano)

Pz.DBAV.UERJ 40 e Pz.DBAV.UERJ. 39 (material-tipo)

DGM 1104-P

AMNH 11809, AMNH 11810, AMNH 11811, AMNH 11812, AMNH 11813, AMNH 11814, AMNH 11815, AMNH 11831, AMNH 11832, AMNH 11833, AMNH 11834, AMNH 11835, AMNH 12645, AMNH 12716, AMNH 13116

Lepidotes dixseptiensis: Formação Jandaíra, Grupo Apodi, Neocretáceo da Bacia Potiguar (Cenomaniano)

DGM 675-P (holótipo)

"Lepidotes iguatuensis" (*nomen nudum*): Neojurássico da Bacia de Iguatu

DGM 1060-P

Lepidotes llewellyni:

- Formação Candeias, Grupo Santo Amaro, Eocretáceo da Bacia do Recôncavo: **DGM 425-P** (material-tipo), **DGM 1130-P; MN 4377-V, MN 4378/1-V, MN 4378/2-V, MN 4378/3-V**

- Eocretáceo da Bacia do Gabão: **CM 47301**

Lepidotes mawsoni:

- formações Candeias, Maracangalha e Pojuca, Eocretáceo da Bacia do Recôncavo

BM(NH) P 5534 a, b (sintipos), **BM(NH) P 410, BM(NH) P 412, BM(NH) P 2280, BM(NH) P 7114, BM(NH) P 7712, BM(NH) P 7713, BM(NH) P 7718, BM(NH) P 7340, BM(NH) P 7341, BM(NH) P 7342, BM(NH) P 7343, BM(NH) P 7344**

MN 4361/1-V, MN 4361/2, MN 4361/3, MN 4361/4-V, MN 4362-V, MN 4363/1-V, MN 4363/2, MN 4363/3, MN 4363/4-V, MN 4364-V, MN 4365-V, MN 4366-V, MN 4367-V, MN

4368-V, MN 4369/1-V, MN 4369/2, MN 4369/3, MN 4369/4-V, MN 4370/1-V, MN 4370/2-V, MN 4370/3-V, MN 4371/1-V, MN 4371/2, MN 4371/3, MN 4371/4-V, MN 4371/5-V, MN 4372-V, MN 4373-V, MN 4374-V, MN 4375/1-V, MN 4375/2, MN 4375/3, MN 4375/4-V, MN 4376-V, MN 4377-V, MN 4379/1-V, MN 4379/2-V, MN 4379/3-V, MN 4380/1-V, MN 4380/2-V, MN 4380/3-V, MN 4380/4-V, MN 4381/1-V, MN 4381/2, MN 4381/3, MN 4381/4-V, MN 4381/5, MN 4381/6, MN 4381/7-V, MN 4381/8, MN 4381/9, MN 4381/10-V, MN 4386/1-V, MN 4386/2-V, MN 4387-V, MN 4388-V

- Eocretáceo da Bacia de Tucano: DGM 426-P

Lepidotes oliveirai: Formação Itaparica, Grupo Santo Amaro, Eocretáceo da Bacia do Recôncavo

DGM 952-P (síntipos)

Lepidotes cf. *oliveirai*: formações Bananeiras e Barra de Itiúba, respectivamente Neojurássico e Eocretáceo da Bacia Sergipe-Alagoas

MCP 3017 V, MCP 3018 V, MCP 3019 V

Lepidotes piauhyensis: Formação Pastos Bons, Neojurássico/?Eocretáceo da Bacia do Parnaíba

DGM 297-P (holótipo), DGM 291-P, DGM 292-P, DGM 293-P, DGM 294-P, DGM 295-P, DGM 296-P, DGM 901-P, DGM s/n°

Pz.DBAV.UERJ 408, Pz.DBAV.UERJ 409, Pz.DBAV.UERJ 410, Pz.DBAV.UERJ 411, Pz.DBAV.UERJ 412, Pz.DBAV.UERJ 413, Pz.DBAV.UERJ 414, Pz.DBAV.UERJ 415, Pz.DBAV.UERJ 416

AMNH 10012, AMNH 10013

MNHN s/n°

Lepidotes roxoi: formações Candeias e Maracangalha, Eocretáceo da Bacia do Recôncavo

DGM 423-P (holótipo), DGM 422-P, DGM 429-P, DGM 430-P, DGM 431-P

MN 4383-V, MN 4384-V, MN 4385-V, MN 4386/1-V, MN 4386/2-V, MN 4387-V e MN4388-V

Lepidotes souzaei: Eocretáceo da Bacia do Recôncavo

BM (NH) P 10603 (material-tipo), **BM (NH) P 10566**, **BM (NH) P 10601**

DGM 424-P

MN 4382/1-V, MN 4382/2-V, MN 4391/1-V, MN 4391/2-V

Lepidotes sp.:

- formações Maracangalha, Candeias e Pojuca, Eocretáceo da Bacia do Recôncavo: **MN 4418/1-V, MN 4418/2-V, MN 4418/3-V, MN 4418/4-V, MN 4418/5-V, MN 4418/6-V, MN 4418/7-V, MN 4418/8-V, MN 4418/9-V, MN 4418/10-V, MN 4418/11-V, MN 4418/12-V, MN 4418/13-V, MN 4418/14-V, MN 4418/15-V, MN 4418/16-V, MN 4418/17-V, MN 4419-V, MN 4471/1-V, MN 4471/2-V, MN 4475-V**

- Eocretáceo da Bacia do Recôncavo: **DGM 332-P, DGM 333-P, DGM 336-P, DGM 337-P**

- Formação Itapecuru (Neocretáceo/Eocenomaniano) da Bacia de São Luís: **MN 4358-V**

- Formação Coqueiro Seco, Eoaptiano da Bacia de Sergipe-Alagoas: **SMC - 01, 01 A**
(Coleção Particular)

As demais espécies de *Lepidotes* e de outros Semionotiformes observadas nos museus estrangeiros não serão aqui descritas, pois foge ao escopo do trabalho. Apenas serão mencionadas a título de comparação ou, mesmo, de discussão. Os exemplares foram os seguintes:

Heterolepidotes serrulatus: Eojurássico da Inglaterra (Barrow)

MNHN 10531

Lepidotes congolensis: Formação Lualaba, Neotriássico da Bacia do Congo

AMNH 6395 (holótipo), **AMNH 6389, AMNH 6390, AMNH 6391, AMNH 6392, AMNH 6393, AMNH 6394, AMNH 6396, AMNH 6397, AMNH 6398**

Lepidotes elvensis:

- Eojurássico da Alemanha (Holzmaden): **AMNH 7537; MNHN 32**

- Eojurássico da França (La Caine e Elbes): **MNHN 1961-18-1; MNHN 10527 e MNHN 10528 (holótipo: parte e contra-parte)**

Lepidotes hergetis: Jurássico da Espanha (Montsech)
MNHN 1905-22

Lepidotes laevis:

- Neojurássico da França (Cerin): **MNHN 1872-514-4, MNHN 61**

- Neojurássico da Suíça: **MNHN 1866-118 (molde)**

Lepidotes mantelli: Cretáceo da Inglaterra (Wealden)
CMNH 45

Lepidotes maximus:

- Neojurássico da Alemanha: **MNHN 1885-19; AMNH 13097 (molde)**

- Neojurássico da Suíça: **MNHN 1878-116B (molde), MNHN 1878-7 (molde), MNHN 1868-15 (1 a 6)**

Lepidotes minor: Neojurássico da Inglaterra (Purbeck)
MNHN s/nº

Lepidotes palliatus: Neojurássico da Suíça
MNHN 1878-7 (molde), MNHN 1878-116A (molde)

Lepidotes subovatus: Neojurássico da Alemanha (Solnhofen)
MNHN 1874-564 (molde)

Lepidotes undatus: Eojurássico da Alemanha (Appeinheim)
MNHN 10536 (material-tipo)

Lepidotes sp.:

- Formação Sundance, Mesojurássico (Batoniano) dos Estados Unidos: **AMNH 11440, AMNH 11441, AMNH 11442**
- Neojurássico da Alemanha (Solnhofen): **CMNH 26285**
- Eojurássico da Inglaterra (Lyme Regis): **CMNH s/nº**
- Neojurássico da Inglaterra (Kimmeridge Clay): **MNHN 1870-552, MNHN s/nº**

(?) *Lepidotes*:

- Eocretáceo da Nigéria: **AMNH 18962**
- Cretáceo da África: **AMNH 55145**
- Neojurássico da França (Cerin): **CMNH 4299**

Paralepidotus ornatus: Neotriássico (Rético) da Itália
AMNH 1029 (molde)

Pholidophorus sp.: Eojurássico da Alemanha (Holzmaden)
MNHN 26

Semionotus elegans: Formação Boonton, ?Triássico/Jurássico dos Estados Unidos
AMNH 1596

?*Semionotus robustus*: Formação Boonton, ?Triássico/Jurássico dos Estados Unidos
AMNH 613

Semionotus ovatus: Triássico de Durham
AMNH 623

APÊNDICE 2

Tabela 1: Medidas das Escamas de *Lepidotes roxoi* (em mm)

Exemplares	Comprimento da Superfície Exposta	Largura da Superfície Exposta	Espessura Máxima
DGM 423-P (anterior)	50,0	30,0	7,0
DGM 431-P (anterior)	45,66	29,88	7,3
DGM 431-P (anterior)	48,12	27,22	7,06
DGM 431-P (dorsal ou ventral)	54,92	19,77	7,04
DGM 431-P (mediana)	39,54	21,27	6,6
DGM 431-P (mediana)	37,62	20,46	6,67
DGM 431-P (mediana)	40,47	15,62	5,38
DGM 431-P (mediana)	30,83	15,34	6,42
DGM 431-P (mediana)	35,50	20,89	6,34
DGM 431-P (mediana)	32,30	18,43	7,44
DGM 431-P (mediana)	26,28	18,39	7,95
DGM 431-P (posterior)	25,70	18,61	6,68
DGM 431-P (caudal)	23,85	14,03	6,69
MN 4385-V (anterior))	—	—	8,0
MN 4386/2-V (dorsal)	38,4	17,6	2,2
MN 4387-V (dorsal)	40,6	20,2	1,0

APÊNDICE 3

Tabela 2: Medidas das Escamas de *Lepidotes mawsoni* (em mm)

Exemplares	Comprimento da Superfície Exposta	Largura da Superfície Exposta	Espessura Máxima
DGM 426-P (mediana)	28,93	18,42	6,28
DGM 426-P (mediana)	27,06	19,96	7,67
DGM 426-P (mediana)	23,97	18,02	6,50
DGM 426-P (mediana)	21,95	18,59	6,83
MN 4361/1-V (caudal)	13,11	7,43	2,41
MN 4361/2-V (caudal)	13,95	7,62	1,54
MN 4361/3-V	21,26	9,05	4,43
(dorsal ou ventral)			
MN 4361/4-V	18,28	11,79	3,76
(mediana)			
MN 4362-V (anterior)	42,67	22,19	10,44
MN 4363/1-V	28,30	18,00	5,17
(mediana)			
MN 4363/2-V	13,72	11,09	4,14
(posterior)			
MN 4363/3-V	10,81	8,09	3,68
(posterior ou caudal)			
MN 4364-V (anterior)	42,90	28,96	9,73
MN 4365-V (anterior)	45,39	28,77	6,19
MN 4366-V	16,09	12,91	4,71
(dorsal)			
MN 4367-V (anterior)	27,10	21,12	6,71
MN 4368-V	25,46	15,19	6,01
(mediana)			
MN 4369/1-V	23,03	19,12	6,82
(mediana)			
MN 4370/1-V	16,90	12,27	2,67
(posterior)			
MN 4370/2-V	22,48	17,44	5,87
(dorsal ou ventral)			
MN 4371/1-V	33,17	19,63	9,77
(anterior)			
MN 4371/2-V	36,76	16,69	11,04
(dorsal ou ventral)			
MN 4371/4-V	25,59	22,44	7,46
(dorsal ou ventral)			
MN 4372-V (mediana)	28,39	19,68	5,47
MN 4373-V (anterior)	34,58	22,93	9,32
MN 4375/1-V	26,23	16,59	7,18
(posterior)			
MN 4375/2-V	30,29	16,43	7,85
(anterior)			
MN 4375/3-V	16,16	12,03	5,42
(posterior ou caudal)			
MN 4376-V (anterior)	26,55	19,00	7,65
MN 4377-V (anterior)	19,92	14,33	4,32
MN 4377-V (dorsal ou ventral)	11,94	9,34	4,71
MN 4379/1-V (anterior)	45,89	24,82	7,71
MN 4379/2-V (anterior)	23,00	20,00	5,5

Exemplares	Comprimento da Superfície Exposta	Largura da Superfície Exposta	Espessura Máxima
MN 4379/3-V (posterior ou caudal)	14,68	15,48	4,87
MN 4380/1-V (posterior ou caudal)	20,89	15,55	5,22
MN 4380/2-V (posterior ou caudal)	15,62	14,97	3,44
MN 4381/1-V (mediana ou central)	20,76	18,54	7,95
MN 4381/2-V (mediana ou central)	29,20	21,88	7,74
MN 4381/3-V (anterior)	18,36	13,59	6,62
MN 4381/5-V (posterior ou caudal)	22,15	13,20	3,53
MN 4381/6-V (mediana)	16,65	16,20	4,43
MN 4381/7-V (caudal)	16,36	11,23	3,86
MN 4381/8-V (caudal)	15,94	10,06	2,65
MN 4381/9-V (caudal)	12,81	9,53	2,03
MN 4381/10-V (caudal)	22,15	13,20	3,53

APÊNDICE 4

Tabela 3: Medidas das Escamas de *Lepidotes oliveirai* (em mm)

Exemplares	Comprimento da Superfície Exposta	Largura da Superfície Exposta	Espessura Máxima
DGM 952-P (anterior) Síntipo	13,53	13,19	2,68
DGM 952-P (anterior) Síntipo	14,14	12,80	2,16
DGM 952-P (mediana) Síntipo	14,81	16,62	2,35
DGM 952-P (dorsal ou ventral) Síntipo	19,03	12,10	3,37
DGM 952-P (caudal) Síntipo	14,21	8,46	2,84
DGM 952-P (anterior)	15,64	14,14	2,82
DGM 952-P (anterior)	13,18	12,47	2,85
DGM 952-P (mediana)	14,31	13,22	2,63
DGM 952-P (mediana)	10,20	11,27	2,13
DGM 952-P (caudal)	13,85	9,62	2,86

Tabela 4: Medidas das Escamas de *Lepidotes dixseptiensis* (em mm)

Exemplares	Comprimento da Superfície Exposta	Largura da Superfície Exposta	Espessura Máxima
DGM 675-P (posterior)	21,5	12,5	5,8
DGM 675-P (caudal)	14,8	8,15	4,3
DGM 675-P (pós-craniana)	14,9	11,1	6,2

Tabela 5: Medidas das Escamas de "*Lepidotes igatuensis*" (em mm)

Exemplares	Comprimento da Superfície Exposta	Largura da Superfície Exposta	Espessura Máxima
DGM 1060-P (anterior)	15,0	15,0	4,0
DGM 1060-P (mediana)	15,0	14,0	4,5
DGM 1060-P (mediana)	17,0	14,0	3,0
DGM 1060-P (caudal)	8,0	6,0	3,0

APÊNDICE 5

Tabela 6: Medidas dos Dentes de *Lepidotes* sp. "2" (em mm)

EXEMPLARES	Altura Total	Altura da Coroa	Altura da Base	Diâmetro látero-medial	Diâmetro ântero-posterior	Diâmetro da zona de estreitamento	Diâmetro do capucho apical
MN 4418/1-V	4,4	3,0	1,9	5,9	4,6	—	—
MN 4418/2-V	3,5	2,4	2,0	4,9	4,7	—	—
MN 4418/3-V	3,3	2,3	1,5	5,4	5,2	—	—
MN 4418/4-V	1,9	?	?	4,9	4,4	—	—
MN 4418/5-V	4,1	2,8	2,6	5,0	3,3	—	—
MN 4418/6-V	3,4	2,6	1,7	4,9	3,9	—	—
MN 4418/7-V	3,4	2,7	1,3	4,8	3,8	—	—
MN 4418/8-V	2,8	2,6	1,0	4,8	3,7	—	—
MN 4418/9-V	3,0	1,9	1,2	4,6	4,1	—	—
MN 4418/10-V	2,7	1,8	1,5	4,1	3,8	—	—
MN 4418/11-V	3,7	2,2	1,7	4,3	3,6	—	—
MN 4418/12-V	3,1	2,3	1,1	4,1	3,8	—	—
MN 4418/13-V	3,5	1,8	2,1	4,0	3,0	—	—
MN 4418/14-V	2,6	1,7	1,2	3,5	2,7	—	—
MN 4419-V	2,7	1,8	1,2	3,3	2,7	—	—
MN 4471/1-V	5,1	?	?	3,1	3,6	2,2	2,4
MN 4471/2-V	2,7	2,1	1,0	4,0	3,4	—	—

APÊNDICE 6

Tabela 1: Tabela de Análise de Variância para o comprimento e a largura das escamas da região mediana em quatro espécies de *Lepidotes*

Variável	Soma dos Quadrados	Graus de Liberdade	Quadrado Médio	F	p
LARGURA	75,620*	3*	25,2067*	3,58648*	0,031891*
COMPRIMENTO	1247,390*	3*	415,7965*	23,20146*	0,000001*

Tabela 2: Comparação *a posteriori* entre as médias das espécies de *Lepidotes* pelo teste HSD de Tukey. As diferenças indicadas por * são significativas ao nível de $p < 0,05$

a) LARGURA

Espécies	<i>L. roxoi</i>	<i>L. mawsoni</i>	<i>L. oliveirai</i>	" <i>L. igatuensis</i> "
	M = 18,179	M = 13,703	M = 18,629	M = 14,500
<i>L. roxoi</i>				
<i>L. mawsoni</i>	0,072375			
<i>L. oliveirai</i>	0,984096	0,062162		
" <i>L. igatuensis</i> "	0,294906	0,987385	0,242870	

b) COMPRIMENTO

Espécies	<i>L. roxoi</i>	<i>L. mawsoni</i>	<i>L. oliveirai</i>	" <i>L. igatuensis</i> "
	M = 24,098	M = 13,107	M = 34,649	M = 16,000
<i>L. roxoi</i>				
<i>L. mawsoni</i>	0,003546*			
<i>L. oliveirai</i>	0,000370*	0,000176*		
" <i>L. igatuensis</i> "	0,089782	0,876213	0,000284*	

APÊNDICE 7

Tabela 1: Análise dos tubérculos na superfície externa da ganoína em uma área de 1mm², com diâmetro e distância medidos em µm

Espécies	Densidade Média com Desvio Padrão	Diâmetro	Distância
<i>Lepidotes dixseptiensis</i>	1618±122	2,2 - 5,5 (Média: 3,76)	7,4 - 9,0 (Média: 8,21)
<i>Lepidotes llewellyni</i>	1140±59	3,3 - 7,2 (Média: 4,89)	7,2 - 10,6 (Média: 9,3)
<i>Lepidotes mawsoni</i>	1255±75	4,5 - 7,8 (Média: 5,38)	6,0 - 10,0 (Média: 8,45)
<i>Lepidotes oliveirai</i>	1042±44	3,3 - 6,8 (Média: 4,74)	8,7 - 12,7 (Média: 10,5)
<i>Lepidotes piauihyensis</i>	945±46	2,9 - 5,9 (Média: 3,81)	9,0 - 12,7 (Média: 10,7)
<i>Lepidotes roxoi</i>	1200±61	3,3 - 6,4 (Média: 4,00)	6,7 - 10,0 (Média: 8,64)
<i>Lepidotes</i> sp. "3"	1382±99	3,9 - 7,0 (Média: 5,01)	8,0 - 12,5 (Média: 8,72)
<i>Araripelepidotes temnurus</i>	1134±76	3,9 - 7,8 (Média: 4,84)	7,5 - 12,4 (Média: 9,05)

Tabela 2: Dados apresentados por Meunier & Gayet (1992) e Gayet & Meunier (1993) para microtubérculos de alguns Semionotidae

Táxons	Diâmetro Médio	Distância Média
<i>Lepidotes laevis</i>	3,93	4,82
<i>Lepidotes mantelli</i>	4,66	5,02
<i>Lepidotes elvensis</i>	4,78	4,57
<i>Lepidotyle enigmatica</i>	8,85	4,54
Semionotidae indet.	4,41	4,51

APÊNDICE 8

Artigo publicado nos Anais da Academia Brasileira de Ciências.

Comparative Morphometrics of Semionotidae, Lepisosteidae and Amiidae (Actinopterygii: Neopterygii) by Multivariate Analysis of Truss Networks

VALÉRIA GALLO-DA-SILVA¹, MAURO JOSÉ CAVALCANTI²
and PAULO ROBERTO DUARTE LOPES³

¹Departamento de Biologia Animal e Vegetal, Instituto de Biologia, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Maracanã - 20559-900 Rio de Janeiro, RJ, Brasil

²Departamento de Biologia Geral, Universidade Santa Úrsula, Botafogo - 22231-040 Rio de Janeiro, RJ, Brasil

³Departamento de Ciências Biológicas, Universidade Estadual de Feira de Santana, Campus Universitário - 44031-460 Feira de Santana, BA, Brasil

Manuscript received on March 13, 1997; accepted for publication on August 18, 1997
presented by CÂNDIDO SIMÕES FERREIRA

ABSTRACT

Morphological variation among 12 fossil and recent species of Neopterygii, (*Araripalepidotes temnurus*, *Lepidotes elvensis*, *Lepidotes laevis*, *Lepidotes piauihyensis*, *Lepidotes roxoi*, *Paralepidotes ornatus*, *Semionotus elegans*, *Semionotus* cf. *S. robustus*, *Semionotus* sp., *Lepisosteus osseus*, *Lepisosteus platyrhynchus*, and *Amia calva*), was observed using multivariate statistical techniques. Shape differences among 28 specimens from the 12 species were examined for 20 morphometric characters using measurements obtained from a box-truss scheme base on 10 homologous anatomical landmarks. Principal components analysis of interlandmark distances defined by the truss protocol revealed that the Semionotidae are morphometrically more similar to the Lepisosteidae than to the Amiidae. The most important variables for separating the three families in the morphospace defined by the principal components, on the basis of their contribution to each eigenvector, were the same for all 12 species (all related to an elongation of the posterior part of the body), suggesting that the patterns of morphological variation in fossil and recent species of Neopterygii can be influenced by common factors.

Key words: multivariate morphometrics, truss networks, Semionotidae, Neopterygii.

INTRODUCTION

The artificial group known as "Holostean" comprises the families Semionotidae (entirely extinct), Lepisosteidae and Amiidae plus relative taxa, but their phylogenetic interrelationships are

still debated. Patterson (1973) proposed the first phylogenetic hypothesis of living "holostean"-teleost relationships, in where *Lepisosteus* is the sister-group of *Amia* plus Teleostei. Olsen & McCune (1991) related the semionotids to the lepisosteid-macrosemiid group, placing the *Amia-Caturus* clade as the sister group of that. Nelson (1994) did not discuss the phylogenetic relationships of these groups, but classified them as follows: Infraclass Neopterygii, Division Ginglymodii, for Lepisosteidae, Division Halecostomi, for

Corresponding author: Valéria Gallo-da-Silva
Rua São Francisco Xavier, 524, Maracanã
20559-900, Rio de Janeiro, RJ
Tel.: 587-7427 - Fax: 587-7655
E-mail: gallo@uerj.br

Semionotidae, Subdivision Halecomorphi, for Amiidae.

The "Holostean" were very abundant during the Mesozoic era, being restricted nowadays to only three genera (*Lepisosteus*, *Atractosteus* and *Amia*), inhabiting lakes and rivers of North and Central America.

Semionotids are primitive halecostome fishes, possessing a heavy body armour, formed by bony scales, and were very abundant throughout the Mesozoic. During that geologic time they successfully colonized several habitats (marine, brackish and freshwater), and had a worldwide distribution. Two genera are recognized, *Lepidotes* and *Semionotus*. After Maissey (1991), these fishes presented a "conservative anatomy", that apparently did not vary much during their period of existence. The semionotids reached up to 200 cm in length; they exhibited a fusiform body, small mouth, high predorsal body region, single dorsal fin, and a markedly heterocercal caudal fin (McCune, 1986; Thies, 1989; Nelson, 1994).

The family Lepisosteidae currently includes two extant genera (*Lepisosteus* and *Atractosteus*) and seven species (Wiley, 1976), that occur mainly in freshwater, occasionally in brackish waters and rarely in marine waters, ranging from North to Central America. The body is slender, covered by well-developed ganoid scales, and reaches up to 300 cm in length; the jaws are elongate and possess needlelike teeth; there is a single dorsal fin far back and the caudal fin is abbreviated heterocercal (Nelson, 1994). The lepisosteids show very little variation in general body form, except in the snout, which is relatively short in *Lepisosteus platostomus* Rafinesque, 1820 ("Shortnose Gar") and very long in *Lepisosteus osseus* (Linnaeus, 1758) ("Longnose Gar").

The family Amiidae comprises nowadays a single species, *Amia calva* Linnaeus, 1758, that occurs in freshwater in Eastern North America and reaches about 90 cm in length; it presents a single long dorsal fin base, and the caudal fin is abbreviated heterocercal (Nelson, 1994). The amiids also do not show remarkable variation in general body form, except in the elongated dorsal fin in *Amia calva*.

Studies of the interrelationships of the Neopterygii have been almost solely focused on morphological data (Patterson, 1973, 1994; Olsen & McCune, 1991), while some have used molecular data (Normak *et al.*, 1991; Lê *et al.*, 1993). However, no attempt has as yet been made to analyze this group using morphometric data. The aim of this study is to apply standard multivariate statistical methods to analyze variation and covariation in shape in selected species of these three families of Neopterygii fishes. Specifically, the technique of principal components analysis was used to assess patterns of body form variation, on the basis of external morphometric characters, in an attempt to throw some light on the still controversial interrelationships of this group.

MATERIALS AND METHODS

METHODS

Shape differences between 30 specimens from the 12 species available to analysis (*†Araripelepidotes temnurus* (Agassiz, 1841): DGM 1104-P; *†Lepidotes elvensis* Blainville, 1818: AMNH 7537, MNHN 1961-18-1 and MNHN 10528; *†Lepidotes laevis* Agassiz, 1837: MNHN 1872-514-4 and MNHN 1866-118; *†Lepidotes piauihyensis* Roxo & Löfgren, 1936: AMNH 10012, DGM 297-P and DGM s/n^o; *†Lepidotes roxoi* Silva Santos, 1953: DGM 423-P; *†Paralepidotes ornatus* (Agassiz, 1832): AMNH 1029; *†Semionotus elegans* Agassiz, 1832: AMNH 1596; *†Semionotus* cf. *S. robustus* (Newberry, 1888): AMNH 613; *†Semionotus* sp.: UERJ s/n^o; *Lepisosteus osseus* (Linnaeus, 1758): MNRJ 634; *Lepisosteus platyrhynchus* De Kay, 1870: USU 1473 – seven specimens; *Amia calva* Linnaeus, 1758: USU 1474 – six specimens) were examined for 20 morphometric characters using measurements obtained from a box-truss scheme based on 10 homologous anatomical landmarks (Figure 1: A, B and C).

The landmarks are: 1) tip of snout; 2) base of predorsal region; 3) insertion point of pectoral fin; 4) insertion point of dorsal fin; 5) insertion point of pelvic fin; 6) posterior base of dorsal fin; 7) inser-

Fig. 1 — Box-truss scheme of measurements used in this study. (A: Semionotidae; B: Lepisosteidae; C: Amiidae).

tion point of anal fin; 8) posterior base of anal fin; 9) inferior base of caudal lobe; 10) superior base of caudal lobe (Figure 1: A, B, and C).

All measurements were taken with Vernier calipers to the nearest 0.05 mm. The morphometric characters were measured in each individual according to Strauss & Bookstein (1982). Principal components analysis (Blackith & Reyment, 1971; Marcus, 1990; Morrison, 1990) was used to assess patterns of body form variation in the 12 species. The original values for the 20 characters were transformed to logarithms and the covariance matrix was calculated on the log-transformed data. The logarithmic transformation preserves allometries, standardizes variances, and produces a scale-invariant covariance matrix (Bookstein *et al.*, 1985). Principal components analysis computes new, uncorrelated variables from the original characters, which can be interpreted as general size and

shape factors (Blackith & Reyment, 1971; Bookstein *et al.*, 1985; Marcus, 1990).

The variation due to size is usually allocated by principal components analysis to the first principal component, while shape variation, defined as that independent of allometric size variation, is expressed by the second and third principal components. The relative weights, or factor coefficients, of each character on the second and third principal component show the contribution of each character to overall shape differences, as well as the extent of covariation among the characters. Individual specimens are scored for each principal component; plots of specimen scores on the first, second, and third principal components allow visual comparison of size and shape differences. Vector plots (Marcus, 1993) were used to graphically portray the principal directions of variation of each character within the principal components space.

All statistical analyses were performed on an IBM compatible microcomputer using NTSYS-pc version 1.8 (Rohlf, 1993).

INSTITUTIONAL ABBREVIATIONS

AMNH, American Museum of Natural History; DGM/DNPM, Setor de Paleontologia/ Departamento Nacional de Produção Mineral; MNHN, Muséum national d'Histoire naturelle; MNRJ, Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro; UERJ, Universidade do Estado do Rio de Janeiro; USU, Universidade Santa Úrsula.

RESULTS

Principal components analysis of the 12 species reveals that size contributes over 66% of the morphological variation. The first principal component (PC1) accounted for 66% of the total variation, whereas the second principal components (PC2) explained about 16% and the third about 7% (Table I). All coefficients on PC1 are positive, thus indicating that this axis can be interpreted as a general size factor. On the other side, the coefficients on the second and third principal components have both positive and negative signs and can be interpreted as shape factors (Table I).

The individual scores of semionotids and lepisosteids show slightly overlapping distributions along the shape factor when plotted in the reduced space of the first two principal components (Figure 2). Plots of the second and third principal components (PC3) present a fairly similar pattern of ordination for these two groups along the shape factors alone (Figure 3). In both diagrams, the amiids and lepisosteids form relatively tight clusters, except for a few outliers (resulting from artifacts of preservation). On the other hand, the semionotids show a greater range of variation in size and shape, reflecting the taxonomic diversity of the sample (which includes nine species in four different genera) and also, to a lesser extent, ill-preserved fossils. Based on the morphometric characters used, the results indicate the existence of clear gaps among the Semionotidae, Amiidae, and Lepisosteidae, with the lepisosteids being relatively closer to the semionotids than both are to the amiids.

TABLE I
Eigenvectors of within-group principal components analysis for the 20 morphometric characters analyzed.

Characters	PC1	PC2	PC3
D1-2	0.215	0.137	0.027
D1-3	0.180	0.101	-0.138
D2-3	0.261	-0.012	0.330
D2-4	0.201	0.327	-0.334
D2-5	0.232	0.016	0.013
D3-4	0.195	0.319	-0.258
D3-5	0.219	0.033	-0.050
D4-5	0.210	0.151	-0.173
D4-6	0.161	-0.596	-0.299
D4-7	0.237	-0.260	0.155
D5-6	0.179	-0.031	-0.293
D5-7	0.173	0.192	-0.211
D6-7	0.223	-0.172	0.003
D6-8	0.250	-0.234	0.219
D6-9	0.282	0.386	0.408
D6-10	0.264	-0.023	0.390
D7-8	0.195	-0.029	-0.164
D8-9	0.239	-0.116	-0.126
D8-10	0.260	-0.150	-0.082
D9-10	0.245	-0.076	0.020
Eigenvalue	1.045	0.264	0.110
Percent variance	66.43	16.80	7.00

The correlations between character values and the first and second principal components show a contrast between truss connections 5-7, 6-9 and 6-10, with relatively strong positive correlations, and the remaining characters, all with low positive or strong negative correlations (Figure 4). On the other hand, for PC2 and PC3 strong positive values are for connections 5-6, 5-7, 6-9, and 9-10 while all the remaining characters show negative values (Figure 5).

DISCUSSION

The Semionotidae has an important role in the discussion of actinopterygian relationships, especially the "Holostean".

Fig. 2 — Scatterplots of individual scores on principal components 1 and 2 (● = Lepisosteidae, ■ = Amiidae, ▼ = Semionotidae).

Until the seventies, the semionotids, lepisosteids, and amiids were grouped into the Holostei grade, according to a gradist view (for discussion see Patterson, 1973). The same author

discussed the validity of the Holostei group that was not considered as monophyletic. He positioned *Amia* as the sister-group to the teleosts, with remote affinities with *Lepisosteus*. Regarding the

Fig. 3 — Scatterplots of individual scores on principal components 2 and 3 (● = Lepisosteidae, ■ = Amiidae, ▼ = Semionotidae).

Fig. 4 — Vectors portraying the principal directions of character variation in the space of the first two principal components. Variables not shown are tightly clustered with D4-7 at the left side of the plot.

Fig. 5 — Vectors portraying the principal directions of character variation in the space of the second and third principal components. Variables not shown are tightly clustered with D7-8 at the middle of the plot.

semionotids, however, he left them as *incertae sedis*.

Olsen (1984) recognized a close relationship between semionotids and *Lepisosteus*, and also positioned this clade as the sister-group to the teleosts.

Olsen & McCune (1991) proposed two hypotheses of phylogenetic relationships to the Neopterygii. In the first one they regarded the halecomorphs plus Semionotiformes as the sister-group to teleosts. Alternatively they regarded the Semionotiformes as the sister-group the teleosts, in the other.

Molecular data suggest a possible monophyly for *Lepisosteus* plus *Amia* (ex. Normark *et al.*, 1991; Lê *et al.*, 1993), reinforcing the Holostei grade. However, when reviewing the "holostean" controversy, Patterson (1994) pointed out that the molecular data can be as inconclusive as the morphological data.

The Neopterygii taxa included in the present study did not vary much in their general morphology, along their evolutionary trajectories. However, some of the parts of their body show visible shape changes, such as the relative position of the dorsal fin, and a prolongation of the pre-caudal region (between the posterior limit of the dorsal and anal fins, and the origin of the caudal fin). These characters are clearly evidenced by the results of the multivariate analyses reported here. The interlandmarks distances 4-6 and 6-9 (see Figure 1), that are related to these modifications, were those showing the highest coefficients in the second and third principal components (Table I).

Principal components analysis of interlandmark distances defined three groups and revealed that the morphospaces occupied by Semionotidae are closer to that of Lepisosteidae relative to the ones of Amiidae. This result partially agrees with one of the hypotheses proposed by Patterson (1973, 1994) for the phylogenetic relationships of the Neopterygii. Although used for quantitative analyses, anatomical landmarks are presumptively homologous and thus can be employed for evolutionary inferences (Zelditch *et al.*, 1995). While truss networks appear as a very useful technique for studying size and shape differences among fos-

sil fishes, as they also proved to be useful in the multivariate morphometric analysis of living species (Bookstein *et al.*, 1985), further analyses employing more advanced geometric morphometric methods, as that proposed by Rohlf & Marcus (1993), will be necessary in order to provide a more complete understanding of the patterns of morphological variation among the Neopterygii fishes.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Diógenes de Almeida Campos and Marise Sardenberg Salgado de Carvalho (DNPM); José V. Andreata (USU); John Maisey and Ivy Rutzky (AMNH); Philippe Taquet and Sylvie Wenz (MNHN); Gustavo Nunan (MN/UFRJ) for allowing us to examine specimens under their care. We are also indebted to Ralph E. Chapman (Smithsonian Institution) for critically reading the manuscript and contributing to its improvement. Paulo M. Brito (UERJ) and Sergio Alex Azevedo (MN/UFRJ) kindly provided many valuable suggestions.

REFERENCES

- BLACKITH, R. E. & REYMENT, R. A., (1971), *Multivariate Morphometrics*. Academic Press, London, 412p.
- BOOKSTEIN, F. L.; CHERNOFF, B.; ELDER, R. L.; HUMPHRIES, J. M.; SMITH, G. R. & STRAUSS, R. E., (1985), *Morphometrics in Evolutionary Biology*. The Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Special Publication No. 15, 277p.
- LÊ, H. L. V.; LECOINTRE, G. & PERASSO, R., (1993), A 28S rRNA-based phylogeny of the gnathostomes: first steps in the analysis of conflict and congruence with morphologically based cladograms. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2: 31-51.
- MAISEY, J. G., (1991), *Araripelepidotes* Silva Santos, 1985. In: MAISEY, J. G. ed. *Santana Fossils: An Illustrated Atlas*. T.F.H. Publications, Inc., Neptune City, p. 118-123.
- MARCUS, L. F., (1990), Traditional morphometrics. In: ROHLF, F. J. & BOOKSTEIN, F. L. eds. *Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop*. The University of Michigan Museum of Zoology, Special Publication No. 2, Ann Arbor, p. 77-122.

- MARCUS, L. F., (1993), Some aspects of multivariate statistics for morphometrics. In: MARCUS, L. F.; BELLO, E. & GARCÍA-VALDECASAS, A. eds. *Contributions to Morphometrics*. Museu Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, p. 95-130.
- MCCUNE, A. R., (1986), A revision of *Semionotus* (Pisces: Semionotidae) from the Triassic and Jurassic of Europe. *Palaeontology*, **29** (2): 213-233.
- MORRISON, D. F., (1990), *Multivariate Statistical Methods*. McGraw-Hill, New York, 495p.
- NELSON, J. S., (1994), *Fishes of the World*. John Wiley & Sons, Inc., New York, 600p.
- NORMAK, B. B.; MCCUNE, A. R. & HARRISON, R. G., (1991), Phylogenetic relationships of neopterygian fishes, inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Biology and Evolution*, **8**: 819-834.
- OLSEN, P. E., (1984), The skull and pectoral girdle of the parasemionotid fish *Watsonolus eugnathoides* from the Early Triassic Sakamena Group of Madagascar with comments on the relationships of the holostean fishes. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **4**: 481-499.
- OLSEN, P. E. & MCCUNE, A. R., (1991), Morphology of the *Semionotus elegans* species group from the early Jurassic part of the Newark Supergroup of eastern North America with comments on the family Semionotidae (Neopterygii). *Journal of Vertebrate Paleontology*, **11**: 269-292.
- PATTERSON, C., (1973), Interrelationships of holosteans. In: GREENWOOD, P. H.; MILES, R. S. & PATTERSON, C. eds. *Interrelationships of Fishes*. Supplement No. 1 to the Zoological Journal of the Linnean Society, **53**. Academic Press, London, p. 233-305.
- PATTERSON, C., (1994), Bony fishes. In: PROTHERO, D. R. & SCHOCH, R. M. eds. *Major Features of Vertebrate Evolution*. No. 7. The Paleontological Society and University of Tennessee Press, Knoxville, p. 57-84.
- ROHLF, F. J., (1993), NTSYS-pc, Version 1.8. Exeter Software, Setauket, New York.
- ROHLF, F. J. & MARCUS, L. F., (1993), A revolution in morphometrics. *Trends in Ecology and Evolution*, **8**: 129-132.
- STRAUSS, R. E. & BOOKSTEIN, F. L., (1982), The truss: body form reconstruction in morphometrics. *Systematic Zoology*, **31**: 113-135.
- THIES, D., (1989), *Lepidotes gloriae*, sp. nov. (Actinopterygii: Semionotiformes) from the Late Jurassic of Cuba. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **9** (1): 18-40.
- WILEY, E. O., (1976), The phylogeny and biogeography of fossil and recent gars (Actinopterygii: Lepisosteidae). *Miscellaneous Publications of the University of Kansas Museum of Natural History*, **64**: 1-111.
- ZELDITCH, M. L.; FINK, W. L. & SWIDERSKI, D. L., (1995), Morphometrics, homology, and phylogenetics: quantified characters as synapomorphies. *Systematic Biology*, **44**: 179-189.

APÊNDICE 9

Matriz de Caracteres

1		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1	<i>Watsonulus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0
2	<i>Paralepidotus</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0
3	<i>L. piauihyensis</i>	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	1
4	<i>L. roxoi</i>	?	2	0	0	0	?	1	1	0	0	1
5	<i>L. souzai</i>	?	1	0	0	?	?	?	1	?	0	?
6	<i>Araripelepidotes</i>	?	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0
7	<i>L. gloriae</i>	1	1	0	?	0	0	1	?	?	?	?
8	<i>L. lennieri</i>	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1
9	<i>L. elvensis</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
10	<i>L. laevis</i>	1	2	0	0	1	0	0	1	0	0	1
11	<i>L. maximus</i>	0	2	0	0	?	?	0	1	0	0	1
12	<i>S. kanabensis</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
13	<i>S. elegans</i>	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1

2		12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
1	<i>Watsonulus</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
2	<i>Paralepidotus</i>	1	0	?	1	0	0	0	1	1	1	0
3	<i>L. piauihyensis</i>	1	0	1	0	0	?	1	?	0	0	0
4	<i>L. roxoi</i>	1	1	0	1	1	?	?	?	1	?	1
5	<i>L. souzai</i>	0	?	1	1	?	?	?	?	?	?	0
6	<i>Araripelepidotes</i>	0	1	0	1	1	0	1	?	0	0	2
7	<i>L. gloriae</i>	?	?	?	?	1	1	0	0	0	1	2
8	<i>L. lennieri</i>	1	1	1	0	1	1	1	?	0	0	0
9	<i>L. elvensis</i>	1	1	1	0	1	1	0	?	0	1	0
10	<i>L. laevis</i>	1	0	0	0	1	?	?	?	1	0	0
11	<i>L. maximus</i>	1	0	0	1	?	?	?	0	1	0	0
12	<i>S. kanabensis</i>	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	2
13	<i>S. elegans</i>	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	2

3		23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33
1	<i>Watsonulus</i>	2	?	?	?	?	0	?	?	0	?	0
2	<i>Paralepidotus</i>	0	0	0	1	0	0	0	?	1	0	?
3	<i>L. piauihyensis</i>	2	1	1	0	1	0	0	0	0	?	1
4	<i>L. roxoi</i>	1	1	?	2	1	1	1	0	?	?	1
5	<i>L. souzai</i>	0	1	?	?	1	1	2	1	?	?	1
6	<i>Araripelepidotes</i>	2	0	0	2	2	0	0	1	?	?	1
7	<i>L. gloriae</i>	2	0	1	2	1	0	0	?	1	?	1
8	<i>L. lennieri</i>	0	0	1	2	1	0	0	1	0	?	1
9	<i>L. elvensis</i>	2	0	1	2	1	0	0	?	1	?	1
10	<i>L. laevis</i>	0	1	1	2	1	1	1	?	1	?	1
11	<i>L. maximus</i>	0	1	1	2	?	1	1	?	1	0	?
12	<i>S. kanabensis</i>	2	0	1	2	2	0	0	0	?	?	1
13	<i>S. elegans</i>	2	0	1	2	0	0	?	0	1	0	1

APÊNDICE 10

PAUP

Phylogenetic Analysis Using Parsimony

PAUP/Mac 3.1.1

Descrição das Árvores:

Número de Árvores Encontradas = 2

Comprimento das Árvores = 73

Índice de Consistência (CI) = 0,521

Índice de Retenção (RI) = 0,533

Índice de Consistência Rescalonado (RC) = 0,278

Índice de Homoplasia (HI) = 0,479

Índice de Consistência excluindo caracteres não-informativos = 0,485

Índice de Homoplasia excluindo caracteres não-informativos = 0,515

Árvore 1

Lista de Apomorfias:

RAMO	CARÁTER	PASSOS	CI	MUDANÇA
nó_24 --> <i>Watsonulus</i>	12	1	0,333	1 ==> 0
	18	1	0,333	1 ==> 0
	33	1	1,000	1 ==> 0
nóde_24 --> nó_16	10	1	0,500	0 --> 1
	19	1	1,000	0 ==> 1
	22	1	0,500	0 ==> 2
	31	1	0,500	0 --> 1
nó_16 --> nó_15	2	1	0,500	0 --> 1
	7	1	0,250	0 --> 1
	15	1	0,333	0 ==> 1
nó_15 --> nó_14	1	1	0,333	1 --> 0
	6	1	1,000	0 ==> 1
	9	1	0,500	0 ==> 1
	17	1	1,000	1 ==> 0
	25	1	1,000	1 ==> 0
	30	1	0,333	0 --> 1
nó_14 --> <i>Paralepidotus</i>	2	1	0,500	1 --> 0
	18	1	0,333	1 ==> 0
	20	1	0,500	0 ==> 1
	21	1	0,500	0 ==> 1
	22	1	0,500	2 ==> 0
	23	1	0,500	2 ==> 0
	26	1	1,000	2 ==> 1
nó_14 --> <i>Araripelepidotes</i>	3	1	1,000	0 ==> 1
	4	1	1,000	0 ==> 1
	5	1	0,333	0 ==> 1
	7	1	0,250	1 --> 0
	8	1	0,500	0 ==> 1
	10	1	0,500	1 ==> 0
	12	1	0,333	1 ==> 0
	13	1	0,333	0 ==> 1
	16	1	0,333	0 ==> 1
	27	1	0,667	0 --> 2
nó_15 --> <i>S. elegans</i>	11	1	0,500	0 ==> 1
nó_16 --> <i>S. kanabensis</i>	16	1	0,333	0 ==> 1
	27	1	0,667	0 --> 2
nó_24 --> nó_23	11	1	0,500	0 ==> 1
	14	1	0,500	0 ==> 1
	27	1	0,667	0 --> 1
nó_23 --> <i>L. piauihyensis</i>	1	1	0,333	1 ==> 0
	24	1	0,500	0 ==> 1
	26	1	1,000	2 ==> 0

nó_23 --> nó_22	13	1	0,333	0 ==> 1
	16	1	0,333	0 ==> 1
	23	1	0,500	2 --> 0
	30	1	0,333	0 --> 1
nó_22 --> nó_21	2	1	0,500	0 ==> 1
	18	1	0,333	1 --> 0
	31	1	0,500	0 ==> 1
nó_21 --> nó_19	8	1	0,500	0 ==> 1
	15	1	0,333	0 ==> 1
	20	1	0,500	0 --> 1
	24	1	0,500	0 ==> 1
	28	1	1,000	0 ==> 1
	29	1	1,000	0 --> 1
nó_19 --> nó_18	2	1	0,500	1 ==> 2
	14	1	0,500	1 ==> 0
	30	1	0,333	1 --> 0
nó_18 --> <i>L. roxoi</i>	7	1	0,250	0 ==> 1
	22	1	0,500	0 ==> 1
	23	1	0,500	0 ==> 1
nó_18 --> nó_17	5	1	0,333	0 --> 1
	13	1	0,333	1 ==> 0
nó_17 --> <i>L. laevis</i>	15	1	0,333	1 ==> 0
nó_17 --> <i>L. maximus</i>	1	1	0,333	1 ==> 0
nó_19 --> <i>L. souzai</i>	12	1	0,333	1 ==> 0
	29	1	1,000	1 --> 2
nó_21 --> nó_20	21	1	0,500	0 ==> 1
	23	1	0,500	0 --> 2
nó_20 --> <i>L. gloriae</i>	7	1	0,250	0 ==> 1
	22	1	0,500	0 ==> 2
nó_22 --> <i>L. lennieri</i>	5	1	0,333	0 ==> 1
	9	1	0,500	0 ==> 1

Caracteres Diagnósticos:

Caráter	Nº Mínimo de Passos	Nº de Passos na Árvore	Nº Máximo de Passos	CI	RI	RC	HI
1	1	3	3	0,333	0,000	0,000	0,667
2	2	4	8	0,500	0,667	0,333	0,500
3	1	1	1	1,000	0/0	0/0	0,000
4	1	1	1	1,000	0/0	0/0	0,000
5	1	3	3	0,333	0,000	0,000	0,667
6	1	1	2	1,000	1,000	1,000	0,000
7	1	4	4	0,250	0,000	0,000	0,750
8	1	2	5	0,500	0,750	0,375	0,500
9	1	2	3	0,500	0,500	0,250	0,500
10	1	2	3	0,500	0,500	0,250	0,500
11	1	2	4	0,333	0,667	0,333	0,500
12	1	3	3	0,333	0,000	0,000	0,667
13	1	3	4	0,500	0,333	0,111	0,667
14	1	2	4	0,333	0,667	0,333	0,500
15	1	3	6	0,333	0,600	0,200	0,667
16	1	3	4	0,333	0,333	0,111	0,667
17	1	1	2	1,000	1,000	1,000	0,000
18	1	3	4	0,333	0,333	0,111	0,667
19	1	1	3	1,000	1,000	1,000	0,000
20	1	2	4	0,500	0,667	0,333	0,500
21	1	2	3	0,500	0,500	0,250	0,500
22	2	4	5	0,500	0,333	0,167	0,500
23	2	4	6	0,500	0,500	0,250	0,500
24	1	2	5	0,500	0,750	0,375	0,500
25	1	1	2	1,000	1,000	1,000	0,000
26	2	2	2	1,000	0/0	0/0	0,000
27	2	3	4	0,667	0,500	0,333	0,333
28	1	1	4	1,000	1,000	1,000	0,000
29	2	2	4	1,000	1,000	1,000	0,000
30	1	3	3	0,333	0,000	0,000	0,667
31	1	2	3	0,500	0,500	0,250	0,500
32	n/a	0	0	0/0	0/0	0/0	0/0
33	1	1	1	1,000	0/0	0/0	0,000

Mudanças no caráter 1 na Árvore 1:

Mudanças no caráter 2 na Árvore 1:

Mudanças no caráter 3 na Árvore 1:

Mudanças no caráter 4 na Árvore 1:

Mudanças no caráter 5 na Árvore 1:

Mudanças no caráter 6 na Árvore 1:

Mudanças no caráter 7 na Árvore 1:

Mudanças no caráter 8 na Árvore 1:

Mudanças no caráter 9 na Árvore 1:

Mudanças no caráter 10 na Árvore 1:

Mudanças no caráter 11 na Árvore 1:

Mudanças no caráter 12 na Árvore 1:

Phylogenetic tree of the genus *Laccophilus* based on 18S rDNA sequences. The tree shows relationships between various species, with bootstrap values indicated at the nodes. The species names are: 0 *Watsonulus*, 0 *Paralepidotus*, 0 *Araripelepidotes*, 0 *S. elegans*, 0 *S. kanabensis*, 0 *L. piauihyensis*, 1 *L. roxoi*, 0 *L. laevis*, 0 *L. maximus*, ? *L. souzai*, ? *L. gloriae*, 1 *L. elvensis*, and 1 *L. lennieri*. The tree is rooted with *Watsonulus* as the outgroup. The main clade of *Laccophilus* species is supported by a bootstrap value of 100 at the base. Within this clade, there are several sub-clades with varying bootstrap support, including a clade containing *L. roxoi*, *L. laevis*, and *L. maximus*, and another clade containing *L. souzai*, *L. gloriae*, *L. elvensis*, and *L. lennieri*.

Phylogenetic tree of the genus *L.* (Lepidodermis) based on 18S rDNA sequences. The tree shows relationships between various species, with bootstrap values indicated at the nodes. The tree is rooted with 0 *Watsonulus*. The species included are: 0 *Watsonulus*, ? *Paralepidodus*, 0 *Arairolepidotes*, 0 *S. elegans*, 0 *S. kanabensis*, 1 *L. piauihyensis*, 0 *L. roxoi*, 0 *L. laevis*, 0 *L. maximus*, 1 *L. souzai*, ? *L. gloriae*, 1 *L. elvensis*, and 1 *L. lennieri*. The tree is divided into two main groups by a dashed line, with the first group containing 0 *Watsonulus* and the second group containing the *L.* species.

Mudanças no caráter 15 na Árvore 1:

Mudanças no caráter 16 na Árvore 1:

Phylogenetic tree of the genus *Loricifer* based on 18S rDNA sequences. The tree shows relationships between various species, with bootstrap values indicated at the nodes. The species names are: *Watsonulus*, *Paralepidotus*, *Araripelepidotes*, *S. elegans*, *S. kanabensis*, *L. piauhensis*, *L. roxoi*, *L. laevis*, *L. maximus*, *L. souzai*, *L. gloriae*, *L. elvensis*, and *L. lennieri*. The tree is rooted with *Watsonulus* as the outgroup. The main clade of *Loricifer* species is supported by a bootstrap value of 100 at the base. Within this clade, *L. piauhensis* is sister to a group with a bootstrap value of 1. This group includes *L. roxoi*, *L. laevis*, *L. maximus*, *L. souzai*, *L. gloriae*, *L. elvensis*, and *L. lennieri*. The relationships within this group are complex, with several nodes having bootstrap values of 1.

0 Watsonulus

0 Paralepidotus

1

1 Araripelepidotes

1

1 S. elegans

1

1 S. kanabensis

1

1 L. piauihyensis

?

? L. roxoi

0

? L. laevis

0

0

? L. maximus

0

? L. souzai

0

0 L. gloriae

0

0 L. elvensis

1

1 L. lennieri

Mudanças no caráter 19 na Árvore 1:

Mudanças no caráter 20 na Árvore 1:

Mudanças no caráter 21 na Árvore 1:

Mudanças no caráter 22 na Árvore 1:

Mudanças no caráter 23 na Árvore 1:

Mudanças no caráter 24 na Árvore 1:

[illegible]

Phylogenetic tree of the genus *Loricifer* based on 18S rDNA sequences. The tree shows two main clades. The first clade includes *? Watsonulus*, *1 Paralepidotus*, *2 Araripelepidotes*, *2 S. elegans*, and *2 S. kanabensis*. The second clade includes *0 L. piauiensis*, *2 L. roxoi*, *2 L. laevis*, *2 L. maximus*, *? L. souzai*, *2 L. gloriae*, *2 L. elvensis*, and *2 L. lennieri*. Bootstrap values are indicated at the nodes.

Mudanças no caráter 27 na Árvore 1:

Mudanças no caráter 28 na Árvore 1:

Mudanças no caráter 29 na Árvore 1:

Mudanças no caráter 30 na Árvore 1:

Mudanças no caráter 31 na Árvore 1:

Mudanças no caráter 32 na Árvore 1:

Mudanças no caráter 33 na Árvore 1:

Árvore 2

Lista de Apomorfias:

RAMO	CARÁTER	PASSOS	CI	MUDANÇA
nó_24 --> <i>Watsonulus</i>	12	1	0,333	1 ==> 0
	18	1	0,333	1 ==> 0
	33	1	1,000	1 ==> 0
nóde_24 --> nó_15	10	1	1,000	0 --> 1
	19	1	1,000	0 ==> 1
	22	1	0,400	0 --> 2
	31	1	0,500	0 --> 1
nó_15 --> nó_14	7	1	0,333	0 ==> 1
	15	1	0,333	0 ==> 1
nó_14 --> <i>Paralepidotus</i>	1	1	0,333	0 ==> 1
	6	1	0,500	0 ==> 1
	9	1	0,333	0 ==> 1
	17	1	0,500	1 ==> 0
	18	1	0,333	1 ==> 0
	20	1	0,500	0 ==> 1
	21	1	0,500	0 ==> 1
	22	1	0,400	2 --> 0
	23	1	0,500	2 ==> 0
	25	1	0,500	1 ==> 0
	26	1	1,000	2 ==> 1
	2	1	0,667	0 ==> 1
	11	1	0,333	0 ==> 1
nó_15 --> <i>S. kanabensis</i>	16	1	0,500	0 ==> 1
	27	1	0,667	0 --> 2
nó_24 --> nó_23	11	1	0,333	0 ==> 1
	14	1	0,333	0 ==> 1
	27	1	0,667	0 --> 1
nó_23 --> <i>L. piauihyensis</i>	1	1	0,333	1 ==> 0
	24	1	0,500	0 ==> 1
	26	1	1,000	2 ==> 0
nó_23 --> nó_22	5	1	0,333	0 --> 1
	13	1	0,500	0 ==> 1
	16	1	0,500	0 ==> 1
	30	1	0,500	0 ==> 1
nó_22 --> nó_21	2	1	0,667	0 ==> 1
	31	1	0,500	0 ==> 1
nó_21 --> nó_19	8	1	1,000	0 ==> 1
	12	1	0,333	1 --> 0
	14	1	0,333	1 --> 0
	15	1	0,333	0 ==> 1
	17	1	0,500	1 --> 0
nó_19 --> nó_18	20	1	0,500	0 --> 1
	23	1	0,500	2 ==> 0

	24	1	0,500	0 ==> 1
	28	1	1,000	0 ==> 1
	29	1	1,000	0 --> 1
nó_18 --> nó_17	2	1	0,667	1 ==> 2
	12	1	0,333	0 --> 1
nó_17 --> <i>L. roxoi</i>	30	1	0,500	1 --> 0
	5	1	0,333	1 --> 0
	7	1	0,333	0 ==> 1
	22	1	0,400	0 ==> 1
	23	1	0,500	0 ==> 1
nó_17 --> nó_16	13	1	0,500	1 ==> 0
nó_16 --> <i>L. laevis</i>	15	1	0,333	1 ==> 0
nó_16 --> <i>L. maximus</i>	1	1	0,333	1 ==> 0
nó_18 --> <i>L. souzai</i>	14	1	0,333	0 --> 1
	29	1	1,000	1 --> 2
nó_19 --> <i>Araripelepidotes</i>	3	1	1,000	0 ==> 1
	4	1	1,000	0 ==> 1
	6	1	0,500	0 ==> 1
	9	1	0,333	0 ==> 1
	11	1	0,333	1 ==> 0
	22	1	0,400	0 ==> 2
	25	1	0,500	1 ==> 0
	27	1	0,667	1 ==> 2
nó_21 --> nó_20	5	1	0,333	1 --> 0
	18	1	0,333	1 ==> 0
	21	1	0,500	0 ==> 1
nó_20 --> <i>L. gloriae</i>	7	1	0,333	0 ==> 1
	22	1	0,400	0 ==> 2
nó_22 --> <i>L. lennieri</i>	9	1	0,333	0 ==> 1
	23	1	0,500	2 ==> 0

Caracteres Diagnósticos:

Caráter	Nº Mínimo de Passos	Nº de Passos na Árvore	Nº Máximo de Passos	CI	RI	RC	HI
1	1	3	3	0,333	0,000	0,000	0,667
2	2	3	8	0,667	0,833	0,556	0,333
3	1	1	1	1,000	0/0	0/0	0,000
4	1	1	1	1,000	0/0	0/0	0,000
5	1	3	3	0,333	0,000	0,000	0,667
6	1	2	2	0,500	0,000	0,000	0,500
7	1	3	4	0,333	0,333	0,111	0,667
8	1	1	5	1,000	1,000	1,000	0,000
9	1	3	3	0,333	0,000	0,000	0,667
10	1	1	3	1,000	1,000	1,000	0,000
11	1	3	4	0,333	0,333	0,330	0,111
12	1	3	3	0,333	0,000	0,000	0,667
13	1	2	4	0,500	0,667	0,333	0,500
14	1	3	4	0,333	0,333	0,111	0,667
15	1	3	6	0,333	0,600	0,200	0,667
16	1	2	4	0,500	0,667	0,333	0,500
17	1	2	2	0,500	0,000	0,000	0,500
18	1	3	4	0,333	0,333	0,111	0,667
19	1	1	3	1,000	1,000	1,000	0,000
20	1	2	4	0,500	0,667	0,333	0,500
21	1	2	3	0,500	0,500	0,250	0,500
22	2	5	5	0,400	0,000	0,000	0,600
23	2	4	6	0,500	0,500	0,250	0,500
24	1	2	5	0,500	0,750	0,375	0,500
25	1	2	2	0,500	0,000	0,000	0,500
26	2	2	2	1,000	0/0	0/0	0,000
27	2	3	4	0,667	0,500	0,333	0,333
28	1	1	4	1,000	1,000	1,000	0,000
29	2	2	4	1,000	1,000	1,000	0,000
30	1	2	3	0,500	0,500	0,250	0,500
31	1	2	3	0,500	0,500	0,250	0,500
32	n/a	0	0	0/0	0/0	0/0	0/0
33	1	1	1	1,000	0/0	0/0	0,000

Phylogenetic tree of the genus *Loriculus* based on 12S rDNA sequences. The tree shows relationships between various species, with bootstrap values indicated at the nodes.

- 1 *Watsonulus*
- ##### 0 *Paralepidotes*
 - 1
 - 1 *S. elegans*
- 1
- 1 *S. kanabensis*
- 1 ##### 0 *L. piauihyensis*
 - ? *L. roxoi*
 - 1 1 *L. laevis*
 - ##### 0 *L. maximus*
 - ? *L. souzai*
 - ? *Araripelepidotes*
 - 1 1 *L. gloriae*
 - 1 1 *L. elvensis*
 - 1 *L. lennieri*

Phylogenetic tree of the genus *Loricifer* based on 18S rDNA sequences. The tree shows relationships between various species, with bootstrap values indicated at the nodes. The species names are: 0 *Watsonulus*, 0 *Paralepidodus*, 0 *S. elegans*, 0 *S. kanabensis*, 0 *L. piauihyensis*, 2 *L. roxoi*, 2 *L. laevis*, 2 *L. maximus*, 1 *L. souzai*, 1 *Araripelepidotes*, 1 *L. gloriae*, 1 *L. elvensis*, and 0 *L. lennieri*.

Mudanças no caráter 3 na Árvore 2:

Mudanças no caráter 4 na Árvore 2:

Mudanças no caráter 5 na Árvore 2:

Mudanças no caráter 6 na Árvore 2:

Mudanças no caráter 7 na Árvore 2:

Mudanças no caráter 8 na Árvore 2:

Mudanças no caráter 9 na Árvore 2:

Mudanças no caráter 10 na Árvore 2:

Mudanças no caráter 11 na Árvore 2:

Mudanças no caráter 12 na Árvore 2:

Mudanças no caráter 13 na Árvore 2:

Mudanças no caráter 14 na Árvore 2:

Mudanças no caráter 15 na Árvore 2:

Mudanças no caráter 16 na Árvore 2:

Phylogenetic tree of the genus *Loricifer* based on 18S rDNA sequences. The tree shows relationships between various species, with bootstrap values indicated at the nodes. The tree is rooted with *Loricifer watsonulus* as the outgroup. The main clade includes *L. piauihyensis*, *L. roxoi*, *L. laevis*, *L. maximus*, *L. souzai*, *L. araripidotes*, *L. gloriae*, *L. elvensis*, and *L. lennieri*. Bootstrap values are shown at the nodes, with some nodes marked with '#####' indicating high support.

```

graph TD
    Root --- Node1
    Node1 --- L1[1 L. watsonulus]
    Node1 --- Node2
    Node2 --- Node3
    Node3 --- Node4
    Node4 --- Node5
    Node5 --- Node6
    Node6 --- Node7
    Node7 --- Node8
    Node8 --- Node9
    Node9 --- Node10
    Node10 --- Node11
    Node11 --- Node12
    Node12 --- Node13
    Node13 --- Node14
    Node14 --- Node15
    Node15 --- Node16
    Node16 --- Node17
    Node17 --- Node18
    Node18 --- Node19
    Node19 --- Node20
    Node20 --- Node21
    Node21 --- Node22
    Node22 --- Node23
    Node23 --- Node24
    Node24 --- Node25
    Node25 --- Node26
    Node26 --- Node27
    Node27 --- Node28
    Node28 --- Node29
    Node29 --- Node30
    Node30 --- Node31
    Node31 --- Node32
    Node32 --- Node33
    Node33 --- Node34
    Node34 --- Node35
    Node35 --- Node36
    Node36 --- Node37
    Node37 --- Node38
    Node38 --- Node39
    Node39 --- Node40
    Node40 --- Node41
    Node41 --- Node42
    Node42 --- Node43
    Node43 --- Node44
    Node44 --- Node45
    Node45 --- Node46
    Node46 --- Node47
    Node47 --- Node48
    Node48 --- Node49
    Node49 --- Node50
    Node50 --- Node51
    Node51 --- Node52
    Node52 --- Node53
    Node53 --- Node54
    Node54 --- Node55
    Node55 --- Node56
    Node56 --- Node57
    Node57 --- Node58
    Node58 --- Node59
    Node59 --- Node60
    Node60 --- Node61
    Node61 --- Node62
    Node62 --- Node63
    Node63 --- Node64
    Node64 --- Node65
    Node65 --- Node66
    Node66 --- Node67
    Node67 --- Node68
    Node68 --- Node69
    Node69 --- Node70
    Node70 --- Node71
    Node71 --- Node72
    Node72 --- Node73
    Node73 --- Node74
    Node74 --- Node75
    Node75 --- Node76
    Node76 --- Node77
    Node77 --- Node78
    Node78 --- Node79
    Node79 --- Node80
    Node80 --- Node81
    Node81 --- Node82
    Node82 --- Node83
    Node83 --- Node84
    Node84 --- Node85
    Node85 --- Node86
    Node86 --- Node87
    Node87 --- Node88
    Node88 --- Node89
    Node89 --- Node90
    Node90 --- Node91
    Node91 --- Node92
    Node92 --- Node93
    Node93 --- Node94
    Node94 --- Node95
    Node95 --- Node96
    Node96 --- Node97
    Node97 --- Node98
    Node98 --- Node99
    Node99 --- Node100
    Node100 --- Node101
    Node101 --- Node102
    Node102 --- Node103
    Node103 --- Node104
    Node104 --- Node105
    Node105 --- Node106
    Node106 --- Node107
    Node107 --- Node108
    Node108 --- Node109
    Node109 --- Node110
    Node110 --- Node111
    Node111 --- Node112
    Node112 --- Node113
    Node113 --- Node114
    Node114 --- Node115
    Node115 --- Node116
    Node116 --- Node117
    Node117 --- Node118
    Node118 --- Node119
    Node119 --- Node120
    Node120 --- Node121
    Node121 --- Node122
    Node122 --- Node123
    Node123 --- Node124
    Node124 --- Node125
    Node125 --- Node126
    Node126 --- Node127
    Node127 --- Node128
    Node128 --- Node129
    Node129 --- Node130
    Node130 --- Node131
    Node131 --- Node132
    Node132 --- Node133
    Node133 --- Node134
    Node134 --- Node135
    Node135 --- Node136
    Node136 --- Node137
    Node137 --- Node138
    Node138 --- Node139
    Node139 --- Node140
    Node140 --- Node141
    Node141 --- Node142
    Node142 --- Node143
    Node143 --- Node144
    Node144 --- Node145
    Node145 --- Node146
    Node146 --- Node147
    Node147 --- Node148
    Node148 --- Node149
    Node149 --- Node150
    Node150 --- Node151
    Node151 --- Node152
    Node152 --- Node153
    Node153 --- Node154
    Node154 --- Node155
    Node155 --- Node156
    Node156 --- Node157
    Node157 --- Node158
    Node158 --- Node159
    Node159 --- Node160
    Node160 --- Node161
    Node161 --- Node162
    Node162 --- Node163
    Node163 --- Node164
    Node164 --- Node165
    Node165 --- Node166
    Node166 --- Node167
    Node167 --- Node168
    Node168 --- Node169
    Node169 --- Node170
    Node170 --- Node171
    Node171 --- Node172
    Node172 --- Node173
    Node173 --- Node174
    Node174 --- Node175
    Node175 --- Node176
    Node176 --- Node177
    Node177 --- Node178
    Node178 --- Node179
    Node179 --- Node180
    Node180 --- Node181
    Node181 --- Node182
    Node182 --- Node183
    Node183 --- Node184
    Node184 --- Node185
    Node185 --- Node186
    Node186 --- Node187
    Node187 --- Node188
    Node188 --- Node189
    Node189 --- Node190
    Node190 --- Node191
    Node191 --- Node192
    Node192 --- Node193
    Node193 --- Node194
    Node194 --- Node195
    Node195 --- Node196
    Node196 --- Node197
    Node197 --- Node198
    Node198 --- Node199
    Node199 --- Node200
    Node200 --- Node201
    Node201 --- Node202
    Node202 --- Node203
    Node203 --- Node204
    Node204 --- Node205
    Node205 --- Node206
    Node206 --- Node207
    Node207 --- Node208
    Node208 --- Node209
    Node209 --- Node210
    Node210 --- Node211
    Node211 --- Node212
    Node212 --- Node213
    Node213 --- Node214
    Node214 --- Node215
    Node215 --- Node216
    Node216 --- Node217
    Node217 --- Node218
    Node218 --- Node219
    Node219 --- Node220
    Node220 --- Node221
    Node221 --- Node222
    Node222 --- Node223
    Node223 --- Node224
    Node224 --- Node225
    Node225 --- Node226
    Node226 --- Node227
    Node227 --- Node228
    Node228 --- Node229
    Node229 --- Node230
    Node230 --- Node231
    Node231 --- Node232
    Node232 --- Node233
    Node233 --- Node234
    Node234 --- Node235
    Node235 --- Node236
    Node236 --- Node237
    Node237 --- Node238
    Node238 --- Node239
    Node239 --- Node240
    Node240 --- Node241
    Node241 --- Node242
    Node242 --- Node243
    Node243 --- Node244
    Node244 --- Node245
    Node245 --- Node246
    Node246 --- Node247
    Node247 --- Node248
    Node248 --- Node249
    Node249 --- Node250
    Node250 --- Node251
    Node251 --- Node252
    Node252 --- Node253
    Node253 --- Node254
    Node254 --- Node255
    Node255 --- Node256
    Node256 --- Node257
    Node257 --- Node258
    Node258 --- Node259
    Node259 --- Node260
    Node260 --- Node261
    Node261 --- Node262
    Node262 --- Node263
    Node263 --- Node264
    Node264 --- Node265
    Node265 --- Node266
    Node266 --- Node267
    Node267 --- Node268
    Node268 --- Node269
    Node269 --- Node270
    Node270 --- Node271
    Node271 --- Node272
    Node272 --- Node273
    Node273 --- Node274
    Node274 --- Node275
    Node275 --- Node276
    Node276 --- Node277
    Node277 --- Node278
    Node278 --- Node279
    Node279 --- Node280
    Node280 --- Node281
    Node281 --- Node282
    Node282 --- Node283
    Node283 --- Node284
    Node284 --- Node285
    Node285 --- Node286
    Node286 --- Node287
    Node287 --- Node288
    Node288 --- Node289
    Node289 --- Node290
    Node290 --- Node291
    Node291 --- Node292
    Node292 --- Node293
    Node293 --- Node294
    Node294 --- Node295
    Node295 --- Node296
    Node296 --- Node297
    Node297 --- Node298
    Node298 --- Node299
    Node299 --- Node300
    Node300 --- Node301
    Node301 --- Node302
    Node302 --- Node303
    Node303 --- Node304
    Node304 --- Node305
    Node305 --- Node306
    Node306 --- Node307
    Node307 --- Node308
    Node308 --- Node309
    Node309 --- Node310
    Node310 --- Node311
    Node311 --- Node312
    Node312 --- Node313
    Node313 --- Node314
    Node314 --- Node315
    Node315 --- Node316
    Node316 --- Node317
    Node317 --- Node318
    Node318 --- Node319
    Node319 --- Node320
    Node320 --- Node321
    Node321 --- Node322
    Node322 --- Node323
    Node323 --- Node324
    Node324 --- Node325
    Node325 --- Node326
    Node326 --- Node327
    Node327 --- Node328
    Node328 --- Node329
    Node329 --- Node330
    Node330 --- Node331
    Node331 --- Node332
    Node332 --- Node333
    Node333 --- Node334
    Node334 --- Node335
    Node335 --- Node336
    Node336 --- Node337
    Node337 --- Node338
    Node338 --- Node339
    Node339 --- Node340
    Node340 --- Node341
    Node341 --- Node342
    Node342 --- Node343
    Node343 --- Node344
    Node344 --- Node345
    Node345 --- Node346
    Node346 --- Node347
    Node347 --- Node348
    Node348 --- Node349
    Node349 --- Node350
    Node350 --- Node351
    Node351 --- Node352
    Node352 --- Node353
    Node353 --- Node354
    Node354 --- Node355
    Node355 --- Node356
    Node356 --- Node357
    Node357 --- Node358
    Node358 --- Node359
    Node359 --- Node360
    Node360 ---
```

Phylogenetic tree of the genus *Loriculus* based on 12S rDNA sequences. The tree shows relationships between various species, with bootstrap values indicated at the nodes. The scale bar represents 0.1 substitutions per site. The tree is rooted with *L. watsonulus* as the outgroup. The main clade includes *L. paralepidotus*, *L. elegans*, *L. kanabensis*, *L. piauihyensis*, *L. roxoi*, *L. laevis*, *L. maximus*, *L. souzai*, *L. ararapelepidotes*, *L. gloriae*, *L. elvensis*, and *L. lennieri*.

Mudanças no caráter 19 na Árvore 2:

Mudanças no caráter 20 na Árvore 2:

Mudanças no caráter 21 na Árvore 2:

Mudanças no caráter 22 na Árvore 2:

Mudanças no caráter 23 na Árvore 2:

Mudanças no caráter 24 na Árvore 2:

Mudanças no caráter 25 na Árvore 2:

Mudanças no caráter 26 na Árvore 2:

Mudanças no caráter 27 na Árvore 2:

Mudanças no caráter 28 na Árvore 2:

Mudanças no caráter 29 na Árvore 2:

Mudanças no caráter 30 na Árvore 2:

Mudanças no caráter 31 na Árvore 2:

Mudanças no caráter 32 na Árvore 2:

Phylogenetic tree of the genus *Loricifer* based on 18S rDNA sequences. The tree shows relationships between various species, with bootstrap values indicated at the nodes. The scale bar represents 0.01 substitutions per site.

Species listed (from top to bottom):

- ? *Paralepidotus*
- 1 *S. elegans*
- 1 *S. kanabensis*
- 1 *L. piauihyensis*
- 1 *L. roxoi*
- 1 *L. laevis*
- ? *L. maximus*
- 1 *L. souzai*
- 1 *Araripelepidotes*
- 1 *L. gloriae*
- 1 *L. elvensis*
- 1 *L. lennieri*

APÊNDICE 11

Quadro 1. Posicionamento Estratigráfico do Gênero *Lepidotes* no Jurássico Superior das Bacias Sedimentares Brasileiras

JURÁSSICO SUPERIOR	
1- Bacia do Parnaíba	
Formação Pastos Bons:	
	<i>Lepidotes piauhyensis</i> Roxo & Löfgren, 1936
2- Bacia Sergipe-Alagoas	
Formação Bananeiras:	
	<i>Lepidotes</i> cf. <i>oliveirai</i> Silva Santos, 1969

Quadro 2. Posicionamento Estratigráfico do Gênero *Lepidotes* no Cretáceo Inferior das Bacias Sedimentares Brasileiras

CRETÁCEO INFERIOR	
1- Bacia de Almada	Formação Candeias: <i>Lepidotes souzai</i> Woodward, 1908
2- Bacia do Recôncavo	Formação Candeias e Maracangalha: <i>Lepidotes roxoi</i> Silva Santos, 1953 <i>Lepidotes souzai</i> Woodward, 1908 <i>Lepidotes llewellyni</i> Silva Santos, 1953 <i>Lepidotes mawsoni</i> Woodward, 1888 <i>Lepidotes oliveirai</i> Silva Santos, 1969 <i>Lepidotes</i> sp. "2" Grupo Ilhas - Formação Pojuca: <i>Lepidotes mawsoni</i> Woodward, 1888 <i>Lepidotes</i> sp. "2" Formação Marizal: <i>Lepidotes mawsoni</i> Woodward, 1888 <i>Lepidotes</i> sp.
3- Bacia de Tucano	<i>Lepidotes mawsoni</i> Woodward, 1888 <i>Lepidotes</i> sp.
4- Bacia de Jatobá	<i>Lepidotes</i> sp.
5- Bacia Sergipe-Alagoas	Formação Barra de Itiúba: <i>Lepidotes</i> cf. <i>oliveirai</i> Silva Santos, 1969 Formação Coqueiro Seco <i>Lepidotes</i> sp. "1"
6- Bacia de Sousa	Grupo Rio do Peixe: <i>Lepidotes</i> sp.
7- Bacia de Barro	<i>Lepidotes</i> sp.
8- Bacia de Iguatu	Grupo Iguatu: " <i>Lepidotes iguatuensis</i> " <i>Lepidotes</i> sp.

Quadro 3. Posicionamento Estratigráfico do Gênero *Lepidotes* no Cretáceo Superior das Bacias Sedimentares Brasileiras

CRETÁCEO SUPERIOR	
1- Bacia de São Luís	
Formação Itapecuru:	
<i>Lepidotes</i> sp. "3"	
2- Bacia Potiguar	
Grupo Apodi - Formação Jandaíra:	
<i>Lepidotes dixseptiensis</i> Silva Santos, 1963	