UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS

**PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS DA TRANSIÇÃO ENTRE OS GRUPOS
TUBARÃO E PASSA DOIS (NEOPALEOZÓICO) NO CENTRO-LESTE DO
ESTADO DE SÃO PAULO**

Artur Chahud

Orientador: Prof. Dr. Thomas Rich Fairchild

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

Programa de Pós Graduação em Geologia Sedimentar

SÃO PAULO
2007

Dedico este trabalho a todos os alunos de geologia que adoram os desafios proporcionados pela paleontologia.

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. Thomas Rich Fairchild pela orientação durante a realização deste trabalho.

Aos proprietários do Sítio Santa Maria, Sr. Luis e Dona Bernadete, por permitirem o desenvolvimento dos trabalhos em suas terras.

A CAPES pela bolsa de estudos durante os anos de 2005, 2006 e 2007.

Aos colegas Felipe Van Enck Meira, Rachel Pochroff e Rodrigo Santucci pelo auxílio nos trabalhos de campo realizados.

A minha avó, Edimeia, e tias, Estela e Linda, que partiram, mas sempre torceram por mim.

RESUMO

O centro-leste do Estado de São Paulo expõe boa parte da seção neopaleozóica da Bacia do Paraná, com sedimentos do Grupo Tubarão (Subgrupo Itararé e Formação Tatuí) e o Grupo Passa Dois (formações Irati e Corumbataí). Na região entre Leme e Capivari e na região do Domo de Pitanga, entre Piracicaba e Ipeúna, a transição entre as formações Tatuí e Irati é caracterizada comumente por arenitos relativamente grossos e mal selecionados (arenitos com grânulos, arenitos conglomeráticos e conglomerados), abundantemente fossilíferos em contato abrupto com os folhelhos siltico-argilosos da Formação Irati. O presente trabalho concentrou-se no estudo de paleovertebrados paleozóicos aplicado à interpretação paleontológica, sedimentológica e estratigráfica da transição entre os grupos Tubarão e Passa Dois. O conteúdo fóssil identificado compreende escamas, dentes e partes ósseas de vários tipos de peixes, de água doce e salgada, e de possíveis tetrápodes. Os Chondrichthyes são representados por duas variedades de dentes cladodontes; vários tipos de dentes do Xenacanthiformes "*Pleuracanthus*" *albuquerquei* Silva Santos, 1946; dentes de Orodontiformes; dentes de duas espécies de Petalodontiformes, a primeira, e mais comum, *Itapyrodus punctatus* Silva Santos, 1990 e a segunda, representada por um único exemplar, uma espécie indeterminada. O material ainda inclui um espinho de nadadeira dorsal de Ctenacanthiformes adulto e uma possível escama placóide. A fauna de Osteichthyes é a mais abundante, sendo composta de dentes e escamas ganóides de Paleonisciformes e escamas cosmóides de Actinistia. São observados grandes dentes labirintodontes (provenientes de tetrápodes primitivos e/ou? peixes Rhipidistia) e partes ósseas atribuídas a peixes e/ou possíveis anfíbios. Os fósseis estão normalmente dispersos e desarticulados e os elementos ósseos fragmentados e desgastados. Mesmo assim, foram encontrados dentes de animais continentais -- labirintodontes e Xenacanthiformes, com diferentes tipos de preservação, o que indicaria uma influência fluvial. A mistura de elementos marinhos, como Petalodontes, e continentais sugere um caráter marinho costeiro com forte influência continental para a transição entre as unidades. Os estudos tafonômicos sugerem que a camada de estudo é um depósito residual, resultado direto do retrabalhamento por ondas. Portanto, a transição Tatuí – Irati faz parte da evolução deposicional da Formação Irati. Sugere-se que ela seja reconhecida como uma fácies basal local, de grande importância paleontológica e estratigráfica no centro-leste do Estado de São Paulo.

ABSTRACT

A good part of the Neopaleozoic section of the Paraná basin is well-exposed in central-east Sao Paulo, Brazil, represented by sedimentary rocks of the Tubarão Group (Itararé Subgroup and Tatuí Formation) and the Passa Dois Group (Irati and Corumbataí formations). Between Leme and Capivari and in the area of the Pitanga Dome, between Piracicaba and Ipeúna, the transition between the Tatuí and Irati formations commonly is characterized by abundantly fossiliferous, poorly sorted, relatively coarse sandstones (sandstones with granules, conglomeratic sandstones and conglomerate) in abrupt contact with silty shale of the Irati Formation. The present work concentrated on the study of Palaeozoic palaeovertebrates and their significance for paleontological, sedimentological and stratigraphical interpretations of the transition between the Tubarão and Passa Dois groups. The identified fossil content consists of scales, teeth and bony parts from several types of fish, from fresh and salt water, as well as from possible tetrapods. Chondrichthyes are represented by two varieties of cladodont teeth; several types of teeth of the xenacanth "*Pleuracanthus*" *albuquerquei* Silva Santos, 1946; teeth of Orodontiformes; teeth of two species of Petalodontiformes, the first, and more common, *Itapyrodus punctatus* Silva Santos, 1990, and the other, represented by a single specimen, an unidentified species. The material also includes a fin spine of an adult Ctenacanthiformes and a possible placoid scale. The fauna of Osteichthyes is more abundant, being composed of teeth and ganoid scales of Paleonisciformes and cosmoid scales of Actinistia. Also observed are large labyrinthodont teeth (from primitive tetrapods and/or rhipidistid fish) and bony parts attributed to fish and/or possible amphibians. The fossils are usually disarticulated and dispersed and the bony elements fragmented and abraded. Even so, teeth of continental animals -- labyrinthodonts and Xenacanthiformes, were found with different types of preservation, which is indicative of a fluvial influence. The mixture of marine elements, like petalodonts, and continental elements suggests a nearshore character with a strong continental influence for the transition between the units. Taphonomic studies suggest that the studied layer is a residual (lag) deposit that resulted directly from reworking by waves. Thus, the Tatuí - Irati transition is part of the depositional evolution of the early Irati Formation. It is therefore suggested that the transition be recognized as a local basal facies of this formation of great paleontological and stratigraphical importance in the central-eastern part of the state of Sao Paulo.

ÍNDICE GERAL

1. INTRODUÇÃO	1
1.1. Apresentação	1
1.2. Objetivos	2
1.3. Localização	2
2. DEFINIÇÃO DA UNIDADE ESTUDADA	4
O QUE É A “TRANSIÇÃO ENTRE OS GRUPOS TUBARÃO E PASSA DOIS”?	
3. TRABALHOS PRÉVIOS SOBRE AS UNIDADES E ÁREA ESTUDADA	6
3.1. Características gerais da Bacia do Paraná	6
3.2. Evolução tectono-sedimentar do centro-leste do Estado de São Paulo	6
3.3. Contexto geológico dos Grupos Tubarão e Passa Dois	9
3.3.1. Grupo Tubarão	9
3.3.2. Trabalhos pioneiros sobre a Formação Tatuí	9
3.3.3. Estudos estratigráficos da Formação Tatuí	10
3.3.4. Relação estratigráfica da Formação Tatuí com o Grupo Guatá	11
3.3.5. Estudos paleoambientais da Formação Tatuí	12
3.3.6. Grupo Passa Dois	14
3.3.7. Trabalhos pioneiros e estratigráficos sobre Formação Irati	14
3.3.8. Estudos paleoambientais da Formação Irati	15
3.3.9. Considerações das unidades de estudo	16
3.4. Idade das unidades	16
4. MATERIAIS E MÉTODOS	18
4.1. Pesquisa e levantamento bibliográfico	18
4.2. Trabalhos de campo e material utilizado	19
4.3. Análise de laboratório	20
4.4. Metodologia para o estudo taxonômico	21
4.5. Metodologia para o estudo tafonômico	22
5. ESTUDOS PALEOICTIOLÓGICOS E DE TETRÁPODES BASAIS	23
5.1. Introdução	23
5.2. Classe Chondrichthyes	24
5.2.1. Escamas placóides	25
5.2.2. Subclasse Elasmobranchii	27
5.2.2.1. Dentes de Elasmobranchii Paleozóicos	28
5.2.2.2. Ordem Petalodontiformes	29
5.2.2.3. Ordem Xenacanthiformes	32
5.2.2.4. Ordem Ctenacanthiformes	35
5.2.2.5. Ordem Orodontiformes	39
5.3. Classe Osteichthyes	41
5.3.1. Subclasse Actinopterygii (Paleonisciformes)	41

5.3.2.	Subclasse Sarcopterygii	45
5.3.2.1.	Infraclasse Actinistia	45
5.3.2.2.	Infraclasse Rhipidistia	47
5.4.	Estudo de tetrápodes Labirintodontes (Temnospondyli)	49
5.4.1.	Eryopoidea (Archegosauridae)	50
5.4.2.	Rhinesuchoidea	50
6.	TÉCNICAS DE ESTUDOS TAFONÔMICOS	52
6.1.	Introdução aos estudos de tafonomia com vertebrados	52
6.2.	Dados do sítio	53
6.2.1.	Área da acumulação e densidade espacial	53
6.2.2.	Arranjo Espacial	54
6.3.	Dados da Assembléia	54
6.3.1.	Número de táxons ou morfotáxons	54
6.3.2.	Articulação de partes esqueléticas	55
6.3.3.	Seleção	55
6.4.	Modificação Óssea	55
7.	PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS PALEOZÓICOS EM SÃO PAULO	57
7.1.	Introdução	57
7.2.	Chondrichthyes	57
7.2.1.	Dentes cladodontes	57
7.2.2.	Petalodontiformes	57
7.2.3.	Xenacanthiformes	58
7.2.4.	Ctenacanthiformes	59
7.2.5.	Orodontiformes e Hybodontiformes	59
7.3.	Osteichthyes e tetrápodes	60
7.3.1.	Paleonisciformes	60
7.3.2.	Dipnoi	61
7.3.3.	Actinistia	62
7.3.4.	Rhipidistia e tetrápodes basais	62
7.3.5.	Répteis	62
7.4.	Resumo da distribuição de paleovertebrados	63
8.	OUTROS FÓSSEIS ENCONTRADOS NAS FORMAÇÕES TATUÍ E IRATI	64
8.1.	Introdução	64
8.2.	Estudo de Icnofósseis	64
8.3.	Micropaleontologia (acritarcas, algas e foraminíferos)	64
8.4.	Paleobotânica e Palinologia	65
8.5.	Crustáceos	66
8.6.	Outros invertebrados	68
9.	ÁREA DE ESTUDO	69
9.1.	Introdução	69

9.2.	Afloramento 1: Sítio Santa Maria	71
9.3.	Afloramento 2: Rio da Cabeça, divisa de Rio Claro com Ipeúna	72
9.4.	Afloramento 3: Ponte sobre o Rio Passa Cinco	73
9.5.	Afloramento 4: Próximo ao Rio Passa Cinco (ocorrências de <i>Clarkecaris</i>)	73
9.6.	Afloramento 5: Rodovia do Açúcar, (SP-308) Km 150	74
10.	PALEOVERTEBRADOS ENCONTRADOS	80
10.1.	Introdução	80
10.2.	Chondrichthyes primitivos (Dentes cladodontes)	80
10.2.1.	<i>Cladodus</i> 1	80
10.2.2.	<i>Cladodus</i> 2	82
10.3.	Petalodontiformes	85
10.3.1.	<i>Itapyrodus punctatus</i>	85
10.3.2.	Petalodonte indeterminado	94
10.4.	Xenacanthiformes	96
10.5.	Ctenacanthiformes	104
10.6.	Orodontiformes	108
10.7.	Escama indeterminada	114
10.8.	Paleonisciformes	114
10.9.	Actinistia (celacantídeos)	127
10.10.	Labirintodontes	132
10.11.	Partes ósseas, escamas indeterminadas de peixes ósseos e anfíbios	136
10.12.	Possíveis coprólitos	136
11.	ASSINATURAS TAFONÔMICAS OBSERVADAS	138
11.1.	Coleta e obtenção de dados	138
11.2.	Afloramento 1: Sítio Santa Maria	138
11.3.	Afloramento 2: Rio da Cabeça, divisa de Rio Claro com Ipeúna	142
11.4.	Afloramento 3: Ponte sobre o Rio Passa Cinco	143
11.5.	Afloramento 4: Próximo ao Rio Passa Cinco (ocorrências de <i>Clarkecaris</i>)	144
11.6.	Discussão dos dados	146
12.	CONSIDERAÇÕES PALEOAMBIENTAIS, PALEOECOLÓGICAS E EVOLUTIVAS	150
12.1.	Introdução	150
12.2.	Hipóteses para a reconstituição paleoambiental	150
12.3.	Hipóteses e especulações paleoecológicas	152
12.4.	Origem e evolução dos fósseis da Transição Tatuí – Irati	152
13.	CONCLUSÕES	155
14.	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	159
15.	ANEXOS	169

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1 - Região centro-leste de São Paulo, as principais rodovias de acesso a região dos afloramentos e as unidades de estudo (adaptado de ASSINE et al. 2003).	3
Figura 2 - Seções colunares hipotéticas representando a Transição dos grupos Tubarão e Passa Dois. A) Seção colunar representando o primeiro tipo. B) Seção colunar representando o segundo tipo.	5
Figura 3 - Quadro litoestratigráfico da Bacia do Paraná nos estados da região Sul e São Paulo, destacando as unidades relevantes para o trabalho (Modificado de PETRI & FÚLFARO, 1983; HACHIRO, 1997; CPRM, 2006). (TQi = Terciário-Eoquaternário, Qha= Quaternário).	7
Figura 4 - Mapa geológico simplificado do Estado de São Paulo. (Adaptado de TOLEDO, 2001).	8
Figura 5 - Acima esquema de escama de Chondrichthyes. Abaixo duas escamas de elasmobrânquios paleozóicos (JANVIER, 1996).	26
Figura 6 - Escamas de Chondrichthyes descritas por DÍAZ- SARAVIA (2001).	27
Figura 7 - Variedade de dentes cladodontes, hibodontes e diplodontes (1. JANVIER, 1996; 2. LONG, 1993; 3. BAIRD, 1978; 4. MOY-THOMAS & MILES, 1971; 5. LONG, 1995; 6. JOHNSON, 1981).	28
Figura 8 - Características de Petalodontiformes (1. LUND, 1989; 2. MOY-THOMAS & MILES, 1971; 3. WPS, 2002; 4. FELDMANN & HACKATHORN, 1996). Escalas em barra 0,5cm.	30
Figura 9 - Dentição de Petalodontiformes. Morfologia da dentição sinfisiana completa e articulada de <u>Janassa bituminosa</u> (acima) e características externas de dente tipo bradyodonte (abaixo) (MOY-THOMAS & MILES, 1971).	31
Figura 10 - Características de um Xenacanthiformes (1. JANVIER, 1996; 2. RAGONHA, 1984).	33
Figura 11 - Esquema de dente de Xenacanthiformes do Rio Grande do Sul da Bacia do Paraná. (Adaptado de RICHTER, 2005).	34
Figura 12 - Características de fósseis Ctenacanthiformes (1. JANVIER, 1996; 2. BAIRD, 1978; 3. MAISEY, 1981; 4. WILLIAMS, 1998).	37
Figura 13 - Características de diversos espinhos de Ctenacanthiformes (MAISEY, 1982).	38
Figura 14 - Dentes de Orodontiformes (1. ELLIOT et al. 2004; 2. WÜRDIG-MACIEL, 1975).	40
Figura 15 - Variação ontogenética de dentes ainda articulados de Orodontiformes. Escala 5mm (WPS, 2002).	41
Figura 16 - Características de um paleonisciforme (1. JANVIER, 1996; 2. MOY-THOMAS & MILES, 1971).	42
Figura 17 - Características morfológicas de escamas de Paleonisciformes (1. MOY-THOMAS & MILES, 1971; 2. RICHTER et al. 2004; 3. BARCELLOS, 1975).	43
Figura 18 - Características de dentes de Paleonisciformes (1. RICHTER et al. 2004; 2. RICHTER et al. 1985; 3. RICHTER, 1980).	44
Figura 19 - Características externas do corpo, crânio e escamas de Actinistia (1. SCHAEFFER, 1952; 2. FOREY, 1981; 3. BARCELLOS, 1975; 4. RICHTER, 1985).	46
Figura 20 - Escamas cosmóides atuais de Actinistia (PARKER, 1990). Escala 1mm.	47
Figura 21 - Características do corpo, crânio e dentes de Osteolepiformes, Rhipiditia (1. MOY-THOMAS & MILES, 1971; 2. RICHTER, 2004).	48
Figura 22 - Diferentes graus de empacotamento dos bioclastos (KIDWELL & HOLLAND, 1991).	53
Figura 23 - Estágios de desgaste de dente de Chondrichthyes (BENTON, 1997).	56
Figura 24 - Desenhos esquemáticos de vários crustáceos identificados nas formações Tatuí e Irati (1. BRITO et al., 2000; 2. MEZZALIRA & MARTINS NETO (1992); 3. MEZZALIRA, 1989). Escala 1mm.	67
Figura 25 - Região de localização dos principais afloramentos na região entre Rio Claro e Ipeúna.	69
Figura 26 - Afloramento 1: Sítio Santa Maria.	71
Figura 27 - Seção estratigráfica do Afloramento 1.	75
Figura 28 - Seção estratigráfica do Afloramento 2.	76
Figura 29 - Seção estratigráfica do Afloramento 3.	77

Figura 30 - Seção estratigráfica do Afloramento 4.	78
Figura 31 - Seção estratigráfica do Afloramento 5.	79
Figura 32 - <u>Cladodus</u> 1 (GP/2E-5918). A) vista superior, B) vista labial, C) vista lingual (cor falsa). Escalas 2mm.	81
Figura 33 - <u>Cladodus</u> 2 (GP/2E-5919), Exemplar 1. A) vista labial, B) vista lingual, C) vista lateral, D) vista superior. Escala 2mm.	83
Figura 34 - <u>Cladodus</u> 2 (GP/2E-5920), Exemplar 2. A) vista labial, B) vista inferior, C) vista superior. Escala 1mm.	84
Figura 35 - Detalhes externos e internos de Petalodontiformes. A e F) corte longitudinal lateral mostrando detalhes da dentina interna em exemplar coletado no Afloramento 1 (GP/2E-5922 e GP/2E-5923). B) detalhe da dentina tubular preservada de exemplar proveniente do Afloramento 3 (GP/2E-5921A). C) detalhe da rede de dentina interna em exemplar do Afloramento 1 (GP/2E-5924). D e E) detalhe da superfície externa pontuada labial e lateral, respectivamente, de um exemplar proveniente do Afloramento 1 (GP/2E-3756). Escala 1mm.	86
Figura 36 - Esquema de um dente sinfisiano de <u>Itapyrodus punctatus</u> (SILVA SANTOS 1990). A) vista labial; B) vista lateral; C) vista lingual. Escala 1cm.	87
Figura 37 - Dente sinfisiano proveniente do Afloramento 1, ainda na rocha, de <u>Itapyrodus punctatus</u> (GP/2E-5925). Escala 2mm.	88
Figura 38 - Esquema de um dente póstero-lateral de <u>Itapyrodus punctatus</u> (baseado em RAGONHA, 1978). A) vista labial; B) vista lateral; C) vista lingual. Escala 1cm.	88
Figura 39 - Exemplar 1 de dente sinfisiano. A) vista labial. B) vista lingual. C) vista lateral 1. D) vista lateral 2. E) vista superior. F) vista inferior. (GP/2E-5926). Escala 2mm.	90
Figura 40 - Exemplar 2 de dente sinfisiano. A) vista lingual. B) vista labial. C) vista inferior. D) vista superior. E) vista lateral 1. F) vista lateral 2. (GP/2E-3756). Escala 1cm.	91
Figura 41 - Exemplar 3 de dente sinfisiano. A) vista lingual. B) vista labial. C) vista lateral 1. D) vista lateral 2. E) vista inferior. F) vista superior. (GP/2E-5927). Escala 4mm.	92
Figura 42 - Dente póstero – lateral. A) vista superior. B) vista inferior. C) vista lateral. D) vista labial. E) vista lingual (GP/2E-5928). Escala 4mm.	93
Figura 43 - Dente de Petalodontiformes indeterminado (GP/2E-5929). A) vista lateral 1. B) vista lateral 2. C) vista superior. D) vista lingual. E) vista labial. F) vista inferior. Escala 1cm.	95
Figura 44 - Esquema de dente de " <u>Pleuracanthus</u> " (RAGONHA, 1978). A) vista lingual, B) vista labial, C) vista lateral. Escala 10mm.	97
Figura 45 - Cortes longitudinais de dentes de " <u>Pleuracanthus</u> " albuquerquei (A: GP/2E-5930 e B: GP/2E-3752). Escala 1mm.	98
Figura 46 - Dente tricuspidado de " <u>Pleuracanthus</u> ". A) vista superior. B) vista lingual. C) vista labial. D) vista lateral 1. E) vista lateral 2. (GP/2E-5931) Escala 4mm.	99
Figura 47 - Detalhe das cúspides do exemplar tricuspidado de " <u>Pleuracanthus</u> " albuquerquei. (GP/2E-5931). Exemplar 1mm.	99
Figura 48 - Dente de exemplar bicuspidado de " <u>Pleuracanthus</u> " albuquerquei. A) vista lingual. B) vista labial. C) vista lateral 1. D) vista lateral 2. E) vista inferior. F) vista superior. (GP/2E-5932). Escala 2mm.	100
Figura 49 - Montagem de fotografias em MEV do exemplar unicuspidado. A) vista lateral. B) vista superior. C) vista lingual. D) vista labial. GP/2E-3754. Escala 2mm.	101
Figura 50 - Dente de <u>Taquaranthus</u> com a cúspide preservada na rocha. GP/2E-3753. Escala 2mm.	103
Figura 51 - Espinho de esfenacantídeo do Afloramento 1. GP/2E-3756. Escala 1cm.	105
Figura 52 - Detalhe da morfologia externa do espinho de Ctenacanthiformes. A) zona de inserção. B) costela bifurcada. C) costelas e tubérculos distais. GP/2E-3756. Escala 1cm.	106
Figura 53 - Dente de <u>Orodus</u> , Exemplar 1. A) vista labial, B) vista lingual, C) vista superior, D) vista inferior. GP/2E-3750. Escala 3mm.	109
Figura 54 - Dente de <u>Orodus</u> , Exemplar 2. A) vista lingual, B) vista labial, C) vista inferior. GP/2E-3751. Escala 4 mm.	110
Figura 55 - Dente de <u>Orodus</u> , Exemplar 3. A) vista labial, B) vista lingual, C) vista superior, D) vista inferior.	112

GP/2E-5933. Escala 3mm.

Figura 56 - Fragmento de possível dente Orodontiformes encontrado no Afloramento 2. GP/2E-5934. Escala 0,2mm.	113
Figura 57 - Possível escama de Chondrichthyes encontrado no Afloramento 3. GP/2E-5935A. Escala 0,5mm.	114
Figura 58 - Características internas de dentes e escamas Paleonisciformes. A) corte longitudinal de escama (GP/2E-5939). B) corte longitudinal de dente (GP/2E-5936). C) corte oblíquo (quase transversal) de escama (GP/2E-5940). D) cortes transversais de dentes (GP/2E-5937 e GP/2E-5938). Escalas 1mm.	115
Figura 59 - Morfotipos de escamas encontrados na Bacia do Paraná, segundo RICHTER, et al. (1985).	116
Figura 60 - Dentes de Paleonisciformes. A-C) dentes retos lisos dos afloramento 1-3, respectivamente (GP/2E-5941, GP/2E-5942, GP/2E-5943). D-H) dentes retos costelados dos afloramentos 1 (GP/2E-5944, GP/2E-5945) e de 2-4 (GP/2E-5946, GP/2E-5935B, GP/2E-5947), em sequência. Escala 1mm.	117
Figura 61 - Dentes de Paleonisciformes. A) dente reto costelado dos afloramento 1 (GP/2E-5948). B – D) dentes curvos costelados dos afloramentos 1 (GP/2E-5949, GP/2E-5950, GP/2E-5951) e 4 (G) (GP/2E-5952). Escalas 1mm.	118
Figura 62 - Dente de Paleonisciformes de grande porte do Afloramento 2. GP/2E-5973. Escala 2mm.	120
Figura 63 - Escamas lisas de Paleonisciformes encontradas nos afloramentos 1 e 2. GP/2E-5953, GP/2E-5954, GP/2E-5955, GP/2E-5956, GP/2E-5957, GP/2E-5958. Escala 1mm.	121
Figura 64 - Escamas costeladas de Paleonisciformes do Afloramento 1. GP/2E-5961, GP/2E-5962, GP/2E-5963, GP/2E-5964. Escala 1mm.	122
Figura 65 - Escamas costeladas de grande porte retiradas da matriz arenosa do Afloramento 1. GP/2E-3757, GP/2E-3758, GP/2E-3759, GP/2E-3760, GP/2E-5959, GP/2E-5960. Escala 2mm.	123
Figura 66 - Fragmento de dentário coletado no Afloramento 1. GP/2E-3761. Escala 10mm.	124
Figura 67 - Detalhe de partes do dentário coletado no Afloramento 1. A) Vista de corte transversal do dente anterior, B e C) Detalhe da parte superior do segundo dente, E) Detalhe dos "tubérculos". GP/2E-3761. Escala 1mm.	125
Figura 68 - Escamas de Actinistia. A) Exemplar 1 Formação Tatuí, Escala 2 mm. GP/2E-5965. B) Exemplar 1 da Transição Tatuí - Irati, GP/2E-5966. Escala 1mm. C) Exemplar 2 da Transição Tatuí - Irati, GP/2E-5967. Escala 0,6mm. D) Exemplar 3 da Transição Tatuí – Irati, GP/2E-5968. Escala 0,6mm.	128
Figura 69 - Escamas cosmóides de Actinistia do Membro Taquaral. A) Parte do Exemplar 1. GP/2E-5969. B) Contraparte do Exemplar 1. C) Exemplar 2. GP/2E-5970. Escala 2mm.	130
Figura 70 - Dente labirintodonte descoberto no Afloramento 1 (GP/2E-3762). A) face lingual, B) face labial, C e D) vistas laterais, E) vista inferior da base. Escalas 10mm.	133
Figura 71 - Fragmento mandibular de labirintodonte (GP/2E-5971). A) face interna, B) face externa. Escala 10mm.	134
Figura 72 - Dente quebrado de labirintodonte (GP/2E-5972). A) parte quebrada mostrando detalhes internos; B) parte oposta externa. Escala 5mm. C) lâmina petrográfica de corte transversal do mesmo exemplar. Escala 0,1mm.	135
Figura 73 - Partes ósseas indeterminadas. Escalas 1mm.	136
Figura 74 – Possíveis coprólitos e cóprolitos (órgãos) espiralados da Transição Tatuí - Irati retirados do Afloramento 1. Escala 1mm.	137
Figura 75 - A) Textura em perfil de duas amostras retiradas do Afloramento 1 indicando fósseis concordante com o plano irregular do acamamento. Escala 0,5cm. B) Textura em planta indicando fósseis sem orientação definida. Escala 1mm.	139
Figura 76 - Vista em planta de acumulação de escamas de Paleonisciformes. Única evidência de associação encontrada no Afloramento 1. Escala 1cm.	140
Figura 77 - Escamas de peixes ósseos que sofreram abrasão. Escala 0,5cm.	142
Figura 78 - Vista em planta de amostra retirada do Afloramento 2. Fragmentos de fósseis sem orientação. Escala 1mm.	143

Figura 79 – Dente de <i>Petalodonte</i> (GP/2E-5921B) encontrado no Afloramento 3 muito desgastado pela abrasão expondo todo o sistema de dentina tubular. Escala 1mm.	144
Figura 80 - Textura em perfil (A) e em planta (B) do Afloramento 4. Escala 0,2cm.	145
Figura 81 - Resumo gráfico dos dados tafonômicos.	149
Figura 82 - Bloco diagrama ilustrando a reconstituição da Transição Tatuí - Irati.	154

ÍNDICE DE TABELAS

Tabela 1 - Subdivisão cronogeológica do Período Permiano (Adaptado de GRADSTEIN et al., 2004).	17
Tabela 2 - Evidências de assinaturas tafonômicas que podem ser observadas e comparadas nas acumulações de vertebrados (Adaptado de BEHRENSMEYER, 1991).	52
Tabela 3 - Tabela da distribuição dos vertebrados paleozóicos em São Paulo. (*= nomina nuda).	63
Tabela 4 - Tabela de características e medidas padronizadas utilizadas.	138
Tabela 5 - Tabela comparativa de dados tafonômicos dos afloramentos 1 a 4.	153

1. INTRODUÇÃO

1.1. Apresentação

A região centro-leste do Estado de São Paulo (Fig. 1), entre os municípios de Leme e Capivari, expõe praticamente toda a seção neopaleozóica-mesozóica da borda leste da Bacia do Paraná, começando com o Grupo Tubarão (Subgrupo Itararé e Formação Tatuí), passando pelo Grupo Passa Dois (Formação Irati e Corumbataí) e terminando com o Grupo São Bento (formações Pirambóia, Botucatu e Serra Geral). Em discordância sobre estas rochas ocorrem depósitos cenozóicos da Formação Rio Claro e coberturas de colúvio e aluvião neógenas.

Nesta área, a passagem da Formação Tatuí (topo do Grupo Tubarão) para a Formação Irati (base do Grupo Passa Dois) é caracterizada por sedimentos relativamente grossos (arenitos com grânulos, arenitos conglomeráticos e conglomerados) em contato abrupto com folhelhos siltico-argilosos. Rochas pertencentes à passagem entre os grupos Tubarão e Passa Dois, fossilíferas ou não, são conhecidas desde a região de Araras até Itapetininga e têm sido atribuídas, recentemente, a ambientes fluviais ou de plataforma continental (FÚLFARO *et al.*, 1984; STEVAUX *et al.*, 1986; HACHIRO, 1997; ASSINE *et al.*, 2003).

Os paleovertebrados desta transição nunca receberam muita atenção e muito menos um tratamento dentro de qualquer contexto sedimentológico-estratigráfico moderno. Entretanto, estudos recentes (CHAHUD, 2003; CHAHUD & FAIRCHILD, 2002, 2003a, b; 2005) revelaram uma surpreendente diversidade taxonômica e biológica da paleoictiofauna deste intervalo. A presente dissertação documenta as afinidades biológicas e assinaturas tafonômicas destes paleovertebrados e, a partir daí, propõe hipóteses sobre suas relações paleoecológicas e paleoambientais.

1.2. Objetivos

O presente trabalho concentrou-se no estudo de paleovertebrados paleozóicos aplicado à interpretação paleontológica, sedimentológica e estratigráfica da passagem da Formação Tatuí para a Formação Irati. Os objetivos do trabalho foram:

1. Resumir o estado de conhecimento da estratigrafia e da paleontologia relativo ao intervalo em questão no âmbito do Estado de São Paulo.
2. Resumir as características dos grupos de peixes e vertebrados basais paleozóicos de maior relevância para o estudo.
3. Caracterizar a morfologia e afinidades biológicas dos fósseis de paleovertebrados encontrados.
4. Identificar e avaliar as assinaturas tafonômicas dos restos dos peixes fósseis.
5. Investigar as implicações paleoambientais e paleoecológicas do estudo paleontológico/tafonômico, especialmente com relação a possíveis ciclos de regressão e transgressão gravados nessa sucessão.

1.3. Localização

A pesquisa foi realizada em afloramentos na região do Domo de Pitanga, entre as cidades de Ipeúna e Rio Claro, sempre em camadas sedimentares entre as formações Tatuí e Irati. A escolha da área e do intervalo estratigráfico envolvido neste trabalho se deu pela abundância de afloramentos e pela disponibilidade de dados geológicos. A região de estudo é bem servida por estradas, na maioria não pavimentada, e tem como acesso as rodovias SP-191, SP-310 e SP-330 (Fig. 1).

Os quatro principais afloramentos se localizam na divisa entre os municípios de Rio Claro e Ipeúna, porém um afloramento, sem a camada de transição, foi analisado no Km 150 da Rodovia SP-308. Este ponto demonstra que nem toda a região apresenta a camada de estudo entre os grupos Tatuí e Passa Dois.

Figura 1 - Região centro-leste de São Paulo, as principais rodovias de acesso a região dos afloramentos e as unidades de estudo (adaptado de ASSINE et al. 2003).

2. DEFINIÇÃO DA UNIDADE ESTUDADA

O QUE É A “TRANSIÇÃO ENTRE OS GRUPOS TUBARÃO E PASSA DOIS”?

O termo "Transição dos Grupos Tubarão e Passa Dois", ou "Transição Tatuí - Irati", é usado aqui, informalmente, para designar as camadas fossilíferas sobrepostas aos arenitos finos bem selecionados, de origem marinha, típicos da Formação Tatuí (Subgrupo Guatá), Grupo Tubarão, e sotopostas pelos folhelhos siltico - argilosos do Membro Taquaral da Formação Irati, Grupo Passa Dois.

Uma vez que o caráter sedimentológico-fossilífero desta transição varia, foram consideradas duas variedades para a Transição Tatuí - Irati, adaptadas, a princípio, de observações anteriores feitas por SOARES (1972), STEVAUX *et al.* (1986) e HACHIRO (1991, 1997) em diversas localidades do Estado de São Paulo.

A primeira variedade, mais comum (Fig. 2a), consiste de quartzo - arenitos conglomeráticos de espessura de poucos centímetros (5-40cm), constituídos basicamente de grânulos e seixos de sílex em matriz arenosa que varia de média a fina. Os grânulos e seixos variam de angulosos a arredondados e podem exibir contatos entre si ou não. O acamamento é caracteristicamente lenticular com estratificação cruzada regular ou sigmoidal.

A segunda variedade (Fig. 2b) são arenitos finos, bem selecionados, com poucos clastos. Geralmente são maciços, mas podem apresentar laminação plano-paralela levemente ondulada e descontínua. Os clastos são muito pequenos (< 1cm de comprimento) e angulosos, constituídos normalmente de grãos de quartzo e fragmentos de rocha de coloração escura.

O mais importante é que ambas exibem grande quantidade de restos de vertebrados, que serviram para o estudo paleontológico. Isto definiu sua caracterização, pois em várias localidades a camada pode apresentar as mesmas composições sedimentares e estruturais, porém afossilíferas ou possuem outros tipos de fósseis como troncos de árvores.

Figura 2 - Seções colunares hipotéticas representando a Transição dos grupos Tubarão e Passa Dois. A) Seção colunar representando o primeiro tipo. B) Seção colunar representando o segundo tipo.

3. TRABALHOS PRÉVIOS SOBRE AS UNIDADES E ÁREA ESTUDADA

3.1. Características gerais da Bacia do Paraná

A Bacia do Paraná é uma bacia intracratônica que teve o início de sua deposição no Siluriano. Seu período deposicional foi de aproximadamente 350 milhões de anos, e inclui diversas unidades geológicas paleozóicas e mesozóicas.

Cobre uma área total de 1,7 milhões de km² (1,1 milhões de km² no Brasil) abrangendo quatro países (Argentina, Paraguai, Uruguai e Brasil). Estende-se por 1700 km N-S e 1000 km E-W, entre os meridianos 47° W e 58° W e os paralelos 15° S e 34° S na parte centro-leste da plataforma continental sul-americana (ZALÁN *et al.*, 1990).

A estratigrafia é bem conhecida nos estados brasileiros das regiões Sul, e Sudeste, porém a nomenclatura e classificação são diferenciadas dependendo do estado (Fig. 3). A espessura máxima é de 7000 metros na divisa Brasil - Paraguai. Em São Paulo (Fig. 4) a bacia chega a uma espessura de 5,5 km na região do Pontal do Paranapanema, entre rochas sedimentares e rochas básicas tanto intrusivas quanto extrusivas (HACHIRO, 1997).

3.2. Evolução tectono-sedimentar do centro-leste do Estado de São Paulo

Atividades tectônicas e magmáticas afetaram a bacia desde o início de sua deposição. RICCOMINI (1992) reconheceu seis fases tectônicas no período entre o final do Paleozóico e o Quaternário na região de pesquisa do presente trabalho. A primeira foram eventos sísmicos sinsedimentares durante o Permo-triássico, que causaram liquefação dos depósitos da Formação Corumbataí e injeção de diques clásticos. A segunda, terceira e quartas fases foram eventos ligados ao tectonismo e magmatismo da Formação Serra Geral, que formaram diques e sills de idade Eocretácea, que afetaram depósitos do Permiano e Eomesozóico. As duas últimas fases foram manifestações neotectônicas (quaternárias) no vale do Rio Passa Cinco.

Na região centro-leste do estado, entre as cidades de Piracicaba e Rio Claro (Fig. 1), ocorre uma estrutura tectônica conhecida como Domo de Pitanga e nela localiza-se a maior concentração de afloramentos paleozóicos do estado. Trata-se de uma estrutura anticlinal *en echelon*, que expõe praticamente toda a seção neopaleozóica-mesozóica da borda leste da Bacia do Paraná (SOARES & LANDIM, 1973; RICCOMINI, 1992; SOUSA, 1997).

Cronoes.		Litoestratigrafia da Bacia do Paraná									
Quat.		Rio Grande do Sul		Santa Catarina		Paraná		São Paulo			
Terc.		Barreiras, Terraços Aluviões		Barreiras, Terraços Aluviões		Qha		Qha		Fm. Rio Claro	
Cret.		Associação litológica primária		Associação litológica primária		TQi		TQi			
Juro- Cretáceo		Gr. São Bento		Fm. Serra Geral		Fm. Serra Geral		Fm. Serra Geral		Fm. Serra Geral	
Trias.		Fm. Botucatu		Fm. Botucatu		Fm. Botucatu		Fm. Botucatu			
		Fm. Rosário do Sul				Fm. Pirambóia					
Permiano		Gr. Passa Dois		Fm. Rio do Rasto	Mb. Morro Pelado	Fm. Rio do Rasto	Mb. Morro Pelado	Fm. Rio do Rasto	Mb. Morro Pelado	Fm. Corumbataí	
					Mb. Serrinha		Mb. Serrinha		Mb. Serrinha		
				Fm. Teresina		Fm. Teresina		Fm. Teresina			
				Fm. Serra Alta	Fm. Est. Nova	Fm. Serra Alta		Fm. Serra Alta			
				Fm. Irati		Mb. Assistência		Mb. Taquaral			
		Gr. Tubarão		Fm. Palermo		Fm. Palermo		Fm. Palermo		Fm. Tatuí	
				Fm. Rio Bonito		Mb. Siderópolis	Fm. Rio Bonito		Mb. Paraguaçu		
						Mb. Paraguaçu			Mb. Triunfo		
						Mb. Triunfo			Mb. Triunfo		
				Fm. Rio do Sul		Fm. Rio do Sul		Fm. Rio do Sul			
Fm. Mafra		Fm. Mafra		Fm. Mafra							
Fm. Campo do Tenente		Fm. Campo do Tenente		Fm. Campo do Tenente							
Fm. Ponta Grossa		Fm. Ponta Grossa		Fm. Ponta Grossa							
Fm. Furnas		Fm. Furnas		Fm. Furnas							
Embasamento pré-Gonduânico											

Figura 3 - Quadro litoestratigráfico da Bacia do Paraná nos estados da região Sul e São Paulo, destacando as unidades relevantes para o trabalho (Modificado de PETRI & FÚLFARO, 1983; HACHIRO, 1997; CPRM, 2006). (TQi = Terciário-Eoquaternário, Qha= Quaternário).

Figura 4 - Mapa geológico simplificado do Estado de São Paulo. (Adaptado de TOLEDO, 2001).

3.3. Contexto geológico dos Grupos Tubarão e Passa Dois

3.3.1. Grupo Tubarão

As primeiras referências a respeito de rochas pertencentes ao Grupo Tubarão foram feitas por José Bonifácio de Andrada e Silva que registrou rochas que serviam para lajes da região de Piracicaba e Itu (MENDES & ROCHA CAMPOS, 1963).

Segundo PETRI & FÚLFARO (1983), o Grupo Tubarão é constituído de uma associação heterogênea de rochas clásticas, inclusive carvão, que é explorado na parte superior do Subgrupo Itararé. O grupo ocorre desde o Uruguai até Goiás e em muitas localidades a unidade está depositada diretamente sobre o Pré-Cambriano.

3.3.2. Trabalhos pioneiros sobre a Formação Tatuí

O nome Tatuí ("Tatuhy") foi atribuído formalmente por WASHBURN (1930) a rochas permo-carboníferas. A unidade foi descrita como um depósito pós-glacial, discordante no topo, marcando uma transição de água doce para marinha.

BARBOSA & ALMEIDA (1949) propuseram uma subdivisão do Grupo Tubarão no Estado de São Paulo nas formações Itu (basal), Capivari, Gramadinho, Tietê e Itapetininga, esta última dividida em membros Tupi, Tatuí e Taquaral.

ALMEIDA & BARBOSA (1953) caracterizaram o Membro Tatuí da Formação Itapetininga como de constituição arenosa, estratificação plano-paralela de coloração verde com tons avermelhados e com algumas camadas de calcários. Interpretaram o ambiente de deposição como marinho de águas rasas e mornas com deposição lenta em fundo lodoso de plataforma estável, sem evidência de clastos de origem glacial. No topo, os autores anotaram a presença de camadas e lentes de sílex e, a oeste da quadrícula de Piracicaba, a presença de um fino conglomerado contendo seixos de sílex.

BARBOSA & GOMES (1958) mantiveram o termo Membro Tatuí dentro da Formação Itapetininga e descreveram a unidade como composta apenas de rochas sedimentares de cor verde, com espessura entre 30 e 50m. Essa classificação desconsiderou algumas feições sedimentares, como as camadas conglomeráticas localizadas no topo da unidade mencionadas por ALMEIDA & BARBOSA (1953).

PETRI (1964) revalidou o termo Formação Tatuí e considerou os sedimentos esverdeados como de origem continental pós-glacial. A discussão sobre o caráter posterior a glaciação voltou a ser discutido por ROCHA -CAMPOS (1967), que definiu os limites pós-glaciais no contato entre o Subgrupo Itararé e a Formação Tatuí.

3.3.3. Estudos estratigráficos da Formação Tatuí

Os estudos estratigráficos da Formação Tatuí se iniciaram com o trabalho de SOARES (1972), que considerou que tanto a base quanto o topo da unidade são separados por descontinuidades, designadas L1 e L4. Para SOARES (1972) a unidade apresenta feições monótonas, sendo caracterizada por siltitos, que predominam 90% da seção, juntamente com finas camadas de calcário, sílex e arenitos.

Ocorrem dois pacotes separados pelas cores dominantes. O inferior é constituído de siltitos marrom-arroxeados escuros (mas por vezes brancos), com acamamento fino a espesso, raramente laminado. As camadas de calcário e de sílex variam de poucos milímetros até 30 cm de espessura. Os arenitos, normalmente muito finos ou silticos, possuem estratificação plano-paralela. O segundo pacote é constituído de siltitos cinza-esverdeados e amarelo-esverdeados. Em sua base observam-se lentes de arenitos médios ou grossos, subarredondados, com estratificação cruzada acanalada e marcas onduladas associadas a arenitos finos de estratificação plano-paralela. Ocorrem camadas de seixos de sílex, angulosos ou arredondados, com tamanho médio de cinco centímetros.

O limite entre os dois pacotes é marcado por um diastema, designado L2 por SOARES (1972). Dentro do pacote superior, SOARES (1972) identificou uma desconformidade, L3, que separa duas fácies: a primeira de siltitos argilosos maciços sem arenitos intercalados, e a segunda de lamitos cinza esverdeados, intercalados por arenitos médios, arredondados, bem selecionados, com marcas onduladas, moldes de conchas e fragmentos de ossos.

O limite L4 marca a brusca mudança litológica com os folhelhos da Formação Irati. Em algumas localidades associa-se a esta superfície feições erosivas e concentrações de até 15cm de espessura de arenitos conglomeráticos contendo seixos arredondados e subangulares de sílex. Em outras não existe este conglomerado, mas uma camada arenosa centimétrica contendo grânulos, fragmentos de ossos e dentes. Na estrada de Araras para Ibicatu, o pacote atinge seis metros de espessura nos conglomeráticos (descrito como cunha clástica de "Ibicatu" [sic]). Por último, SOARES (1972) sugeriu que o limite pós-glacial deva ser o limite entre os grupos Tubarão e Passa Dois, o que tornaria a Formação Tatuí parte do Grupo Passa Dois.

Segundo SOARES & LANDIM (1973), a Formação Tatuí no flanco nordeste da bacia em São Paulo tem espessura reduzida (inferior a 30 m) e está representada por seu membro inferior com apenas ocorrência local dos siltitos do membro superior.

PETRI & FULFARO (1983) descreveram a Formação Tatuí como composta de siltitos e arenitos micáceos, calcíferos e com pirita, intercalações de calcários, folhelhos e camadas conglomeráticas com fósseis de vertebrados.

FULFARO *et al.* (1984) consideraram que a faixa conglomerática descrita por SOARES (1972), que separa os grupos Tubarão e Passa Dois, pertença à Formação Tatuí, pois aparece em diferentes posições dentro da formação.

PIRES & PETRI (1993) estudaram a estratigrafia da Bacia do Paraná em São Paulo e consideraram que o máximo transgressivo ocorreu no topo da Formação Tatuí, em que seguiu um sistema de mar alto com baixa taxa de sedimentação durante a deposição do Membro Taquaral.

CASTRO *et al.* (1993) consideraram que o contato na base da Formação Tatuí é discordante e no topo pode ocorrer um pavimento transgressivo de arenitos com fragmentos fosfáticos (ossos, dentes, escamas e coprólitos) em contato com a Formação Irati.

RICCOMINI *et al.* (1997), num estudo de trípoli na região do Domo do Pintanga, descreveram a camada de arenito conglomerático do contato Tatuí - Taquaral como pertencente à Formação Tatuí.

FERNANDES (2004), em sua monografia de Trabalho de Formatura, avaliou sete afloramentos da região de Rio Claro e Ipeúna, além do afloramento clássico da cunha clástica de Ibicatu ou Fácies Ibicatu ("Imbicatu" de SOARES, 1972). Correlacionou a camada arenosa conglomerática entre as formações Tatuí e Irati da região de Paraisolândia às rochas de Ibicatu da Formação Tatuí.

3.3.4. Relação estratigráfica da Formação Tatuí com o Grupo Guatá

Nos estados do Sul do Brasil a Formação Tatuí tem sido correlacionada ao Grupo Guatá (Subgrupo Guatá, segundo PETRI & FÚLFARO, 1983). Esta diferença se deve ao fato da unidade estar bem preservada e passível de divisão por lá, mas de caracterização difícil e polêmica em São Paulo.

Um dos primeiros a associar as unidades foi GORDON JR. (1947), que dividiu o Grupo Guatá nas formações Rio Bonito e Palermo na região sul, considerando-as como equivalentes à Formação Tatuí no Estado de São Paulo. Esta comparação também foi mantida, posteriormente, por NORTHFLEET *et al.* (1969) e MEDEIROS & THOMAZ FILHO (1973).

SOARES & LANDIM (1973) consideraram que a Formação Tatuí tem a mesma posição estratigráfica que o Grupo Guatá e que este está representado em São Paulo somente pela parte superior da Formação Rio Bonito e a Formação Palermo. Conclusão parecida foi registrada por SCHNEIDER *et al.* (1974) que correlacionaram a Formação Tatuí ao Membro Paraguaçu da Formação Rio Bonito mais a Formação Palermo toda.

PETRI & FÚLFARO (1983), por outro lado, alegaram que a Formação Rio Bonito estaria ausente no Estado de São Paulo e que a Formação Tatuí corresponderia à Formação

Palermo. Pouco depois, FÚLFARO *et al.* (1984) consideraram a Formação Tietê como equivalente à Formação Rio Bonito e a Formação Tatuí, à Formação Palermo.

CASTRO *et al.* (1993) consideraram difícil mapear o Grupo Guatá no Estado de São Paulo e validaram o nome Formação Tatuí, que dividiram em três ciclos transgressivos e regressivos. O primeiro seria pós-glacial e marinha posterior ao Subgrupo Itararé e o último o evento transgressivo máximo anterior aos depósitos do Membro Taquaral.

MEDEIROS (1993) caracterizou o Grupo Guatá, identificando, nas Formações Rio Bonito e Palermo, sequências e parassequências de sedimentação em plataforma rasa de mar epicontinental. Estas ele associou a transgressões e regressões marinhas, aparentemente cíclicas, relacionadas a oscilações glácio-eustáticas da época.

PERINOTTO & FÚLFARO (1993) consideraram equivalentes às formações Tatuí e Palermo e caracterizaram oito fácies: F1: fácies de pelitos, bioturbados ou não; F2: fácies de arenito I, com estratificação cruzada do tipo hummocky, associada a F1; F3: fácies de arenito II, turbiditos oscilatórios; F4: fácies de arenito III, arenitos em sand waves; F5: fácies de arenito IV, arenito conglomerático a conglomerado silexítico; F6: fácies de arenito V, arenito com estratificação cruzada de baixo ângulo; F7: fácies arenito VI, com granodecrescência ascendente e estratificações cruzadas; e F8: fácies carbonática (bancos e lentes associados a F1).

Em sua monografia de Trabalho de Formatura, MOCHIZUKI (2001) considerou que os sedimentos da Formação Tatuí são equivalentes aos encontrados no Grupo Guatá. Segundo a autora a Formação Rio Bonito representa dois sistemas deposicionais. A primeira é formada por arenitos finos a silticos acastanhados (raramente esbranquiçados), bioturbados. A segunda é caracterizada por siltitos esverdeados, nódulos silicosos esbranquiçados e bancos de arenitos finos com intercalações carbonáticas. No topo da unidade ocorre uma camada de arenitos médios a grossos de oito centímetros de espessura.

A Formação Palermo é composta de siltitos argilosos na base, no meio por arenitos finos maciços, bioturbados ou com estratificação *hummocky* e no topo da unidade são observados arenitos finos a muito finos com estratificação cruzada apresentando uma intercalação de clastos e lâminas de carvão.

3.3.5. Estudos paleoambientais da Formação Tatuí

Os trabalhos pioneiros sugerindo paleoambientes foram poucos e não tratavam desse assunto como prioridade. Os primeiros, de ALMEIDA & BARBOSA (1953) e BARBOSA & GOMES (1958), atribuíram aos sedimentos da Formação Tatuí uma origem marinha rasa a partir da presença de espículas de esponjas. PETRI (1964) contestou esta interpretação,

argumentando que os fósseis de espongiários citados não constituíam evidência conclusiva de paleoambiente marinho.

PETRI & FULFARO (1983), acreditavam que a Formação Tatuí teria caráter não marinho. Os depósitos teriam se formados em lagunas ou lagoas de salinidade variável na planície costeira e uma pequena abertura para o mar aberto na parte sul da bacia do Paraná.

FULFARO *et al.* (1984) caracterizaram a Fácies Ibicatu (SOARES, 1972) como sendo depósitos resultantes de um "fan delta", provocado pelo soerguimento desta área marginal da bacia. Segundo os autores ocorrem duas épocas de formação dos deltas. O primeiro formou o complexo deltaico de orientação SE/NW na região de Itapetininga e o segundo é caracterizado pela formação do topo da Formação Tatuí, com a formação dos deltas observados entre Leme e Araras

STEVAUX *et al.* (1986) analisaram características estratigráficas e sedimentares de quatro seções faciológicas dentro da Formação Tatuí. A primeira é a cunha clástica de Ibicatu ("Ibicatu" de SOARES, 1972), que se localiza entre Araras e Leme, onde ocorre uma exposição de cerca de seis metros de conglomerado (com seixos de sílex de 1 a 2cm) e troncos de árvores fósseis, ambos orientados com sentido W, WSW e WNW, formando um leque, que os autores associam a um sistema deltaico. O sistema conglomerático com seixos e fósseis orientados dos depósitos indica um fluxo de alta densidade causado por um levantamento da área marginal da bacia. Recobrimo esta seção, ocorrem os sedimentos de folhelho cinza do Membro Taquaral.

Na segunda seção, localizada no Córrego do Veado em Limeira (SP-151), ocorrem sedimentos do topo da Formação Tatuí. Nesta localidade STEVAUX *et al.* (1986) observaram um pacote de 6 metros de arenitos conglomeráticos com seixos de 1 a 2cm de sílex e os correlacionaram com os depósitos de Leme e Araras, porém com forte influência de correntes de marés.

As terceira e quarta seções localizam-se na Rodovia do Açúcar (Km 150 e 152,5) e são caracterizadas por sedimentos finos da formação Tatuí.

ASSINE *et al.* (1999) estudaram a parte superior da Formação Tatuí no centro-leste de São Paulo. Os autores consideram que a unidade representa um trato de sistemas de mar alto caracterizado pela progradação, sobre uma plataforma marinha dominada por ondas e marés, de sistemas aluviais costeiros, identificados como pertencentes a cunha clástica do Ibicatu (SOARES, 1972; FULFARO *et al.* 1984; STEVAUX *et al.* 1986). Sugerem que a fonte dos sedimentos estaria ao norte e as paleocorrentes seriam dirigidas para sul.

ASSINE *et al.* (2003) separaram os níveis conglomeráticos ricos em clastos de sílex da Formação Tatuí no centro-leste de São Paulo em dois níveis distintos. O primeiro é observado entre os municípios de Leme e Araras (conhecidos como Fácies Ibicatu), caracterizados como leques aluviais costeiros que posteriormente foram sobrepostos por

rochas da Formação Irati. O segundo nível, superior, são camadas de arenitos conglomeráticos resultado de um trato de sistemas de mar alto caracterizado pela progradação e retrabalhamento dos depósitos da Fácies Ibicatu sobre uma plataforma marinha dominada por marés, que é recoberto pelos folhelhos do Membro Taquaral.

Para ASSINE *et al.* (2003) o segundo nível de conglomerados são depósitos residuais (Lags) transgressivos que constituiriam o início da deposição do Membro Taquaral e que não possuem ligação com a Fácies Ibicatu de Leme e Araras. Os autores são explícitos quando concluem seus dados:

“Por fim, é importante enfatizar que os níveis de conglomerados que ocorrem como depósitos residuais transgressivos no contato entre as formações Tatuí e Irati (L4 de SOARES, 1972), são estratigraficamente distintos dos conglomerados e arenitos grossos com clastos de sílex que ocorrem inseridos na parte superior da Formação Tatuí e que informalmente são referidos como “Fácies Ibicatu”. A fim de evitar impropriedades e falhas na comunicação geológica, propõe-se reservar o nome Ibicatu apenas para as fácies de arenitos grossos e conglomerados silicíticos pertencentes à parte superior da Formação Tatuí, não se utilizando tal denominação para os conglomerados associados às superfícies transgressivas que caracterizam o limite entre as duas unidades litoestratigráficas.”

3.3.6. Grupo Passa Dois

Como no Grupo Tubarão, as rochas atribuídas ao Grupo Passa Dois também são conhecidas desde o século XIX, em trabalhos que citavam calcários, folhelhos e fósseis (WHITE, 1908; WASHBURN, 1930). Atualmente a unidade é dividida em duas formações no centro leste do Estado de São Paulo: Irati e Corumbataí.

3.3.7. Trabalhos pioneiros e estratigráficos sobre Formação Irati

Rochas equivalentes à Formação Irati foram primeiramente registradas no Estado do Paraná por WHITE (1908), como parte de um pacote espesso de "schisto" preto que se estendia de São Paulo ao Paraná. Este pacote era constituído de camadas com nódulos de sílex, calcários impuros e dolomitos. Posteriormente, OLIVEIRA (1940) foi o primeiro a utilizar a denominação Formação Irati de modo formal para o pacote de rochas descritas por White.

Até a primeira metade do século XX a Formação Irati não era subdividida. Foram ALMEIDA & BARBOSA (1953) que caracterizaram o Membro Taquaral, composto de folhelhos cinza esverdeado escuro, e o Membro Assistência, de calcários dolomíticos e

pelitos subordinados. No entanto, os dois membros não pertenciam à mesma formação. Para os autores, o Membro Taquaral fazia parte do topo da Formação Itapetininga.

A atual classificação estratigráfica da Formação Irati em dois membros, Taquaral e Assistência, foi proposta por BARBOSA & GOMES (1958). Um dos motivos para a reclassificação seria a presença de fósseis do crustáceo *Clarkecaris* em toda a extensão da unidade basal.

SOARES (1972) considerou o Membro Taquaral como um folhelho de cor cinza, às vezes bem laminados, físeis com espessura que varia de 5 a 15 m.

HACHIRO (1991) estudou os litotipos e associações faciológicas da Formação Irati no Estado de São Paulo em sua dissertação de mestrado e reconheceu que a unidade pode ser dividida claramente em dois membros: Taquaral (inferior) e Assistência (superior), como propuseram BARBOSA & GOMES (1958). O contato inferior da Formação Irati é concordante e gradacional com o topo da Formação Tatuí e é caracterizado quando os folhelhos siltosos passam a predominar sobre os sedimentos do Tatuí (arenitos cinza esverdeados). O autor cita que os arenitos da base do Membro Taquaral na região de Rio Claro e Assistência são interpretados como pertencentes a Fácies Ibicatu da Formação Tatuí.

HACHIRO *et al.* (1993) sugeriram a promoção da Formação Irati à condição de subgrupo. Consideraram que a Formação Taquaral não possui subdivisões claras. A deposição do Irati iniciou-se com a transgressão após a progradação responsável pelos conglomerados da Fácies Ibicatu da Formação Tatuí em São Paulo.

HACHIRO (1997), em sua tese de doutorado, estudou toda a extensão do Subgrupo Irati e a subdividiu em oito fácies sedimentares bem definidas, duas na Formação Taquaral e seis na Formação Assistência. A Formação Taquaral é diferenciada por não possuir betume em seus folhelhos ao contrário da Formação Assistência, onde o folhelho é betuminoso com intercalações carbonáticas.

HACHIRO (1997) considerou que a camada conglomerática na base da Formação Taquaral é local e subordinada, variando em espessura (de 0,1m a 1m) e também na sua composição, mais arenosa ou mais conglomerática, sempre com granodecrescência ascendente.

3.3.8. Estudos paleoambientais da Formação Irati

Os trabalhos pioneiros já discutiam o contexto paleoambiental da Formação Irati entre os mais importantes estão AMARAL (1971), e SOARES & LANDIM (1973) que consideram a Formação Irati como início da fase de sedimentação parálisa da plataforma do ciclo pós-glacial.

GEOVANI *et al.* (1974), baseando-se em isótopos de carbonatos, caracterizaram o ambiente de deposição da Formação Irati como de água doce. Os indícios de águas salinas seriam efeitos diagenéticos.

PETRI & FÚLFARO (1983) sugeriram que a deposição da Formação Irati ocorreu em um grande corpo de água, constituindo-se de um ou mais lagos ou mares internos (lago-mar).

ARAÚJO-BARBERENA (1993) concluiu, a partir de análise bibliográfica, que o paleoambiente da Formação Irati era constituído de um mar, restrito, normalmente calmo, de baixa salinidade e de profundidade variável, mas relativamente raso, habitado por diversas populações adaptadas aos diferentes ambientes.

MEDEIROS (1993) considerou que a Formação Irati constitui um máximo da transgressão marinha da Bacia do Paraná. Na fase final da deposição houve a perda das ligações diretas com o oceano aberto, iniciando a desertificação e posterior secagem da bacia, registradas nas formações sobrepostas.

3.3.9. Considerações das unidades de estudo

Observando as propostas para as unidades de estudo apresentadas pelos diversos autores, pode-se inferir que a Formação Tatuí é constituída em geral de siltitos ou arenitos finos separados por descontinuidades marcadas por arenitos grossos ou diastemas. O membro Taquaral da Formação Irati é constituído basicamente de folhelhos siltico-argilosos. O contato entre as unidades pode ser gradual (com intercalações) ou abrupto, caracterizado por camadas de material mais grosso que as separa.

3.4. Idade das unidades

Apesar de muitos trabalhos de cunho estratigráfico, paleoambiental e paleontológico terem sido realizados, foram poucos os trabalhos que destacaram a idade das unidades. Entretanto, todos os trabalhos consideram as unidades em questão como permianas (Tab.1).

No Estado de São Paulo os trabalhos visando idade utilizaram métodos palinológicos e paleontológicos. DAEMON & QUADROS (1970) propuseram o primeiro esquema informal de zonas biostratigráficas baseada em palinomorfos e designaram de G a L as biozonas para rochas neopaleozóicas da Bacia de Paraná. Neste esquema, o Subgrupo Guatá e a Formação Irati ocorrem dentro das zonas J, K e L, que representariam o Casaniano (= Guadalupiano) e Tatariano no Estado de São Paulo.

DAEMON (1974 *apud* MEZZALIRA, 1989) realizou uma análise palinológica 10 metros acima do contato entre os Membros Taquaral e Assistência no Estado de São Paulo registrando idade Cazaniana entres os intervalos L2 superior e L3.

MARQUES-TOIGO (1991) detalhou e formalizou o zoneamento palinostratigráfico das zonas K e L para o Grupo Tubarão e a Formação Irati nos estados de Santa Catarina e Rio Grande do Sul. Este zoneamento, de acordo com a recente revisão feita por SOUZA & MARQUES-TOIGO (2003), primeiro apareceu na parte sul da bacia no topo da Formação Rio Bonito e na base da formação Palermo e desaparece em níveis estratigráficos do topo da Formação Irati.

Tabela 1 - Subdivisão cronogeológica do Período Permiano (Adaptado de GRADSTEIN *et al.*, 2004).

Período	Subperíodo	Época	Tempo (Ma)	Idade	Tempo (Ma)
Permiano (299-251 Ma)	Zechstein (Thuringiano, Neopermiano) 270,6 – 251 Ma	Lopingiano (Tatariano) (Ochoano 258 – 251 Ma)	260,4 – 251	Changshingiano (Dorashamiano)	253,8 – 251
				Wuchiapingiano (Dzhulfiano / Longtaniano)	260,4 – 253,8
		Guadalupiano (Cazaniano: 270,6 – 260,4 Ma)	270,6 – 260,4	Capitaniano	265,8 – 260,4
				Wordiano	268 – 265,8
	Cisuraliano = Rotliegendes (Eopermiano) 299 – 270,6 Ma	Chihciano (Leonardiano 280 – 270,6 Ma)	284,4 – 270,6	Roadiano (=Ufimiano)	270,6 – 268
				Cunguriano	275,6 – 270,6
		Uraliano (Wolfcampiano 299 – 280 Ma)	299 – 284,4	Artinsquiano	284,4 – 275,6
				Sacmario	294,6 – 284,4
				Asseliano	299 – 294,6

Uma idade absoluta estabelecida para a Bacia do Paraná apresenta um valor de 267.1 ± 3.4 Ma (U/Pb) obtida através de MATOS *et al.* (2001) na base da Formação Rio Bonito do Rio Grande do Sul, na região basal das duas subzonas: *Vittatina costabilis* e no intervalo que está abaixo da zona de *Lueckisporites virkkiae*. Isto pareceria colocar *L. virkkiae* em zonas dentro do Eopermiano e início do Neopermiano (Cisuraliano superior para Guadalupiano inferior) da subdivisão formal recentemente estabelecida do Permiano (JIN *et al.*, 1997; GRADSTEIN *et al.*, 2004).

Recentemente SANTOS *et al.* (2006) aplicaram geologia isotópica utilizando U-Pb e correlação palinológica para datar camadas bentoníticas da Formação Irati do Rio Grande do Sul, obtendo uma idade de $278\text{Ma} \pm 2.2\text{Ma}$ que corresponde ao final do Cisuraliano (Eopermiano). Essa datação é mais antiga que a obtida por MATOS *et al.* (2001), está em

uma estratigrafia superior e a princípio apresenta relação com idades obtidas em rochas equivalentes na África.

Comparando as idades obtidas nos estados da região sul e em São Paulo aparentemente a Transição entre os grupos Tubarão e Passa Dois teria se sucedido entre o Neocisuraliano a Mesoguadalupiano, fim do Eopermiano.

HACHIRO & COIMBRA (1993) estudaram os ciclos regressivos e transgressivos nas seqüências do Irati e considerou que a unidade teve um tempo deposicional de 2,7-3,5 milhões de anos. Essa variação ocorreu devido à deposição do Membro Taquaral que devido a sua litologia poderia variar de 0,7 - 1,5 milhões de anos.

4. MATERIAIS E MÉTODOS

4.1. Pesquisa e levantamento bibliográfico

A análise e revisão bibliográfica foram realizadas através de uma leitura crítica de artigos paleontológicos e geológicos referentes às Formações Tatuí e Irati no Estado de São Paulo e correspondentes de outras localidades. Foi dada ênfase à história e a contribuição científica dos diversos trabalhos relacionados ao contato entre as unidades, características paleoambientais e conteúdo paleontológico.

Além da pesquisa em biblioteca, foi realizado um levantamento de dados na rede mundial de computadores (www), no que diz respeito à busca de informações sobre a paleontologia estudada, unidades litológicas e técnicas para o tratamento de amostras.

4.2. Trabalhos de campo e material utilizado

Os trabalhos de campo incluíram a coleta de fósseis individuais e de amostras fossilíferas maiores em afloramentos novos e já conhecidos da literatura (STEVAUX, *et al.* 1986, CHAHUD & FAIRCHILD, 2002, 2005; CHAHUD, 2003). Para auxiliar, foram utilizadas as bases cartográficas do IBGE, nas escalas: 1:25.000, 1:100.000 e 1:250.000.

Foram realizados ao todo três trabalhos de campo. O primeiro percorreu e reconheceu diversos afloramentos que foram avaliados para escolha dos melhores pontos para aprofundar as pesquisas. Os outros dois tiveram como objetivo o levantamento descritivo, a coleta de fósseis e a caracterização de assinaturas tafonômicas.

A maior parte do material foi coletada em trabalhos de campo durante os anos de 2002 e 2005, porém alguns exemplares foram coletados por alunos durante as aulas de campo da disciplina de Mapeamento Sedimentar do curso de Bacharelado em Geologia do IGc/USP.

As amostras coletadas eram selecionadas a partir de evidências diretas ou de suspeitas razoavelmente fortes de possuírem material paleontológico relevante. Em campo tais amostras eram analisadas e avaliadas por observação visual simples e com auxílio de lupa de 10 vezes de aumento.

O material fóssil era constituído de restos de peixes e tetrápodes primitivos sob a forma de escamas, espinhos, vértebras, dentes, partes ósseas e coprólitos. Outros tipos de fósseis, como icnofósseis e artrópodes, foram encontrados nos trabalhos de campo, registrados e suas conotações paleoambientais exploradas, mas não em detalhe.

4.3. Análise de laboratório

Os trabalhos de preparação dos materiais coletados em campo foram realizados nos laboratórios do Departamento de Geologia Sedimentar e Ambiental do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo: Laboratório de Paleontologia Sistemática, Laboratório de Estudos Paleobiológicos e Laboratório de Micropaleontologia Setembrino Petri.

Os fósseis geralmente se encontravam fraturados e frágeis em arenito grosso fortemente cimentado. Para estas condições de preservação, priorizaram-se por métodos mecânicos, em vez de químicos, de preparação. Quando possível, os melhores fósseis foram removidos das amostras com a utilização de ferramentas odontológicas e outras improvisadas. Uma lâmina delgada (petrográfica) foi confeccionada para observação de estruturas internas de um dente labirintodonte.

Os exemplares completos ou com poucas fraturas foram removidos das amostras de rocha por instrumentos como pinças, estiletes, serras e até mesmo martelos. Serras e martelos foram úteis para diminuir as amostras e em alguns casos, fósseis maiores se destacaram da matriz arenosa neste processo. Já os estiletes e pinças foram utilizados para a retirada de materiais que necessitavam de maiores cuidados, como, por exemplo, em rochas de granulometria mais fina ou para espécimes que exigiam maior cuidado ou detalhe em seu estudo. Pinças pequenos foram utilizados no trabalho de restauração de peças quebradas, na colagem de fragmentos e na limpeza de regiões específicas de amostras enquanto foi realizada a retirada dos fósseis.

Mesmo que todo o cuidado fosse tomado, foi muito difícil obter-se pelo método de remoção, um elemento completo como estava na rocha. Diversas vezes, ao pressionar o fóssil com a pinça, ocorreram quebras ou perda do material, principalmente de cúspides, que se fraturavam facilmente na retirada.

No início dos trabalhos muitas técnicas foram experimentadas para preparar os fósseis para o estudo, sem resultado significativo ou até mesmo causando a destruição do material. Por exemplo, embora a desagregação de amostras friáveis ou a diminuição do tamanho auxiliasse na obtenção de fósseis menores, este método foi abandonado por causa dos danos que causava a muitos outros fósseis de igual importância. Também não se mostrou eficaz a retirada de fósseis utilizando água, com detergente ou não, pois apesar de liberar material parcialmente solto em amostras menos consolidadas ou fraturadas de granulometria mais grossa, no entanto alguns acabavam se fragmentando no processo. Em geral o resultado era insignificante, pois poucos eram os fósseis aproveitados.

Os fósseis foram registrados e analisados em fotografias, imagens digitais e fotomicrografias (MEV, microscopia óptica). Imagens digitais foram obtidas com uma SONY 3CCD máquina fotográfica acoplada em um microscópio estereoscópio com analisador de

imagem LEICA do Laboratório de Petrografia Sedimentar do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo. Também foram obtidas imagens em microscópio eletrônico de varredura (MEV) e fotografias escaneadas em um Omega Megascan - ACCU 6000 scanner.

As imagens foram editadas e adaptadas utilizando os softwares especializados Corel Draw 10, MGI Photo Suite 8.1 e Infran View. Para o desenvolvimento de texto e a colocação de imagens e tabelas foram utilizados os softwares Microsoft Word 2002 e 2003 e Microsoft Excel 2002, incluídos dentro dos programas Microsoft Office XP e Microsoft Office 2003.

O material estudado está depositado nas coleções de vertebrados fósseis do Laboratório de Paleontologia Sistemática do Departamento de Geologia Sedimentar e Ambiental do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo, sob a sigla GP/2E. O material registrado consiste de dois tipos que receberam tratamentos diferenciados no que diz respeito ao alojamento. O primeiro tipo são espécimes em amostras de mão que foram colocados em caixas especiais dentro de gavetas específicas no Laboratório de Paleontologia Sistemática.

O segundo tipo são os espécimes isolados ou retirados de amostras que foram acondicionados em pequenos frascos cilíndricos de acrílico ou vidro, etiquetados e protegidos por algodão para impedir o movimento dos espécimes. Posteriormente os frascos foram colocados em uma caixa à parte para manter a coleção junta.

4.4. Metodologia para o estudo taxonômico

O estudo da morfologia externa e a descrição de restos vertebrados, tais como escamas, espinhos, vértebras e dentes, podem levar à identificação taxonômica em diferentes níveis de precisão (de classe a espécies). Para o auxílio no estudo comparativo e taxonômico, recorreu-se a trabalhos que tinham por objetivo a descrição e identificação de fósseis em diversas unidades geológicas, entre os quais: LEIDY (1859), BRYANT (1929), SILVA SANTOS (1946, 1947, 1967), DUNKLE & SCHAEFFER (1956), BARCELLOS (1975), WÜRDIG-MACIEL (1975), BAIRD (1978), RAGONHA (1978, 1984), JOHNSON (1981), MILLER (1981), MAISEY (1981, 1982, 1984a e b), RICHTER (1985), RICHTER *et al.* (1985), JANVIER & MELO (1987, 1988, 1992), LONG (1993, 1995), JANVIER (1996), WILLIAMS (1998), BARBERENA (1998), BARBERENA & DIAS (1998), DIAZ SARAVIA (2001), TOLEDO (2001), PEREZ & MALABARBA (2002), DELSATE *et al.* (2003), CHAHUD (2003), ELLIOT *et al.* (2004), TURNER & MILLER (2005).

4.5. Metodologia para o estudo tafonômico

A análise tafonômica do material encontrado levou em conta os estados de desarticulação, desgaste e dispersão dos fósseis em questão. Tal análise baseou-se principalmente no tratamento qualitativo de variáveis tafonômicas como abrasão, transporte, quebras, articulação e disposição dos fósseis no afloramento, conforme técnicas elaboradas por: VOORHIES (1969), BEHRENSMEYER (1982, 1991), BEHRENSMEYER & KIDWELL (1985), HOLZ (1998), BENTON (1997) e MANCUSO (2003). As técnicas utilizadas para o estudo tafonômico serão detalhadas mais adiante no capítulo 6, Técnicas de Estudos Tafonômicos de Vertebrados.

5. ESTUDOS PALEOICTIOLÓGICOS E DE TETRÁPODES BASAIS

5.1. Introdução

O filo Chordata (cordados) é um dos mais fascinantes do mundo animal. Dentro dele ocorre o Subfilo Vertebrata (vertebrados) ou Craniata, que incluem todos os peixes, anfíbios, répteis, aves, dinossauros e mamíferos. A característica básica dos vertebrados é a presença de crânio e encéfalo (vértebras em grupos mais derivados). O esqueleto é biomineralizado por um composto de apatita biológica (um fosfato de cálcio), cuja fórmula química básica é $\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6(\text{OH})_2$ com algumas variações.

Os peixes incluem uma grande variedade de animais que vivem no nosso planeta desde o Cambriano. Segundo RICHTER *et al.* (2004) são constituídos basicamente de cabeça, tronco e cauda. Apresentam brânquias durante todo o período de vida e nadadeiras pares, que equivalem aos membros dos tetrápodes, e individuais em diversas partes do corpo utilizadas para locomoção em meio aquático.

No passado os peixes constituíam uma superclasse, *Pisces*, que abrangia as classes Osteichthyes e Chondrichthyes, excluindo a Agnatha. Atualmente são considerados "peixe" todos os vertebrados dotados de notocorda e crânio (RICHTER *et al.* 2004). O termo peixe ainda é bastante utilizado em trabalhos científicos, porém alguns pesquisadores (MAISEY, 1994) não o considerem como válido, por causa da relação filogenética de peixes com e sem mandíbula.

O grupo inclui as duas superclasses de peixes: Agnatas, peixes sem mandíbulas e os mais primitivos conhecidos (dentro deste grupo pode se incluir os conodontes) e os Gnathostomata, com mandíbulas, representados atualmente pelos Chondrichthyes (peixes cartilaginosos) e Osteichthyes (peixes ósseos). Desta última linhagem teriam surgido os tetrápodes.

A classificação adotada nesta dissertação é baseada nos estudos de NELSON (1994), LONG (1995), JANVIER (1996) e RICHTER *et al.* (2004) e leva em consideração apenas os vertebrados permianos anteriormente observados na Bacia do Paraná:

Filo Chordata

Subfilo Vertebrata (Cambriano - Recente)

Superclasse Gnathostomata (Siluriano - Recente)

Classe Acanthodii (Siluriano - Permiano)

Classe Chondrichthyes (Siluriano-Recente)

Subclasse Elasmobranchii (Devoniano - Recente)

Incertae Ordinis – dentes cladodontes † (Devoniano - Triássico)

- Ordem Ctenacanthiformes † (Devoniano - Triássico)
- Ordem Xenacanthiformes † (Devoniano - Triássico)
- Ordem Eugeneodontiformes † (Carbonífero - Triássico)
- Ordem Orodontiformes † (Devoniano - Permiano)
- Ordem Petalodontiformes † (Carbonífero - Permiano)
- Ordem Hybodontiformes † (Devoniano - Paleógeno)
- Classe Osteichthyes (Siluriano-Recente)
 - Subclasse Actinopterygii (Siluriano - Recente)
 - Infraclasse Actinopteri (Siluriano - Recente)
 - Ordem Palaeonisciformes † (Siluriano - Cretáceo)
 - Subclasse Sarcopterygii (Devoniano - Recente)
 - Infraclasse Actinistia (Devoniano - Recente)
 - Infraclasse Dipnoi (Devoniano - Permiano)
 - Infraclasse Rhipidistia † (Devoniano - Permiano)
 - Ordem Osteolepidida † (Devoniano - Permiano)
 - Infraclasse Tetrapoda (Devoniano - Recente)

(† extinto)

O conhecimento dos principais grupos, anatomia, habitats e histórico evolutivo auxiliam na interpretação da origem dos depósitos em que se encontram. Este capítulo apresenta as características gerais dos grupos vertebrados relevantes para a pesquisa na Transição Tatuí - Irati.

Principais grupos de peixes permianos relevantes para o presente estudo

5.2. Classe Chondrichthyes

Os Chondrichthyes constituem um dos grupos de vertebrados de maior sucesso evolutivo. Os fósseis mais antigos deste grupo foram encontrados em rochas silurianas da Europa. Mas foi durante o Devoniano e o Neopaleozóico que ocorreu sua maior diversificação evolutiva e ecológica, levando este grupo a ocupar diversos nichos ecológicos em praticamente todos os continentes e oceanos (LONG, 1993).

Os Chondrichthyes são caracterizados pelo esqueleto interno revestido basicamente de cartilagem de calcificação prismática (por isso são conhecidos como peixes cartilaginosos), pele revestida por escamas placóides, boca ventral, narinas não comunicantes com a boca e intestino com válvula espiral. A respiração é feita através de brânquias presas a bolsas branquiais em que cada uma comunica-se com o meio externo por uma fenda (RICHTER *et al.* 2004).

A composição cartilaginosa do esqueleto prejudica as chances de preservação de seus restos. Por isso, seu registro é escasso e normalmente os fósseis encontrados não são completos, restringindo-se apenas a espinhos, escamas placóides e dentes. A cartilagem, no entanto, trouxe vantagens para esse grupo, uma vez que é leve e flexível, resultando em maior agilidade e tornando-os mais eficientes como predadores.

Os dentes não são fundidos na mandíbula (exceto em Holocephali) e são formados em um dobramento do epitélio da boca. São continuamente substituídos, criando regiões na mandíbula com dentes imaturos.

O grupo é composto das subclasses Elasmobranchii e Holocephali, ambas com representantes fósseis e atuais.

5.2.1. Escamas placóides

Escamas de Chondrichthyes (escamas placóides) não são raras no registro fóssil, mas são pouco estudadas quando comparadas a espinhos e dentes. Sua importância é maior no entendimento da evolução dos primeiros Chondrichthyes durante o Eopaleozóico (TURNER & MILLER, 2005). O estudo de formas neopaleozóicas e recentes é complexo, pois as escamas de diversos grupos são semelhantes, o que dificulta sua diferenciação taxonômica.

A escama placóide é constituída de uma camada de odontode, caracterizando a coroa, conectada perpendicularmente a uma estrutura de tecido ósseo, que forma a base. O odontode é a unidade básica de dentes e escamas. É caracterizado por uma cavidade interna de tecido mole, contendo freqüentemente vasos sanguíneos, coberto por uma camada de dentina e capeada por um tecido hipermineralizado (por exemplo, esmalte ou enamelóide) (Fig. 5). Em tubarões, como em humanos, o dente possui um odontode altamente sofisticado, mas as escamas de tubarão podem ser compostas de uma série simples ou de um pequeno complexo de vários odontodes (TURNER & MILLER, 2005).

Um exemplo são as diversas escamas de Chondrichthyes descritas por DIAZ-SARAVIA (2001) do Carbonífero da Argentina. A identificação é incerta e foram classificadas inicialmente como escamas de Ctenacanthiformes e Hybodontiformes (Fig. 6).

Figura 5 - Acima esquema de escama de *Chondrichthyes*. Abaixo duas escamas de elasmobrânquios paleozóicos (JANVIER, 1996).

Figura 6 - Escamas de *Chondrichthyes* descritas por DÍAZ- SARAVIA (2001).

5.2.2. Subclasse Elasmobranchii

Os elasmobrânquios formam um grupo monofilético representado atualmente por tubarões e raias. O nome é derivado de certas características da morfologia e posição das brânquias.

A origem e classificação de quem seriam os primeiros Elasmobranchii é incerta e gera discussões. MAISEY (1984a) classifica este grupo do modo que tubarões primitivos, como *Cladoselache* e *Symmoridae*, não façam parte de Elasmobranchii, por não possuírem diversos caracteres que para o mesmo são essenciais. Pelo mesmo motivo JANVIER (1996) considera apenas quatro taxa: Ctenacanthiformes, Xenacanthiformes, Hybodontiformes e Neoselachii. Atualmente RICHTER *et al.* (2004) consideram os Cladoselachiformes e outros Chondrichthyes basais (Petalodontiformes e Eugeneodontiformes) como sendo formas primitivas de elasmobrânquios, excluindo apenas os Subterbranchialia (Holocephali).

5.2.2.1. Dentes de Elasmobranchii Paleozóicos

Uma das características dos dentes de tubarões paleozóicos é o diferente formato das cúspides e base. Recentemente TURNER & MILLER (2005) separaram os diferentes tipos de dentes em quatro grupos: cladodonte, diplodonte, hibodonte (Fig. 7) e simmorideo.

Figura 7 - Variedade de dentes cladodontes, hibodontes e diplodontes (1. JANVIER, 1996; 2. LONG, 1993; 3. BAIRD, 1978; 4. MOY-THOMAS & MILES, 1971; 5. LONG, 1995; 6. JOHNSON, 1981).

Os dentes cladodontes (Fig. 7) são caracterizados por uma base com a cúspide central maior e as laterais menores. Os exemplos mais comuns são dentes que recebem o nome genérico Cladodus e podem ser associados a diversos tubarões do Neopaleozóico (MOY-THOMAS & MILES, 1971, RAGONHA, 1978, RICHTER, 1985).

Os dentes simmorideos e cladodontes são muito parecidos, mas o primeiro é mais comum no Devoniano. Os hibodontes (Fig. 7) são alongados, com uma coroa baixa, lisa ou com costelas sinuosas. A base, geralmente lisa, apresenta numerosos canais (foramens) nutritivos. Dentes deste tipo não são exclusivos de Hybodontiformes, pois também ocorrem em Orodontiformes e outros Chondrichthyes. Os dentes diplodontes (Fig. 7) são identificados por duas grandes cúspides laterais divergentes. São características comuns e diagnósticas da ordem Xenacanthiformes e de alguns tubarões primitivos do Devoniano.

MOY-THOMAS & MILES (1971) consideram que os Elasmobranchii primitivos tinham dentes do tipo "cladodonte" e que outros tubarões paleozóicos cujos dentes não seguiam esse padrão (como os Xenacanthiformes) eram derivavados de tubarões com essa dentição.

5.2.2.2. Ordem Petalodontiformes

Os Petalodontiformes constituem um grupo pequeno, exclusivamente neopaleozóico, de difícil classificação. LUND (1977a, b, 1983, 1989), LONG (1995), NELSON (1994) e JANVIER (1996) interpretam os petalodontes como animais exclusivamente de ambientes marinhos de plataforma e associados freqüentemente a corais, braquiópodes, bivalves, foraminíferos e equinodermos.

Alguns associam estes animais aos Holocephali por causa da dentição bradiodonte (dentes maciços ou placas dentárias romboédricas) (LONG, 1995), outros a Chondrichthyes primitivos indeterminados, também incluindo nestes os edestídeos e cladoselaquídeos (MOY-THOMAS & MILES, 1971 e JANVIER, 1996). Atualmente, contudo, RICHTER *et al.* (2004) os classificam como pertencentes aos Elasmobranchii.

A principal característica dos Petalodontiformes é a heterodontia, com fileiras de dentes tipo sinfisial e de látero-posteriores (Figs. 8 e 9), formando em muitas espécies placas dentárias. O aspecto geral dos dentes sinfisiais era semelhante ao de um bico de papagaio. Esta disposição deve ter favorecido a durofagia, a alimentação à base de organismos com esqueleto fortemente biomineralizado, como corais e conchas.

A característica interna dos dentes revelou uma estrutura maciça e volumosa de dentina trabecular (Fig. 9), coberto com uma camada de ortodentina, além de possuir uma estrutura de dentina tubular que parte da base.

Figura 8 - Características de Petalodontiformes (1. LUND, 1989; 2. MOY-THOMAS & MILES, 1971; 3. WPS, 2002; 4. FELDMANN & HACKATHORN, 1996). Escalas em barra 0,5cm.

No início este grupo era conhecido apenas a partir de dentes isolados e de espécimes mal preservados de *Janassa*, que deu uma falsa impressão destes animais serem similares as atuais raias (MOY-THOMAS & MILES, 1971). Os exemplares completos

e mais bem estudados provêm do Eocarbonífero de Bear Gulch, EUA (LUND, 1977a, b, 1983, 1989). O mais importante é *Belantsea montana* (Fig. 8), que revelou muitas informações sobre o formato do corpo, especialmente das nadadeiras dorsal e anal, além de detalhes da cauda (LUND, 1989).

Figura 9 - Dentição de Petalodontiformes. Morfologia da dentição sinfisiana completa e articulada de *Janassa bituminosa* (acima) e características externas de dente tipo bradyodonte (abaixo) (MOY-THOMAS & MILES, 1971).

Petalodontiformes morfológicamente exóticos pertencem a família Pristodontidae. HANSEN (1978) avaliou a dentição inferior do pristodontídeo HANSEN (1978) avaliou a dentição inferior do pristodontídeo *Megactenopetalus kaibabanus*, descrevendo os dentes com cúspides (raro em outros petalodontes) e um possível espinho, que com reservas o associou ao espécime. O gênero *Megactenopetalus* é importante, pois apresenta as únicas ocorrências sul-americanas, provenientes do Eopermiano da Bolívia (JANVIER, 1996).

5.2.2.3. Ordem Xenacanthiformes

Os tubarões xenacantos eram tubarões de tamanho médio (1,20m de comprimento), de corpo fino, alongado e nadadeira caudal difícil, facilmente distinguíveis de outros grupos de elasmobrânquios (Fig. 10). Foram tubarões exclusivamente de água doce associados sempre a animais de origem fluvial e continental (PRICE, 1948, BAIRD, 1978, PARRISH, 1978, JANVIER, 1996, JOHNSON, 2005a,b). Apesar disso não é incomum encontrar dentes e espinhos retrabalhados em depósitos marinhos costeiros ou de origem deltaica (MOY THOMAS, 1971; NELSON, 1994 e LONG, 1995).

Segundo RAGONHA (1984), a pele destes tubarões era lisa sem escamas placóides ou qualquer outra proteção. As nadadeiras peitorais eram franjadas e constrictas na base, diferentes das nadadeiras peitorais largas dos outros Elasmobranchii, inclusive os tubarões modernos.. As nadadeiras pélvicas, ao contrário, eram semelhantes às dos hibodontídeos e tubarões modernos. A nadadeira anal consistia de uma estrutura dupla peculiar, enquanto a dorsal era simples e iniciava-se logo atrás da cabeça, estendendo-se continuamente por todo o dorso do peixe, contornando a ponta da cauda e voltando, na parte ventral, até as proximidades da nadadeira anal.

Os dentes e espinhos, por serem mais comumente preservados, são os principais modos de identificação deste grupo. Para o estudo de dentes existem diversas características genéricas para todos os Xenacanthiformes (RAGONHA, 1978; 1984, JANVIER, 1996).

Os dentes são do tipo diplodonte (Figs. 7 e 11). A base é larga e geralmente oval, enquanto sua porção superior é sempre convexa, exibindo em seu centro uma proeminência conhecida como botão apical. De tamanho e formas variadas, esta estrutura pode ocorrer isolado das cúspides principais ou entre elas. Contudo, não chega até o bordo lingual. A superfície inferior pode ser côncava ou plana (em raros casos convexa) e apresenta poucos forâmens nutritivos dispostos aleatoriamente em sua superfície. Na face labial ocorre uma saliência proeminente denominada tubérculo basal caracterizado pela ponta externa arredondada e a superfície articular côncava.

Xenacanthiformes

Figura 10 - Características de um Xenacanthiformes (1. JANVIER, 1996; 2. RAGONHA, 1984).

A coroa geralmente é tricuspíada, com todas as cúspides situadas no bordo labial. As duas cúspides principais divergem entre si, dando o caráter diplodonte, e no centro ocorrem uma ou duas cúspides menores com 1/5 a 1/3 o tamanho das maiores.

As cúspides principais são cônicas com ou sem cristas longitudinais, podendo ser lisas ou ornamentadas por costelas ou estrias. Os dentes ainda podem apresentar variações

morfológicas de acordo com seu estágio ontogênica e seu posicionamento na boca do animal.

Figura 11 - Esquema de dente de Xenacanthiformes do Rio Grande do Sul da Bacia do Paraná. (Adaptado de RICHTER, 2005).

O espinho cefálico, localizado logo atrás do crânio, é alongado, se afila gradualmente e possui estrias e duas fileiras de farpas na borda distal (Fig. 10). SILVA SANTOS & SALGADO (1970), RAGONHA (1984) e TOLEDO *et al.* (2005) pesquisaram alguns espinhos cefálicos do permo-carbonífero brasileiro. Perceberam que em diversas espécies os espinhos cefálicos são retos ou ligeiramente encurvados e que as duas fileiras diminutas de farpas não são opostas necessariamente.

Muitos exemplares de xenacantos são encontrados articulados, os mais antigos pertencentes ao gênero *Antarctilamna*, do Mesodevoniano da Antártida e Austrália. Considerado por alguns como o mais antigo Chondrichthyes articulado, *Antarctilamna* é interpretado hoje por alguns pesquisadores como um "elo" de ligação entre os Ctenacanthiformes e Xenacanthiformes por apresentar características comuns de ambos os grupos. LONG (1995) e JANVIER (1996) são favoráveis a inclusão deste tubarão entre os Xenacanthiformes por causa de características morfológicas da caixa craniana e a dentição diplodonte.

O primeiro Xenacanthiformes descrito no Brasil, *Pleuracanthus albuquerquei* Silva Santos, 1946 (= *Taquaracanthus albuquerquei*, RAGONHA 1978) da Região de Pastos Bons, Maranhão, na Formação Pedra do Fogo (SILVA SANTOS, 1946), foi baseada em dentes isolados que se diferenciavam, dependendo de sua posição na boca do animal. Alguns exemplares não apresentaram o caráter diplodonte.

5.2.2.4. Ordem Ctenacanthiformes

Os fósseis de Ctenacanthiformes são encontrados em rochas do Devoniano ao Eotriássico. A anatomia destes peixes é pobremente conhecida. Excluindo alguns exemplares articulados, como *Sphenacanthus costelatus* (= *Ctenacanthus costelatus*) (Fig. 12).

Nas pesquisas pioneiras sobre o grupo, os tubarões Ctenacanthiformes eram considerados marinhos. Segundo BAIRD (1978), no entanto, uma análise mais detalhada desta questão revelou que em vários casos estes tubarões devem ter habitado água doce ou de baixa salinidade. BAIRD (1978) comenta a ocorrência do gênero *Ctenacanthus* em ambiente lacustre nos depósitos permo-carboníferos da Escócia e reporta a existência do gênero *Bandringa* em ambientes de água doce nos Estados Unidos. DICK (1998) chama atenção para várias ocorrências do gênero *Sphenacanthus* em depósitos de água doce na Europa e América do Norte e sugere que este gênero, como os xenacantídeos, preferia águas doces.

Apesar de terem sido encontradas muitas espécies em depósitos de águas doces nos últimos anos, existem exemplares exclusivamente marinhos ou de águas salinas. Por

exemplo, o Ctenacanthoidea *Trinacodus* foi descoberto em calcários marinhos da Formação Ecaussines do Carbonífero da Bélgica, onde é associado a invertebrados marinhos (crinóides) e a peixes como petalodontes e iniopterígios (DELSATE *et al*, 2003).

Os Ctenacanthiformes são mais estudados a partir de escamas, dentes e espinhos, muito abundantes no registro geológico paleozóico. As escamas são compostas de vários odontodes fixos em uma base simples, muito parecidas com as encontradas em Chondrichthyes primitivos, como os cladoselaquídeos e eugeneodontídeos. Os dentes são do tipo cladodonte, caracterizados em geral por uma cúspide central principal e outras laterais menores.

Os espinhos são lateralmente comprimidos e afilam-se gradualmente para a extremidade apical, com leve arqueamento para trás. A face anterior é estreita e arredondada enquanto a posterior varia de côncava a reta; em algumas espécies ocorre uma protuberância central. As margens anterior e posterior podem apresentar uma fileira de dentículos ou farpas diminutas e a superfície lateral é caracterizada por fortes costelas lisas ou ornamentada por escamas ou tubérculos transversais. A base de inserção apresenta estrias finas e irregulares (Figs. 12 e 13).

Em sua revisão crítica de espinhos deste grupo, MAISEY (1981, 1982, 1984b) discutiu as identificações taxonômicas de espinhos de Ctenacanthiformes do Brasil e do resto do mundo. Demonstrou os enganos nas classificações de diversas espécies e redescreveu os gêneros *Ctenacanthus*, *Bythiacanthus*, *Amelacanthus*, *Eunemacanthus*, *Sphenacanthus* e *Wodnika*, mostrando as características dos espinhos de cada um MAISEY (1982) (Fig. 13).

Muitos dentes cladodontes encontrados junto com espinhos de ctenacantídeos devem pertencer na verdade à mesma espécie, porém tais estudos devem exercer muito cuidado ao propor esta associação. Foi o que fez WILLIAMS (1998) ao caracterizar a nova espécie de Ctenacanthoidea, *Tamiodontis vetustus*, do Neodevoniano de Ohio, EUA, através da descrição do crânio (com detalhes da cartilagem, palatos-quadrado e dentição), e de escamas e dentes cladodontes isolados (Fig. 12).

O primeiro Ctenacanthiformes descrito no Brasil foi o *Ctenacanthus maranhensis*, caracterizado por SILVA SANTOS (1946) em fragmentos provenientes do Permiano da Formação Pedra do Fogo da Bacia do Parnaíba no Município de Pastos Bons. O paleoambiente dessa espécie é discutível, pois é associada a diversos animais continentais, como Xenacanthiformes e tetrápodes.

Na bacia do Paraná o mais antigo fóssil de Ctenacanthiformes é representado por um molde de espinho encontrado em depósitos carboníferos do Grupo Tubarão no município de Rio do Sul, Santa Catarina. O exemplar é associado a diversos gêneros de moluscos de ambiente marinho (SILVA SANTOS, 1947).

Figura 12 - Características de fósseis Ctenacanthiformes (1. JANVIER, 1996; 2. BAIRD, 1978; 3. MAISEY, 1981; 4. WILLIAMS, 1998).

WÜRDIG-MACIEL (1975) descreve na Fácies Caveira da Formação Estrada Nova do Rio Grande do Sul a parte basal de um espinho de costelas lisas de Ctenacanthiformes. Segundo a autora, Suas características são diagnósticas dos espinhos de *Ctenacanthus*, e

se aproxima de *Ctenacanthus sulcatus*. Considerando os estudos de MAISEY (1982, 1984b), é mais provável que este exemplar pertença ao gênero *Amelacanthus* ou a hibodontiformes, mas para confirmar isso seria necessária uma análise mais detalhada.

Figura 13 - Características de diversos espinhos de Ctenacanthiformes (MAISEY, 1982).

5.2.2.5. Ordem Orodontiformes

Atualmente classificados como Elasmobranchii primitivos (RICHTER *et al.* 2004) os Orodontiformes foram considerados por algum tempo como Holocephali (quimeras atuais) ou edestídeos (tubarões primitivos do paleozóico), por causa dos seus dentes (RICHTER, 1985). São comuns no registro fóssil, sendo conhecidos por meio de dentes e exemplares relativamente completos em diversas unidades geológicas da Austrália, Europa e América do Norte.

O habitat deste grupo também é incerto, pois são associados a diversas faunas do Paleozóico. Espécies norte-americanas são mais comuns em ambiente marinho, por vezes marinho profundo, como exemplificado por espécimes quase completos em folhelhos escuros de Nebraska (PABIAN, 2006),

Os dentes são os restos mais comuns e a marca registrada para a descrição de Orodontiformes. Os dentes são do tipo hibodonte (Fig. 7), em que a base é lateralmente alongada com a parte central da coroa mais elevada que as extremidades, formando uma cúspide transversal central inclinada em relação à base. O comprimento longitudinal é muito maior que o transversal, a parte superior da coroa é marcada por uma crista oclusal mediana ou submediana, no qual partem costelas oblíquas secundárias que se ramificam para os lados (Fig. 14).

Apesar de apresentarem uma morfologia generalizada, os dentes exibem variação relacionada basicamente a diferenças de idade dos dentes (Fig. 15) e de posição dentro da boca do animal.

Os dentes hibodontes são comuns em três grupos de peixes no Paleozóico que não possuem afinidades filogenéticas claras, Hybodontiformes, Protacrodontiformes e Orodontiformes.

GINTER (2001) apresenta uma técnica que separa dentes de Protacrodontoidea e Orodontiformes, muito semelhantes e de difícil diferenciação. Os protacrodontes possuem cúspides com fusão entre si, apresentam uma substituição parcial da ortodentina por osteodentina e dentina tubular. A base normalmente apresenta uma extensão lingual curta e a coroa possui uma crista muito forte.

Os Hybodontiformes normalmente não apresentam costelas nas cúpides. O gênero *Acrodus* é um dos poucos que possuem essa característica e são os que mais se assemelham aos Orodontiformes. Diferem apenas na base, que em *Acrodus* é menor, côncava em sua parte inferior central (Fig. 7), e na disposição da cúspide principal muito rebaixada (JOHNSON, 1981).

Dentes de Orodontiformes

Figura 14 - Dentes de Orodontiformes (1. ELLIOT et al. 2004; 2. WÜRDIG-MACIEL, 1975).

Figura 15 - Variação ontogenética de dentes ainda articulados de Orodontiformes. Escala 5mm (WPS, 2002).

5.3. Classe Osteichthyes

Os Osteichthyes, também conhecidos como peixes ósseos, representam o maior grupo vivo de vertebrados. Os fósseis mais antigos são escamas do Eossiluriano, mas foi no Eodevoniano que houve a primeira irradiação evolutiva com inúmeras espécies separadas em duas Subclasses: Actinopterygii e Sarcopterygii.

A característica principal dos Osteichthyes é a presença de um esqueleto ósseo e a pele geralmente coberta por escamas mesodérmicas (dos tipos ciclóide, ctenóide e ganóide), embora algumas formas não apresentem escamas. A respiração é feita por pares de brânquias em arcos branquiais ósseos dentro de uma câmara recoberta pelo opérculo. Apresenta bexiga natatória, algumas vezes com ligação para a faringe, semelhante a um pulmão (como nos dipnóicos).

5.3.1. Subclasse Actinopterygii (Paleonisciformes)

Os Paleonisciformes formam um grupo parafilético de actinopterígeos primitivos do Paleozóico. Segundo RICHTER *et al.* (2004), são representativos de sete famílias, com parentesco duvidoso, de grande sucesso no Paleozóico. A ordem continuou durante o Mesozóico com poucos representantes até o Cretáceo.

Praticamente todos os Paleonisciformes apresentavam um padrão básico de desenvolvimento, similar às formas dos primeiros peixes ósseos, com grandes bocas e olhos colocados na face anterior do crânio (Fig. 16) e escamas ganóides rígidas e primitivas indicativo, uma radiação baixa. Sobre as nadadeiras todos aparentemente seguiam o mesmo padrão, tanto anal como dorsal única de bases longas e a cauda heterocerca. Os ossos do crânio em Paleonisciformes são muitos e fortemente unidos (fig. 16).

Paleonisciformes

(1)

Moythomasia nitida

(Devoniano)

(2)

Cabeça de

Moythomasia nitida (Devoniano)

Figura 16 - Características de um paleonisciforme (1. JANVIER, 1996; 2. MOY-THOMAS & MILES, 1971).

As escamas nos Paleonisciformes eram do tipo ganóide com formato romboédrico, constituição rígida e sistema articulatório “peg-and-socket”. Apresentam uma camada basal

de osso lamelar celular, uma camada de dentina (ortodentina) e uma cobertura de esmalte de origem ectodérmica (ganoína) (Fig. 17).

Figura 17 - Características morfológicas de escamas de Paleonisciformes (1. MOY-THOMAS & MILES, 1971; 2. RICHTER et al. 2004; 3. BARCELLOS, 1975).

Os dentes consistem basicamente de uma fuste de formato cônico com um capuz apical no ápice. A superfície da fuste pode ser lisa ou ornamentada por costelas ou pequenos tubérculos. São constituídos, internamente, por ortodentina com uma camada de esmalte envolta (ganoína de colar) (Fig. 18). Em geral, o capuz apical é maciço e composto de um material resistente, acrodina (um enamelóide) (Fig. 18).

Figura 18 - Características de dentes de Paleonisciformes (1. RICHTER et al. 2004; 2. RICHTER et al. 1985; 3. RICHTER, 1980).

Apesar da abundância de Paleonisciformes, a identificação de espécies somente é possível em exemplares completos ou semicompletos, dada a baixa variação morfológica externa entre os mais diversos gêneros. RICHTER *et al.* (1985) ainda conseguiram associar diversas escamas isoladas a determinadas espécies. Os mais antigos peixes desse grupo, do Eopaleozóico, também foram diferenciados com base em escamas (LONG, 1993, 1995).

WÜRDIG-MACIEL (1975) estudou uma grande variedade morfológica de dentes Paleonisciformes no Grupo Passa Dois do Rio Grande do Sul. Sabendo que não poderia classificar os dentes em espécies, criou uma classificação artificial com finalidades bioestratigráficas, na qual foram levados em conta caracteres diagnósticos e básicos, como, por exemplo, a curvatura ou não dos dentes e a presença de costelas no capuz apical ou fuste (Fig. 18).

A classificação de WÜRDIG-MACIEL (1975) infelizmente só tem valor em unidades de deposição lenta, pois a análise é prejudicada em depósitos de alta energia com dentes quebrados. Por exemplo, a fragmentação de dentes sigmoidais poderia gerar fragmentos que seriam identificados erroneamente como apenas curvos.

As mais antigas escamas no Brasil foram identificadas e descritas por JANVIER & MELO (1987, 1988, 1992) do Neodevoniano da Bacia do Amazonas. Na Bacia do Paraná, BRYANT (1929) e BARCELLOS (1975) observaram escamas e dentes de idade carbonífera no Subgrupo Itararé de São Paulo e Rio Grande do Sul, respectivamente.

5.3.2. Subclasse Sarcopterygii

Os peixes sarcopterígeos foram os vertebrados que originaram os celacantos, peixes pulmonados e todos os vertebrados terrestres. Na Era Paleozóica foi uma subclasse de grande potencial evolutivo evidenciado por sua diversidade de forma e habitat. Compreende ao todo quatro infraclasse, no qual apenas duas, Actinistia e Tetrapoda, apresentam representantes atuais.

Com exceção dos tetrápodes, os sarcopterígeos são caracterizados por nadadeiras pares lobadas com um único elemento de articulação, úmero ou o fêmur. Nos peixes as escamas são do tipo cosmóide, compostas por osso e cosmina, um tecido combinando dentina, esmalte e um sistema de poro-canais, que provavelmente funciona como órgão sensorial (RICHTER *et al.* 2004).

5.3.2.1. Infraclasse Actinistia

Os Actinistia, também conhecidos como celacantos, são representados através de várias espécies desde o Mesodevoniano até hoje. As características principais do grupo são

o crânio que não possui um maxilar ósseo e o arranjo dos ossos soltos (SCHAEFFER, 1952; FOREY, 1981). A mandíbula apresenta dentes destinados a predação. A cauda na maioria dos gêneros é dificerca com um lobo epicordal (Fig. 19).

Figura 19 - Características externas do corpo, crânio e escamas de Actinistia (1. SCHAEFFER, 1952; 2. FOREY, 1981; 3. BARCELLOS, 1975; 4. RICHTER, 1985).

As escamas, em geral, tanto em espécies fósseis com atuais (Fig. 20), são arredondadas com fileiras diminutas radiais representando linhas de crescimento. Na parte posterior ocorrem pequenas costelas longitudinais de diferentes tamanhos, que podem ou não ser paralelas entre si (Figs. 19 e 20).

Figura 20 - Escamas cosmóides atuais de *Actinistia* (PARKER, 1990). Escala 1mm.

Os celacantos não são bons indicadores paleoambientais, apesar da única espécie atual ser marinha, pois a falta de maiores estudos de exemplares paleozóicos impede uma resposta segura a esse respeito.

Peixes completos de celacantos no Brasil são conhecidos apenas no Cretáceo da Chapada do Araripe na Formação Santana, onde ocorrem dois gêneros, *Axelrodichthys* e *Mawsonia* (MAISEY, 1991).

Escamas de celacantos paleozóicos são encontradas em várias unidades no Brasil. Por exemplo, na Fácies Budó, Carbonífero do Subgrupo Itararé, BARCELLOS (1975) descreveu diversas formas que considerou como pertencentes a uma única espécie,. RICHTER (1985) e CHAHUD (2003) descreveram escamas de *Actinistia* na Formação Irati, muito semelhantes às observadas na Fácies Budó (Fig. 19).

5.3.2.2. Infraclasse Rhipidistia

Os Rhipidistia representam o grupo de sarcopterígios que deram origem aos tetrápodes (Fig. 21). Existiram três ordens principais: Osteolepiformes, Porolepiformes e Rhizodontiformes. Foi uma Infraclasse de muito sucesso e diversidade no Devoniano, porém conheceram a extinção no Eopermiano.

Rhipidistia Osteolepiformes

Eusthenopterus foordi (Devoniano)

Cabeça de

Eusthenopterus foordi

Esquema de dente labirintodonte

Figura 21 - Características do corpo, crânio e dentes de Osteolepiformes, Rhipidistia (1. MOY-THOMAS & MILES, 1971; 2. RICHTER, 2004).

É um grupo de peixes muito importante, pois dele surgiram os tetrápodes e todos os vertebrados terrestres. São bons indicadores de ambientes continentais no Neopaleozóico, apresentando espécies que viveram em ambientes lacustres e fluviais.

As características principais são um único par externo de aberturas nasais e uma *choana*, ou narina palatal. Possuem nadadeiras peitorais compostas por ossos apendiculares longos, como úmero, ulna e rádio.

A dentição é do tipo labirintodonte, grandes dentes de formato cônico com dentina em dobras complexas na cavidade pulpar (Fig. 21). Externamente, os dentes apresentam inúmeras estrias longitudinais próximas da base que aos poucos diminuem até desaparecerem completamente, próximo do topo. Podem apresentar, ainda, uma pequena crista, mas nunca um capuz apical de acrodina.

Os ossos do crânio são diferentes das dos Actinistia e são semelhantes aos dos peixes ósseos primitivos, com uma grande quantidade de ossos unidos e articulados (Fig. 21)

Os representantes mais primitivos do grupo apresentavam escamas romboédricas espessas e todos os ossos dérmicos com uma camada de cosmina, embora em várias linhagens posteriores a cosmina seja comum, as escamas ficaram mais finas e arredondadas.

5.4. Estudo de tetrápodes Labirintodontes Temnospondyli

Os tetrápodes surgiram no Devoniano e sobrevivem até os dias atuais nas mais diferentes formas entre animais terrestres e aquáticos. Desde o Paleozóico são caracterizados por diversos grupos que variavam na morfologia, desde o número de dígitos até na reprodução e dentição. O grupo paleozóico mais abundante são os Temnospondyli, representados por grandes animais no Neopaleozóico, mas que entraram em declínio no Mesozóico e desapareceram durante o Cretáceo.

Muitas características dos primeiros tetrápodes são encontradas também nos peixes ripidístios Osteolepiformes (que provavelmente deram origem aos primeiros tetrápodes), como a dentição labirintodonte (descrita anteriormente, Fig), e os membros ligados por um elemento ósseo proximal seguido de dois distais (DIAS, 2000).

Os primeiros tetrápodes são úteis como indicadores de paleoambiente, pois são encontrados apenas em depósitos de origem continental. LONG (1993) também cita a importância paleogeográfica e bioestratigráfica desses fósseis no Paleozóico.

Os Temnospondyli constituem um grupo de sucesso no Paleozóico, incluindo mais de 145 gêneros, o que os qualifica como os mais diversificados tetrápodes da época. O grupo

habitou todos os continentes e segundo DIAS (2000) e CISNEROS *et al.* (2005), duas superfamílias são encontradas no Permiano brasileiro, Eryopoidea, de idade permo-carbonífera, e Rhinesuchoidea, permo-triássica.

Sua característica principal é um volumoso crânio, podendo ser robusto ou alongado. Outra feição importante em diversas espécies desse grupo é a presença de apoios ossificados para brânquias externas nos indivíduos menores que é interpretada como evidência de histórias de vida complexas, envolvendo uma fase larval aquática (girino?) e fase adulta terrestre. Com base nas proporções do esqueleto e grau de ossificação dos membros apendiculares, muitos do Temnospondyli do Paleozóico, quando adultos, devem ter sido totalmente terrestres. Outros aparentemente eram aquáticos a vida toda.

5.4.1. Eryopoidea (Archegosauridae)

Os Eryopoidea são caracterizados pelo grande crânio, membros curtos e corpo robusto. No Brasil esta superfamília é representada por espécies da família Archegosauridae.

O primeiro representante é *Prionosuchus plummeri*, descrito por PRICE (1948) baseado em ossos do crânio e um fêmur e redescrito por COX & HUTCHINSON (1991). Segundo PRICE (1948), a espécie é caracterizada por um rostrum muito alongado e estreito, pré-maxilas longas de terminação espatulada e narinas externas estreitas localizadas lateralmente atrás do rostrum. O fêmur é comprimido com extremidades truncadas e é de tamanho reduzido (levando em conta as proporções do corpo), o que sugere um habitat totalmente aquático.

Este anfíbio é similar a membros de vários outros gêneros da família Archegosauridae, como: *Platyoposaurus*, *Archegosaurus* e *Melosaurus* (PRICE 1948, COX & HUTCHINSON, 1991).

A segunda espécie descrita dessa família é o *Bageherpeton longignathus* da Formação Rio do Rasto na Bacia do Paraná do Rio Grande do Sul (DIAS & BARBERENA, 2001). O holótipo é constituído apenas por uma pequena mandíbula incompleta.

Baseado em estudos bioestratigráficos, CISNEROS *et al.* (2005) consideram que os Archegosauridae da Bacia do Paraná teriam idades próximas a 265 milhões de anos, não sendo mais recentes que Tatariano Inferior.

5.4.2. Rhinesuchoidea

Entre todos os anfíbios paleozóicos descobertos no Brasil, os Rhinesuchoidea são os que apresentaram melhor preservação e maior quantidade de material para estudo. A espécie mais conhecida é *Australerpeton cosgriffi*, descrito por BARBERENA (1998) na

Formação Rio do Rasto do Rio Grande do Sul. A diagnose de BARBERENA (1998) foi baseada em características cranianas, contudo DIAS & SCHULTZ (2003) acrescentaram dados esqueléticos, como a descrição de ossos apendiculares, vértebras e costelas. Os novos estudos revelaram um hábito de vida semi-aquático e boa parte do tempo submerso.

CISNEROS *et al.* (2005) consideram que esta superfamília deve ter surgido na Bacia do Paraná imediatamente após o desaparecimento da família Archegosaurida, ou seja, mais recentemente do que o Eotatariano (Neopermiano).

6. TÉCNICAS DE ESTUDOS TAFONÔMICOS

6.1. Introdução aos estudos de tafonomia com vertebrados

A tafonomia é uma ciência interdisciplinar que envolve conhecimentos paleontológicos, geológicos, biológicos e ecológicos. Atualmente refere-se ao estudo dos processos de preservação e como eles afetam a informação no registro fóssilífero, desde a morte do organismo até sua descoberta, como fóssil, muito tempo depois.

A primeira fase de estudos, englobando os eventos pós-morte até o soterramento, é conhecida como *Bioestratinomia*, e investiga a causa da morte, decomposição, transporte e processos deposicionais. A segunda fase envolve a *Diagênese*, que inclui os processos físicos (compactação, tectônica e temperatura) e químicos (substituição, permineralização) que atuam sobre os restos dos organismos após o soterramento final.

O corpo vertebrado, o objeto de interesse nesta dissertação, é composto de grande número de partes biomineralizadas (ossos) que se desprendem e desarticulam facilmente, se expostos. Durante o período bioestratinômico e diagenético os restos vertebrados sofrem modificação física, química e biológica criando diversas assinaturas tafonômicas.

Técnicas aplicadas ao estudo das assinaturas tafonômicas em vertebrados aquáticos e terrestres foram desenvolvidas e aplicadas por diversos pesquisadores (VOORHIES, 1969; MARTILL & HARPER, 1990; BEHRENSMEYER 1991; MANCUSO, 2003).

BEHRENSMEYER (1991) estudou a acumulação de vertebrados continentais e sistematizou a coleta e o tratamento de evidências de assinaturas tafonômicas. As sugestões de Behrensmeyer foram adaptadas para a análise das concentrações esqueléticas de vertebrados encontradas na Transição entre os Grupos Tubarão e Passa Dois (Tab.2).

Tabela 2 - Evidências de assinaturas tafonômicas que podem ser observadas e comparadas nas acumulações de vertebrados (Adaptado de BEHRENSMEYER, 1991).

Variáveis	Possíveis manifestações no sítio paleontológico
Dados do sítio Área da acumulação Densidade espacial dos fósseis Arranjo espacial Em planta Em perfil Agregados	1m ² ; 100m ² ; 1000m ² . 0,1/cm ² ; 1/cm ² ; 10/cm ² ; 100/cm ² . Grau de empacotamento (alto, fraco ou disperso). Ao acaso; orientação preferencial. Paralelas ao acamamento; discordantes. Isolados; agregados.
Dados da Assembléia Número de táxons Articulação Seleção	1, 10, 100, 1000 Partes articuladas; desarticuladas, mas associadas; isoladas. Dispersas e não selecionadas; selecionadas.
Modificação dos ossos Quebra Abrasão/polimento	Ossos inteiros; quebrados. Sem desgaste; com desgaste; polido.

6.2. Dados do sítio

6.2.1. Área da acumulação e densidade espacial

A área da acumulação é o cálculo da área total efetivamente estudada no afloramento, expresso em m^2 .

A densidade espacial é o número de fósseis em relação à área da acumulação determinada (N/m^2). Relacionado a este dado o empacotamento pode ser denso ou fraco dependendo de como os bioclastos se apresentam dentro da matriz, se dispersos ou se estes se tocam. KIDWELL & HOLLAND (1991) apresentam três graus de empacotamento fóssil (Fig. 22), que caracterizam a disposição dos fósseis no sedimento:

Concentrações densamente empacotadas são aquelas suportadas por bioclastos com muito contato físico. Os fósseis dão suporte na amostra com mínima cimentação nos interstícios. Acumulações deste tipo podem representar mortandade em massa ou baixa taxa de sedimentação, permitindo acumulação de material ósseo.

Concentrações fracamente empacotadas são suportadas pela matriz com pouco ou nenhum contato entre os bioclastos.

Concentrações dispersas são suportadas pela matriz e os fósseis estão esparsamente distribuídos, não havendo o contato entre as partes.

Figura 22 - Diferentes graus de empacotamento dos bioclastos (KIDWELL & HOLLAND, 1991).

6.2.2. Arranjo Espacial

O arranjo espacial expressa a disposição da assembléia fóssil no estrato sedimentar (BEHRENSMEYER, 1991) e abrange: *orientação em planta*, *orientação em perfil* (paralela ou discordante em relação ao acamamento) e a *natureza da acumulação do material fóssil* (em agregados ou isolados).

O estudo da orientação dos bioclastos em planta (ou azimutal) pode fornecer dados da dinâmica deposicional, como o sentido de fluxo e paleocorrentes. Fósseis alongados, como espinhos, ossos longos e dentes de vertebrados, são bons indicadores para este estudo, pois facilmente se orientam concordantes ao fluxo (VOORHIES, 1969). Ondas e fluxo oscilatório podem reorientar diversos fósseis segundo um eixo preferencial, mas com dois sentidos opostos (orientação bimodal).

Existe ainda a distribuição dispersa ou polimodal sem orientação dos bioclastos. Neste caso o fluxo pode ter sido insuficiente para movimentar os bioclastos ou justamente o contrário, muito turbulento.

A orientação dos bioclastos em perfil ou corte pode ser concordante, perpendicular ou oblíqua em relação ao acamamento. Esse dado também fornece informações sobre a paleocorrente e regime de fluxo.

Agregados fósseis podem resultar da ação de organismos coletores ou carniceiros, em meio terrestre ou lacustre (ARRIBAS & PALMQVIST, 1998; BRAIN, 1980), ou de variações na geometria do depósito que favoreceram determinadas áreas de deposição.

6.3. Dados da Assembléia

6.3.1. Número de táxons ou morfotáxons

O número de táxons em uma assembléia caracteriza a biodiversidade fóssil dentro de uma fácies ou unidade sedimentar. Tal número de espécies não tem caráter paleológico, apenas descritivo.

A composição taxonômica de uma assembléia pode ser monotípica, formada por um único tipo de material ósseo, ou politípica, quando formada por vários tipos de materiais ósseos. A assembléia fóssil também pode ser poliespecífica, formada por espécies diferentes, ou monoespecífica, quando formada por uma única espécie. Composições monotípicas por serem acumulações de uma única parte óssea são geralmente resultados de mortandade em massa ou da seleção de partes ósseas por processos hidrodinâmicos ou preservação diferenciada durante a diagênese (HOLZ & SIMÕES, 2002). Já composições poliespecíficas e politípicas são resultado do baixo transporte sem seleção de tamanho ou parte óssea.

6.3.2. Articulação de partes esqueléticas

A presença de partes articuladas permite a caracterizar e a interpretar do tempo de exposição e deposição.

Animais encontrados articulados e completos caracterizam eventos de pouca exposição. Partes ósseas desarticuladas são evidências de exposição aos processos hidrodinâmicos e intempéricos antes do seu soterramento final (BADGLEY, 1986a; 1986b; BEHRENSMEYER, 1978; BEHRENSMEYER, 1982, MARTILL & HARPER, 1990, MANCUSO, 2003).

6.3.3. Seleção

A seleção por tamanho é uma feição sedimentológica muito significativa para entender a formação de assembléias fossilíferas (KIDWELL & HOLLAND, 1991). Acumulações de fósseis de boa seleção representam pequena variação no tamanho da maior parte dos bioclastos. Concentrações pouco ou não selecionadas são aquelas que possuem três ou mais classes granulométricas distintas, enquanto a seleção ótima representa uma composição em que praticamente todos os fósseis possuem o mesmo tamanho. As acumulações bimodais são concentrações com bioclastos bem selecionados em relação à moda primária, porém apresentando uma segunda moda distinta. O aspecto geral seria de dois padrões de tamanho fóssil.

A seleção de restos esqueléticos resulta do transporte hidráulico, atividade biológica e condições ecológicas e ambientais. Processos diagenéticos também podem afetar na seleção de uma concentração fossilífera com a eliminação de bioclastos quimicamente instáveis, enriquecendo a proporção de restos esqueléticos quimicamente estáveis.

6.4. Modificação Óssea

O corpo vertebrado é composto de grande número de ossos que podem se desprender após a morte do animal, e ser transportados em seguida por água e/ou por necrófagos. Até o seu soterramento final os ossos podem sofrer grandes modificações e alterações.

A análise tafonômica de escamas e dentes baseou-se no tratamento qualitativo de variáveis tafonômicas relacionadas à modificação óssea, tais como: quebras e abrasão (BEHRENSMEYER, 1991; BEHRENSMEYER & KIDWELL, 1985; HOLZ, 1998).

As quebras naturais dos elementos esqueléticos podem auxiliar identificar elementos que sofreram transporte, esmagamento, atividades predatórias ou exposição subaérea (BEHRENSMEYER, 1978; CHAHUD, 2001; MANCUSO, 2003). Os critérios utilizados para a determinação da quebra de fósseis foram: ausência de quebra ou parte óssea completa; parte fóssil com 95% ou mais da composição original, considerou-se quebrado ou alguma quebra; e material com menos de 95% de sua totalidade, fragmentado.

Outro processo de modificação óssea é a abrasão dos fósseis, que envolve o polimento da superfície e o arredondamento, em alguns casos a esfericidade, do material.

BENTON (1997) discriminou cinco estágios de abrasão (Fig. 23) aplicável em dentes de tubarões paleozóicos do tipo cladodonte, orodonte e diplodonte: Estágio 0: dente fóssil sem alteração das cúspides ou da superfície; Estágios 1 e 2: modificação por desgaste e arredondamento crescente, mais facilmente observada nas cúspides; Estágio 3: desaparecimento das cúspides menores; e Estágio 4: desaparecimento total das cúspides.

Figura 23 - Estágios de desgaste de dente de *Chondrichthyes* (BENTON, 1997).

7. PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS PALEOZÓICOS EM SÃO PAULO

7.1. Introdução

Fósseis de vertebrados paleozóicos no Estado de São Paulo são conhecidos desde o século XIX, quando Cope descreveu o mesossaurídeo *Stereosternum tumidum* na Bacia do Paraná. Os ictiofósseis paleozóicos são conhecidos também desde essa época em diversos trabalhos sedimentológicos e paleontológicos. Desde então diversos trabalhos foram realizados com vertebrados nos Grupos Passa Dois e Tubarão.

7.2. Chondrichthyes

7.2.1. Dentes cladodontes

Dentes cladodontes não são raros no registro geológico brasileiro. Contudo, quando correlacionou os fósseis de São Paulo com os do Rio Grande do Sul, WÜRDIG - MACIEL (1975) ilustra apenas uma única peça, que ela denominou *Cladodus* (?), proveniente da Formação Corumbataí. A peça está com a coroa completa e a base quebrada.

7.2.2. Petalodontiformes

Os Chondrichthyes Petalodontiformes são conhecidos por dentes isolados e dispersos. O primeiro a mencionar sua presença foi RAGONHA (1978) que em seus estudos na Transição Tatuí - Irati descreveu diversos dentes. Considerou-os como pertencentes à mesma espécie encontrada na Formação Pedra do Fogo, Bacia do Paranaíba. Sugeriu que esses dentes formavam um pavimento na boca do animal para triturar de materiais duros e resistentes, como conchas de braquiópodes e bivalves, apesar de nenhum destes grupos ter sido encontrado junto aos dentes.

Os dentes mencionados nas Formações Irati e Pedra do Fogo em 1978 só foram descritos formalmente por SILVA SANTOS em 1990, como *Itapyrodus punctatus*, a partir de fósseis da Formação Pedra do Fogo. SILVA SANTOS também confirmou a associação feita por Ragonha.

TOLEDO *et al.* (1997) descreve placas dentárias isoladas em um “bone-bed” da Formação Corumbataí. Os resultados incluíam estudos da morfologia e também da análise química utilizando difração de Raios X.

CHAHUD & FAIRCHILD (2002, 2003a, 2003b e 2005) identificam provisoriamente a espécie *Itapyrodus punctatus* em diversos afloramentos na Transição entre os grupos Tubarão e Passa Dois em Rio Claro e Ipeúna.

7.2.3. Xenacanthiformes

Os Xenacanthiformes são melhores conhecidos na Bacia do Paraná do que os petalodontes. RAGONHA (1978), em sua dissertação de mestrado, identificou diversos dentes atribuídos à espécie *Pleuracanthus albuquerquei* Silva Santos, 1946, na Transição Tatuí-Irati na região de Rio Claro e Itapetininga. Uma vez que os os dentes desta espécie não possuíam características diagnósticas de outros gêneros de Xenacanthiformes, ele criou o novo gênero *Taquaranthus* para abrigar a espécie *T. albuquerquei* (Silva Santos, 1946) Ragonha, 1978. Este gênero, porém, constitui um *nomen nudum* porque nunca foi publicado formalmente. Com isso, o nome correto da espécie continuará a ser *Pleuracanthus albuquerquei* Silva Santos, 1946, até publicação formal de um novo nome genérico.

CHAHUD & FAIRCHILD (2002) e CHAHUD (2003) confirmaram a presença de dentes muito fragmentados de *Pleuracanthus albuquerquei* provenientes de diversos afloramentos na Transição entre os grupos Tubarão e Passa Dois em Rio Claro e Ipeúna.

TOLEDO *et al.* (2005) descreveram um espinho de Xenacanthiformes no topo da Formação Irati na região de Rio Claro

Em sua tese de doutorado de 1984, RAGONHA descreveu três espécies novas de Xenacanthiformes baseados apenas em dentes da Formação Corumbataí, que ele designou *Xenacanthus angatubensis*, *Xenacanthus camaquensis* e *Xenacanthus ferrazensis*. Dois anos depois RAGONHA (1986), ele destacou as características e localidades dessas espécies em um breve resumo. RAGONHA (1984) ainda descreveu outras duas novas espécies de *Xenacanthus*, baseadas em espinhos cefálicos, *X. sataritensis* e *X. taquaritubensis*, provenientes da Formação Corumbataí no município de Santa Rita do Passa Quatro. Entretanto, todos estes nomes também são *nomina nuda*, porque nunca foram validamente publicados, conforme manda o Código de Nomenclatura Zoológica.

Através de comparações com exemplares da América do Norte, RAGONHA (1984) identificou, também, o xenacantídeo norte-americano *Xenacanthus moorei* (JOHNSON, 1980), o qual indicaria uma idade triássica (Carniano) para a Formação Corumbataí. Menciona (RAGONHA, 1984, 1985), ainda, a presença nesta formação de um espinho de xenacantídeo indeterminado com base bulbosa dilatada.

TOLEDO (2001) cita a ocorrência de diversos dentes de Xenacanthiformes em varias localidades no Estado de São Paulo, ilustrando espinhos cefálicos e dentes provenientes da Formação Corumbataí, mas não os identifica como novas espécies.

7.2.4. Ctenacanthiformes

Tubarões Ctenacanthiformes são raros na Bacia do Paraná. RICHTER (1985), na sua lista de ocorrências de peixes paleozóicos, cita o gênero *Ctenacanthus* em três unidades geológicas brasileiras, mas não deu detalhes do material fóssil no Grupo Passa Dois em São Paulo.

RICHTER (1985) cita a existência de espinhos de *Ctenacanthus* sp. na Formação Corumbataí, mas não descreve ou ilustra nenhum exemplar.

RAGONHA (1978) descreve o espinho de um indivíduo infantil encontrado em Assistência na Transição Tatuí - Irati, e designou-o *Ctenacanthus maranhensis* Silva Santos 1946. Ragonha argumentou que, nos peixes adultos, a disposição dos tubérculos na superfície do espinho seria modificada, assemelhando-se aos fósseis da Bacia do Parnaíba. Esta característica, porém, não foi observada em nenhum gênero de Ctenacanthiformes do mundo segundo MAISEY (1981 e 1982).

CHAHUD (2003) e CHAHUD & FAIRCHILD (2003b, 2005) apresentam um espinho de um animal adulto na Transição Tatuí - Irati na divisa dos municípios de Rio Claro e Ipeúna. A disposição dos tubérculos é muito parecida com a do exemplar descrito por RAGONHA (1978), mas muito diferente da observada em espinhos de *Ctenacanthus maranhensis*.

7.2.5. Orodontiformes e Hybodontiformes

Os restos de Orodontiformes são raros na Bacia do Paraná, pois apenas uma espécie, proveniente da Fácies Caveira da Formação Estrada Nova, Rio Grande do Sul, foi formalmente descrita (*Orodus milleri*, WÜRDIG - MACIEL, 1975) até hoje. CHAHUD & FAIRCHILD (2005) caracterizam dois dentes atribuídos a este grupo proveniente da Transição dos grupos Tubarão e Passa Dois na região de Rio Claro e Ipeúna no Estado de São Paulo.

Os Hybodontiformes são tubarões comuns durante o Mesozóico (PEREZ & MALABARBA, 2002), mas sua presença no Neopaleozóico é controversa (muitos foram reclassificados como Orodontiformes ou Protacrodontiformes) e em alguns artigos científicos é apenas citada.

RAGONHA (1984) caracteriza a existência de Hybodontiformes associados a Xenacanthiformes na Formação Corumbataí, mas seu estudo não foi realizado.

RAGONHA & SILVA SANTOS (1987) sugerem a transferência de *Dentalium florencei* Moraes Rego 1936 para *Hybodus florencei* Moraes Rego 1936. A princípio, este fóssil tinha sido descrito como uma impressão de vegetal e posteriormente reinterpretado por Moraes

Rego como um molusco da Classe Scaphopoda e descrito com riqueza de detalhes estruturais e anatômicas. No entanto, RAGONHA & SILVA SANTOS (1987) verificaram que o fóssil tratava-se de um molde muito bem preservado do espinho da nadadeira dorsal de *Hybodus*.

7.3. Osteichthyes e tetrápodes

7.3.1. Paleonisciformes

Os Paleonisciformes são os fósseis mais comuns e os mais citados em trabalhos científicos. Um dos primeiros trabalhos foi de FLORENCE (1907), que observou escamas e dentes isolados em sedimentos da Formação Corumbataí.

Os mais antigos fósseis de paleonisciformes no Estado de São Paulo são escamas da família Acrolepidae dispersas em um tilito do Carbonífero que foram descritas por BRYANT (1929), aparentemente do Subgrupo Itararé. BARBOSA & ALMEIDA (1949) identificaram *Elonichthys* sp. no Grupo Tubarão da região de Monte Mor. Ainda dentro do Grupo Tubarão, LIMA *et al.* (1976) destacaram a presença de escamas em concreções provenientes do topo do Subgrupo Itararé associadas a foraminíferos aglutinantes, grãos de pólen e braquiópodes, nas proximidades de Araçoiaba da Serra.

A Formação Tatuí apresenta fósseis de paleoniscídeos em grande quantidade, porém os estudos são raros. SILVA SANTOS (1991) descreveu restos de Paleonisciformes do tipo Platsomoidea em um folhelho cinza da Formação Tatuí na estrada Piracicaba - Americana. O fóssil foi encontrado em associação com crustáceos descritos por MEZZALIRA & MARTINS NETO (1992).

RAGONHA (1978) e MOCHIZUKI (2001) chamam atenção para a abundância de escamas e dentes de paleonisciformes nas formações Tatuí e Irati, mas não descrevem ou identificam este material.

Na Transição entre os grupos Tubarão e Passa Dois MARASCO *et al.* (1993), CHAHUD & FAIRCHILD (2002) e CHAHUD (2003) registram a existência de escamas, coprólitos, dentes e partes ósseas dispersas nas regiões de Rio Claro e Itapetininga, sempre associados a Tetrapoda, Sarcopterygii e Chondrichthyes.

A Formação Irati é muito pobre em restos de peixes no Estado de São Paulo. RAGONHA (1985) descreveu o melhor espécime da formação, uma impressão de peixe em folhelho negro do Membro Assistência de uma pedreira no município de Rio Claro. Segundo RAGONHA (1985), o exemplar apresenta claras afinidades com a família Acrolepidae; ele sugere, ainda, mas com restrições, que os Paleonisciformes deveriam ter habitado água doce durante o Permiano e teriam invadido os mares no Triássico. Desta mesma formação,

CAMPANHA (1985) descreveu em testemunho proveniente de um poço na região de Marília partes ósseas, dentes e escamas de paleoniscídeos associadas a braquiópodes lingulídeos e foraminíferos aglutinantes. CHAHUD & FAIRCHILD (2002) descreveram escamas e dentes de paleoniscídeos no folhelho cinza do Membro Taquaral na região de Rio Claro.

Escamas e dentes de peixe ocorrem em toda a extensão da Formação Corumbataí (MARANHÃO, 1995), mas apenas dois trabalhos foram realizados com fósseis completos de Paleonisciformes. DUNKLE & SCHAEFFER (1956) descreveram talvez o peixe paleozóico mais importante de São Paulo, um espécime completo da família Acrolepidae, designado *Tholonotus braziliensis*, proveniente de uma pedreira no município de Conchas. O peixe fóssil é fusiforme com escamas romboédricas, um crânio que corresponde a um quarto do comprimento total do corpo, grandes olhos e cauda heterocerca. Os ossos do crânio eram rígidos e recobertos por várias camadas de ganoína, as escamas apresentam articulação e nem sempre são lisas.

FIGUEIREDO & CARVALHO (2004) apresentaram o segundo peixe completo da Formação Corumbatí, que teria sido coletado na cidade de Angatuba por Josué Camargo Mendes em 1964, *Angatubichthys mendesi*. Trata-se de um peixe fusiforme, com região cefálica curta e alta, e escamas romboédricas e lisas, com algumas diferenças em determinadas partes do corpo.

7.3.2. Dipnoi

Os peixes pulmonados ou dipnóicos representam um dos grupos menos estudados de peixes paleozóicos da Bacia do Paraná. Até o momento no Estado de São Paulo apenas foram encontrados na Formação Corumbataí do Grupo Passa Dois.

RAGONHA (1989b, 1991) identificou diversas placas dentárias de espécies pertencentes ao gênero *Ceratodus* em afloramentos do município de Angatuba, próximo à rodovia Raposo Tavares, e na região de Rio Claro. RAGONHA (1991) reparou que as placas estavam associadas a fósseis de Xenacanthiformes e por isso interpretou os peixes como sendo de ambientes de água doce.

TOLEDO (2001) estudou diversas placas dentárias tri e tetracuspíadas. A partir de uma análise estatística multivariada, como uma nova técnica de identificação de espécies, foram identificados dois grandes grupos, sendo que um é representado pelas famílias Ceratodontidae e Neoceratodontidae e o outro Gnathorhizidae.

RAGONHA (1989b, 1991) considerou a idade dos Dipnoi fósseis como triássica. No entanto, TOLEDO (2001) observou a presença de petalodontes em camadas superiores da Formação Corumbataí, caracterizando idade permiana.

7.3.3. Actinistia

De todos os grupos de vertebrados fósseis do Paleozóico de São Paulo, os Actinistia são os menos estudados. Nenhum exemplar completo ou articulado foi encontrado, sendo conhecidos apenas por escamas isoladas. BRYANT (1929) foi o primeiro a mencionar a existência de celacantídeos no estado, ilustrando uma escama cosmóide completa de um tilito do Subgrupo Itararé. Já no Grupo Passa dois, CHAHUD (2003) ilustrou diferentes escamas de Actinistia dos folhelhos do Membro Taquaral, na divisa de Rio Claro com Ipeúna, e sugeriu que representariam espécies diferentes. WÜRDIG - MACIEL (1975) e MARANHÃO (1995) mencionam a presença de escamas provenientes da Formação Corumbataí na região de Piracicaba.

7.3.4. Rhipidistia e tetrápodes basais

Os rhipidístios são peixes raros em rochas permianas do estado, sendo que as únicas ocorrências destes peixes são de dentes labirintodonte típicos deste grupo na Transição Tatuí - Irati citados por RAGONHA (1978) e CHAHUD & FAIRCHILD (2002).

Como os rhipidístios e os tetrápodes basais possuíam dentição labirintodonte, fica difícil diferenciar os dentes destes grupos. Por exemplo, RAGONHA (1978), em sua dissertação de mestrado, não identificou a presença de tetrápodes, mas apenas peixes rhipidístios, porém TOLEDO (2001), ao contrário, acreditou que todos os dentes labirintodontes descobertos na Formação Corumbataí seriam de tetrápodes.

CHAHUD (2003) aventou a possibilidade da presença de dentes labirintodontes de ambos em um afloramento da Transição Tatuí - Irati na divisa de Ipeúna com Rio Claro.

7.3.5. Répteis

Répteis paleozóicos são encontrados em São Paulo apenas no Membro Assistência da Formação Irati e na Formação Corumbataí. Os mais conhecidos são os mesossaurídeos, que de todos os vertebrados são os de melhor estado de preservação, com animais completos apresentando grande riqueza de detalhe anatômico. As três espécies conhecidas de mesossaurídeos, *Stereosternum tumidum* Cope 1886, *Mesosaurus braziliensis* McGregor 1908 e *Brazilosaurus sanpauloensis* Shikama & Ozaki 1966, são encontradas em São Paulo, predominantemente *Stereosternum tumidum* (MEZZALIRA, 1989). Os melhores mesossauros foram descobertos na Formação Irati, porém à 6km do município de Santa Rosa de Viterbo dentro da Formação Corumbataí também foi encontrados restos desarticulados e dispersos de difícil identificação taxonômica (MEZZALIRA, 1989).

Outros répteis são citados por TOLEDO (2001), que menciona, mas não ilustra dentes reptilianos descobertos na Formação Corumbataí.

7.4. Resumo da distribuição de paleovertebrados

A listagem do levantamento de paleovertebrados paleozóicos revelou uma grande quantidade de espécies e famílias entre peixes e tetrápodes (Tab. 3).

Tabela 3 - Tabela da distribuição dos vertebrados paleozóicos em São Paulo. (*= nomina nuda).

Distribuição de Paleovertebrados Paleozóicos no Estado de São Paulo					
Vertebrados	Subgrupo Itararé	Formação Tatuí	Transição Tatuí – Irati	Formação Irati	Formação Corumbataí
Chondrichthyes					
Petalodontiformes			X		X
<i>Itapyrodus punctatus</i>			X		X
Cladodontes indeterminados					X
Xenacanthiformes			X		X
<i>Taquaranthus albuquerquei</i> *			X		
<i>Xenacanthus moorei</i>					X
<i>Xenacanthus angatubensis</i> *					X
<i>Xenacanthus camaquensis</i> *					X
<i>Xenacanthus ferrazensis</i> *					X
<i>Xenacanthus sataritensis</i> *					X
<i>Xenacanthus taquaritubensis</i> *					X
Ctenacanthiformes			X		
Hybodontiformes			X		X
Osteichthyes					
Paleonisciformes	X	X	X	X	X
<i>Tholonotus braziliensis</i>					X
<i>Angatubichthys mendesi</i>					X
Dipnoiformes					X
Actinistia	X		X	X	X
Rhipidistia	X		X		
Tetrápodes					
Tetrápodes basais			X		X
Dentes reptilianos					X
Mesossaurídeos indeterminados				X	X
<i>Brazilosaurus sanpauloensis</i>				X	
<i>Mesosaurus braziliensis</i>				X	
<i>Stereosternum tumidum</i>				X	

8. OUTROS FÓSSEIS ENCONTRADOS NAS FORMAÇÕES TATUÍ E IRATI

8.1. Introdução

Outros fósseis são conhecidos na Formação Tatuí e no Membro Taquaral, porém, eles têm recebido muito pouca atenção, se comparados aos fósseis do Membro Assistência da Formação Irati. Como resumido em MEZZALIRA (1989, 2000), fósseis identificados taxonomicamente da Formação Tatuí inteira no Estado de São Paulo, restringem-se a pouquíssimas ocorrências e a poucos grupos biológicos. O Membro Taquaral é ainda menos conhecido, portador apenas de crustáceos, dentre os quais o gênero *Clarkecaris*.

8.2. Estudo de Icnofósseis

Segundo CARVALHO & FERNANDES (2000), icnofóssil é o resultado das atividades de um organismo preservada em sedimento, rocha ou fóssil. Icnofósseis são importantes porque: evidenciam, muitas vezes, a presença de seres vivos (animais de corpo mole) que dificilmente se preservariam de qualquer outra maneira; revelam o comportamento de organismos de assembléias fossilíferas; podem indicar o grau de retrabalhamento dos sedimentos por organismos; são bons indicadores de topo e base; e possibilitam interpretações paleoambientais e paleoecológicas com segurança, já que são autóctones e não sofrem transporte.

Na Formação Tatuí os únicos icnofósseis registrados foram descritos como tubos no contato da Transição Tatuí - Irati por CHAHUD (2003), mas diversos trabalhos citam bioturbação e coprólitos por toda a unidade (RAGONHA, 1978; FULFARO *et al.* 1984; STEVAUX *et al.* 1986; RICCOMINI *et al.* 1997).

8.3. Micropaleontologia (acritarcas, algas e foraminíferos)

Os acritarcas compreendem um grupo polifilético de microfósseis orgânicos com afinidades incertas. Atualmente, muitos são consideradas como cistos de microalgas fotossintéticas extintas (CRUZ, 2000). O registro na Bacia do Paraná é mais abundante no Devoniano, mas nas unidades de estudo no Estado de São Paulo poucos trabalhos tratam desses fósseis.

MARASCO *et al.* (1993) menciona a presença do acritarca *Michrystidium* numa lente conglomerática da Transição Tatuí-Irati na região de Itapetininga e Morro do Alto.

ARAÚJO-BARBERENA (1993) identifica a alga *Botryococcus*, em alguns níveis adjacentes aos de acritarcas no Membro Assistência da Formação Irati. Apesar de

Botryococcus ser típica de águas doces, seu valor como indicacador paleoambiental é incerto, pois esta microalga é facilmente transportada para outros ambientes.

Os foraminíferos são protistas unicelulares de hábitos bentônicos ou planctônicos. Segundo VILELA (2000), sua característica principal é uma carapaça de forma variada, composta por carbonato de cálcio ou por partículas aglutinadas do sedimento em que vivem. Na Formação Tatuí, três gêneros de formas aglutinantes, *Erlandia*, *Ammodiscus* e *Hyperamina*, foram registrados por FÚLFARO *et al.* (1984) em sedimentos siltico-arenosos do topo da formação entre Guarizinho e Itaporanga. Em folhelhos preto-acinzentados do Membro Assistência no município de Marília, CAMPANHA (1985) descreveu foraminíferos arenáceos dos gêneros: *Ammodiscus* e *Sorosphaera*. CAMPANHA & ZAINÉ (1989) registram foraminíferos fragmentados da Subordem Fusulinina, família Nodosinellidae, na Formação Irati em testemunhos coletados das cidades de Laranjal Paulista, Amaral Machado, Limeira e Assistência pela PAULIPETRO. Pela descrição dos sedimentos esses fósseis seriam do Membro Assistência.

8.4. Paleobotânica e Palinologia

Os estudos palinológicos na paleontologia têm diversas finalidades no que diz respeito a sedimentologia, datação, estratigrafia, paleoambientes e paleoclima. Apesar da importância desse tipo de estudo, trabalhos palinológicos nas formações de interesse direto nesta dissertação somente foram feitos com fósseis de palinomorfos (principalmente grãos de pólen e esporos) no Membro Assistência da Formação Irati. Talvez o trabalho palinológico de maior destaque no Estado de São Paulo seja o de DAEMON & QUADROS (1970) que sugeriu idade cazaniana para os sedimentos do Membro Assistência. Essa idade mostrou-se mais recente que a obtida por SANTOS *et al.* (2006), final do Cisuraliano (Eopermiano).

Estudos paleobotânicos nos grupos Tubarão e Passa Dois identificaram fósseis de Lycophyta e Gymnosperma (incluindo membros de Cordaitales e outros). As gimnospermas e licófitas são vegetais que sobrevivem até hoje e foram responsáveis por depósitos de carvão consideráveis durante o Neopaleozóico. As Cordaitales, segundo MUSSA (2000), são vegetais exclusivos do Carbonífero e Permiano. Possuem grande importância paleoambiental, pois seus restos estão associados a regiões pantanosas e de estuários.

A primeira ocorrência de plantas fósseis na Formação Tatuí foi registrada por FÚLFARO *et al.* (1984) que descreveram vegetais carbonizados em arenitos médios avermelhados no Km169 da rodovia Itapetininga - Capão Bonito. O segundo registro de vegetais fósseis foi de STEVAUX *et al.* (1986), que observaram troncos fósseis na cunha clástica de Ibicatu entre as cidades de Leme e Araras.

A Formação Irati, ao contrário da Formação Tatuí, apresenta inúmeras ocorrências de lenhos fósseis, muitos dos quais preservados por permineralização por sílica, com registro dos gêneros de Cordaitales: *Parataxopitys*, *Polysolenoxylon*, *Solenopitys*; e das Gimnospermas: *Protopodocarpitys*, *Brasilestiloxylon*, *Solenobrasilioxylon*, *Tordoxylon*, *Mielontordoxylon*, *Paratordoxylon*, *Antarticoxylon*, *Artisia* e/ou *Gondartisia*, *Petalopitys*, *Atlanticoxylon*, *Paulistoxylon*, *Austroscleromedulloxylon*, *Piracicaboxylon*, além de fósseis de licófitas indeterminadas e madeira incarbonizada. (Resumido em MEZZALIRA, 1989).

8.5. Crustáceos

Os crustáceos foram os invertebrados mais estudados nas formações Tatuí e Irati. Os mais importantes no registro literário são os Malacostraca, mas também foram identificados conchostráceos e ostracodes. Os Malacostraca são caracterizados por um tórax dividido em oito segmentos e o abdômen em seis. Segundo BRITO *et al.* (2000), representam a subclasse mais derivada e abundante dos crustáceos, constituindo cerca de três quartos das espécies descritas.

Ocorrem espécies de Malacostraca em ambas as unidades de estudo. Na Formação Tatuí, MEZZALIRA & MARTINS NETO (1992) descrevem dois novos gêneros, *Pseudopalaega* e *Protourda*, no município de Piracicaba (Fig. 24). No mesmo afloramento também foram registrados restos de peixes (SILVA SANTOS, 1991).

A Formação Irati possui diversos gêneros em várias localidades e em ambos os membros. A espécie *Clarkecaris brasiliensis* é um dos mais abundantes embora seja restrito aos folhelhos siltico-argilosos do Membro Taquaral (MEZZALIRA, 1989, 2000). No Membro Assistência são reportados três gêneros, *Liocaris*, *Paulocaris* e *Pygaspis* (Fig. 24). Segundo MUSSA *et al.* (1980) e ARAÚJO-BARBERENA (1993), estes crustáceos são importantes em termos paleoecológicos, paleoambientais e estratigráficos. MUSSA *et al.* (1980) afirmam que o crustáceo *Clarkecaris brasiliensis* é um artrópode típico de águas doces e que *Paulocaris* seria de águas salobras a salinas. MEZZALIRA (1980) e ARAÚJO-BARBERENA (1993) observam que os crustáceos apresentam uma distribuição bioestratigráfica característica na Formação Irati da base para o topo, na seguinte sequência: *Clarkecaris* – *Pygaspis* – *Liocaris* – *Paulocaris* (Fig. 24)

Mais recentemente, FOEHRINGER & LANGER (2003, 2004) reporta do Membro Taquaral uma nova variedade de crustáceo da Subordem Reptantia, ainda não classificado, que associa a outros crustáceos mais recentes desse grupo.

Os conchostráceos são artrópodes aquáticos de hábitos bentônicos. Possuem carapaças bivalves de quitina com uma concentração de carbonato de cálcio que

apresentam linhas de crescimento. Na Formação Tatuí um único gênero, *Cyzicus* (Fig.24), é conhecido (MEZZALIRA & MARTINS NETO, 1992).

Figura 24 - Desenhos esquemáticos de vários crustáceos identificados nas formações Tatuí e Irati (1. BRITO et al., 2000; 2. MEZZALIRA & MARTINS NETO (1992); 3. MEZZALIRA, 1989). Escala 1mm.

8.6. Outros invertebrados

Alguns grupos de invertebrados são citados como espécimes únicos ou mencionados sem detalhes. Por exemplo, já se falou da controvérsia em torno da importância paleoambiental das diversas ocorrências de espículas de espongiários registradas na Formação Tatuí e Formação Irati (ALMEIDA & BARBOSA, 1953; PETRI, 1964; ARAÚJO-BARBERENA, 1993). As espículas são elementos de carbonato de cálcio ou sílica que ocorrem isoladas, na forma de redes ou encaixadas em um esqueleto calcário maciço poroso do esqueleto interno e dão suporte à parte mole de esponjas (Porifera) (FERNANDES, 2000). Apesar de citados como evidência de ambiente marinho para a Formação Tatuí por ALMEIDA & BARBOSA (1953), espículas de poríferos não oferecem muita informação paleoambiental, a não ser indicar um ambiente aquoso (PETRI, 1964).

Uma descoberta mais recente que merece corroboração por ser potencialmente de grande significância paleoambiental, estratigráfica e evolutiva são os moluscos bivalves reportados na monografia de MOCHIZUKI (2001) em afloramentos da Formação Tatuí na rodovia Limeira-Piracicaba.

9. ÁREA DE ESTUDO

9.1. Introdução

Foram investigados cinco afloramentos, dos quais quatro apresentaram conteúdo fóssil significativo. Os afloramentos fossilíferos estão localizados na região do Domo de Pitanga, ao longo da divisa entre os municípios de Ipeúna e Rio Claro. Os dois principais ocorrem dentro do Sítio Santa Maria as margens do Rio da Cabeça, exatamente na divisa entre os municípios, enquanto os outros dois ficam em uma região agrária nas proximidades do Rio Passa Cinco (Fig. 25). A quinta localidade, afossilífera, situa-se no Km 150 da Rodovia do Açúcar (SP-308), no município de Piracicaba.

Figura 25 - Região de localização dos principais afloramentos na região entre Rio Claro e Ipeúna.

Nos cinco afloramentos investigados, a Transição Tatuí-Irati é caracterizada por uma sucessão sub horizontal ou levemente inclinada de duas ou três camadas, designadas A, B e C. A camada A claramente representa o topo da Formação Tatuí, segundo os padrões encontrados em outras localidades por FÚLFARO *et al.* (1984) e STEVAUX *et al.* (1986). A camada B é o foco deste trabalho e exemplifica as rochas consideradas como constituintes da Transição entre os grupos Tubarão e Passa Dois. A camada C é típica do folhelho do Membro Taquaral da Formação Irati, como descrito em diversas áreas da Bacia do Paraná (HACHIRO, 1991,1997). As características que estas camadas têm em comum nos afloramentos estudados são apresentadas abaixo. Variações locais são descritas mais adiante, junto com os afloramentos.

Camada A, basal nos cinco afloramentos, consiste de arenito fino a muito fino, bem selecionado, de coloração clara, esbranquiçada a amarelada, comumente com pintas ou manchas mais escuras, amareladas a avermelhadas, em torno de nódulos de pirita intemperizados. Apresenta estratificação cruzada de grande porte (métrico) do tipo “hummocky” e “swaley”, menos em Afloramento 4, onde é maciça. É geralmente afossilífera, exceto pela presença de icnofósseis tubulares no Afloramento 1 e escamas e dentes muito dispersos no Afloramento 4. A espessura total e a base da camada não foram observadas, mas o porte da estratificação sugere espessura métrica. O contato com camada B é muito abrupto e evidentemente erosivo nos Afloramentos 1, 2 e 3. No Afloramento 1 organismos ocuparam e perfuraram esta superfície antes da deposição da camada B.

Camada B, a unidade de maior importância neste trabalho, ocorre nos Afloramentos 1 a 4 e destaca-se das outras por seu abundante conteúdo fóssil. Em Afloramentos 1 a 3, é uma camada de arenito fino a médio, conglomerático, de tonalidade cinza clara a média nas porções mais grossas e cinza mais escura nas porções mais finas. Nesses afloramentos, camada B apresenta granodecrescência ascendente e estratificação cruzada irregular em sets centimétricos, por vezes com formato sigmóide (Afloramentos 1 e 2). Seu contato com camada C, sobrejacente, é marcado nos quatro afloramentos (1 a 4) pela passagem abrupta para folhelhos. No Afloramento 4, camada B compartilha a abundância de fósseis e a mesma posição estratigráfica observadas em Afloramentos 1 a 3, mas difere na cor, boa seleção granulométrica, baixa quantidade de clastos maiores que areia, laminação fina, natureza dos bioclastos e contato gradual com camada A.

Camada C é presente em todos os afloramentos menos Afloramento 3, É a unidade mais homogênea da sucessão, apresentando praticamente as mesmas características em toda a região. É uma rocha siltico - argilosa de coloração cinza-escura (quando não alterada), com laminação plano-paralela. Pode ser chamada de folhelho embora nem sempre apresente fissilidade ao se quebrar. Podem conter fósseis de restos de peixes

(escamas, dentes) e crustáceos, em fragmentos ou inteiros, raros e muito dispersos. Localmente, ocorrem nódulos de pirita, dispersos, de poucos milímetros de diâmetro.

9.2. Afloramento 1: Sitio Santa Maria

O afloramento situa-se no interior do Sitio Santa Maria, localizado na divisa entre municípios de Ipeúna e Rio Claro, na margem sul do Rio da Cabeça (coordenadas UTM: 227055/7517325). Neste local foi possível diferenciar quatro camadas sedimentares, sendo que três apresentam-se em forma de laje e a quarta recobre esta laje e forma um paredão na margem do rio (Fig. 26).

Figura 26 - Afloramento 1: Sitio Santa Maria.

Camada A1 (basal): Esta camada apresenta as características típicas da Camada A, descrita acima. Somente os 25cm superiores desta camada são visíveis neste local. No topo, aparecem pequenas marcas onduladas paralelas, aparentemente simétricas, com cristas orientadas no sentido N20E, amplitude menor que 0,5 cm e comprimento de onda em torno de 10 cm.

Camada A2: Somente neste afloramento, observou-se esta camada, de aproximadamente oito centímetros de espessura. Ao contrário da camada A1, se apresenta finamente laminada para maciça. É um arenito muito fino com ótima seleção e coloração variando de esbranquiçada a amarelada clara, provavelmente em função da alteração de pirita presente como nódulos no local. A característica mais importante desta camada são os icnofósseis (Figs. 27) tubulares irregulares, com até 4 cm de comprimento, que penetram o topo até quase a metade da espessura da camada. Os tubos são preenchidos por sedimentos mais grossos acinzentados com bioclastos iguais à camada B. O contato com a

camada A1 é concordante e gradual, mas com a camada B, sobrejacente, é discordante e erosiva (Figs. 27).

Camada B: Esta camada, de 9,5 cm de espessura, aflora numa área de aproximadamente 160m² (~8 X 20m), o que ofereceu excepcionais oportunidades de coleta de fósseis.

Camada C (topo): Das quatro camadas diferenciadas aqui, esta é a de maior área e espessura exposta. A erosão fluvial um paredão de 4m de espessura desta camada no local. Fósseis (escamas, dentes de peixes e fragmentos de crustáceos) são muito dispersos e raros nesta camada, mas parecem ser mais comuns na base, diminuindo à medida que se sobe na estratigrafia. A um metro do contato basal não foram observados fósseis.

9.3. Afloramento 2: Rio da Cabeça, divisa de Rio Claro com Ipeúna

Este afloramento se localiza na margem sul de um córrego afluente do Rio da Cabeça próximo da entrada do Sítio Santa Maria, exatamente na divisa entre os municípios de Ipeúna e Rio Claro (coordenados UTM: 227300/7517325). Possui apenas cinco metros de comprimento em que se observam três camadas (A1, B e C) de estruturas e litologias diferenciadas.

Camada A (basal): Parte desta camada está submersa no afluente do Rio da Cabeça e outra emersa, ultrapassando um metro de espessura. Esses sedimentos são equivalentes em todos os aspectos aos encontrados na camada A1 do Afloramento 1, que dista pouco menos de 1 km do Afloramento 2. Provavelmente representaram o mesmo evento.

Camada B: É uma camada tabular com 43 cm de espessura que mergulha 10 graus para o nordeste (N45W/10NE). Apresenta granodecrescência ascendente, inclusive dos clastos que desaparecem à medida que se sobe na estratigrafia. A estratificação, como na Camada B do Afloramento 1, apresenta-se sigmoidal, porém em maior tamanho e indicativa de diversos sentidos de corrente.

Camada C (topo): O folhelho (Fig. 28) aqui apresenta calcita secundária em fraturas e parece afossilífera. Porém, a rocha está muito alterada e o material fóssil originalmente nela contido pode ter sido destruído.

Como as camadas A, B e C equivalem as camadas A1, B e C do Afloramento 1, pode-se considerar que este segundo afloramento é uma extensão do primeiro e deve ter feito parte do mesmo sistema deposicional. As únicas diferenças significativas são a maior espessura da camada B, da Transição Tatuí – Irati, e a ausência da camada A2 neste afloramento, que podem simplesmente refletir a variação normal de sedimentação e erosão em sistemas deposicionais energéticos.

9.4. Afloramento 3: Ponte sobre o Rio Passa Cinco

O afloramento está localizado no município de Rio Claro no lado leste de uma ponte sobre o Rio Passa Cinco (coordenadas UTM 227500/751345) e é cortado por este rio. Na margem noroeste é representado por um corte, enquanto na margem sudeste ocorre um pavimento sujeito à submersão. Em ambos foi possível observar duas camadas sedimentares distintas (Fig. 29).

Camada A (basal): Esta camada apresenta as características típicas da Camada A, descrita na introdução, com destaque para a excepcional exposição da estratificação do tipo “hummocky”.

Camada B (topo): É uma camada de 8cm de espessura de arenito conglomerático com grandes clastos silicíticos, de vários centímetros de dimensão máxima. Embora semelhante à camada B da Transição Tatuí - Irati nos Afloramento 1 e 2, esta rocha é muito mal selecionada com quantidade de calhaus muito maior. Também não apresenta estratificação cruzada com formato sigmóide, mas estratificação cruzada simples.

Foram observados indícios de cozimento (intensa silicificação da rocha e a alteração de bioclastos) relacionado à intrusão de um corpo máfico (aparentemente um sill cretácico da Formação Serra Geral) evidenciado por diversos blocos de diabásio nas proximidades do afloramento.

Essa camada, como nos afloramentos 1 e 2, é considerada como pertencente à Transição Tatuí - Irati (Fig. 29).

9.5. Afloramento 4: Próximo ao Rio Passa Cinco (ocorrências de *Clarkecaris*)

O afloramento consiste de dois cortes de estrada pequenos no chão dos dois lados de uma estrada de terra em declive em direção ao Rio Passa Cinco, algumas dezenas de metros distante, dentro do município de Rio Claro (coordenadas UTM: 228537/7512610). Os cortes não superam um metro de comprimento, porém revelam três camadas distintas (Fig. 30).

Camada A (basal): Aparentemente representa um pacote de grande espessura, mas dada a alteração intempérica do local, não foi possível delimitá-lo. Diferencia-se da camada observada na mesma posição estratigráfica nos Afloramentos 1 a 3, pois apresenta arenito de coloração bege esbranquiçada sem estruturas sedimentares. Ocorre ainda alguns dentes e escamas fósseis dispersos.

Camada B: É uma camada fina, de aproximadamente oito centímetros de espessura, composta de arenitos finos a médios de cor creme. Difere da camada equivalente dos Afloramentos 1 a 3 por ser bem selecionada com poucos seixos (angulosos, silicíticos) disseminados pelo sedimento e apresentar laminação fina ondulada (por vezes maciça) e

não cruzada. De todos os afloramentos, é o de maior quantidade de bioclastos, embora todos se apresentem fragmentados.

O contato basal é gradual, marcado por um ligeiro aumento na granulometria e pelo aparecimento de fósseis em abundância. O contato com a camada sobrejacente é abrupto com o súbito aparecimento de rochas siltico-argilosas. Pelo contexto sedimentar, esta camada é muito semelhante ao segundo tipo de rochas (camada B) associadas à Transição Tatuí - Irati nos outros afloramentos.

Camada C (topo): É o folhelho siltico - argiloso das outras localidades mas aqui apresenta coloração vermelha amarronzada por causa do intemperismo. Neste local, os fósseis não são muito abundantes, porém alguns são bem preservados, principalmente os crustáceos paleozóicos do gênero *Clarkecaris*, fóssil até agora observado exclusivamente no Membro Taquaral da Formação Irati. Os paleovertebrados são representados por escamas, dentes e partes ósseas desarticuladas e dispersas de paleoniscídeos e Actinistia.

9.6. Afloramento 5: Rodovia do Açúcar, (SP-308) Km 150

O afloramento ocorre no Km 150 da Rodovia do Açúcar em cortes de estrada de ambos os lados da pista (coordenadas UTM: 235667/7473790). Este foi um dos afloramentos estudados por STEVAUX *et al.* (1986) em sua comparação faciológica de quatro seções da Formação Tatuí. Quando visitado em 2005, o afloramento se encontrava alterado e praticamente coberto por grama alta. Contudo, foi possível identificar duas camadas distintas (Fig. 31).

Camada A (basal): Esta camada apresenta as características típicas da Camada A, como descritas na introdução deste capítulo.

Camada C (topo): A parte superior do afloramento é composta exclusivamente de um folhelho cinza siltico - argiloso muito alterado.

A camada basal é idêntica à existente nos Afloramentos 1, 2 e 3 e é, portanto, equivalente ao topo da Formação Tatuí, talvez do mesmo evento deposicional. O folhelho cinza do topo também equivale aos depósitos do Membro Taquaral dos afloramentos encontrados em Rio Claro.

Nesse afloramento nenhuma das duas camadas revelou-se fossilífera, e não foi encontrada a camada da Transição Tatuí - Irati. Por isso, este afloramento é incluído no presente estudo como ponto de controle que demonstra que a camada chave da Transição (camada B) é limitada paleogeograficamente.

Figura 27 - Seção estratigráfica do Afloramento 1.

Afloramento 2
Rio da Cabeça, Divisa de Rio Claro com Ipeúna

Figura 28 - Seção estratigráfica do Afloramento 2.

Afloramento 3
Ponte sobre o Rio Passa Cinco

Figura 29 - Seção estratigráfica do Afloramento 3.

Afloramento 4
Próximo ao Rio Passa Cinco

Figura 30 - Seção estratigráfica do Afloramento 4.

Figura 31 - Seção estratigráfica do Afloramento 5.

10. PALEOVERTEBRADOS ENCONTRADOS

10.1. Introdução

A descrição de restos de peixes paleozóicos e de tetrápodes basais, tais como escamas, espinhos, vértebras e dentes, pode levar à identificação taxonômica em vários níveis de classificação. Em se tratando de tetrápodes, peixes ósseos (Actinistia e Paleonisciformes) e dentes cladodontes, a classificação genérica ou específica exige, comumente, um número maior de exemplares ou conhecimento de elementos estruturais adicionais (como a parte do corpo preservada, articulação do esqueleto, a presença de arcada dentária ou de espinhos, etc.). Por causa dessas limitações, foi dada ênfase na identificação em níveis taxonômicos maiores (ordem e família) e não em sistemática de detalhe (espécies, sinônimas, etc.). Em alguns casos, no entanto, foi possível chegar até o nível de gênero ou espécie.

Todos os fósseis estão depositados no Laboratório de Paleontologia Sistemática do Departamento de Geologia Sedimentar e Ambiental (GSA) do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo (IGc/USP).

10.2. Chondrichthyes primitivos (Dentes cladodontes)

Os dentes cladodontes são atribuídos a vários grupos de tubarões paleozóicos de afinidades sistemáticas e taxonômicas incertas. Dois dentes cladodontes de características morfológicas distintas foram encontrados e denominados *Cladodus* 1 e *Cladodus* 2.

CLASSE CHONDRICHTHYES

SUBCLASSE ELASMOBRANCHII *incertae sedis*

Cladodus Agassiz, 1843

Figs. 32, 33 e 34

10.2.1. *Cladodus* 1

Material - GP/2E-5918. Dente quase completo separado da matriz rochosa, com algumas quebras e fraturas na coroa (Fig. 32). Afloramento 1, Camada B (Transição entre os Grupos Tubarão e Passa Dois).

Figura 32 - *Cladodus* 1 (GP/2E-5918). A) vista superior, B) vista labial, C) vista lingual (cor falsa). Escalas 2mm.

Descrição - Dente de coroa alta localizada na região labial da base, composta de três cúspides cônicas curvas, sendo a mediana muito maior que as demais.

A cúspide principal tem 4,4 mm de largura e 4,6 mm de altura. A base e a coroa têm 10,6 mm de comprimento. As cúspides menores são de tamanhos similares com aproximadamente 2mm de altura e 0,8mm de largura.

A maior cúspide não está posicionada no centro da coroa, mas sim em uma das laterais (Fig. 32B e C). A maior distância de uma lateral ao centro da cúspide principal é 7,4 mm. Todas as cúspides curvam em sentido lingual e são ornamentadas por costelas que partem da base e aparentemente percorrem toda a superfície sem ramificações ou bifurcações. As laterais das cúspides exibem uma pequena inclinação lateral (provavelmente em direção à região posterior do dente). Existe uma tênue crista longitudinal (bordo cortante) que percorre as três cúspides e separa a face labial da lingual. A parte inferior da coroa em contato com a base apresenta curvatura côncava, mais acentuada abaixo da cúspide principal.

As cúspides estão em contato direto, sem espaço entre elas. Em vista transversal todas tem forma oval, sendo mais comprimida no sentido labial-lingual e alongada no sentido anterior-posterior.

A base é pouco espessa com um prolongamento maior na face lingual do que na labial. Tem forma alongada e irregular, com uma das laterais maior do que a outra. Acompanha o comprimento da coroa, sem extensões laterais na parte anterior e posterior. É côncava na parte inferior e convexa na parte superior.

Observam-se alguns forâmens irregulares, mas nenhuma evidência de tubérculo basal ou de qualquer tipo de proeminência articulatória.

O espécime é pequeno e frágil mas não apresenta sinais de abrasão; e as quebras se limitam apenas aos ápices das cúspides. Por causa de sua fragilidade, contudo, não foi possível limpar e observar sua face lingual.

10.2.2. *Cladodus 2*

Material -Exemplar 1 (GP/2E-5919), dente completo (Fig. 33). Exemplar 2 (GP/2E-5920), base de dente fragmentado (Fig. 34). Afloramento 1, Camada B (Transição entre os Grupos Tubarão e Passa Dois).

Descrição - Exemplar 1: Dente cladodonte de coroa muito alta posicionada na região labial da base. É caracterizado por uma única cúspide cônica curva disposta na região centro-labial (Fig. 33).

A cúspide é muito alongada, comparada às de *Cladodus 1*, com altura (11 mm) maior que a da coroa (9,0 mm). Costelas aparecem na base da cúspide, mas desaparecem na região central; também são comuns em toda a superfície da coroa, com algumas bifurcações próximo do contato com a base. . A cúspide possui uma inclinação para uma das laterais, além de pequena curvatura para a face lingual.

A coroa apresenta crista longitudinal proeminente que separa a face labial da lingual da cúspide, muito mais evidente do que no exemplar 1. A parte inferior da coroa em contato com a base é lisa e plana, sem concavidades ou convexidades.

A base é pouco espessa com extensões nas duas laterais, tornando a base mais comprida (10,9mm) do que a coroa (9,0mm). O formato é retangular e acompanha o formato transversal da área da coroa. A largura máxima da base é de 6,2mm e a da coroa 3,2mm. Existe prolongamento da face lingual da base de 3,0mm de largura da coroa até a margem.

Na base ocorrem alguns forâmens irregulares na parte inferior e sulcos na região lingual superior. O exemplar não apresenta desgaste, porém uma pequena fratura foi observada na cúspide. Material arenoso incrustado na parte inferior da base impediu observação desta parte do dente.

Figura 33 - *Cladodus* 2 (GP/2E-5919), Exemplar 1. A) vista labial, B) vista lingual, C) vista lateral, D) vista superior. Escala 2mm.

Descrição - Exemplar 2 (GP/2E-5920) Embora reste muito pouco da coroa do segundo exemplar, a parte preservada exibe diversas costelas suficientemente semelhantes às do primeiro exemplar para permitir classificação como o segundo espécime de *Cladodus* 2 encontrado no Afloramento 1.

A base é pouco espessa e tem o mesmo formato do primeiro exemplar, medindo 6,8mm de comprimento e 3,2mm de largura máxima. A característica mais importante desse exemplar é que a base está totalmente limpa de sedimentos e expõe detalhes cobertos no exemplar 1, como a superfície inferior plana, forams irregulares e canais tubulares na face inferior. Não foram observadas estruturas articulares (Fig. 34).

A parte quebrada da coroa revela características internas como o sistema de canais provavelmente associados à dentina tubular na região em que estariam as cúspides.

Figura 34 - *Cladodus* 2 (GP/2E-5920), Exemplar 2. A) vista labial, B) vista inferior, C) vista superior. Escala 1mm.

Discussão dos exemplares – Os dois tipos de dentes encontrados são tipicamente cladodontes do tipo *Cladodus*, pois são caracterizados por uma base com uma cúspide central proeminente e as laterais (quando possui) menores.

Dentes cladodontes no Brasil não são incomuns nos depósitos paleozóicos. Mas poucos são descritos e identificados, o que prejudicou comparações com espécimes brasileiros.

Das duas formas de cladodontes encontrados, o *Cladodus* 1 é semelhante à dois tipos de cladodontes previamente encontrados no Brasil. Assemelha-se, primeiro, a *Cladodus parauariensis* do Neocarbonífero da Bacia do Amazonas (SILVA SANTOS, 1967), no que diz respeito ao formato das cúspides e ornamentação por costelas, mas difere dessa espécie por possuir número menor de cúspides (a espécie amazônica tem cinco), formato da base mais alongada em um dos lados, e a ausência de um minúsculo botão apical na face lingual. O segundo tipo, representado por um espécime fragmentado da Formação Corumbataí (WÜRDIG - MACIEL, 1975), é comparável em tamanho e ornamentação das cúspides. Difere de *Cladodus* 1, porém na posição e número de cúspides, quatro, sendo uma cúspide principal e três secundárias a base é plana e sem curvaturas.

Cladodus 1 é muito parecida com espécies encontradas no hemisfério norte, como exemplares de *Cladodus occidentalis* (LEIDY, 1859, GINTER *et al.* 2005) do Neocarbonífero da América do Norte. A semelhança está no formato, disposição das cúspides e curvatura da base. No entanto, *Cladodus* 1 não apresenta as estrias observadas em *C. occidentalis*.

Cladodus 1 também é muito parecido com dentes cladodontes atribuídos ao Ctenacanthiformes *Tamiodontes*, que foram originalmente identificados como *Cladodus succinctus* (WILLIAMS, 1998). Os dentes cladodontes de *Tamiodontes* apresentam cúspides robustas, mas uma base plana (WILLIAMS, 1998).

Cladodus 2, ao contrário do primeiro, difere de todos os dentes cladodontes descritos no Brasil. Sua cúspide central muito alongada é uma feição comum em espécies primitivas de cladodontes do Devoniano, como *Cladodonta* e algumas espécies de Symmoriidae (JANVIER, 1996), porém, tendo em vista a idade permiana da camada B, parece mais provável que *Cladodus* 2 represente uma espécie incomum que manteve características primitivas.

Apesar de ser do Gondwana, *Cladodus* 2 é praticamente idêntica a dentes neocarboníferos atribuídos a *Cladodus* sp. em folhelhos de Queen Shale da Formação Leocompton de Nebraska (EUA) (CASE, 1982). Os espécimes norte-americanos também possuem uma única cúspide maior em altura do que o comprimento da base, porém a crista longitudinal e as costelas são menos proeminentes.

10.3. Petalodontiformes

Dentes atribuídos aos petalodontes foram descritos na camada da Transição Tatuí - Irati por RAGONHA (1978) em sua dissertação de mestrado e relacionados a exemplares idênticos da Formação Pedra do Fogo, Permiano do Maranhão. RAGONHA (1978) criou o nome de *Itapyrodus punctatus* para esses fósseis, mas esta espécie só foi validada por publicação formal por Silva Santos em 1990. Dando continuidade ao trabalho de Ragonha, SILVA SANTOS (1990) considerou os fósseis da Bacia do Paraná como pertencentes à mesma espécie.

No presente trabalho os dentes mais comuns também são atribuídos à espécie identificada por SILVA SANTOS (1990), porém formas diferentes também foram observadas.

10.3.1. *Itapyrodus punctatus*

Classe CHONDRICHTHYES

Subclasse ELASMOBRANCHII

Ordem PETALODONTIFORMES

Família PETALODONTIDAE

Itapyrodus punctatus Silva Santos 1990

Figs. 35 - 42

Material - GP/2E-3756, GP/2E-5921A, GP/2E-5921B, GP/2E-5922, GP/2E-5923, GP/2E-5924, GP/2E-5925, GP/2E-5926, GP/2E-5927, GP/2E-5928. Dentes isolados. Afloramento 1, 2 e 3 Camada B (Transição entre os Grupos Tubarão e Passa Dois).

Características gerais - Os dentes dos petalodontiformes pertencentes a esta espécie são do tipo bradiodonte, embora esta espécie não seja considerada mais como pertencente aos bradiodontídeos ou holocéfalos (RICHTER *et al.* 2004). Dentes deste tipo eram simples e se dispunham, em seqüência, justapostos entre si, sem, no entanto, se fundir para formar placas dentárias.

Os dentes encontrados na Transição Tatuí - Irati mostram claros indícios de desgaste, que modificou um pouco sua forma original e, em muitos exemplares, expondo dentina interna, produzindo os aspectos pontuados da superfície, que deu origem ao nome específico.

Internamente, exemplares quebrados revelaram uma série de tubos verticais preenchidos por um mineral esbranquiçado (Figs.35 A e B), com aspecto de "favo de mel" (Fig.35 C), interpretada como a dentina tubular mineralizada. Os tubos partem da base (Fig.35 A e F), acompanham de perto a morfologia das laterais da coroa e se dispõem perpendicularmente em relação às faces lingual e labial. Onde partem da base, os tubos de dentina tubular são simples, mas próximo da parte superior da coroa podem se ramificar mais de uma vez, formando os pequenos canais que dão a aparência pontuada na superfície externa ligeiramente desgastada (Fig.35 D e E).

Figura 35 - Detalhes externos e internos de Petalodontiformes. A e F) corte longitudinal lateral mostrando detalhes da dentina interna em exemplar coletado no Afloramento 1 (GP/2E-5922 e GP/2E-

5923). B) detalhe da dentina tubular preservada de exemplar proveniente do Afloramento 3 (GP/2E-5921A). C) detalhe da rede de dentina interna em exemplar do Afloramento 1 (GP/2E-5924). D e E) detalhe da superfície externa pontuada labial e lateral, respectivamente, de um exemplar proveniente do Afloramento 1 (GP/2E-3756). Escala 1mm.

A dentina na base aparentemente é trabecular (Fig. 35 A e F), sem diferenciação de canais ou tubos regulares.

Externamente, os dentes apresentam coroa lisa e base com uma saliência óssea ou não, com alguns sulcos. Dois tipos de dentes foram associados a esta espécie por SILVA SANTOS (1990) e ambos foram observados nos afloramentos 1 e 3. O primeiro tipo são dentes sinfisianos (ou sinfisiais), utilizados para o corte, e o segundo são os dentes póstero-laterais, para trituração.

Características gerais dos dentes sinfisianos - Os dentes sinfisianos possuem coroa alta, alongada longitudinalmente (sentido anterior - posterior, entre as laterais), mas comprimida transversalmente (sentido labial - lingual), formando uma crista longitudinal aguda com inclinação para a face lingual (Fig. 36 e 37). A relação de largura das faces lingual - labial varia, sendo que a face lingual pode ser maior ou menor dependendo da região que o dente ocupava na boca do animal. O ângulo formado entre as faces é um dos principais critérios para a distinguir dentes sinfisianos, pois é sempre um ângulo agudo.

A coroa possui uma extremidade lateral arredondada, por vezes pontiaguda, voltada para baixo e outra angulosa, cuja superfície pode apresentar uma pequena concavidade ou ser plana. A face labial normalmente é convexa, enquanto a lingual apresenta uma concavidade. Porém, em raros casos, ambas podem ser côncavas ou convexas.

A base é bilobada, apresentando a mesma largura da coroa e uma concavidade central na face inferior. Em poucos exemplares o caráter côncavo e bilobado está ausente e a base é plana.

Figura 36 - Esquema de um dente sinfisiano de *Itapyrodus punctatus* (SILVA SANTOS 1990). A) vista labial; B) vista lateral; C) vista lingual. Escala 1cm.

Figura 37 - Dente sinfisiano proveniente do Afloramento 1, ainda na rocha, de *Itapyrodus punctatus* (GP/2E-5925). Escala 2mm.

Características gerais dos dentes póstero - laterais - Os dentes póstero - laterais são identificáveis pela coroa baixa e larga, com uma superfície convexa ou aplainada na face labial e ligeiramente côncava na lingual. A face lingual nesses dentes sempre é muito menor que a labial (metade do tamanho) (Fig. 38). O ângulo formado entre as faces labial e lingual é em geral obtuso, porém exemplares com estas faces em ângulo reto não são incomuns.

Figura 38 - Esquema de um dente póstero-lateral de *Itapyrodus punctatus* (baseado em RAGONHA, 1978). A) vista labial; B) vista lateral; C) vista lingual. Escala 1cm.

A margem superior da coroa possui uma pequena curvatura, porém não forma uma crista longitudinal. As extremidades laterais da coroa são diferenciadas: em um lado é arredondado e no outro, anguloso ou reto sem inclinação. Como nos dentes sinfisianos, a base é bilobada, quase plana, apresentando concavidade discreta.

Descrição dos principais exemplares

Dentes sinfisianos

Material - GP/2E-5926. GP/2E-3756. GP/2E-5927. Dentes completos.

Afloramento 1, Camada B (Transição entre os Grupos Tubarão e Passa Dois)

Descrição - Exemplar 1 (GP/2E-5926) O dente possui uma coroa comprimida voltada para face lingual e uma crista desgastada no topo disposto diagonalmente entre as laterais (Fig. 39 E). A face labial é plana até próxima da base de articulação, onde apresenta uma pequena convexidade. A face lingual é menor (Fig. 39 B) que a labial e apresenta uma concavidade na região central. Em vista transversal o dente tem o formato de "A" irregular, estando encurvado em um dos lados (Fig. 39 C e D). A base articular é lisa e bilobada e está disposta longitudinalmente (Fig. 39 F). O lobo na face labial é aproximadamente 1,5 vezes maior que o da face lingual.. O comprimento máximo é de 6.3 mm; a altura medida na face labial é de 5,1 mm, e na face lingual é menor, 4,2mm. A crista mede 5,9mm de comprimento, a região articular tem 4,6mm e a largura é de 3,6mm.

Ainda nas faces labial e lingual, a porção anterior apresenta uma ponta arredondada e um encurvamento para baixo, enquanto a posterior é reta e angulosa (Fig. 39 A e B).

A parte superior da coroa apresenta duas pequenas convexidades, a primeira alongada nas regiões central e posterior, e a outra mais acentuada na face anterior do dente. Em ambas as faces puderam ser observadas concavidades, abaixo da ponta arredondada na face anterior e na parte central superior da coroa na face posterior.

O espécime apresenta muito desgaste, deixando bem evidente o aspecto pontuado da superfície de todas as faces (Fig. 39).

Figura 39 – Exemplar 1 de dente sinfisiano. A) vista labial. B) vista lingual. C) vista lateral 1. D) vista lateral 2. E) vista superior. F) vista inferior. (GP/2E-5926). Escala 2mm.

Descrição - Exemplar 2 (GP/2E-3756) O exemplar 2 é quase idêntico ao primeiro, porém muito mais desgastado, com acentuado arredondamento das laterais. A única diferença em relação ao primeiro está na crista que no exemplar 2 é muito mais proeminente, com destacado caráter cortante não serrilhado (Fig. 40 A, D e F).

O dente é o maior exemplar desta espécie encontrado até agora no país, com comprimento máximo é de 20,4mm, altura da face labial de 16,5mm e altura da face lingual de 13,4mm. O comprimento da crista é de 14,2mm, a região articulatória da base tem comprimento menor que a coroa, com 11,6mm, e a largura é de 7,1mm.

O aspecto pontuado ocorre em toda a superfície revelando detalhes da dentina tubular. Nas faces lingual e labial os pontos são circulares, ovais ou irregulares (em forma de oito), provável ramificação superficial da dentina tubular. Em vista transversal é possível constatar os tubos alongados de dentina tubular. (Fig. 35 D e E).

Figura 40 – Exemplar 2 de dente sinfisiano. A) vista lingual. B) vista labial. C) vista inferior. D) vista superior. E) vista lateral 1. F) vista lateral 2. (GP/2E-3756). Escala 1cm.

Descrição - Exemplar 3 (GP/2E-5927) Este exemplar difere dos outros por apresentar faces labial e lingual retas, sem curvaturas nem concavidades centrais (Fig. 41 A, B, C e D). A coroa é comprimida em sentido lingual-labial e a crista na parte superior está disposta quase longitudinalmente no sentido anterior - posterior (Fig. 41 C, D e E). Apresenta também uma convexidade um pouco mais acentuada na região posterior do dente (Fig. 41 A e B).

Em vistas anterior e posterior o exemplar possui formato de triângulo isóscele (Fig. 41 C). Na região de articulação, a base apresenta saliências, sendo na face lingual mais proeminente, o que serviu para diferenciar as faces (Fig. 41 C, D e F).

O comprimento máximo é igual ao da crista, 8,4mm e a altura é igual nas faces labial e lingual, 6,4 mm. A região articulatória tem 7,0mm de comprimento e 5,1mm de largura.

Neste exemplar, como nos anteriores, o desgaste revelou o aspecto pontuado da dentina tubular em todas as faces.

Figura 41 – Exemplar 3 de dente sinfisiano. A) vista lingual. B) vista labial. C) vista lateral 1. D) vista lateral 2. E) vista inferior. F) vista superior. (GP/2E-5927). Escala 4mm.

Dente póstero - lateral

Material - GP/2E-5928. Dente completo. Afloramento 1, Camada B (Transição entre os Grupos Tubarão e Passa Dois)

Descrição - Este é o único exemplar de dente póstero - lateral do afloramento 1. Também é o dente petalodonte com menos desgaste, embora o aspecto pontuado ainda se faça presente.

A coroa é aberta, formando um ângulo de 92° entre as faces lingual e labial (Fig. 42 A e C), e não possui crista na parte superior.

A face labial tem a forma de um paralelogramo disforme, com um lado maior, (Fig. 42 D) e apresenta uma pequena convexidade central. A lingual é plana, menor em altura e maior em comprimento (Fig. 42 E).

Na parte superior da lateral anterior uma ponta se estende anteriormente, enquanto na posterior ocorre uma pequena concavidade na região equivalente do dente

A base de articulação é simples (sem lobos), côncava e se caracteriza pela presença de saliências ósseas que expõem a estrutura alongada da dentina tubular e a estrutura irregular da dentina trabecular (Fig. 42 B).

O comprimento é de 10,3mm, a altura; 6,5mm, e a largura; 10,5mm. A face labial tem 7,1mm de largura e 8,6mm de comprimento, enquanto a lingual tem 6,5mm de largura e 9,5mm de comprimento. A largura da região articulatória é de 3,5mm.

Figura 42 - Dente póstero – lateral. A) vista superior. B) vista inferior. C) vista lateral. D) vista labial. E) vista lingual (GP/2E-5928). Escala 4mm.

Discussão dos exemplares - Os espécimes descritos são idênticos aos de RAGONHA (1978) e SILVA SANTOS (1990), tanto em forma quanto em estrutura, podendo ser associados com segurança a *Itapyrodus punctatus*.

É possível observar nos exemplares descritos acima que a margem posterior de um se ajustaria com a margem anterior de um dente semelhante (não igual), formando uma seqüência contínua com variações mínimas. Isso pode ser comprovado comparando os exemplares dos dentes sinfisianos. As diferenças registradas no exemplar 3 sugerem que este dente provavelmente ocupava uma posição diferente, provável frontal, na boca do animal.

Não existem, na área de contato entre os dentes, quebras laterais que pudessem sugerir fusão entre eles. Evidentemente, esses dentes eram individuais e justapostos, mas não formavam um pavimento típico de placas dentárias.

Segundo SILVA SANTOS (1990), a classificação de *Itapyrodus punctatus* dentro de Petalodontiformes é segura, pois os dentes se assemelham muito com os dentes de *Chomatodus* (Fig. 8), *Janassa* (Fig. 8), *Climaxodus*, *Polyrhizodus* (Fig. 8) e algumas variedades dentro do gênero *Petalodus*, no que diz respeito, principalmente, à forma, morfologia das faces labial-lingual, a coroa alta nos dentes sinfisianos e, como em algumas espécies de *Chomatodus*, a ausência de fusão entre os dentes,

Os petalodontes são considerados ótimos indicadores de paleoambiente marinho (principalmente durante o Carbonífero) porque são comumente associados a braquiópodes, equinodermos e corais (JANVIER, 1996).

LONG (1995) e MOY-THOMAS & MILES (1971) colocam os petalodontes como animais típicos de ambientes costeiros e de águas rasas do Neopaleozóico. No Brasil os Petalodontiformes ocorrem associados não a fósseis marinhos, mas sim, em algumas localidades, a animais continentais (anfíbios) e de águas doce (xenacantídeos) (RAGONHA, 1978, SILVA SANTOS, 1990, TOLEDO, 2001; CHAHUD & FAIRCHILD, 2003, 2005). Talvez estes petalodontes representem uma linhagem que desenvolveu uma tolerância a ambientes menos salinos nas bacias intracratônicas brasileiras durante o Permiano.

10.3.2. Petalodonte indeterminado

Foi encontrado um único exemplar que se diferencia de variações morfológicas de dentes atribuídos a espécie *Itapyrodus punctatus*. Por isso, está sendo considerado como um exemplar a parte.

Ordem PETALODONTIFORMES Família PETALODONTIDAE *incertae sedis*

Fig. 43

Material – GP/2E-5929. Dente isolado completo. Afloramento 1, Camada B (Transição entre os Grupos Tubarão e Passa Dois).

Descrição – Dente completo, aparentemente pouco desgastado, com formato de "A" (Fig. 43 A e B).

A base é bilobada e possui forte concavidade com uma pequena saliência reta transversal, provavelmente relacionada ao sistema articulatorio (Fig. 43 F).

A coroa é muito alta, marcada por uma crista longitudinal, ligeiramente voltada para a região lingual. Nas laterais foi possível caracterizar uma superfície convexa e outra côncava. A face da lateral côncava expõe tubos do sistema de dentina tubular que parte da base em direção ao topo da coroa. Na lateral convexa a dentina tubular é discreta e evidenciada por um sistema pontuado.

As faces labial e lingual são aplainadas, retangulares muito similares (Fig. 43 D e E). Podem ser diferenciadas pela inclinação da crista de topo, que parece estar voltada para a face lingual. Estas faces formam um ângulo de 40° , com vértice na parte superior do dente (Fig. 43 C).

A crista longitudinal é alongada e curva, oblíqua no sentido anterior - posterior do dente, na face superior, contendo uma pequena inclinação em uma das extremidades para a face lingual. Percorre toda a coroa, ultrapassando seus limites para formar uma pequena protuberância pontiaguda na face lateral convexa do dente.

É um exemplar grande comparado aos outros dentes de *Chondrichthyes* encontrados, com 14mm de altura, 11mm de largura da base. A crista mede 7,0mm em comprimento e a distância máxima nas faces lingual - labial é de 6,5mm.

Figura 43 - Dente de *Petalodontiformes* indeterminado (GP/2E-5929). A) vista lateral 1. B) vista lateral 2. C) vista superior. D) vista lingual. E) vista labial. F) vista inferior. Escala 1cm.

Discussão – O dente possui algumas características que lembram dentes sinfisianos de *Itapyrodus punctatus*, como a morfologia em A"das laterais e a crista longitudinal, sugerindo que os dentes deveriam se dispor do mesmo modo na boca das duas espécies. Entretanto, as diferenças são muito acentuadas na face lingual e labial, que são menores que as laterais; a base apresenta sistema articulatorio entre os lobos (ausente em *Itapyrodus*); e a coroa, muito alta, é de simetria quase bilateral entre as faces labial e lingual com discreta inclinação. Dadas essas diferenças, não é possível imaginá-lo como um variante da dentição de *Itapyrodus punctatus*. Por isso, provavelmente represente uma espécie distinta.

O exemplar exibe estrutura parecida com partes articulatorias de dentes da espécie *Petalodus ohioensis* do Pensilvaniano (Neocarbonífero) de Ohio (Fig. 8), Estados Unidos, o que o aproxima da família Petalodontidae, comum no hemisfério norte. Esta é uma observação importante, pois, se puder ser confirmada, em trabalhos futuros, estenderá a distribuição de exemplares típicos dessa família para depósitos gondvânicos.

10.4. Xenacanthiformes

RAGONHA (1978) registrou a Ordem Xenacanthiformes na Transição Tatuí - Irati, em sua dissertação de mestrado, quando comparou dentes que ele tinha encontrado com a espécie *Pleuracanthus albuquerquei*, descrita por SILVA SANTOS (1946), da Formação Pedra do Fogo, Estado do Maranhão. RAGONHA (1978) reconheceu que o material brasileiro não correspondia às características diagnósticas do gênero *Pleuracanthus* e cunhou o novo gênero *Taquaranthus* para incluir este material. Este conceito taxonômico será aceito nesse trabalho, mas o nome *Taquaranthus*, não, porque é um nome inválido (*nomen nudum*). Portanto, até que um nome válido for publicado, utilizar-se-á "*Pleuracanthus*", entre aspas, para o gênero.

CLASSE CHONDRICHTHYES
SUBCLASSE ELASMOBRANCHII
ORDEM XENACANTHIFORMES
FAMÍLIA XENACANTHIDAE
"*Pleuracanthus*" *albuquerquei* Silva Santos 1946
Figs. 45 - 50

Material - GP/2E-3752, GP/2E-3753, GP/2E-3754, GP/2E-5930, GP/2E-5931, GP/2E-5932. Dentes isolados em vários estados de preservação. Afloramento 1 e 2, Camada B (Transição entre os Grupos Tubarão e Passa Dois).

Características gerais dos dentes - Os dentes apresentam geralmente coroa tricuspidada ou bicuspidada, com duas cúspides laterais maiores, desiguais, e uma intermediária, muito pequena (ou ausente), dispostas aproximadamente no mesmo plano no bordo labial da base e sempre inclinadas para a face lingual. A cúspide maior ocupa mais ou menos a metade do bordo labial, e eleva-se sempre perpendicularmente a base, enquanto a segunda cúspide se dispõe na lateral labial do dente (Fig. 44 A, B e C). As cúspides são ovais em corte transversal, não apresentam superfície serrilhada e podem ter costelas irregulares.

A base apresenta a face lingual voltada para baixo e um pequeno botão apical de forma elíptica na parte superior. A face labial apresenta uma pequena saliência alongada, conhecida como tubérculo basal, abaixo da cúspide principal.

Figura 44 - Esquema de dente de "Pleuracanthus" (RAGONHA, 1978). A) vista lingual, B) vista labial, C) vista lateral. Escala 10mm.

Características internas - Seções no sentido anterior-posterior e no sentido lingual - labial revelaram, respectivamente, tubos longos de dentina tubular nas cúspides, no primeiro caso foi possível observar a dentina trabecular próxima da base da cúspide principal (Fig. 45 A e B). A base possui apenas dentina trabecular disseminada por toda a área, incluindo o tubérculo basal e a região do botão apical (Fig. 45 B).

Figura 45 -Cortes longitudinais de dentes de "*Pleuracanthus*" *albuquerquei* (A: GP/2E-5930 e B: GP/2E-3752). Escala 1mm.

Exemplar 1

Espécime tricuspidado

Material - GP/2E-5931. Dente com as cúspides quebradas. Afloramento 1. Camada B (Transição entre os Grupos Tubarão e Passa Dois).

Descrição - Por causa de quebras, apenas a parte inferior das cúspides está presente (Fig. 46). A coroa apresenta caráter diplodonte, consistindo de duas cúspides principais e uma intermediária, que estão dispostas no bordo labial da base. Em vista transversal, as cúspides maiores são ovais e a menor circular.

A estrutura interna observada nas duas cúspides maiores consiste de uma camada externa de ortodentina (mais clara) circundando uma estrutura interna de osteodentina (mais escura) com minúsculos canais (provavelmente dentina tubular). Esta estrutura, porém, não é clara na cúspide intermediária (Fig. 47 A e B).

A partir da parte preservada das cúspides confirmou-se o tamanho diferenciado. A maior ocupa mais da metade do bordo labial e aparentemente elevava-se verticalmente. A segunda em tamanho tem 1/3 do diâmetro máximo da maior e está localizada em uma das laterais. A menor, intermediária em posição, está posicionada um pouco à frente das outras no sentido labial e tem diâmetro 1/9 o diâmetro da principal (Fig. 47 A e B).

Na parte preservada da cúspide principal, a face labial apresenta-se lisa e a lingual possui algumas costelas muito finas, como em exemplares observados por SILVA SANTOS (1946) e RAGONHA (1978). As costelas partem paralelas da base da cúspide, mas são irregulares em forma, comprimento e orientação. A distância entre elas também é variada.

Figura 46 - Dente tricuspidado de "Pleuracanthus". A) vista superior. B) vista lingual. C) vista labial. D) vista lateral 1. E) vista lateral 2. (GP/2E-5931) Escala 4mm.

A base é alongada e irregular com a superfície inferior levemente côncava. O bordo labial apresenta uma protuberância, o tubérculo basal, enquanto na região lingual observa-se um prolongamento para baixo. No bordo lingual da parte superior existe uma proeminência elíptica, o botão apical, separada das cúspides (Fig. 46).

O comprimento máximo da base é 10,3mm e a largura, 7,1mm. O botão apical tem 4,2mm de comprimento e 2,4mm de largura. Em corte, a cúspide principal tem forma oval que mede 4,7mm por 3,1mm; a cúspide secundária mede 1,6mm por 1mm, e a intermediária, 0,5mm por 0,4mm.

Figura 47 - Detalhe das cúspides do exemplar tricuspidado de "Pleuracanthus" albuquerquei. (GP/2E-5931). Exemplar 1mm.

Exemplar 2

Espécime bicuspidado

Material - GP/2E-5932. Dente quebrado. Afloramento 1, Camada B (Transição entre os Grupos Tubarão e Passa Dois).

Descrição - O Exemplar 2 é similar ao primeiro. No entanto, este é menor e não possui a cúspide intermediária (Fig. 48). A coroa apresenta duas cúspides de tamanhos diferentes, dispostas no mesmo plano do bordo labial da base. Como no Exemplar 1, a cúspide menor representa apenas um pouco mais de 1/3 do diâmetro da maior.

Costelas irregulares finas são observadas percorrendo toda a superfície das cúspides, tanto na face lingual como na labial, característica nova não observada em nenhum dos exemplares descritos por RAGONHA (1978).

Figura 48 - Dente de exemplar bicuspidado de "*Pleuracanthus*" albuquerquei. A) vista lingual. B) vista labial. C) vista lateral 1. D) vista lateral 2. E) vista inferior. F) vista superior. (GP/2E-5932). Escala 2mm.

A base é quase circular com um prolongamento lateral em relação à coroa. Como no Exemplar 1, possui no bordo labial inferior um alongado tubérculo basal, enquanto na face inferior da parte lingual ocorre um prolongamento para baixo e na superior um pequeno botão apical elíptico. Tanto na face inferior da base como na superior foram observados pequenos orifícios representando forâmens nutritivos.

A base tem 4,4mm de comprimento e 3,2mm de largura. A cúspide maior (incompleta) tem 1,6mm de altura e 1,9mm de diâmetro. A cúspide menor tem aproximadamente 0,9mm de diâmetro e 1mm de altura. O botão apical tem aproximadamente 1mm de comprimento máximo.

Exemplar 3

Espécime unicuspidado

Material - GP/2E-3754. Dente isolado. Afloramento 1, Camada B (Transição entre os Grupos Tubarão e Passa Dois).

Descrição - O Exemplar 3 representa um tipo de dente não observado antes no Brasil, nem por SILVA SANTOS (1947), nem por RAGONHA (1978), que é uma forma com uma única cúspide central (Fig. 49).

Apesar da cúspide apresentar a parte superior quebrada, percebe-se que ela ocupa a região central do bordo labial. Apresenta costelas muito finas que partem paralelas da base e se tornam irregulares à medida que se dirigem ao topo da cúspide, tanto na face labial quanto na lingual.

Como nos outros exemplares, a cúspide é oval em seção transversal e possui uma camada externa de ortodentina em torno da osteodentina.

Figura 49 - Montagem de fotografias em MEV do exemplar unicuspidado. A) vista lateral. B) vista superior. C) vista lingual. D) vista labial. GP/2E-3754. Escala 2mm.

A base é circular e quase plana com a superfície inferior levemente côncava próxima do tubérculo basal. A região do botão apical está quebrada, mas ainda preserva fragmentos do botão apical. As faces inferior e superior possuem forâmens nutritivos.

O comprimento máximo da base é de 7,7mm e a largura 7,4mm. A cúspide tem 3,7mm de diâmetro máximo e 2,8mm de mínimo.

Discussão – Em geral estes dentes apresentam as seguintes características: base alongada ou circular e prolongada para a região lingual; quando possuem mais de uma cúspide, duas são principais e sempre situadas na borda labial com leve curvatura para a face lingual. Entre as duas cúspides laterais pode existir uma intermediária sempre de tamanho menor. No bordo lingual ocorre o botão apical e no bordo labial da base, o tubérculo basal. Todas essas características são suficientes para classificá-los como pertencentes aos Xenacanthiformes (LONG, 1995; JANVIER, 1996).

O botão apical e dentes com três cúspides também podem ser encontrados em tubarões primitivos, como ocorre em alguns dentes cladodontes e na Phoebedontidae (GINTER *et al.* 2005). Estes grupos são diferenciados, entretanto, pelo formato geral da base, posição central da cúspide principal e a falta de tubérculo basal.

Dentes idênticos foram observados em exemplares descritos por SILVA SANTOS (1946) na Formação Pedra do Fogo no Estado do Maranhão. A princípio, foram identificados como pertencentes ao gênero *Pleuracanthus* (= *Xenacanthus*, segundo RICHTER, 1985) e assim batizados como *Pleuracanthus albuquerquei*. RAGONHA (1978) observou que a cúspide lateral muito maior, evidente em todos os exemplares, era incomum nos gêneros conhecidos de Xenacanthiformes, o que foi determinante para a criação do novo gênero *Taquaranthus*, que, infelizmente, nunca foi formalmente publicado.

A espécie apresenta várias semelhanças com *Xenacanthus*, como as cúspides sem bordo cortante ou serrilhados e costelas finas. O botão apical pequeno e sem contato com as cúspides é observada em algumas espécies primitivas de xenacantos do Devoniano, como xenacantídeos antárticos (como *Antarctilamna*), porém é rara em dentes de gêneros permo-carboníferos, como *Wurdigneria*, *Orthacanthus*, *Bransonella* e *Triodus* (RAGONHA, 1978; 1984; JOHNSON, 2005a, b; RICHTER, 2005).

Variação no tamanho das cúspides não é incomum em Xenacanthidae, podendo ser observada no gênero *Wurdigneria* (RICHTER, 2005) e em diversas espécies atribuídas a *Xenacanthus*.

Os outros Xenacanthiformes descritos no Brasil são neopermianos da Bacia do Paraná em São Paulo (RAGONHA, 1984) e Rio Grande do Sul (WÜRDIG-MACIEL, 1975; RICHTER, 2005). Apresentam dentição muito semelhante, diferindo em poucos caracteres. Algumas espécies, da Bacia do Paraná da região Sul, como *Wurdigneria obliterata* e *Xenacanthus pricei*, possuem cúspides laterais de tamanhos desiguais, mas a desigualdade

é mínima comparada à das cúspides dos exemplares de "*Pleuracanthus*" *albuquerquei* encontrados na Transição Tatuí - Irati. Outra característica que chama atenção é o tamanho muito grande do botão apical das espécies neopermianas brasileiras de xenacantídeos, que ocupa quase toda a parte lingual e às vezes faz contato direto com as cúspides.

A ausência da cúspide intermediária e, por vezes, também de uma segunda cúspide, pode estar relacionada à posição e/ou à idade relativa dos dentes na boca do animal, como sugerido originalmente por SILVA SANTOS (1946), para o material da Formação Pedra do Fogo. A presença de ornamentação (costelas) em ambas as faces labial e lingual dos dentes bicuspidados e unicuspidados e apenas na face lingual do dente tricuspíado talvez reflita o desgaste por uso. Os dentes tricuspíados representariam dentes mais desenvolvidos, e os unicuspidados mais novos dentro de uma série ontogenética, como observados em *Orodus* (Fig. 15).

A quebra de cúspides nos exemplares provavelmente está relacionada ao transporte ou à quebra e perda durante a vida do animal. Se a quebra aconteceu durante transporte, isto deve ter ocorrido durante um curto período, apenas o suficiente para quebrar a cúspide, pois as bases dos dentes estudados exibem pouco desgaste (Fig. 50). Cúspides quebradas e bases sem cúspides são comumente encontradas em depósitos de baixa energia, como nos folhelhos sílticos e arenitos finos de unidades permianas da Bacia do Paraná (WÜRDIG-MACIEL, 1975; RAGONHA, 1984; RICHTER, 2005), o que é coerente com a idéia de quebra e perda durante a vida do animal.

Figura 50 - Dente de *Taquaranthus* com a cúspide preservada na rocha. GP/2E-3753. Escala 2mm.

Por outro lado, RAGONHA (1978) observou dentes muito retrabalhados com a base arredondada, restando pouco que se poderia identificar do xenacantídeo. Um exemplar com estas características foi encontrado no Afloramento 1, sugerindo que a acumulação contém exemplares que sofreram diferentes graus de retrabalhamento.

10.5. Ctenacanthiformes

Os fósseis de Ctenacanthiformes são comuns em rochas do Devoniano ao Permiano. Mesmo assim, são pouco conhecidos e a maior parte das espécies foram descritas com base nos espinhos das nadadeiras dorsais.

CLASSE CHONDRICHTHYES
SUBCLASSE ELASMOBRANCHII
ORDEM CTENACANTHIFORMES
FAMÍLIA SPHENACANTIDAE

Figs. 51 e 52

Material – GP/2E-3756. Espinho incompleto de nadadeira dorsal. Afloramento 1, Camada B (Transição entre os Grupos Tubarão e Passa Dois).

Descrição – O exemplar (Fig. 51) representa parte de um espinho da nadadeira dorsal parcialmente incrustada na matriz rochosa. Boa parte das regiões proximal e articulatória do espinho está exposta, porém como a peça é fragil não foi possível retirá-la da amostra. Por isso os estudos foram restritos a região exposta. A parte coberta está restrita à região distal do espinho, incluindo o ápice.

A parte exposta do espinho mede 50 mm de comprimento, do qual 20,1mm correspondem à região de articulação. A distância máxima entre a margem anterior e posterior (largura), medida na região da articulação, é de 15 mm e a espessura medida na base é de 7,0mm.

Apesar de fraturada na região central, a peça revela claramente uma ligeira convexidade da face anterior do espinho e se mostra reta na face posterior.

O espinho é ornamentado por 10 costelas longitudinais baixas ornamentadas por tubérculos que convergem em direção ao ápice. Todas apresentam uma seqüência de tubérculos de tamanho igual ou maior que a largura da costela (Fig. 52 A, B e C). Os tubérculos são em geral cilíndricos com a parte superior circular ou oval, por vezes arredondados ou com aspecto intumescido. Cada tubérculo é disposto um após o outro com um espaçamento igual ou duas vezes maior que seu diâmetro máximo. O diâmetro varia de 0,5 a 1mm, sendo maiores nas costelas próximas à margem anterior do espinho, onde o espaçamento entre eles também é maior.

As costelas não se unem ao longo do espinho, permanecendo separadas por um pequeno espaçamento intercostal igual ou um pouco maior que a metade da largura da costela (Fig. 51). Cada costela percorre toda a face livre do espinho, sendo que a maior exposta possui 35mm de comprimento. A largura varia de 1mm, na face anterior, e menos que 0,5mm na posterior. Uma única costela apresentou bifurcação (no sentido distal-proximal) próxima da zona de articulação (Fig. 52 B).

Figura 51 - Espinho de esfenacantídeo do Afloramento 1. GP/2E-3756. Escala 1cm.

Próxima da base, as faces laterais quase se unem anteriormente. Assim, a face anterior é muito estreita e arredondada e ornamentada por uma única fileira de tubérculos, que separa as duas faces laterais. Porém, uma fileira de tubérculos separa as duas faces. A borda posterior é mais larga (6,1mm de largura) e, embora muito alterada, mostra-se mais lisa (sem ornamentação) do que a anterior.

A região de inserção do espinho não apresenta ornamentação. Contudo, ocorrem muitas estriações. O contato entre esta região e a face livre do espinho tem formato sigmóide. Forma um ângulo de 53° em relação a parte ornamentada na borda posterior do espinho, indicativo da disposição original do espinho no animal.

Figura 52 - Detalhe da morfologia externa do espinho de *Ctenacanthiformes*. A) zona de inserção. B) costela bifurcada. C) costelas e tubérculos distais. GP/2E-3756. Escala 1cm.

Discussão – Espinhos de nadadeiras dorsais que possuem costelas longitudinais ornamentadas por tubérculos são características típicas de tubarões *Ctenacanthidae*

(MAISEY, 1981, 1982). O tamanho do espécime e o ângulo de inserção permitem interpretá-lo como um espinho da nadadeira dorsal de um animal adulto.

Segundo a classificação de Ctenacanthiformes proposta por MAISEY (1981, 1982, 1984b), as seguintes características aproximam o espinho descrito ao gênero *Sphenacanthus*: espaçamento intercostal, bifurcação de costelas (apesar de ser apenas uma única ocorrência) e ornamentação por tubérculos bem espaçados entre si.

Em relação às duas únicas espécies brasileiras de ctenacantídeos descritas até agora (SILVA SANTOS, 1946, 1947), o exemplar é similar na ornamentação e número de costelas a *Ctenacanthus gondwanus*, proveniente da Formação Rio do Sul de Santa Catarina. No entanto, é maior e apresenta ornamentação em toda a superfície lateral do espinho e não só em uma parte. Em relação a *Ctenacanthus maranhensis*, encontrado na Formação Pedra do Fogo do Maranhão, o exemplar difere no tamanho maior e separação dos tubérculos, bem como no espaçamento intercostal, do exemplar paulista. A única semelhança está no tamanho similar dos espinhos, atribuídos em ambos os casos a animais adultos.

A atribuição dos tubarões descritos por SILVA SANTOS (1946, 1947) ao gênero *Ctenacanthus* foi questionada por MAISEY (1984b), que sugeriu afinidades com *Sphenacanthus* para *C. gondwanus* e com *Sphenacanthus* ou *Wodnika* para *C. maranhensis*.

Em sua dissertação de mestrado, RAGONHA (1978) descreveu um espinho tão parecido com o espinho ora descrito que os dois certamente devem pertencer a mesma espécie. Contudo, Ragonha preferiu atribuir seu espinho a um exemplar infantil de *C. maranhensis*. Ele especulou, ainda, que o espaçamento e disposição dos tubérculos se modificariam durante o desenvolvimento até se assemelharem aos indivíduos encontrados na Formação Pedra do Fogo. O novo exemplar demonstra justamente o contrário, ou seja, que a ornamentação básica dos espinhos infantis se mantém nos adultos.

Recentemente, DICK (1998) percebeu que espinhos atribuídos ao gênero *Sphenacanthus* são encontrados juntos a xenacantídeos dos gêneros *Triodus*, *Orthacanthus* e *Xenacanthus*, bem como a outros animais de águas continentais. Por isso, ele considerou *Sphenacanthus* como um tubarão de água doce. MAISEY (1982), mais cauteloso, aceita que *Sphenacanthus* possa ter habitado águas menos salinas, mas não o coloca claramente em águas doces. Provavelmente, *Sphenacanthus* representa um grupo variado de animais que habitaram diferentes ambientes e não deve ser considerado um indicador paleoambiental confiável.

10.6. Orodontiformes

Dentes atribuídos aos Orodontiformes são relatados do estado de São Paulo aqui pela primeira vez. Foram encontrados três exemplares de diferentes tamanhos, preservação e morfologia, todos no Afloramento 1.

CLASSE CHONDRICHTHYES
SUBCLASSE ELASMOBRANCHII
ORDEM ORODONTIFORMES
FAMÍLIA ORODONTIDAE

Orodus Agassiz, 1838

Figs. 53, 54 e 55

Características gerais dos dentes - Dentes de coroa costelada baixa, mais compridos do que largos, com a parte central mais elevada que as extremidades, formando uma cúspide principal central voltada para a face lingual. Uma crista longitudinal mediana percorre toda a coroa e separa as faces lingual e labial. Costelas transversais e oblíquas partem da crista, de cima para baixo, e se ramificam a partir da região central da coroa. Cúspides secundárias laterais localizadas na face labial da coroa. Base com prolongamento maior na face lingual.

Exemplar 1

Material - GP/2E-3750. Dente isolado completo. Afloramento 1, Camada B (Transição entre os Grupos Tubarão e Passa Dois).

Descrição - É um dente de coroa baixa e comprimento pouco maior que duas vezes a altura (Fig. 53 A e B). Apresenta cinco cúspides equidistantes entre si na borda labial da coroa, uma cúspide principal, localizada na região central da coroa, com duas cúspides secundárias, lateralmente, de cada lado. As cúspides partem perpendicularmente da base, apresentam extremidade arredondada e curvam ligeiramente para a face lingual com pequena inclinação para a lateral posterior.

A cúspide principal exibe pequena quebra na face lingual no centro da coroa.

Uma crista longitudinal percorre todo o comprimento da coroa (Fig. 53 C), passando por todas as cúspides. Na cúspide principal ocorre também uma pequena crista transversal visível apenas na face lingual. As cúspides centro-laterais se localizam simetricamente em torno da principal e têm tamanho similar. Apresentam pequenas variações, possivelmente como resultado de desgaste em vida ou de abrasão hidráulica pós-morte. As cúspides

laterais são as menores e estão localizadas nas bordas anterior e posterior da coroa, em contato com a base.

São observadas dezenas de costelas (mais de 40) que partem perpendicularmente da parte superior da coroa (crista) até alcançarem o contato com a base. Em vários locais apresentam bifurcação simples próxima da base. É possível que a crista transversal localizada na cúspide central seja uma costela mais espessa, como ocorre em alguns dentes hibodontes. O número de costelas é semelhante nas duas faces do dente, porém são mais fortes e proeminentes na face labial.

O contato entre a base e a coroa é brusco, marcado apenas pelo surgimento de costelas e a presença de um sulco horizontal contínuo que percorre toda superfície.

Figura 53 - Dente de *Orodus*, Exemplar 1. A) vista labial, B) vista lingual, C) vista superior, D) vista inferior. GP/2E-3750. Escala 3mm.

A base é ovalada, mas assimétrica, com o formato de uma letra “D” (Fig. 53 D). É convexa na parte lingual superior e apresenta uma pequena concavidade na parte inferior. O desgaste expôs muito da dentina trabecular irregular e orifícios simétricos e alongados possivelmente de dentina tubular.

A coroa possui 10,2 mm de comprimento, e a base, 10,4mm. Essa diferença se deve a um pequeno prolongamento basal observado nas laterais. A largura máxima da base é de 5,4mm, sendo que 3,7mm se referem ao prolongamento na face lingual a partir da coroa.

A altura da cúspide principal é de 3,1mm. As cúspides secundárias centro – laterais possuem alturas diferentes, a maior com 1,8mm, e a menor com 1,5mm. A altura máxima da base é de 2,2mm registrado no centro da face lingual.

Exemplar 2

Material – GP/2E-3751. Dente com coroa quebrada (Fig. 54). Afloramento 1, Camada B (Transição entre os Grupos Tubarão e Passa Dois).

Descrição – O Exemplar 2 apresenta uma coroa com sua parte oclusal quebrada. Mas ainda é possível identificar diversos caracteres nela, dentre os quais três cúspides, sendo a central muito maior que as secundárias. As cúspides, como no Exemplar 1, aparentemente são eqüidistantes entre si.

Costelas só puderam ser observadas nas cúspides secundárias. No topo de uma das cúspides foi observada uma pequena extensão da crista longitudinal.

A base tem o formato oval irregular como uma letra “D”, com lado labial reto (Fig. 54 C). Possui inúmeros forâmens irregulares circulares e fortes sulcos transversais na face inferior, salientados pelo desgaste.

Figura 54 - Dente de *Orodus*, Exemplar 2. A) vista lingual, B) vista labial, C) vista inferior. GP/2E-3751. Escala 4 mm.

Este é o maior exemplar de Orodontiformes encontrado. Mesma incompleta, a coroa, tem 13,8 mm de comprimento e a base, 15,2 mm. A largura máxima da base é de 10,4mm, sendo que 4,6 mm se referem ao prolongamento da face lingual até a coroa.

A altura do dente é de 7,0 mm, sendo que 3,5mm correspondem à parte preservada da cúspide principal. As cúspides secundárias possuem aproximadamente 1mm de diâmetro máximo. A altura máxima da base é de 4,2mm, registrado no centro da face lingual

O desgaste é evidente no exemplar, mas as quebras na coroa provavelmente ocorreram durante a coleta.

Exemplar 3

Material - GP/2E-5933. Dente isolado completo (Fig. 55). Afloramento 1, Camada B (Transição entre os Grupos Tubarão e Passa Dois).

Descrição - O terceiro espécime é um dente do tipo hibodonte com uma coroa com três cúspides e ornamentada por diversas costelas espaçadas entre si. Ao contrário dos outros exemplares, as cúspides neste estão posicionadas assimetricamente na borda labial da coroa. Todas partem perpendicularmente da base, apresentam extremidade arredondada e uma pequena curvatura para a face lingual e outra para as laterais.

A cúspide principal localiza-se em uma das laterais, está desgastada e apresenta poucas costelas simples, sem bifurcação. As cúspides secundárias localizam-se nas extremidades laterais e possuem forma e tamanhos diferenciados. A menor faz contato com a principal enquanto a outra está 2,0mm distante.

Existe uma fina crista longitudinal percorrendo todo o comprimento da coroa que é observada em todas as cúspides. Como no primeiro exemplar, também ocorre uma pequena crista transversal bifurcada visível apenas na face lingual.

A face lingual na base é lisa e prolongada no sentido contrário da coroa. A base apresenta extensões laterais em apenas um dos lados.

A base tem formato oval assimétrico com uma convexidade na parte lingual e labial, mais acentuada abaixo da cúspide principal. Apresenta forâmens irregulares. O desgaste expôs parte da dentina trabecular.

É o menor dos exemplares, com uma coroa de 6,1mm de comprimento e a base com 6,2 mm. A largura máxima da base é de 3,4mm, sendo que deste, 2,9mm referem-se ao prolongamento na face lingual. A altura máxima do dente a partir da cúspide principal é de 4,6mm de altura total, sendo que 1,2mm pertencem a coroa. As cúspides secundárias possuem tamanho em torno de 1,0 mm de altura.

Figura 55 - Dente de *Orodus*, Exemplar 3. A) vista labial, B) vista lingual, C) vista superior, D) vista inferior. GP/2E-5933. Escala 3mm.

Discussão – Apesar das diferenças morfológicas, os três exemplares descobertos no Afloramento 1 não devem ser consideradas como espécies distintas, pois são atribuídos a um grupo que exibe variação morfológica considerável de acordo com a fase de desenvolvimento dos dentes e a posição do dente na boca do animal (Fig. 15).

Os exemplares 1 e 2 são muito parecidos com diversas espécies de orodontídeos de varias localidades. As espécies *O. cinctus*, *O. greggi* e *O. ornatus*, todas do Carbonífero norte-americano (WÜRDIG –MACIEL, 1975), possuem coroas muito semelhantes no que diz respeito à ornamentação por costelas e inclinação da cúspide principal para a face lingual. Elas diferem dessas espécies no comprimento mais curto da base na região lingual e no número de cúspides secundárias.

Orodus ramosus chama a atenção por possuir uma crista longitudinal simples e uma cúspide principal mediana semelhante à do Exemplar 1 (GP/2E-3750). A ornamentação por costelas e a crista transversal nas cúspides são muito parecidas em forma e estilo de ornamentação, porém a base é muito menor que a coroa e pouco espessa.

A espécie brasileira *Orodus milleri* (WÜRDIG –MACIEL, 1975) apresenta a base larga, similar aos espécimes da Transição Tatuí – Irati. Porém, diferenças são observadas na coroa, que apresenta número e simetria de cúspides diferentes, com duas cúspides do lado esquerdo e três do lado direito. As costelas também são muito mais proeminentes e espessas em *O. milleri*.

A base larga em Orodontiformes sul americanos talvez seja uma característica típica desses animais no Gondwana, pois espécies da América do Norte e *Orodus* sp. do Carbonífero da Bélgica (DELSATE *et al.* 2003) possuem uma base estreita e fina.

A classificação sistemática do gênero *Orodus* é incerta, pois muitos dentes de Orodontiformes não somente se assemelham a dentes de hibodontídeos, mas também estão associados a espinhos pertencentes a este grupo em vários lugares. Atualmente, acredita-se que os dentes destes dois grupos podem ser semelhantes por convergência evolutiva (ELLIOTT, 2004).

Orodontiformes em outros afloramentos

Os Orodontiformes aparentemente são uma ordem rara no Brasil. RAGONHA (1978) não encontrou nenhum dente nos afloramentos de Assistência e Itapetininga, onde desenvolveu sua pesquisa com Chondrichthyes. Estudos realizados na Bacia do Parnaíba na Formação Pedra do Fogo (SILVA SANTOS, 1947 e 1990) e na Formação Corumbataí da bacia do Paraná (MARANHÃO, 1995 e TOLEDO, 2001) também não mencionam este grupo.

Nos afloramentos 2 e 3, também não foram encontrados dentes que podiam ser identificados como hibodontes com segurança. No Afloramento 2 uma pequena base muito desgastada e muito encravada na matriz rochosa expõe a face lingual, que é muito similar a do Espécime 1 (Fig. 56). Entretanto, o exemplar é muito pequeno e, ao que parece, as estruturas de dentina são muito similares às de alguns petalodontes, de modo que sua classificação é incerta.

Figura 56 - Fragmento de possível dente Orodontiformes encontrado no Afloramento 2. GP/2E-5934. Escala 0,2mm.

10.7. Escama indeterminada

Uma única ocorrência de escama de *Chondrichthyes* foi encontrada em uma amostra do Afloramento 3 (Fig. 57).

Figura 57 - Possível escama de *Chondrichthyes* encontrado no Afloramento 3. GP/2E-5935A. Escala 0,5mm.

Comparado com escamas em tubarões paleozóicos estudados por JANVIER (1996), WILLIAMS (1998) e DIAZ-SARAVIA (2001), o fóssil lembra muito a coroa de odontodes de uma escama placóide desgastada de *Ctenacanthiformes*. Essa identificação é feita com reservas, pois não foi possível verificar mais detalhes do material por causa de seu tamanho reduzido e modo de preservação (firmemente cimentado em material parcialmente silicificado).

10.8. Paleonisciformes

Os restos de paleoniscídeos são os mais abundantes em toda a coleção de fósseis estudados. O material coletado consiste de escamas, dentes isolados, partes ósseas presentes em todos os afloramentos fossilíferos, além de um fragmento de ramo mandibular (GP/2E-3761) proveniente do Afloramento 1.

CLASSE OSTEICHTHYES
SUBCLASSE ACTINOPTERYGII
ORDEM PALEONISCIFORMES

Figs. 58 – 66

Características gerais dos dentes encontrados

Os dentes de Paleonisciformes são bem característicos e podem variar muito na forma e tamanho. Externamente, apresentam poucas características, como capuz apical e fuste de formato cônico. A fuste pode ser costelada, lisa ou coberta por tubérculos.

Características internas observadas em seção transversal incluem uma cavidade pulpar geralmente circular e mais clara, uma espessa camada de ortodentina e uma fina camada externa, conhecida como ganoína de colar (Fig. 58 D). Em seção longitudinal, a cavidade pulpar tem formato cônico e ocupa o espaço central que vai da base ao topo, porém não ocupa o espaço interno do capuz apical (Fig. 58 B).

O capuz apical é maciço, sem ornamentação, e se destaca no dente pela coloração geralmente mais clara que a fuste.

Figura 58 - Características internas de dentes e escamas Paleonisciformes. A) corte longitudinal de escama (GP/2E-5939). B) corte longitudinal de dente (GP/2E-5936). C) corte oblíquo (quase transversal) de escama (GP/2E-5940). D) cortes transversais de dentes (GP/2E-5937 e GP/2E-5938). Escalas 1mm.

Características gerais das escamas encontradas

As escamas de Paleonisciformes constituem a maior parte de todo o material fóssil coletado e são encontradas de todos os modos de preservação e em todos os afloramentos.

As escamas de paleoniscídeos bem preservadas são romboédricas e losangulares em vista superior. Internamente, diversas camadas de isopedina são distribuídas uma sobre a outra concordantemente, acompanhando o formato original da escama tanto transversalmente como longitudinalmente (Fig. 58 A e C).

Na face superior (coroa), camadas de ganoína podem ocorrer como costelas ou como uma capa lisa, com poucas ondulações e pontuações (poros). Vários exemplares exibem estruturas ramificadas de ortodentina entre as camadas de ganoína.

Em geral as escamas encontradas possuem margens lisas, ou desgastadas, sem a articulação preservada. Em algumas, porém, o sistema articulatório “peg-and-socket” é claramente visível (Fig. 17).

RICHTER *et al.* (1985) foram as primeiras a descrever o formato geral de escamas encontradas na Bacia do Paraná no Rio Grande do Sul, identificando cinco tipos de escamas (P-1 a P – 5) (Fig. 59), correlacionando com reservas aos gêneros *Acrolepis* e *Elonichthys*. Como muitas escamas estão desgastadas ou quebradas na Transição Tatuí – Irati, as escamas foram classificadas em dois tipos bem diferenciados (escamas lisas com a superfície pontuada e escamas costeladas).

Figura 59 - Morfotipos de escamas encontrados na Bacia do Paraná, segundo RICHTER, *et al.* (1985).

Descrição de espécimes

Ictiodontes de fuste lisa

Material - GP/2E-5941, GP/2E-5942, GP/2E-5943. Dentes isolados. Afloramentos 1 - 3. Camada B (Transição entre os Grupos Tubarão e Passa Dois).

Descrição - Dente alongado, cônico, com fuste lisa, sem ornamentação e de coloração mais clara (Fig. 60 A, B e C) nos exemplares preservados. A fuste normalmente não é robusta e em alguns exemplares a superfície está desgastada. É o menor dos dentes estudados, variando em comprimento entre 0,5 e 1,0 milímetro. Os dentes mais comuns são retos, porém existem formas curvas. Não são dentes comuns e apenas foram vistos em arenito conglomerático nos afloramentos 1 a 3.

Figura 60 - Dentes de Paleonisciformes. A-C) dentes retos lisos dos afloramento 1-3, respectivamente (GP/2E-5941, GP/2E-5942, GP/2E-5943). D-H) dentes retos costelados dos afloramentos 1 (GP/2E-5944, GP/2E-5945) e de 2-4 (GP/2E-5946, GP/2E-5935B, GP/2E-5947), em seqüência. Escala 1mm.

Ictiodontes retos de fuste costelada

Material - GP/2E-5935 B, GP/2E-5944, GP/2E-5945, GP/2E-5946, GP/2E-5947 e GP/2E-5948. Dentes. Afloramento 1- 4. Camada B (Transição entre os Grupos Tubarão e Passa Dois).

Descrição - Os dentes são alongados, cônicos e com a fuste ornamentada por costelas (Fig. 60 D, E, F, G e H e Fig. 61 A). O capuz apical, quando presente, é liso e maciço. As costelas normalmente são homogêneas da base até o capuz apical, porém em um exemplar, GP/2E-5948 do Afloramento 1 (Fig. 61 A), as costelas são mais proeminentes na base e vão se afilando, tornando se menos nítidas próximo do capuz apical. A fuste em geral é alongada, formando um cone de ângulo agudo, porém em alguns exemplares é robusta. São dentes pequenos, com comprimento, inferior a dois milímetros.

Esse morfotipo foi um dos poucos fósseis que puderam ser identificados no Afloramento 4, apesar de quebrados., Os exemplares são pequenos e robustos ou delgados e alongados.

Figura 61 - Dentes de Paleonisciformes. A) dente reto costelado dos afloramento 1(GP/2E-5948). B – D) dentes curvos costelados dos afloramentos 1 (GP/2E-5949, GP/2E-5950, GP/2E-5951) e 4 (G) (GP/2E-5952). Escalas 1mm.

Ictiodontes curvos ou sigmoidais de fuste costelada

Material - GP/2E-5949, GP/2E-5950, GP/2E-5951 e GP/2E-5952. Dentes isolados. Afloramento 1- 4. Camada B (Transição entre os Grupos Tubarão e Passa Dois).

Descrição - De todos os dentes de Paleonisciformes, este é a variedade mais comum, sendo abundante em todos os afloramentos. Os dentes são alongados e curvos ou com forma sigmoide. O caráter sigmoide só se revela na base do dente e apenas em indivíduos maiores e bem preservados. A fuste é ornamentada por costelas (Fig 61 D, E, F e G). A fuste normalmente não é muito robusta, pois na maioria dos dentes o diâmetro da base equivale a 1/5 do comprimento do dente. O capuz apical é variado em tamanho, liso, alongado e mais claro que a fuste.

O comprimento varia entre 2 e 30mm. As costelas variam desde relativamente espessas em espécimes menores que 1mm e finas e pouco espaçadas em exemplares com mais de 1cm de comprimento.

Discussão dos exemplares

A maioria dos dentes paleonisciformes na Transição Tatuí - Irati é idêntica aos estudados por WÜRDIG – MACIEL, (1975) e RICHTER *et al.* (1985) no Grupo Passa Dois do Rio Grande do Sul. Nesses trabalhos os dentes foram separados em categorias morfológicas com base na ornamentação e curvatura. Entretanto, ao contrário dos exemplares da região Sul, que praticamente não exibem indícios de abrasão, os fósseis da Transição Tatuí – Irati sofreram desgaste superficial e quebras, o que dificulta a diferenciação, especialmente, entre dentes sigmoides e curvos e limita a comparação com os fósseis do Sul.

Apesar da preservação diferenciada, apenas dois tipos de ictiodontes, I-5 e I-8 (Fig. 18) observados na região Sul do Brasil, não foram observados na Transição Tatuí - Irati. Por outro lado, dois tipos foram encontrados no presente trabalho que diferem dos encontrados no Neopermiano da região Sul, que são os grandes dentes curvos e costelados com mais de um centímetro e um dente costelado apenas na base.

Os dentes menores que 1,0mm são muito semelhantes aos exemplares descritos no Neopermiano da região Sul e em outras partes da Bacia do Paraná (como a Formação Corumbataí, MARANHÃO, 1995), porém os de tamanho centimétrico (Fig. 62) se assemelham ao dente descrito na fácies Budó (Subgrupo Itararé) do Rio Grande do Sul (BARCELLOS, 1975) e a dentes da Formação Pedra do Fogo (COX & HUTCHINSON, 1991). Estes grandes dentes aparentemente pertenceram aos maiores paleoniscídeos que habitaram a região e podem representar linhagens originadas no Carbonífero.

Figura 62 - Dente de Paleonisciformes de grande porte do Afloramento 2. GP/2E-5973. Escala 2mm.

Descrição de escamas

Escamas lisas de superfície pontuada

Material - GP/2E-5953, GP/2E-5954, GP/2E-5955, GP/2E-5956, GP/2E-5957, GP/2E-5958. Escamas (Fig. 63). Afloramentos 1-4. Camada B (Transição entre os Grupos Tubarão e Passa Dois).

Descrição - As escamas pontuadas nem sempre estão inteiras, mas são facilmente reconhecidas no pacote sedimentar (Fig. 63). Esta variedade é caracterizada pela superfície externa de ganoína lisa ou levemente ondulada com alguns sulcos que seguem o contorno original da escama. Ocorrem poros (pontos), que representam a abertura dos canais vasculares formados na camada de dentina e cortam as camadas de ganoína (Fig. 63 D e E). Possuem forma rômbrica, contorno liso sem o processo articulatório “peg and socket”, nos exemplares coletados, porém com parte da zona de imbricação preservada. O tamanho varia muito tanto em comprimento como em largura e espessura.

Figura 63 - Escamas lisas de Paleonisciformes encontradas nos afloramentos 1 e 2. GP/2E-5953, GP/2E-5954, GP/2E-5955, GP/2E-5956, GP/2E-5957, GP/2E-5958. Escala 1mm.

Escama costelada

Material - GP/2E-3757, GP/2E-3758, GP/2E-3759, GP/2E-3760, GP/2E-5959, GP/2E-5960, GP/2E-5961, GP/2E-5962, GP/2E-5963 e GP/2E-5964. Escamas (Figs. 64 e 65). Afloramentos 1- 4. Camada B (Transição entre os Grupos Tubarão e Passa Dois).

Descrição - As escamas costeladas são as mais facilmente reconhecidas nesse pacote sedimentar e também as mais abundantes. São caracterizadas pela superfície

externa de ganoína com forma de diversas costelas longitudinais subparalelas a paralelas, que em alguns exemplares sobrepostas.

As margens normalmente são lisas, porém em muitos exemplares ocorre um aspecto serrilhado na borda da escama (Fig. 59), por causa da camada de ganoína que ultrapassa o limite da base articulatória (Fig. 64 A, C e D). Em exemplares não serrilhados as costelas posicionam-se na parte central da escama

A morfologia da região de imbricação de todas as escamas desse grupo é pouco conhecida por causa do desgaste da maioria das escamas, mas é possível observar boa parte da margem correspondente da zona de imbricação em exemplares maiores (Fig. 65). É caracterizada por faces lisas e extremidades que podem ser arredondadas ou angulosas. O tamanho varia de 0,5 – 15mm de comprimento.

Figura 64 - Escamas costeladas de *Paleonisciformes* do Afloramento 1. GP/2E-5961, GP/2E-5962, GP/2E-5963, GP/2E-5964. Escala 1mm.

Figura 65 - Escamas costeladas de grande porte retiradas da matriz arenosa do Afloramento 1. GP/2E-3757, GP/2E-3758, GP/2E-3759, GP/2E-3760, GP/2E-5959, GP/2E-5960. Escala 2mm.

Discussão dos exemplares

A subdivisão taxonômica de paleoniscídeos com base em escamas é muito difícil. Contudo, é possível identificar algumas associações no nível de famílias.

A partir da classificação RICHTER *et al.*, (1985) (Fig. 59), as escamas lisas de superfície pontuada podem ser consideradas como do tipo P – 1, enquanto as escamas costeladas podem ser associadas as do tipo P - 2, P - 3, P - 4 e P - 5.

As escamas estudadas possuem características externas muito semelhantes com o material mais antigo do Neocarbonífero do Subgrupo Itararé (BRYANT, 1929 e BARCELLOS, 1975 e HAMEL, 2005) e mais recentes do Neopermiano e Triássico encontradas na Bacia do Paraná (HUSSAKOF, 1930 e PEREZ & MALABARBA, 2002). Esse dado sugere que os grupos de Paleonisciformes pouco se modificaram do Carbonífero ao Triássico na Bacia do Paraná.

Além de escamas rômbricas (ou romboédricas), foram encontradas formas irregulares que podem ser associadas a diversos ossos dérmicos e escamas fulcrais. O formato dessas partes ósseas e escamas variam de retangulares, estiradas ou alongadas. SCHULTZE & BARDACK (1987) estudaram essas “formas” diferenciadas em espécies do gênero *Elonichthys* provenientes do hemisfério norte, e consideraram que muitas escamas retangulares poderiam ser atribuídas com partes de nadadeiras. A mesma observação foi feita por DUNKLE & SCHAEFFER (1956) e RICHTER (2002) e para espécimes completos da Bacia do Paraná.

Fragmento mandibular

Material – fragmento mandibular (GP/2E-3761) (Figs. 66 e 67). Afloramento 1. Camada B (Transição entre os Grupos Tubarão e Passa Dois).

Figura 66 - Fragmento de dentário coletado no Afloramento 1. GP/2E-3761. Escala 10mm.

Descrição – O fragmento mandibular (GP/2E-3761) representa a porção anterior do dentário esquerdo de um paleonisciforme e mede 28,5 mm de comprimento e 17,0 mm de

altura dorso - ventral (distância da base ao topo da parte óssea). Ainda contém dois dentes cônicos, curvos sigmoidais bem alongados, alcançando 11,1mm de comprimento no dente maior (Figs. 66 e 67).

A face labial é plana e expõe estruturas internas complexas, como parte do canal mandibular da porção inferior. A face lingual apresenta uma convexidade central horizontalizada que termina em uma crista pronunciada (provável parte da gular extralateral) localizada na parte central da base óssea do dentário. A borda ventral é lisa, volumosa e com a margem basal arredondada.

Figura 67 - Detalhe de partes do dentário coletado no Afloramento 1. A) Vista de corte transversal do dente anterior, B e C) Detalhe da parte superior do segundo dente, D) Detalhe dos "tubérculos". GP/2E-3761. Escala 1mm.

Os dentes estão separados (diastema?) entre si por 5,9 mm, inclinados para frente e encurvados para a face lingual. Apresentam costelas proeminentes. O capuz apical é preservado em apenas um dos dentes, mas é muito reduzido, menor que 1 mm de

comprimento e de diâmetro, com sinais de desgaste (Fig. 67 B e C). O dente incompleto é menor que o completo (diâmetro de 4,5 mm vs. 6,5 mm no dente inteiro), porém possui as mesmas características na fuste. Apresenta cavidade pulpar circular típica de paleoniscídeos (Fig. 67 A).

Entre os dentes ocorrem pequenos “tubérculos” circulares de aproximadamente 1mm de diâmetro, localizados lateralmente, sendo mais comuns na face labial do dentário (Fig. 67 D). Nestes tubérculos observa-se estrutura interna concêntrica.

Em seção vertical, o dentário se mostrou triangular alongado, sendo maior na parte superior e estreito na região dorsal.

Discussão do fragmento mandibular

O dentário apresenta características de alguns gêneros de Paleonisciformes, como a presença de uma pequena gular extra lateral que é comum em fósseis de grandes paleoniscídeos como *Wendyichthys dicksoni* e *Cyranorhis bergeraci* (LUND & POPLIN, 1997), ambos com dentário maior que 1 cm de comprimento do Carbonífero de Montana.

Os dentes cônicos curvos e levemente sigmoidais são semelhantes aos tipos estudados por BARCELLOS (1975) e sua disposição é idêntica a de vários grupos de Paleonisciformes. Os “tubérculos” encontrados na face labial são provavelmente dentes menores quebrados entre os maiores, uma característica comum em Actinopterygii paleozóicos. Por exemplo, em *Luederia kempi* (SCHAEFFER & DALQUEST, 1978), do Eopermiano do Texas, os dentes menores chegam a rodear os maiores, porém foram observados apenas na maxila,. *Brasilichthys macrognathus*, da Formação Pedra do Fogo do Maranhão (COX & HUTCHINSON, 1991), apresenta também essas características tanto na maxila como no dentário. Como ambos são peixes de grande porte o tamanho aparentemente influi na presença ou não desses pequenos dentes secundários.

Apesar dos caracteres tipicamente paleonisciformes, não foi possível atribuir o espécime a uma espécie conhecida ou mesmo a uma família. Mas com base no tamanho e espaçamento dos dentes, é possível especular sobre a localização do fragmento na mandíbula e o tamanho total do peixe, uma vez que a morfologia geral dos paleoniscídeos pouco muda de um grupo para outro. Comparado com formas inteiras descritas no Brasil e em outras localidades do mundo (DUNKLE & SCHAEFFER, 1956; LOWNEY, 1980; SCHULTZE & BARDACK, 1987; COX & HUTCHINSON, 1991; LUND & POPLIN, 1997, 2002; POPLIN, & LUND, 2002; RICHTER, 2002), o fragmento parece representar a parte anterior do dentário de um peixe com meio metro de comprimento. A partir disso, o fragmento de dentário, provavelmente, pertenceu ao maior paleonisciforme do Estado de São Paulo.

10.9. Actinistia (celacantídeos)

Os Actinistia representam um dos grupos fósseis menos abundantes na Transição Tatuí – Irati, mas, juntos com os Paleoniscídeos, são os únicos presentes também em rochas abaixo (Formação Tatuí) e acima da Transição (nos folhelhos do Membro Taquaral). São representados por escamas cosmóides, das quais as melhores foram encontradas no Afloramento 4 no topo da Formação Tatuí, e no Afloramento 1, na Transição Tatuí – Irati e no Membro Taquaral.

CLASSE OSTEICHTHYES SUBCLASSE SARCOPTERYGII INFRACLASSE ACTINISTIA

Figs. 68 e 69

Escama do topo da Formação Tatuí

Material - GP/2E-5965. Escama (Fig. 68 A). Afloramento 4, Camada A (Formação Tatuí).

Descrição - O exemplar, incompleto, foi encontrado em arenito bege muito fino, maciço, bem selecionado. Representa a parte distal de uma escama com as linhas de crescimento e uma pequena parte da zona de imbricação bem preservadas.

As linhas de crescimento são finas, retas, separadas por pequenos espaços e divergentes nas regiões mais distais da estrutura. Próximo da região de articulação as linhas de crescimento estão unidas e ligeiramente encurvadas. A parte articulatória aparece fragmentada com apenas quatro pequenos fragmentos das costelas.

O comprimento máximo da escama é de 7,3mm e a largura é de aproximadamente 5,0mm. A maior costela da zona de imbricação possui 1,0mm de comprimento. A espessura da escama é muito fina, impossível de ser medida.

Escamas da Transição Tatuí - Irati

Exemplar 1

Material - GP/2E-5966. Parte proximal de escama (Fig. 68 B). Afloramento 1, Camada B (Transição entre os Grupos Tubarão e Passa Dois).

Descrição - O espécime encontrado é uma escama muito fina, incompleta, de forma irregular. Apresenta pouquíssimas linhas de crescimento concêntricas na região livre de articulação e algumas dentro da própria zona de imbricação entre as costelas.

A zona articulatória ocupa a maior parte da área da escama e é marcada por costelas longitudinais, curtas e longas, que em alguns casos se sobrepõem até atingirem a margem

posterior. As costelas apresentam pequenos “denticulos” laterais que chegam a tocar outras costelas.

O que restou da escama foi praticamente só sua zona de imbricação. Por isso, o tamanho é reduzido, com comprimento máximo de 3mm e largura de 2,5mm.

Figura 68 - Escamas de *Actinistia*. A) Exemplar 1 Formação Tatuí, Escala 2 mm. GP/2E-5965. B) Exemplar 1 da Transição Tatuí - Irati, GP/2E-5966. Escala 1mm. C) Exemplar 2 da Transição Tatuí - Irati, GP/2E-5967. Escala 0,6mm. D) Exemplar 3 da Transição Tatuí - Irati, GP/2E-5968. Escala 0,6mm.

Exemplar 2

Material - GP/2E-5967. Fragmento distal de uma escama (Fig. 68 C). Afloramento 1, Camada B (Transição entre os Grupos Tubarão e Passa Dois).

Descrição - O espécime encontrado representa a parte distal de uma escama, onde se observam apenas as linhas de crescimento. São muito finas, sem espaçamento

entre elas e concêntricas, porém não circulares. O comprimento máximo do fragmento é de 2,3mm e a largura, 1,8mm.

Exemplar 3

Material - GP/2E-5968. Fragmento distal de escama (Fig. 68 D). Afloramento 1, Camada B (Transição entre os Grupos Tubarão e Passa Dois)

Descrição - O espécime é muito parecido com o exemplar 2 e como foram encontrados próximos provavelmente fazem parte do mesmo indivíduo. Representa a parte distal, ornamentada por linhas de crescimento finas e concêntricas sem espaçamento. O comprimento máximo do fragmento é de 2,1mm e a largura, 1,8mm.

Escamas do Membro Taquaral

Exemplar 1

Material - GP/2E-5969. Escama isolada (Fig. 69 A e B). Afloramento 1, Camada C (Formação Irati).

Descrição - O espécime consiste de parte e contraparte de uma escama em ótimo estado de conservação, que revela os detalhes completos de sua anatomia. De todos os exemplares das três unidades, este foi o único que preservou perfeitamente a região de imbricação e a parte distal com as linhas de crescimento.

A região de imbricação representa um terço da área da escama e é marcada por diversas costelas longitudinais, curtas e longas, que por vezes se sobrepõem mas não se ramificam. As costelas são lisas, com a forma de pequenos tubos cilíndricos irregulares de tamanho variado.

As linhas de crescimento na região próxima da zona de imbricação são unidas e ligeiramente encurvadas. No entanto, à medida que se afastam em sentido distal, elas se separam com orientação variada.

O comprimento máximo da escama é de 6,8 mm e a largura de 6,2 mm. Foi o único exemplar no qual foi possível medir a espessura, 0,1mm. O comprimento da parte distal é 4,5 mm e da zona de imbricação, aproximadamente 2,3 mm. A região articulatória apresenta largura um pouco menor que a largura máxima da escama, 4,0 mm.

Exemplar 2

Material - GP/2E-5970. Escama isolada (Fig. 69 C). Afloramento 1, Camada C (Formação Irati).

Figura 69 - Escamas cosmóides de *Actinistia* do Membro Taquaral. A) Parte do Exemplar 1. GP/2E-5969. B) Contraparte do Exemplar 1. C) Exemplar 2. GP/2E-5970. Escala 2mm.

Descrição – O exemplar é uma escama fina muito alterada, mas como no primeiro exemplar, a região de imbricação e a parte distal estão preservadas.

A região articulatória proximal, a parte mais alterada, é marcada por diversas costelas longitudinais, curtas e longas, que não se ramificam e aparentemente não se sobrepõem. As linhas de crescimento são unidas e encurvadas de modo irregular por toda a superfície da escama, até mesmo entre as costelas da zona de imbricação.

O comprimento máximo da escama é de 6,0 mm e a largura, aproximadamente 3,5 mm. O comprimento da parte distal é de 4,2 mm e da zona de imbricação, aproximadamente 2,0 mm.

Discussão dos exemplares

A grande semelhança entre as escamas descritas e as de celacantídeos atuais do Oceano Índico (*Latimeria*) (Fig. 20) justifica sua classificação dentro dos actinístios.

Os exemplares da Transição Tatuí – Irati, o Exemplar 1 do Membro Taquaral e a escama encontrada na Formação Tatuí são muito semelhantes no formato das linhas de crescimento e na zona articulatória ao material descrito por BARCELLOS (1975) (Fig. 19) e BRYANT (1929) proveniente do Carbonífero do Subgrupo Itararé, respectivamente, do Rio Grande do Sul e São Paulo,.

BARCELLOS (1975) foi quem mais descreveu escamas de actinístios no Brasil. Entre seus exemplares, a zona de imbricação apresenta os mais variados tamanhos e formas, como costelas lisas e ornamentação diferenciada, lembrando o Exemplar 1 da Transição Tatuí – Irati.

O exemplar 2 do Membro Taquaral é muito parecido com a escama apresentada por RICHTER (1985) da Formação Irati do Rio Grande do Sul e as escamas de MARANHÃO (1995) da Formação Corumbataí de São Paulo, no que diz respeito ao formato irregular das linhas de crescimento.

No presente estudo, a parte distal e as linhas de crescimento dos exemplares das três unidades são morfologicamente idênticas. Contudo, o exemplar 1 da Transição Tatuí - Irati apresenta zona de imbricação diferenciada dos outros exemplares, com costelas denteadas e linhas de crescimento ainda dentro da zona de imbricação. O exemplar 2 do Membro Taquaral também possui linhas de crescimento entre as costelas de articulação. Escamas Actinistia são fósseis raríssimos na Formação Tatuí e na Transição Tatuí – Irati, porém no folhelho do Membro Taquaral aparentemente são mais comuns, frequentemente associadas ao crustáceo *Clarkecaris* e a paleoniscídeos. Provavelmente, esta situação está ligado a processos de preservação e não à raridade da espécie em si, uma vez que o Membro Taquaral apresenta maior possibilidade de preservação do material por causa da menor energia de seu ambiente deposicional.

Embora atualmente sejam ótimos indicadores de ambiente marinho, os Actinistia, durante o Paleozóico, chegaram a habitar águas doces e salgadas. Por isso, não são bons indicadores de paleoambiente nas formações estudadas.

10.10. Labirintodontes

Os dentes labirintodontes são comuns em peixes Rhipidistia e tetrápodes basais (“anfíbios”). Os “anfíbios” paleozóicos são comuns na Bacia do Paraná, sendo representados por dentes, escamas, partes ósseas e indivíduos completos. Os rhipidístios, por outro lado, são duvidosos. O único a citar a possível presença desses peixes nas unidades de estudo foi RAGONHA (1978), mas nenhum estudo foi realizado para confirmar esta suspeita.

Os labirintodontes do Permiano eram animais fluviais ou terrestres. Portanto, sua presença em um conjunto de fósseis aponta, definitivamente, para uma influência continental na formação do pacote sedimentar.

Foram encontrados dentes labirintodontes com mais de um centímetro de comprimento no Afloramento 1, mas a existência desse grupo talvez possa ser estendido para os outros, onde foram observadas diversas partes ósseas que poderiam pertencer a labirintodontes ou outros sarcopterígios

CLASSE OSTEICHTHYES
SUBCLASSE SARCOPTERYGII
INFRACLASSE TETRAPODA

Figs. 70 – 72

Exemplar 1

Material – GP/2E-3762. Dente isolado (Fig. 70). Afloramento 1, Camada B (Transição entre os Grupos Tubarão e Passa Dois).

Descrição – O dente é alongado com o ápice muito desgastado e parte da face labial quebrada. Tem forma cônica curva, sendo que a curvatura está voltada para a região lingual, com leve concavidade.

A face labial exhibe certa convexidade, mais acentuada na região central do dente, onde se observa um brusco achatamento. As faces laterais apresentam desgaste e polimento, mas em uma distingue-se uma discreta crista longitudinal lisa percorrendo todo o comprimento do dente.

A base apresenta inúmeras estrias longitudinais, que tendem a diminuir em tamanho e quantidade distalmente, desaparecendo por completo a aproximadamente 3/5 da distância da base até o ápice do dente.

O dente tem comprimento total de 30,3mm. Em cortes transversais o exemplar é elíptico, com eixo menor, no sentido labial-lingual, de 14,1mm e eixo maior, entre as laterais, de 15,5mm. Na base observa-se parte da estrutura da dentina irregular.

Figura 70 - Dente labirintodonte descoberto no Afloramento 1 (GP/2E-3762). A) face lingual, B) face labial, C e D) vistas laterais, E) vista inferior da base. Escalas 10mm.

Exemplar 2

Material - GP/2E-5971. Fragmento mandibular (Fig. 71). Afloramento 1, Camada B (Transição entre os Grupos Tubarão e Passa Dois).

Descrição - O espécime é um fragmento ósseo contendo a parte basal de um grande dente. A camada óssea é irregular, mais espessa onde se localiza o dente. No lado oposto ocorre uma face plana desgastada e com fraturas, que ainda preserva parte da morfologia original (possíveis marcas musculares na superfície óssea). A parte frontal e posterior da parte óssea, por estarem muito quebradas, desgastadas e alteradas, não apresentam sinais de como era a articulação.

O dente localiza-se próximo de uma das laterais da parte óssea e está inclinado para a região lingual. Em vista transversal, a face labial apresenta ondulações mais acentuadas na parte externa em contato com o osso do que na face lingual. A cavidade pulpar central está mal preservada, mas tem forma semelhante à do dente isolado descrito acima.

A superfície do dente, no fragmento ósseo, está muito polida e arredondada, com estrias, muito apagadas, apenas observadas na face lingual.

O comprimento máximo da peça é 38,6 mm, a largura é 30,5mm e a espessura na região do dente, é 17,6 mm. O dente mede 13,5mm entre as laterais e 10,4 mm no sentido labial – lingual. A cavidade pulpar central ocupa 40% da seção transversal do dente. Por causa do extenso desgaste da peça, não foi possível observar detalhes da dentina interna.

Figura 71 - Fragmento mandibular de labirintodonte (GP/2E-5971). A) face interna, B) face externa. Escala 10mm.

Exemplar 3

Material - GP/2E-5972. Fragmento de dente. Afloramento 1, Camada B (Transição entre os Grupos Tubarão e Passa Dois).

Descrição - O exemplar representa um fragmento da região lingual de um dente idêntico ao exemplar isolado descrito anteriormente, mas menor, medindo apenas 1cm de comprimento. Observam-se estrias típicas dos dentes labirintodontes na metade inferior.

A região inferior sofreu quebra durante a coleta, porém a superior apresenta quebra natural, como desgaste e polimento. Internamente, parte da cavidade pulpar está preenchida por material mineralizado, típico de dentina irregular (Fig. 72).

Figura 72 - Dente quebrado de labirintodonte (GP/2E-5972). A) parte quebrda mostrando detalhes internos; B) parte oposta externa. Escala 5mm. C) lâmina petrográfica de corte transversal do mesmo exemplar. Escala 0,1mm.

Discussão dos exemplares

As estrias longitudinais proeminentes na base do dente encontrado, o grande tamanho e o padrão complexo da cavidade pulpar interna (observada nos exemplares isolados), além da ausência de um capuz apical de acrodina identificando como um dente labirintodonte (Fig. 70).

O que chama mesmo a atenção são a semelhança de preservação e tamanho dos dentes e a proximidade dos dentes encontrados no Afloramento 1 (todos a menos de um metro entre si), o que sugere que todos podem pertencer à mesma espécie, e possivelmente ao mesmo indivíduo.

Os dentes descritos lembram os encontrados em *Temnospondyli* do Permiano brasileiro como *Prionosuchus plummery*, *Bageherpeton longignathus* e *Australerpeton cosgriffi* (BARBERENA, 1998; BARBERENA & DIAS, 1998).

A parte óssea preservada no Exemplar 2 é muito semelhante à parte do maxilar de *Prionosuchus plummery* da Formação Pedra do Fogo. Contudo, seriam necessários fósseis em melhor estado de preservação para investigar esta semelhança, confirmar o parentesco com esta espécie e interpretar a posição da parte no crânio do animal.

O desgaste das peças é diferenciado, sendo muito maior na face exposta no afloramento (face labial do dente isolado e a face oclusal do fragmento mandibular). Portanto, parte do desgaste observado deve ser atribuído à ação do rio que periodicamente recobre o laje fossilífero do Afloramento 1. Mesmo assim, houve também um período antigo de desgaste, provavelmente devido à exposição e transporte.

10.11. Partes ósseas, escamas indeterminadas de peixes ósseos e anfíbios

Muitas escamas, restos de ossos apendiculares e possíveis fragmentos cranianos foram observados em todos os afloramentos, mas não puderam ser determinados. (Fig. 73) por causa do grau de fragmentação ou porque representam partes comuns a muitos grupos. Dentre destes fragmentos, a maioria pertence a paleoniscídeos, mas alguns podem ser associados a actinistios, ripidístios e anfíbios paleozóicos.

Figura 73 - Partes ósseas indeterminadas. Escalas 1mm.

10.12. Possíveis coprólitos

Possíveis coprólitos foram identificados apenas nos afloramentos 1, 2 e 3 e são representados por pequenas “pelotilhas” normalmente arredondados ou esféricos. Possuem coloração acinzentada com faixas mais claras e o tamanho é variado, desde poucos milímetros até alguns centímetros (Fig. 74). Alguns representam massas homogêneas ou disformes, porém outros aparentemente possuem características morfológicas semelhantes as dos coprólitos espiralados (ou órgão espiralado). Essa variedade representa parte do sistema digestivo de Chondrichthyes, que formam um aspecto de faixas helicoidais (ROSLER *et al.* 1985). Também ocorrem, atualmente, em alguns peixes ósseos, como as

carpas (PARKER, 1990), por isso não deve ser descartada a possibilidade de pertencerem algumas espécies de Actinopterygii primitivo.

Figura 74 – Possíveis coprólitos e cóprolitos (órgãos) espiralados da Transição Tatuí - Irati retirados do Afloramento 1. Escala 1mm.

Coprólitos semelhantes aos encontrados na Transição Tatuí - Irati são comuns na Formação Corumbataí (MARANHÃO, 1995) e equivalentes litológicos da região sul (ROSLER *et al.* 1985), provavelmente associados a peixes comuns entre essas unidades.

11. ASSINATURAS TAFONÔMICAS OBSERVADAS

11.1. Coleta e obtenção de dados

Dado o tamanho reduzido das acumulações fossilíferas, 20 amostras de cada afloramento foram coletadas para o estudo de assinaturas tafonômicas em laboratório. O exame de 20 amostras mostrou-se suficiente para obter dados representativos em cada afloramento referentes à densidade espacial, presença ou não de agregados/acumulações fósseis e seleção de partes ósseas (Tab. 4).

Para o trabalho foi realizada a medida de quadrados perfeitos de um centímetro quadrado de área. As amostras tiveram tamanho similar e a presença de fósseis. Foram considerados para a análise e estudos relacionados ao arranjo e densidade espacial apenas os fósseis de tamanho superior a 0,5mm de comprimento, pois espécimes menores não ofereciam uma margem de segurança na diferenciação de fósseis vertebrados para materiais orgânicos não identificáveis e inorgânicos de coloração e formato semelhante.

Tabela 4 - Tabela de características e medidas padronizadas utilizadas.

	Característica do estudo	Medidas
Amostragem	Amostras de mão em que pode-se medir um quadrado de 1x1 cm.	Total 20 amostras com medidas realizadas em quadrados de 1cm ²
Área da acumulação	Medida apenas no afloramento 1, Sítio Santa Maria, dada sua disposição em planta.	Unidade sempre em m ²
Densidade e arranjo espacial dos fósseis	Medida em duas dimensões em planta utilizando um quadrado de 1x1 cm.	Fósseis com medidas superiores a 0,5mm de comprimento encontrados em uma área de 1cm ² .
Número de táxons	Número de ordens ou infraclasses, identificáveis ou não.	Números naturais (> 0)
Seleção	Variação de tamanho entre os fósseis	Fósseis com medidas superiores a 0,5mm de comprimento encontrados em uma área de 1cm ² .

11.2. Afloramento 1: Sítio Santa Maria

A concentração fóssil ocorre na Camada B exposta em planta num pavimento de 8 x 20 metros e em seção ao longo de um perfil com 9,5cm de altura e 20m de comprimento. Esta camada é de arenitos finos a médios conglomeráticos, com grânulos e pequenos seixos milimétricos. Ocorrem alguns clastos angulosos e arredondados dispersos, de tamanho centimétrico, próximo do contato basal da unidade.

A densidade espacial dos fósseis é de aproximadamente 1 fóssil/cm², para fósseis maiores que 0,5mm. Os fósseis estão dispersos na rocha, sem contato entre si, e, como os outros clastos, são suportados pela matriz. Ocorrem concentrações isoladas fracamente

empacotadas, aonde os bioclastos chegam a se tocar. Essas acumulações, no entanto, não ultrapassam 0,5 cm² em área.

Vistos em planta no afloramento, os fósseis (principalmente dentes e escamas de paleonisciformes) não exibem nenhuma orientação . Em perfil o material fóssil geralmente se apresenta concordante ao acamamento, mesmo nas porções com estratificação cruzada irregular (Fig. 75).

Figura 75 - A) Textura em perfil de duas amostras retiradas do Afloramento 1 indicando fósseis concordante com o plano irregular do acamamento. Escala 0,5cm. **B)** Textura em planta indicando fósseis sem orientação definida. Escala 1mm.

Os agregados e acumulações pontuais são muito raros e quase sempre são de bioclastos inferiores a meio milímetro. O único caso observado de fósseis maiores (milimétricos) foi uma associação de escamas de paleoniscídeos, desarticuladas, próximas uma da outra, formando um pequeno agregado (Fig. 76).

Figura 76 - Vista em planta de acumulação de escamas de *Paleonisciformes*. Única evidência de associação encontrada no Afloramento 1. Escala 1cm.

O número de táxons identificado neste afloramento é maior do que em qualquer outro afloramento estudado e inclui animais de origens continental, fluvial e de água salgada. A composição taxonômica do material é politípica, consistindo de escamas, dentes, espinhos, ossos e coprolitos, e poliespecífica, pois o material representa diversos taxons acima do nível de família das classes Chondrichthyes e Osteichthyes.

A lista dos diversos grupos encontrados no afloramento incluem 6 ordens e 2 (ou 3) infraclasses:

Classe Chondrichthyes

Incertae Ordinis – dentes cladodontes †

Ordem Ctenacanthiformes †

Ordem Xenacanthiformes †

Ordem Orodontiformes †

Ordem Petalodontiformes †

Classe Osteichthyes

Subclasse Actinopterygii

Ordem Palaeonisciformes †

Subclasse Sarcopterygii

Infraclasse Actinistia

Infraclasse Rhipidistia? †

Ordem Osteolepidida? † (possíveis anfíbios)

Infraclasse Tetrapoda

Nenhum fóssil encontrado apresenta partes articuladas. À possível exceção do pequeno agregado de escamas associadas, mencionado acima, (Fig. 76), todo o material se encontra isolado e disperso na rocha.

Não se observou nenhuma evidência de seleção de fósseis por classe de tamanho neste afloramento, pois os bioclastos variam em comprimento de menos que 0,5 mm até mais de 10 mm, independentemente do estado de completude do fóssil.

O material fóssil representado por escamas, dentes e espinhos apresenta muitas quebras. Os restos dos peixes ósseos e possíveis tetrápodes são altamente fragmentados, fato este exemplificado pela presença de fragmentos de escamas e dentes menores de 0,5 mm em toda a camada da Transição Tatuí - Irati.

Muitos fósseis exibem cúspides e ornamentação muita bem preservada com pouca abrasão. Outros, como alguns dentes petalodontes, os dentes de poucos xenacantídeos, o material de labirintodonte e grandes escamas de Paleonisciformes (Fig. 77) apresentam alterações que evidenciam, claramente, o retrabalhamento. O grau de abrasão varia muito em fósseis de todos os tamanhos, tipos e espécies.

Diversos dentes de Xenacanthiformes mantêm muito da sua estrutura original com pouca abrasão. Quebras nas cúspides, porém, podem indicar transporte. As cúspides dos dentes dos Orodontiformes e Xenacanthiformes exibem pouco desgaste, comparável ao Estágio 1 ou, no máximo, Estágio 2 (baixa abrasão) da classificação de BENTON (1997).

Figura 77 - Escamas de peixes ósseos que sofreram abrasão. Escala 0,5cm

11.3. Afloramento 2: Rio da Cabeça, divisa de Rio Claro com Ipeúna

Este afloramento é muito parecido com o Afloramento 1 em composição litológica e paleontológica, mas a quantidade de fósseis é menor embora a espessura da camada da transição entre os grupos Tubarão e Passa Dois seja muito maior. A camada tem cinco metros de comprimento no máximo e 43 cm de espessura e mergulha 10 graus para o NE (N45W/10NE). Isto diferencia este afloramento dos demais, onde o mergulho não alcança nem três graus.

A densidade espacial dos fósseis é 0,5fóssil/cm². Não existe orientação dos fósseis em planta, com diversas direções (Fig. 78). Em perfil o material como dentes e espinhos possuem uma pequena obliquidade em relação à camada, mas normalmente estão concordantes ao acamamento. Agregados e acumulações pontuais não foram observados.

O número de táxons é baixo comparado ao Afloramento 1. Possui uma composição taxonômica politípica de restos vertebrados, escamas e dentes, e poliespecífica, porém com poucos exemplares de Chondrichthyes. Os grupos encontrados são:

Classe Chondrichthyes

Incertae Ordinis – dente (possível Orodontiformes?)

Ordem Xenacanthiformes? (fragmento de cúspide) †

Ordem Petalodontiformes †

Classe Osteichthyes

Subclasse Actinopterygii

Ordem Palaeonisciformes †

Subclasse Sarcopterygii (possíveis ossos não identificados)

Como no Afloramento 1, os fósseis são mal selecionados, desarticulados, e dispersos na rocha.

O material fóssil identificável é representado por escamas, dentes e espinhos, com muitos exemplares inteiros e poucas quebras em geral. Existem, no entanto, muitos fragmentos ósseos não identificáveis também de tamanho variado.

Abrasão é superficial no único exemplar de petalodonte e no condricte indeterminado, pois serviu apenas para exibir detalhes da dentina interna. Muitos dentes e escamas de Paleonisciformes foram encontrados inteiros associados a fragmentos com muito desgaste e polimento, caracterizando uma mistura de elementos em diferentes estados de preservação.

Figura 78 - Vista em planta de amostra retirada do Afloramento 2. Fragmentos de fósseis sem orientação. Escala 1mm.

11.4. Afloramento 3: Ponte sobre o Rio Passa Cinco

O afloramento é dividido em duas partes pelo Rio Passa Cinco. A análise sedimentológica indica o mesmo tipo de litologia e estruturas dos afloramentos 1 e 2, porém os clastos maiores são muito mais abundantes, caracterizando um conglomerado com pouca matriz. O afloramento apresenta também um pequeno "cozimento" da rocha e uma silicificação que aparentemente não afetaram os fósseis.

A densidade espacial dos fósseis é 0,1 fósseis por centímetro quadrado, para fósseis maiores de 0,5mm, o menor índice dos quatro afloramentos fossilíferos. Em ambos os cortes, os fósseis estão dispersos, sem nenhuma orientação preferencial em planta ou em perfil. Agregados e acumulações pontuais não ocorrem.

O número de fósseis encontrados é o menor de todos afloramento, por isso poucos foram os táxons observados.

Classe Chondrichthyes

Incertae Ordinis (escama)

Ordem Petalodontiformes

Classe Osteichthyes

Subclasse Actinopterygii

Ordem Palaeonisciformes

Subclasse Sarcopterygii (partes ósseas indeterminadas?)

Nenhum fóssil encontrado apresenta articulação ou associação, pois existe muita dispersão dos fósseis. A seleção granulométrica dos fósseis é ruim, como nos afloramentos 1 e 2.

A abrasão e fragmentação são mais acentuadas nos fósseis deste afloramento do que nos outros afloramentos. O desgaste dos dentes de petalodontes expôs a dentina tubular, deixando a superfície pontuada (Fig. 79). Ocorrem muitos fragmentos, de tamanho variado, de escamas e possíveis dentes não identificáveis, angulosos ou com a superfície polida.

Figura 79 – Dente de Petalodonte (GP/2E-5921B) encontrado no Afloramento 3 muito desgastado pela abrasão expondo todo o sistema de dentina tubular. Escala 1mm.

11.5. Afloramento 4: Próximo ao Rio Passa Cinco (ocorrências de *Clarkecaris*)

Este afloramento expõe uma camada de 10 cm de espessura nos dois lados do acostamento de uma estrada que dá acesso ao Rio Passa Cinco. Trata-se de uma faixa de arenitos finos com raros clastos de 0,5 e 1mm em todo o pacote.

Ao contrário dos outros afloramentos, a acumulação varia de fracamente até densamente empacotada com muitos fósseis em contato direto, chegando a mais de 10 fósseis por centímetro quadrado (ao contrário dos outros afloramentos que os fósseis estão dispersos). O estudo do arranjo espacial dos fósseis revelou que não existe nenhuma orientação em planta ou perfil. Os agregados ocorrem como concentrações mais densas em locais com alto grau de empacotamento (Fig. 80).

Figura 80 - Textura em perfil (A) e em planta (B) do Afloramento 4. Escala 0,2cm.

Os táxons são representados basicamente por escamas, ossos e dentes fragmentados ou pulverizados de peixes ósseos.

Classe Osteichthyes

Subclasse Actinopterygii

Ordem Palaeonisciformes

Subclasse Sarcopterygii (ossos indeterminados?)

Apesar da alta densidade de fósseis no afloramento, não é possível caracterizar uma relação de articulação ou associação entre os espécimes. Ao contrário dos afloramentos 1 a 3, a seleção granulométrica dos fósseis é ótima.

A quebra é a assinatura tafonômica predominante neste afloramento e foi a principal causa da destruição de muitos fósseis. A abrasão, por outro lado, não foi muito extensa, pois muitos bioclastos são angulosos e pouco polidos.

11.6. Discussão dos dados

Os arenitos conglomeráticos dos afloramentos 1, 2 e 3 são o produto de ambiente de alta energia e possuem um conjunto de características sedimentológicas, tafonômicas e estratigráficas que apontam para sua acumulação como depósitos residuais transgressivos. Essa interpretação se baseia nas seguintes observações sedimentológicas, tafonômicas e estratigráficas: seleção muito má do material sedimentar e fóssil, fragmentação dos bioclastos, ausência de fósseis articulados, abrasão evidente em escamas e dentes e a disposição caótica dos fósseis em planta (WALKER & JAMES, 1992).

Os depósitos residuais são resultados de mudanças do nível do marinho que durante eventos de transgressão ocorre o retrabalhamento de depósitos sedimentares pré-existent na região da linha de costa. O resultado desse processo são acumulações compostas de sedimentos mais grossos, com grânulos e seixos, e fósseis mais resistentes e de difícil transporte. A camada resultante disso raramente alcança 1m de espessura (WALKER & JAMES, 1992; HOLZ & SIMÕES, 2002).

HOLZ & SIMÕES (2002) sugerem que os Lags transgressivos indicam um grande período de tempo de deposição, pois o alto grau de retrabalhamento dos elementos esqueléticos indica uma prolongada exposição e transporte. Por causa desses fatores a mistura espacial e temporal dos fósseis é comum.

A sugestão de depósitos residuais está de acordo com as apresentadas por ASSINE *et al.* (2003), que consideram tais camadas como retrabalhamento de depósitos antigos de unidades subjacentes.

Associados ao material fragmentado são observados a presença de fósseis maiores em bom estado de preservação, como dentes Xenacanthiformes (peixes de água doce) com pouca ou nenhuma abrasão e pequenas quebras e a presença de "anfíbios" de grande porte

ainda mantendo alguma articulação, dente ainda articulado em parte óssea (GP/2E-5971), que seriam indicativos de pouco transporte e retrabalhamento ou de um menor período de tempo na Zona Tafonômica Ativa (TAZ), não podendo estar relacionado a um processo de retrabalhamento de depósitos antigos. Esse dado parece evidenciar uma influência continental na deposição, por exemplo, através de rios que alimentavam a bacia com sedimentos e material ósseo. O que estaria de acordo com os estudos anteriores de FÚLFARO *et al.* (1984) e STEVAUX *et al.* (1986), que consideravam anteriormente esses depósitos como resultantes de sistemas deltaicos.

O afloramento 4 difere dos outros em vários aspectos, pois apresenta mínima variação granulométrica, pouquíssimos clastos maiores, densidade espacial dos fósseis varia de densamente para fracamente empacotado (podendo ser considerado um “bone bed”) e uma obliquidade da disposição dos fósseis em perfil e em planta (Tab.5, Fig. 81).

Apesar das diferenças observadas a acumulação pode ser considerada uma concentração do tipo “Lag” transgressivo, porém ao contrário dos outros afloramentos não existem fósseis bem preservados e nem indicativos de ambientes fluviais ou terrestres claros, que descaracteriza a influência de deposição continental atuante.

A formação do depósito também se teve em um grande período de tempo, por causa do estado de preservação dos fósseis e não pode ser descartado o retrabalhamento de depósitos antigos pré-existentes como sugerido para outras localidades de rochas similares por HACHIRO (1997) e ASSINE *et al.* (1999, 2003).

A relação das camadas equivalentes da Formação Tatuí pouco influenciaram na deposição dos afloramentos 1, 2 e 3, pois a presença da discordância erosiva existente entre as camadas A e B representam um período de ausência deposicional. No Afloramento 4 houve a continuação dos depósitos anteriores com um pequeno aumento na granulometria e na abundância de fósseis.

Pode-se inferir a partir da tafonomia que os afloramentos 1, 2 e 3 possam ser uma simples extensão do mesmo evento, por causa de suas semelhanças (Tab.5, Fig. 81). O Afloramento 4 representa um paleoambiente deposicional diferenciado, em que a influência continental (rios) não participou da deposição final.

Tabela 5 - Tabela comparativa de dados tafonômicos dos afloramentos 1 a 4.

Afloramentos estudados:		Sítio Santa Maria	Rio da Cabeça	Ponte sobre o Rio Passa Cinco	Ocorrências de <i>Clarkecaris</i>
Dados do Sítio	Densidade Espacial	~ 1/cm ² disperso	~ 0,5/cm ² disperso	~ 0,1/cm ² disperso	~ 10/cm ² denso
	Arranjo Espacial Em planta Em perfil Agregados	ao acaso paralelos raros	ao acaso paralelos ausente	ao acaso paralelos ausente	ao acaso discordantes comuns
Dados da Assembléia	Número de Táxons	8 ou 9 (Rhipidistias?)	5	4	2
	Articulação	ausente (isolados)	ausente (isolados)	ausente (isolados)	ausente (isolados)
Modificação Óssea	Seleção de partes corporais (Contexto Geral)	ruim (muitos fósseis de tamanho diferenciado)	ruim (muitos fósseis de tamanho diferenciado)	ruim (muitos fósseis de tamanho diferenciado)	ótima
	Quebra	• 100% dos fósseis menores (< 0,5mm) • poucos completos	• 100% dos fósseis menores (< 0,5mm) • poucos completos	• 100% dos fósseis menores (< 0,5mm) • poucos completos	• 100% dos fósseis fragmentados
	Abrasão	presente (forte em escamas de paleonisciformes e petalodontes)	presente (superficial em escamas)	presente (forte em escamas de paleonisciformes e petalodontes)	presente (forte em todos os fósseis)

Figura 81 - Resumo gráfico dos dados tafonômicos.

12. CONSIDERAÇÕES PALEOAMBIENTAIS, PALEOECOLÓGICAS E EVOLUTIVAS

12.1. Introdução

Desde a década de 1970, muitos trabalhos tentaram interpretar a Transição Tatuí – Irati. FULFARO *et al.* (1984) descreveram a Formação Tatuí como marinha, marcada no topo por um arenito grosso conglomerático. STEVAUX *et al.* (1986), RICCOMINI *et al.* (1997) e FERNANDES (2004) correlacionaram a Transição Tatuí - Irati com os conglomerados continentais da Fácies Ibicatu, identificada, a princípio, por SOARES (1972). HACHIRO (1997) e ASSINE *et al.* (1999, 2003) consideraram a Transição como um “Lag” transgressivo, na base da Formação Irati, resultado do retrabalhamento de depósitos da Formação Tatuí e do Subgrupo Itararé. Assim, a Transição entre os grupos Tubarão e Passa Dois sempre gerou discussões quanto a sua origem e posição estratigráfica.

O objetivo deste capítulo é explicar o significado dos dados paleontológicos e tafonômicos dos paleovertebrados apresentados no presente trabalho em relação a possíveis ambientes dos depósitos da Transição Tatuí - Irati, como contribuição ao entendimento paleoambiental dessas unidades na região centro-leste do Estado de São Paulo.

12.2. Hipóteses para a reconstituição paleoambiental

Os depósitos da Transição entre as Formações Tatuí e Irati podem ter sido formados de dois modos: A primeira hipótese sugere o retrabalhamento por ondas dos antigos depósitos de leques aluviais e de arenitos finos da Formação Tatuí, hipótese defendida por HACHIRO (1997) e ASSINE *et al.* (1999, 2003).

Para ASSINE *et al.* (1999, 2003), o topo da Formação Tatuí representa um trato de sistemas de mar alto, que ocorreu a partir de uma aggradação simples seguida de progradação e recuo da linha da costa. A progradação seria caracterizada pelos sistemas aluviais costeiros da Fácies Ibicatu, sobre uma plataforma marinha dominada por ondas. Com o aumento do nível do corpo de água, o trato de mar alto típico do topo da Formação Tatuí teria sido substituído por um trato transgressivo (recuo da linha de costa, transgressão marinha), criando uma situação de *onlap* seguido da aggradação responsável pelos depósitos da Formação Irati. No início desta fase, os antigos depósitos da Formação Tatuí teriam sido retrabalhados por agentes marinhos (ondas e marés) gerando depósitos

residuais representados pelas rochas portadoras de bioclastos de ictiofósseis e seixos de sílex (ASSINE *et al.* 1999, 2003).

A segunda hipótese considera que a fácies arenosa seria resultado da deposição de leques aluviais em uma laguna ou mar pré-existente, formando pequenos deltas locais, como continuação dos depósitos da Fácies Ibicatu, fazendo, portanto, parte da evolução da Formação Tatuí. Para FÚLFARO *et al.* (1984) e STEVAUX *et al.* (1986), essas pequenas camadas seriam “línguas” de material clástico proveniente do delta Ibicatu, uma vez que ocorrem em vários níveis dentro da Formação Tatuí, e não apenas no contato entre os Grupos Tubarão e Passa Dois.

Um detalhe a ser considerado é que nem sempre a camada de areias com ictiofósseis está presente, pois existem áreas no Estado de São Paulo em que o contato entre as formações é brusco, marcado apenas por um diastema, como observado no Afloramento 5 (Km 150 da Rodovia do Açúcar), entre o folhelho do Membro Taquaral e os tempestitos da Formação Tatuí. Provavelmente esta região esteve afastada da região costeira e não recebeu os sedimentos retrabalhados.

O que se observou neste trabalho é que o contato da Transição Tatuí - Irati com a Formação Tatuí nos afloramentos 1-3 é brusco e marcado por uma discordância erosiva. As camadas estudadas apresentam granodecrescência ascendente passando de um arenito grosso mal selecionado para um fino com estratificação cruzada irregular e poucos seixos. Também são observados icnofósseis no topo da Formação Tatuí (Afloramento 1), indicando também um hiato deposicional entre as unidades. No afloramento 4 o contato com a Formação Tatuí é gradual onde os fósseis aumentam de quantidade até caracterizarem um “bone bed”.

Apesar das diferenças entre todos os afloramentos, o contato com a Formação Irati é brusco, marcado pela mudança dos arenitos finos (mal ou bem selecionados) da Transição Tatuí - Irati para o folhelho siltico - argiloso do Membro Taquaral.

Os Xenacanthiformes, peixes típicos de água doce, foram encontrados nos afloramentos 1 e 2 e também em afloramentos correlatos descritos por RAGONHA (1978). Dentes destes animais exibem diferentes estágios de desgaste e quebras, sendo encontrados fósseis fragmentados e desgastados em associação com outros com cúspides preservados e poucas quebras. Evidentemente, alguns dentes sofreram muito pouco transporte, tornando remotas as possibilidades deles terem sido “refossilizados” (retrabalhados de rochas mais antigas e redepositados) ou submetidos a múltiplos eventos bioestratinômicos. Assim, peixes xenacantídeos devem ter vivido, se não no sítio de deposição, mas muito próximo a ele. Fósseis de outros vertebrados de origem continental e fluvial, como labirintodontes, também são encontrados associados aos xenacantídeos.

A hipótese que explicaria a presença de vertebrados continentais em diferentes estágios de preservação na Transição estipula a presença de um sistema fluvial próximo que alimentava a bacia com sedimentos e restos esqueléticos, que reforçaria a hipótese de FÚLFARO *et al.* (1984) e STEVAUX *et al.* (1986). Esses fósseis teriam sido continuamente retrabalhados por agentes marinhos (ondas e marés), que também erodiriam depósitos antigos, fragmentando e retrabalhando muito material fóssil. Estando de acordo com a teoria de HACHIRO (1997) e ASSINE *et al.* (1999, 2003).

Fósseis de Chondrichthyes geralmente considerados marinhos, como petalodontes, são encontrados com ou sem abrasão nos depósitos. A presença desses fósseis é sugestiva da presença, em algum momento, de uma ligação oceânica que teria permitida a entrada desses peixes dentro da Bacia do Paraná. Estes Chondrichthyes permaneceram até o início da deposição do folhelho Taquaral, que iniciou a fase de confinamento do “lago – mar” Irati (PETRI & FÚLFARO, 1983).

Além destes fósseis paleoambientalmente significativos, existe grande quantidade e variedade de escamas e dentes de Paleonisciformes e outros Chondrichthyes, o que sugere grande diversidade de peixes na Bacia do Paraná nessa época.

12.3. Hipóteses e especulações paleoecológicas

Os peixes indicaram que tais depósitos não são apenas de origem marinha, mas que havia uma influência fluvial no sítio de deposição que promoveu a mistura espacial de faunas e pode ter até auxiliado na possível mistura temporal dos fósseis, dado a variação no grau de retrabalhamento e a coexistência de peixes marinhos, peixes de água doce e animais continentais (Fig. 82).

A fauna de origem continental e fluvial é composta basicamente de Xenacanthiformes e Labirintodontes, não sendo descartada a existência de outros peixes como Paleonisciformes, Actinistia e Ctenacanthiformes, que ocorrem tanto no domínio marinho como no fluvial.

A fauna de águas salinas é caracterizada por Chondrichthyes marinhos (Ctenacanthiformes, Petalodontiformes, Orodontiformes e tubarões de dentição cladodonte) e possivelmente peixes ósseos (Actinistia e Paleonisciformes).

12.4. Origem e evolução dos fósseis da Transição Tatuí – Irati

Os Paleonisciformes, tubarões com dentição cladodonte e Ctenacanthiformes já habitavam a América do Sul desde o Eodevoniano, como evidenciado por fósseis encontrados na Bacia do Amazonas.

Os primeiros petalodontes vistos na América do Sul são do gênero *Megactenopetalus* na Formação Copacabana do Eopermiano da Bolívia (JANVIER, 1996), porém os dentes diferem muito dos encontrados na Formação Pedra do Fogo e Transição Tatuí – Irati e não devem pertencer a espécies aparentadas. Pouco se sabe de ocorrências mais antigas de xenacantídeos ou da origem das formas brasileiras. É possível que tenham evoluído de formas semelhantes aos ctenacantídeos, uma hipótese sugerida pelo provável dente de *Antarctilamna* (um intermediário entre Ctenacanthiformes e Xenacanthiformes) recém descoberto em depósitos devonianos da Formação Pimenteira, Bacia do Parnaíba (MAISEY & MELO, 2005).

A origem dos sarcopterígeos brasileiros também é incerta, pois não existem evidências de celacantídeos mais antigos que o Neocarbonífero na América do Sul. Os labirintodontes não apresentam restos mais antigos que os depósitos da Transição Tatuí – Irati e da Formação Pedra do Fogo, embora exista uma possível pegada de anfíbio em depósitos devonianos da Formação Ponta Grossa (LEONARDI, 1983), considerada por alguns (ROCEK & RAGE, 1994), porém, como molde de estrela do mar.

Os Paleoniscídeos, Actinistia, dentes cladodontes e Ctenacanthiformes são os únicos que foram encontrados em rochas de idades mais antigas (Subgrupo Itararé) da Bacia do Paraná (BARCELLOS, 1975; SILVA SANTOS, 1947; RICHTER, 1985). Os outros Chondrichthyes (Xenacanthiformes, Petalodontiformes e Orodontiformes), apesar de já existirem, mundialmente, no Carbonífero e Devoniano, não são encontrados. Uma explicação para essa ausência pode estar relacionada às baixas temperaturas que existiam na Bacia do Paraná no Neopaleozóico durante a deposição dos sedimentos glaciogênicos do Subgrupo Itararé (ROCHA-CAMPOS, 2000a e b).

A evolução dos peixes ósseos e cartilaginosos é diferenciada na Bacia do Paraná no Neopaleozóico. Os peixes ósseos apresentam características muito similares desde os fósseis mais antigos do Subgrupo Itararé até os mais recentes da Formação Corumbataí. Os Chondrichthyes, ao contrário, merecem atenção mais detalhada, pois os Petalodontiformes, Xenacanthiformes e Ctenacanthiformes se diferenciam daqueles observados na Formação Corumbataí (RAGONHA, 1984; TOLEDO, 2001) e equivalentes litológicos (WÜRDIG-MACIEL, 1975). Isto pode sugerir que não exista parentesco próximo entre essas espécies e que suas linhagens representem invasões distintas destes Chondrichthyes dentro da Bacia do Paraná.

Transição Tatuí-Irati

Figura 82 - Bloco diagrama ilustrando a reconstituição da Transição Tatuí - Irati.

13. CONCLUSÕES

O trabalho realizado representou a continuação de trabalhos com paleovertebrados na Transição Tatuí – Irati iniciados por RAGONHA (1978) e CHAHUD (2003) e revelou uma diversificada fauna de paleovertebrados em afloramentos na região da divisa de Rio Claro com Ipeúna, centro – leste do Estado de São Paulo. A camada fossilífera entre as Formações Tatuí e Irati, apesar de pouco espessa (8 - 50cm), demonstrou grande abundância e diversidade de fósseis vertebrados com grande potencial paleontológico,. Dentre os animais foram identificados Chondrichthyes e Osteichthyes representados, resumidamente pela listagem sistemática abaixo:

Filo Chordata

Subfilo Vertebrata

Superclasse Gnathostomata

Classe Chondrichthyes

Incertae Ordinis – † (escamas e dentes cladodontes diversos)

Ordem Ctenacanthiformes †

Ordem Xenacanthiformes †

Ordem Orodontiformes †

Ordem Petalodontiformes †

Classe Osteichthyes

Subclasse Actinopterygii

Ordem Palaeonisciformes †

Subclasse Sarcopterygii

Infraclasse Actinistia

?Infraclasse Rhipidistia †

Infraclasse Tetrapoda

Os dentes cladodontes são descritos pela primeira vez no Estado de São Paulo. Foram encontradas duas variedades, *Cladodus* 1 e *Cladodus* 2, baseadas na morfologia externa. *Cladodus* 1 é similar a *Cladodus parauariensis*, Neocarbonífero da Bacia do Amazonas (SILVA SANTOS, 1967), e a *Cladodus* sp. (?), Neopermiano da Formação Corumbataí (WÜRDIG – MACIEL, 1975) e também se assemelha a formas carboníferas do hemisfério norte. Assim, pode representar uma variedade de grande distribuição espacial e temporal. *Cladodus* 2 difere de todos os outros dentes cladodontes brasileiros e é praticamente idêntica em sua morfologia externa a exemplares do Neocarbonífero norte-americano (CASE, 1982).

Uma vez que heterodontia é muito comum entre tubarões paleozóicos com esse tipo de dentição, os dois tipos de cladodontes, apesar de muito diferentes entre si, podem pertencer à mesma espécie de tubarão.

A maior parte dos dentes Petalodontiformes encontrados pertencem à espécie *Itapyrodus punctatus*, originalmente descrita na Formação Pedra do Fogo (SILVA SANTOS, 1990). Entre os fósseis encontrados estão dentes sinfisianos laterais, frontais e dentes póstero-laterais. O Exemplar 2 (GP/2E-3756) desta espécie, um dente sinfisiano, é o maior dente de *Itapyrodus punctatus* descrito no país, superando o dente póstero-lateral descrito por RAGONHA (1978) em Rio Claro. Também foi descoberto um único exemplar de uma nova variedade de petalodonte de coroa muito alta com o formato da letra “A”. Sua grande semelhança a exemplares de *Petalodus* do Carbonífero da América do Norte é sugestiva de parentesco em nível de família, Petalodontidae. Assim, foi possível confirmar a observação de RAGONHA (1978) que os petalodontes são os Chondrichthyes fósseis mais comuns na Transição e que os dentes sinfisianos são mais comuns no registro do que os póstero-laterais.

Os petalodontes brasileiros diferem em dois aspectos muito importantes dos únicos outros petalodontes descritos fora do Brasil, *Magactenopetalus*, o único gênero sul-americano não brasileiro, da Formação Copacabana de idade eopermiana, na sua morfologia e no fato de estarem associados a fósseis de vertebrados de água doce. Isto pode significar que os petalodontes brasileiros possam ter se adaptado às condições menos salinas ou até ambientes de água doce.

Os Xenacanthiformes descobertos pertençam provavelmente à espécie *Pleuracanthus albuquerquei*, descrita por SILVA SANTOS (1946) na Formação Pedra do Fogo e identificada na Transição Tatuí – Irati por RAGONHA (1978). Como sugeriu RAGONHA (1978), a morfologia das cúspides destes dentes é distinta de outros xenacantos, mas outras características da base e dos processos articulares os classificam dentro da família Xenacanthidae. No entanto, não pertenceriam ao gênero *Pleuracanthus*, e sim a um novo gênero, *Taquaranthus*, ainda não formalizado. A possível heterodontia sugerida para essa espécie por SILVA SANTOS (1947) foi apoiada neste trabalho com a descoberta de formas tricuspidadas, bicuspidadas e unicuspidadas.

Foi encontrado o primeiro espinho de um exemplar adulto de Ctenacanthiformes no Estado de São Paulo no Afloramento 1. Esse espécime é idêntico em seus principais traços morfológicos ao espécime infantil descrito por RAGONHA (1978), e os dois devem pertencer à mesma espécie. Esta descoberta invalida a hipótese de Ragonha alegando que a ornamentação do espinho infantil pudesse se modificar, ontogeneticamente, de tal forma que permitisse incluí-lo junto com exemplares adultos, conhecidos na Formação Pedra do Fogo, na espécie *Ctenacanthus maranhensis*. É mais provável que o espinho pertença ao gênero

Sphenacanthus, baseado na classificação morfológica de ctenacantídeos proposta por MAISEY (1982; 1984b).

A atribuição anterior (CHAHUD, 2003) de dentes atribuídos, pela primeira vez à ordem Hybodontiformes na Transição Tatuí – Irati mostrou-se precipitada, pois os dentes, apesar de serem, morfológicamente, hibodontes, pertencem à ordem Orodontiformes, representando, assim, a mais antiga evidência desta ordem na América do Sul e a primeira ocorrência no Estado de São Paulo. As diferenças morfológicas entre os três exemplares descritos não representam, necessariamente, diferenças interespecíficas, pois, como já mencionado, nos casos dos cladodontes, petalodontes e xenacantos, a heterodontia, devido à ontogênese e posição bucal, é comum dentro de Chondrichthyes. Os espécimes apresentam semelhanças marcantes com *Orodus milleri* do Neopermiano da Bacia do Paraná e a outras espécies do gênero *Orodus* do Carbonífero e Permiano da Europa e América do Norte.

Dentro do material fóssil encontrado, os Ctenacanthiformes e os Orodontiformes são as ordens de Chondrichthyes menos comuns, pois só foram identificados com segurança no Afloramento 1.

A maior parte dos fósseis coletados foi de Paleonisciformes, representados por escamas lisas e costeladas, dentes retos, curvos e lisos, além de um fragmento de um dentário. Escamas e dentes de paleoniscídeos menores que um centímetro são comuns em todas as unidades estratigráficas do Carbonífero ao Triássico do Brasil que contêm ictiofósseis. Porém, grandes paleonisciformes com dentes e escamas de tamanho centimétrico foram encontrados apenas no Subgrupo Itararé e na Formação Pedra do Fogo.

As escamas de Actinistia são raras, se comparados com os paleoniscídeos, porém são encontradas em todas as unidades permo-carboníferas da Bacia do Paraná sem mudanças significativas na estrutura e forma.

Coprólitos de dois tipos são comuns: na forma de pequenos seixos ou do tipo “espiralado”, similar aos descritos por ROSLER *et al.* (1985) em sedimentos da Formação Serra Alta do Paraná. Como os chamados “coprólitos espiralados” são associados aos peixes cartilaginosos e alguns peixes ósseos (PARKER, 1990) é possível que as formas encontradas do Neopermiano pertençam a peixes que sejam comuns nas duas unidades e pertençam a um grupo de grande amplitude temporal e territorial.

A idade dos depósitos da Transição Tatuí – Irati baseada nos peixes, como os grandes paleoniscídeos, dentes cladodontes semelhantes às espécies Carboníferas e Eopermianas, Orodontiformes e Sphenacantidae, sugerem uma idade Eopermiana. Esta idade estaria coerente com os novos dados radiométricos de $278\text{Ma} \pm 2.2\text{Ma}$, Cisuraliano, obtidos por SANTOS *et al.* (2006) para a Formação Irati da região Sul.

Estudos sedimentológicos e tafonômicos dos afloramentos 1, 2 e 3 revelaram que tanto o material sedimentar como o fóssil é mal selecionado, bioclastos são fragmentados,

partes são desarticuladas, escamas e dentes apresentam abrasão e a disposição dos fósseis é caótica em planta mas concordante ao acamamento em perfil. Este conjunto de características é típico de concentrações residuais do tipo “lag” transgressivo, depositadas em um ambiente de alta energia. A origem das rochas da transição pode estar relacionada a uma mudança do nível do mar que retrabalhou depósitos sedimentares preexistentes na região da linha de costa durante transgressão.

Associados ao material fragmentado, são observados fósseis maiores em bom estado de preservação, como dentes Xenacanthiformes (peixes de água doce), com pouca ou nenhuma abrasão e apenas pequenas quebras. Também ocorrem evidências de “anfíbios” de grande porte, com alguma articulação, indicativos de pouco retrabalhamento e, conseqüentemente, de ambientes continentais próximos ao sítio de deposição. Parece irrefutável, portanto, que durante a transição Tatuí - Irati houve uma influência continental.

No afloramento 4 esta transição apresenta uma mínima variação granulométrica, alta densidade espacial dos fósseis e orientação obliqua dos fósseis tanto em perfil como em planta. Parece representar uma variante do depósito residual evidente nos afloramentos 1-3, que teria se acumulada mais afastada da influência continental.

A ausência da camada da Transição Tatuí – Irati no Afloramento 5 sugere que a deposição neste local foi afastada da costa, não recebendo os sedimentos retrabalhados ou de origem continental.

As semelhanças na paleofauna e a análise tafonômica sugerem que as rochas da Transição expostas nos afloramentos 1, 2 e 3 representam o mesmo evento deposicional. A influência continental, que afetou os depósitos nos três afloramentos, as aproxima, sedimentologicamente, da Formação Tatuí. Por outro lado, uma influência continental semelhante, sob a forma de intercalações de camadas mais grossas, é evidente ao longo de boa parte da seção estratigráfica da Bacia do Paraná desde o Subgrupo Itararé até a Formação Corumbataí, com destaque, no presente caso, à Fácies Ibicatu, importante elemento da Formação Tatuí, localmente importante na região centro-leste de São Paulo.

Segundo os estudos tafonômicos, contudo, os afloramentos 1a 4, ao invés de apresentarem alguma relação direta com algum sistema fluvial, exibem, sim, características de depósitos residuais. Conclui-se, portanto, que a Transição Tatuí – Irati faz parte da evolução deposicional da Formação Irati e, por isso, recomenda-se que seja reconhecida como uma fácies basal local (caracterizada por arenitos, arenitos conglomeráticos ou conglomerados com ictiofósseis), de grande importância na estratigrafia do centro-leste do Estado de São Paulo.

14. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALMEIDA, F.F.M. & BARBOSA, O. 1953. Geologia das quadriculas de Piracicaba e Rio Claro. Estado de São Paulo. Rio de Janeiro. *Boletim do DNPM/DGM*, (143): 96p.
- AMARAL, S.E. 1971. Geologia e petrologia da Formação Irati (Permiano) no Estado de São Paulo. *Bol. Inst. Geoc. Astron. USP*, São Paulo. (2):3-82.
- ARAÚJO-BARBERENA, D.C. 1993. Uma interpretação sobre o conhecimento paleoecológico e bioestratigráfico da Formação Irati. In: I SIMPÓSIO DE CRONOESTRATIGRAFIA DA BACIA DO PARANÁ. Rio Claro, FUNDUNESP. *Boletim de Resumos*. 64-70.
- ARRIBAS, A. & PALMQVIST, P. 1998. Taphonomy and palaeoecology of an assemblage of large mammals: Hyaenid activity in the lower pleistocene site at Vent Micena (Orce, Guadix-Baza Basin, Granada, Spain). *Geobios*, 31(3):3-47.
- ASSINE, M.L.; ZACHARIAS, A.A.; PERINOTTO, J.A.J. 1999. O trato deposicional Tatuí e a transgressão Taquaral no Centro-Leste do Estado de São Paulo. In: VI SIMPÓSIO DE GEOLOGIA DO SUDESTE – SBG/UNESP. *Boletim de resumos*. 53.
- ASSINE, M.L.; ZACHARIAS, A.A.; PERINOTTO, J.A.J. 2003. Paleocorrentes, paleogeografia e seqüências deposicionais da Formação Tatuí, centro-leste do Estado de São Paulo. *Revista Brasileira de Geociências*. 33(1): 33-40.
- BADGLEY, C. 1986a. Counting Individuals in Mammalian Fossil Assemblages from Fluvial Environments. *Palaos*. 12(3): 328-338.
- BADGLEY, C. 1986b. Taphonomy of mammalian fossil remains from Siwalik rocks of Pakistan. *Paleobiology*. 12(2):119-142.
- BAIRD, O. 1978. Studies on Carboniferous freshwater fishes. *American Museum Novitates*, New York, (1641):1-22.
- BARBERENA, M.C. 1998. *Australerpeton cosgriffi* n.g., n.sp. a Late Permian rhinesuchoid amphibian from Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 70(1): 125-147.
- BARBOSA O. & ALMEIDA F.F.M. 1949. A Série Tubarão na bacia do Rio Tietê, Estado de São Paulo. *Boletim do DNPM-DGM*, 48, 16p.
- BARBOSA, O. & GOMES, F.A. 1958. Pesquisa de petróleo na bacia do Rio Corumbataí. Rio de Janeiro, *Boletim do DNPM/DGM*. (171): 40p.
- BARCELLOS, M.T. 1975. Estudo de escamas e dentes de peixes da Fácies Budó, Sub-grupo Itararé, RGS. *Boletim Paranaense de Geociências*. (32): 3-65.
- BEHRENSMEYER, A.K. 1978. Taphonomic and ecologic information from bone weathering. *Paleobiology*. 4(2):150-162.
- BEHRENSMEYER, A.K. 1982. Time resolution in fluvial vertebrate assemblages. *Paleobiology*. 8(3): 211-227.
- BEHRENSMEYER, A.K. 1991. Terrestrial vertebrate accumulations. In: ALLISON, P.A. & BRIGGS, D. E. (eds), *Taphonomy: releasing the data Locked in the fossil record*. Plenum Press, New York: 291-327.
- BEHRENSMEYER, A.K. & KIDWELL, S.M. 1985. Taphonomy's contributions to paleobiology, *Paleobiology*. 11: 105-107.
- BENTON, M. J. 1997. *Vertebrate palaeontology*. 2ª ed. London: Chapman and Hall. 452p.

- BRAIN C.K. 1980. Some criteria for the recognition of bone-collecting agencies in African caves. *In: BEHRENSMEYER, A. K. & HILL A. P. (eds), Fossils in the making*. The University of Chicago Press, Chicago.p. 107-130.
- BRITO, I.M.; CARVALHO, I.S; VICALVI, M.A. CARVALHO, M.G.P. 2000. Artrópodes. *In: CARVALHO, I. S. (eds) Paleontologia*. Rio de Janeiro, Editora Interciência. p. 423-451.
- BRYANT. W. L. 1929. Fossil fish remains from the Permian tillite of Brazil. *Bulletin Geological Society American*. New York. 40: 424-426.
- CAMPANHA, V.A. 1985. Ocorrência de braquiópodos inarticulados na Formação Irati no Estado de São Paulo. *In: Anais da Academia Brasileira de Ciências. Resumo de Comunicações*. Rio de Janeiro. 57(1): 115-116.
- CAMPANHA, V.A. & ZAINÉ, M.F. 1989. Foraminíferos da Formação Irati no Estado de São Paulo. *In: XI CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA. Boletim de Resumos*. 38.
- CARVALHO, I.S. & FERNADES, A.C.S. 2000. Icnofósseis. *In: CARVALHO, I. S. (eds) Paleontologia*. Rio de Janeiro, Editora Interciência. p. 95-118
- CASTRO J.C., MICHEL U., ALVES C.F.C., GRECCHI R.C. 1993. O Grupo Guatá na margem nordeste da Bacia do Paraná: uma revisão. *In: I SIMPÓSIO DE CRONOESTRATIGRAFIA DA BACIA DO PARANÁ*. Rio Claro, FUNDUNESP. *Boletim de Resumos*; 55-56.
- CHAHUD, A. 2001. Caracterização tafonômica da assembléia de vertebrados fósseis (Pleistoceno-Holoceno) do Abismo Ponta de Flecha, Iporanga, SP. Projeto PIBIC – CNPq. (Projeto de iniciação científica inédito). 45p.
- CHAHUD, A 2003. Paleoiictiologia do topo da Formação Tatuí e base da Formação Taquaral (Subgrupo Irati), Permiano, Alto Estrutural de Pitanga, região de Rio Claro, SP. Monografia de Trabalho de Formatura (Inédita). IGc/USP. 49p.
- CHAHUD, A & FAIRCHILD, T. R. 2002. Paleoictiofauna presente na transição das formações Tatuí e Taquaral na região de Rio Claro, SP. *In: PALEO 2002. Paleontologia em Destaque. Boletim de Resumos*. 40: 40.
- CHAHUD, A. & FAIRCHILD, T. R. 2003a. Paleoiictiologia da transição das Formações Tatuí e Taquaral (Permiano), no Alto Estrutural do Pitanga. *In: XVIII CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA*. Brasília, *Boletim de Resumos*. p. 321.
- CHAHUD, A. & FAIRCHILD, T. R 2003b Paleoiictiologia do topo da Formação Tatuí e base da Formação Taquaral (Subgrupo Irati), Permiano, Alto Estrutural de Pitanga, região de Rio Claro, SP. *In: PALEO 2003. Paleontologia em Destaque. Boletim de Resumos*. 44: 43.
- CHAHUD, A. & FAIRCHILD, T. R. 2005. Tubarões paleozóicos da transição entre os Grupos Tubarão e Passa Dois (Permiano), no Alto Estrutural de Pitanga, SP. *In: XIX CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA E VI CONGRESSO LATINO AMERICANO DE PALEONTOLOGIA*. Aracaju, Sergipe. *Boletim de Resumos*. Publicado em CD Room.
- CISNEROS, J. C.; ABDALA, F.; MALABARBA, M. C. 2005. Pareiasaurids from the Rio do Rasto Formation, Southern Brazil: Biostratigraphic Implications for Permian Faunas of the Paraná Basin. *Revista Brasileira de Paleontologia*. 8(1):13-24.
- COX, C. B. & HUTCHINSON, P. 1991. Fishes and amphibians from the Late Permian Pedra do Fogo Formation of Northern Brazil. *Palaeontology*, 34(3): 561-573.
- CPRM, 2006. Coluna Estratigráfica da Bacia Sedimentar do Paraná. Site: <http://www.cprm.gov.br/coluna/index.html>

- CRUZ, N.M.C. 2000. Acritarcos. In: CARVALHO, I. S. (eds) *Paleontologia*. Rio de Janeiro, Editora Interciência. p. 223-227.
- DAEMON, R.F. & QUADROS, L.P. 1970. Bioestratigrafia do Neopaleozóico da Bacia do Paraná. In: XXIV CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA. *Anais...*, Brasília, Sociedade Brasileira de Geologia. 359-412.
- DELSATE, D.; SMET, F.; WILE, E. 2003 New Ichthyoliths from the Lower Carboniferous of Belgium. *Ferrantia. Paléontologie au Luxembourg*. (36): 29-38.
- DIAS, E. V. 2000. Anfíbios. In: CARVALHO, I. S. (eds) *Paleontologia*. Rio de Janeiro, Editora Interciência, p. 525-541.
- DIAS, E. V. & SCHULTZ, C. L. 2003. The First Paleozoic Temnospondyl Postcranial Skeleton from South America. *Revista Brasileira de Paleontologia*. 6:29-42.
- DIAZ-SARAVIA, P. 2001. Upper Carboniferous fish micro-remains from Western Argentina. *Revista Española de Micropaleontología*, 33(2):123-133.
- DICK, J. R. F. 1998. *Sphenacanthus*, a Paleozoic freshwater shark. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 122:9-25.
- DUNKLE, D. H. & SCHAEFFER, B. 1956. Preliminary description of a paleoniscoid fish from the Late Paleozoic of Brazil. *Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, Universidade de São Paulo. Série Geologia*, (13):5-22.
- ELLIOT, D. K. IRMIS, R. B.; HANSEN, M.C.; OLSON T.J. 2004. Chondrichthyans from the Pennsylvanian (Desmoinesian) Naco Formation of Central Arizona. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24(2):268-280.
- FERNANDES, J.M.G. 2000. Poríferos. In: CARVALHO, I. S. (eds) *PALEONTOLOGIA*. Rio de Janeiro, Editora Interciência. 341-350.
- FERNANDES, J.A.B. 2004. Análise estratigráfica da Formação Tatuí na região de Rio Claro-Ipeúna (SP). Monografia de Trabalho de Formatura (Inédita). IGc/USP. 45p.
- FIGUEIREDO, F. J. & CARVALHO B. C. M. C. 2004. A new Actinopterygian Fish from the Late Permian of The Paraná Basin, Southern Brazil. *Arquivos do Museu Nacional*. Rio de Janeiro. 62(4): 531-547.
- FLORENCE, G. 1907. Notas Geológicas Sobre o Rio Tietê em o trecho estudado pela turma em 1905. *Relatório da Comissão Geográfica e Geológica*. São Paulo. 9-15.
- FOEHRINGER, K.J.A. & LANGER, M.C. 2003. A descoberta de um decápodo reptântio (Crustacea, Malacostracea) da Formação Irati (Permiano da Bacia do Paraná). In: XVIII CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA. Brasília, *Boletim de Resumos*. 132.
- FOEHRINGER, K.J.A. & LANGER, M.C. 2004. Relações do crustáceo reptântio da Formação Irati (Permiano Superior) In: PALEO 2004. São Carlos. *Boletim de Resumos*.12.
- FOREY, P.L. 1981. The coelacanth Rhabdoderma in the Carboniferous of the British Isles. *Palaeontology*. 24(1): 283-229.
- FÚLFARO, V. J.; STEVAUX, J. C.; SOUZA-FILHO, E. E. & BARCELOS, J.H. 1984. A Formação Tatuí (P) no Estado de São Paulo. In: XXIII CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA. Rio de Janeiro, Sociedade Brasileira de Geologia. *Anais...*(2): 711-723.
- GEOVANI, W.F.; SALATI, E.; MARINI, O.J. & FRIEDMAN, J. 1974. Unusual isotopic composition of carbonates from the Irati Formation, Brazil. *GSA Bulletin*. 85(1): 41-44.
- GINTER, M. 2001. Chondrichthyan biofacies in the Late Famennian of Utah and Nevada. *Journal Vertebrate Paleontology*. 21(4):714-729.

- GINTER, M. IVANOV, A. LEBEDEV, O. 2005. The revision of "*Cladodus*" *occidentalis*, a late Paleozoic ctenacathiform shark. *Acta Paleontologica Polonica*. 50(3): 623-631.
- GORDON JR. M. 1947. Classificação das formações gondwânicas do Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul. *Boletim do DNPM-DGM*. 1:374-385.
- GRADSTEIN, F.M.; OGG, J.G.; SMITH, A.G.; AGTERBERG, F.P.; BLEEKER, W.; COOPER, R.A.; DAVYDOV, V.; GIBBARD, P.; HINNOV, L.; HOUSE, M.R.; LOURENS, L.; LUTERBACHER, H.-P.; MCARTHUR, J.; MELCHIN, M.J.; ROBB, L.J.; SHERGOLD, J.; VILLENEUVE, M.; WARDLAW, B.R.; ALI, J.; BRINKHUIS, H.; HILGEN, F.J.; HOOKER, J.; HOWARTH, R.J.; KNOLL, A.H.; LASKAR, J.; MONECHI, S.; POWELL, J.; PLUMB, K.A.; RAFFI, I.; RÖHL, U.; SANFILIPPO, A.; SCHMITZ, B.; SHACKLETON, N.J.; SHIELDS, G.A.; STRAUSS, H.; VAN DAM, J.; VAN KOLFSCHOTEN, T.; VEIZER, J. & WILSON, D. 2004. *A Geologic Time Scale 2004*. New York, Columbia University Press.
- HACHIRO, J. 1991. Litotipos, associações faciológicas e sistemas deposicionais da Formação Irati no estado de São Paulo. Dissertação de Mestrado IGc-USP (Inédita), São Paulo, 175p.
- HACHIRO, J. 1997 O Subgrupo Irati (Neopermiano) da Bacia do Paraná. Tese de Doutorado (Inédita). Programa de Pós – Graduação em Geologia Sedimentar. IGc-USP, São Paulo, 196p.
- HACHIRO, J. & COIMBRA, A. 1993. Ciclos de Milankovitch nas seqüências rítmicas da Unidade Irati. In: I SIMPÓSIO DE CRONOESTRATIGRAFIA DA BACIA DO PARANÁ. Rio Claro, FUNDUNESP. *Boletim de Resumos*; 72-73.
- HACHIRO, J.; COIMBRA, A. & MATOS, S.L.F. 1993. O caráter cronoestratigráfico da unidade Irati. In: I SIMPÓSIO DE CRONOESTRATIGRAFIA DA BACIA DO PARANÁ. Rio Claro, FUNDUNESP. *Boletim de Resumos*; 62-63.
- HANSEN, M. C. 1978. A presumed lower dentition and a spine of a Permian Petalodontiform Chondrichthyan, *Magactenopetalus kaibabanus*. *Journal of Paleontology*. 52(1):55-60.
- HOLZ, M. 1998. Tafonomia de Vertebrados: a arte de decifrar a origem do registro de paleotetrápodes. *Ciência & Ambiente*, 16:106-117.
- HOLZ, M. & SIMÕES M. G. 2002. *Elementos Fundamentais de Tafonomia*. Editora da Universidade/UFRGS Porto Alegre. 231p.
- HUSSAKOF, L. 1930. Alguns restos de peixes do Permiano e do Triássico do Brasil. *Boletim do Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil*. 49:1-11.
- JANVIER, P. & MELO, J.H.G. 1987. Late Devonian Actinopterygian Scales from the Upper Amazon Basin, Northwestern Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. 59(3):213-218.
- JANVIER, P. & MELO, J.H.G. 1988. Acanthodian fish remains from Upper Silurian or Lower Devonian of the Amazon Basin, Brazil. *Palaeontology*. 31:771-777.
- JANVIER, P. & MELO, J.H.G. 1992. New Acanthodii and Chondrichthyan remain from the Lower and Middle Devonian of Brazil. *Neues Jahrbuch fur Geologie und Paleontologie, Monatshefte*. 4:193-206.
- JANVIER, P. 1996. *Early Vertebrates*. Oxford Science Publications. 393p.
- JIN, Y.G.; WARDLAW, B.R. & KOLATA, D.R. 1997. Permian chronostratigraphic subdivisions. *Episodes*, 20: 0-20.
- JOHNSON, G. 1980. Xenacanthodii (Chondrichthyes) from the Tecovas Formation (Late Triassic) of West Texas. *Journal of Paleontology*. 54(5):923-932.
- JOHNSON, G. 1981. Hybodontoides (Chondrichthyes) from the Wichita Albany Group (Early Permian) of Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 1(1):1-41.

- JOHNSON, G. D. 2005. An unusual Tricuspid Chondrichthyan Tooth from the Lower Permian of Texas, USA. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 8(2):159-164.
- JOHNSON, G. D. 2005. Underdeveloped And Unusual Xenacanth Shark Teeth From The Lower Permian Of Texas. *Proceedings of the South Dakota Academy of Science*, 84:215-223.
- KIDWELL, S. M, & HOLLAND, S. M. 1991. Field description of coarse bioclastic fabrics. *Palaos*. 6: 426-434.
- LEIDY, J., 1859. *Xystracanthus*, *Cladodus* and *Petalodus* from the Carboniferous of Kansas. *Proceedings Academy Natural Science Philadelphia*, (11):3. Artigo retirado da internet disponível em < <http://www.oceansofkansas.com/Leidy1859.html>>.
- LEONARDI, G. 1983. *Notopus petri* nov. gen., nov. sp.: Une empreinte d' amphibian du dévonien au Paraná (Bresil). *Geobios*. 16(2): 233-239.
- LIMA, M. R.; SAAD, A. R.; CARVALHO, R. G.; SANTOS, P. R. 1976. Foraminíferos arenáceos e outros fósseis do Subgrupo Itararé (Neopaleozóico), Bacia do Paraná, São Paulo, Brasil. In: XXIX CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, Ouro Preto - MG. *Anais...* Sociedade Brasileira de Geologia. 2:49-65.
- LUND, R. 1977a. A new petalodont (Chondrichthyes, Bradyodonti) from the Upper Mississippian of Montana. *Annals of Carnegie Museum*. 46:129-155.
- LUND, R., 1977b. New information on the evolution of the Bradyodont Chondrichthyes. *Fieldiana Geology*. 33(28): 521-539.
- LUND, R. 1983. On a dentition of *Polyrhizodus* (Chondrichthyes, Petalodontiformes) from the Bear Gulch Limestone. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 3:1-6.
- LUND, R., 1989: New petalodonts (Chondrichthyes) from the Upper Mississippian Bear Gulch Limestone (Namurian E2b) of Montana. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 9(3):350-368.
- LUND, R. & POPLIN, C. 1997. The *Rhadinichthyids* (Paleoniscoid Actinopterygians) from the Bear Gulch limestone of Montana (USA, Lower Carboniferous). *Journal of Vertebrate Paleontology*. 17(3):466-486.
- LUND, R. & POPLIN, C. 2002. Cladistic analysis of the relationships of the tarrasiids (Lower Carboniferous Actinopterygians). *Journal of Vertebrate Paleontology*. 22(3):480-486.
- LONG, J. A. 1993. Morphological characteristics of Palaeozoic vertebrates used in biostratigraphy. In: LONG, J. A. (eds) *Palaeozoic vertebrate biostratigraphy and biogeography*. Belhaven, London. 3-24.
- LONG, J. A. 1995. *The Rise of Fishes: 500 Million Years of Evolution*. University of New South Wales Press, Sydney. 223p.
- LOWNEY, K. A. 1980. A revision of the family Haplolepididae (Actinopterygii, Paleonisciformes) from Linton, Ohio (Westphalian D, Pennsylvanian). *Journal of Paleontology*. 54 (5):942-953.
- MAISEY, J.G. 1981. Studies on the Paleozoic selachian genus *Ctenacanthus* Agassiz. No. 1. Historical review and revised diagnosis of *Ctenacanthus*, with a list of referred taxa. *American Museum Novitates*. 2718:1 -22.
- MAISEY, J.G. 1982. Studies on the Paleozoic selachian genus *Ctenacanthus* Agassiz. No. 2. *Bythiacanthus* St. John and Worthen, *Amelacanthus*, New Genus, *Eunemacanthus* St. John and Worthen, *Sphenacanthus* Agassiz, and *Wodnika* Münster. *American Museum Novitates*. 2722:1 -24.
- MAISEY, J. G. 1984a. Chondrichthyan phylogeny: A look at the evidence. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 4(3): 359-371.

- MAISEY, J.G. 1984b. Studies on the Paleozoic selachian genus *Ctenacanthus* Agassiz. No. 3. Nominal species referred to *Ctenacanthus*. *American Museum Novitates*, 2774:1-20.
- MAISEY, J.G. 1991. *Santana Fossils. An Illustrated Atlas*. Ed. T.F.H.. United States of America. 459p.
- MAISEY, J.G. 1994. Gnathostomes (jawed vertebrates). In: PROTHERO, D. R. & SCHÖCH, R.M. (eds) *Major Features of Vertebrate Evolution*, Knoxville, The Paleontological Society, Short Courses in Paleontology, (7): 38-56.
- MAISEY, J.G. & MELO, J.H.G. 2005. Some Middle Devonian (Eifelian-Givetian) Fossil Fish Remains from the Pimenteiras Formation of the Parnaíba Basin Northeast Brazil. *Arquivos do Museu Nacional*. 63(3): 495-505.
- MANCUSO, A. C. 2003. Continental fish taphonomy: a case study in the Triassic of Argentina. *Journal of South America Earth Sciences*. 16: 275-286.
- MARANHÃO, M. S. A. S. 1995. Fósseis das Formações Corumbataí e Estrada Nova do Estado de São Paulo: Subsídios ao conhecimento Paleontológico e Bioestratigráfico. Programa de Pós-Graduação em Geologia Sedimentar, Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo, Tese de Doutorado (Inédita). 2 volumes. 79p.
- MARASCO, S.A.; SOUZA, P.A.; PIRES, F.A. 1993. Ocorrência de paleomicroplâncton marinho (Acritarcha) associado a ictiofósseis na base do Membro Taquaral, Formação Iratí (Permiano Superior da bacia do Paraná), região de Itapetininga, Estado de São Paulo. In: XIII CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA E I SIMPÓSIO PALEONTOLÓGICO DO CONE SUL, São Leopoldo, RS. Sociedade Brasileira de Paleontologia, UNISINOS, *Boletim de Resumos*. 60.
- MARQUES-TOIGO, M. 1991. Palynobiostratigraphy of the southern Brazilian Neopaleozoic Gondwana sequence. In: VII INTERNATIONAL GONDWANA SYMPOSIUM. Proceedings, São Paulo. 503-515.
- MARTILL D.M. & HARPER L. 1990. An application of critical point drying to the comparison of modern and fossilized soft tissue of fishes. *Palaeontology*. 33(2). 423-428.
- MATOS, S.L.F.; YAMAMOTO, J.K.; RICCOMINI, C.; HACHIRO, J. & TASSINARI, C.C.G.. 2001. Absolute dating of Permian ash-fall in the Rio Bonito Formation, Paraná Basin. *Gondwana Research*, 4:421-426.
- MEDEIROS, R.A. 1993. Transgressões e regressões cíclicas e a origem das formações do Rio Bonito e Palermo da Bacia do Paraná. In: I SIMPÓSIO DE CRONOESTRATIGRAFIA DA BACIA DO PARANÁ. Rio Claro, FUNDUNESP. *Boletim de Resumos*: 44-49.
- MEDEIROS, R.A. & THOMAZ FILHO, A. 1973. Fácies e ambientes deposicionais de Formação Rio Bonito. XXVII. In: XXVII CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, Aracaju (SE). *Anais...* 3: 3-32.
- MENDES, J.C. & ROCHA-CAMPOS, A. C. 1963. Comentários sobre a "Viagem Mineralógica de José Bonifácio de Andrada e Silva e Martim Francisco Ribeiro de Andrada". In: FALCÃO, E. C. (EDS) *Obras Científicas, Políticas e Sociais de José Bonifácio de Andrada e Silva*, (1): 563-565.
- MEZZALIRA, S. 1980. Bioestratigrafia do Grupo Passa Dois no Estado de São Paulo. *Revista do Instituto Geológico*, São Paulo. 1(1): 39-43.
- MEZZALIRA, S. 1989. *Os fósseis do Estado de São Paulo*. 2 ed. ver. atual. São Paulo, Secretaria do Meio Ambiente, Instituto Geológico. Série Pesquisa. 142p.
- MEZZALIRA, S. 2000. Os fósseis do Estado de São Paulo. Parte II. Período 1987 (parcial) – 1996. São Paulo, Instituto Geológico. *Boletim do Instituto Geológico*. 15: 70p.

- MEZZALIRA, S. & MARTINS-NETO, R.G. 1992. Novos crustáceos paleozóicos do Estado de São Paulo com descrição de novas taxa. *Acta Geológica Leopoldensia. Estudos Tecnológicos*. São Leopoldo. 15(36):49-65.
- MILLER, W. D. 1981. Cladodont shark teeth from Utah. *Paleontological Notes. Journal of Paleontology*. 55(4): p.894 - 895.
- MOCHIZUKI, A. H. 2001. Arquitetura Estratigráfica e reservatórios do Grupo Guatá (Eopermiano) na margem aflorante leste de São Paulo. Monografia de Trabalho de Formatura (Inédito). UNESP-ANP. Rio Claro. SP. 41p.
- MOY-THOMAS, J. A. & MILES, R. 1971. *Palaeozoic Fishes*. Saunders, Philadelphia. 259 p.
- MURRY, P.A. 1981. A new species of freshwater hybodont from The Dockum Group (Triassic) of Texas. *Journal of Paleontology*. 55(3): 603-607.
- MUSSA, D. 2000. Paleobotânica. In: CARVALHO, I. S. (eds.) *Paleontologia*. Rio de Janeiro, Editora Interciência. 231-326.
- MUSSA, D. CARVALHO, R.G. & SANTOS, P.R. 1980. Estudo estratigráfico e Paleoecológico em Ocorrências Fossilíferas da Formação Irati, Estado de São Paulo, Brasil. *Boletim do IG/USP*. 11: 31-189
- NELSON, J. 1994. *Fishes of the World*. 3rd edition. John Wiley & Sons. 600p.
- NORTHFLEET, A.A.; MEDEIROS, R.A. & MUHLMANN, H. 1969. Reavaliação dos dados geológicos da Bacia do Paraná, Boletim Tecnológico da Petrobrás, 12(3): 231-343.
- OLIVEIRA, E. P. 1940. História da pesquisa do petróleo no Brasil. Ministério da Agricultura. 15: 1-208.
- PARKER, S. 1990. Peixes. *Aventura Visual*. A Dorling Kindersley Book. Museu de História Natural de Londres. 64p.
- PABIAN, R. K. 2006. Fish fossils from the Late Pennsylvanian and Early Permian of Southeastern Nebraska. *Fossil Fish from Nebraska*. University of Nebraska-Lincoln. Retirado da internet disponível em <<http://csd.unl.edu/>>
- PARRISH, W. C. 1978. Paleoenvironmental analysis of a Lower Permian bonebed and adjacent sediments, Wichita County, Texas. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 24(3):209-237
- PEREZ, M. A. & MALABARBA, M.C.S.L. 2002. A Triassic freshwater fish fauna from the Paraná Basin, in southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 4:27-33
- PERINOTTO, J.A. & FÚLFARO, V.J. 1993. Possibilidades de fatiamento cronoestratigráfico da Formação Palermo e sua extensão no Estado de São Paulo. In: I SIMPÓSIO DE CRONOESTRATIGRAFIA DA BACIA DO PARANÁ. Rio Claro, FUNDUNESP. *Boletim de Resumos*: 57-58.
- PETRI, S. 1964. Grupo Tubarão. *Boletim do Instituto Geográfico e Geológico*. 41: 56-63.
- PETRI, S. & FULFARO, V.J. 1983. *Geologia do Brasil (Fanerozóico)*. TAQ-EDUSP, São Paulo: 631p.
- PIRES, F.A. & PETRI, S. 1993. Estratigrafia da Bacia do Paraná (Carbonífero Superior – Triássico Inferior) no Estado de São Paulo. In: I SIMPÓSIO DE CRONOESTRATIGRAFIA DA BACIA DO PARANÁ. Rio Claro, FUNDUNESP. *Boletim de Resumos*: 60-61.
- POPLIN, C.M. & LUND, R. 2002. Two Carboniferous fine-eyed palaeoniscoids (Pisces, Actinopterygii) from Bear Gulch (USA). *Journal of Paleontology*, 76(6):1014-1028.
- PRICE, L. I. 1948. Um anfíbio labirintodonte da Formação Pedra do Fogo, Estado do Maranhão. *Boletim do DNPM/DGM*. 124:7-33.

- RAGONHA, E.W. 1978. Chondrichthyes do Membro Taquaral (Formação Irati) no Estado de São Paulo. Dissertação de Mestrado (Inédita). São Paulo. IGc-USP, 65p.
- RAGONHA, E.W. 1984. Taxionomia de dentes e espinhos isolados de Xenacanthodii (Chondrichthyes, Elasmobranchii) da Formação Corumbataí. Considerações cronológicas e paleoambientais. Programa de Pós-Graduação, Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo, Tese de Doutorado (Inédita), 166p.
- RAGONHA, E. W. 1985. Um Palaeonisciforme da Formação Irati, Estado de São Paulo. Rio de Janeiro. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 57(1):118.
- RAGONHA, E. W. 1989. Placas dentárias de Dipnoi no Grupo Passa Dois (P – Tr) da Bacia do Paraná. Apreciações ambientais, climáticas, cronológicas e estratigráficas. In: XI CONGRESSO BRASILEIRO PALEONTOLOGIA. Curitiba. *Anais...* 1: 195-206.
- RAGONHA, E. W. 1991. Peixes pulmonados triássicos de Rio Claro, Estado de São Paulo. In: XII CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA. São Paulo, SBP. *Boletim de Resumos*: 18.
- RAGONHA, E.W. & SILVA SANTOS, R. 1987. Nova classificação de *Dentalium florencei* Moraes Rego, 1936 (Mollusca, Scaphopoda) para *Hybodus* (Chondichthyes, Elasmobranchii). In: X CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA. Rio de Janeiro. SBP. *Anais...*, 1-6.
- RICCOMINI, C. 1992. Estilos Estruturais da região do Domo de Pitanga, Bacia do Paraná, SP. *Boletim do IG-USP*, Publicação Especial. 12:93-94.
- RICCOMINI, C.; SANT'ANNA, L.G. & COIMBRA, A.M. 1997. Sílica microcristalina (Trípoli) em rochas sedimentares permianas do flanco leste da bacia do Paraná, Estado de São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Geociências*. 27(4): 395-402.
- RICHTER, M. 1980. Ultra-estrutura de dentes de Paleoniscídeos (Pisces) do Grupo Passa Dois, RS, Brasil. *Iheringia, Série Geologia*., Porto Alegre. (8):131-145.
- RICHTER, M. 1985. Situação da Pesquisa Paleoiictiológica no Paleozóico Brasileiro. In: *Coletânea de Trabalhos Paleontológicos. DNPM, Série Geologia. Seção de Paleontologia e Estratigrafia*. Brasília. 2(27):105-110.
- RICHTER, M. 2002. A ray-finned fish (Osteichthyes) from the Late Permian of the State of Santa Catarina (Paraná Basin), Southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*. 3: 56-61.
- RICHTER, M. 2005. A new xenacanthid shark (Chondrichthyes) from the Teresina Formation, Permian of the Paraná Basin, Southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*. 8(2):149-158.
- RICHTER, M.; PICCOLI, A.M.M.; LIMA, M.C.S. 1985. Variação morfológica de restos de paleoniscídeos (Pisces) no Permiano da Bacia do Paraná. In: *Coletânea de Trabalhos Paleontológicos. DNPM, Série Geologia. Seção de Paleontologia e Estratigrafia*. Brasília. 2(27):111-122.
- RICHTER, M.; VIANA, M.S.S. & MALABARBA, M.C.S.L. 2004. Agnatos e Peixes. In: CARVALHO, I. S. (eds.) *Paleontologia*. Rio de Janeiro, Editora Interciência, (1) 41:733-761.
- ROCEK, Z. & RAGE, J.C. 1994. The presumed amphibian foot print *Notopus petri* from the Devonian: a possible starfish trace fossil. *Lethaia*, 27(3): 241-244.
- ROCHA-CAMPOS, A.C. 1967. The Tubarão Group in the Brazilian portion of the Paraná Basin. In: BIGARELLA, J.J.; DECKER, R.D.; PINTO, I.D. (eds.), *Problems in Brazilian Gondwana Geology*, Instituto de Geologia, Universidade Federal do Paraná, p.27-102.

- ROCHA-CAMPOS, A.C. 2000a. Rocha moutonnée de Salto, SP. In: SCHOBENHAUS, C.; CAMPOS, D.A.; QUEIROZ, E.T.; WINGE, M.; BERBERT-BORN, M. (eds.) *Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil*. Retirado da internet disponível em <<http://www.unb.br/ig/sigep/sitio021/sitio021.htm>>
- ROCHA-CAMPOS, A.C. 2000b. Varvito de Itu, SP. In: SCHOBENHAUS, C.; CAMPOS, D.A.; QUEIROZ, E.T.; WINGE, M.; BERBERT-BORN, M. (eds.) *Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil*. Retirado da internet disponível em <<http://www.unb.br/ig/sigep/sitio062/sitio062.htm>>
- ROSLER, O.; CHRISTOPHE DA SILVA, J.C.; DINIZ, M.; TABACH, R. 1985. Coprólitos da localidade de Rio Preto, PR, em sedimentos da Formação Serra Alta. In: *Coletânea de Trabalhos Paleontológicos. DNPM, Série Geologia. Seção de Paleontologia e Estratigrafia*. Brasília. 2(27):123-127.
- SANTOS, R. V.; SOUZA, P. A. ALVARENGA, C.J.S.; DANTAS, E.L.; PIMENTEL, E.L.; OLIVEIRA, C.G.; ARAÚJO, L.M. 2006. Shrimp U-Pb Zircon Dating and Palynology of Bentonitic Layers from the Permian Irati Formation Parana Basin, Brazil. *Gondwana Research*. 9:456-463.
- SCHAEFFER, B. 1952. The Triassic Coelacanth Fish *Diplurus*, with observations on the evolution of the Coelacanthini. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 99(2):25-78.
- SCHAEFFER, B. & DALQUEST, W. W. 1978. A Palaeonisciform Braincase from the Permian of Texas, With comments on cranial fissures and the posterior myodome. *American Museum Novitates*. 2658: 1-15
- SCHNEIDER, R.L.; MUHLMANN, H.E.; MEDEIROS, R. A., DAEMON, R.F. & NOGUEIRA, A.A. 1974. Revisão estratigráfica da Bacia do Paraná. In: XVIII CONGRESSO DE GEOLOGIA. Porto Alegre. Porto Alegre. SBG. *Anais...*1: 59-68.
- SCHULTZE, H. P. & BARDACK, D. 1987. Diversity and size changes in palaeonisciform fishes (Actinopterygii, Pisces) from the Pennsylvanian Mazon Creek Fauna, Illinois, U.S.A. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 7(1):1-23.
- SILVA SANTOS, R. 1946, Duas novas formas de elasmobranquios do Paleozóico do Meio Norte do Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 18(4):281-285.
- SILVA SANTOS, R. 1947, Um *Ctenacanthus* do Gondwana Brasileiro. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 19(4):282-284.
- SILVA SANTOS, R. 1967. Sobre um cladodontídeo do Carbonífero do Rio Parauarí, Amazonas. *Atas do simpósio sobre a Biota Amazônica*. (1):425-430.
- SILVA SANTOS, R. 1990. Paleoictiofauna da Formação Pedra do Fogo, Nordeste do Brasil: Holocephali – Petalodontidae. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. 62(4): 347-355.
- SILVA SANTOS, R. 1991. Paleonisciformes da Estado de São Paulo. In: XII CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA. IG-USP. São Paulo. *Boletim de Resumos*. 11.
- SILVA SANTOS, R. & SALGADO, M. S. 1970, Um Espinho de *Xenacanthus* do Carbonífero do Estado do Maranhão. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 42(2):5-9.
- SOARES, P.C. 1972. O limite glacial/pós-glacial do Grupo Tubarão no Estado de São Paulo. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 44(suplemento):333-342.
- SOARES, P.C. & LANDIM, P.M.B. 1973. Aspectos regionais da estratigrafia da bacia do Paraná no seu flanco nordeste. In: XXVII CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, Aracaju (SE). *Anais...* 1: 243-256.

- SOUZA, P.A. & MARQUES-TOIGO, M. 2003. An overview on the palynostratigraphy of the Upper Paleozoic Brazilian Paraná Basin. *Revista Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 5:205-214.
- STEVAUX, J.C.; SOUZA-FILHO, E. E. & FÚLFARO, V.J. 1986. Trato deposicional da Formação Tatuí (P) na área aflorante do NE da Bacia do Paraná, Estado de São Paulo. *In: XXXIV CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, GOIÂNIA. SBG. Anais...* 1: 219-229.
- TOLEDO, C. E. V. 2001. Análise paleoictiológica da Formação Corumbataí na Região de Rio Claro, Estado de São Paulo. Dissertação de Mestrado (Inédita). Instituto de Geociências e Ciências Exatas da UNESP, Rio Claro. 146p.
- TOLEDO, C. E. V.; BERTINI, R. J.; SANTUCCI, R.M. 2005. Nota preliminar sobre uma nova ocorrência de Xenacanthiformes na Formação Irati do Estado de São Paulo, Grupo Passa Dois, Permiano da Bacia do Paraná. *In: XIX CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA E VI CONGRESSO LATINO AMERICANO DE PALEONTOLOGIA. Aracaju, Sergipe Boletim de Resumos. Publicado em CD Room.*
- TOLEDO, C.E.V.; BRITO, P.M.M. & BERTINI, R.J. 1997. Chronological meaning about the presence of petalodonts (Holocephali incertae sedis) in the Corumbataí Formation of São Paulo State (Brazil). *In: XV CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, São Pedro, SP. Boletim de Resumos.* 80
- TURNER, S. & MILLER, R. F. 2005. New Ideas About Old Sharks. *American Scientist*. 93: 244-252.
- VILELA, C.G. 2000. Foraminíferos *In: CARVALHO. I. S. (eds) Paleontologia. Rio de Janeiro, Editora Interciência.* 157-183.
- VOORHIES, M. R. 1969. Taphonomy and population dynamics of an Pliocene vertebrate fauna, Knox County, Nebraska. *Contributions Geological University Wyoming Special.* 16:661-672.
- WALKER, R. G. & JAMES, N.P. 1992. *Facies Models – response to sea level change.* Geological Association of Canada, 409p.
- WASHBURNE, C. W. 1930. Petroleum geology of the State of São Paulo – Brazil. São Paulo, *Boletim da Comissão Geográfica e Geológica do Estado de São Paulo*, 22: 282p.
- WHITE, I. C. 1908. Relatório sobre as Coal Measures e rochas associadas do sul do Brasil. *In: COMISSÃO ESTADUAL DAS MINAS DE CARVÃO DE PEDRA DO BRASIL. Relatório Final.* 617p.
- WILLIAMS, M. E. 1998. A new specimen of *Tamiobatis vetustus* (Chondrichthyes, Ctenacantoidea) from the late Devonian Cleveland Shale of Ohio. *Journal Vertebrate Paleontology*. 18(2): 251-260.
- WPS. 2002. Paleozoic Shark Teeth. World Paleontological Society. Retirado da internet disponível em <<http://www.geocities.com/atrypa/index.html>>
- WÜRDIG-MACIEL, N.L. 1975 Ichtiodontes e Ichtiodorulitos (Pisces) da Formação Estrada Nova e sua aplicação na estratigrafia do Grupo Passa Dois. *Pesquisas, UFRGS*, 5: 85p.
- ZALÁN, P.V.; WOLFF, S.; CONCEIÇÃO, J.C.; MARQUES, A.; ASTOLFI, M.A.M.; VIEIRA, I.S.; APPI, V.T. 1990. Bacia do Paraná. *In: Origem e evolução de Bacias Sedimentares. Petrobrás, Rio de Janeiro:*135-164.

Anexo 1
LISTA DE ESPÉCIMES

Relação dos principais espécimes de fósseis vertebrados examinados e utilizados durante o desenvolvimento da pesquisa

Instituição	Táxon	Procedência	Unidade geológica	Idade	Número de registro
IGc/USP	<i>Cladodus</i> 1	Rio Claro, Afloramento 1	Transição Tatuí - Irati	Eopermiano	GP/2E-5918
IGc/USP	<i>Cladodus</i> 2	Rio Claro, Afloramento 1	Transição Tatuí – Irati	Eopermiano	GP/2E-5919
IGc/USP	<i>Cladodus</i> 2	Rio Claro, Afloramento 1	Transição Tatuí – Irati	Eopermiano	GP/2E-5920
IGc/USP	<i>Itapyrodus punctatus</i>	Rio Claro, Afloramento 1	Transição Tatuí – Irati	Eopermiano	GP/2E-3756
IGc/USP	<i>Itapyrodus punctatus</i>	Rio Claro, Afloramento 3	Transição Tatuí – Irati	Eopermiano	GP/2E-5921A
IGc/USP	<i>Itapyrodus punctatus</i>	Rio Claro, Afloramento 3	Transição Tatuí – Irati	Eopermiano	GP/2E-5921B
IGc/USP	<i>Itapyrodus punctatus</i>	Rio Claro, Afloramento 1	Transição Tatuí – Irati	Eopermiano	GP/2E-5922
IGc/USP	<i>Itapyrodus punctatus</i>	Rio Claro, Afloramento 1	Transição Tatuí – Irati	Eopermiano	GP/2E-5923
IGc/USP	<i>Itapyrodus punctatus</i>	Rio Claro, Afloramento 1	Transição Tatuí – Irati	Eopermiano	GP/2E-5924
IGc/USP	<i>Itapyrodus punctatus</i>	Rio Claro, Afloramento 1	Transição Tatuí – Irati	Eopermiano	GP/2E-5925
IGc/USP	<i>Itapyrodus punctatus</i>	Rio Claro, Afloramento 1	Transição Tatuí – Irati	Eopermiano	GP/2E-5926
IGc/USP	<i>Itapyrodus punctatus</i>	Rio Claro, Afloramento 1	Transição Tatuí – Irati	Eopermiano	GP/2E-5927
IGc/USP	<i>Itapyrodus punctatus</i>	Rio Claro, Afloramento 1	Transição Tatuí – Irati	Eopermiano	GP/2E-5928
IGc/USP	Petalodonte indeterminado	Rio Claro, Afloramento 1	Transição Tatuí – Irati	Eopermiano	GP/2E-5929
IGc/USP	<i>Pleuracanthus albuquerquei</i>	Rio Claro, Afloramento 1	Transição Tatuí – Irati	Eopermiano	GP/2E-3752
IGc/USP	<i>Pleuracanthus albuquerquei</i>	Rio Claro, Afloramento 1	Transição Tatuí – Irati	Eopermiano	GP/2E-3753
IGc/USP	<i>Pleuracanthus albuquerquei</i>	Rio Claro, Afloramento 1	Transição Tatuí – Irati	Eopermiano	GP/2E-3754
IGc/USP	<i>Pleuracanthus albuquerquei</i>	Rio Claro, Afloramento 1	Transição Tatuí – Irati	Eopermiano	GP/2E-5930
IGc/USP	<i>Pleuracanthus albuquerquei</i>	Rio Claro, Afloramento 1	Transição Tatuí – Irati	Eopermiano	GP/2E-5931
IGc/USP	<i>Pleuracanthus albuquerquei</i>	Rio Claro, Afloramento 1	Transição Tatuí – Irati	Eopermiano	GP/2E-5932
IGc/USP	<i>Sphenacanthus</i>	Rio Claro, Afloramento 1	Transição Tatuí – Irati	Eopermiano	GP/2E-3756
IGc/USP	<i>Orodus</i>	Rio Claro, Afloramento 1	Transição Tatuí – Irati	Eopermiano	GP/2E-3750
IGc/USP	<i>Orodus</i>	Rio Claro, Afloramento 1	Transição Tatuí – Irati	Eopermiano	GP/2E- 3751
IGc/USP	<i>Orodus</i>	Rio Claro, Afloramento 1	Transição Tatuí – Irati	Eopermiano	GP/2E-5933
IGc/USP	Chondrichthyes indeterminado	Rio Claro, Afloramento 2	Transição Tatuí - Irati	Eopermiano	GP/2E-5934
IGc/USP	Escama indeterminada de Chondrichthyes ?	Rio Claro, Afloramento 3	Transição Tatuí - Irati	Eopermiano	GP/2E-5935A
IGc/USP	Dentário de Paleonisciformes	Rio Claro, Afloramento 1	Transição Tatuí – Irati	Eopermiano	GP/2E-3761
IGc/USP	Dentes de Paleonisciformes	Rio Claro, Afloramento 1	Transição Tatuí – Irati	Eopermiano	GP/2E-5936
IGc/USP	Dente de Paleonisciformes	Rio Claro, Afloramento 1	Transição Tatuí – Irati	Eopermiano	GP/2E-5937
IGc/USP	Dente de Paleonisciformes	Rio Claro, Afloramento 1	Transição Tatuí – Irati	Eopermiano	GP/2E-5938
IGc/USP	Escama de Paleonisciformes	Rio Claro, Afloramento 1	Transição Tatuí – Irati	Eopermiano	GP/2E-5939
IGc/USP	Escama de Paleonisciformes	Rio Claro, Afloramento 1	Transição Tatuí - Irati	Eopermiano	GP/2E-5940
IGc/USP	Ictiodonte de fuste lisa de Paleonisciformes	Rio Claro, Afloramento 1	Transição Tatuí – Irati	Eopermiano	GP/2E-5941

IGc/USP	Ictiodonte de fuste lisa de Paleonisciformes	Rio Claro, Afloramento 2	Transição Tatuí – Irati	Eopermiano	GP/2E-5942
IGc/USP	Ictiodonte de fuste lisa de Paleonisciformes	Rio Claro, Afloramento 3	Transição Tatuí – Irati	Eopermiano	GP/2E-5943
IGc/USP	Ictiodonte reto de fuste costelada de Paleonisciformes	Rio Claro, Afloramento 1	Transição Tatuí - Irati	Eopermiano	GP/2E-5944
IGc/USP	Ictiodonte reto de fuste costelada de Paleonisciformes	Rio Claro, Afloramento 1	Transição Tatuí – Irati	Eopermiano	GP/2E-5945
IGc/USP	Ictiodonte reto de fuste costelada de Paleonisciformes	Rio Claro, Afloramento 2	Transição Tatuí – Irati	Eopermiano	GP/2E-5946
IGc/USP	Ictiodonte reto de fuste costelada de Paleonisciformes	Rio Claro, Afloramento 3	Transição Tatuí – Irati	Eopermiano	GP/2E-5935B
IGc/USP	Ictiodonte reto de fuste costelada de Paleonisciformes	Rio Claro, Afloramento 4	Transição Tatuí - Irati	Eopermiano	GP/2E-5947
IGc/USP	Ictiodonte reto de fuste costelada de Paleonisciformes	Rio Claro, Afloramento 4	Transição Tatuí - Irati	Eopermiano	GP/2E-5948
IGc/USP	Ictiodonte curvo de Paleonisciformes	Rio Claro, Afloramento 1	Transição Tatuí – Irati	Eopermiano	GP/2E-5949
IGc/USP	Ictiodonte curvo de Paleonisciformes	Rio Claro, Afloramento 1	Transição Tatuí – Irati	Eopermiano	GP/2E-5950
IGc/USP	Ictiodonte curvo de Paleonisciformes	Rio Claro, Afloramento 1	Transição Tatuí – Irati	Eopermiano	GP/2E-5951
IGc/USP	Ictiodonte curvo de Paleonisciformes	Rio Claro, Afloramento 4	Transição Tatuí - Irati	Eopermiano	GP/2E-5952
IGc/USP	Escama de Paleonisciformes	Rio Claro, Afloramento 1	Transição Tatuí – Irati	Eopermiano	GP/2E-3757
IGc/USP	Escama de Paleonisciformes	Rio Claro, Afloramento 1	Transição Tatuí – Irati	Eopermiano	GP/2E-3758
IGc/USP	Escama de Paleonisciformes	Rio Claro, Afloramento 1	Transição Tatuí – Irati	Eopermiano	GP/2E-3759
IGc/USP	Escama de Paleonisciformes	Rio Claro, Afloramento 1	Transição Tatuí - Irati	Eopermiano	GP/2E-3760
IGc/USP	Escama de Paleonisciformes	Rio Claro, Afloramento 2	Transição Tatuí – Irati	Eopermiano	GP/2E-5953
IGc/USP	Escama de Paleonisciformes	Rio Claro, Afloramento 1	Transição Tatuí – Irati	Eopermiano	GP/2E-5954
IGc/USP	Escama de Paleonisciformes	Rio Claro, Afloramento 1	Transição Tatuí - Irati	Eopermiano	GP/2E-5955
IGc/USP	Escama de Paleonisciformes	Rio Claro, Afloramento 1	Transição Tatuí – Irati	Eopermiano	GP/2E-5956
IGc/USP	Escama de Paleonisciformes	Rio Claro, Afloramento 1	Transição Tatuí – Irati	Eopermiano	GP/2E-5957
IGc/USP	Escama de Paleonisciformes	Rio Claro, Afloramento 1	Transição Tatuí - Irati	Eopermiano	GP/2E-5958
IGc/USP	Escama de Paleonisciformes	Rio Claro, Afloramento 1	Transição Tatuí – Irati	Eopermiano	GP/2E-5959
IGc/USP	Escama de Paleonisciformes	Rio Claro, Afloramento 1	Transição Tatuí – Irati	Eopermiano	GP/2E-5960
IGc/USP	Escama de Paleonisciformes	Rio Claro, Afloramento 1	Transição Tatuí - Irati	Eopermiano	GP/2E-5961
IGc/USP	Escama de Paleonisciformes	Rio Claro, Afloramento 1	Transição Tatuí – Irati	Eopermiano	GP/2E-5962
IGc/USP	Escama de Paleonisciformes	Rio Claro, Afloramento 1	Transição Tatuí – Irati	Eopermiano	GP/2E-5963
IGc/USP	Escama de Paleonisciformes	Rio Claro, Afloramento 1	Transição Tatuí - Irati	Eopermiano	GP/2E-5964
IGc/USP	Escama de Actinistia	Rio Claro, Afloramento 4	Formação Tatuí	Eopermiano	GP/2E-5965
IGc/USP	Escama de Actinistia	Rio Claro, Afloramento 1	Transição Tatuí – Irati	Eopermiano	GP/2E-5966
IGc/USP	Escama de Actinistia	Rio Claro, Afloramento 1	Transição Tatuí - Irati	Eopermiano	GP/2E-5967
IGc/USP	Escama de Actinistia	Rio Claro, Afloramento 1	Transição Tatuí - Irati	Eopermiano	GP/2E-5968
IGc/USP	Escama de Actinistia	Rio Claro, Afloramento 1	Formação Irati	Eopermiano	GP/2E-5969
IGc/USP	Escama de Actinistia	Rio Claro, Afloramento 1	Formação Irati	Eopermiano	GP/2E-5970

IGc/USP	Dente labirintodonte	Rio Claro, Afloramento 1	Transição Tatuí - Irati	Eopermiano	GP/2E-3762
IGc/USP	Fragmento mandibular labirintodonte	Rio Claro, Afloramento 1	Transição Tatuí - Irati	Eopermiano	GP/2E-5971
IGc/USP	Dente fragmentado	Rio Claro, Afloramento 1	Transição Tatuí - Irati	Eopermiano	GP/2E-5972
IGc/USP	Dente de Paleonisciformes	Rio Claro, Afloramento 1	Transição Tatuí - Irati	Eopermiano	GP/2E-5973