



Laboratório de Paleontologia

Departamento de Biologia, FFCLRP



Vertebrados permianos da Serra do Cadeado (Formação Rio do Rasto),
Paraná: prospecção, coleta, filogenia e bioestratigrafia

Coordenador: Max C. Langer



Relatório referente a projeto de pesquisa
Edital MCT/CNPq 14/2008 “Universal” (Faixa A)
Nº Processo: **474389/2008-1**

Ribeirão Preto-SP

Dezembro, 2010

Durante a vigência do “Projeto de Pesquisa” em questão (12/2008 – 12/2010) foram realizados quatro (04) trabalhos de campo para a região da Serra do Cadeado, Paraná. Parte do material coletado foi preparado, identificado e catalogado na coleção do LPRP (Laboratório de Paleontologia, FFCLRP-USP). Juntamente com a defesa de duas (02) dissertações de mestrado, com base em fósseis da região, e na elaboração e publicação de artigos e resumos apresentados em congressos, estes se constituem nos principais resultados destes dois anos de pesquisa financiados pelo **CNPq**. Primando pela objetividade, o presente relatório está organizado de forma a apresentar tais resultados com base no esquema abaixo, que segue detalhado nas páginas seguintes.

1 - Atividades de prospecção e coleta.....	03
1.1 - Detalhamento dos trabalhos de campo.....	03
1.2 - Fósseis coletados e seus desdobramentos.....	07
1.2.1 - Temnospondyli.....	07
1.2.2 - Possível Trilobita.....	12
1.2.3 - Elasmobranchii.....	14
1.2.4 - Palaeonisciformes.....	17
2 - Publicações.....	20
2.1 - Trabalhos completos publicados e em elaboração.....	20
2.2 - Resumos apresentados em congressos.....	20
3 - Dissertações de Mestrado defendidas.....	27
3.1 - Sumário dos resultados de Eltink (2009).....	27
3.2 - Sumário dos resultados de Laurini (2010)	68
4 - Sumário dos resultados.....	90
5 - Referências bibliográficas.....	91

1 – ATIVIDADES DE PROSPECÇÃO E COLETA

1.1 – Detalhamento dos trabalhos de campo

Trabalho de Campo I (04 a 09 de Maio de 2009)

Equipe: Max C. Langer (coordenador), Jonathas S. Bittencourt, Estevan E. Nogueira e Carolina R. Laurini.

Financiamento: Diárias de R\$ 80,00 foram requisitados para os três alunos (JSB, EEN e CRL), totalizando R\$ 1.440,00; Custo do aluguel de veículo = R\$ 1.554,00.

Sumário das atividades:

Dia 1 (04/05/2009): Saída de Ribeirão Preto (10h00min) e chegada em Mauá da Serra (18h00min).

Dia 2 (05/05/2009): Prospecção ao longo da Rodovia BR-376, coleta na localidade “Monjolo” (Fig. 4; “Projeto de Pesquisa”).

Dia 3 (06/05/2009): Prospecção ao longo da Ferrovia EFCP, coleta nas localidades “Tubarão” e “Fogueira” (Fig. 4; “Projeto de Pesquisa”).

Dia 4 (07/05/2009): Prospecção ao longo da Ferrovia EFCP, coleta nas localidades “Tubarão” e “Fogueira” (Fig. 4; “Projeto de Pesquisa”).

Dia 5 (08/05/2009): Prospecção ao longo da Ferrovia EFCP, coleta na localidade “Paredão” (Fig. 4; “Projeto de Pesquisa”).

Dia 6 (09/05/2009): Saída de Mauá da Serra (08h00min) e chegada em Rib. Preto (16h00min).

Material coletado (detalhamento no item 1.2):

- 1 - Restos fragmentários de “anfíbios” temnospôndilos;
- 2 - Restos de “tubarões” Hybodontiformes, incluindo espinhos cefálicos e denticulos articulados.

Trabalho de Campo II (15 a 20 de Junho de 2009)

Equipe: Max C. Langer (coordenador), Jonathas S. Bittencourt, Estevan E. Nogueira, Carolina R. Laurini e outros alunos do Programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada (FFCLP-USP).

Financiamento: Diárias de R\$ 80,00 foram requisitados para três alunos (JSB, EEN e CRL), totalizando R\$ 1.440,00; Custo do aluguel de veículo foi coberto pelo programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada da FFCLRP-USP, uma vez que outros alunos do programa participaram do referido trabalho de campo, que foi parte integrante da disciplina “Sistemática Paleontológica e Macroevolução de Tetrápodos”, ministrada pelo coordenador do “Projeto”.

Sumário das atividades:

Dia 1 (15/06/2009): Saída de Ribeirão Preto (10h00min) e chegada em Mauá da Serra (18h00min).

Dia 2 (16/06/2009): Prospecção ao longo da Rodovia BR-376, coleta em localidade não previamente mencionada no “Projeto de Pesquisa” (vide detalhamento no item 1.2).

Dia 3 (17/06/2009): Prospecção ao longo da Rodovia BR-376, coleta em localidade não previamente mencionada no “Projeto de Pesquisa” (vide detalhamento no item 1.2).

Dia 4 (18/06/2009): Prospecção ao longo da Ferrovia EFCP, coleta na localidade “Paredão” (Fig. 4; “Projeto de Pesquisa”).

Dia 5 (19/06/2009): Prospecção ao longo da Ferrovia EFCP, coleta na localidade “Paredão” (Fig. 4; “Projeto de Pesquisa”).

Dia 6 (20/06/2009): Saída de Mauá da Serra (08h00min) e chegada em Ribeirão Preto (16h00min).

Material coletado (detalhamento no item 1.2):

- 1 – Restos fragmentários de “anfíbios” temnospôndilos;
- 2 – Impressão possivelmente atribuída á um Trilobita;
- 3 – Bivalves.

Trabalho de Campo III (22 a 29 de Julho de 2009)

Equipe: Max C. Langer (coordenador), Jonathas S. Bittencourt, Estevan E. Nogueira e Carolina R. Laurini.

Financiamento: Diárias de R\$ 80,00 foram requisitados para os três alunos (JSB, EEN e CRL), totalizando R\$ 1.920,00; Custo do aluguel de veículo = R\$ 2.240,00.

Sumário das atividades:

Dia 1 (22/07/2009): Saída de Ribeirão Preto (10h00min) e chegada em Mauá da Serra (18h00min).

Dia 2 (23/07/2009): Prospecção ao longo da Rodovia BR-376, coleta em localidade não previamente mencionada no “Projeto de Pesquisa” (vide detalhamento no item 1.2).

Dia 3 (24/07/2009): Prospecção ao longo da Rodovia BR-376, coleta na localidade “Monjolo” (Fig. 4; “Projeto de Pesquisa”).

Dia 4 (25/07/2009): Prospecção ao longo da Rodovia BR-376, coleta na localidade “Monjolo” (Fig. 4; “Projeto de Pesquisa”).

Dia 5 (26/07/2009): Prospecção ao longo da Rodovia BR-376, coleta na localidade “Monjolo” (Fig. 4; “Projeto de Pesquisa”).

Dia 6 (27/07/2009): Prospecção ao longo da Ferrovia EFCP, coleta nas localidades “Tubarão” e “Fogueira” (Fig. 4; “Projeto de Pesquisa”).

Dia 7 (28/07/2009): Prospecção ao longo da Ferrovia EFCP, coleta na localidade “Paredão” (Fig. 4; “Projeto de Pesquisa”).

Dia 8 (29/07/2009): Saída de Mauá da Serra (08h00min) e chegada em Ribeirão Preto (16h00min).

Material coletado (detalhamento no item 1.2):

- 1 – Restos fragmentários de “anfíbios” temnospôndilos;
- 2 – Vários restos de “peixes” Palaeonisciformes, alguns praticamente completos;
- 3 – Bivalves.

Trabalho de Campo IV (22 a 29 de Julho de 2009)

Equipe: Max C. Langer (coordenador), Jonathas S. Bittencourt, Estevan E. Nogueira e Carolina R. Laurini.

Financiamento: Pela restrição imposta quanto à porcentagem do total de custeio do projeto a ser empenhado em “diárias”, estas não foram pagas para os membros da equipe deste trabalho de campo, que financiaram suas atividades com verba própria; Custo do aluguel de veículo = R\$ 3.500,00.

Sumário das atividades:

Dia 1 (22/07/2009): Saída de Ribeirão Preto (10h00min) e chegada em Mauá da Serra (18h00min).

Dia 2 (23/07/2009): Prospecção ao longo da Rodovia BR-376, coleta em localidade não previamente mencionada no “Projeto de Pesquisa” (vide detalhamento no item 1.2).

Dia 3 (24/07/2009): Prospecção ao longo da Rodovia BR-376, coleta na localidade “Monjolo” (Fig. 4; “Projeto de Pesquisa”).

Dia 4 (25/07/2009): Prospecção ao longo da Rodovia BR-376, coleta na localidade “Monjolo” (Fig. 4; “Projeto de Pesquisa”).

Dia 5 (26/07/2009): Prospecção ao longo da Rodovia BR-376, coleta na localidade “Monjolo” (Fig. 4; “Projeto de Pesquisa”).

Dia 6 (27/07/2009): Prospecção ao longo da Ferrovia EFCP, coleta nas localidades “Tubarão” e “Fogueira” (Fig. 4; “Projeto de Pesquisa”).

Dia 7 (28/07/2009): Prospecção ao longo da Ferrovia EFCP, coleta na localidade “Paredão” (Fig. 4; “Projeto de Pesquisa”).

Dia 8 (29/07/2009): Saída de Mauá da Serra (08h00min) e chegada em Ribeirão Preto (16h00min).

Material coletado (detalhamento no item 1.2):

1 – Restos fragmentários de “anfíbios” temnospôndilos;

1.2 – Fósseis coletados e seus desdobramentos

1.2.1 - *Temnospondyli*

Os “anfíbios” temnospôndilos são amplamente conhecidos no Permiano da Bacia do Paraná, sendo aqueles da Formação Rio do Rasto na Serra do Cadeado os mais bem estudados (Barberena & Daemon 1974; Barberena 1998; Barberena & Dias 1998; Dias & Richter, 2002; Dias & Schultz, 2003). Durante os últimos cinco anos, o Laboratório de Paleontologia de Ribeirão Preto desenvolveu intensa atividade de campo em tal região, quando, juntamente com os “tubarões” fósseis, os temnospôndilos foram o grupo fóssil mais freqüentemente registrado. Parte deste material, coletado anteriormente à execução do “Projeto de Pesquisa” a que este relatório se refere, foi descrito na Dissertação de Mestrado de Estevan Eltink (detalhado no item 3.1), enquanto outros foram coletados ao longo dos dois anos do projeto.

Boa parte do material de temnospôndilos coletado ainda não foi preparada, contabilizando ao menos uma dezena de blocos de gesso ainda por serem abertos. Vários espécimes, entretanto, já foram preparados e preliminarmente identificados, dos quais se destacam:

- 1 – Crânio parcial, incluindo região occipital (Fig. 1), procedente da localidade “Tubarão”;
- 2 – Espécime juvenil, incluindo parte posterior do crânio e a região peitoral (Fig. 2), procedente da localidade “Monjolo”;
- 3 – Interclavícula isolada (Fig. 3), procedente da localidade “Paredão”;
- 4 – Fragmento portando dentes, possivelmente de um juvenil (Fig. 4), procedente da localidade “Paredão”.
- 5 – Fíbula e parte distal de fêmur (Figs. 5-6), procedentes da localidade “Paredão”.

Obs.: as localidades mencionadas estão detalhadas no “Projeto de Pesquisa”.

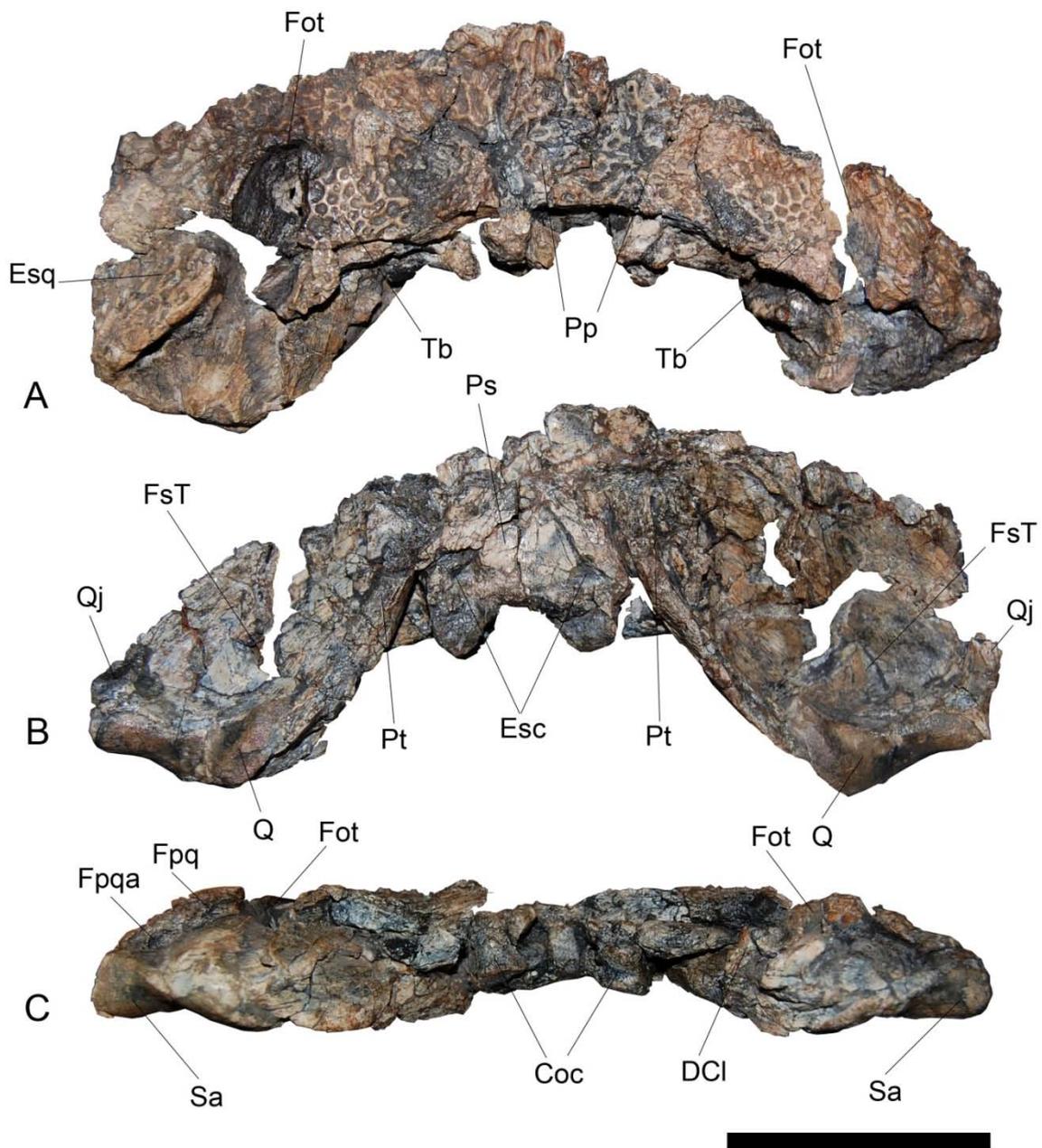


Figura 1 – Crânio parcial de temnospondilo, incluindo região occipital procedente da localidade “Tubarão”; em vista dorsal (A), ventral (B) e posterior (C). Coc, côndilo occipital; DeCI, dentes cladodontes; Esc, escavações semicirculares para inserção de musculatura vertebro-occipitais; Esq, esquamosal; Fot, fossa ótica (otic notch); FsT, fossa subtemporal; Fpq, foramen paraquadrado; Fpqa, foramen paraquadrado acessório; Pp, pós-parietal; Pt, pterigóide; Ps, paraesfenóide; Q, quadrado; Qj; quadradojugal; Sa, superfície articular, Tb, tabular. Escala: 5 cm.

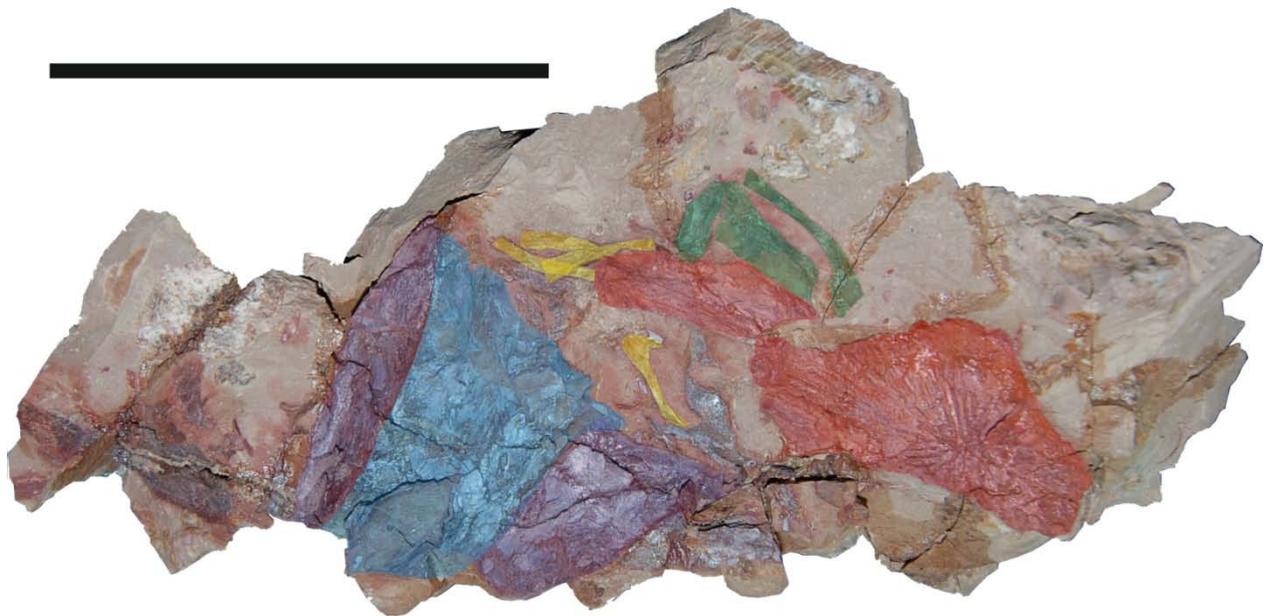
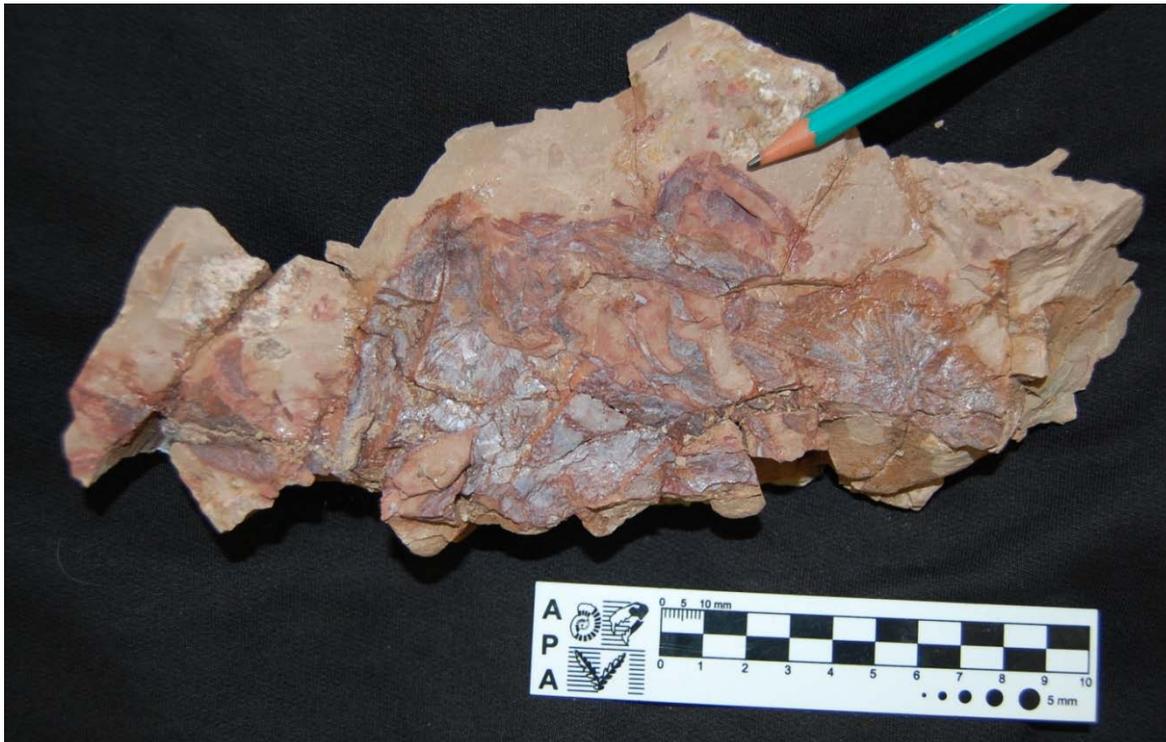


Figura 2 – Foto e foto esquematizada de espécime juvenil de temnospondilo, incluindo parte posterior do crânio e a região anterior do tronco, em vista ventral, procedente da localidade “Monjolo”; cores correspondem à: azul = parte posterior do crânio; roxo = parte posterior dos dois ramos mandibulares; amarelo = costelas; vermelho = cintura peitoral; verde = úmero, rádio e ulna esquerdos. Escala: 10 cm.



Figura 3 – Interclavícula de temnospondilo isolada (procedente da localidade “Paredão”).



Figura 4 – Fragmento portando dentes, possivelmente de um temnospondilo juvenil (procedente da localidade “Paredão”).

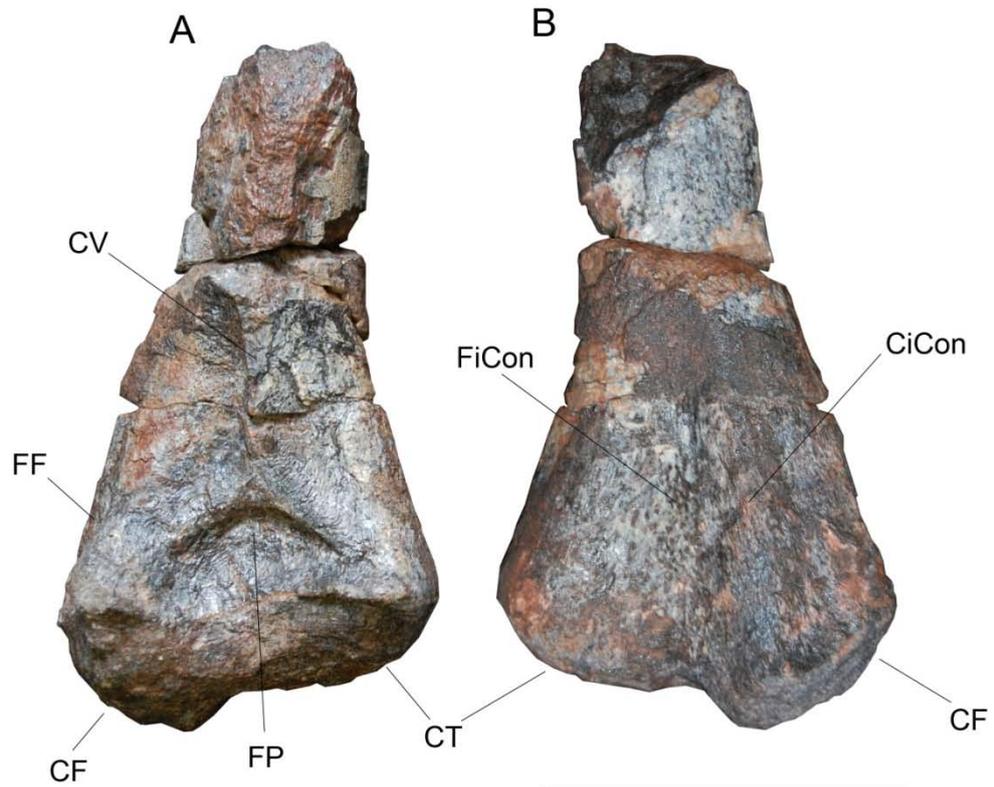


Figura 5 – Parte distal de fêmur de temnospondilo (procedente da localidade “Paredão”) em vista ventral (A) e dorsal (B). CF, côndilo fibular; CiCon, crista intercondilar; CT, côndilo tibial; CV, crista ventral; FF, fossa fibular; FiCom, fossa intercondilar; FP, fossa poplítea. Escala: 5 cm.

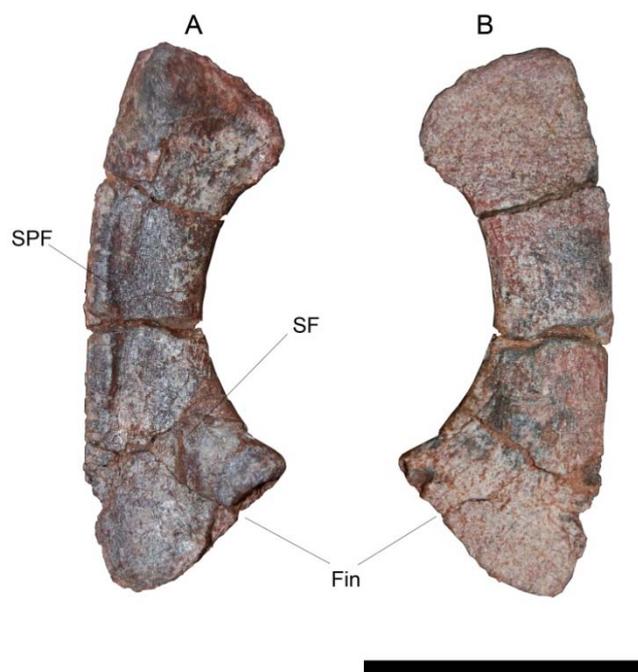


Figura 6 – Fibula de temnospondilo isolada (procedente da localidade “Paredão”), vista ventral (A) e dorsal (B). Fin, faceta intermedial; SF, sulco fibular; SPF, sulco posterior fibular. Escala = 5 cm.

A afinidade dos espécimes acima figurados a um dos dois táxons de “anfíbios” temnospôndilos da Serra do Cadeado (*Australerpeton cosgriffi* e “*Rastosuchus hammeri*”) não é possível dada à natureza incompleta dos mesmos. Tampouco, sua identificação como um Archegosauria ou Rhinesuchoidea, classificação esta com implicações bioestratigráficas e paleobiogeográficas (detalhado no item 3.1), é factível. O Crânio parcial (Fig. 1), entretanto, se encontra bem preservado, podendo subsidiar um trabalho descritivo no âmbito de uma Iniciação Científica. O mesmo pode se dizer do espécime juvenil (Fig. 2), que foi preservado em forte compressão dorsoventral. Este tipo de preservação é incomum para tetrápodos da Serra do Cadeado, e um estudo mais detalhado do mesmo pode revelar aspectos ainda inéditos acerca dos temnospôndilos da região.

1.2.2 – Possível Trilobita

Os trilobitas são artrópodes marinhos de distribuição paleozóica, não previamente registrados no Permiano da Bacia do Paraná (Ghilardi & Simões, 2007). O material em questão é relativamente fragmentário, incluindo apenas uma impressão que parece representar a parte central do céfalo, com a glabela e traços das suturas cefálicas (Fig. 7), mas se reveste de especial importância dado os desdobramentos paleoambientais por ele suscitados. Este procede de localidade não previamente especificada no “Projeto de Pesquisa”, e identificada durante o “Trabalho de Campo II”, ocasião em que o referido fóssil foi coletado. A localidade foi novamente visitada durante o “Trabalho de Campo III”, mas materiais adicionais de Trilobita não foram identificados. O afloramento se encontra na escavação de uma olaria na margem leste da Rodovia BR-376 (Fig. 8), cerca de um quilômetro ao norte da localidade de Bairro dos França (coordenadas: 24°05'17,6” S; 51°02'57,8” W).

Tal material procede de estratos atribuídos ao Membro Serrinha da Formação Rio do Rasto, que tem sido considerado de origem continental lacustre (Rohn 1988, 1994; Lavina, 1991). A identificação de um trilobita nestas camadas pode alterar significativamente as interpretações paleoambientais para tal unidade estratigráfica, indicando uma mais importante contribuição

marinha na gênese da mesma. O espécime se encontra atualmente em estudo no Laboratório de Paleontologia da UNESP *campus* Botucatu, sob os cuidados do Prof. Dr. Marcello G. Simões, e deve se reverter em publicações em médio prazo.

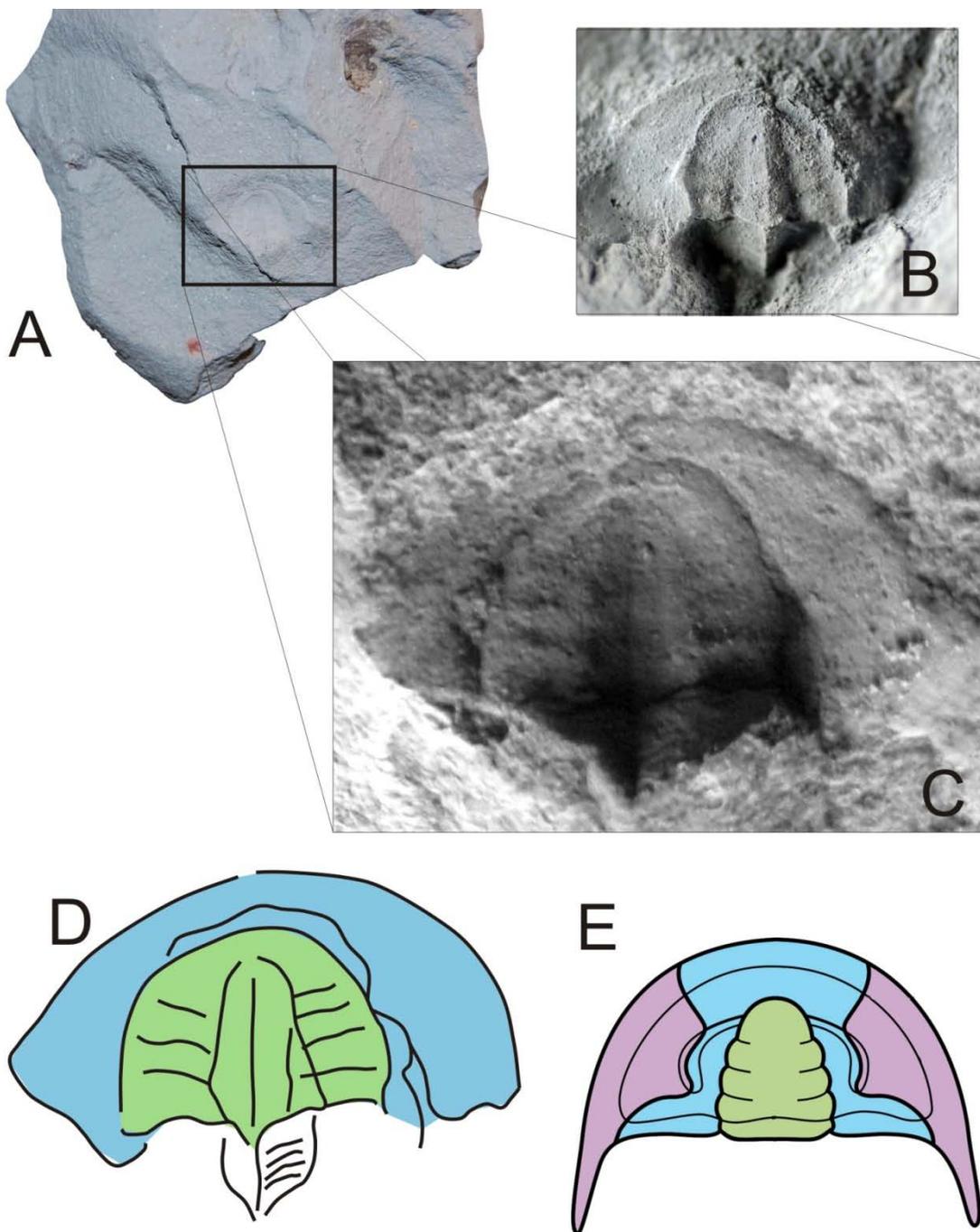


Figura 7 – Imagens da impressão interpretada como referente à parte cefálica de um Trilobita. A, foto geral do bloco, com detalhamento em B (foto com cloreto de amônio) e C; D, desenho esquemático da impressão e comparação com esquema geral do céfalo de trilobita (E). Esquema de cores: verde = glabella (notar suturas cefálicas oblíquas); azul/rosa = margem do céfalo (fixigenae). O espécime possui 15 mm de largura.



Figura 8 – Localidade “Olaria” (afioramento marcado com seta) ao norte do Bairro dos França (imagem do *GoogleEarth*).

1.2.3 - *Elasmobranchii*

A maior parte dos materiais de *Elasmobranchii* coletados no contexto deste projeto foi apresentada na Dissertação de Mestrado de Carolina R. Laurini (detalhado no item 3.2), que descreve dentes e dentículos isolados. Estes são atribuídos ao grupo dos Hybodontiformes, pela primeira vez reconhecido de forma segura para a Formação Rio do Rasto. Materiais adicionais foram recentemente preparados e identificados, incluindo as inéditas descobertas de dentículos dérmicos “articulados” e possíveis remanescentes de calcificação prismática pericondral (Fig. 9), bem como uma placa cefálica muticuspidada. Os primeiros têm o mesmo padrão daqueles encontrados isolados e descritos na dissertação mencionada, sendo também referidos aos Hybodontiformes. No espécime em questão, os dentículos recobrem uma camada cinzenta inicialmente interpretada como de origem sedimentar. Entretanto, uma observação mais detalhada revelou um padrão bastante semelhante àquele derivado da calcificação de cartilagens de elasmobrânquios recentes e fósseis (Fig. 10). Estudos mais detalhados, incluindo cortes

histológicos e análises da ultra-estrutura estão em desenvolvimento, e seguramente esclarecerão a real afinidade de tais estruturas. A placa cefálica é inédita para depósitos brasileiros, e similar àquelas descritas para o hybodontiforme *Onychoselache* (Fig. 11), do Carbonífero da Escócia (Coates & Gees, 2007), mas portando mais que três espinhos (Fig. 12). Todos estes materiais devem ser incluídos em publicação acerca do registro de Hybodontiformes na Serra do Cadeado.

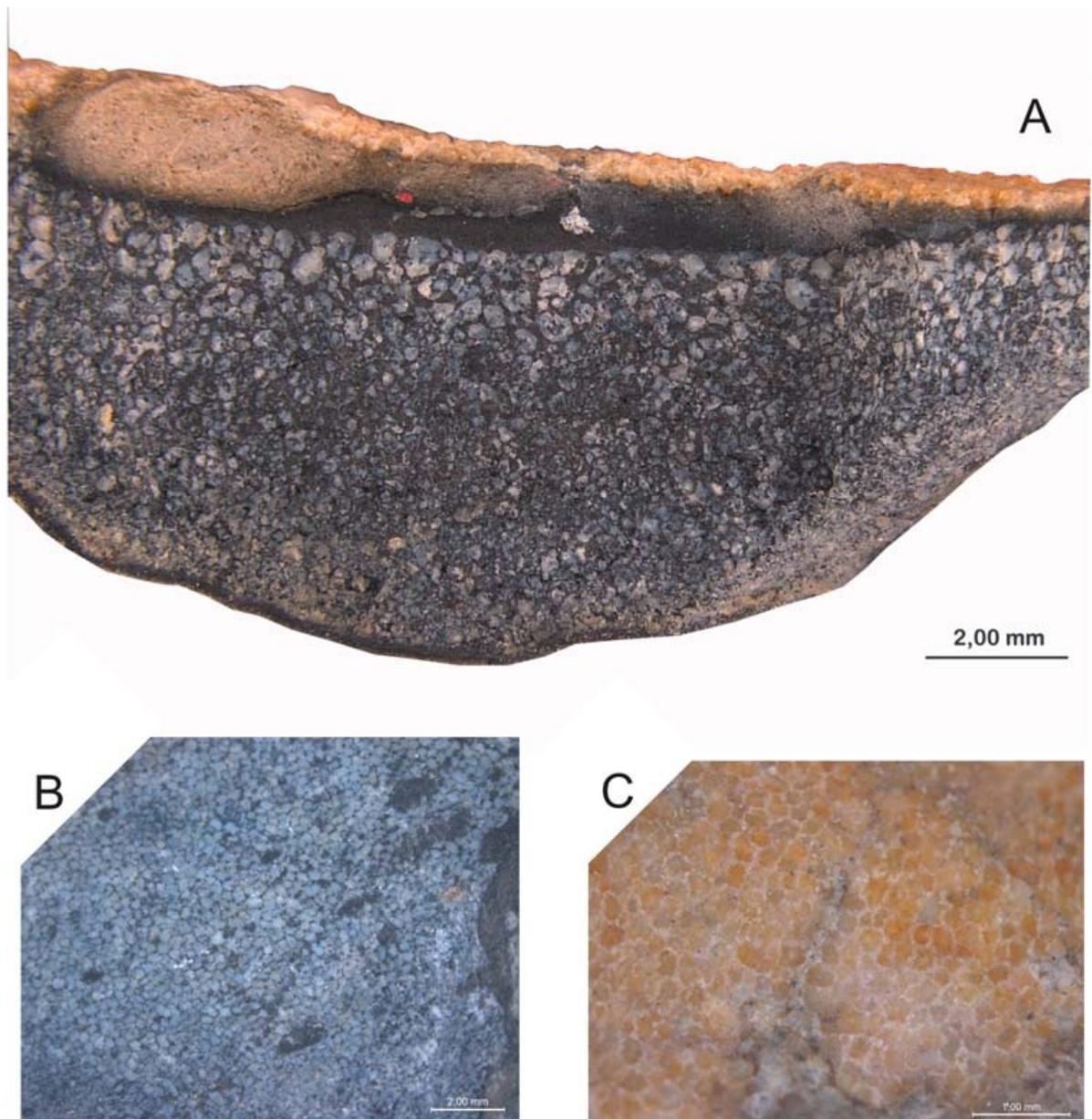


Figura 9 – cf. Hybodontiformes, fragmento incluindo denticulos dérmicos “articulados” sobrepondo possível resquício de cartilagem com ossificação prismática pericondral. A, espécime inteiro em corte transversal mostrando denticulos recobrimdo remanescentes da cartilagem calcificada; B, detalhes da cartilagem calcificada em corte transversal; C, denticulos articulados em vista “dorsal” (superficial externa).

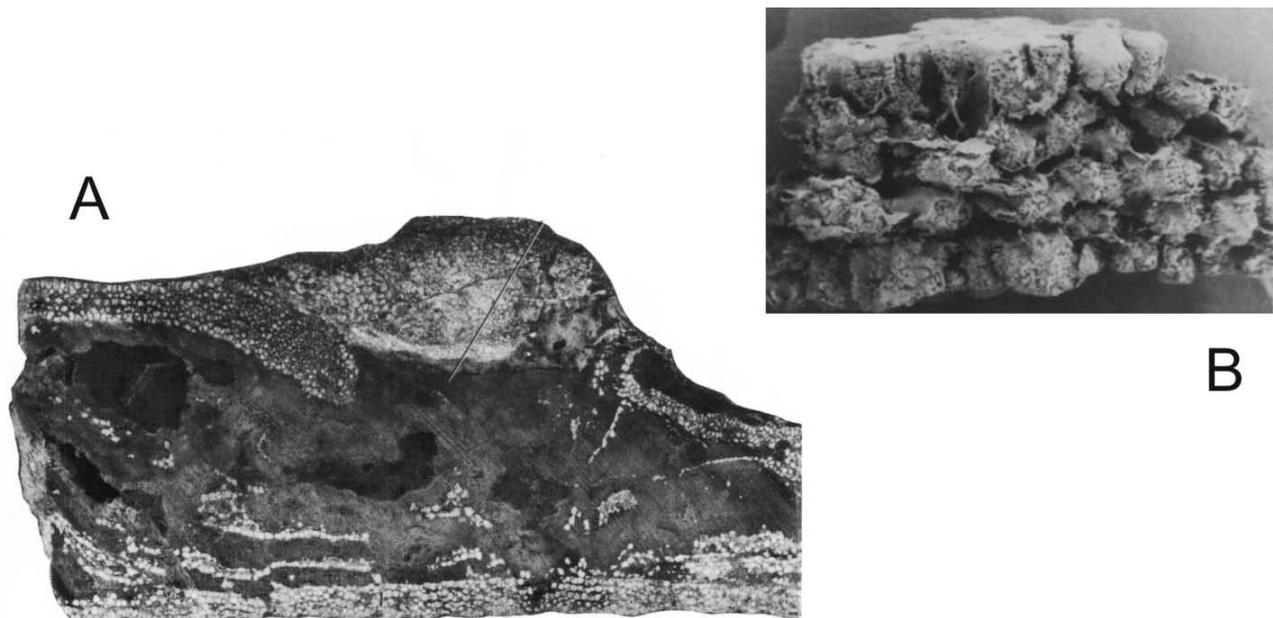


Figura 10 – Calcificação prismática pericondral em elasmobrânquios. A, corte transversal de neurocrânio de *Xenacanthus* sp. Do Permiano to Texas (de Schaeffer, 1981); B, sessão da cartilagem mandibular do tubarão-branco, *Carcharodon carcharias* (de Dingerkus *et al.*, 2010).

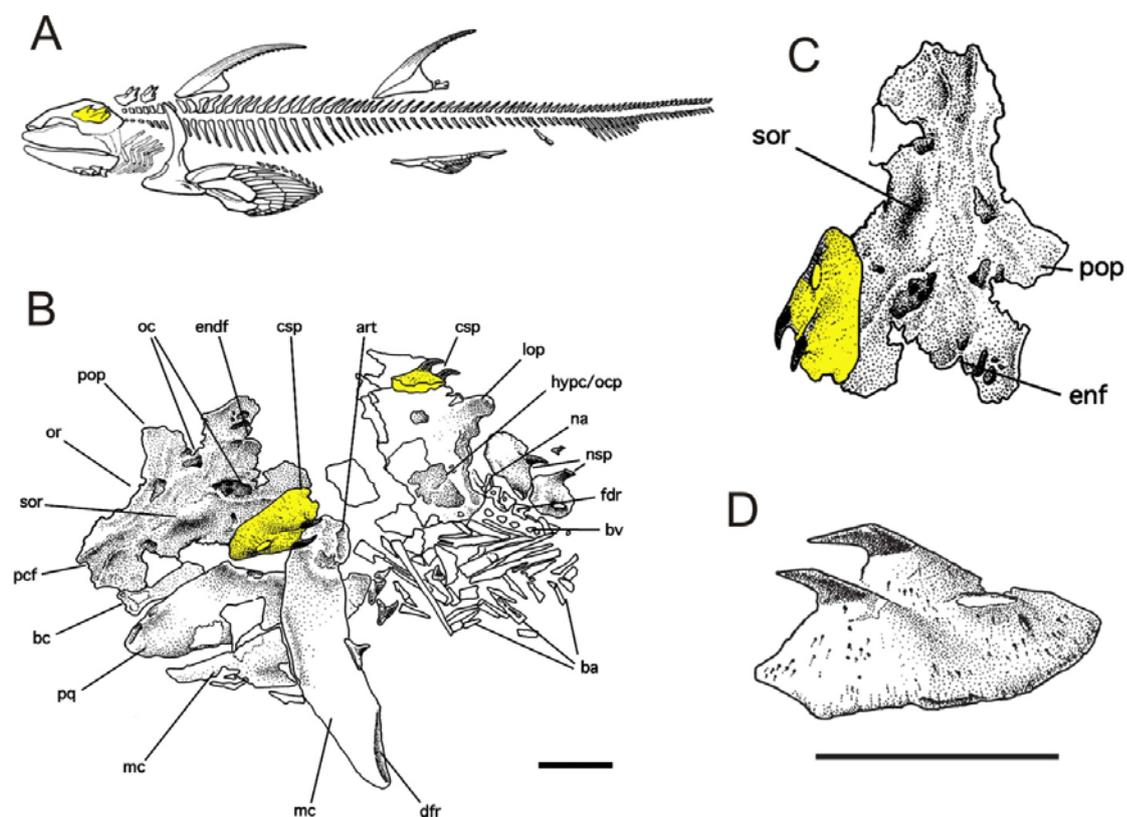


Figura 11 – O hybodontiforme *Onychoselache* e suas placas cefálicas (indicadas em amarelo). A, Reconstituição de *Onychoselache*; B, Porção craniana em vista dorsolateral; C, Neurocrânio e placa cefálica direita em vista dorsal; D, Placa cefálica isolada. Todas figuras retiradas de Coates & Gess (2007)



Figura 12 – cf. Hybodontiformes, fragmento de placa cefálica contendo três espinhos. O restante da placa ainda se encontra em fase de preparação.

1.2.4 - Palaeonisciformes

Escamas de Palaeonisciformes são freqüentes no Membro Serrinha da Formação Rio do Rasto, e na transição para o Membro Morro Pelado foram encontradas formas completas na região de Santo Antônio da Platina-PR (Vega *et al.*, 2000). A paleoictiofauna do Membro Morro Pelado inclui o paleonisciforme *Rubidus pascoaloensis*, do norte de Santa Catarina (Richter, 2002), e registros variados de São Gabriel-RS (Mutter & Richter, 2007).

Nos trabalhos de campo relacionados ao presente “Projeto de Pesquisa” foram coletados relevante conjunto de escamas de Palaeonisciformes (Fig. 13), além de espécimes relativamente completos do grupo, sendo estes os primeiros achados desta natureza no Membro Morro Pelado do Estado do Paraná, e na Formação Rio do Rasto como um todo par a região da Serra do Cadeado. É surpreendente que, em uma área tão bem conhecida do ponto de vista paleontológico, este venha ser o primeiro registro não fragmentário de “peixes” fósseis. O material encontrado inclui um espécime praticamente completo, faltando apenas parte da cauda (Fig. 14), bem como outros espécimes mais fragmentários supostamente do mesmo táxon, incluindo caudas completas, o que pode possibilitar a reconstituição do organismo em sua totalidade. Este se trata

de um animal alongado dorsoventralmente, característica atípica dentre os Palaeonisciformes e única dentre aqueles conhecidos no Permiano da Bacia do Paraná. Assim, parece evidente que este se constitui em um novo táxon.

Os materiais de Palaeonisciformes coletados como parte deste projeto estão sendo estudados no contexto da Tese de Doutorado de Ana Emília Quezado de Figueiredo, desenvolvida no Instituto de Geociências da UFRGS (Universidade Federal do Rio Grande do Sul), sob orientação do Prof. Dr. Cesar L. Schultz, devendo se reverter em publicações em médio prazo.



Figura 13 – Conjunto de escamas de Palaeonisciformes da localidade “Fogueira”.



Figura 14 – Palaeonisciformes da localidade “Monjolo”, foto e foto esquematizada.
Padrão de cores: vermelho = crânio; azul = corpo; amarelo = nadadeiras.

2 – PUBLICAÇÕES

2.1 – Trabalhos completos publicados e em elaboração

Evidentemente, o capítulo “Serra do Cadeado, PR: uma janela paleobiológica para o Permiano continental sul-americano”, publicado em sua versão impressa (Langer *et al.* 2009) no Volume II da Série *Sítios geológicos e Paleontológicos do Brasil* (Winge *et al.* org., Editora CPRM), tem como base trabalhos realizados anteriormente à implementação deste “Projeto de Pesquisa”, uma vez que sua versão eletrônica foi disponibilizada no final do ano de 2008. Não obstante, este faz parte dos esforços que culminaram na implementação deste projeto, sendo aqui mencionado a título de complementação dos dados.

Outro capítulo de livro, de autoria de Eltink & Dias encontra-se no prelo. Este apresenta uma revisão dos temnospôndilos brasileiros, em parte oriunda de esforços desenvolvidos por Estevan Eltink no desenrolar do presente “Projeto de Pesquisa”. O capítulo se intitula “Temnospôndilos do Brasil: uma breve revisão e aspectos paleobiogeográfico”, fazendo parte do livro *Paleontologia de Vertebrados: Relações entre América do Sul e África*, editado por Gallo, Figueiredo, Silva e Brito (Editora Interciência, Rio de Janeiro).

Trabalhos em preparação incluem basicamente os desdobramentos das Dissertações de Mestrado de Estevan Eltink e Carolina Laurini. A descrição do temnospôndilo coletado na localidade “Monjolo” composto de mandíbula, costelas, cintura e membros pélvicos, está em elaboração para ser publicado em uma revista internacional indexada. O mesmo se dá com a descrição dos dentes e dentículos dérmidos de Hybodontiformes, em elaboração para publicação em conjunto com análises histológicas e ultra-estruturais realizadas nos mesmos.

2.2 – Resumos apresentados em congressos

Entre 2009 e 2010, o Laboratório de Paleontologia publicou cinco (05) resumos relacionados à Paleontologia da Serra do Cadeado em anais de ventos.

Novas descobertas foram sumarizadas por Eltink *et al.* (2010) no *VII Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados*, realizado no Rio de Janeiro, evento no qual também foram apresentados estudos mais específicos sobre os temnospondílios (Eltink & Langer, 2010) e elasmobrânquios (Laurini *et al.* 2010).

Em dois eventos internacionais, o *69th Annual Meeting of the Society of Vertebrate Paleontology*, realizado em 2009 em Bristol, e o *III International Palaeontological Congress*, realizado em 2010 em Londres, ambos no Reino Unido, Laurini *et al.* (2009, 2010) apresentaram trabalhos tratando dos materiais de elasmobrânquios coletados no contexto do presente “Projeto de Pesquisa”.

Segue lista completa dos resumos publicados (e cópias dos mesmos nas páginas seguintes):

Eltink, E.; Langer, M.C., 2010. Sobre um espécime de anfíbio Temnospondyli procedente da Serra do Cadeado, Paraná. *In: Boletim de Resumos do VII Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados*, 1:18 (Rio de Janeiro, 2010).

Eltink, E.; Laurini, C.R.; Langer, M.C., 2010. Novos materiais fósseis da Serra do Cadeado, estado do Paraná: perspectivas e potencialidade. *In: Boletim de Resumos do VII Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados*, 1:19 (Rio de Janeiro, 2010)..

Laurini, C.R.; Langer, M.C.; Richter, M. 2009. Chondrichthyan teeth from the Rio do Rasto Formation, Permian of Brasil. *In: 69th Annual Meeting Society of Vertebrate Paleontology (2009), Bristol-UK. Program & Abstracts (Journal of Vertebrate Paleontology)*, 29:133A.

Laurini, C.R.; Langer, M.C.; Richter, M., 2010. Morfologia e ultra-estrutura de dentes associados a um euseláquio da Formação Rio do Rasto (Permiano Superior, Bacia do Paraná), estado do Paraná. *In: Boletim de Resumos do VII Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados*, 1:21 (Rio de Janeiro, 2010)..

Laurini, C.R.; Richter, M., Abel, R. 2010. Utilizing CT-scan technology to dissect rare Palaeozoic shark teeth. *In: III International Palaeontological Congress (2010), Londres. III International Palaeontological Congress*.

Sobre um espécime de anfíbio *Temnospondyli* procedente da Serra do Cadeado, Paraná

Estevan Eltink* & Max C. Langer

Laboratório de Paleontologia, Departamento de Biologia, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo;
Av. Bandeirantes 3900, Monte Alegre, 14040-901, Ribeirão Preto (SP) E-mail: estevaneltink@yahoo.com.br, mclanger@ffclrp.usp.br

Recentes esforços de prospecção efetuados na Serra do Cadeado (região localizada no centro-norte do estado do Paraná) pelo Laboratório de Paleontologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto (USP) resultaram na coleta de diversos fósseis de vertebrados. Dentre esses, um espécime adulto de anfíbio temnospôndilo (LPRP\USP-0011) foi coletado nos níveis transicionais entre os membros Serrinha e Morro Pelado da Formação Rio do Rasto. Desta mesma localidade, informalmente denominada como “Monjolo”, proveio o primeiro espécime de temnospôndilo encontrado na região (um rosto completo), coletado no fim da década de setenta. Na ocasião associado ao gênero de arqueossaurídeo russo *Platyops* sp. Posteriormente, a descoberta de materiais adicionais resultou na descrição de *Australerpeton cosgriffi*. O LPRP\USP-0011 trata-se de um indivíduo provavelmente adulto, composto por uma hemimandíbula esquerda quase completa (medindo 57 cm), pelve, fêmur, tíbia e fíbula direitos, além de costelas. O material encontra-se num bom estado de preservação, o que permitiu a descrição de suas partes e o levantamento de características comparativas. Com relação à hemimandíbula (que recente da região glenóide), características ligadas à longirrostria são bastante evidentes. A presença de uma sínfise bastante alongada, aproxima LPRP\USP-0011 dos platiopossauríneos, como *Platyoposaurus stuckenbergi*, bem como do arqueossaurídeo *Archegosaurus decheni*. Esta associação é corroborada pela angulação de 10° a 15° entre o eixo da parede lingual da sínfise e o eixo da hemimandíbula, assim como, a baixa razão entre a altura e o comprimento total da sínfise e o dobro da altura da parede labial em relação à lingual da fossa adutora confirmam tal asserção. A pelve mostra-se bastante semelhante às das formas russas mencionadas, principalmente no que se refere à razão entre comprimento e a largura da haste ilíaca. Há também a presença de um sulco que acompanha quase toda a margem dorsoposterior deste osso e o ísquio, trapezoidal, possui uma margem dorsal definida e suavemente côncava, bastante semelhante à de *Archegosaurus*. Com relação ao fêmur, a razão entre seu comprimento total e largura aproximam LPRP\USP-0011 do gênero *Platyoposaurus*, sendo a fossa intertrocanterica, projeção posterior da cabeça femoral, crista adutora e côndilo fibular bastante semelhantes. Desta forma, o provável posicionamento de LPRP\USP-0011 junto aos arqueossaurídeos, principalmente em relação às formas russas, implica numa idade mais antiga para fauna da Serra do Cadeado, visto que a distribuição dos Platyoposaurinae restringe-se ao Permiano Médio (Roadiano-Wordiano) dos Cisurais. Com isso, tem-se uma aproximação à idade estimada para as faunas oriundas da Formação Rio do Rasto do estado do Rio Grande do Sul, além de sugerir-se uma maior afinidade das faunas da Serra do Cadeado àquelas do Permiano Russo. [*Bolsista FAPESP].

Novos materiais fósseis provenientes da Serra do Cadeado, estado do Paraná: perspectivas e potencialidade

Estevan Eltink*

estevaneltink@yahoo.com.br

Carolina Rettondini Laurini*

xirra.carolina@gmail.com

Max Cardoso Langer

mclanger@ffclrp.usp.br

Laboratório de Paleontologia, Departamento de Biologia, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo; Av. Bandeirantes 3900, Monte Alegre, 14040-901, Ribeirão Preto (SP)

Após mais de 20 anos sem que houvesse coletas na região da Serra do Cadeado, a equipe do Laboratório da Paleontologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto (USP-RP) retomou tais esforços e, entre os anos de 2006-2008, novos fósseis foram coletados. Como parte integrante dos materiais encontrados há um anfíbio adulto constituído por um ramo esquerdo de mandíbula, uma pelve, fêmur, tíbia e fíbula direitos, além de costelas, todos tentativamente associados a *Australerpeton cosgriffi*. Os restos deste táxon foram inicialmente coletados no final da década de setenta e início da década de oitenta. E, juntamente de uma forma semelhante a *Rhinesuchus*, compõem a diversidade de temnospôndilos até hoje encontrados nesta região. Outro material coletado recentemente trata-se de um “anfíbio” possivelmente juvenil que, apesar de bastante completo, encontra-se em estado frágil. Exposto ventralmente, este é composto pela parte posterior do crânio, mais os dois ramos mandibulares; boa parte da interclavícula esta preservada, com a presença da clavícula direita; e o úmero, rádio e ulna esquerdos encontram-se articulados. Este material foi encontrado nos mesmos níveis intermediários entre os membros Serrinha e Morro Pelado da Formação Rio do Rasto, na localidade conhecida informalmente como “Monjolo”. Foi neste mesmo ponto que o primeiro material de temnospôndilo, um rostró completo posteriormente associado a *Australerpeton cosgriffi*, foi encontrado durante as primeiras coletas na região. Adicionalmente, dentre outros materiais adicionais, estão alguns isolados encontrados às margens da linha férrea que corta a Serra do Cadeado. Um pequeno fragmento mandibular, uma interclavícula quase completa e uma região do occiput craniano compreendem tal registro, apresentando todos arquitetura bem semelhante a de Temnospondyli. Estranhamente, associado ao fragmento craniano, foram encontrados sete dentes parcialmente completos e alguns fragmentos de dentes com a mesma morfologia, que preliminarmente foram associados a Euselachii. Há ainda vários outros espécimes de paleonisciformes coletados na localidade “Monjolo”. O mais completo possivelmente se trata de um derivado paleonisciforme quando comparado aos correspondentes já coletados na Formação Rio do Rasto, visto sua marcante altura dorso-ventral. Assim sendo, a retomada dos trabalhos de campo na região evidenciou a sua potencialidade para coleta de fósseis de vertebrados. À medida que tais materiais forem mais bem estudados adicionarão informações ao já conhecido registro de plantas, bivalves, raros gastrópodes, conchostráceos, ostrácodes e raros insetos, além da especialmente significativa fauna de tetrápodes (temnospôndilos e um possível sinápsido) e “peixes”. Desta forma, a idade Mesopermiana Tardia (Capitaniano) para a fauna da Serra do Cadeado, indicada até o momento, pode ser mais bem definida, aventando assim a importância desta região como uma significativa janela paleobiológica para o Permiano sul-americano. [*Bolsista FAPESP].

CHONDRICHTHYAN TEETH FROM THE RIO DO RASTO FORMATION, PERMIAN OF BRAZIL

Carolina Rettondini Laurini¹

carolina.laurini@yahoo.com.br

Max Cardoso Langer²

mclanger@ffclrp.usp.br

Martha Richter³

m.richter@nhm.ac.uk

1 Pós-Graduação em Biologia Comparada, FFCLRP-USP. Ribeirão Preto-SP

2 Departamento de Biologia, FFCLRP-USP. Ribeirão Preto-SP

3 Department of Palaeontology, Natural History Museum, London, UK

The fossil sites of the continental Rio do Rasto Formation (Morro Pelado Member) in the Serra do Cadeado, Paraná State, Brazil, offer one of the most important paleontological windows into the Mid-Late Permian of South America. They have yielded plant, conchostracan, bivalve, and fish remains, along with a diverse tetrapod fauna, which includes temnospondils and synapsids that provides a Capitanian age for those deposits. The “cladodont”, chondrichthyan teeth dealt with here were collected from a railroad cut, at S 24° 00' 17" and W 51° 06' 49", along with a temnospondil occiput, and associated intercentra and pleurocentra. The sample includes seven practically complete teeth and eight tooth fragments. The teeth are mesio-distally elongated, varying between 18 and 3 mm in length. The crowns are composed of a central, more prominent cusp and up to three cusplets on each side, all being pyramidal in shape. The cusp and cusplets are disposed in line and some are slightly labio-lingually compressed, their lower part being fused together. The crowns are ornamented with strong, straight to slightly curved ridges, which radiate from the tip of the cusps. The central cusp is sub-circular in cross section. In some teeth the principal cusp is slightly curved lingually. The cusplets are subequal in size and form, corresponding in average to one third of the height and one fourth of the length of the central cusp. Tooth bases are mesio-distally elongated, and there is a lingual torus at the base. Numerous small foramina form a row right below the crown-base junction, while irregular, large pores perforate the lingual surface of the tooth base. The morphological features of these teeth are reminiscent of those ascribed to sphenacanthid sharks and to the otherwise typically Devonian genus *Protacrodus*. In the latter case, this would represent the youngest putative record of protacrodontids.

Morfologia e ultra estrutura de dentes associados a um euseláquio da Formação Rio do Rasto (Permiano Superior, Bacia do Paraná), estado do Paraná

Carolina Rettondini Laurini* & Max Cardoso Langer

Faculdade de Filosofia Ciências e Letras de Ribeirão Preto (FFCLRP-USP), Departamento de Biologia, Laboratório de Paleontologia, Avenida Bandeirantes 3900, 14040-901, Monte Alegre Ribeirão Preto-SP Brasil. Email: *carolina.laurini@yahoo.com.br*, *mclanger@ffclrp.usp.br*

Martha Richter

Department of Palaeontology, Natural History Museum, SW7 5BD Londres, Reino Unido. Email: *m.richter@nhm.ac.uk*

Chondrichthyes são componentes comuns das faunas aquáticas do Paleozóico, mas a preservação de esqueletos é rara devido à sua natureza cartilaginosa. O registro paleontológico do grupo geralmente, restringe-se às partes mineralizadas como dentes, escamas e os espinhos cefálicos ou das nadadeiras. Dentes isolados de tubarões paleozóicos ocorrem em depósitos marinhos e continentais, sendo o registro mais antigo datado do Devoniano. A maioria é composta por enamelóide, orto e/ou osteodentina. A presença, estrutura e distribuição desses tecidos mineralizados, bem como a morfologia geral da coroa e raiz e a natureza do sistema de vascularização são importantes caracteres taxonômicos. O material tratado aqui é proveniente de rochas do Permiano Superior (Formação Rio do Rasto, Bacia do Paraná), da Serra do Cadeado, norte do Estado do Paraná. Esses fósseis representam o primeiro registro de Chondrichthyes para a região, que possui importantes afloramentos de rochas paleozóicas e mesozóicas. A amostra é composta por sete dentes praticamente completos e oito fragmentos, além de aproximadamente 100 dentículos dérmicos. Os dentículos dérmicos apresentam variados graus de preservação e variam em tamanho entre 900µm e 2040µm. Eles possuem coroas baixas, com contorno variável entre circular e alongado e odontodes justapostos, ornamentados com linhas bem marcadas. A base apresenta aproximadamente o mesmo tamanho da coroa e formato semi-esférico. Os dentes são alongados mesio-distalmente, com tamanho variando entre 3 e 18 mm e apresentam coroas multicuspidadas, compostas por uma cúspide central, mais proeminente e cúspides laterais. Na amostra são encontrados dentes com 3, 5 e 7 cúspides. As cúspides laterais apresentam o mesmo formato, porém com metade ou um quarto da altura da cúspide central. As cúspides são dispostas em linha, levemente comprimidas lábio-lingualmente e as suas partes inferiores são fundidas. As coroas são ornamentadas com linhas bem marcadas e levemente curvadas que partem do contato coroa-base e seguem até o topo das cúspides. As bases dos dentes são mesio-distalmente alongadas, com uma pequena expansão lingual. Numerosos pequenos forâmens formam uma linha abaixo do contato base-coroa, enquanto poros largos e irregulares perfuram a porção inferior da base. Internamente, os dentes apresentam os tecidos distribuídos seguindo o padrão de um dente osteodonte. A osteodentina preenche quase toda a coroa que assim, não apresenta uma cavidade pulpar definida. Uma fina camada de ortodentina está presente entre a osteodentina e a cobertura de enamelóide que recobre toda a coroa. O enamelóide apresenta diminutos cristais distribuídos aleatoriamente, estrutura conhecida como 'pseudo-prismática'. A análise das características morfológicas e ultraestruturais e o estudo comparativo dos dentes indica que o material pode ser atribuído a Euselachii, relacionado à Hybodontiformes com posicionamento incerto dentro do grupo. [Bolsista FAPESP].

Utilizing CT-scan technology to dissect rare Palaeozoic shark teeth

Laurini, Carolina R.¹; Richter, Martha² and Abel, Richie³

¹ Curso de Pós-Graduação USP/Ribeirão Preto, SP, Brazil

² Department of Palaeontology, Natural History Museum, SW7 5BD London

³ Department of Mineralogy, Natural History Museum, SW7 5BD London

e-mail: carolina.laurini@yahoo.com.br

Isolated shark teeth are found worldwide in both marine and continental deposits dating as far back as the lower Devonian. These fossils represent important palaeoenvironmental proxies, providing valuable biostratigraphic and stratigraphical correlation data. Most shark teeth are basically made up of enameloid and ortho- and/or osteodentine. The presence, structure and distribution of these tissues, together with the vascularization system are taxonomically relevant. Fossil teeth are often found isolated and are too rare to justify the use of destructive techniques. In this study the dental morphology and internal structures were reconstructed and rendered in 3D using micro-computed tomography. Three Palaeozoic shark teeth were investigated: *Diplodoseleche parvulus* (Traquair) (Carboniferous of Scotland); *Cladodus* sp. (Carboniferous of Russia) and an Euselachian tooth (late Permian of Brazil). The specimens have been prepared out of the rock matrix, except the *Diplodoseleche parvulus*. It is partially embedded in the rock, but was virtually separated from matrix, in order to access the external morphology. The 3D arrangement of the vascular system was also reconstructed and true foramina and superficial grooves for attachment fibres of the tooth root were clearly set apart. The study of the complete teeth set shows that micro-CT is effective to distinguish the type (ortho/osteo) of the dentine tissue and to determine the distribution of the enameloid cover, representing a non-destructive alternative to serial histological studies. However, the resolution of this particular CT scanning system was low to determine the crystallite organization of the enameloid and the distribution of cells and processes in the dentine matrix.

3.1 – Sumário dos resultados de Eltink (2009)

Apesar de ter sido desenvolvida com base em materiais coletados anteriormente à implantação deste “Projeto de Pesquisa”, a dissertação foi defendida apenas em Maio de 2009, ou seja, após quase meio ano de vigência do mesmo. Desta forma, parte dos resultados ali apresentados faz parte do esforço que acabou culminando no desenvolvimento do projeto, sendo aqui resumidos.

Resumo

Localizada no centro-norte do estado do Paraná, a Serra do Cadeado abrange uma sucessão rochosa que perfaz deste o Permiano até o Cretáceo, sendo, neste contexto, representada pelas formações Teresina, Rio do Rasto, Pirambóia, Botucatu e Serra Geral. Situada no topo do Grupo Passa Dois da Bacia do Paraná, a formação Rio do Rasto, é composta pelos membros Serrinha e Morro Pelado e representa a passagem de um ambiente de águas rasas, possivelmente transicional, para um francamente continental, de clima semi-árido e que, regionalmente, encontra-se sotoposta à Formação Pirambóia. Os primeiros trabalhos paleontológicos na Serra do Cadeado datam da década de setenta, quando foram coletados o dicinodonte *Endothiodon*, e o anfíbios temnospôndilos *Australerpeton cosgriffi* e “*Rastosuchus*”. Desde então, nenhum outro esforço neste sentido foi despendido. Assim, objetivou-se neste trabalho tanto o levantamento de localidades potencialmente fossilíferas, como a descrição dos novos materiais provenientes da região, atentando aos desdobramentos bioestratigráficos decorrentes. Neste sentido, dois espécimes (LPRP/USP 0010 e 0011) foram descritos comparativamente e associados aos anfíbios temnospôndilos anteriormente descritos para a Serra do Cadeado, i.e., “*Rastosuchus*” e *Australerpeton cosgriffi*, respectivamente. LPRP/USP 0011 compõe-se de um ramo mandibular esquerdo, pelve, fêmur, tibia e fíbula direitos e algumas costelas, enquanto LPRP/USP 0010 trata-se de um fragmento madíbular direito. O primeiro fornece mais informações que contribuem para seu posicionamento taxonômico, ainda incerto, mas tentativamente associado aos *Platyoposaurinae*. Tal registro fornece bases para se relacionar a fauna da Serra do Cadeado mais com o Mesopermiano da Plataforma Russa, que com outras faunas gonduânicas, como as da Bacia do Karoo, na África do Sul. O registro de *Platyoposaurinae* também sugere uma idade mais antiga para a fauna da Serra do Cadeado, mais próxima daquela de outras faunas da Formação Rio do Rasto, registradas no Rio Grande do Sul.

Descrição comparativa

Mandíbula LPRP/USP 0011 A

Descrição geral – O material trata-se de um ramo mandibular esquerdo (Fig. 6 e 7), apresentando a estruturação básica dos elementos ósseos compartilhada com tetrápodes basais (Jarvik, 1996) e, mais especificamente, relacionando-se aos temnospôndilos, que segundo Romer (1947), possuem dez ossos mandibulares, distribuídos uniformemente em cada ramo. São estes, nove de origem dérmica (dentário, pré-esplênica, pós-esplênica, angular, supra-angular, pré-coronóide, intercoronóide, pós-coronóide e pré-articular) e um de origem endoesquelética (articular). Em alguns casos, a mandíbula pode portar também a ossificação mento-mandibular. Esta estrutura nada mais é que a porção mais anterior da cartilagem mento-mandibular. Está presente em anfíbios modernos e inambiguamente em *Mastodonsaurus giganteus* na forma óssea (Schoch, 1999). Em *Metoposaurus diagnosticus krasiejowensis*, (Sulej, 2007) sugere a presença desta estrutura, mas apenas como cartilagem. Isto seria devido à presença de cavidade óssea côncava que a abrigaria esta estrutura na sínfise nesta espécie.

Com relação ao estado físico de LPRP/USP 0011 A, este está dividido em três peças principais (Fig. 6 e 7 – A, B, C). A anterior e a posterior apresentando o mesmo comprimento e a mediana, comparativamente menor. O estado de preservação do material propiciou a recuperação parcial, levando a assunção de determinadas características (limites entre alguns ossos e delimitação de estruturas), que ainda que limitadas, possibilitam o resgate de informações comparativas. LPRP/USP 0011 A apresenta compressão lateral na peça 'B', numa faixa localizada na altura intermediária entre as bordas ventral e dorsal, isto, tanto labial quanto lingualmente. Alguns ossos, como o articular, não estão preservados ou mesmo se encontram fragmentados, como o pré-articular e o supra-angular. Isto faz com que a área glenóide, composta pelos mesmos, não esteja presente. Além do mais, outras estruturas estão incompletas, como a fossa meckeliana posterior, que tem a margem ventral ausente devido à incompletude do pós-esplênica e o angular, e a fossa adutora, tem apenas com seu terço anterior preservado, estando incompleta devido à falta parcial do pré-articular e do supra-angular e total do articular. Schoch & Milner (2000) citam que a mandíbula de gêneros que possuem o crânio alongado (Intasuchidae e Archegosauridae) também têm, geralmente, uma mandíbula mais baixa e grácil comparada a gêneros plesiomórficos, e.g. *Sclerocephalus*. A anatomia craniana longirrostrina é inferida para LPRP/USP 0011 A, visto os ossos delgados presentes na mandíbula. Esta característica, acompanhada de uma sínfise bastante alongada, pode ser observada mais notavelmente em certos grupos como trematosaurídeos Lonchorhynchinae, e arqueossauros Platyoposaurinae. Vale ressaltar que esta última sub-família possui representantes brasileiros, como *Bageherpeton longignathus* (Dias & Barberena, 2001) e *Prionosuchus plummeri* (Schoch & Milner, 2000), que também apresentam a característica de alongamento rostral e extensa sínfise.

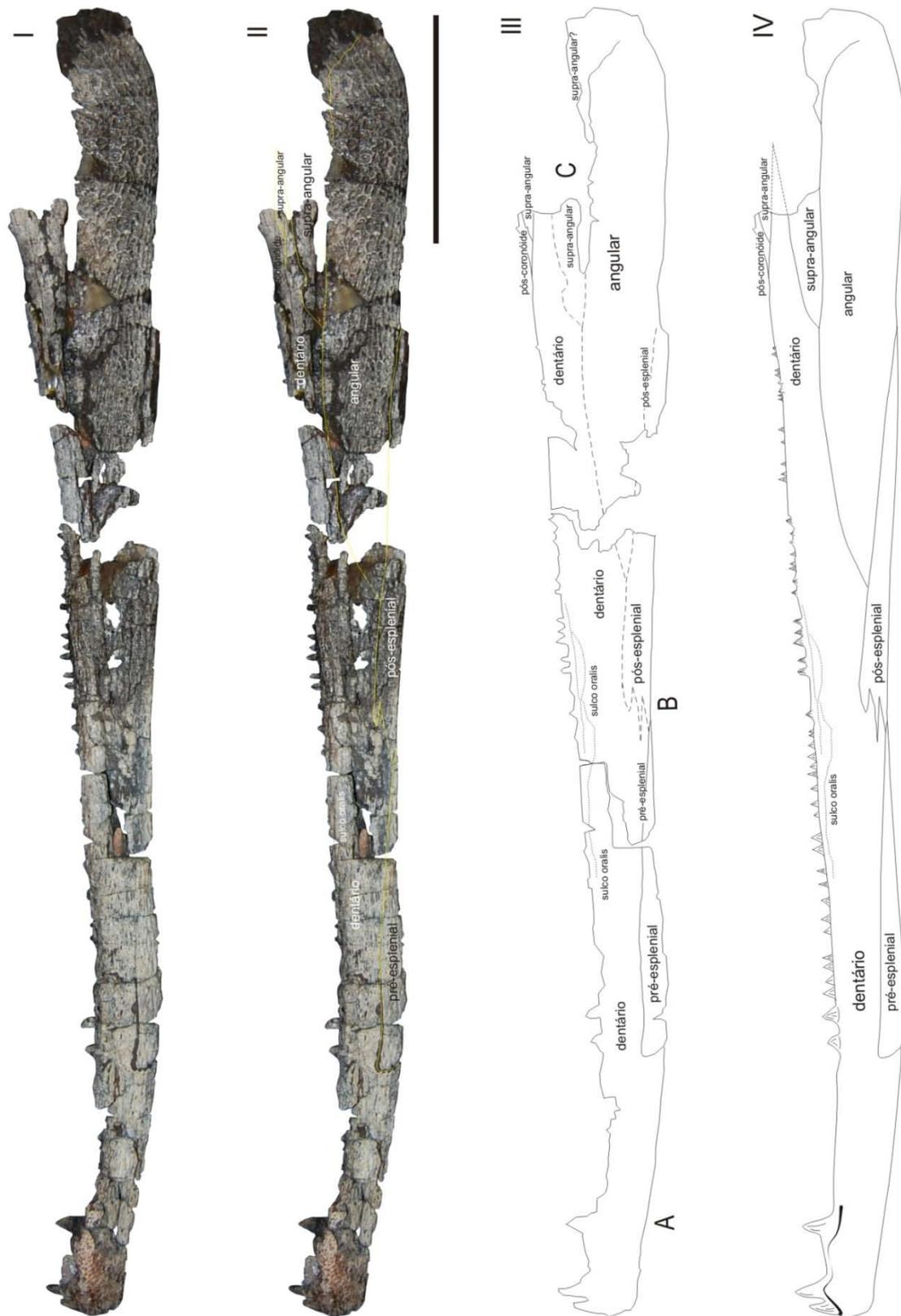


Figura 6 - mandíbula LPRP/USP 0011 A em vista labial. I – imagem. II – imagem com algumas áreas tentativamente assinaladas. III – “Outline” da mandíbula (A,B e C indicam os três fragmentos que compõe o ramo) . IV – reconstituição baseado no que está preservado. As linhas tracejadas indicam as suturas assumidas. Escala: 10 cm.

Em vista dorsal, LPRP/USP 0011 A apresenta mais anteriormente uma curvatura muito branda voltada lateralmente, ao passo que mais posteriormente esta curvatura torna-se voltada labialmente. No entanto, esta forma de “sigmóide invertido” é muito pouco acentuada, isto provavelmente reflete, como em trematosaurídeos (Damiani *et al.*, 2000), o margeio que o ramo mandibular faz com a borda craniana. LPRP/USP 0011 A, em vista lateral, mostra sua margem dorsal levemente côncava mais anteriormente, quase no mesmo comprimento da sínfise. Esta borda alinha-se posteriormente, até a altura do pós-coronóide, onde, mais posteriormente, possui uma suave inclinação dorsal. No entanto, o osso está quebrado e não é possível visualizar o restante da margem dorsal. Em vista dorsal, a região da ponta do ramo e, portanto, da sínfise, apresenta um intumescimento, que juntamente com outro ramo daria um formato cocleariforme a extremidade da mandíbula. A borda ventral é reta quase que em toda sua extensão, mas as extremidades, anterior e posterior, voltam-se dorsalmente. A primeira, no comprimento da sínfise, e a segunda (mesmo com a extremidade perdida) mais posteriormente ao angular, provavelmente no mesmo comprimento onde se encontraria dorsalmente a área glenóide.

Romer (1947) descreve uma típica mandíbula de “labirintodonte” como tendo em sua superfície externa (neste caso a face labial) ornamentações, sendo estas de aspecto parecido com as existentes no teto craniano. Em (LPRP/USP 0011 A) não há um crânio associado, mas ornamentações estão presentes em quase toda a extensão labial do ramo mandibular, através de rugosidade e pequenas depressões, evidentes principalmente no angular. Neste, existe certo padrão radial com toda a ornamentação partindo do ponto mais posteroventral do osso. Mais anteriormente, tanto o dentário quanto o pré-esplênial mostram, ao invés de uma ornamentação mais rugosa, um padrão mais estriado. Este tipo de padrão sulcado é freqüentemente visto em temnospôndilos, como por exemplo, em *Benthosuchus* (Bystrow & Efremov, 1940) e *Archegosaurus* (Witzmann, 2006).

No angular, em vista lingual, podem ser notadas cicatrizes de inserção da musculatura interna adutora (*Adductor mandibulae*), que além da fossa adutora também se inseriria na fossa meckeliana posterior, como sugere Schoch & Milner (2000). A outra inserção (proximal) deste músculo se dá na fossa sub-temporal craniana, evidenciado pelo processo ventral do jugal (*Insula jugalis*) com das cicatrizes presentes. Ainda para uma mandíbula típica Romer (1947) menciona que esta em secção transversal, anteriormente, exhibe-se subcircular e, mais posteriormente, estreita-se. Isto também pode ser visto em LPRP/USP 0011 A, no qual a fratura da mandíbula possibilita a visualização transversal do ramo.

Jupp & Warren (1986) citam uma razão existente entre a altura (“Q”) e a largura (“R”) do corte transversal, corte este na metade do comprimento entre a extremidade anterior da sínfise e a extremidade anterior da fossa adutora. Em certos grupos como Benthosuchidae, Capitosauridae, Rhinesuchidae, Trematosauridae e Uranocentodontidae este valor varia entre 1 e 2. Para a mandíbula aqui descrita, a altura neste ponto é de 2,66 cm (Q=2,66) e a largura é de (R=1,55). Assim, a razão é de 1,72. O que concorda com os valores dos grupos acima citados e o diferencia de valores encontrados para Plagiosauridae (Q:R≤1) e Chigutisauridae (Q:R≤2).

Concomitantemente, há um aumento ântero-posterior da altura. Em vista lateral, as bordas dorsal e ventral são retas, o que gera a “forma de adaga”, mesma observada por Damiani *et al.* (2000) em um Trematosauridae indeterminado sul-africano. A grosso modo, esta morfologia geral “adaguiforme” pode ser observada em outras mandíbulas de temnospôndilos de anatomia longirrostrina como Archegosauridae (Platyoposaurinae e Archegosaurinae), trematosauróides basais (Wetlugosauridae, Benthosuchidae, Thoosuchidae) e alguns avançados (Lonchorhynchinae e Trematosaurinae) *sensu* Schoch & Milner (2000); ver Romer, 1947, fig. 9 e 10; Schoch & Milner, 2000, fig. 39 e 71).

A sínfise mandibular é a região onde os dois ramos mandibulares se conectam (Nilsson, 1943). Ela apresenta características muito variadas dentre os diferentes grupos de temnospôndilos, sendo diagnóstica em muitos casos (Schoch & Milner, 2000). Em LPRP/USP 0011 A, por mais que esta estrutura esteja em bom estado de preservação, ela está incompleta em determinadas partes. A sínfise se estende por aproximadamente um quarto do comprimento total da peça. Jupp & Warren (1986) citam a sínfise intermandibular de *Trematosaurus brauni*, como distintamente alongada e com baixa razão entre altura e o comprimento total da sínfise (menor do que 0,7). Tal medida para LPRP/USP 0011 A é de aproximadamente 0,15, semelhante à dos arqueossaurídeos *Platyoposaurus stuckenbergi*, que possui aproximadamente uma proporção de 0,13 e *Archegosaurus decheni*, que segundo Witzmann (2005) possui a sínfise estendendo-se por aproximadamente um quinto do comprimento total e razão de 0,20. Gubin (1997) cita a longa sínfise mandibular como uma característica típica tanto dos trematosauróides e ritidosteídeos, assim como dos componentes do “nó 8” (fig. 10) do cladograma proposto neste trabalho. Este nó refere-se à *Platyoposaurus* e *Bashkirosaurus*, que correspondem basicamente aos Platyoposaurinae *sensu* Schoch & Milner (2000), que também listam essa característica da sínfise alongada como uma sinapomorfia desta subfamília. Relativo aos arqueossaurídeos brasileiros, *Bageherpeton longignathus*, que detém uma das sínfises mais alongadas dentre os temnospôndilos, possui razão aproximada de 0,05, sendo que em *Prionosuchus plummeri* não há material preservado o suficiente para efetuar as medidas totais sinfisais.

Em vista dorsal, o eixo sinfisial (parede labial) possui um ângulo de 10° em relação ao eixo principal do restante do ramo mandibular (**Fig. 8**). Em *Platyoposaurus stuckenbergi*, esta medida é de aproximadamente 15°. Nesta espécie russa, a longirrostria é evidente, sendo a angulação sinfisial, associada à relativa extensão da mesma. Assim sendo, em LPRP/USP 0011 A, a longirrostria maxilar é inferida, não somente com base na extensa sínfise, mas também em seu ângulo agudo em relação ao eixo sínfise/ramo.

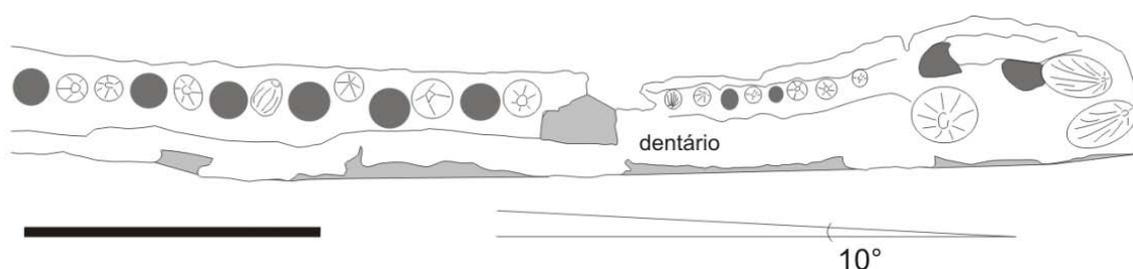


Figura 8 – região anterior da mandíbula LPRP/USP 0011 A em vista dorsal mostrando o ângulo entre a linha formada entre a parede lingual da sínfise e o eixo principal do ramo mandibular. Escala: 5 cm.

Relativo à sua composição, a sínfise é constituída pelo esplenial e dentário. Este último ocupa grande parte anterior, correspondendo a quase três quartos da área total sínfiseal. Apesar de certa estranheza pelo fato do dentário praticamente compor a sínfise por inteiro, ao contrário do visto em grande parte dos temnospôndilos, o fato do pré-esplenial não participar da sínfise não é inédito, sendo reportado para outros grupos como *Vanastega* e *Trimerorhachis* (Ruta & Bolt, *dados não publicados*)

Na face medial, a textura óssea na sínfise é diferente da textura óssea presente no restante do ramo mandibular. Enquanto que no esplenial há um padrão granuloso, no dentário há uma espécie de textura sulcada que percorre quase que toda extensão sínfiseal, muito semelhante ao padrão encontrado em *Platyoposaurus stuckenbergi*. Aliás, da mesma forma que LPRP/USP 0011 A, *Platyoposaurus stuckenbergi* apresenta anteroposteriormente, nesta mesma estrutura, um sulco em altura intermediária, partindo de um forâmen localizado quase na extremidade anterior (Fig. 9). Na descrição da mandíbula de *Thoosuchus jakovlevi*. Getmanov (1979) descreve dois “forâmens sulcados” na região posterior da sínfise, provavelmente comunicando-se com a cartilagem meckeliana, que denomina de forâmens pós-sínfiseais. Ao mesmo tempo, Gubin (1997) descrevendo a mandíbula do *Archegosaurus decheni*, cita que na região sínfiseal há um canal que seria ocupado pela cartilagem meckeliana durante a vida do animal, relacionando à cartilagem mento-mandibular. Apesar de LPRP/USP 0011 A possuir ao invés de dois, apenas um sulco, provavelmente esta estrutura tem relação com a extremidade anterior da cartilagem meckeliana, sendo, portanto, relacionada ao mento-mandibular. Por mais que esta estrutura não se apresente ossificada, como Schoch (1999) observa para *Mastodonsaurus giganteus*, esta, possivelmente, colabora com a conexão entre os dois ramos mandibulares, como visto por Sulej (2007) para *Metoposaurus diagnosticus krasiejowensis*.

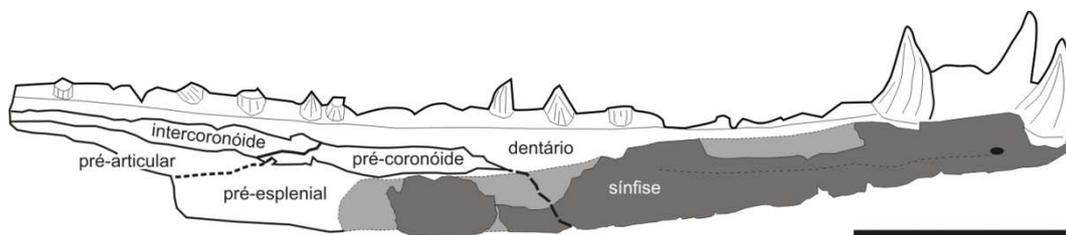


Figura 9 – região anterior da mandíbula LPRP/USP 0011 A em vista lingual mostrando a região sínfiseal. A área em cinza escuro indica a região preservada e a área em cinza claro mostra a região reconstituída. Escala: 5 cm.

Para Schoch & Milner (2000) os grupamentos basais de “stem-Stereospondyli” não portam grandes dentes sínfiseais. No entanto, tais presas são marcadas em arqueossauros, fato este que é evidenciado pelas vacuidades palatais anteriores. Em LPRP/USP 0011 A, na região anterior da mandíbula, a sínfise porta três grandes presas sínfiseais, seguidas de uma fileira de pequenos dentes que se totalizam 8 alvéolos dos quais 5 possuem dentes. Este número deveria ser maior (provavelmente de 10 a 12), visto que a área posterior a esta fileira está danificada até onde se inicia o restante da dentição marginal característica do dentário. Relativo às três presas, duas estão localizadas mais anteriormente, seguidas da outra presa, mais posterior (Fig. 8). Há ainda duas depressões, margeando lateralmente a ponta do ramos e que

provavelmente acomodariam presas pré-maxilares. Os dentes apresentam uma estruturação típica de temnospôndilos (estrias e padrão labirintodonte em secção transversal), sendo cônicos, delgados, subcirculares/circulares na base e curvados posteriormente. A primeira presa sinfisial mede 22 mm de altura (inserção até o topo), 11 mm de comprimento de base (longitudinalmente) e 5 mm de largura (látero-medialmente), apresenta-se quase completa, a não ser por sua extremidade apical que está quebrada. A presa sinfisial que se segue apresenta altura de 23 mm, comprimento de 12 mm e largura de 6 mm, e, assim como o dente anterior, apresenta apenas a extremidade apical quebrada. A terceira presa sinfisial e mais robusta, possui altura de 22 mm, comprimento de 14 mm e largura de 11 mm, seu estado de preservação é pior se comparada ao restante das presas, com boa parte apical quebrada e a base incompleta. De forma geral esta é mais robusta das três presas.

Para tetrápodes em geral, a condição plesiomórfica aparece como a presença de uma presa sinfisial mais uma fossa de substituição (Witzmann, 2005; ver Ahlberg & Clack, 1998). Para estereospôndilos mais basais são dois os locais de substituição, e.g. *Sclerocephalus*. Witzmann (2005) cita que este número é igual para *Archegosaurus decheni* e com a presença de duas ou três presas sinfisiais. Isto é compartilhado com *Melosaurus compilatus*, que apresenta três presas sinfisiais, e os dois grandes alvéolos, além de uma fileira de dentes parasinfisiais menores (total de 13). A diferença entre LPRP/USP 0011 A e *Melosaurus* se dá na sínfise, que nesta última espécie é curta. Em *Platyoposaurus stuckenbergi* o padrão seguido é semelhante, mas nesta espécie há quatro presas (três enfileiradas lateralmente e uma medial, ao lado da segunda), dois alvéolos (um mais anterior e outro mais posterior) e a fileira de dentes parasinfisiais (aproximadamente 11 dentes). Em *Koinia silantjevi*, apesar do caráter fragmentado do material, (Gubin, 1993) descreve uma fileira de dentes laterais às presas, que são grandes anteriormente às duas presas sinfisiais. Posteriormente, a partir do nono dente estas diminuem de tamanho, retornando, a partir do décimo quinto, ao tamanho semelhante aos mais anteriores. Para *Uralosuchus tverdochlebovae* são encontradas quatro presas sinfisiais, no holótipo apenas um está preservado, e com uma fileira de dentes menores posteriormente. Um fato interessante é que a margem dos dentes menores mostra, em vista lateral, concavidade dorsal relativa à altura da margem dorsal. Isto também é visto em LPRP/USP 0011 A, cuja a fileira de pequenos dentes encontra-se na área sinfisial, o diferenciando com relação à *Uralosuchus*, no qual a fileira de dentes sinfisiais é após a sínfise.

Já com relação aos Stereospondyli, Schoch & Milner (2000) além de citarem que a sínfise é bastante variável também dizem que esta geralmente possui um par de presas que podem variar em tamanho, forma e arranjo, influenciando na morfologia da abertura palatal anterior, sendo esta única ou dupla, dependendo das presas sinfisiais. Além de não possuir mais do que um par de presas sinfisiais, estereospôndilos podem ainda possuir uma fileira adicional de pequenos dentes, medial à arcada dentária marginal (Witzmann, 2005). Tendo como exemplo *Parotosuchus* e alguns metopossauros (Warren & Davey, 1992). Em *Rhineceps nyasaensis* há apenas uma grande presa no ramo, presente como uma continuação de uma fileira de pequenos dentes (Watson, 1962). Entretanto, o detalhamento dado pelo autor não permite determinar o número ou disposição dos mesmos. Em *Lydekkerina huxleyi* há apenas uma presa sinfisial, medial à arcada dentária principal, evidenciando assim, a condição para Stereospondyli. Outros estereospôndilos, mais avançados e com alguns representantes de longirrostría bem evidente, são os Trematosauroidea. Um representante mais basal deste grupo, o Thoosuchidae *Thoosuchus jakovlevi* possui

apenas uma presa sinfisial rodeada de denticulos que se tornam maiores anteriormente e não apresentam qualquer fileira adicional, segundo Getmanov (1979). Esta condição é parecida com a descrita por Damiani *et al.* (2000) para uma mandíbula de Trematosauridae. Para o capitossauro *Mastodonsaurus giganteus*, Schoch (1999) cita dois grandes dentes sinfisiais (que apresentariam um tamanho único, visto a abertura palatal anterior), mas sem nenhuma fileira de pequenos dentes adicional. Última condição esta que contraria a de muitos táxons de Capitosauridae, e.g. *Eryosuchus*, *Parotosuchus*, *Wellesaurus*, *Kupferzellia*.

A pequena fileira de dentes que estende-se posteriormente, localiza-se lateralmente, numa área de textura óssea lisa, que comporia a parte dorsal da sínfise. Dias & Barberena (2001) citam uma convexidade (em vista transversal) existente na porção mais anterior e medial da mandíbula de *Bageherpeton longignathus*, que formaria uma espécie de “barra”. Esta arquitetura provavelmente decorre de uma sínfise muito extensa, que inclui a participação dos dois primeiros coronóides e que, provavelmente, daria maior robustez ao elemento. Em LPRP/USP 0011 A está área lingual, medial aos dentes sinfisiais, também daria mais robustez à sínfise, no entanto, nenhuma elevação lingual (“barra”) projetada dorsalmente é encontrada. Em outros arqueossauros longirrostrinos de extensa sínfise como *Prionosuchus plummeri* Price, 1947, e *Platyoposaurus stuchenbergi* (em ambos o coronóide participa da sínfise) tampouco há a presença desta barra lingual, sendo que, no primeiro, a convexidade palatal resulta numa mandíbula relativamente côncava, enquanto o segundo apresenta condição semelhante à LPRP/USP 0011 A, onde a altura desta área medial não ultrapassa a base dos dentes.

Romer (1947) define a fossa adutora como uma abertura dorsal, oval e anterior à fossa glenóide, servindo para a inserção da musculatura adutora temporal, assim como para o acesso de vasos e nervos à mandíbula. Esse termo foi utilizado primeiramente para “Stegocephalia” por Säve-Söderbergh (1935). Sua parede lingual (formada pelo pré-articular) é, geralmente, mais baixa em comparação à parede labial (formada em grande parte pelo supra-angular e pelo pós-coronóide). Em LPRP/USP 0011 A a fossa adutora está incompleta, sendo presente apenas seu terço anterior. Nesta parte está presente a margem anterior ventral formada pelo pré-articular e a margem anterior dorsal formada pelo pós-coronóide.

Jupp & Warren (1986) observam que dentre as famílias de temnospôndilos triássicos, listadas por Romer (1966), há diferença na relação entre as paredes, com uma razão limite entre a altura da parede labial e da lingual maior ou menor que 1,5 (medido no comprimento médio da fossa adutora). Ou seja, grupos que possuem razão menor que 1,5 têm paredes de altura equivalente, como notado para Metoposauridae, Plagiosauridae, Rhytidosteidae, Rhinesuchidae e Capitosauridae. Este último foi destacado por Schoch (1999), na descrição de *Mastodonsaurus giganteus*, em que as paredes altas tipificam a condição para Capitosauridae.

A razão das paredes em LPRP/USP 0011 A é de aproximadamente 2,0 (apesar desta não poder ter sido medida no comprimento médio da fossa adutora, que se encontra quebrada), sendo condizente com a razão acima de 1,5. Proporção esta que também é constatada para Chigutisauridae, Brachyopidae, Benthosuchidae, Lydekkerinidae, Trematosauridae e Uranocentrodontidae, esta última “família” pertencendo à Rhinesuchidae Schoch & Milner (2000). Damiani *et al.* (2000) ressalta esta mesma característica na descrição de um Trematosauridae indeterminado sul-africano. Ainda em outros temnospôndilos longirrostrinos, neste caso arqueossauros permianos, obtém-se uma razão acima de 1,5. Como pode ser

constatado para *Archegosaurus decheni* (aproximadamente 2,1), *Platyoposaurus stuckenbergi* (aproximadamente 2,8) e *Tryphosuchus paucidens*, (aproximadamente 2,05).

Mandíbula LPRP/USP 0010

Este é um pequeno fragmento da porção próxima à extremidade posterior de um ramo mandibular direito (Fig. 10). Ventrodorsalmente está completo, com altura de 5,2 cm e restringe-se quase que somente à fossa meckeliana posterior. Seu estado de preservação é ruim, o que dificulta observação de suturas.

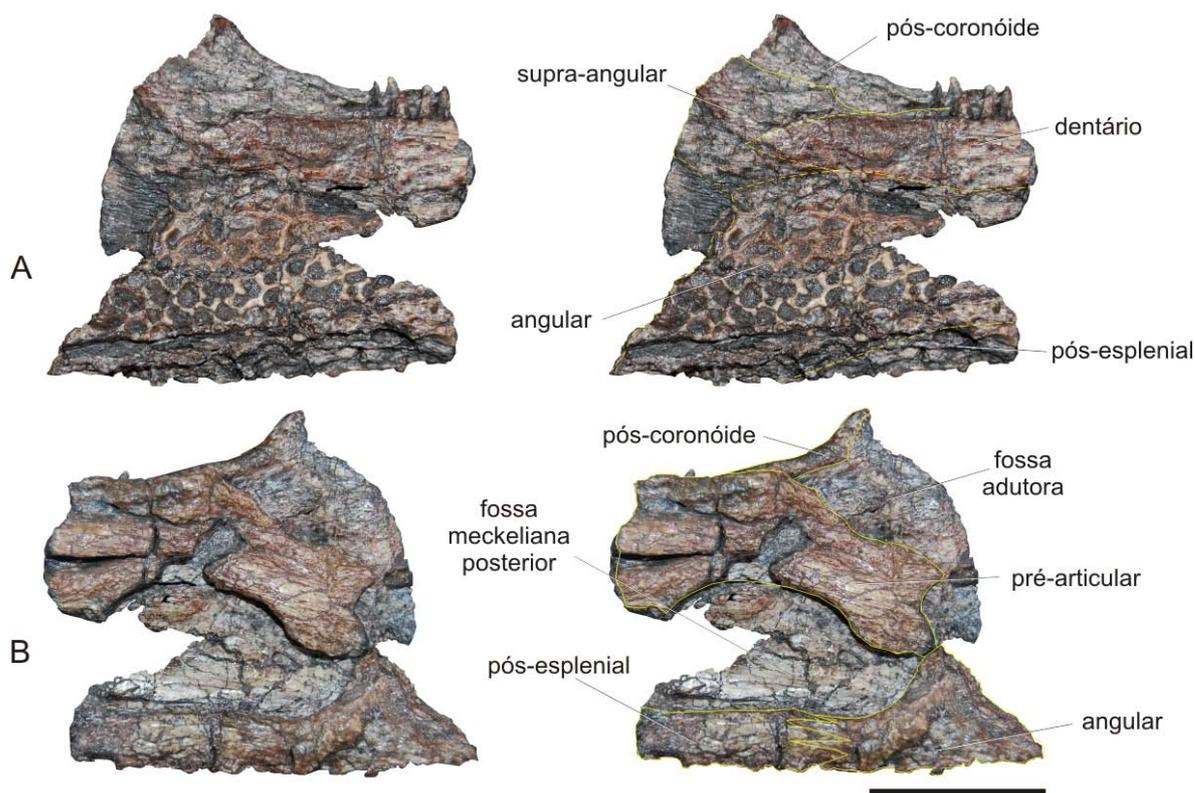


Figura 10 – Mandíbula LPRP/USP 0010, em vista labial (A) e vista lingual (B). As linhas amarelas mostram os possíveis limites entre os ossos. Escala: 2 cm.

Lingualmente, o que chama atenção, é a presença fossa meckeliana posterior. Esta estrutura está com parte anterior quebrada e a sua margem posterior não se fecha completamente, isto, como resultado da preservação. A margem ventral forma uma borda bem projetada medialmente composta pelo pós-esplenial posteriormente e pelo angular anteriormente. Pode-se notar a presença de uma sutura na borda ventral da fossa, que marcaria o limite entre o pós-esplenial e o angular. Esta sutura é em ‘zig-zag’ encontra-se mais próxima da extremidade posterior. O angular encerra a metade posteroventral da fossa, sendo que o pré-articular compõe toda a borda dorsal. No entanto, não há nenhuma sutura marcando tal contato na extremidade posterior da borda. Mas como esta margem não está contínua, possivelmente o limite encontrar-se-ia no ponto de quebra. O pré-articular encerrando a fossa dorsalmente, apresenta outro ponto de está quebra. Este mais dorsal, que, determina outra descontinuidade no margeamento da fossa.

Com relação à fossa adutora, apenas sua extremidade anterior está presente e, supostamente, somente o pós-coronóide e o pré-articular encontram-se compondo esta estrutura. A sutura entre estes ossos, que se encontraria um pouco anterior a fossa e seria ventral por toda a extensão do pós-coronóide, não pode ser vista, mas pode ser inferido é que o pós-coronóide faz parte da parede labial da fossa. Isto é inferido, pois o osso que compõe anteriormente a fossa porta dentes em uma segunda fileira medial à arcada do dentário, provavelmente se tratando do último pós-coronóide. Este, projeta-se posterodorsalmente, mostrando suave encurvamento, que cria certa concavidade dorsalmente voltada. Mais posteriormente a este ponto, a quebra, não deixa saber se tal osso volta-se apenas posteriormente, ficando longitudinal (formando uma espécie de platô), ou se esta projeção continua dorsalmente, aumentando a altura total da mandíbula.

O pré-articular compõe a parede lingual da fossa como um todo, e, voltando-se posteroventralmente, faz com que haja uma diferença entre as alturas das paredes que constituem a fossa adutora. Ponto este em comum entre todas as mandíbulas aqui mencionadas. Aparentemente o dentário não está exposto em vista lingual, pelo menos onde o fóssil encontra-se preservado. Labialmente, o mesmo pode ser visto portando os últimos 5 dentes da arcada principal. A sua sutura ventral com o angular ou o supra-angular não pode ser vista. Entretanto, em vista dorsal, vê-se claramente o contato deste com o pós-coronóide, onde uma sutura longitudinal (em vista labial, ventral ao pós-coronóide) se estende até a extremidade posterior da peça.

Uma ocorrência que chama a atenção é a presença de dentes no pós-coronóide, neste caso são quatro, menores e, devido ao fato do pós-coronóide estar mais dorsal que o dentário, mais altos que os da arcada principal. Ainda labialmente, estaria o processo cultriforme do dentário, e, portanto, a ligação deste osso com o supra-angular e, um pouco mais anteriormente, com o angular.

Sendo assim, a pouca informação disponível não é o suficientemente para atrelar assertivamente este material a qualquer grande grupo de temnospôndilo. O que se pode afirmar é que este material possui possíveis afinidades à "*Rastosuchus*", como discutido abaixo.

Pelve LPRP/USP 0011 B

Descrição geral – Romer (1947) sucintamente descreve uma cintura pélvica generalizada de labirintodonte, entretanto, Romer (1956), na descrição da cintura pélvica de 'anápsido' resume de maneira mais esclarecedora a composição da mesma. Assim sendo: "a cintura pélvica, diferente da peitoral, é de origem puramente endocondral, pré-formada cartilaginosa. Basicamente, cada metade da cintura pélvica ossifica-se de três centros – ílio (*ilium*) acima, púbis (*pubis*) e ísquio (*ischium*) abaixo – e consiste de uma lâmina ilíaca dorsal, um acetábulo (*acetabulum*) centralmente alocado, acomodando a cabeça do fêmur, e, abaixo, uma lâmina pubo-ísquíaca. O ílio articula-se internamente com as costelas sacrais, ao passo que as duas lâminas pubo-ísquíacas (cada uma proveniente de uma cintura pélvica) encontram-se medialmente numa sínfise ventral".

O púbis, contudo, pode aparecer na condição cartilaginosa, o que, como Schoch & Milner (2000) destacam, freqüentemente ocorre em formas aquáticas ou neotênicas. Segundo Pawley (2006), em temnospôndilos larvais (e.g. *Branchiosaurus*, *Micromelerpeton credneri* e *Sclerocephalus haeuseri*), o ílio se ossifica primeiro, enquanto o púbis é o último elemento a se ossificar. Relativo ao maior ou menor grau de

ossificação, para Bystrow & Efremov (1940), a grande diferença no esqueleto pós-craniano se daria entre “labirintodontes ‘aquáticos’ ou ‘terrestres’”, sendo que a maior robustez deste último repousaria esta variável morfológica. Entretanto, outros autores como Nilsson (1939), Romer (1947) e Warren & Snell (1991) assumem que tais variações provêm de uma herança filogenética. Ainda, para Warren & Snell (1991), nas espécies triássicas a pelve sempre é encontrada como elementos separados, dessemelhante ao visto para formas permianas que possuem uma pélvis co-ossificada. Deste modo, guarda-se certa vinculação filogenética, já que o permo-triássico carrega o início da grande irradiação Stereospondyli (Ruta *et al.*, 2007).

A pelve de LPRP/USP 0011 B (Fig. 11), este está muito bem preservada, apesar de certos pontos estarem quebrados. A borda ventral está fraturada, encontrando-se descontínua; anteriormente, ocorre quebra em forma de fenda, ventral ao limite entre o ílio e o púbis; em vista lateral, no ponto central do ísquio há uma quebra, formando um orifício; e, em vista medial, boa parte da área ventral do ílio, que inclui também uma parte ventral da lâmina ilíaca, está incompleta. Entretanto, várias estão claramente visíveis: como o púbis, evidente e ossificado, como evidenciado pelo forâmen obturador bem visível; a lâmina ilíaca mesmo que quebra no momento da coleta, pôde ser inteiramente recuperada durante a preparação; e muitas cicatrizes de inserção muscular. Além do mais, em vista lateral, uma área ventral ao acetábulo poderia ser interpretada como quebra, visto sua textura não lisa. Contudo, no momento de preparação, esta área estava encoberta por sedimento, o que demonstra que assim se preservou, sendo provavelmente ocupada por cartilagem.

Em vista lateral, as linhas formadas pela borda dorsal ilíaca, pela borda ventral da lâmina pubo-ísquíaca e por uma linha traçada entre as extremidades mais posteriores da pelve (extremidade posterior do ílio e posterior do ísquio) formam um triângulo obtusângulo. Quando se observa cinturas pélvicas de tetrápodes primitivos, como *Acanthostega gunnari*, ou dos antracossaurídeos *Archeria crassidisca* e *Proterogyrinus scheeli*, excetuando o processo ilíaco dorsal, que interrompe a linha que passaria pela borda dorsal da lâmina ilíaca, todos, a grosso modo, apresentam um formato triangular. Condição esta bem diferente da vista para o *Cotylosauria Limnosceles paludis*, que apresenta o processo pós-ilíaco voltado muito posteriormente. Agora, para outros temnospôndilos, como *Dendrerpeton arcadianum*, ou para o arqueossauro *Archegosaurus decheni* a semelhança com os primeiros é bem evidente neste quesito. Schoch & Milner (2000) citam que para uma pelve de estereospôndilos (não generalizando para os stem-Stereospondyli, possivelmente devido ao fato de que poucas pelves estão ossificada para este grupo) o componente dorsal do ílio é voltado posterodorsalmente. Ventralmente repousa o acetábulo. O ísquio é um elemento semilunar ou trapezoidal, que possui as margens obscuras durante o desenvolvimento. O elemento púbico aparece por vezes não ossificado, mas quando sim, geralmente aparece fundido ao ísquio.

Sendo assim, por mais que este pareça diferente à primeira vista, com de robustos temnospôndilos bem conhecidos, como *Eryops megalcephalus* ou *Mastodonsaurus giganteus*, a morfologia d LPRP/USP 0011 B assemelha-se à pelve de vários temnospôndilos. Abaixo se apresenta a descrição individual de cada osso.

Ílio – Segundo Warren & Snell (1991) um típico ílio de temnospôndilo triássico é ‘acinturado’ (constrito dorsalmente ao acetábulo), com uma lâmina dorsal expandida que articula medialmente com uma única costela sacral, e possui uma massiva porção ventral que porta a parte dorsal do acetábulo. A lâmina

dorsal varia em seu grau de expansão, não somente entre famílias, mas dentro delas e também ontogeneticamente (Bystrow & Efremov, 1940).

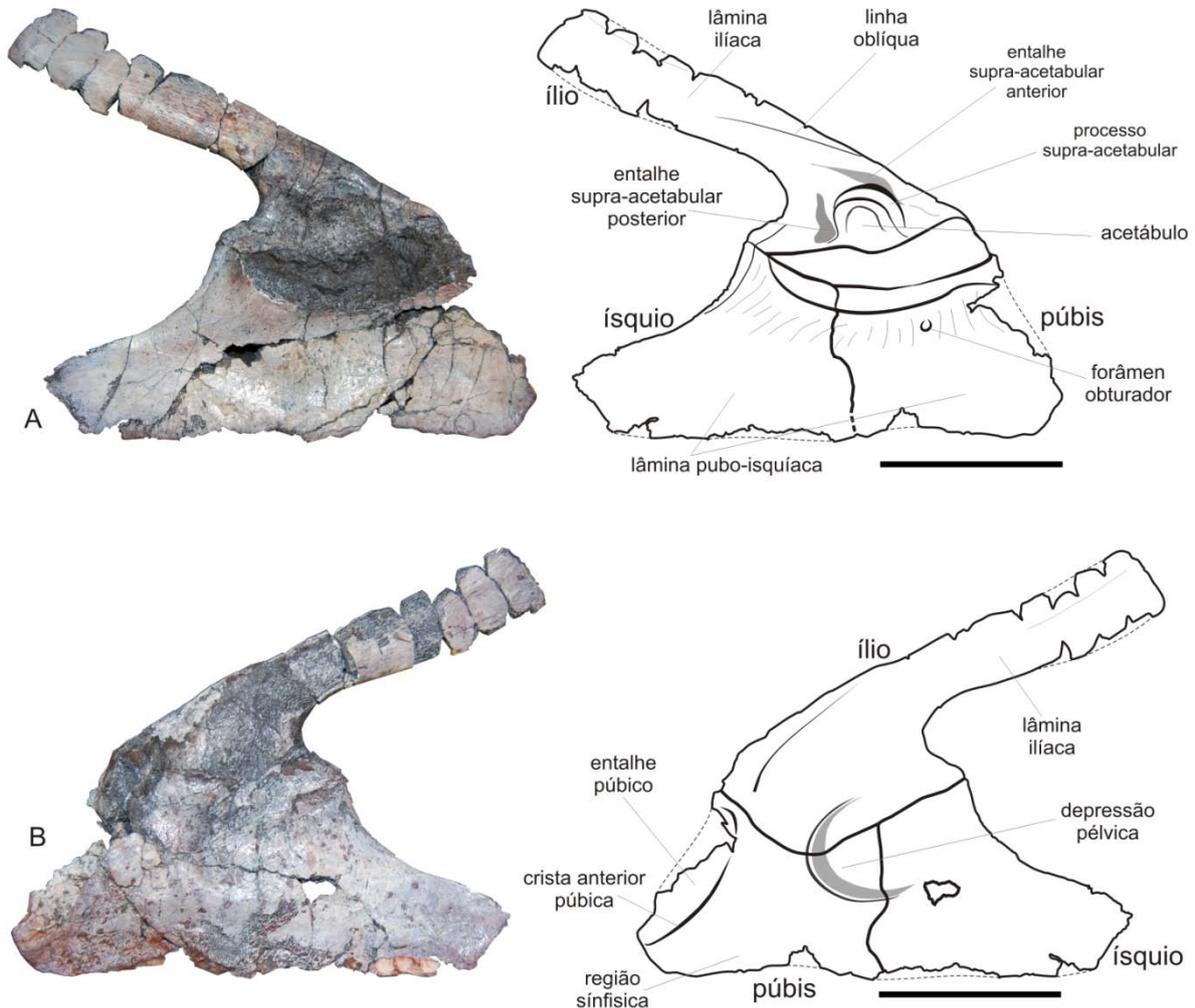


Figura 11 – Cintura pélvica de LPRP/USP 0011, em vista lateral (A) e vista medial (B). Escala: 5 cm.

Com relação à lâmina ilíaca, Romer (1947) cita que ancestral dos tetrápodes, presumivelmente não possuiria uma lâmina ilíaca ou qualquer processo do tipo, visto que esta estrutura desenvolveu-se primariamente como conexão para suportar a cintura na região sacral da coluna vertebral. Como Carroll (1997) explicita, na transição para vertebrados terrestres a cintura pélvica tornou-se muito maior e o ílio tornou-se articulado com a coluna por meio de uma costela sacral. Isto pode ser observado para *Ventastega curonica*, que segundo Ahlberg *et al.* (2008), apresenta semelhanças com o ílio de *Acanthostega gunneri*. Nestes, há uma delgada contração ilíaca, sem canal ilíaco, e um processo ilíaco dorsal desenvolvido. Ao contrário do que ocorre em *Ichthyostega*, no qual o ílio porta uma robusta contração ilíaca, perfurada por um canal, o processo dorsal é amplo, mas menos distinto, e o processo posterior é horizontal. Esta condição é semelhante à do tetrapodomorfo basal *Elginerpeton pancheni*. Assim, mesmo mencionando grupos bem mais basais é interessante ressaltar que o ílio já se apresenta como elemento de morfologia

característica variável. Igualmente, isso pode ocorrer em temnospôndilos (Schoch, 1999). Apesar de Warren & Snell (1991) sugerirem que somente o ílio de Metoposauridae, expandido anteroposteriormente e mais robusto transversalmente (Dutuit, 1976), possuiria valor taxonômico.

No ílio dos Temnospondyli há, tipicamente, segundo (Pawley, 2006), uma lâmina ilíaca dorsal achatada lateralmente e anteroposteriormente expandida. Frequentemente, esta haste se bifurca posteriormente, gerando dois processos, um anterior e outro posterior, sendo este último a continuação da lâmina. Romer (1957) e Jarvik (1996) citam a bifurcação como plesiomórfica para tetrápodes, sendo o processo ilíaco posterior é retido nas formas mais basais de temnospôndilos, como em *Caerorhachis bairdi*, *Casineria kiddi*, *Dendrerpeton arcadianum* e *Balenerpeton woodi*. Este processo é descrito como uma ponta por Romer (1947) para “rhachitomos” primitivos como *Eryops*, desaparecendo em grupos mais avançados.

Na lâmina ilíaca (processo ilíaco dorsal), lateralmente, aparece o sulco pélvico transversal (*linea obliqua*, segundo Bystrow & Efremov, 1940; ou sulco pré-púbico, segundo Hewison, 2008). Sendo uma estrutura voltada posterodorsalmente, tem origem no lado anterior da crista supra-acetabular e estende-se até o limite ventral do processo dorsal ilíaco (e.g., *Dendrerpeton*). Também pode ter curta extensão, e neste caso, não excede o comprimento posterior da crista supracetabular (e.g., *Eryops*). Esta estrutura é variável dentre os temnospôndilos, sendo proeminente em muitos casos (Hewison, 2008). Pode variar tanto inter como intra-especificamente (e.g., *Trimerorhachis* e *Benthosuchus*), ou mesmo, não estar presente em certos casos (Pawley, 2006). Ela marcaria a separação da musculatura axial da apendicular, ou ainda, forneceria a superfície de origem para os músculos femorais como sugeriu Romer (1922).

Em vista lateral, devido à presença de uma borda sacral localizada posteriormente na lâmina ilíaca, em formas como o eusqueliano *Eryops*, o formato da lâmina é retangular. O ílio de alguns Limnaria (*sensu* Yates & Warren 2000), como de alguns trematosaurídeos (Schoch, 2006; Maisch *et al.*, 2004), ou mesmo arqueosauríneos (Witzmann, 2006), estes são bem mais alongados e estreitos. Tal condição diverge da encontrada em *Benthosuchus* (Bystrow & Efremov, 1940), onde há um processo anterior bem marcado, e onde os indivíduos mais jovens possuem um ílio semelhante ao de *Mastodonsaurus*. Este ílio, mesmo relativo a outros ossos da espécie, é pequeno e delgado, mas ainda possuindo uma expansão na extremidade (não bifurcada), condição também encontrada em *Eryosuchus garjainovi*. Na maioria dos outros Capitosauria, como *Paracyclotosaurus*, *Parotosuchus pronus*, o ílio é mais curto e robusto (Schoch, 1999).

O acetábulo, segundo Romer (1947), tanto em labirintodontes, quanto em répteis primitivos, é uma grande estrutura oval, centrada numa área triangular formada pelos três elementos ósseos, e que dorsalmente exhibe um proeminente apoio (crista supracetabular). Warren & Snell (1991), citam que não é possível determinar acuradamente a orientação do acetábulo em temnospôndilos mesozóicos, devido à desarticulação que os ossos pélvicos sofrem. Medialmente, Pawley (2006) cita a presença de um sulco ilíaco medial. Este, encontrado plesiomorficamente pelo menos para Eryopoidea, passaria abaixo da linha média anteroposterior do ílio. (Bystrow & Efremov, 1940) citam para o ílio de *Benthosuchus*, na face medial, uma crista muscular, que se estenderia longitudinalmente ao eixo do processo dorsal.

O ílio de LPRP/USP 0011 B encontra-se quebrado em sete partes, todas perfeitamente encaixadas, o que torna este osso completo mesmo que avariado. A superfície lateral é de aspecto liso, com a presença de cicatrizes de inserção muscular localizadas principalmente na região intermediária anteroposteriormente.

Medialmente, uma parte da superfície encontra-se quebrada, principalmente na região mais ventral. A grosso modo o ílio é longo e delgado. A altura do processo dorsal ilíaco (formando uma espécie de 'haste') corresponde a cerca de dois terços do total da altura total do ílio. Sem contar que esta haste laminar, além de comprida, mantém-se praticamente com a mesma pouca largura por toda sua extensão, variação de cinco milímetros entre o ponto mais constricto e o ponto mais largo, que neste caso é o ponto mais dorsal. A base ventral do ílio, em vista lateral, é triangular. O limite ventral se dá com a lâmina pubo-iquíaca e não está totalmente claro devido a ossificação parcial da peça, em sua superfície lateral, principalmente na parte infra acetabular, e devido à fusão entre os elementos ósseos, ratificando o que Warren & Snell (1991) sugerem os temnospôndilos permianos. Todavia, medialmente, os contornos podem ser delimitados mais facilmente, o que auxilia na transposição destes para a face lateral. Assim, sugere-se que o acetábulo esteja totalmente restrito ao ílio.

Lateralmente, o limite ventral com a lâmina pubo-isquíaca forma uma linha suavemente côncava dorsalmente e na extremidade posterior, o limite com o ísquio salienta-se, e a sutura entre estes ossos forma um sulco raso, oblíquo e voltado posterodorsalmente. Em vista lateral, na área de limite entre o ílio e o ísquio há uma marcada proeminência voltada posterodorsalmente, arredondada, que tem em seu ponto médio e sutura entre o ísquio e o ílio e marca a extremidade mais ventroposterior do ílio. Medialmente, o limite com o ísquio também é bem marcado, numa sutura retilínea que é voltada anteroventralmente. Tal limite representa somente um terço da fronteira ventral do ílio, o restante se dando com o púbis. Neste contato, até a metade do seu comprimento, a sutura é retilínea e descende anteroventralmente, a partir deste ponto a sutura encurva-se direcionada dorsalmente e ruma anterodorsalmente, acabando na extremidade anteroventral do ílio. Isto faz com que o contato do ílio com o púbis seja marcado por um bojo, que forma uma concavidade voltada dorsalmente, com extremidade ventral no ponto médio do comprimento entre estes dois ossos. Vale ressaltar também, que, em vista anterior, a pequena porção anterior ao acetábulo volta-se lateralmente, acompanhando a configuração do púbis.

O acetábulo em LPRP/USP 0011 B é uma estrutura muito evidente, saliente, e claramente situada no ílio. Apesar de Romer (1947) citar que esta estrutura encontra-se central na pelve em LPRP/USP 0011 B, a extremidade posterior desta estrutura está no comprimento médio entre as extremidades da lâmina pubo-isquíaca, ponto médio este que também demarca o limite entre o púbis e o ísquio. Já, com relação à altura total da peça, o ponto médio entre as extremidades dorsal e ventral coincide exatamente com o ponto central acetabular. O acetábulo é arredondado, mas não forma uma circunferência completa, pois sua parte ventral não está ossificada. A crista supra-acetabular é bastante saliente e projetada lateralmente, podendo ser avistada em vista anterior, posterior e dorsal. Esse, possui forma de "crescente", com concavidade voltada ventralmente, onde encerra dorsalmente o acetábulo, mas não ventralmente. A parte anterior do processo supra-acetabular, mesmo um pouco quebrada, mostra-se espessa, em comparação ao restante desta estrutura. A concavidade formada no interior do acetábulo é uma depressão côncava lateralmente e está levemente deslocada posteriormente.

O acetábulo como um todo (o que inclui a projeção supra-acetabular) é limitado tanto anteriormente quanto posteriormente por duas outras estruturas. O entalhe supra-acetabular anterior e posterior. Em LPRP/USP 0011 B o entalhe supra-acetabular margeia toda a parte anterior do processo supra-acetabular, até a extremidade dorsal desta última estrutura. Além de ser mais delgado, quando comparado ao posterior,

também tem sua extremidade ventral numa altura maior que aquela do entalhe posterior. É voltado posterodorsalmente, e, quase que formando um sulco, termina posteriormente no ponto de maior constrição do processo dorsal ilíaco. O entalhe supra-acetabular posterior, é uma depressão mais arredondada locada posteriormente à extremidade posterior do processo supra-acetabular. O limite ventral, como já dito, é mais ventral do que o do outro entalhe, mas seu limite dorsal não ultrapassa o a extremidade dorsal do processo acetabular posterior.

Estes dois entalhes criam três saliências que correm dorsalmente e que confluem, encerrado-se no ponto do constrição da lâmina ilíaca. A primeira saliência, mais anterior, está voltada posterodorsalmente. Forma uma borda arredondada na linha anterodorsal do ílio e, estendendo-se mais dorsalmente que as demais, é limitada dorsalmente pelo sulco pélvico transversal e ventralmente pelo entalhe supra-acetabular anterior. Tanto no contato com o sulco transversal, quanto no contato com o entalhe anterior, ocorrem duas outras saliências menores, que delimitam dorsal e ventralmente a saliência maior que corre mais posteriormente num sentido posterodorsal. A saliência intermediária, parte do ponto posterodorsal do processo supra-acetabular e limita-se pelos dois entalhes. Seu sentido é posterodorsal, o mesmo do eixo da lâmina. Já a terceira, mais posterior, é limitada anteriormente pelo entalhe posterior e posteriormente pelo limite posterior do próprio ílio. Da mesma forma que a primeira, forma um tipo de borda, que se estende anterodorsalmente, mas acompanha o encurvamento da extremidade ventroposterior do ílio, voltando-se, posterodorsalmente. Ambas, então, encontra-se no ponto de gargalo do ílio que após esta área vai se laminando cada vez mais posterodorsalmente.

Em corte transversal, a lâmina ilíaca é estreita posteriormente, enquanto, mais anteriormente e próximo da base, ela exhibe-se mais oval. Este achatamento que a 'haste' ilíaca sofre é a partir do comprimento médio da mesma. Quando se observa a extremidade posterior transversalmente, vê-se que são as bordas dorsal e ventral que se afunilam. Este estreitamento ocorre mais na margem dorsal, e, por conseguinte, aparecem dois sulcos, bem rasos, um na face lateral e outro na face medial, com a mesma orientação e a lâmina. A extremidade anterior está no mesmo ponto onde acaba o sulco transversal pélvico e sua extremidade posterior encontra-se na extremidade da haste. Esta borda ventral provém de um encurvamento côncavo voltado posteriormente, bastante acentuado, sofrido a partir do contato ventral com o ísquio. Após este ponto mais dorsal na lâmina ilíaca, a margem ventral sofre um novo encurvamento, mas muito mais suave e direcionada dorsalmente. A margem anterior (e também mais dorsal) é praticamente reta, mas mais anteriormente, proximamente ao acetábulo é ligeiramente voltada em direção ventral. Ainda na haste, posteriormente ao comprimento da extremidade posterior do sulco pélvico transversal, esta margem volta-se suavemente também em direção dorsal. Uma estrutura conspícua presente na face lateral da lâmina ilíaca é o sulco transversal pélvico. Esta, inicia-se muito brandamente no comprimento médio acetabular, e estendendo-se posterodorsalmente pela lâmina, mas mais posteriormente, encerra-se um pouco antes do comprimento médio total do processo ilíaco dorsal. O ângulo formado por este sulco em relação à linha ventral da lâmina pubo-isquiática é de 15°, o que demonstra que está mais paralela à linha ventral do que as margens dorsal e ventral da lâmina ilíaca.

Com relação à face medial, pouco pode ser dito, visto sua quebra superficial em certos pontos. Mas o que se observa é que o processo dorsal do ílio, praticamente continua ventralmente, criando uma grosseira saliência voltada ventralmente, mas um pouco deslocada anteriormente. Esta forma o limite

anterodorsal de uma depressão existente onde se encontra o limite entre o ílio e o púbis, que será melhor detalhado na descrição do púbis.

Ísquio – Como citado no início do texto, o ísquio é um elemento semilunar ou trapezoidal, com margens pouco definidas durante o desenvolvimento (Schoch & Milner, 2000). Para os temnospôndilos triássicos o ílio é um osso inacabado com a margem posterior suavemente côncava e a margem anterior não tão delimitada Warren & Snell (1991). Em alguns, a margem posterior é distintamente côncava (e.g. *Metoposaurus ouazzoui*) ou pode ser reta, como em *Rewana quadricuneata*.

Nos temnospôndilos em geral, este elemento ossifica-se depois do ílio (Witzmann, 2006), como exemplificado por *O. labyrinthicus*, *S. haeuseri* e *A. decheni* (Boy, 1990; Schoch, 2003; Witzmann & Schoch, 2006). Em LPRP/USP 0011 B, o ísquio encontra-se claramente ossificado, com as extremidades bem definidas. Além do mais, o púbis (como será visto), está também ossificado, e pela “ordem ontogenética de ossificação” o ísquio precede o púbis, e o fato deste último estar preservado corrobora com a robustez deste elemento. Em LPRP/USP 0011 B o ísquio apresenta bom estado de preservação. Seus contornos então bem delimitados, exceto numa parte do contato com o ílio, onde o aspecto anterodorsalmente é mais grosseiro, provavelmente ocupado por cartilagem. Ainda, central ao osso, existe um buraco decorrente da quebra na coleta, e sua margem ventral não é totalmente contínua. Sua face lateral é de aspecto liso e apresenta cicatrizes para inserção muscular. A face medial tem um aspecto mais áspero, principalmente próximo à margem ventral (região provavelmente relacionada à sínfise pélvica), mas ainda apresenta poucas cicatrizes visíveis.

O ísquio de LPRP/USP 0011 B é trapezóide em vista lateral. Com longa margem ventral e margem dorsoposterior com concavidade voltada dorsoposteriormente. O contato com ílio é oblíquo e voltado dorsoposteriormente. Como já dito, este limite é grosseiro, devido ao provável preenchimento cartilaginoso que ocupa os dois terços anteriores do contato. O outro um terço, mais dorsal, expõe uma sutura muito clara. Esta área é marcada por uma suave projeção (já mencionada na descrição do ílio), voltada dorsoposteriormente, que apresenta a sutura em seu ponto médio.

A margem dorsoposterior do ísquio apresenta uma curvatura bastante conspícua. Mais interno a esta margem ocorre um sulco que acompanha esta curvatura. Este é raso, e surge na metade de seu comprimento, praticamente na borda do osso. Estende-se anterodorsalmente, e a medida que direciona-se ao ílio vai distando da margem do osso, mas sempre acompanhando a linha encurvada da borda. Ainda, o sulco não finda na sutura entre o ílio e o ísquio, ‘adentrando’, este último e acompanhando a projeção existente no contato ílio/ísquio. Logo após ultrapassar anterodorsalmente a sutura, este sulco altera seu rumo, voltando-se anteriormente e findando no entalhe supra-acetabular posterior, praticamente no mesmo comprimento da extremidade mais anterior do contorno posterior do ílio.

Ainda na margem dorsoposterior, a concavidade voltada dorsoposteriormente, volta-se suavemente em direção ventral e termina num ângulo reto com a margem posteroventral. Esta é retilínea e representa o lado de menor comprimento. Sua extremidade ventral está quebrada, mas o ângulo formado entre esta e a borda ventral é de aproximadamente 130°. Após este ponto, observa-se a borda ventral, que da mesma forma é retilínea, excetuando os pontos de quebra. Esta forma a metade posterior da margem ventral da lâmina pubo-ísquíaca, e só termina mais anteriormente na extremidade ventroanterior púbica. Isto se dá

pois o limite mais ventral entre o ísquio e o púbis não aparece devido à fusão destes ossos. Contudo, esta fusão só ocorre perto da borda ventral, já que logo posteriormente a sutura entre tais ossos aparece posteriormente. Este contato, o limite não é totalmente retilíneo, formando na verdade uma linha sigmóide muito tênue, primeiramente formando uma concavidade voltada posteriormente e, secundariamente, outra concavidade voltada anteriormente. O ápice desta linha indica o limite mais anterodorsal do ísquio e, onde é retomado o contato com o ílio, num ângulo obtuso (cerca de 115°). Medialmente, como na face lateral, os limites seguem-se em contornos marcados. A sutura ventral com o púbis parece menos sigmóide, mas da mesma forma, não alcança a borda ventral. Uma faixa próxima a linha ventral provavelmente se tratava da ligação sinfisial, sendo evidenciada pelo seu aspecto rugoso.

O ísquio, lateralmente, mostra um evidente espessamento anterodorsal. Como formador da metade posterior da lâmina pubo-isquiaca, este mostra-se laminar em boa parte da sua composição, principalmente sua metade inferior. Entretanto, a partir do terço mais ventral da margem posterodorsal, inicia-se o espessamento. O ponto mais espesso encontra-se no contato com o ílio, sendo seu limite dorsoposterior o sulco que corre paralelamente à margem posterodorsal do ísquio. Mais ventralmente não há uma limitação clara, pelo fato do achatamento de dar gradativamente em direção à linha ventral da peça. Por toda a área de engrossamento isquiaco há a presença de cicatrizes de inserção muscular. A face medial, ainda posteriormente, é praticamente laminar, mas na área do comprimento intermediário do contato ísquio/púbis também há um engrossamento que se ressalta mais medialmente. Isto continua no púbis, formando a borda ventral de uma depressão central à pelve, principalmente entre o ílio e o púbis.

Púbis – Este é o último elemento pélvico a se ossificar em temnospôndilos, indicando maturidade morfogenética da pelve quando se encerra totalmente o forâmen obturador Pawley (2006). Formando a porção anterior da lâmina pubo-isquiaca, segundo (Romer, 1947), o púbis tende a ser triangular e com seu ápice próximo ao acetábulo. Nele, insere-se proximalmente um importante músculo apendicular posterior, o *pubo-ischio femoralis internus*, enquanto o forâmen obturador perfura o púbis próximo ao acetábulo. Visto sua morfogênese e o hábito aquático do grupo (o que suscita maior composição cartilaginosa, em detrimento da óssea na composição esquelética) o púbis encontra-se pouco preservado dentre os Temnospondyli, estando presente apenas em formas adultas de espécies como *Balanerpeton woodi* (Milner & Sequeira, 1994), *Denderpeton acadianum* (Carroll, 1967; Holmes, et al. 1998), *Eryops megalcephalus* (Pawley & Warren, 2006), *Mastodonsaurus giganteus* (Schoch, 1999), *Sclerocephalus haueseri* (Boy, 1988; Lohmann & Sachs, 2001; Schoch, 2003) e *Benthosuchus sushkini* (Bystrow & Efremov, 1940). Assim, a adição de LPRP/USP 0011 B neste restrito grupo de temnospôndilos com púbis preservado mostra a importância do mesmo.

O púbis de LPRP/USP 0011 B, da mesma forma como os outros elementos que compõe a pelve, está bem preservado. Apesar disto, existem dois pontos de quebra, um pequeno, ventral, que interrompe a continuidade da margem ventral, e outro, anterior, na altura do forâmen obturador. Ambos possuem a forma de um “V”, com a parte aguda voltada internamente. Da mesma forma que o ísquio, o púbis é um osso trapezóide, em vista lateral. As margens, dorsal e ventral, apresentam quase o mesmo comprimento, com a base dorsal um pouco mais curta e correspondendo a cerca de 85% do comprimento total da base ventral. Isso difere do que é visto para o ísquio, em que a diferença é mais acentuada e a margem dorsal corresponde a cerca de 40% do comprimento total da base ventral. A margem dorsal do púbis também

mostra um aspecto inacabado, onde provavelmente havia cartilagem. Tanto a margem dorsal quanto a anterior projetam-se lateralmente e dão uma certa aparência côncava lateralmente ao púbis. Além disso, o púbis apresenta um maior espessamento anterodorsal.

Lateralmente, a articulação posterior com o ísquio tem o contorno sigmóide suave que não alcança a margem ventral. A margem ventral é praticamente retilínea e a extremidade anterior arredondada e locada mais próximo a base. Nesta área vê-se uma ponta com os lados algo pouco agudos, mais dorsoposteriormente à qual se encontra a quebra já citada. A margem dorsal é suavemente côncava e é contatada pelo ílio em toda sua extensão. Na face medial, a forma do púbis é sutilmente diferente da encontrada na face lateral, pois o fato do ílio projetar-se mais ventralmente produz uma concavidade mais exacerbada na margem dorsal púbica. O ponto mais ventral desta margem dorsal se dá na metade do comprimento total da mesma. Algumas estruturas como o forâmen obturador (melhor visto lateralmente), duas cristas e uma depressão (todas mediais), merecem destaque, já que caracterizam melhor o púbis. O forâmen obturador localiza-se próximo à margem dorsal, e posiciona-se mais anteriormente, na extremidade posterior da fratura anterior e, ainda na lâmina pubo-isquiaca, está mais ventral, antes da projeção dorsolateral do púbis. É uma estrutura circular, bordejada em todo seu perímetro, com 2,65 mm de diâmetro. Um pouco posterior a este forâmen, existe um sulco retilíneo que se estende ventralmente, mas que aparenta tratar-se de um artefato tafonômico.

Medialmente, existe uma crista pouco pronunciada, anterior à sutura com o ísquio, que acompanha paralelamente esta sutura por praticamente toda sua extensão. A crista tem início no ponto central de uma depressão localizada no centro pélvico e finda quase na borda ventral, na região de sínfise. Esta depressão, está praticamente restrita ao ílio e ao púbis, visto que pouco adentra no ísquio. Pode ser que a mesma também seja um produto tafonômico, resultante de uma compressão medial que achatou a pelve. Contudo, ela também apresenta certa simetria e será aqui descrita como uma estrutura característica desta peça. Sua localização em LPRP/USP 0011 B é bem central ao triângulo formado quando se retira a haste ilíaca. A forma é semicircular, com bordas ressaltadas na margem anterior. A metade dorsal é composta pelo ílio, um pouco dorsal à sutura com o púbis, ao passo que a ventral é composta pelo púbis, sendo atravessada pela crista anterior à sutura com o ísquio e também pela própria sutura. Vale salientar que a depressão adentra o ísquio, principalmente na parte anterodorsal deste osso. Esta depressão, possui dois tipos de bordas, a ventral mais aguda, e a dorsal mais arredondada. Está dá a impressão de ser a continuação da haste ilíaca, mas projetada ventralmente. Próximo ao ponto mais dorsal da depressão existem três forâmens enfileirados, quase que longitudinalmente (voltados um pouco ventroposteriormente) e que decrescem de tamanho nesse sentido. O anterior, maior, é ilíaco, enquanto os dois posteriores são púbicos.

Outra estrutura presente medialmente é uma crista anterior voltada anteroventralmente. Esta é bastante projetada anteromedialmente e origina, anterior a ela, um conspícuo entalhe ósseo. Em vista lateral, a crista tem sua extremidade dorsal perto do limite com o ílio (mas isto não é seguro já que esta parte se encontra próxima à fratura) e sua extremidade ventral um pouco ventral à extremidade anterior da peça. A crista é encurvada na sua extensão, e um pouco branda, forma uma concavidade voltada anterodorsalmente. Posteriormente à crista, não há um declive marcado, ao contrário do que ocorre anteriormente, onde um sulco que se estende na mesma direção da crista é mais marcado na região intermediária e mais raso nas extremidades. Anterior a este sulco, completa-se o restante do entalhe com a

presença de uma espécie de lâmina que é encerrada em todos os seus lados pela crista e, mais voltada anterolateralmente, limita-se anteriormente pela borda anterior do púbis. Este entalhe pode ser observado também em vista anterior, onde a crista também encurvada (côncava lateralmente) e sua extremidade dorsal é mais lateral quando comparada à extremidade ventral. O sulco também é encurvado e voltado laterodorsalmente.

A área anterior à crista nada mais é que o encurvamento lateral que a porção anterior do púbis sofre. A outra projeção é a mais dorsal ao forâmen obturador, e diz respeito à borda dorsal. Excetuando as projeções, no centro do lâmina púbica, existem cicatrizes musculares, provavelmente remetendo ao já citado *pubo-ischio femoralis internus*. Estas cicatrizes correspondem à duas concentrações de pequenos pontos, uma mais anterior e outra mais posterior, que encontram-se na mesma altura intermediária dorsoventralmente. O forâmen encontra-se exatamente no comprimento entre as duas manchas, sendo, mais dorsal a elas.

Fêmur LPRP/USP 0011 C

Descrição geral – O típico fêmur labirintodonte, segundo Romer (1922, 1947), é uma estrutura cilíndrica, um pouco expandida tanto proximalmente quanto distalmente, e possuidor de cristas ou tuberosidades desenvolvidas ventralmente. A cabeça possui uma superfície articular dorsalmente crescente, com a fossa intertrocantérica presente mais proximalmente, na superfície ventral. Esse mesmo autor destaca a presença de um sistema em forma de ‘Y’ que ainda ventral se estende distalmente na haste. Esta haste será várias vezes mencionada no texto e corresponde à parte intermediária do osso, entre as expansões distal e proximal. Na união dos dois ramos do “Y” há se localiza do quarto trocanter, onde há a inserção da musculatura caudofemoral. Na base do “Y” possivelmente haveria a ligação da musculatura adutora. Distalmente, o fêmur é algo bifurcado, com duas áreas condilares, onde se articularia a tíbia e a fíbula. Para Pawley (2006), o fêmur dos temnospôndilos têm haste relativamente estreita anteroposteriormente. Dorsalmente, a parte intermediária proximodistalmente do fêmur existe a presença de uma lâmina adutora, que ajuda compor, distalmente, a crista adutora, e expande-se mais distalmente em direção dos côndilos tibial e fibular.

A descrição do fêmur típico de um temnospôndilo de Pawley (2006) é baseada principalmente em *Eryops megalcephalus*, um Euskelia (*sensu* Yates & Warren, 2000), ou seja, um “higher-Temnospodyli” basal de hábito terrestre marcante (evidenciado pela robustez da espécie). Isso gera certas diferenças com relação aos de hábito mais aquático ou semi-aquático (Stereospondylomorpha e Stereospondyli *sensu* Schoch & Milner, 2000), incluindo LPRP/USP 0011 C. Diferenças estas como extremidades pouco ossificadas, fossas relativamente mais rasas (poplítea, intercondilar ou intertrocantérica), e processos menos evidentes, ou até mesmo, ausentes. Assim sendo, o fêmur de um temnospôndilo é sempre mais comprido do que o úmero (Pawley, 2006). Condição esta que Romer (1956) também destaca para ‘répteis’ primitivos. Proximalmente, a fossa posterior da cabeça femoral ocupa a superfície próximoposterior da cabeça femoral, sendo que uma pequena crista pode estar presente mais distalmente e ventral (a crista intertrocantérica posterior). Dorsalmente, a face dorsal apresenta poucas estruturas marcadas, mas pode ser encontradas evidências (e.g. rugosidades) da inserção de músculos como o *femorotibialis*, o *puboischiofemoralis internus* e, um pouco mais anteriormente localizada, *isquiotrocantericus* (Romer, 1922).

Ainda proximoventralmente, a lâmina adutora margeia anteriormente a fossa intertrocanterica, que, juntamente com a crista intertrocanterica posterior, que margeia esta fossa posteriormente, formam a crista adutora distalmente (ou *linea aspera* para os mamíferos), esta segundo Sulej (2007) pode receber ainda a terminologia de *crista aspera femoris* (Ochev, 1972) ou também *trocanter tetricus* (Bystrow & Efremov, 1940). A lâmina adutora porta tanto o trocanter interno quanto o quarto trocanter, em sua margem anterior, sendo o trocanter interno pouco protuberante e de pouco acabamento ósseo, sendo o quarto trocanter mais rugoso e tuberculado. Para Romer (1956), a fossa intertrocanterica ocupa uma área relativamente grande na face ventral do fêmur, condição esta que pode ser averiguada em *Eryops*. O 'sistema em 'Y' converge e encerra-se distalmente na crista adutora. Esta diminui em altura à medida que se torna distal, passando o côndilo fibular (Pawley, 2006) e, portando, mais posteriormente, segundo Romer (1956), a inserção do músculo *iliofemoralis*.

Distalmente, o fêmur encerra-se em dois côndilos, um anterior, o tibial e, um posterior, o fibular. Entre eles, ventralmente, e proximal em relação à superfície de articulação da tíbia com o fêmur Romer (1956), existe a presença da área poplíteia ou espaço poplíteal, por vezes também tratado como fossa. Esta fossa é contida tanto anterior quanto posteriormente por duas cristas, as cristas poplíteias anterior e posterior. É interessante ressaltar que Romer (1966) não trata dos côndilos distais como tibial ou fibular, mas como anterior e posterior, respectivamente. Isto provavelmente deve-se ao fato (Romer, 1966, ver fig. 170) de que a articulação dos dois côndilos, segundo este autor, se dá praticamente toda com a tíbia. A fíbula ocuparia uma pequena área de articulação posterior. Contudo, aqui seguimos Pawley (2006), sendo os dois côndilos tratados relativos a cada osso. Aliás, ainda distal, mas posteriormente no côndilo fibular, ocorre a fossa fibular. Dorsalmente, entre os dois côndilos a distinta fossa intercondilar (também denominada como *fossa tendinalis*; Bystrow & Efremov, 1940), que é limitada posteriormente pela crista intercondilar, que se localiza no côndilo fibular. Ainda, o côndilo fibular estende-se mais distalmente em relação ao côndilo tibial, no entanto, seguindo a seriação em indivíduos mais jovens, o comprimento dos dois côndilos é pareado.

Uma seriação morfológica, segundo Pawley (2006), é conhecida para o fêmur de muitas espécies de temnospôndilos (*Acheloma cummingsi* Williston, 1909; *Balanerpeton woodi*; *Benthosuchus sushkini*; *Lydekkeryna huxley*; rinesucóides; *Trimerorhachis insignis*; *Buettneria perfecta* e *Dutuitosaurus ouazzoui*), sendo que em temnospôndilos larvais (*Micromelerpeton credneri* Boy, 1995; *Sclerocephalus haeuseri* e branquiossauros) o fêmur trata-se apenas de uma simples coluna. Ainda segundo esta autora, existem certos indicadores de maturidade osteológica, como por exemplo, o bom desenvolvimento da fossa intertrocanterica, assim como seu perímetro (fossa femoral anterior e posterior, principalmente proximalmente à superfície de articulação), lâmina adutora e trocanter interno proeminentes, assim como a crista intertrocanterica posterior (proeminente protuberância para a inserção do músculo *intertrocantericus*). Distalmente, a fossa intercondilar altera-se também com a morfogênese, sendo pequena, rasa e indefinida em espécimes jovens e profunda e nítida quando o fêmur está bem ossificado. A crista poplíteal anterior desenvolve-se tarde na morfogênese, assim como a área poplíteal aumenta em tamanho e a fossa fibular torna-se mais profunda. Os dois côndilos são tão pouco definidos em animais imaturos, em espécimes jovens são distintos e em animais adultos projetam-se mais distalmente em relação à fossa intercondilar.

Segundo Warren & Snell (1991), para as formas do Permiano, o fêmur pode possuir ambas as extremidades, distal e proximal, completamente ossificadas, com a presença de cristas para a inserção muscular (e.g. *Eryops* e *Dissorophus multicinctus*). Já, para espécies do Triássico, estes autores ressaltam a pouca ossificação, mas salientam que o ‘sistema em Y’ e os trocânteres sempre estão presentes ventralmente. Há uma certa variação relativa na extensão da haste femoral, no grau de ossificação e na proeminências do fêmur, contudo um padrão típico de certos táxons supragenéricos não é observável. Contudo, Pawley & Warren (2005) citam que em muitos estereospôndilos a crista adutora pode estar ausente (e.g. *Buettneria*).

Schoch & Milner (2000) relatam brevemente como seria o fêmur de um Stereospondyli, sem adicionar nenhuma informação descritiva, contudo, quando discutem o fêmur de “stem-Stereospondyli”, dizendo que este possui diferenças em vários detalhes em relação à *Eryops* (Boy, 1988). Vale salientar que Yates & Warren (2000), dentro da miscelânea de características para Stereospondyli, citam como uma característica ambígua o fato da fossa intercondilar ser distalmente rasa e pouco definida para este grupo. Sendo que primitivamente seria uma estrutura definida, profunda e larga. Esta mesma característica é a única femoral em relação aos outros ossos utilizados (na grande maioria craniais) tanto por Yates & Warren (2000), como Witzmann & Schoch (2006) e Schoch *et al.* (2007) que incluíram mais caracteres pós-cranianos em suas respectivas filogenias.

Relativo à preservação, LPRP/USP 0011 C trata-se de um fêmur direito (Fig. 12) que se encontra aparentemente bem conservado. Isto sendo corroborado pela presença de cicatrizes de inserção muscular, mais nítidas próximo à cabeça e distalmente. No entanto, certas partes encontram-se quebradas, como o quarto trocânter e o trocânter interno. Isto acompanha a perda parcial da crista ventral, menos alta. Outro ponto de quebra evidente dá-se na extremidade anterodistal, onde parte do côndilo tibial está incompleto, a partir do comprimento onde a crista adutora bifurca-se, proximalmente à área popliteal. Ainda, existem outros pequenos danos, principalmente próximo às extremidades, sendo a mais relevante, na extremidade ventroproximal, próximo onde estaria o quarto trocânter.

Ambas as superfícies de articulação nas extremidades possuem um aspecto ósseo inacabado, podendo estes serem bem visualizados em vista medial e lateral. O restante do fêmur apresenta uma textura lisa, e, embora existam certas fissuras e rachaduras, estas se dão em nível superficial e não prejudicam a visualização de processos, fossas e cristas.

Dentro da pouca ossificação pós-craniana que ocorre em certos grupos de temnospôndilos, aquela das extremidades de ossos, como o fêmur, ocorre com certa frequência, sendo a textura óssea inacabada das extremidades esperada, mesmo para LPRP/USP 0011 C, que aparenta estar num estado ontogenético bastante avançado, visto a conspicuidade de certas estruturas.

O fêmur apresenta, em vista dorsal e ventral, a margem posterior côncava. Este encurvamento é mais acentuado próximo à cabeça femoral, visto que há uma conspícua projeção posterodistalmente voltada que aparece na superfície de articulação proximal. E distalmente, o côndilo fibular aparece pouco voltado posteriormente, quase que acompanhando o eixo principal do fêmur. A margem anterior é praticamente retilínea. O côndilo tibial mesmo quebrado parece portar uma projeção anteodistalmente (por isso sua margem anterior não é totalmente retilínea). A cabeça femoral quase não se expande anteriormente.

Ainda em contorno geral, a margem proximal, referente à superfície de articulação acetabular, é também encurvada e côncava ventralmente. Da mesma forma que ocorre na margem posterior a curvatura é mais acentuada posteriormente devido à projeção posterodistal da cabeça femoral. A margem anterior, juntamente com a parte da margem proximal que se liga a ela, forma quase um ângulo reto, mostrando o quão menos projetado e encurvado é a extremidade anteroproximal do fêmur (quando em vista dorsal). Quando em vista anterior ou posterior, a superfície dorsal é praticamente retilínea, ao passo que a margem ventral, excetuando-se a parte proximal onde estariam o quarto trocânter e a crista adutora tem a margem também retilínea.

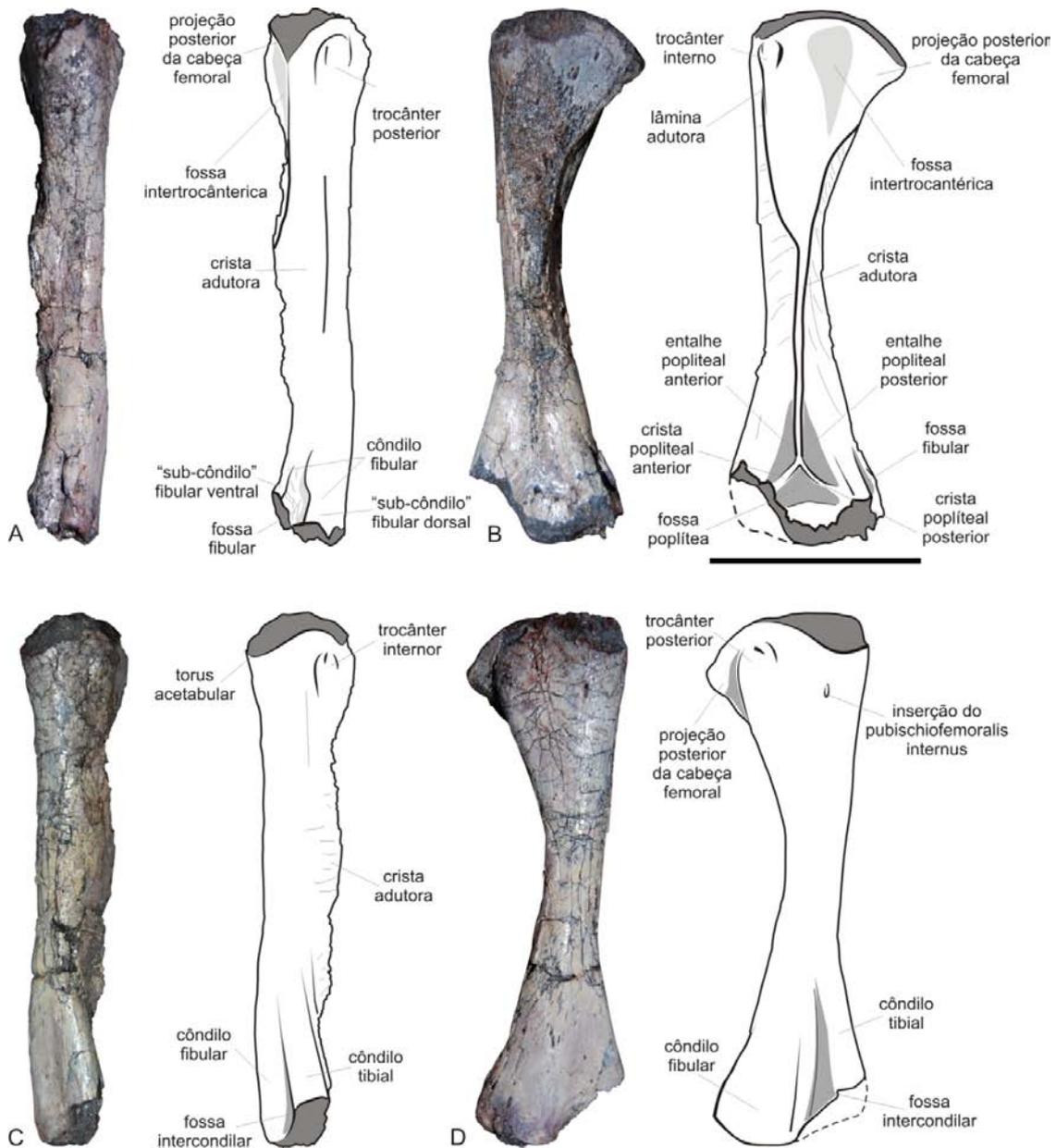


Figura 12 – Fêmur de LPRP/USP 0011, em vista posterior (A), em vista ventral (B), em vista anterior (C) e em vista dorsal (D). Escala: 5 cm. A linha tracejada recontitui o osso nas áreas quebradas.

Em relação às extremidades (Fig. 13), distalmente, apesar da perda do côndilo tibial, o que se observa é a influência de três fossas em seu contorno. Tanto a fossa intercondilar, quanto a fossa fibular praticamente fendem, dorsoanteriormente e posteriormente, em respectivo, uma extremidade que teria um contorno em 'oito' orientado anteroposteriormente. A fossa poplíteia é rasa e ampla o suficiente para quase não marcar muito os limites. Em vista proximal, a cabeça femoral tem forma de gota, com a extremidade mais afilada voltada posteriormente, isto devido à projeção posterior da superfície proximal de articulação.

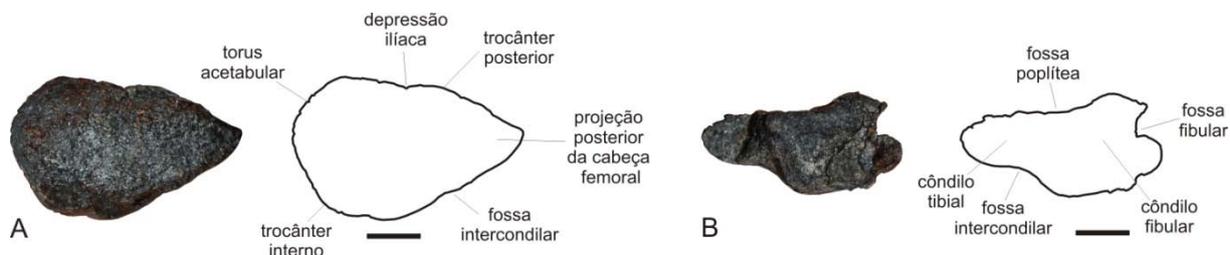


Figura 13 – Fêmur de LPRP/USP 0011, em vista proximal (A) e vista distal (B). Escala: 1 cm.

A cabeça femoral é dividida entre a superfície de articulação, onde não há acabamento ósseo e a textura é granulosamente diferenciada, e o restante, em que há uma textura lisa apresentando estruturas ósseas (processos, cristas e fossas). Ventralmente, LPRP/USP 0011 C apresenta uma protuberância anterior que corresponde ao trocânter interno, imediatamente distal à linha que marca o limite entre a superfície de articulação e o restante do osso, linha esta que forma uma pequena concavidade proximal. Esta protuberância, voltada anteroventralmente e de delineação não muito clara tem forma praticamente oval, com o eixo maior longitudinal em relação ao eixo do fêmur. Este também pode ser observável em vista anterior, com pequeno sulco dorsalmente locado em relação à este trocânter, estendendo-se distalmente, longitudinal ao eixo principal femoral. Este se estende até um pouco mais distalmente em relação à extremidade distal da protuberância. Um pouco mais distal existe outro sulco bastante raso e de curta extensão que é voltado dorsodistalmente. Um pouco posterior ao trocânter interno há uma clara elevação separada por um sulco entre do trocânter interno, mas como suas partes distal e proximal estão avariadas, não se pode saber o quanto esta elevação se estendia.

Em tese, a fossa intertrocantérica estaria presente ventralmente na cabeça femoral, mas nenhuma estrutura conspícua pode ser vista neste local. Aqui, será assumido que esta corresponda a uma espécie de platô existente um pouco posterior às estruturas acima descritas, e que este faria parte da lâmina formada em decorrência da projeção posterior da cabeça femoral. Então, a fossa intertrocantérica seria uma estrutura quase que laminar, limitada posteriormente pela crista intertrocantérica posterior, anteriormente pela elevação locada centralmente (anteroposteriormente e proximal ao quarto trocânter), distalmente pelo próprio quarto trocânter e proximalmente pela margem proximal da cabeça do fêmur. Aí existem duas claras cicatrizes para a inserção muscular, uma locada mais posteroproximalmente e outra mais anterodistalmente. Observa-se em cada uma destas cicatrizes uma pequena estrutura de formato oval, orientada proximodistalmente e que marcam o centro de cada elemento.

Mais posteriormente, a crista intertrocantérica posterior é bastante pronunciada e limita posteriormente uma lâmina projetada posteriormente, é. Esta estrutura apresenta uma angulação, composta

por sua linha formada posteriormente e pela linha formada pela margem anterior do fêmur, de aproximadamente 45°. A crista estende-se até metade do comprimento femoral, onde, provavelmente, encontraria a crista anterior formada distalmente em relação ao trocânter interno, que é limitado pela lâmina adutora (lembrando que no caso de LPRP/USP 0011 C esta área não está preservada). A partir deste ponto forma-se a crista adutora. Proximalmente, esta encerra-se na projeção da superfície de articulação posterior, culminando, em vista proximal em seu ponto mais posterior. Esta projeção posterior da cabeça femoral é cuneiforme quando em vista proximal, formando um ângulo de 50° entre suas margens ventral e dorsal. Em vista dorsal, vê-se que é voltada posterodistalmente.

O 'sistema em 'Y", citado por Romer (1947), não está completo em LPRP/USP 0011 C, mas vê-se que a crista adutora seria o ponto de união, distal em relação ao quarto trocânter, das cristas trocântéricas anterior e posterior. A crista adutora está presente na metade distal do fêmur, e retilínea, possui orientação longitudinal em relação ao eixo principal femoral. Distalmente, bifurca-se nas cristas poplíteais anterior e posterior, antecedendo a fossa poplíteia e encerrando-se neste ponto. Apesar de quebrada, varia em altura, e quando em vista anterior ou posterior, observa-se a diminuição desta quando mais distal. Limita-se anteriormente pela lâmina adutora, que é abaulada mais proximalmente e plana distalmente. Posterior à crista adutora, vê-se também uma lâmina, mas neste caso plana em praticamente toda sua extensão. Perto da bifurcação, praticamente forma-se uma concavidade em cada parede (anterior e posterior) da crista, isto devido aos sulcos anterior e posterior proximais às respectivas cristas poplíteais. O que se observa de maneira geral é que a crista, em seu ponto mais proximal, está mais junta das margens tanto anterior quanto posterior, e, à medida que se estende distalmente, ficando central, as margens afastam-se, acompanhando o surgimento dos côndilos tibial e fibular.

Basicamente, são cinco as estruturas que merecem destaque na área distal ventral, além dos próprios côndilos. São estas, as cristas anterior e posterior poplíteal, os sulcos formados anterior e posteriormente às respectivas cristas e a fossa poplíteia. Em LPRP/USP 0011 C a área supracitada é bem definida, e as estruturas pode ser identificadas facilmente, mostrando o seu avançado estágio ontogenético.

Como citado anteriormente, a crista adutora bifurca-se distalmente, gerando duas outras cristas. Estas são de menor tamanho em relação à crista adutora. A parte distal da crista poplíteal anterior, mesmo quebrada juntamente com parte do côndilo tibial, permite observar que esta é projetada anterodistalmente e forma um ângulo de 135° com a crista adutora. Do que está preservado, mostra-se retilínea em sua extensão e bem mais espessa em comparação a extremidade distal da crista adutora. Além disso, esta crista é mais proeminente em sua margem proximal, sendo que à medida que se estende distalmente vai dando forma à fossa poplíteia. Com relação à crista poplíteal posterior, contrariamente, esta é voltada posterodistalmente, mas uma maior proeminência proximal, e sua "suavização" distal ao dar forma à fossa poplíteia, repete-se com relação à crista anterior. A crista poplíteal posterior é suavemente côncava (voltada posteriormente), o que pode ser comparado com a anterior, pois praticamente metade da mesma encontra-se quebrada e a curvatura da crista poplíteal posterior dá-se mais distalmente. Ainda, esta crista finda na margem na parte anterior do sub-côndilo ventral fibular.

Com relação aos sulcos formados proximais às cristas anterior e posterior, estes correspondem à depressões com forma triangular, uma em cada lado das cristas adutora e poplíteais. Os ápices apontam para o ponto de bifurcação da crista adutora e as bases são menos marcadas do que os lados acoplados às

cristas, sendo que no caso do sulco anterior, a base é menos evidente do que na posterior, onde esta limita-se pelo sub-côndilo fibular ventral. Estes entalhes são relativamente rasos, tendo profundidade semelhante da fossa poplítea. As extremidades distais ocorrem no mesmo comprimento do ponto distal da crista popliteal posterior, ao passo que as extremidades proximais se dão no mesmo comprimento, onde, dorsalmente, se inicia a fossa intertrocanterica proximalmente.

A fossa poplítea basicamente pode ser dividida em duas partes, uma mais rasa, proximal, e outra mais profunda, distal. A primeira possui a forma triangular, em que as cristas popliteais correspondem aos lados e onde a união das mesmas gera um vértice locado na bifurcação da crista adutora. A parte interna do triângulo é saliente, correspondendo a parte distal às cristas, as quais inicialmente ressaltadas, abrandam-se em altura e terminam numa base transversal em relação ao eixo principal femoral, e na divisa onde a fossa sofre um marcado aprofundamento. A partir desta linha, a fossa já possui a parte anterior (côndilo tibial) quebrada e a parte distal encontra a superfície de articulação, que pouco acabada, marca a extremidade distal da fossa poplítea. Por toda a área poplítea, existe, similarmente ao encontrado nos sulcos proximais, área de inserção muscular e estão de maneira mais evidente na área mais profunda da fossa poplítea.

Em vista dorsal, o primeiro ponto que chama a atenção é que, mais anteriormente, a superfície de articulação da cabeça femoral, projeta-se mais distalmente (uma estrutura semelhante no fêmur de *Metoposaurus diagnosticus krasiejowensis* é denominada *torus acetabular* por Sulej, 2007). Isto gera uma linha proximalmente côncava (melhor observável em vista anterodorsal), que possui a extremidade distal no mesmo comprimento da extremidade posterior do processo posterior da cabeça femoral. A área distal a toda esta projeção, é levemente projetada dorsalmente (formando uma estrutura de aparência semelhante a uma crista), e forma uma borda com término abrupto, logo findado por um limite de textura óssea diferenciada. Esta projeção articular limita-se anteriormente pelo sulco dorsal ao trocanter interno e posteriormente por uma fossa bastante rasa que se encontra entre esta estrutura e um marcado trocânter posterior. Como é bastante rasa, esta fossa, também vista por Sulej (2007) em *Metoposaurus diagnosticus krasiejowensis* e denominada como depressão ilíaca, não tem seus contornos muito bem delimitáveis. Contudo, vê-se que não se estende muito distalmente, não ultrapassando um terço do comprimento total femoral. Ainda segundo Sulej (2007), ambas estruturas, *torus acetabular* e a depressão ilíaca sugerem o contato da cabeça femoral com a parte ilíaca do acetábulo.

A projeção posteriormente locada à fossa dorsal, e assinalada como trocânter posterior, é uma protuberância posteriormente projetada, que, extensa proximodistalmente, surge junto à margem proximal e estende-se por cerca de um quarto do comprimento total do fêmur. Seu limite posterior praticamente indica o limite dorsal da lâmina formada da projeção posterior da cabeça do fêmur. Sendo que uma borda forma-se neste contato, estendendo-se um pouco mais distalmente em relação à lâmina posterior. A partir do fim deste trocânter, forma-se a lâmina que compõe posterior da crista adutora. A angulação da linha formada pela margem posterior desta projeção em relação à linha formada pela margem anterior do fêmur, é de 30°, ou seja, mais agudo quando comparado aos 45° da projeção dorsal da cabeça femoral. Possivelmente neste trocânter se inseriria o músculo *ischiotrocantericus*, ao passo que mais anteriormente, distalmente e exatamente no ponto médio anterodorsal da projeção anterior da superfície de articulação, vê-se nova cicatriz muscular em que também há uma pequena abertura oval direcionada proximodistalmente e que

provavelmente serviria para a inserção distal do músculo *pubischiofemoralis internus*. Ainda mais distalmente, em vista dorsal, vê-se que, no ponto médio do comprimento total do fêmur, o estreitamento da haste femoral é maior, ou seja, é anteroposteriormente que atinge a menor largura.

Com relação aos côndilos, o tibial está quebrado distalmente. Comparativamente, em relação à robustez do eixo principal do fêmur, este côndilo é mais delgado. Isto é mais bem percebido em vista distal, onde é permitido à visão do côndilo com quase metade da espessura do côndilo fibular. Em vista dorsal, o côndilo tibial surge proximalmente no terço mais distal do fêmur, e, estendendo-se distalmente, apresenta um ângulo de aproximadamente 160° formado por sua linha anterior e o eixo principal femoral. Em vista anterior, o côndilo volta-se distoventralmente e, como é menos espesso, observa-se o côndilo fibular mesmo nesta vista, o que não ocorreria se a espessura fosse equivalente.

Dorsalmente, entre os côndilos, aparece a fossa intercondilar. Esta é relativamente profunda (não tão marcada quanto à fibular, mas não tão rasa quando a poplítea) e, não tem ponto de origem proximal tão definível. Todavia, inicia-se aparentemente no mesmo comprimento do fêmur onde se originam os côndilos, ou seja, no terço final. À medida que se estende distalmente a fossa aprofunda-se, acompanhando o desnivelamento que ocorre, em que o côndilo fibular mantém-se semelhante à haste femoral e o côndilo tibial meio que se projeta, mas fica mais ventralmente localizado, quando comparado ao outro côndilo. Isto permite que em, vista anterior, o côndilo fibular possa ser observado, e faz com que a parede posterior da fossa (côndilo fibular) seja mais alta em relação a parede anterior (côndilo tibial). Em vista distal, observa-se o quanto a fossa não se adentra muito da extremidade femoral e visualiza-se que a fossa é suavemente arredondada, formando uma concavidade voltada dorsalmente. Quase na sua extremidade posterior, a fossa porta elementos para a inserção muscular, mas estes são esparsos. Visto que a parte distal do côndilo tibial está quebrada, são se pode ver a parede anterior distal da fossa, mas a extremidade distal da mesma encontra-se presente, sendo menos distal do que o côndilo fibular.

O côndilo fibular, mais robusto, praticamente acompanha o eixo femoral e pouco se projeta posteriormente. Aparentemente, tem seu ponto de surgimento proximal na mesma altura do côndilo tibial. O que chama a atenção no côndilo fibular, é a evidente presença da fossa homônima, que em vista posterior faz notar sua extensão, e em vista distal a profundidade fendida. Esta fossa surge no mesmo ponto onde, ventralmente, a crista adutora bifurca-se e estende-se até a extremidade distal do fêmur. Esta ainda divide o côndilo em duas partes, aqui referidos como dois “sub-côndilos”, um ventral e outro dorsal. O ventral limita-se posteriormente pelo sulco posterior, proximal à crista poplítea e pela própria crista poplítea posterior. Este côndilo termina distalmente neste ponto, com a crista poplítea posterior dando lugar à superfície de articulação distal do fêmur, não se limitando, portanto, com a fossa poplítea.

Este sub-côndilo, surge praticamente em um ponto correspondente ao mesmo comprimento intermediário (proximodistalmente) do sulco proximal à crista poplítea posterior, sendo que a partir daí projeta-se ventroposteriormente. Sua extremidade distal marca o ponto mais proximal da superfície de articulação distal, sendo menos projetado distalmente quando comparado ao outro sub-côndilo, que, mais dorsal, também se projeta mais distalmente. Em vista anterior, o fêmur mostra o sub-côndilo tibial ventral comparativamente mais ressaltado que as cristas poplíteais e adutora.

O sub-côndilo fibular dorsal, excetuando uma robustez ligeiramente maior, exhibe grande semelhança ao outro sub-côndilo, havendo apenas uma distinção. Neste, na metade mais proximal há crista

orientada distodorsalmente, quase paralela ao sub-côndilo dorsal. Pawley (2006) cria um termo novo ao se referir a uma estrutura semelhante para *Trimerorhachis insignis*, denominando de crista femoral fibular, que tem a mesma localização, tratando de uma crista curta e rugosa. Em LPRP/USP 0011 C a crista não é rugosa, mas saliente em relação ao sub-côndilo. A limitação ventral deste é feita com a fossa fibular, e a distal é feita pela face de articulação distal do fêmur, e dorsalmente corresponde à extremidade posterodistal do côndilo fibular. Como supracitado, o sub-côndilo dorsal projeta-se mais do que o ventral fazendo com que o côndilo fibular como um todo seja dorsalmente mais projetado do que ventralmente. Da mesma forma, quando comparado com o sub-côndilo ventral, o sub-côndilo dorsal também se projeta posteriormente, o que é mais bem observado vista ventral. Em vista distal, observa-se sua forma arredondada, formando uma convexidade voltada posteriormente. Proximalmente, o sub-côndilo dorsal, que possuía um contorno mais suave, quase forma uma crista, como também visto com o sub-côndilo ventral.

Entre as duas estruturas supracitadas, uma conspícua fossa fibular forma-se posterodistalmente no côndilo fibular, marcando sua divisão. Esta fossa, como dito antes, tem origem proximal no mesmo comprimento da bifurcação da crista adutora, e terminação distal do mesmo comprimento do sub-côndilo fibular dorsal. Em vista distal, o fêmur exhibe uma fenda, posteriormente, a qual, arredondada, forma uma concavidade posteriormente voltada. Este adentra no côndilo tibial, por cerca de um quinto do comprimento total anterodorsal.

Tíbia LPRP/USP 0011 D

Descrição geral – Na tentativa de caracterizar a tíbia e a fíbula de temnospôndilos, Romer (1947) somente menciona, tratando estes da mesma forma que o rádio e a ulna, como elementos ósseos robustos com determinadas características morfológicas, mas que devido ao fato de poucas formas os terem preservados não merecem destaque na caracterização morfológica de “Labyrinthodontia”. Já Pawley (2006) comenta, para temnospôndilos, que poucas são as descrições da tíbia, que determinam a relevância filogenética das diferentes características presentes neste elemento ósseo, mesmo este portando importantes variações.

A tíbia articula-se com a superfície distal dos dois côndilos do fêmur, através de um par de amplas superfícies que permitem um movimento “em dobradiça” de extensão e flexão. A cabeça tibial é bastante expandida e parcialmente dividida em duas superfícies de articulação, cada qual relacionada à um côndilo femoral (Romer, 1956). Segundo Pawley (2006) em todos temnospôndilos a tíbia trata-se de um elemento ósseo cuneiforme com expandida superfície proximal. Segundo Romer (1956) na face dorsal tibial, abaixo do côndilo tibial femoral (anterior) existe a presença de uma crista longitudinal, a crista cnemial, que, serve para a inserção do tríceps femoral. Ainda segundo este autor, a haste é subcircular em secção transversal, sendo um pouco expandida e espessa distalmente. Segundo Pawley (2006) afunila-se distalmente, na forma de uma haste cilíndrica. Em vista ventral, duas cristas, a tibial flexora anterior e a tibial flexora posterior, originam-se no terço superior do osso, e convergem distalmente formando a crista tibial flexora distal, compondo contorno em “Y”, característico para esta face da tíbia. Distalmente, ainda segundo esta autora, a superfície de articulação da tíbia é ovóide e convexa, com contínuas faces de articulação para o tibial e o intermédio, componentes estes relacionados aos pés.

Warren & Snell (1991) não estabelecem qualquer padrão tibial para os diferentes grupos de temnospôndilos, mas traçam algumas características presentes em determinados táxons, como uma

cavidade posteroproximal em *Benthosuchus* e *Parotosuchus*, e uma cicatriz muscular dorsal no primeiro e em *Paraciclotosaurus davidi*. Além disso, menciona que a tíbia de *Metoposaurus* é semelhante à de capitosauróides. Schoch & Milner (2000) pouco dizem à respeito da tíbia de um *Stereospondyli*, apenas referindo que, juntamente com a fíbula, são elementos pequenos, sendo o último mais delgado e comprido, mas sem a porção distal acabada.

Mesmo sub-representada, a tíbia tem, em alguns táxons (*Eryops megalcephalus*, *Mastodonsaurus giganteus*, *Trimerorhachis insignis*, *Dutuit ouazzoui* e *Buettneria perfecta*, uma série ontogenética conhecida existe, com indicadores de maturidade osteológica tibial, como a extremidade distal duas vezes mais expandida que a largura da haste e as facetas tibial e intermedial, que quase formam um ângulo de 90° em relação uma a outra. Ao lado destas, a crista cnemial aumenta em comprimento e proeminência à medida que o indivíduo torna-se maior, como também, o respectivo sulco cnemial, que se aprofunda à medida que sua extremidade proximal ossifica-se. Além do mais, o “Y” ventral é composto por delgadas cristas flexoras no início do desenvolvimento, ao passo que melhor se definem com o amadurecimento ontogenético. Creio que a primeira destas características também possa ser transportada para a extremidade proximal, já que, ainda mais evidente, esta estrutura também expande-se na ontogenia, sendo em espécies larvais como *Sclerocephalus* uma simples haste colunar.

Com relação à LPRP/USP 0011 D, seu estado ontogenético é aparentemente avançado, pois a cabeça proximal está bem definida, com uma crista cnemial também definida. Em vista ventral, a tíbia possui cristas flexoras definidas, formando um “Y”, o que corrobora seu avançado estado ontogenético.

A tíbia de LPRP/USP 0011 D (Fig. 14) encontra-se bem preservada, sendo observadas cicatrizes para a inserção muscular em determinados pontos como no sulco cnemial (posterior à crista cnemial) e outras anteriores à crista cnemial. Também existem cicatrizes ventralmente, entre as cristas tíbias flexoras anterior e posterior. Na extremidade distal, tanto dorsal quanto ventralmente, alguns áreas igualmente indicam inserção muscular. Neste sentido, dois pontos formam tuberosidades, provavelmente para a inserção muscular ou de tendões. Um é posterior à crista cnemial, localizado quase proximalmente e o outro é na margem anterior, bem nítido quando em vista dorsal, e que perto da extremidade distal, forma uma pronunciada saliência.

Existem dois pontos de quebra transversal na tíbia de LPRP/USP 0011 D. Um deles, no terço mais proximal, só aparece como rachadura não havendo perda da superfície óssea. O outro ponto, quase na metade do comprimento da tíbia, tem seus arredores perdidos, principalmente na face ventral. Isto interrompe o “Y” flexor tibial prejudicando a visualização da estrutura como um todo. Ainda neste ponto de fratura, mas dorsalmente, o entorno da quebra não está tão avariada, mas anteroproximalmente há outro ponto de fratura superficial, bastante próximo da extremidade distal da crista cnemial.

A morfologia de LPRP/USP 0011 D assemelha-se bastante ao descrito anteriormente para uma tíbia típica de temnospôndilo. Sua forma geral com uma cabeça expandida proximalmente, espessa, que distalmente, dá lugar a uma haste transversalmente subcircular (quase achatada dorsalventralmente). Distalmente, expande-se novamente, mas menos que proximalmente, mantendo-se quase tão estreita quanto à haste.

Em vista proximal, a superfície de articulação de LPRP/USP 0011 D também é dividida em duas partes, uma mais anterior, que provavelmente articula-se com o côndilo tibial, e outra, mais posterior, que

articula-se com o côndilo fibular e que avizinha-se anteriormente da fíbula. Esta parte mais anterior da cabeça tibial é mais espessa que a posterior, devido à presença da crista cnemial, anterior ao sulco. Enquanto a espessura dorsoventral deste é de 1,6 cm, a parte menos espessa, posterior, tem espessura dorsoventral de 1,1 cm.

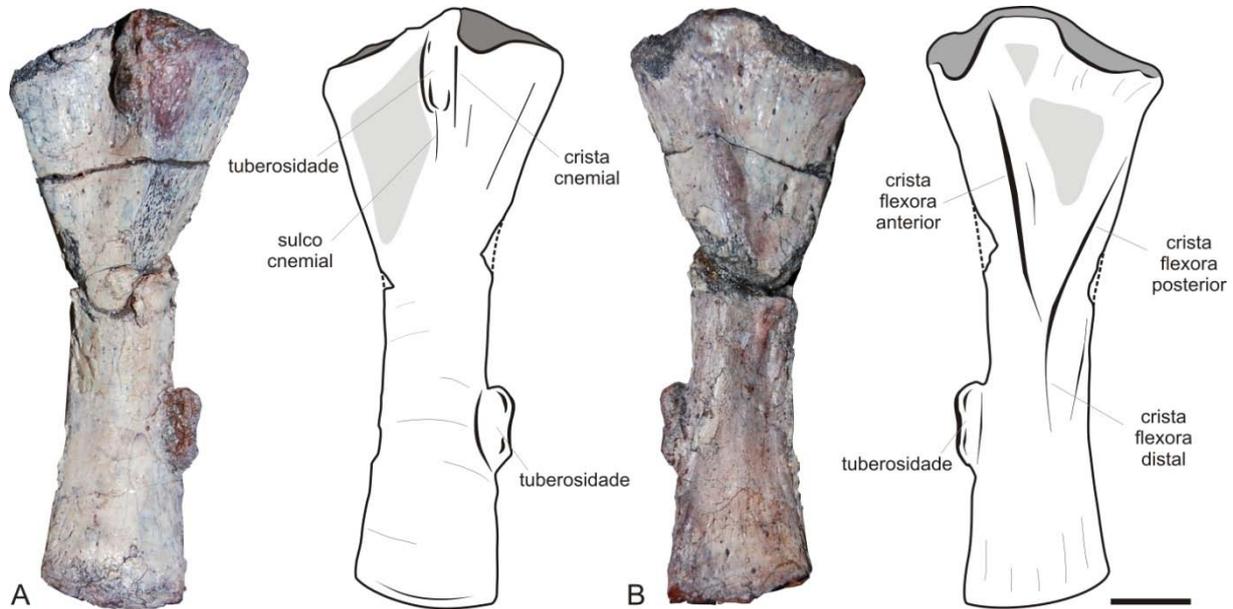


Figura 14 – Tíbia de LPRP/USP 0011, em vista dorsal (A) e vista ventral (B). Escala: 1 cm.

A superfície anterior possui textura diferenciada do restante do osso, assim como ocorre distalmente, onde uma textura granulosa aparece na superfície de articulação, ao contrário da lisa presente nas faces dorsal, ventral anterior e posterior. A superfície de articulação proximal projeta-se distalmente em três partes da cabeça tibial. Uma delas, dorsalmente, é logo proximal à crista cnemial, formando uma projeção côncava e semicircular, com a margem posterior um pouco mais proeminente proximalmente do que a margem anterior. A extremidade distal é aproximadamente no mesmo comprimento da extremidade posteroproximal. Ventralmente, dois são os locais de projeção, ambos de maior porte do que o da margem dorsal. Um, bastante próximo da margem anterior, também é arredondado, formando uma concavidade onde há uma discrepância entre a margem anterior, que é menos proeminente e está no mesmo comprimento da extremidade posteroproximal, e a posterior, que mais projetada proximalmente está no mesmo comprimento da margem posterior da outra projeção. Esta é também arredondada e côncava, mas mais expandida anteroposteriormente, ocupando quase metade da largura da tíbia. Sua margem posterior do osso está praticamente na margem posterior e a anterior, como dito, na metade da largura tibial. Nas três projeções, forma-se uma saliência por todo o contorno, sendo menos proeminente na projeção mais anteroproximal (ventral), intermediária na posteroproximal (ventral) e formando uma borda bem saliente na projeção anteroproximal (dorsal).

Em vista dorsal, o que mais chama a atenção é o terço anteroproximal, que porta as estruturas relacionadas à crista cnemial. Em vista proximal pode-se ver a crista cnemial, uma estrutura convexa dorsalmente que tem sua margem anterior um pouco mais plana e se estendendo suavemente em direção

da margem anterior. A margem posterior é mais marcada, encerrando a crista abruptamente e voltando-se ventralmente. Apesar de ampla, ocupando cerca de metade da largura da cabeça do fêmur, a crista não se estende muito, e, praticamente não ultrapassa o terço proximal de LPRP/USP 0011 D. Em vista anterior ou posterior, a margem dorsal da crista se mostra levemente encurvada, formando um brada convexidade dorsal. Em vista dorsal, quase longitudinal em relação ao eixo principal da tíbia, a crista é voltada algo proximoanteriormente. Assim, acompanha a margem anterior, sendo paralela a esta, e, também, acompanhando a expansão proximal da cabeça da tíbia.

Na parede posterior da crista cnemial existe uma tuberosidade bastante saliente que se estende pela metade proximal da crista. Esta protuberância é disforme, mas não ultrapassa os limites da parede posterior. Sua textura é diferente da vista em seu entorno, assemelhando-se à textura granulosa vista nas superfícies de articulação. Na área que acomete ao sulco cnemial, esta tuberosidade é cercada de cicatrizes, possivelmente associadas à musculatura.

O sulco cnemial lembra, de certo modo, a arquitetura da fossa intercondilar, só que de forma invertida. Apesar de aparentemente profundo, é mais marcado proximalmente e sua limitação distal não é clara. No entanto, assume-se que este se estenderia por todo o terço proximal, tornando-se menos distinguível sendo que à medida que se torna distal.

Ainda em vista dorsal, a margem anterior porta uma crista fina que se estende por todo o comprimento anterior do osso e que marca o limite entre sua face dorsal e ventral. Contudo, o que mais chama a atenção é uma interrupção que esta crista sofre na parte proximal do terço mais distal da tíbia, onde ocorre outra tuberosidade, ampla e bastante projetada anteriormente. A forma desta saliência é quase um retângulo, com a base maior voltada longitudinalmente. Esta estrutura, em vista anterior, mostra-se afilada longitudinalmente, mas perto a extremidade proximal é um pouco mais espessa que distalmente. A textura, à semelhança da outra tuberosidade, é granular.

Com relação à margem posterior, são duas as cristas presentes. A mais distal, que se estende corre nos dois terço distais da tíbia, é delgada e semelhante à crista da margem anterior, separando as faces, dorsal e ventral. À medida que esta crista se estende proximalmente ela desloca-se ventralmente, ao passo que a outra crista, surge mais dorsalmente. Assim, tem-se um ponto onde as duas cristas se sobrepõe, uma mais ventral e outra mais dorsal, o que é melhor observado em vista posterior. A crista mais proximal possui uma extensão semelhante à do sulco cnemial, sendo a limitação posterior deste.

A superfície dorsal da tíbia, distalmente em relação às estruturas da crista cnemial, é abaulada, sendo que à medida que se estende distalmente, torna-se mais plana, e mais achatada dorsoventralmente. A extremidade possui tímida expansão em todos os sentidos, que acaba gerando uma extremidade ovalar, quando em vista distal. Todas as margens desta extremidade pronunciam-se um pouco mais em relação à superfície de articulação, gerando uma borda saliente em todo o contorno distal. Vale ressaltar que a textura, da mesma forma que na superfície proximal, é granular. Ainda na região distal, uma série de cicatrizes circunda toda a tíbia, principalmente na área onde o osso inicia sua expansão.

As cristas flexoras são as estruturas que se destacam na superfície ventral. A crista tibial flexora anterior é a mais pronunciada. Ela surge na extremidade posterior da projeção mais anterior da superfície articulação distal e encontra-se com a crista tibial flexora posterior, no ponto onde surge a crista tibial flexora distal. Tanto mais pronunciada quanto mais robusta em relação às outras cristas, a crista anterior tem sua

superfície arredondada, e quando em vista anterior, mostra-se um pouco encurvada, sendo um tanto convexa ventralmente. Ela acompanha a margem anterior da expansão da cabeça tibial, sendo voltada proximoanteriormente. Entre a crista flexora anterior e a crista presente na margem anterior forma-se uma superfície plana que se estende até o ponto onde a crista flexora anterior começa se junta a posterior. Posteriormente à crista flexora anterior um sulco raso que marca o limite anterior de uma espécie de “platô” que se posiciona proximalmente entre as cristas flexoras. Este “platô” tem forma triangular, com o vértice voltado distalmente.

A crista tibial flexora posterior limita posteriormente este “platô” triangular proximoventralmente. Esta crista surge proximalmente na extremidade posterior da projeção ventroposterior da superfície de articulação. Segue paralelamente à margem posterior da cabeça tibial, acompanhando a expansão e voltada posteroproximalmente. Entre esta crista e a crista associada à margem posterior existe um sulco raso, que logo se finda, antes do término da crista posterior, que é um pouco mais ventral. Mais distalmente, as duas cristas flexoras encontram-se, formando a crista tibial flexora distal. Mas LPRP/USP 0011 D está quebrado nesta área. Mais distalmente, vê-se a presença de uma crista ressaltada que se estende até a parte proximal do terço distal da tíbia. A crista distal é bem definida mais proximalmente e à medida que se torna distal perde os contornos. Entre esta crista e a crista mais distal associada à margem posterior, vê-se um estreito sulco que acompanha posteriormente a crista flexora distal até o mesmo ponto onde esta desaparece.

Ainda ventralmente, a superfície mais distal da tíbia é plana, diferindo da dorsal, mais convexa. Entretanto, o padrão de expansão é o mesmo do encontrado dorsalmente. Em ambas vistas, dorsal e ventral, a margem da extremidade distal é levemente encurvada, formando uma convexidade distalmente voltada, encerrando o osso, sendo que as facetas tibial e intermedial não são discerníveis.

Fíbula LPRP/USP 0011 E

Descrição geral – Romer (1947) da mesma forma como faz para a tíbia, também não descreve como seria uma fíbula típica de “labirintodonte”. Contudo, Romer (1956) o faz. Assim, a fíbula, é um osso sempre mais delgado que a tíbia, expandido em ambas as extremidades e marcadamente côncavo na margem voltada à tíbia. O autor ainda indica uma área rugosa próximo à extremidade proximal, na superfície externa (provavelmente posterior) como inserção do músculo *iliofibularis*. Segundo Pawley (2006), a fíbula de temnospôndilo é relativamente delgada, lateralmente achatada (dorsoventralmente) e aproximadamente tão longa quanto a tíbia. Esta é sempre afunilada, com a margem anterior bastante curvada e direção do espaço interepipodial (Romer, 1956). Uma pequena crista, a crista anterior fibular, é locada anteriormente, na superfície proximal, provavelmente servindo para a inserção medial da tíbia (Romer, 1922). A extremidade proximal da fíbula é retangular, quando em vista dorsal. Em vista ventral, a crista posterior fibular passa próximo ao limite posterior, podendo portar um tubérculo em formas maduras, variando entre as espécies em sua proeminência. Além disso, o sulco fibular está sempre presente em temnospôndilos, passando através da parte mais anterodistal da fíbula ventral. Ainda segundo Pawley (2006), a região distal corresponde a cerca de duas vezes em largura a da haste em táxons mais plesiomórficos, ao passo que em outros grupos, à exemplo de *Euskelia*, tais larguras assemelham-se. A extremidade distal é bipartida, acomodando as articulações com os ossos intermedial e fibular. Em vista ventral, a haste pode ser côncava

ou convexa, sendo que a segunda configuração é considerada plesiomórfica. Neste caso, Pawley (2006) exemplifica com *Trimerorhachis*, considerando a fíbula dos Eryopoidomorpha como côncava. Vale ressaltar, nas análises filogenéticas da autora, o táxon citado é um dos mais derivados dentre os Temnospondyli, condição totalmente antagônica à proposta por de Yates & Warren (2000), onde este grupo é basal dentro da filogenia dos “higher-Temnospondyli”.

Poucos são os táxons que apresentam uma seriação ontogenética completa referente à fíbula (*Trimerorhachis issignis*, *Buettneria perfecta* e *Dutuitosaurus ouazzoui*). Nos temnospondilos larvais (e.g. *Sclerocephalus haueseri*) a fíbula trata-se apenas de uma haste, ao passo que quando madura, forma uma superfície angulada para articulação com o fêmur, além das facetas com o fibular e o intermedial formarem uma linha sigmóide em vista ventral. Tanto a crista fibular extensora quanto a crista anterior fibular se desenvolvem com a ossificação da extremidade proximal da fíbula. A crista posterior fibular é uma estrutura que surge tarde no desenvolvimento tendo pouco peso filogenético Pawley (2006). No tocante à extremidade distal fibular, esta passa de um estado apenas curvado (em vista ventral) em formas imaturas, para sigmóide com o aumento da ossificação, com a faceta intermedial tornando-se mais marcada à medida que este elemento se ossifica. Schoch & Milner (2000) pouco se referem à fíbula, apenas tratando à mesma como uma estrutura pequena e indiferenciada, e um pouco mais longa que a tíbia. De certa forma, isto vai contra outros autores que reportam tais elementos como equivalente em comprimento.

A fíbula de LPRP/USP 0011 E está muito bem preservada, propiciando a visualização várias estruturas (**Fig. 15**). Excetuando a presença de rachaduras, aparentes principalmente na metade proximal da superfície dorsal, e de poucas áreas quebradas superficialmente, a fíbula está intacta. Muitas áreas com cicatrizes para a inserção muscular são também vistas na face ventral. A textura óssea, menos na articulação femoral ou nas faceta distais, é lisa.

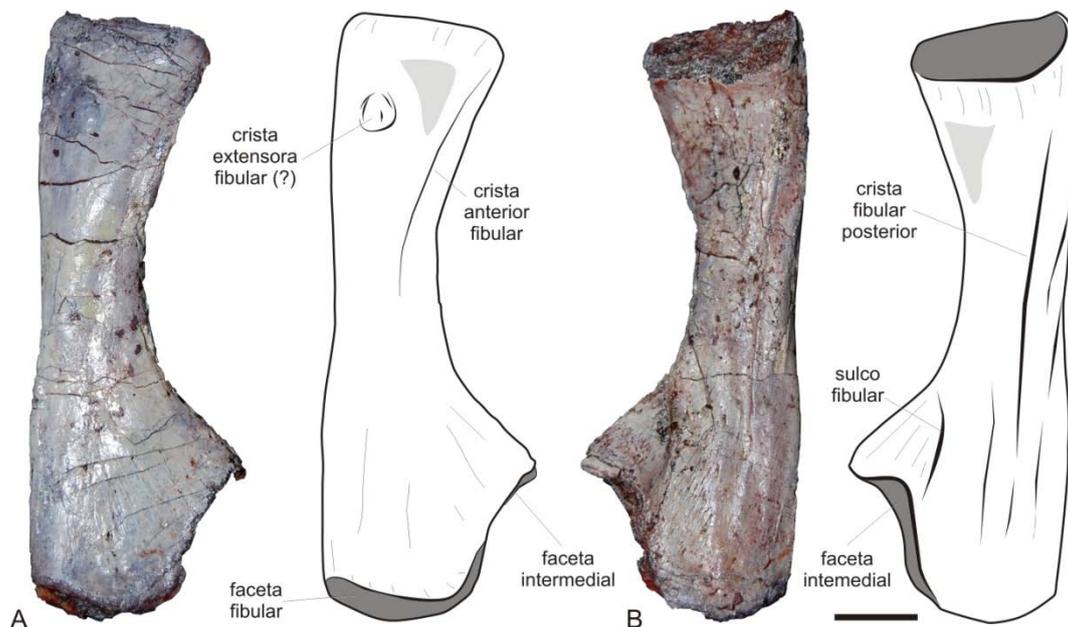


Figura 15 – Fíbula de LPRP/USP 0011, em vista dorsal (A) e vista ventral (B). Escala: 1 cm.

Em vista proximal, observa-se a superfície de articulação femoral. Sua textura granular e igual à da superfície de articulação dos outros ossos do membro posterior. Sua forma é trapezoidal, com o lado referente à margem posterior maior em relação ao lado da margem anterior. Com exceção do canto mais posteoproximal, que forma uma aresta, todos os outros são arredondados. A superfície articular é praticamente plana, ou pouquíssimo côncava, e está voltada ventroproximalmente. Em toda o seu perímetro, a superfície apresenta um fina borda, que ressaltada em toda sua a região fronteira. Dorsalmente, a linha formada pelas extremidades proximal e posterior angulam-se em 90°. Com relação à mesma linha proximal e a margem anterior, um ângulo mais agudo forma-se devido à concavidade desta margem mais próxima à tíbia. A concavidade é bastante marcada anteriormente. Sua extremidade distal tem contorno sigmóide, quando em vista distal, formado pelas facetas de articulação com o intermedial, bastante côncavo e anterodistalmente voltado, e com o fibular, convexo distalmente. Apesar de um pouco quebrado em certas regiões, todo o entorno da face distal de articulação forma uma borda resultada em relação à superfície inacabada óssea. Isto cria uma concavidade na superfície de articulação, principalmente na faceta fibular.

Em vista dorsal, duas conspícuas estruturas podem ser identificadas, ambas na metade proximal da fíbula. Uma pode relacionar-se à crista extensora fibular, mas em espécies como *Eryops*, esta é uma estrutura alongada realmente e saliente, ao passo que em LPRP/USP 0011 E o que se vê é uma protuberância situada mais próxima à margem posterior. Seu formato é subtriangular, com o vértice voltado proximalmente. A sua margem proximal é mais abrupta do que a distal que levemente desaparece. Nesta parede mais íngreme, uma textura mais rugosa é evidente, onde provavelmente inserir-se-ia algum músculo. Mais posteriormente à esta protuberância, dois sulcos muito rasos aparecem, estendendo-se ao lado no mesmo comprimento que esta estrutura possui. Imediatamente mais proximal à crista supracitada, tem-se uma depressão bem rasa que se estende anteroposteriormente, transversalmente ao eixo principal da fíbula. Na face ventral, esta coincide com a margem mais distal da superfície de articulação proximal.

Praticamente paralela à margem anterior, aparece a crista anterior fibular. Esta estrutura estende-se por praticamente todo terço proximal da fíbula, surgindo proximalmente no mesmo comprimento da depressão acima dita e dissipando-se distalmente, próximo ao ponto mais posterior da margem anterior. Acompanhando posteriormente esta crista, existe um sulco raso e estreito, que surge na margem anterior e se afasta um pouco da crista à medida desloca-se distalmente, desaparecendo conjuntamente com esta. Restrita proximalmente pela depressão proximal, anteriormente pela crista fibular anterior e posteriormente pela margem posterior a superfície dorsal da fíbula mostra-se levemente convexa, mas somente na sua metade proximal, já que mais distalmente o osso aplanar-se. Nesta mesma região mais proximal, em vista anterior, percebe-se um encurvamento da fíbula. Este não apenas é relacionado ao central do osso (o que gera a convexidade), mas uma laminação óssea se forma, gerando uma convexidade. Esta é restrita ao comprimento da crista fibular anterior, tem espessura mais delgada nesta área, comparando-se ao restante do osso, e finda-se distalmente no ponto onde a fíbula é mais constrita, onde acaba a expansão proximal do osso. Em vista posterior observa-se que a fíbula é grossa mais proximalmente e se torna praticamente plana distalmente, ao passo que também se afina. Isso explica o porquê da superfície de articulação, quando em vista ventroproximal, ter o lado correspondente à margem anterior e, conseqüentemente, relacionada à laminação convexa, menor em comparação ao lado mais posterior.

Mais distalmente, o que chama a atenção é a presença de cicatrizes musculares na forma de pequenas estrias, estas cicatrizes têm um padrão quase radial, onde acompanham a expansão distal sofrida pela fíbula, partindo da região onde está começa a se expandir distalmente. E em forma de leque, estas findam bem próximas à margem sigmóide distal. Provavelmente esta musculatura está envolvida no movimento de extensão do pé. Além disso, a face convexa relacionada ao fibular é elevada, formando uma borda, o que pode ser extrapolado para a côncava faceta de articulação com o intermedial, visto a quebra.

Em vista ventral, já que a superfície proximal de articulação volta-se ventroproximalmente, a área distal à esta é levemente côncava ventralmente, mais acentuadamente perto da margem anterior. Ainda nesta área, percebe-se uma faixa de cicatrizes de inserção muscular que atravessa toda a largura anteroposterior da fíbula e termina distalmente ao ponto mais dorsal da convexidade laminar anteroproximal da fíbula. Sua extremidade proximal é coincidente ao ponto onde se inicia proximalmente uma crista bastante característica da face ventral da fíbula, a crista fibular posterior. Esta crista atravessa praticamente todo o comprimento fibular, sendo bem marcada em boa parte de sua extensão. Mais rasa em seu início proximal, a crista salienta-se, a partir da faixa muscular proximal e praticamente cria um sulco que se localiza posteriormente e desaparece onde a crista começa. A crista posterior fibular é retilínea em toda sua composição e longitudinal em relação ao eixo principal fibular. À medida que se torna mais distal distancia-se da margem posterior à qual é praticamente paralela. Como dito, a crista é saliente em boa parte de sua extensão, sendo que nos pontos onde mais se salienta gera um sulco anterior. Distalmente, a partir da extremidade proximal do sulco fibular, a crista começa a se dissipar, mas de forma bastante rasa, perdurando até bem próximo da extremidade distal.

Como dito, posteriormente à crista posterior fibular não há um declínio no nível de superfície ventral; ao contrário do que se vê anteriormente, onde o declive gera uma depressão central (posteriormente discutida), melhor avistada distalmente. Neste nível mais elevado e posterior em relação à crista, há outra crista. Esta é menos marcada, mas estende-se por praticamente todo o comprimento da fíbula. A origem desta crista é mais proximal que a da crista posterior fibular, pois se localiza na aresta posteroproximal da superfície de articulação, ponto mais proximal da fíbula. Como é mais evidente em vista posterior, e bem à margem da fíbula, à medida a crista se estende distalmente, retilínea, curva-se mais ventralmente, no mesmo ponto onde a fíbula é mais constricta. A partir daí se aproxima da crista posterior fibular, ficando paralela a esta por todo o restante de seu comprimento. O intervalo onde esta é mais ressaltada compreende um espaço menos extenso que a crista posterior fibular, sendo correspondente à aproximadamente os dois terços mais proximais da crista posterior. A partir daí a crista abrande-se, mas mantém-se rasa até bem próximo da extremidade distal, como também visto para a crista posterior fibular. A extensão no qual estas duas cristas estão mais ressaltadas, forma-se entre elas um sulco bastante raso, que mais marcado proximalmente, vai aplanando-se mais distalmente, até sumir juntamente com as cristas.

Ainda, posteriormente à crista posterior fibular existe outra crista. Esta é totalmente marginal, localizando-se na metade distal da borda posterior, com limite distal na extremidade posterodistal da faceta fibular. Sua origem proximal é difusa, pois em conjunto à outra crista posterior, que se direciona mais ventralmente, criando entre elas uma borda arredondada. Esta crista é gerada como resultado da tímida expansão que a fíbula sofre distalmente na margem posterior, laminando e afinando o osso.

Como dito, anteriormente à crista posterior fibular, há uma depressão criada no centro da fíbula, ventral e mais profunda na parte correspondente à maior projeção da crista adjacente. Este afundamento na superfície ventral da fíbula é retangular e longitudinalmente locado. Suas extremidades distais e ventrais não são marcadas, ao passo que a posterior é formada pela crista, e anteriormente, sem delimitação clara, ocorrendo uma espécie de borda bem na área onde a concavidade da margem anterior atinge seu ponto mais posterior. Passando por esta depressão, e estendendo-se por quase toda a face ventral da fíbula, outra crista rasa, e comparativamente menos saliente, dispõe-se anteriormente e paralela à crista posterior fibular, tendo seu ponto de origem proximal um pouco distal ao desta e o ponto distal no mesmo nível. Na depressão ventral esta crista praticamente desaparece, ressurgindo somente mais distalmente.

Assim, são quatro as cristas presentes na parte ventral da fíbula, sendo que a outra estrutura que é característica deste elemento ósseo é o sulco fibular. Em LPRP/USP 0011 E esta estrutura é bem delimitada. Um pouco encurvada, formando uma linha côncava voltada anteriormente e estendendo-se longitudinalmente em relação ao eixo principal da fíbula, esta estrutura surge na margem anterior do ponto onde a fíbula inicia sua expansão distal e encerra-se na metade da concavidade na faceta intermedial. Este sulco separa uma projeção distoanterior da fíbula, formando um triângulo bem espesso, com seu vértice apontando anteriormente. Em vista distal, vê-se uma convexidade derivando desta espessura, onde próximo ao sulco, assim como na margem anterior, o osso é menos espesso do que na parte intermediária a estas. O vértice deste triângulo, além de anteriormente voltado, volta-se também um pouco ventralmente. Os lados deste triângulo não são totalmente retilíneos, pois a concavidade da faceta intermedial cria para um destes lados uma curvatura aparente. Um ângulo de 45° é formado entre a margem anterior, na região projetada (triangular) anterodistalmente ao sulco, e a margem posterior.

Entre o sulco fibular e a crista mais rasa anterior à crista posterior fibular, existe uma série de estrias delgadas que remetem à inserção muscular, aparecendo onde também ocorre o sulco. Estas estruturas voltam-se anterodistalmente e possivelmente se relacionam com a musculatura flexora do pé. Além disso, algumas estruturas do gênero também podem ser vistas anteriormente ao sulco (no triângulo), mais próximos do 'vértice', formando uma pequena faixa.

Costelas LPRP/USP 0011 (F-T)

Descrição geral – As costelas em temnospôndilos em estão presentes em todos os segmentos vertebrais, desde o axis até as vértebras caudais proximais. Há grande variação na estrutura das costelas, diferindo de grupo para grupo, ou mesmo, dentro de uma série, nos diferentes locais da coluna (Romer, 1947). Segundo Warren & Snell (1991) as costelas possuem cabeça dupla, com diferentes graus de ossificação. Segundo Romer (1947), as mais compridas são encontradas logo após a cintura escapular. Depois deste ponto, há uma diminuição gradual até a região sacral, onde mais posteriormente, as costelas caudais proximais são modestas, até que finalmente desaparecem.

As costelas cervicais dos temnospôndilos são pouco encurvadas e expandidas distalmente (Pawley, 2006), terminando em uma ponta "acabada", sem uma continuação cartilaginosa. Esta condição é vista tanto para as costelas cervicais quanto para as mais posteriores (do tronco posterior e caudais), sendo que nas mais longas, a continuação cartilaginosa existe, e Romer (1947) presume que estas teriam ligação ao externo. As costelas do tronco são suavemente encurvadas ventralmente. A parte proximal é expandida,

consistinda de um tubérculo que se articula com o processo transverso, e um capítulo, que se articula com o centro (Pawley, 2006). Enquanto as costelas caudais são curtas e afiladas, as costelas sacrais, também curtas, são robustas, e posteriormente recurvadas com um espessamento em seu limite posteroventral. O tipo de articulação com a vértebra é o mesmo das outras costelas e a extremidade distal assenta-se sobre a superfície interna da lâmina ilíaca.

Segundo Schoch & Milner (2000), as costelas de estereospôndilos são bem mais diversificadas as de temnospôndilos plesiomórficos. Diferenças estruturais quanto ao tamanho, curvatura, comprimento, número e tamanho do processo uncinado podem existir, variando dentro do clado. Desde formas aquáticas (*Mastodonsaurus*) até as mais terrestres (*Eryops* e *Sclerotorax*) o processo uncinado ocorre nas costelas do tronco de temnospôndilos de maior porte, parecidos mais relacionado ao tamanho do que de relevância filogenética. Em Stereospondyli, um processo uncinado laminar distal ocorre em capitosauróides (*Eryosuchus*, *Mastodonsaurus* e *Paracyclotosaurus*) e trematosauróides (*Benthosuchus* e *Aphanerama*). Processos uncinados proximais são mais raros, sendo vistos em arqueossauros (*Platyoposaurus* e *Sclerocephalus*) e *Mastodonsaurus*.

Para Warren & Snell (1991) temnospôndilos possuem normalmente um par de costelas sacrais, expandida em ambas as extremidades, sendo que variações de número podem ocorrer (*Cacops* e *Dissorophus multicinctus* têm dois pares). Estas costelas, em temnospôndilos permianos são mais espessas do que as dorsoventralmente achatadas costelas das espécies triássicas. Em *Uranocentron*, costelas são grandes com porção distal ampla e achatada, ao passo que em *Lydekkerina* e *Siderops* são menores e mais rudimentares. Schoch & Milner (2000) comentam que de uma forma geral, as costelas sacrais são parecidas, em sua morfologia (cabeça, comprimento, curvatura) com as predecessoras “lombares” e, principalmente, caudais proximais. Contudo, para (Dutuit, 1976) as costelas caudais são similares às encontradas imediatamente anteriores à região sacral, mas menores e mais encurvadas. Segundo Schoch & Milner (2000) costelas caudais estão presentes em todos os gêneros com cauda conhecida, podendo ser curtas e cilíndricas como em *Paracyclotosaurus* e *Dutuitosaurus* ou mais elaboradas, laminares e portando processo uncinado, como em *Mastodonsaurus*.

Diferenciação regional com relação à coluna é conhecida em muitos temnospôndilos (*Archegosaurus decheni*, *Buettneria perfecta*, *Eryops megalcephalus*, *Onchiodon labyrinthicus* e *Mastodonsaurus giganteus*). Uma série ontogenética, contudo, somente é conhecida em *Sclerocephalus haeueseri* (Pawley, 2006). As costelas são curtas, retilíneas e pobremente ossificadas nas formas mais jovens, sendo que o grau de curvatura ventral aumenta à medida que a costela se ossifica. Durante o desenvolvimento de *Sclerocephalus* as costelas torácicas, truncadas em indivíduos jovens, tornando-se alongadas, paralelas e portando processo uncinado em formas maiores (Lohmann & Sachs, 2001; Schoch, 2003).

Totalizando cerca de 14 peças (Fig. 16), umas mais completas e outras mais fragmentadas, a preservação de LPRP/USP 0011 F-T não é boa. Visto a fragilidade deste elemento ósseo, poucas informações puderam ser extraídas, e comparações mais ostensivas serão suprimidas. Quando a pelve de LPRP/USP 0011 foi encontrada, duas costelas LPRP/USP 0011 F; G (Fig. 16 a/b) estavam presentes, tanto acima como abaixo da lamina ilíaca. Estas presumivelmente poderiam tratar-se de costelas sacrais, contudo o fato da pouca robustez e da presença de processo uncinados nestas tratam de excluir esta possibilidade. Estas duas, visto a melhor preservação, terão um detalhamento algo maior, ao lado de duas que possuem o

processo uncinado característico LPRP/USP 0011 H; I (Fig. 16 c/d) e três costelas que possuem a cabeça proximal preservada LPRP/USP 0011 J; L; M (Fig. 16 e/f/g).



Figura 16 – Costelas de LPRP/USP 0011, proximodistalmente dispostas. Escala: 5 cm.

Referente à cabeça proximal, as costelas LPRP/USP 0011 J; L; M (Fig. 16 e/f/g) portam o capítulo e a tubérculo. LPRP/USP 0011 L; M (Fig. 16 f/g) são costelas bem delgadas, onde a extremidade distal está perdida. Enquanto LPRP/USP 0011 M (Fig. 16 g) é mais robusta, e em secção transversal mostra-se mais oval, e LPRP/USP 0011 L (Fig. 16 f) mais achatada lateralmente. Em ambas, a divisão entre capítulo e tubérculo se dá por uma fenda que bifurca a parte proximal da costela. Na primeira costela a estrutura que mais se pronuncia é o capítulo, que mais robusto e amplo, é ventral à pequena projeção referente ao tubérculo, projetado e afilado dorsalmente. Na segunda peça, contrariamente, o capítulo é mais delgado, afilado e locado mais ventralmente em relação a um tubérculo mais robusto. Ambas costelas são

provavelmente mais posteriores no tronco, visto seu porte comparativo. Destas, apenas LPRP/USP 0011 L (Fig. 16 f) apresenta uma estrutura tentativamente associada ao processo uncinado, mas pouco pronunciada, quase se assemelhando a uma crista. LPRP/USP 0011 J (Fig. 16 e), ao contrário, é bem mais robusta que as outras costelas, sendo o processo uncinado bastante evidente. A cabeça proximal, contudo, está quebrada mais proximalmente, apenas mostrando o início da projeção capitular bem marcada e arredondada.

O processo uncinado está presente tanto na peça acima mencionada, quanto em LPRP/USP 0011 H; I (Fig. 16 c/d), que são achatadas lateromedialmente. Em LPRP/USP 0011 J (Fig. 16 e) o processo é menos pronunciado, mas a lâmina referente nesta estrutura é mais espessa, visto a própria robustez da peça, e mais proximal se comparada às de outras costelas. Em LPRP/USP 0011 I (Fig. 16 d) o processo é mais distal do que em LPRP/USP 0011 J (Fig. 16 e), no entanto, menos do que em LPRP/USP 0011 H (Fig. 16 c). E, Baseado na constatação de Dias & Schultz (2003) para as costelas de *Australerpeton*, LPRP/USP 0011 H; I (Fig. 16 c/d) possivelmente seriam mais posteriores do que LPRP/USP 0011 J (Fig. 16 e), visto o processo uncinado mais distal.

As duas costelas restantes, LPRP/USP 0011 F; G (Fig. 16 a/b), são as mais completas. Nelas, a cabeça porta tanto o capítulo quanto o tubérculo praticamente num mesmo comprimento, diferente do visto noutras costelas, onde estas estruturas se encontravam em patamares diferentes. A cabeça proximal é bastante expandida e achatada lateralmente, como todo o restante da costela, mas esta se espessa e diminui em largura à medida que fica mais distal, voltando a se expandir mais distalmente. A LPRP/USP 0011 F (Fig. 16 a) é menor, mais encurvada e menos achada lateralmente do que a LPRP/USP 0011 G (Fig. 16 b). O processo uncinado de ambas não está completo, mas vê-se que esta estrutura em LPRP/USP 0011 F (Fig. 16 a) é muito expandida, e em LPRP/USP 0011 G (Fig. 16 b) é bem menos projetada. Em ambas, as superfícies observam-se várias cicatrizes de musculatura, principalmente localizadas próximas aos processos uncinados.

Discussão e Conclusão

Na descrição do espécime LPRP/USP 0011, algumas características puderam ser levantadas e comparadas com a literatura no intento de, ao menos, demonstrar uma maior afinidade deste material com Archegosauridae ou Rhinesuchidae. Um problema advindo desta comparação é que poucas das características distintivas destes táxons (na grande maioria características cranianas) dizem respeito às partes antômicas preservadas em LPRP/USP 0011.

Alguns aspectos anatômicos como a condição grácil e delgada da mandíbula, e sua extensa sínfise, aproximam LPRP/USP 0011 não somente de platyoposauríneos, e.g., *Platyoposaurus stuckenbergi*, como também de *Archegosaurus decheni*. Segundo Gubin (1997), esta característica sustentaria o nó referente à *Platyoposaurinae sensu* Schoch & Milner (2000). Outras características que corroboram tal associação incluem o ângulo de 10-15° entre o eixo sinfisial e o eixo principal do ramo, visto tanto em LPRP/USP 0011 quanto em *P. stuckenbergi*. Estas formas também compartilham textura semelhante na face lingual na região sinfisial, com a presença de um sulco na altura média e área dorsal lisa posterior às presas, além de uma fileira lateral com dentes menores. A razão entre as paredes labial e lateral da fossa adutora de LPRP/USP 0011 (=2,0) também se aproxima à de *A. decheni* (aprox. 2,1), *P. stuckenbergi* (aprox. 2,8) e

Tryphosuchus paucidens (aprox. 2,05). O número de dentes em LPRP/USP 0011 A é 76, sendo 60 em *P. stuckenbergi*. O número de presas anteriores da mandíbula é variável em Archegosauridade, mas nas formas mais derivadas tem-se um padrão semelhante ao de LPRP/USP 0011 A, e diferente da condição em Sterospondyli, que possuem apenas um par (Schoch & Milner, 2000). A fossa meckeliana posterior é margeada pelo pós-esplênico e angular, (ventralmente) e pelo angular (dorsalmente), como nos trifosuíneos *Uralosuchus tverdochlebovae* e *Tryphosuchus paucidens*, e próxima à margem ventral da mandíbula, como em *P. stuckenbergi*, *U. tverdochlebovae*, *T. paucidens*, *Intasuchus silvicola* e *Melosaurus kamaensis*. Já o contato do pré-articular com o pré-coronóide é compartilhado com *A. decheni*.

Com relação ao material pós-craniano, algumas outras características também puderam ser levantadas, principalmente em relação ao ílio. Os valores encontrados na relação comprimento pela largura do ílio (Gubin, 1989; Maisch *et al.*, 2004) são semelhantes entre LPRP/USP 0011 B e formas como *P. stuckenbergi*, *T. paucidens* e *A. decheni*. Também o ísquio de LPRP/USP 0011 B (trapezoidal, com a margem dorsal bem definida e suavemente côncava) é bastante semelhante ao do Melosauridae indeterminado descrito por Gubin (1991), bem como ai de *A. decheni*, e.g., o sulco que acompanha a margem dorsoposterior do ílio pode ser visto por quase toda a borda e a extremidade posterior da lâmina ísquica com final abrupto.

Com relação ao fêmur, dentre os muitos pontos semelhantes com relação ao de *P. vjuschkovil*, pode ser destacada a razão semelhante entre o comprimento total e a largura do osso. Com relação à fossa intertrocântica e à projeção posterior da cabeça femoral, existem bastantes semelhanças com *P. stuckenbergi*. Estas duas espécies do gênero *Platyoposaurus* ainda possuem crista adutora e côndilo fibular bastante semelhantes à LPRP/USP 0011.

Com relação à Rhinesuchidae, a mandíbula referente à *Rhineiceps* descrita por Watson (1962) claramente difere da de LPRP/USP 0011 quanto à morfologia da região da sínfise, a seriação dos coronóides e as fossas meckelianas. E com relação ao pós-crânio, o material referente à *Uranocentron* e descrito por van Hoepen (1915), também apresenta uma série de diferenças, principalmente em relação à da pelve; e.g., lâmina íliaca mais dorsal com margem posterior menos côncava, púbis pouco projetado ventroanteriormente, entalhe púbico anterior e crista associada retilíneas, margem dorsal do ísquio pouco côncavo e ponto mais dorsal da sutura entre o ílio e o ísquio pouco projetado dorsoposteriormente.

Com relação aos demais temnospôndilos da Serra do Cadeado, a mandíbula de LPRP/USP 0011 se distingue claramente das associadas à "*Rastosuchus*", que possuem dentes no coronóide e uma sínfise curta e de arquitetura diferenciada. Entretanto, outras mandíbulas depositadas na UFRGS, especialmente PV 0348 P, são mais semelhante à LPRP/USP 0011, enquanto pontos que aproximam LPRP/USP 0011 de mandíbulas associadas à *Australerpeton cosgriffi* (PV 0229 P(G), PV 0224 P) incluem: textura óssea da face lingual da sínfise; angulação entre a sínfise e o eixo do principal do ramo; disposição e tamanho relativo das fileiras de dentes menores e posteriores às presas; número total de dentes; extremidade posterior da fossa meckeliana posterior à extremidade anterior da fossa adutora; sutura em 'zig-zag' entre o pré e o pós-esplênico; pequena crista na margem anteroventral da fossa meckeliana anterior; diferença na altura das paredes do dentário; pós-coronóide que aparece na face labial da mandíbula, participa da parte anterior da fossa adutora, se articula ventralmente com o pré-articular e posterolateralmente com o dentário.

Com relação ao pós-crânio pouca informação comparativa pode ser extraída de UFRGS PV 0319 P. Da pelve, apenas o púbis está parcialmente preservado, enquanto o fêmur, também preservado parcialmente, tem posicionamento incerto. Excetuando-se semelhanças genéricas na crista adutora e, fossa poplíteia nada sugere grande afinidade deste com LPRP/USP 0011. Por outro lado, existe grande semelhança de LPRP/USP 0011 com o fêmur, tíbia e fíbula isolados de UFRGS PV0356, cuja afinidade à *A. cosgriffi* não pode ser conformada.

Em suma, com base nas características tratadas acima (e mais bem discutidas na descrição) parece mais plausível se inferir aproximação de LPRP/USP 0011 com as formas russas, especificamente Platyoposaurinae. Adicionalmente, este se aproxima mais de *A. cosgriffi* dentre os temnospôndilos da Serra do Cadeado. No que tange seu posicionamento filogenético, trabalhos mais recentes (Witzmann & Schoch, 2006; Schoch *et al.*, 2007) tratam *A. cosgriffi* como forma intermediária entre Stereospondyli (representados por *Uranocentron*) e formas mais basais de Stereospondylomorpha como *Archegosaurus*, *Peltobatrachus* e *Sclerocephalus*. Em ambos os casos, *Australerpeton* forma um clado Stereospondyli, à exclusão de *Archegosaurus*. Por outro lado, na super-árvore de Ruta *et al.* (2007), *Australerpeton* aparece mais próximo à Platyoposaurinae, que à Rhinesuchidae.

Nos esquemas de Witzmann & Schoch (2006) e Schoch *et al.* (2007), uma sinapomorfia ambígua de Stereospondyli passível de verificação em LPRP/USP 0011 relaciona-se à fossa intercondilar (Schoch *et al.*, 2007). Como proposto inicialmente por Yates & Warren (2000), esta fossa localizada dorsodistalmente no fêmur, seria plesiomórficamente profunda e extensa, e apomórficamente curta e rasa. Por outro lado, Witzmann & Schoch (2006) codificam a condição apomórfica para *Sclerocephalus*, *Archegosaurus*, *Australerpeton* e *Uranocentron*. Em LPRP/USP 0011C, apesar do côndilo tibial não estar completo, é possível identificar uma fossa relativamente extensa e profunda, que se assemelha aquela de *A. cosgriffi* (PV 0319 P) e *P. stuckenbergi* (Gobin, 1991), bem como à do estereospôndilo *Lydekkerina huxleyi* (Hewison, 2008), o que lance dúvidas sobre a utilidade desta característica.

Por fim, as posições filogenéticas alternativas de *A. cosgriffi* e LPRP/USP 0011 como Rhinesuchidae ou Platyoposaurinae tem implicações bioestratigráficas e paleobiogeográficas. No primeiro caso, os Rhinesuchidae têm distribuição temporal do Permiano Médio (Wordiano) ao Triássico Inferior (Induano) e geográfica restrita ao sul da África, Índia e Madagascar (Schoch & Milner, 2000). Na Bacia do Karoo, estes temnospôndilos estão presentes desde a Zona Assembléia de *Tapinocephalus* até a de *Lystrosaurus* (Damiani 2004; Damiani & Rubidge, 2003). Já os Platyoposaurinae têm distribuição restrita ao Permiano médio (Roadiano-Wordiano) dos Cisurais (Shishkin *et al.*, 2000; Tverdokhlebov *et al.* 2005), correspondendo às zonas Ocher/Belebey à Ishevo. Assim sendo, apesar da sobreposição de Platyoposaurinae e Rhinesuchidae no tempo, i.e., Wordiano, a associação de *A. cosgriffi*/LPRP/USP 0011 ao primeiro grupo sugere idade mais antiga à fauna de tetrápodos da Serra do Cadeado, normalmente considerada mais recente pela presença do dicinodonte *Endothiodon*. Cabe ressaltar que uma idade mais antiga tem sido atribuída para a Formação Rio do Rasto no Rio Grande do Sul (Langer, 2000; Cisneros *et al.*, 2005). De forma mais importante, entretanto, a possível afinidade de *A. cosgriffi*/LPRP/USP 0011 aos arqueossauros sugere uma mais próxima afinidade com faunas do Permiano Russo do que com áreas gondwânicas, como, de resto, já inferido com base em *Bageherpeton longignathus* (Dias & Barberena, 2001).

3.2 – Sumário dos resultados de Laurini (2010)

Resumo

Os Chondrichthyes são gnastotomados não-tetrapodos com esqueleto interno essencialmente cartilaginoso. Fortes evidências sugerem que o grupo seja monofilético, estando dividido em dois grupos irmãos, Elasmobranchii e Holocephali. Os Chondrichthyes são componentes comuns das faunas aquáticas do Paleozóico, mas a preservação de esqueletos parciais é rara devido à natureza cartilaginosa do mesmo. Assim, o registro paleontológico é composto basicamente pelas mais partes mineralizadas, tais como dentes, dentículos dérmicos e espinhos de nadadeira. Dentes isolados de tubarões paleozóicos ocorrem em depósitos marinhos e continentais ao redor do mundo, sendo o registro mais antigo datado do Devoniano. Eles são compostos por tecidos mineralizados por hidroxiapatita, sendo constituídos por orto ou osteodentina e recobertos por esmaltoide. Os dentes cladodontes tratados aqui são provenientes de rochas do Permiano Superior (Formação Rio do Rasto, Bacia do Paraná), da Serra do Cadeado, norte do Estado do Paraná. Eles consistem no primeiro registro do grupo para a região, que possui importantes afloramentos de rochas paleozóicas e mesozóicas incluídas no contexto das unidades litoestratigráficas que compõem a Bacia do Paraná. Após a preparação mecânica e química do material, oito dentes praticamente completos e dez fragmentos, além de aproximadamente 160 dentículos dérmicos foram recuperados. Os dentes são osteodontes, multicuspidados, com as cúspides dispostas em linha e levemente comprimidas lábio-lingualmente. As coroas são ornamentadas com linhas bem marcadas. As bases são mesio-distalmente alongadas, com uma expansão lingual e numerosas perfurações. Levando-se em conta a problemática existente na classificação e atribuição de elementos esqueléticos isolados a táxons extintos, tentou-se resolver a afinidade taxonômica dos espécimes tratados aqui até o nível taxonômico menos inclusivo possível, com base tanto na comparação da anatomia dentária com materiais depositados em coleção e dados disponíveis na literatura, quanto em variadas metodologias para a análise ultra-estrutural e histológica. O estudo comparativo dos dentes indica que o material pode ser atribuído a um Euselachii, relacionado à Hybodontiformes.

Material e Método

Secções delgadas

A confecção de cortes histológicos e a preparação de amostras para análise em microscópio eletrônico de varredura foram realizadas no Laboratório de Paleontologia do Museu de Ciências e Tecnologia da PUC-RS. Para esses procedimentos foram escolhidos os espécimes mais fragmentados. Esse critério de escolha deveu-se ao fato do método ser destrutivo, ainda que muito informativo no que diz respeito à estrutura dos tecidos que compõe o dente. Foram seccionados os seguintes espécimes: LPRP/USP 0026, LPRP/USP 0027, LPRP/USP 0030, LPRP/USP 0031, LPRP/USP 0032, LPRP/USP 0033 e cinco dentículos dérmicos pertencentes ao lote LPRP/USP0036. Os planos e corte e o tipo de análise feito em cada espécime estão indicado na Tabela 1.

Tabela 1. Espécimes seccionados, plano de corte e método de análise.

Espécimes		Material/ preservação	Plano de corte	Tipo de análise
LPRP/USP0026		Cúspide principal, com coroa e base preservadas	corte longitudinal perpendicular à linha mesio-distal	MEV e Microscópio Óptico
LPRP/USP0027		Fragmentos de base	Corte logitudinal perpendicular à linha mesio-distal	MEV
LPRP/USP0030		Cúspide principal, com coroa e base preservadas	Corte longitudinal paralelo à linha mesio-distal	MEV
LPRP/USP0031		Dente parcialmente completo separado em duas amostras. Amostra 1- Cúspide principal, com coroa e base preservadas. Amostra 2 – Cúspides acessórias, com coroa e base preservadas	Amostra 1 – corte transversal. Amostra 2 - corte longitudinal paralelo a linha mesial-distal	Amostra 1 – MEV Amostra 2 – Microscópio Óptico
LPRP/USP0032		Fragmentos de base	Corte transversal	MEV
LPRP/USP0033		Fragmentos de coroa	Corte transversal	MEV
LPRP/USP0036		Cinco dentículos dérmicos	Cortes oblíquos	MEV

Para o emblocamento do material foi utilizado resina poliéster cristal 2120 AC Plus e o Catalizador Betanex M50, com a proporção de 100ml de resina para 2ml de catalizador. As amostras foram colocadas em apoios de resina já seca depositada em tampas de tubos de filme fotográfico, previamente confeccionadas. A utilização desse procedimento evita que a amostra desça até o fundo do recipiente e se acomode, isso faria com que um lado da amostra, o que estaria em contato com o recipiente, não ficasse em contato com a resina, dificultando a perfusão dessa. Após esse processo, as amostras embebidas em resina foram colocadas em uma estufa a 35°C por oito horas para que secassem. Os blocos secos foram observados na lupa para a definição dos planos de corte e fixados com cola instantânea em lâminas

histológicas de vidro. Os blocos fixados nas lâminas foram cortados e polidos em uma politriz (Buehler-Petro – Thin).

O acabamento final dos blocos, que seriam analisados no microscópio eletrônico de varredura foi feito manualmente, sobre uma lâmina de vidro jateado (20x15 cm) com uma das faces polidas sobre a qual se colocou pó abrasivo de 1000 mesh e água, esse passo tem como finalidade apenas igualar a superfície que será exposta ao MEV, retirando as marcas deixadas pela serra. Finalmente, os blocos foram removidos das lâminas histológicas de vidro e foram tratados com ácido clorídrico 2M durante 10 segundos, processo conhecido como *etching*.

Na a confecção das lâminas de secção delgada, para análise em microscópio de luz transmitida, foi utilizada a metade do bloco do espécime LPPR/USP0026. Posteriormente, uma vez que durante a preparação deste primeiro espécime algumas partes do enamelóide foram perdidas, outro bloco foi preparado com as cúspides laterais do espécime LPRP/USP0031. A confecção dessas lâminas segue o mesmo protocolo descrito anteriormente, até o passo do desgaste manual. No entanto, para a análise no microscópio de luz transmitida, as amostras têm se ser o mais transparente possível. Dessa forma, o desgaste manual feito com pó abrasivo sobre a placa de vidro é mais intenso, pois a espessura da secção não deve ultrapassar 0.03 mm, garantindo sua transparência. Todo o processo deve ser acompanhado à lupa para que não ocorra um desgaste desigual, a perda de parte de algum tecido ou inda que espessura mínima seja ultrapassada.

Cinco dentículos dérmicos também foram tentativamente seccionados. Porém a escala milimétrica do material dificultou o posicionamento dos espécimes na resina e as definições dos planos de corte. Assim, nenhuma secções feitas nesses espécimes apresentaram resultados satisfatórios. Como resultados dessa etapa foram obtidos 12 blocos para serem analisados no MEV e duas lâminas de secção delgada.

Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV)

Para o estudo morfológico dos dentículos dérmicos foi necessária a utilização de imagens obtidas em secções de microscopia eletrônica de varredura, visto a escala milimétrica dos mesmos. As imagens foram obtidas no Núcleo de Apoio à Pesquisa/Microscopia Eletrônica Aplicada à Pesquisa Agropecuária, Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” USP, Piracicaba. Uma pequena amostra contendo nove dentículos parcialmente completos foi montada sobre stubs e recobertos com ouro, em um sistema de pulverização no equipamento da marca *Balzers MED 010*, com tempo de exposição de 180 segundos e corrente de 50mA. Posteriormente os stubs foram analisados em um microscópio eletrônico de varredura da marca *Zeiss DSM 900*. As imagens foram capturadas em arquivos digitais.

Os blocos contendo os dentes seccionados foram estudados a partir de imagens obtidas no microscópio eletrônico de varredura da marca *Zeiss, modelo EVO 50*. Os materiais antes de serem colocados no microscópio foram recobertos com ouro, o recobrimento dado às amostras foi realizado em um sistema de pulverização em um equipamento *Bal-Tec SCD 050*. A cobertura foi feita no vácuo 2×10^{-1} m Bar, com tempo de exposição de 80 segundos e corrente de 40 mA. Além do recobrimento, os stub foram riscados com tinta condutora a base de prata, esse procedimento descrito em Mannheimer (2002) visa estabelecer caminhos de contato elétrico entre a amostra e a massa do MEV, evitando assim o carregamento da amostra e possíveis problemas com as imagens.

CT-scan

A morfologia externa do dente LPRP/USP0025 e as suas estruturas internas foram reconstruídas em 3D utilizando o *HMX ST CT System* (X-Tek, Tring, Reino Unido) e o *VG Studio Max software* (Volume Graphics, Heidelberg, Alemanha). O mapeamento do dente demorou aproximadamente 20 minutos e o processamento das imagens geradas exigiu dois dias. Esses procedimentos foram realizados no Departamento de Mineralogia do *Natural History Museum*, Londres, Reino Unido. Nesse método a aquisição das imagens se dá através de detectores que registram as diferenças na atenuação dos raios-X, que ocorrem devido às diferentes densidades próprias de cada material. Os raios-X atravessam o objeto de interesse em secções seqüenciais, gerando uma série de imagens bidimensionais em planos ortogonais (coronal, sagital ou horizontal). Posteriormente, as imagens obtidas podem ser trabalhadas em softwares específicos para segmentação da imagem conforme as diferenças de densidade, podendo-se medir regiões de interesse ou ainda a gerar imagens tridimensionais do material estudado (Ketcham & Carlson, 2001).

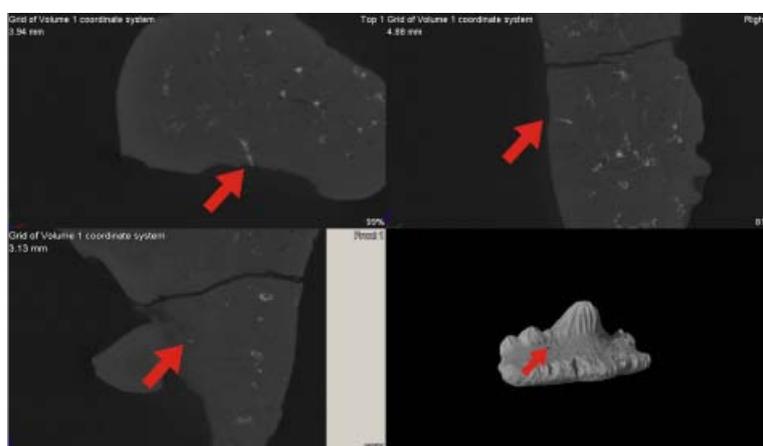


Figura 12: Interface do programa *VG Studio Max* indicando a etapa de seleção dos forâmens e reconhecimento dos canais originados a partir deles.

Durante o processamento das imagens foi percebida a possibilidade de traçar os trajetos percorridos pelos canais originados nos forâmens localizados no contato base/coroa ao longo da dentina. Isso foi feito utilizando as ferramentas computacionais do programa *VG Studio Max*. Primeiramente, foram marcados os forâmens do contato base/coroa. Cada forâmen marcado era visualizado em três planos de corte, a fim de reconhecer os canais originado a partir de cada um deles (Fig. 12). A partir disso, a faixa de densidade do material que preenche os canais era selecionada e colorida. Assim, todos os locais que apresentavam tal densidade foram coloridos. Assim, com a reconstrução 3D foi possível evidenciar o padrão de distribuição dos canais dentro da dentina.

Resultados

Morfologia externa geral dos dentes

Os dentes são alongados mesio-distalmente e apresentam coroas multicuspidadas, compostas por uma cúspide principal, mais proeminente, e cúspides laterais menores. A cúspide principal é levemente curvada para a face lingual e moderadamente alta, (intermediária entre coroas altas como de *Egernotodus* (Maisey,

1987) e coroas baixas de *Lissidus* (Duncan, 2004), com a razão altura coroa/ comprimento da base variando entre 0,13 e 0,16. As cúspides laterais apresentam o mesmo formato, porém com metade ou um quarto da altura da cúspide central. As cúspides são dispostas em linha, levemente comprimidas lábio-lingualmente e fundidas basalmente. Todas as cúspides são ornamentadas em ambas as faces, lingual e labial, com linhas bem marcadas e levemente curvadas que percorrem toda a altura da cúspide, do topo até o contato base/coroa. Os dentes apresentam uma constrição na passagem coroa/base, sendo a base mais extensa. As bases dos dentes, tipicamente euseláquias (Ginter & Sun, 2007), são mesio-distalmente alongadas, mais longas que a coroa e levemente deslocadas para a face lingual formando uma pequena expansão lingual. Numerosas perfurações são observadas por toda a base. Nas faces labial, lingual os dentes apresentam uma linha de pequenas perfurações logo abaixo do contato base/coroa, seguidas basalmente por perfurações maiores e irregulares e mais abaixo, próximas a margem basal do dente, perfurações menores e regulares. A face aboral é oblonga e com perfurações menores próximas a margem e perfurações maiores e irregulares na porção central. Tal padrão se enquadra no padrão denominado 'anaulacorhize' por Casier (1947).

Medidas

Foram medidos os dentes da amostra que se encontram parcialmente completos, dentro desse grupo estão incluídos espécimes com diversos graus de preservação. As medidas feitas nos dentes estão indicadas na figura 14.



Figura 14: Esquema das medidas tomadas. **a.** vista lateral, **b.** Vista lingual. **AcLab:** altura da coroa na face labial; **AcLing:** altura da coroa na face lingual; **Pb:** profundidade da base na face labial; **Eb:** extensão do torus lingual; **Lc:** Largura coroa; **Lb:** Largura da base. **Cc:** comprimento coroa; **Cb:** comprimento base.

Descrições Individuais

LPRP/USP 0021 – Coroa e base parcialmente preservados com algumas fraturas (Fig. 15). A coroa possui cinco cúspides, sendo a cúspide principal incompleta devido a um grande desgaste na sua porção apical. As quatro cúspides laterais apresentam fraturas ou partes faltantes. As linhas que ornamentam a coroa sofrem bifurcações na face labial e lingual do dente. A secção transversal das cúspides laterais apresenta formato circular, enquanto a cúspide principal tem formato elíptico. Em vista lateral a cúspide principal apresenta uma leve curvatura lingual (Fig. 15e-f). O contato base/coroa é arqueado, com o ponto mais alto coincidente com o eixo transversal da cúspide principal, tanto na face lingual quanto na labial (Fig. 15a-b). A parte mais externa da face labial da base foi perdida (Fig. 15b), impedindo que os detalhes superficiais

sejam recuperados. A margem basal da base é levemente arqueada (Fig. 15a-b). Em vista aboral o dente apresenta formato oblongo sendo que a margem labial é mais retilínea que a lingual.

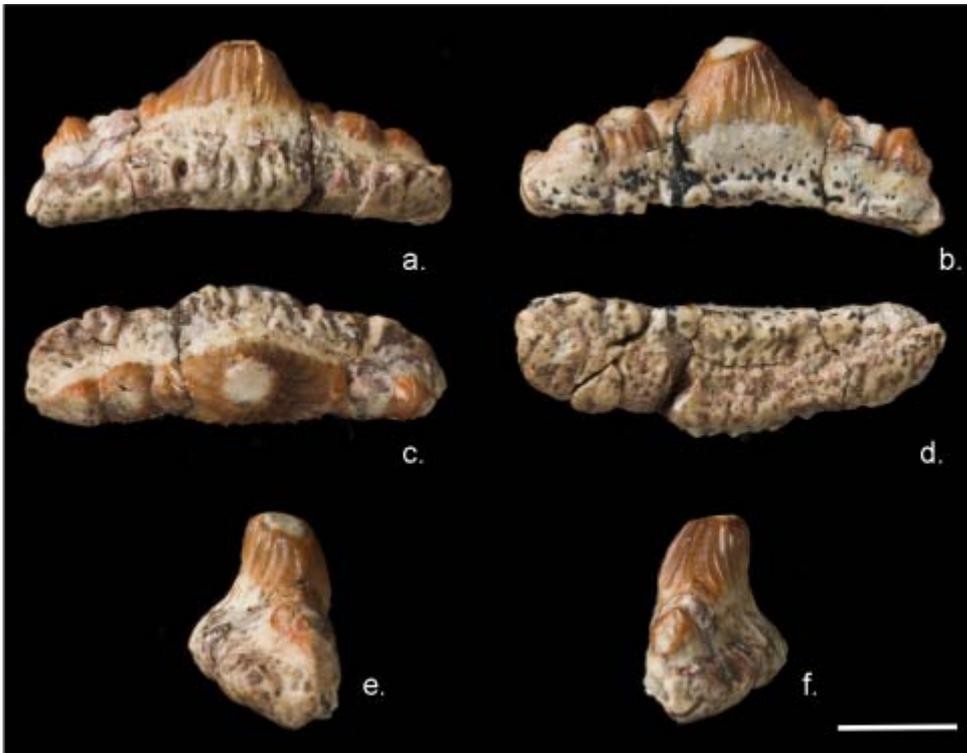


Figura 15: LPRP/USP 0021 **a.** vista lingual. **b.** vista labial. **c.** vista oclusal. **d.** vista aboral. **e. f.** vistas laterais. Escala: 5mm.

LPRP/USP 0022 – Dente parcialmente conservado (Fig. 16). A coroa com sete cúspides, sendo as três cúspides laterais de um dos lados ausentes. A cúspide principal é levemente curvada para a face lingual (Fig. 16e-f) e lateralmente na direção das cúspides laterais que estão quebradas. Essa cúspide é relativamente mais alta e estreita quando comparada com as cúspides principais dos demais dentes da amostra. São observadas bifurcações nas linhas de ornamentação na face labial e lingual. O contato base/coroa, na face lingual, é arqueado, com o ponto mais alto coincidente com o eixo transversal da cúspide principal, na face labial esse contato apresenta curvatura menos acentuada (Fig. 16a-b). Logo abaixo do contato, na face labial da base, pode ser observada uma linha de forâmen distribuídos de maneira organizada ao longo de toda a extensão do dente (Fig. 16b). A margem basal do dente, abaixo da linha de forâmen, está quebrada. Lingualmente, a margem basal é levemente arqueada, e a expansão lingual é mais desenvolvida na região da base abaixo da cúspide principal (Fig. 16a). Em vista aboral (Fig. 16 d), é possível observar que o contorno da face labial é retilíneo enquanto o da face lingual é curvo, principalmente na região da expansão lingual. Em vista oclusal e labial observa-se que as linhas de ornamentação da coroa estão menos marcadas na região apical da cúspide principal e das duas cúspides laterais mais próximas (Fig. 16c). Essa característica pode sugerir a ocorrência de desgaste por oclusão no enamelóide.

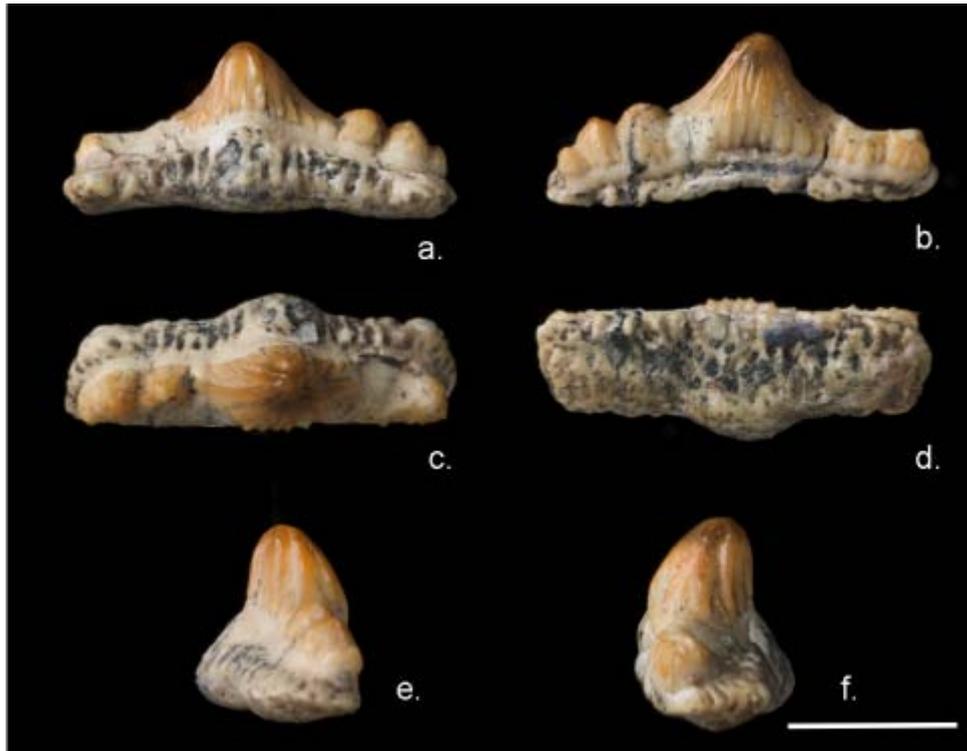


Figura 16: LPRP/USP 0022 **a.** vista lingual. **b.** vista labial. **c.** vista oclusal. **d.** vista aboral. **e. f.** vistas laterais. Escala: 5mm.

LPRP/USP 0025 – Dente parcial completo (Fig. 18). Coroa com cinco cúspides, moderadamente baixa, com uma das cúspides laterais mais próxima a cúspide principal estando perdida. A cúspide principal é mais rombuda quando comparada com os demais dentes da amostra e apresenta uma curvatura lingual mais acentuada (Fig. 18e-f) se comparada com LPRP/USP 0021 e LPRP/USP 0022. Todas as cúspides apresentam secção transversal circular. O contato base/coroa é levemente arqueado na face lingual e quase retilíneo na face labial (Fig. 18a-b). A base é mais robusta lingualmente, com a expansão basal lingual acentuada (Fig. 18c). Na face labial, apesar da perda de grande parte da base é possível observar forams dispostos em linha logo abaixo do contato base coroa na região abaixo das cúspides laterais. A margem basal do dente em vista lingual é retilínea. Em vista aboral, o contorno da face lingual tem curvatura mais uniforme (Fig. 18d), quando comparado com LPRP/USP 0022 e LPRP/USP 0023, onde a concavidade está restrita à região abaixo da cúspide principal.

Fotos com aplicação de Cloreto de Amônio

As fotografias dos espécimes recobertos com pó de cloreto de amônio evidenciaram alguns detalhes superficiais difíceis de serem percebidos em fotografias normais. As imagens mostram mais claramente o padrão de ornamentação dos dentes, que é composto por linhas bem marcadas que recobrem toda a extensão das cúspides, além disso, a visualização de bifurcações nessas linhas é facilitada (Fig. 23). Entretanto, a característica mais significativa observada nas imagens é a presença de forams dispostos em linha logo abaixo do contato base/coroa nos exemplares LPRP/USP 0021 e LPRP/USP 0025 (Fig. 23a-f). No espécime LPRP/USP 0022 em vista lingual essas perfurações não são visualizadas dado o pequeno

tamanho, no entanto em vista labial estas são visíveis (Fig. 23d). A aplicação do pó também evidencia as fraturas e desgaste dos espécimes.

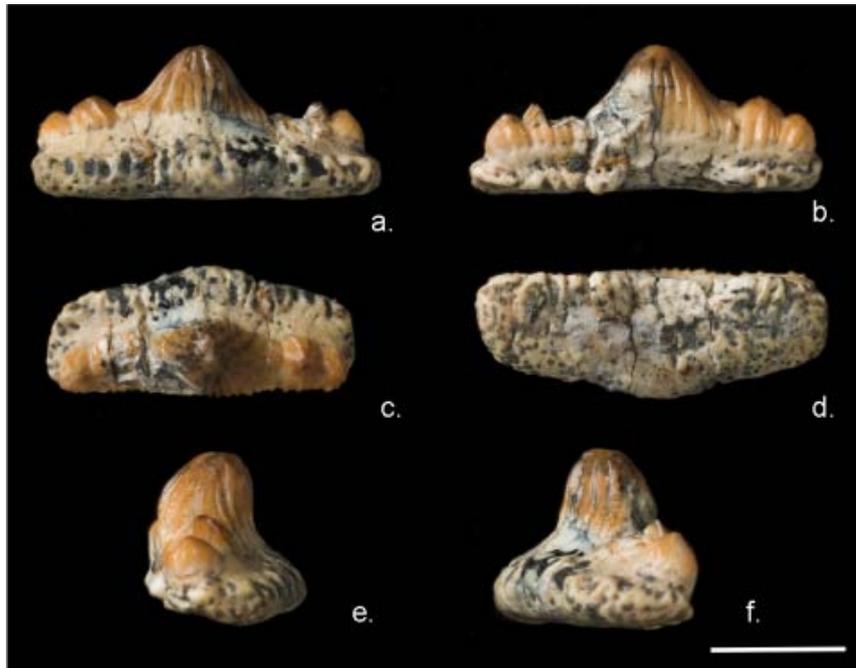


Figura 18: LPRP/USP 0025 **a.** vista lingual. **b.** vista labial. **c.** vista oclusal. **d.** vista aboral. **e.** **f.** vistas laterais. Escala: 5mm.

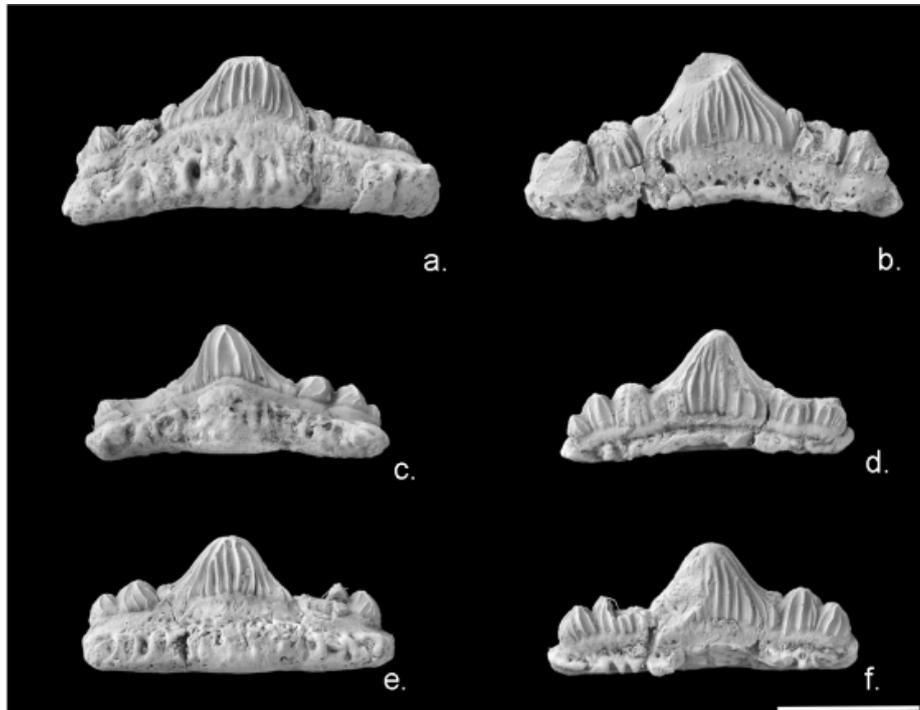


Figura 23: LPRP/USP 0021 **a.** vista lingual. **b.** vista labial. LPRP/USP 0022 **c.** vista lingual. **d.** Vista labial. LPRP/USP 0025 **e.** vista lingual **f.** vista labial. Escala: 5mm.

CT-scan

O espécime LPRP/USP 0025 foi o único espécime analisado com o uso de um aparelho de micro CTscan (ver material e método). Por se tratar de um método não destrutivo algumas características dentárias puderam ser recuperadas através da reconstrução em 3D da morfologia externa (Fig. 24a-b) e das estruturas internas do dente, sem comprometer a integridade do fóssil. A reconstrução 3D possibilitou a melhor visualização das perfurações e linhas de ornamentação, além de artefatos como quebras e fraturas.

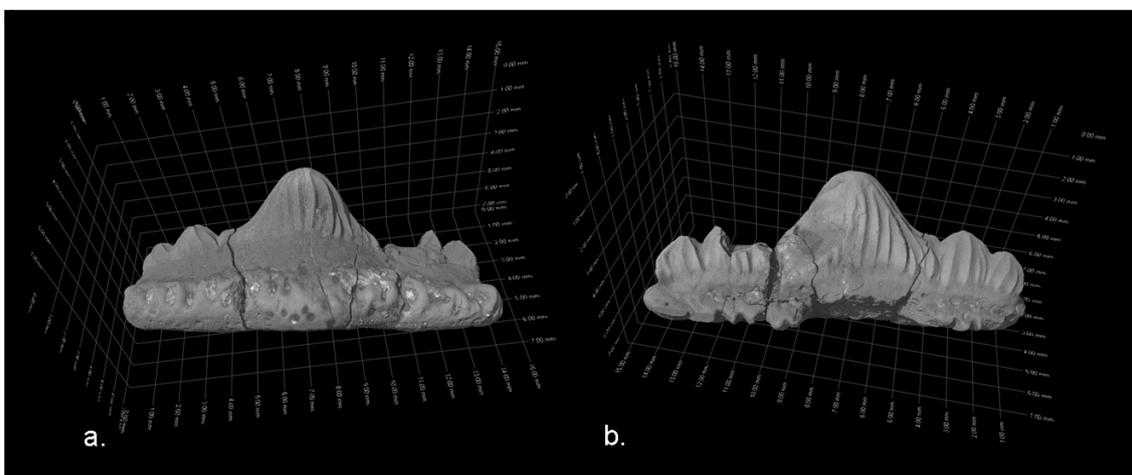


Figura 24: Reconstrução da morfologia dental externa. LPRP/USP 0025, **a.** vista lingual; **b.** vista labial.

Análise Histológica e ultra-estrutural dos dentes

Diferentes métodos de análise foram empregados para averiguar a distribuição dos tecidos nos dentes estudados. As secções delgadas feitas a partir dos espécimes LPRP/USP 0031 e 0026 foram analisadas no microscópio de luz polarizada, os blocos contendo parte dos espécimes LPRP/USP 0026, 0030 e 0031 foram analisados utilizando um microscópio eletrônico de varredura e a estrutura interna do LPRP/USP 0025 foi investigada utilizando imagens geradas a partir da tomografia do fóssil feita em um micro CT-scan.

Microscópio óptico e Microscópio eletrônico de varredura

Ambas as secções delgadas estudadas sob microscópio óptico são representativas de apenas uma cúspide, nenhum dente parcial completo foi seccionado. LPRP/USP 0026 foi seccionado longitudinalmente no plano labial/lingual da cúspide principal, e LPRP/USP 0031 no plano mesial/distal da cúspide lateral mais próxima à cúspide principal. A secção delgada do espécime LPRP/USP 0026 apresentou problemas na visualização de estruturas devido a imperfeições na sua confecção, não estando figurado. Por outro lado, na secção de LPRP/USP 0031 são observáveis várias características histológicas importantes para a caracterização do dente (Fig. 25). Nessa lâmina é possível observar que a osteodentina preenche grande parte da cúspide, inclusive a base. Uma camada de ortodentina, caracterizada pela presença de túbulos de dentina paralelos e com ramificações, está presente entre a osteodentina e o tecido mais externo do dente, o esmalte (Fig. 26).

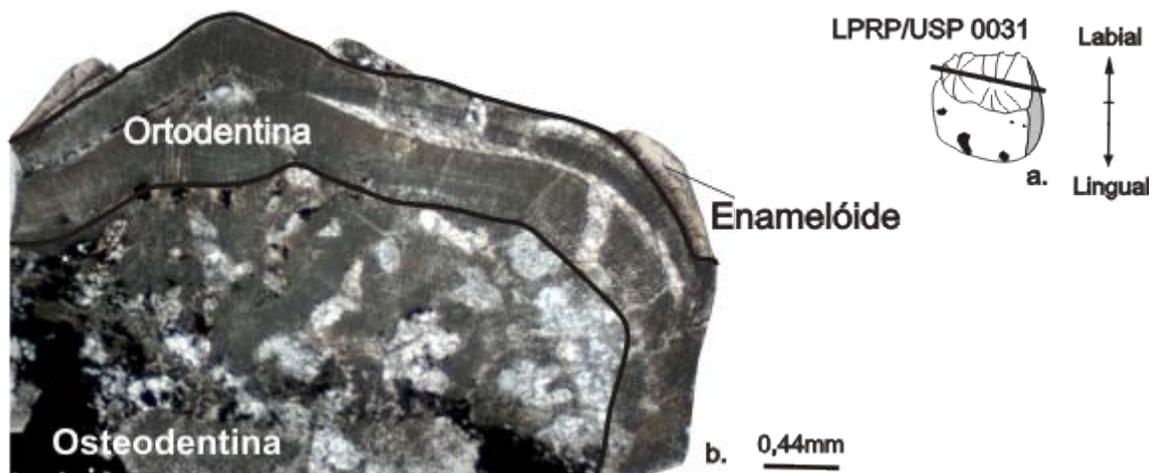


Figura 25: **a.** esquema do dente em vista oclusal indicando o plano de corte. **b.** distribuição dos tecidos dentários em uma secção transversal de uma das cúspides acessórias de LPRP/USP 0031

Nessa lâmina, o enamelóide se apresenta como uma massa criptocristalina refringente (Fig. 26). É possível ainda observar que durante o processo de mineralização a inclusão de minerais provocou uma fratura na ortodentina. (Fig. 27).

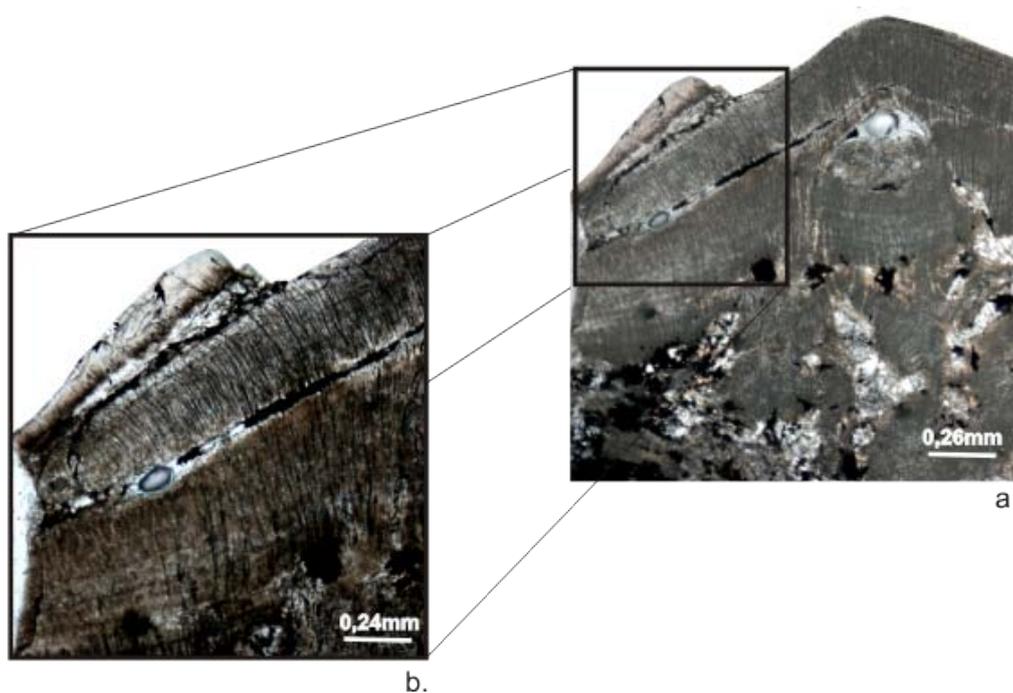


Figura 26: Secção transversal de uma das cúspides acessórias de LPRP/USP 0031. **a.** detalhe para o padrão de distribuição dos túbulos de dentina na ortodentina, e fragmento de enamelóide. **b.** maior aumento.

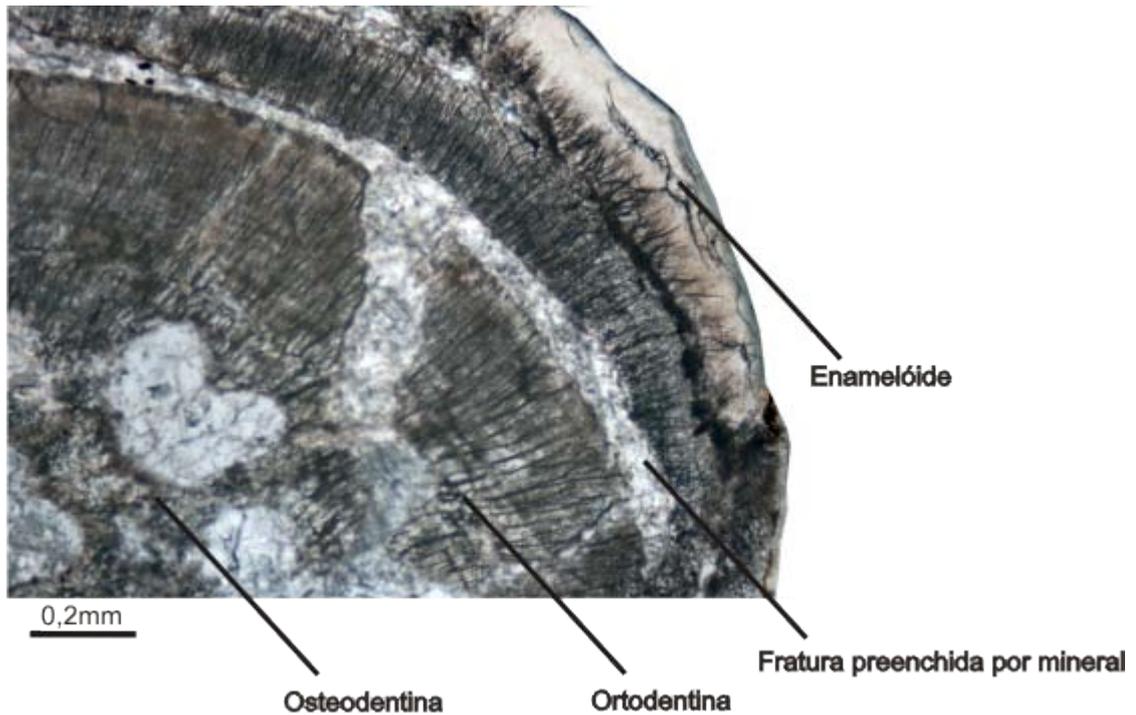


Figura 27: Seção transversal de uma cúspide lateral de LPRP/USP0031, presença de uma fratura preenchida por minerais.

Na secção delgada de LPRP/USP 0031, é possível observar os túbulos de dentina arranjados de maneira diferenciada em um ponto da camada de ortodentina abaixo do ápice da cúspide (Fig. 28). Nesse ponto os túbulos estão emaranhados, com uma distribuição bastante diferente da encontrada nas adjacências, onde estão distribuídos paralelamente. Esse padrão pode ser um artefato tafonômico, no entanto pode indicar a formação de dentina secundária (reparadora), discutido posteriormente.

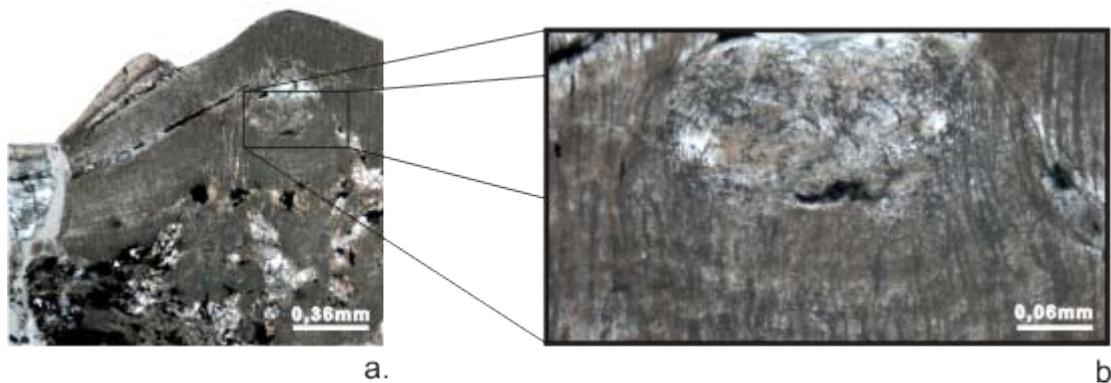


Figura 28: **a.** Corte longitudinal da cúspide acessória de LPRP/USP 0031. **b.** maior aumento evidenciando a possível formação de dentina secundária.

Duas amostras foram analisadas no microscópio eletrônico de varredura (MEV), um bloco contendo a secção longitudinal no plano mesial/distal da cúspide principal de LPRP/USP 0030 e a secção transversal de cúspide principal de LPRP/USP 0031. Nessas duas amostras analisadas é possível diferenciar facilmente o enamelóide dos tecidos internos que compõe o dente, no entanto a diferença entre ortodentina

e osteodentina não fica clara (Fig. 29-30). O enamelóide é homogêneo, sem vascularização ou linhas de crescimento e a transição enamelóide/dentina não é bem definida (Fig. 30b-c). Com aumentos maiores (10.00KX- 20.00KX) é possível observar que a cobertura de enamelóide é composta por cristais individualizáveis dispostos sem uma orientação preferencial (Fig. 30d-f). As regiões apical e central do enamelóide são bastante compactas, enquanto na região mais próxima ao contato enamelóide/dentina são observáveis canais perpendiculares a esse contato (Fig. 30b). As características descritas permitem associar o enamelóide encontrado nesses espécimes ao arranjo denominado *single crystallite enameloid* (SCE) bem conhecido para Chondrichthyes não-Neoselachii.

Generalizando as características histológicas, dos dentes amostrados observa-se que os tecidos estão distribuídos seguindo o padrão de um dente osteodonte. Estes não possuem uma cavidade pulpar definida, a osteodentina preenche a maior parte da coroa e a base, permeando os canais vasculares. Uma camada relativamente fina de ortodentina está presente entre a osteodentina e a cobertura de enamelóide. Essa cobertura recobre toda a coroa e é uniforme e não apresenta linhas de crescimento. O enamelóide apresenta diminutos cristais de apatita, facilmente individualizáveis que se encontram distribuídos aleatoriamente por toda a camada, caracterizando um padrão de distribuição conhecido como 'pseudo-prismático' ou *single crystallite enameloid* (SCE).

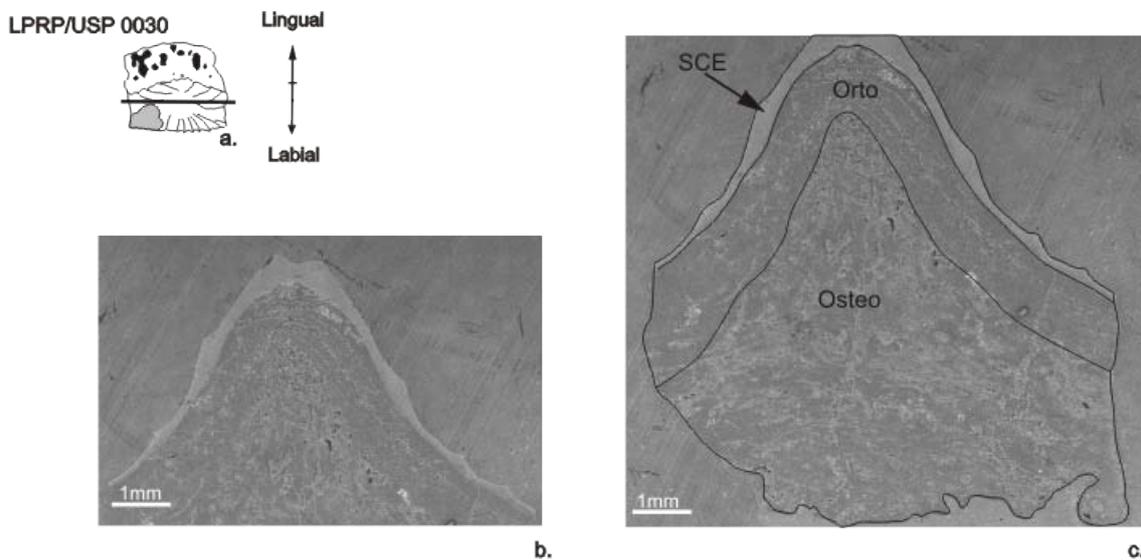


Figura 29: **a.** esquema do dente em vista oclusal indicando o plano de corte. **b.** corte longitudinal mesial/distal LPRP/USP 0030; distribuição dos tecidos no dente. **c.** esquema da distribuição dos tecidos. SCE, Single Crystallite Enameloid; Orto, ortodentina; Osteo, osteodentina.

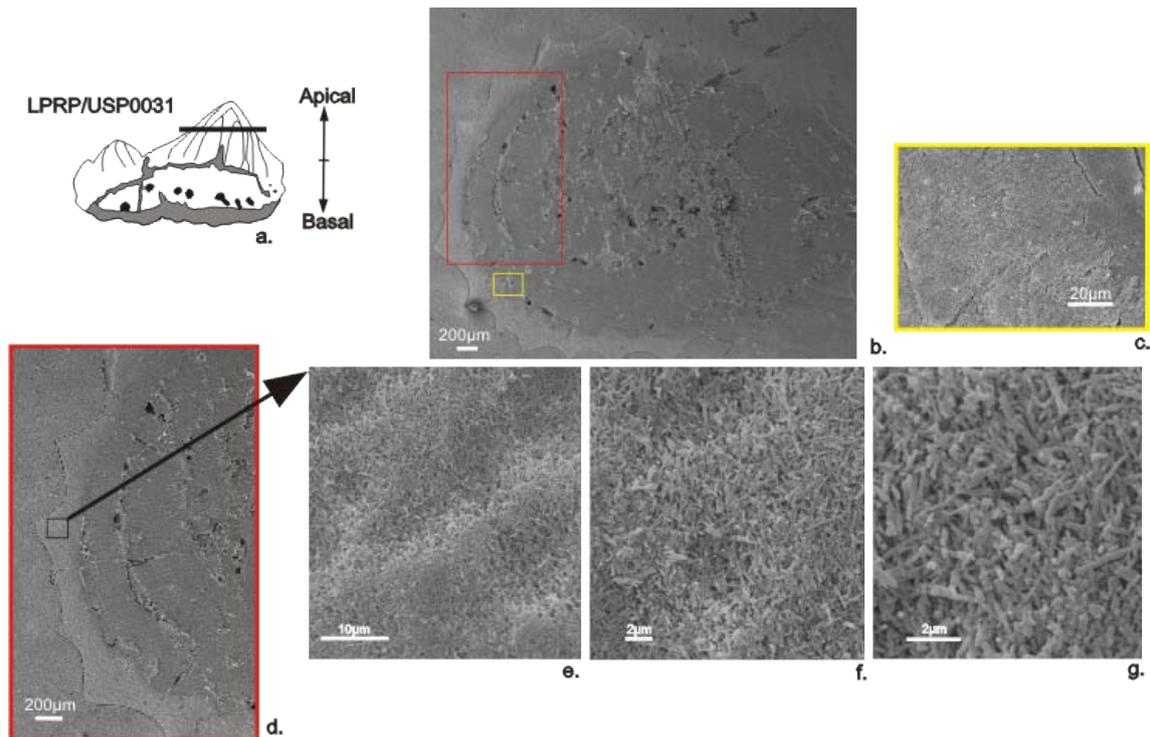


Figura 30: **a.** esquema do dente em vista oclusal indicando o plano de corte. **b.** Corte transversal LPRP/USP 0031. **c.** Maior aumento do contato enamelóide dentina. **d.** retângulo. detalhe enamelóide. **e.-g.** Aumentos sucessivos do enamelóide.

CT Scan

Além da reconstrução morfológica, já mencionada, o arranjo do sistema vascular de LPRP/USP 0025 também foi reconstruído. Por se tratar de um método não destrutivo características internas de dente puderam ser recuperadas sem comprometer a integridade do fóssil. As diferenças de densidade entre o material fóssil e os minerais de preenchimento identificadas nas imagens produzidas pelo micro CTscan permitiram que, através de ferramentas computacionais, fossem evidenciados os canais vasculares e/ou nervosos que percorriam a osteodentina (Fig. 31), confirmando a ausência de uma cavidade pulpar única. Adicionalmente, a identificação dos caminhos percorridos pelos canais que se originavam nas perfurações da base possibilitou diferenciar os foramens verdadeiros, por onde vasos e nervos penetravam no dente, das perfurações superficiais onde estariam inseridas fibras que ancoravam o dente á mandíbula, os poros. A diferenciação entre perfurações preenchidas por tecido conjuntivo e perfurações preenchidas por canais vasculares e nervosos que suprem o dente foi feita por Yabumoto *et al.*, (1997), em um dente de uma fêmea de *Megachasma pelagios*.

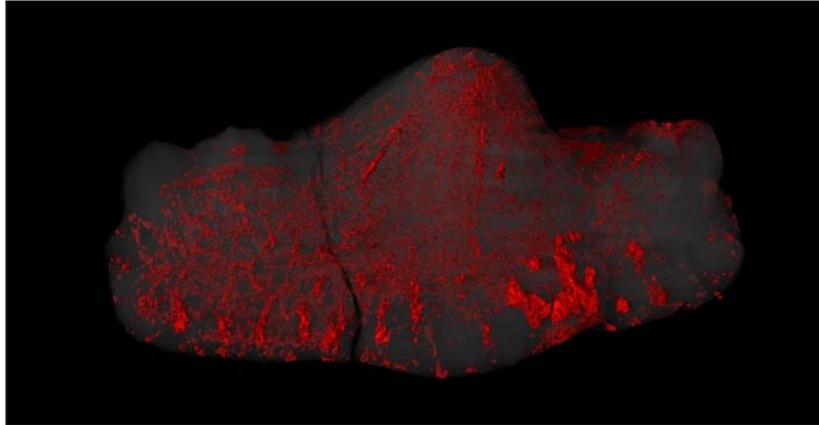


Figura 31: Reconstrução da estrutura interna de LPRP/USP 0025 em 3D, sistema vascular do dente indicado em vermelho.

O estudo completo do espécime mostrou que o CTscan é um método eficiente para indicar a distribuição dos tecidos no dente e determinar a extensão da cobertura de enamelóide. As imagens obtidas a partir do escaneamento do material confirmam a existência de três tecidos, e que o enamelóide recobre toda a coroa (Fig. 32c). No entanto, a resolução desse micro CTscan em particular é muito baixa (15-20 μm) para possibilitar a visualização da distribuição de células e processos na matriz da dentina e a organização dos cristais no enamelóide.

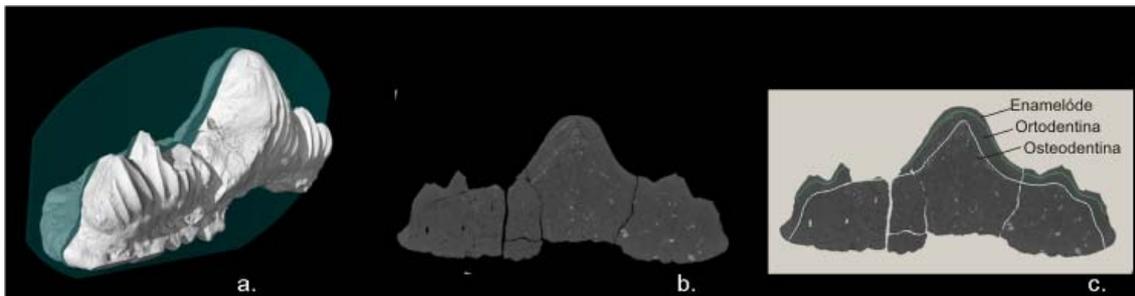


Figura 32: LPRP/USP 0025 **a.** plano de corte. **b.** seção virtual; **c.** seção virtual com representação esquemática da distribuição dos tecidos.

Dentículos dérmicos

Os números de coleção LPRP/USP 0036 e LPRP/USP 0037 correspondem a lotes de dentículos dérmicos, o primeiro com 63 exemplares mais completos e o segundo com 130 dentículos fragmentados. Visto que todas as tentativas de seccionar essas pequenas peças foram infrutíferas, apenas a morfologia externa dos mesmos foi estudada. A maior parte dos dentículos dérmicos da amostra é semelhante entre si apresentando poucas variações morfológicas e de tamanho. Eles apresentam coroas achatadas, com contorno variável entre circular e elíptico. Os odontodes são fundidos, distribuídos aleatoriamente e ornamentados com cristas bem marcadas (Fig. 33). O contato base/coróa é contínuo, sem nenhuma constrição. A base apresenta aproximadamente o mesmo tamanho da coróa e a face aboral convexa, sendo a curvatura da margem basal mais acentuada nos dentículos menores (Fig. 33d). Em dois espécimes analisados é possível observar a existência de uma perfuração possivelmente associada aos nervos e/ou

vasos sanguíneos que supriam o denticulo. No denticulo de maior tamanho e formato elíptico essa perfuração está localizada logo abaixo do contato base coroa (Fig. 33c). Por outro lado, no denticulo menor de formato circular, esta está localizada em uma região mais basal (Fig. 33d).

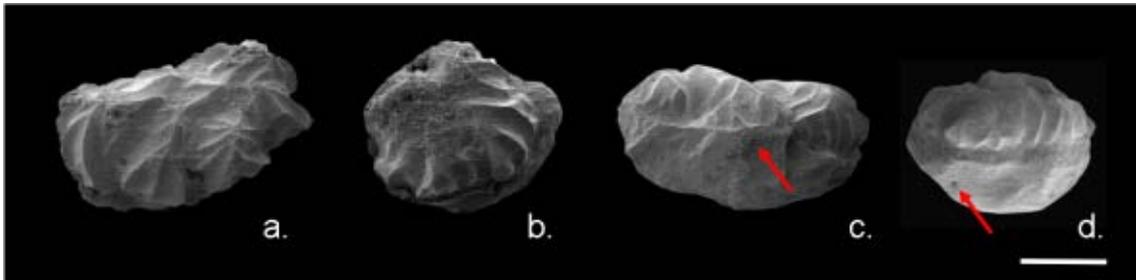


Figura 33: Denticulos dérmicos parcialmente completos da amostra Lote LPRP/USP 0036. **a.-b.** vista dorsal/ventral **c.-d.** vista lateral. seta, foromens. Escala: 1,4mm

Considerações taxonômicas

Dentre os Chondrichthyes, a identificação até níveis taxonômicos menos inclusivos, é bastante dificultada quando se possui apenas dentes isolados (Ress, 2008), mas possível quando utilizadas combinações de caracteres (Ress & Underwood, 2008). Mesmo a histologia dentária, tradicionalmente utilizada por vários autores como importante fonte de caracteres (e.g. Patterson, 1966; Reif, 1973, 1978, Maisey, 1982, 1987), parece não ser tão relevante para estabelecer relações filogenéticas entre os táxons. Błażejowski (2004), por exemplo, identificou dentes osteodontes e ortodontes em uma única espécie. O mesmo se dá com relação aos denticulos dérmicos, cujo valor em estudos sistemáticos se mostra bastante limitado (Reif, 1985)

Características dentárias como presença de famílias dentárias de reposição, composição do enamelóide, presença de expansão lingual, formato e número de cúspides, formato da base da coroa e formato da base são utilizadas em alguns trabalhos como caracteres sistemáticos (Gaudin, 1991; Grogan & Lund, 2004). É aceito que dentes multicuspidados, com as cúspides dispostas em linha, seja um caractere derivado dentre Chondrichthyes. Tais dentes multicuspidados, de coroa alta, característicos de uma dentição perfurante, são amplamente distribuídos entre as formas basais, tais como *Cladoselache* e *Sthetacanthide*. A presença de uma expansão lingual é considerada por Gaudin (1991) como uma apomorfia ambígua para Chondrichthyes, enquanto Grogan & Lund (2004) consideram a presença de uma expansão lingual bem desenvolvida, com estruturas de articulação, uma das sinapomorfias de Euselachii.

Considerando o conjunto de características apresentadas pelos dentes descritos, tais como coroa multicuspidada, moderadamente alta e ornamentada, base com muitas perfurações e com expansão lingual, é possível associar o material em questão a Euselachii (Grogan & Lund, 2004), que incluiria ctenacantiformes, hibodontiformes e neoseláquios (Nelson, 2006).

Detalhes morfológicos permitem diferenciar os dentes estudados daqueles associados a Neoselachii e ctenacantídeos. Com relação aos neoseláquios, a análise da cobertura de enamelóide aponta uma condição que diferencia os dentes da amostra dos dentes atribuídos a esse grupo. Como citado anteriormente, o enamelóide dividido em três camadas é característico de Neoselachii. Nesse grupo, o enamelóide que recobre os dentes é composto por duas unidades (Fig. 34a), uma mais superficial, (*shiny*

layer enameloid, SLE), composta por cristais aparentes e randomicamente orientados (Fig. 34b) e uma mais interna que apresenta cristais não individualizáveis e organizados em feixes finos com diferentes orientações, divididos em dois padrões distintos o *parallel fibered enameloid* (PFE) (Fig. 34c) e o *tangle fibered enameloid* (TFE) (Fig. 34d) (Reif, 1973). Diferentemente, nos dentes da amostra estudada, o enamelóide apresenta diminutos cristais distribuídos aleatoriamente, estrutura conhecida como *single crystallite enameloid* (SCE) ou 'pseudo-prismática', que é típica de Chondrichthyes não-Neoselachii (Gillis & Donogue, 2007).

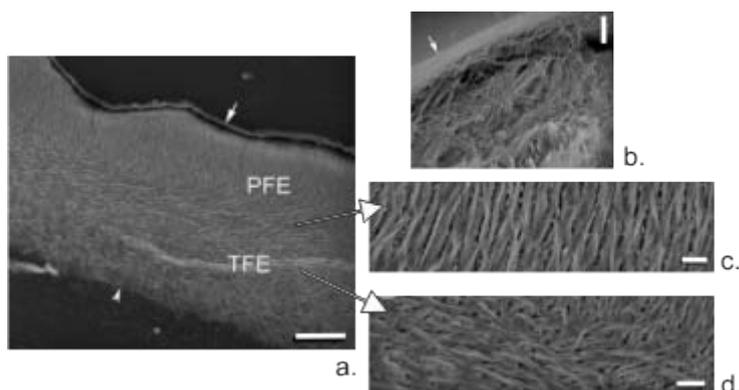


Figura 34: Ultra estrutura do enamelóide de *Neoselachii*. **a.** enamelóide de 'três camadas' escala: 100 μ m; **b.** seta: shiny layer enameloid (SLE), escala: 2 μ m; **c.** parallel fibered enameloid (PFE), escala: 10 μ m; **d.** tangle fibered enameloid (TFE), escala: 20 μ m (modificado de Gillis & Donogue, 2007).

Os dentes descritos são também facilmente diferenciáveis daqueles atribuídos a Ctenacantiformes (Johnson, 2008), que apresentam uma morfologia típica (Fig. 35), com uma profunda depressão basolabial na base da cúspide principal, botões basais orais bem separados e tubérculos aborais. A cúspide principal é bem desenvolvida, com a face labial convexa e face lingual levemente convexa, e com um bordo cortante. Existem cúspides intermediárias de tamanho bastante reduzido em cada lado da cúspide principal, separando ela das cúspides laterais. As cúspides intermediárias são deslocadas labialmente quando comparada com a cúspide principal e as laterais.



Figura 35: Dente de *Glikmanius occidentalis*- (SMU 69378) Formação Petrolia, Grupo Whichita, Permiano Inferior, Texas , **a.** vista lingual-oclusal. **b.** vista lingual; **c.** vista labial (retirado de Johnson, 2008)

Diferentemente do que ocorre com *Neoselachii* e Ctenacantidae, o material descrito compartilha muitas características morfológicas da coroa e base com os dentes relacionados à Hybodontiformes. Dentre

as mais evidentes estão a coroa moderadamente alta, multicuspidada, alongada mesio-distalmente, ornamentada com linhas bem marcadas, cúspides com a região basal fundida e, principalmente, a presença de uma base 'anulacorhize' *sensu* (Casier, 1947) que é característica do grupo (Maisey, 1987).

Embora o grupo seja bem conhecido, existem ainda grandes incertezas quanto às inter-relações dos Hybodontiformes, principalmente quando considerados os táxons conhecidos apenas com base em dentes isolados (Ress, 2008). Maisey (1987), Duffin (1985), Reif (1973), e Johnson (1981), discutiram os problemas relacionados a sistemática do grupo, mas nenhuma síntese completa dos dados foi feita. Assim, na ausência de uma revisão sistemática do grupo, a inserção dos dentes aqui descritos dentre os Hybodontiformes é bastante complicada.

Os registros mais comuns de Hybodontiformes são restos isolados, na maioria das vezes dentes, encontrados frequentemente em sedimentos do Paleozóico Superior e Mesozóico. No entanto, mesmo que raros, alguns Hybodontiformes são conhecidos a partir esqueletos parciais ou completos, e.g. *Hybodus*, *Egertonodus*, *Lissodus*, *Tristychius*, *Onychoselache*, *Hamiltonichthys* e *Gansuselache* (Wang *et al.*, 2009). Enquanto *Hybodus* e *Egertonodus* são gêneros mesozóicos típicos, *Tristychius*, *Onychoselache* e *Hamiltonichthys* são do Carbonífero e *Gansuselache* do Permiano Superior. Somada a essa diversidade, alguns gêneros foram descritos com base apenas em restos isolados, dentes, espinhos de nadadeira ou espinhos cefálicos e.g. *Polyacrodus* Jaekel, 1889, *Priohybodus* d'Erasmus, 1960.

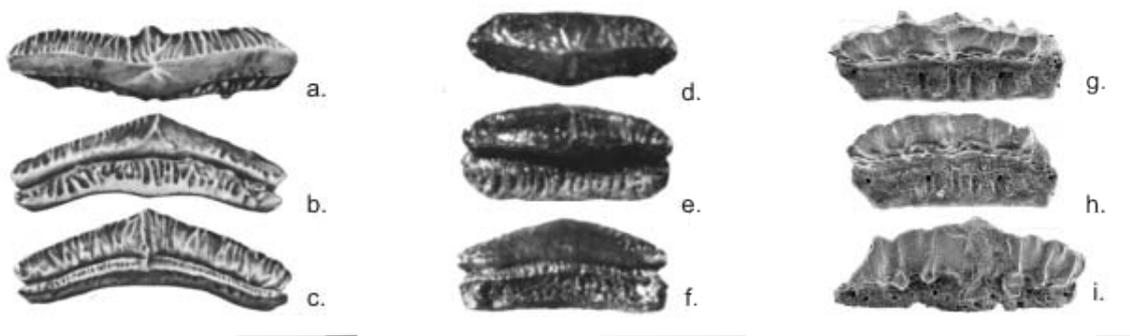


Figura 36: a-c *Acrodus* a. vista oclusal, b. vista lingual, c. vista labial. escala: 4mm (modificado de Johnson, 1981) d-f *Polyacrodus* d. vista oclusal e. vista lingual f. vista labial. escala: 2mm (modificado de Johnson, 1981); g-i *Lissodus*: g. vista dorso-lingual, h. vista lingual, i. vista labial. escala: 200 μ m (modificado de Duncan, 2004).

Considerando os registros datados do Paleozóico, Johnson (1981) descreve Hybodontiformes do Permiano Superior do Texas, com base em materiais isolados, dentes e espinhos de nadadeira. O autor atribuiu a grande maioria dos dentes encontrados à *Acrodus* (Agassiz, 1938) e *Polyacrodus* (Jaekel, 1889). Um único fragmento de dente composto por apenas duas cúspides, não figurado no artigo, exibe características distintas dos demais dentes da amostra, tais como a presença de um bordo cortante e de processos linguais e labiais. Segundo o autor, essas características permitem associar esse fragmento ao gênero *Hybodus*, porém uma possível atribuição a *Polyacrodus* não é descartada. Os dentes da amostra aqui estudada podem ser facilmente distinguíveis dos pertencentes aos gêneros *Acrodus* e *Polyacrodus* com base na morfologia da coroa. Os grupos citados apresentam coroas baixas, largas e abauladas e

cúspides laterais raramente desenvolvidas, características típicas de elementos de dentição trituradora (Fig. 36a-f). Ainda considerando táxons com dentição trituradora, o gênero *Lissodus* também é conhecido no Paleozóico (Duffin 1985, Lebedev 1996), mas os dentes atribuídos ao gênero apresentam morfologia bastante distinta dos materiais tratados aqui (Fig. 36g-i). Assim como os táxons supracitados, estes possuem coroas baixas, largas e abauladas, cúspides laterais não desenvolvidas e um processo labial desenvolvido (Duncan, 2004).

Os raros registros completos de Hybodontiformes do Paleozóico, *Tristychius arcuatus* (Agassiz, 1837), *Onychoselache traquairi* (Dick, 1978), *Hamiltonichthys mapesi* (Maisey, 1989) e *Gansuselache tungshengi* (Wang et al., 2009) são descritos com base em esqueletos articulados. Considerando a dentição desses táxons, podemos diferenciar facilmente os dentes descritos nesse trabalho dos atribuídos a *Onychoselache traquairi* e *Hamiltonichthys mapesi*. Tais táxons são provenientes do Carbonífero, o primeiro do Carbonífero Inferior da Escócia e o segundo do Carbonífero Superior do Kansas, Estados Unidos. Ambos apresentam dentição trituradora com dentes abaulados, bastante semelhantes aos descritos para *Lissodus* e *Lonchidion* (Jonhson, 1981). Os dentes são pequenos (menores que 5mm), comprimidos lábio-lingualmente, com coroas baixas, com uma discreta crista, sem cúspides laterais ou acessórias e com um processo labial. A base é profunda sem nenhuma expansão lingual e apresenta múltiplas perfurações, no caso de *Onychoselache traquairi* a face labial é perfurada por grandes forâmens (Coates & Guess, 2007), enquanto *Hamiltonichthys mapesi* apresenta uma linha de pequenos forâmens nessa região (Maisey, 1989).

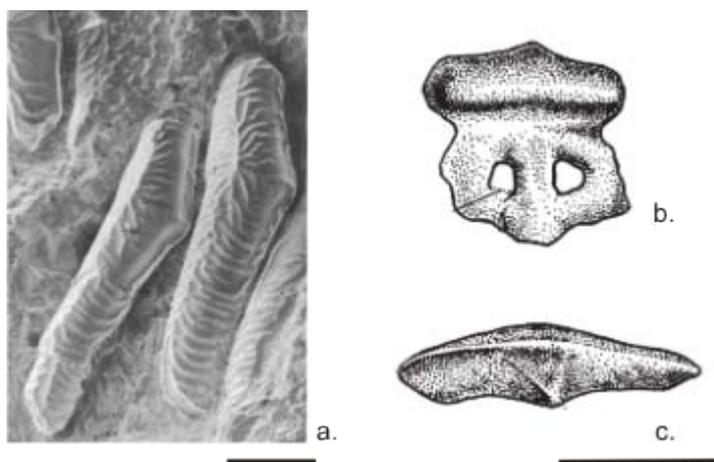


Figura 37: **a.** *Hamiltonichthys mapesi*, vista oclusal. escala: 1mm (retirado de Maisey, 1989). **b-c.** *Onychoselache traquairi*. **b.** vista labial, **c.** vista oclusal. escala: 1mm (retirado de Coates & Guess, 2007).

Diferentemente das espécies supracitadas *Tristychius arcuatus* Agassiz, 1837, também do Carbonífero escocês, originalmente descrito por com base em um único espinho de nadadeira, apresenta dentes semelhantes aos dentes encontrados na amostra aqui estudada. Os dentes associados a essa espécie são multicuspidados, com uma cúspide principal e, geralmente duas cúspides laterais. As cúspides são baixas, eretas, com secção circular e ornamentas com poucas linhas bem marcadas que se dividem uma ou duas vezes na base da coroa (Fig. 38a-b). A base apresenta muitas perfurações e uma grande expansão lingual, muito mais desenvolvida do que a dos dentes aqui estudados. No entanto, os dentes

atribuídos a esse táxon são bastante pequenos (até 2mm) diferindo dos aqui tratados que apresentam escala centimétrica.

Assim como *T. arcuatus*, *Gansuselache tungshengi* (Wang et al., 2009) do Permiano Superior da China, também apresenta dentes multicuspidados, com uma cúspide central mais desenvolvida do que as cúspides laterais. Os dentes atribuídos a essa espécie compartilham com o material aqui tratado algumas características, tais como base com aproximadamente a mesma altura da coroa, presença de muitas perfurações na base. Entretanto, esses dentes não apresentam expansão lingual nem linha de forams labiais. Algumas características da coroa de forma chinesa são ainda mais distintas, principalmente pela presença de um processo labial bem desenvolvido e pela ornamentação que consiste em apenas uma ou três linhas bem marcadas (Fig. 38c-d.).

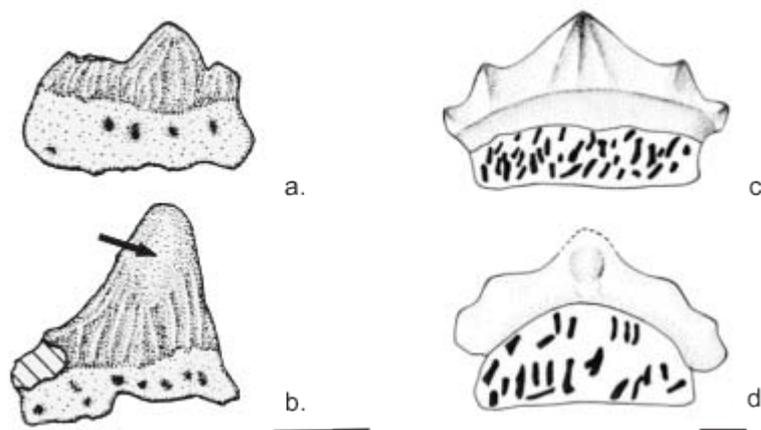


Figura 38: a-b *Tristychius arcuatus* a. vista labial. b. dente com evidência de desgaste por oclusão, seta. Escala: 1mm (retirado de Dick, 1978). c-d *Gansuselache tungshengi* c. vista lingual, d. vista labial. escala: 0,5mm (retirado de Wang et al., 2009).

No que diz respeito à diversidade de Hybodontiformes do Mesozóico, o material estudado é bastante semelhante a dentes atribuídos aos gêneros *Hybodus* e *Egertonodus*, visto que dentre todos os Hybodontiformes desse período, eles são os únicos a apresentarem dentes com cúspides definidas (Maisey, 1987). *Hybodus* Agassiz, 1837 é um gênero mesozóico abundante. Algumas espécies do Jurássico Inferior são conhecidas a partir de esqueletos completos, e.g. *H. reticulatus* Agassiz, 1837 *H. delabechei* Charlesworth, 1839 e *H. hauffianus* Day, 1864. No entanto, a maior parte das espécies atribuídas ao gênero é baseada em registros isolados e são consideradas duvidosas. A disparidade na morfologia dentária encontrada entre as espécies atribuídas ao gênero e dos da espécie tipo, *H. reticulatus*, fez com Underwood & Ress (2002) propusessem que *Hybodus* deveria ser considerado um morfogênero, provavelmente polifilético, até que os problemas taxonômicos sejam resolvidos por trabalhos futuros.

Por outro lado, *Egertonodus* (Maisey, 1987) é um táxon melhor entendido. Maisey (1987), em um estudo sobre a morfologia craniana de *H. reticulatus*, encontrou diferenças significativas entre essa espécie e "*H. basanus*" e "*H. fraasi*", decidindo então realocar essas duas últimas em um novo gênero, *Egertonodus*. As diferenças apontadas estão associadas com o processo óptico lateral, aos espinhos cefálicos e a

articulação do etmo-palatino. Já os dentes atribuídos a esse gênero e à *Hybodus* são muito semelhantes (Underwood & Rees, 2002), sendo bastante difícil diferenciá-los.

Os dentes atribuídos a *H. reticulatus* compartilham muitas características com os dentes da amostra, principalmente em sua base. A coroa apesar de ser semelhante, por ser multicuspidada e com cúspides circulares em secção transversal, se diferencia pelo padrão de ornamentação e a altura das cúspides. Os dentes associados a *H. reticulatus* apresentam coroa alta ornamentada com linhas finas. Por outro lado, a base é bastante semelhante a dos dentes estudados, ambas são mesio-distalmente alongadas numa extensão maior que a da coroa, apresentam uma expansão lingual e possuem uma concavidade aboral. Além disso, são observadas perfurações, típicas de uma base 'anulacorhize', com um padrão muito semelhante. Tanto em *H. reticulatus* como nos dentes aqui estudados, é observada uma linha de pequenas perfurações logo abaixo do contato base/coroa, seguidas basalmente por perfurações maiores e irregulares, e mais abaixo na margem basal, perfurações menores e regulares (Fig. 39a-b).



Figura 39: Dente de *Hybodus reticulatus*, **a.** vista lingual. **b.** vista aboral. escala: 2mm (retirado de Maisey, 1987).

A linha de forâmens abaixo do contato base/coroa também é encontrada em dentes associados a *H. brevicostatus* e *H. parvidens* (Patterson, 1966). Esta é considerada como uma característica plesiomórfica de Hybodontiformes, perdida em linhagens mais derivadas (Maisey, 1982, 1987). Johnson (1981) e Duffin (1985) se referem a essas perfurações como 'foramens especializados'. No entanto, segundo Maisey (1987), essa interpretação é equivocada, visto que na definição de 'anulacorhize' proposta por Casier (1947), estas perfurações são chamadas de "poros". O que Johnson (1981) e Duffin (1985) chamam de 'foramens especializados' são na realidade perfurações em linha que separam o contato base/coroa do sulco localizado somente na face labial do dente, que é observada em vários gêneros de Hybodontiformes mesozóicos (e.g., *Hybodus*, *Acrodus*, *Polyacrodus*). Existe ainda a terminologia proposta por Yabumoto *et*

al., (1997), que é seguida neste trabalho, e designa poros como perfurações por onde passam os feixes de tecido conjuntivo e foramens perfurações por onde vasos sanguíneos e nervos que suprem o dente.

Independente desta confusão terminológica, que indica a necessidade de uma revisão, o posicionamento diferenciado dessas perfurações, as menores em linha no contato base/coroa e as maiores e irregulares mais basalmente, levou Maisey (1987) a supor que estas seriam funcionalmente diferentes. A fim de testar essa hipótese, o autor tratou um dente de *H. reticulatus* com ácido, e foi evidenciado que os canais maiores localizados abaixo de linha de perfurações do contato base/coroa, penetravam a superfície lingual da base e emergiam na porção média da face aboral. Essa mesma distribuição de canais pode ser observada nas imagens geradas a partir do escaneamento de LPRP/USP 0025. O arranjo dos canais que interligam as perfurações da face lingual e aboral indica que estes seriam passagens de feixes de tecido conjuntivo responsáveis pela ancoragem dos dentes a mandíbula, justificando a utilização da terminologia proposta por Yabumoto *et al.*, (1997), portanto poros.

Diferentes graus de heterodontia são registrados em espécies de *Hybodus* e *Egertonodus* (e.g., *E. basanus*, *H. brevicostatus*). Nesses casos, os dentes maiores com coroas mais altas são posicionados anteriormente enquanto dentes menores e com cúspides menos proeminentes estão posicionados mais próximos à articulação crânio-mandibular (Paterson, 1966; Dick, 1998). As características da coroa dos dentes aqui estudados indicam que estes poderiam pertencem a fileiras dentárias laterais. A discreta variação encontrada nos dentes da amostra indica que estes possam pertencem a fileiras dentárias distintas. Segundo a reconstituição da dentição de *H. brevicostatus* feita por Patterson (1966), os dentes menos alongados mesio-distalmente e com cúspides mais proeminentes teriam posição mais sinfissial (caso LPRP/USP 0028 e 0029), já os dentes alongados mesio-distalmente, com cúspides rombudas e menos proeminentes estariam mais próximos da articulação mandibular (caso de LPRP/USP 0025), enquanto os dentes maiores e com um maior número de cúspides teriam posição intermediária a esses (caso de LPRP/USP 0021, 0022 e 0039). O posicionamento em fileiras laterais pode ser corroborado pela histologia dos dentes estudados. Błażejowski (2004) mostra que em *Lissodus angulatus* dentes anteriores são ortodontes, enquanto dentes laterais são osteodontes.

Com relação aos dentículos dérmicos, Reif (1978) descreve aqueles de *H. delabechei* provenientes do Triássico Superior de Lyme Regis, Inglaterra, que são bastante semelhantes aos dentículos estudados. Os dentículos descritos por Reif (1978) são, segundo o autor, típicos do gênero *Hybodus*, sendo assim caracterizados por possuírem coroa pontiaguda ou cônica, com linhas de ornamentação bem marcadas que percorrem toda a coroa e sem uma constrição desenvolvida no contato base/coroa. A base é geralmente plana ou levemente arqueada e com muitas perfurações em toda a sua extensão. Os dentículos da amostra estudada compartilham a ornamentação e forma da coroa com os dentículos atribuídos a *H. delabechei*, mas a curvatura acentuada da base e a única perfuração próxima ao contato base coroa são características distintas.

A partir das características de base e coroas analisadas, observa-se que os dentes aqui estudados são, apesar de diferentes, mais semelhantes aos dos gêneros *Hybodus* e *Egertonodus*. Considerando as topologias propostas por Maisey (1989), Maisey *et al.*, (2004) e Rees (2008), estes poderiam ser afins ao clado formado por *Hybodus* e *Egertonodus* e, portanto, incluído em Hybodontinae. Estes três trabalhos consideram os Hybodontiformes como grupo irmão monofilético dos Neoselachii. Alternativamente, na

topologia proposta por Gaudin (1991) os Hybodontiformes formam um grado incluindo táxons irmãos sucessivos de *Neoselachii*. Nesse contexto, os dentes aqui estudados devem ter posição mais derivada que *Tristychius*, *Hopleacanthus*, *Onychoselache*, ou seja, corresponderia a um hibodontiforme mais a fim aos *Neoselachii*.

Considerações paleoecológicas

Como mencionado anteriormente, o ambiente gerador da Formação Rio do Rasto é interpretado, de forma mais concensual, como basicamente lacustre (Rohn, 1988, 1994; Lavina, 1991). Inicialmente, o ambiente teria sido dominado por grandes lagos influenciados por ondas de tempestade (Membro Serrinha) e, posteriormente, por pequenos corpos d'água temporários e canais fluviais formados durante chuvas torrenciais (Membro Morro Pelado). Assim, infere-se que os dentes aqui estudados pertenciam a um hibodontiforme dúlcícola, habitante de tais corpos de água continentais. Restos associados à Hybodontiformes mesozóicos são frequentemente encontrados em depósitos não marinhos (e.g., Patterson, 1966; Cuny *et al.*, 2001), tendendo a possuir morfologia distintiva, com distribuição geográfica restrita (Maisey, 2004).

As preferências alimentares dos Hybodontiformes de água doce não são conhecidas por evidências diretas (conteúdos estomacais preservados), mas o tipo de dieta pode ser deduzido a partir da morfologia dentária (Underwood & Ress, 2002). Como citado anteriormente, os Hybodontiformes apresentam uma grande variedade de padrões de dentição, que inclui desde dentes com coroa baixa e plana, formadores de um pavimento triturador, até dentes perfurantes com coroa alta e delgada (Rees & Underwood, 2006).

A coroa moderadamente alta, com cúspides abauladas, sem bordo cortante, encontrada nos dentes da amostra parece indicar que o portador desses dentes possuía uma dieta durófaga. Essa hipótese é reforçada pela presença de possíveis facetas de desgaste por oclusão em dois dentes da amostra. Esse tipo de desgaste foi documentado em dentes atribuídos a *Tristychius* (Fig. 38b), havendo nesse caso fragmentos de concha associados a um dos espécimes descritos (Dick, 1978). Dentes desgastados também já foram documentados para táxons paleozóicos reconhecidamente durófagos, como *Lissodus* (Ress & Underwood, 2008).

Outra evidência da dieta durófaga seria a formação de dentina secundária, encontrada em LPRP/USP 0031. Esse tipo especial de dentina é um tecido de reparo, formado em resposta a estímulos ambientais danosos ao dente, ou patologias (Smith, 2000). No entanto, Smith (2000) afirma que a formação desse tipo de dentina também pode ocorrer como consequência do funcionamento normal do dente, em resposta ao atrito constante. As facetas de desgaste somadas a dentina secundária não só indicam um possível dieta durófaga como também corroboram a hipótese proposta por Williams (2001) de que tubarões 'cladodontes' apresentavam uma substituição dentária lenta. Visto que em uma dentição de substituição rápida, como a encontrada em tubarões atuais, facetas de desgaste e dentina secundária dificilmente seriam observados.

Conclusão

As dificuldades para a identificação e classificação de registros isolados, tais como a variação individual, variações ontogenéticas, sexuais e ecológicas, e também o desconhecimento dos elementos em esqueletos

articulados, foram minimizados pela utilização de variados métodos de análise que permitiram o resgate de características morfológicas e ultra-estruturais que possibilitaram inferências mais seguras quanto a afinidade do material aqui estudado. As feições encontradas nos dentes indicam que o material estudado pode ser relacionado à Hybodontiformes. Adicionalmente, é inferido a partir das informações sobre o ambiente deposicional, que o táxon em questão seria dulcícola de hábito durófago, habitante de lagos rasos. Esse registro se soma a diversidade de vertebrados já conhecida complementando os estudos sobre vertebrados fósseis da Formação Rio do Rasto na região da Serra do Cadeado.

4 – SUMÁRIO DOS RESULTADOS

- 1 – Coleta de matérias complementares de “anfíbios” temnospôndilos (alguns possivelmente atribuíveis à *Australerpeton cosgriffi*), incluindo espécime juvenil parcial preservado com forte compressão dorsoventral (tipo de fossilização incomum para tetrápodos da Formação Rio do Rasto na Serra do Cadeado).
- 2 - Coleta dos primeiros fósseis de “peixes” não fragmentários da Formação Rio do Rasto na Serra do Cadeado (primeiros do Membro Morro Pelado no estado do Paraná), incluindo um indivíduo praticamente completo que um novo táxon de Palaeonisciformes.
- 3 - Confirmação da presença de “tubarões” Hybodontiformes na Formação Rio do Rasto (anteriormente inferida a partir de restos de identificação incerta no Rio Grande do Sul), com base em dentes e dentículos dérmicos da Serra do Cadeado.
- 4 - Utilização de várias técnicas paleo-histológicas e ultra-estruturais na aferição de características não anteriormente determinadas para Hybodontiformes fósseis.
- 5 - Coleta do primeiro conjunto de dentículos dérmicos de elasmobrânquios “articulados” para o Paleozóico brasileiro.
- 6 - Coleta do primeiro resquício fóssil de calcificação prismática pericondral para o Paleozóico brasileiro.
- 7 - Coleta de fóssil incomum de um possível novo táxon de elasmobrânquio, composto por uma placa dérmica ornamentada com estruturas que se assemelham espinhos cefálicos.
- 8 - Coleta do possível primeiro trilobita do Permiano da Bacia do Paraná, que pode contribuir na reinterpretação do ambiente deposicional do Membro Serrinha da Formação Rio do Rasto.

5 – REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Agassiz, L. 1833-1844. *Reserches sur le poisson fossils*. Neuchatel, 5vol. 1420pp.
- Ahlberg, P. E. & Clack, J. A. 1998. Lower jaws, lower tetrapods - a review based on the Devonian genus *Acanthostega*. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences*, 89: 11-46.
- Ahlberg, P. E.; Clack, J. A.; Luksevics, E.; Blom, H. & Zupins, I. 2008. *Ventastega curonica* and the origin of tetrapod morphology. *Nature*, 453: 1199-1204.
- Barberena, M. C. & Daemon, R. F. 1974. A primeira ocorrência de Amphibia (Labirintodontia) na Formação Rio do Rasto. Implicações geocronológicas e estratigráficas. In: *Anais do XXVIII Congresso Brasileiro de Geologia*. 2: 251-261. Porto Alegre.
- Barberena, M. C. 1998. *Austrolepeton cosgriffi* n. g., n. sp., a Late Permian Rhinesuchoid amphibian from Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. 70(1): 125-137.
- Barberena, M.C. & Dias, E. V. 1998. On the presence of a short-snouted Rhinesuchoid amphibian in the Rio do Rasto Formation (Late Permian of Paraná Basin, Brazil). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 70(1): 465-468.
- Błażejowski, B. 2004. Shark teeth from the Lower Triassic of Spitsbergen and their histology. *Polish Polar Research*. 25 (2): 153-167.
- Boy, J. A. 1988. Die Tetrapoden-Lokalitäten des saarpfälzischen Rotliegenden (?Ober-Karbon-Unter-Perm; SW-Deutschland) und die Biostratigraphie der Rotliegend-Tetrapoden. *Mainzer Geowiss.* 16: 31-65.
- Boy, J. A. 1993. Über einige Vertreter der Eryopoidea (Amphibia: Temnospondyli) aus dem europäischen Rotliegend (?hochstes Karbon - Perm). 4. *Cheliderpeton latirostre*. *Paläontologische Zeitschrift*. 67: 123-143.
- Carroll, R. L. 1967. Labyrinthodonts from the Joggins Formation. *Journal of Paleontology*, 41:111–142.
- Carroll, R. L. 1997. *Patterns and processes of vertebrate evolution*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Casier, E. 1947. Constitution et évolution de la Racine Dentaire des Euselachii. III. Evolution des principaux caracteres morphologiques et conclusions. *Bulletin de Musee royal d'Histoire naturelle de Belgique*. 23 (15): 1-45.
- Cisneros, J. C., Abdala, F. & Malabarba, M. C. 2005. Pareiasurids from Rio do Rasto Formation, southern Brazil: Biostratigraphic implications for Permian faunas of the Paraná Basin. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 8 (1):13-24.
- Coates, M.I. & Gess, R.W. 2007. A new reconstruction of *Onychoselache traquairi*, comments on early chondrichthyan pectoral girdles and Hybodontiform phylogeny. *Palaeontology*. 50 (6): 1421-1446.
- Cuny, G.; Rieppel, O. & Snder, P. M. 2001. The shark fauna from the Middle Triassic (Anisian) of North-Western Nevada. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 133:285-301.
- Damiani, R. J. & Rubidge, B. S. 2003. A review of the South African temnospondyl amphibian record. *Palaeontologia Africana*, 39:21-36.
- Damiani, R. J. 2004. Temnospondyls from the Beaufort Group (Karoo Basin) of South Africa and their biostratigraphy. *Gondwana Research*, 7:165-173.
- Damiani, R.; Neveling, J.; Hancox, J. & Rubidge, B. 2000. First trematosaurid temnospondyl from the Lystrosaurus Assemblage Zone of South Africa and its biostratigraphic implications. *Geological Magazine*, 137(6): 659-665.
- Dias E. V. & Schultz C. L. 2003. The first Paleozoic Temnospondyl postcranial skeleton from South America. *Revista Brasileira de Paleontologia*. 6: 29-42.
- Dias, E. V. & Barberena, M.C. 2001. A temnospondyl amphibian from the Rio do Rasto Formation, Upper Permian of Southern Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. 73(1):135 - 143.

- Dias, E. V. & Richter, M. 2002. On the squamation of *Australerpeton cosgriffi* Barberena, 1998, a temnospondyl amphibian from the Upper Permian of Brazil. *Anais Da Academia Brasileira De Ciencias*. 74(3): 477-490.
- Dick, J.R.F. 1998. *Sphenacanthus*, a Palaeozoic freshwater shark. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 122: 9-25.
- Dingerkus G, Séret B, & Guilbert E. 1991. Multiple prismatic calcium phosphate layers in the jaws of present-day sharks (Chondrichthyes; Selachii). *Experientia* 47(1): 38-40.
- Duffin, C.J. 1985. Revision of the hybodont selachian genus *Lissodus* Brough (1935). *Palaeontographica Abt A*. 188: 105-152.
- Duncan, M. 2004. Chondrichthyan genus *Lissodus* from the Lower Carboniferous of Ireland. *Acta Palaeontologica Polonica* 49 (3): 417-428.
- Dutuit, J. M. 1976. Introduction à l'étude paléontologique du Trias continental marocain. Description des premiers stegocephales recueillis dans le couloir d'Argana (Atlas occidental). *Memoires du Museum National d'Histoire Naturelle*, 36: 1-253.
- Gaudin, T.J. 1991. A re-examination of elasmobranch monophyly and chondrichthyan phylogeny. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*. 182:133-160.
- Getmanov, S. N. 1979. The lower jaw structure in Early Triassic labyrinthodonts. *Paleontological Journal*. 2: 222-228.
- Ghilardi, R. P., Simões, M. G. 2007. History and Development of Trilobite Research in Brazil. In: E. Landing; D.G. Mikulic; J. Kluessendorf. (Org.). *Fabulous fossils--300 years of worldwide research- New York State Museum Bulletin*. New York: New York Museum Press, 507, p. 97-104
- Gillis, J.A. & Donoghue, P.C.J. 2007. The homology and phylogeny of Chondrichthyan tooth enameloid. *Journal of Morphology*. 268: 33-49.
- Ginter, M. & Sun, Y. 2007. Chondrichthyan remains from the Lower Carboniferous of Muhua, southern China. *Acta Palaeontologica Polonica* 52 (4): 705-727.
- Grogan, E.D. & Lund, R. 2004. The origin and relationship of Early Chondrichthyes. In: Carrier J.C.; Musick J. A. & Heithaus M. R. (eds.) *Biology of sharks and their relatives*. CRC Press. 3-32.
- Gubin, Y. M. 1989. The systematic position of the labyrinthodonts from the Malaya Kinel Locality (Orenburg Region) *Paleontological Journal*, 3: 116 - 120.
- Gubin, Y. M. 1991. Permian archegosauroid amphibians of the USSR. *Trudy Paleontologicheskogo Instituta, Akademiya Nauk SSSR*. 249: 1-138.
- Gubin, Y. M. 1993. New data on lower tetrapods from the Upper Permian of the Northern Urals and Obshchiy Syrt regions. *Paleontological Journal*, 27: 103-121
- Gubin, Y. M. 1997. Skull morphology of *Archegosaurus decheni* Goldfuss (Amphibia, Temnospondyli) from the Early Permian of Germany. *Alcheringa*, 21(1-2): 103-121.
- Hewison, R. H. 2008. The sacral region, pelvis and hind limb of the Stereospondyl Lydekkerina Huxleyi (Tetrapoda: Temnospondyli) from the Lower Triassic of South Africa. *Journal of Temnospondyl Palaeontology*. 2: 1-31.
- Holmes, R. B.; Carroll, R. L. & Reisz, R. R. 1998. The first articulated skeleton of *Dendrerpeton acadianum* (Temnospondyli, Dendrerpetontidae) from the Lower Pennsylvanian locality of Joggins Nova Scotia, and a review of its relationships. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 18:64-79.
- Jarvik, E. 1996. The Devonian tetrapod Ichthyostega. *Fossils and Strata*, 40: 1-213.
- Johnson, G.D. 2008. Ctenacanthiform Cladodont teeth from the Lower Permian Wichita Group, Texas, USA. *Acta Geologica Polonica*. 58 (2): 205-209.
- Jupp, R. & Warren, A. A. 1986. The Mandibles of the Triassic Temnospondyl Amphibians. *Alcheringa*, 10 (1-2): 99-124.
- Ketcham, R.A. & Carlson, W.I. 2001. Acquisition, optimization and interpretation of X-ray computed tomographic imagery: applications to the geosciences. *Computers & Geoscience*. 27: 381-400.

- Langer, M. C., 2000. The first record of dinocephalians in South America. Late Permian (Rio do Rasto Formation) of the Paraná basin, Brazil. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 215: 69-95.
- Lavina, M.C. 1991. Geologia sedimentar e paleogeografia do Neopermiano e Eotriássico (Intervalo Kazaniano-scithiano) da Bacia do Paraná. Tese de Doutorado. Programa de Pós-graduação em Geociências. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre. 333p.
- Lund, R. & Grogan, D. 1997. Relationships of the Chimaeriformes and the basal radiation of the Chondrichthyes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 7: 65–123.
- Maisch, M. W., Matzke, A.T. & Sun, G. 2004. A relict trematosauroid (Amphibia : Temnospondyli) from the Middle Jurassic of the Junggar Basin (NW China). *Naturwissenschaften*, 91(12): 589-593.
- Maisey, J. G. 2001. C-TScan reveals new carnal features in Devonian chondrichthyans “*Cladodus wildungensis*”. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 21 (4): 807-810.
- 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. 1987. Cranial Anatomy of the Lower Jurassic Shark *Hybodus reticulatus* (Chondrichthyes: Elasmobranchii), with comments on Hybodontid Systematics. *American Museum Novitates*, 2878: 1-24.
- Maisey, J.G. 1989. *Hamiltonichthys mapesi*, g. & sp. nov. (Chondrichthyes; Elasmobranchii), from the Upper Pennsylvanian of Kansas. *American Museum Novitates*. 2931: 1-42.
- Maisey, J.G.; Naylor, G.J.P. & Ward, D.J. 2004. Mesozoic elasmobranchs, neoselachian phylogeny and the rise of modern elasmobranch diversity. In: Arratia, G. & Tintori, A. (eds.) *Mesozoic fishes, Vol. 3. Systematics, palaeoenvironments and biodiversity*. Friedrich Pfeil, Munich. 17-56.
- Mannheimer, W. 2002. Microscopia dos Materiais, Uma Introdução. *Edição da Sociedade Brasileira de Microscopia e Microanálise*. p. XII.15.
- Milner, A. R. & Sequeira, S. E. K. 1994. The temnospondyl amphibians from the Visean of East Kirkton, West Lothian, Scotland. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences*, 84: 331-62.
- Mutter, RJ & M Richter 2007. Acanthodians from the Middle-Late Permian of Brazil. ***Geol. J.*** 42: 213-224.
- Nelson, J.S. 2006. *Fishes of the world*. Quarta edição. John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, New Jersey. 601pp.
- Nilsson, T. 1939. Cleithrum und humerus der Stegocephalen und rezenten Amphibien auf Grund neuer Funde von *Plagiosaurus depressus* Jaekel. *Acta Univ. Lund*, 34(2): 1-75.
- Nilsson, T. 1943. Ueber einige postkranial Skelettrste der triasischen Stegocephalen Spitzbergens. *Bulletin of Geological Institute of University Upsala*, 30: 227-272.
- Ochev, V. G. 1972. *Kapitozavroidnye labirintodonty óugo-vost oka evropejskoj æasti SSSR* In: *Capitosauroid labyrinthodonts from the southeastern European part of the USSR*. 269 pp. Izdatelqstvo Saratovskogo universiteta, Saratov.
- Patterson, C. 1966. British Wealden Sharks. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*. 11: 251-350.
- Pawley, K. & Warren, A. 2005. A terrestrial stereospondyl from the Lower Triassic of South Africa: The postcranial skeleton of *Lydekkerina huxleyi* (Amphibia : Temnospondyli). *Palaeontology*, 48: 281-298.
- Pawley, K. & Warren, A. 2006. The appendicular skeleton of *Eryops Megacephalus* Cope, 1877 (Temnospondyli: Eryopoidea) from the Lower Permian of North America. *Journal of Paleontology*, 80(3): 561–580.
- Pawley, K. 2006. Postcranial skeleton of temnospondyls (Tetrapoda: Temnospondili). PhD thesis. Department of Zoology. Faculty of Science, Tehnology and Engineering. La Trobe University. Melbourne. 442p.
- Price, L. I. 1948. Um anfíbio labirintodonte da Formação Pedra do Fogo, estado do Maranhão. *Boletim divisão de*

- Rees, J. & Underwood, C. 2008. Hybodont sharks of the English Bathonian and Callovian (Middle Jurassic). *Palaeontology*, 51 (1): 117-147.
- Reif, W-E 1985 Squamation and ecology of sharks. Courier Forschungsinstitut Senckenberg, 78. Frankfurt a.M.
- Reif, W-E. 1973. Morphologie und Ultrastruktur des Hai-“Schmelzes”. *Zoologica Scripta*, 2: 231–250.
- Reif, W-E. 1978. Types of morphogenesis of the dermal skeleton in fossil sharks. *Paläontologische Zeitschrift*. 52 (1-2): 110-128.
- Richter, M 2002. A ray-finned fish (Osteichthyes) from the Late Permian of the State of Santa Catarina (Paraná Basin), southern Brazil. *Rev. Bras. Paleontol.* 3: 56-61.
- Rohn, R. 1988. Bioestratigrafia e paleoambientes da Formação Rio do Rasto na borda leste da Bacia do Paraná, (Permiano Superior, Estado do Paraná) Dissertação de Mestrado. Instituto de Geociências. Universidade de São Paulo. São Paulo. 331 p.
- Rohn, R. 1994. Evolução ambiental da Bacia do Paraná durante o Neopermiano no leste de Santa Catarina e do Paraná. *Tese de Doutorado*. Instituto de Geociências. Universidade de São Paulo. São Paulo. 251 p.
- Romer, A. S. 1947. Review of the Labyrinthodontia. *Bulletin Museum Comparative Zoology Harvard*, 99: 1-397.
- Romer, A. S. 1956. *Osteology of the Reptiles*. University of Chicago Press, Chicago.
- Romer, A. S. 1966. *Vertebrate paleontology*. University of Chicago Press, Chicago.
- Romer, A.S. 1922. The locomotor apparatus of certain primitive and mammal-like reptiles. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 46: 517-606.
- Ruta, M., Pisani, D., Lloyd, G. T. & Benton, M. J. 2007. A supertree of Temnospondyli: cladogenetic patterns in the most species-rich group of early tetrapods. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 274: 3087-3095.
- Schaeffer, B. 1981. The xenacanth shark neurocranium, with comments on elasmobranch monophyly. *Bulletin of American Museum of Natural History* 169:1–66.
- Schoch, R. R. & Milner, A. R. 2000. Stereospondyli, Stem-Stereospondyli, Rhinesuchidae, Rhitidostea, trematosauroida, Capitosauroida. In: *Handbuch der Paläoherpetologie (Encyclopedia of Paleoherpertology)*. Part 3 b.
- Schoch, R. R. 1999. Comparative osteology of *Mastodonsaurus giganteus* (Jaeger, 1828) from the Middle Triassic (Lettenkeuper: Longobardian) of Germany (Baden-Württemberg, Bayern, Thüringen). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde Serie B (Geologie und Paläontologie)*. 178: 1-175.
- Schoch, R. R. 2003. Early larval ontogeny of the Permo-Carboniferous temnospondyl *Sclerocephalus*. *Palaeontology* 46:1055–1072.
- Schoch, R. R. 2006. A complete Trematosaurid amphibian from the Middle Triassic of Germany. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26(1): 29–43.
- Schoch, R. R.; Fastnacht, M.; Fichter, J. & Keller, T. 2007. Anatomy and relationships of the Triassic temnospondyl Sclerorhynchus. *Acta Palaeontologica Polonica*, 52: 117-136.
- Shishkin, M.A.; Novikov, I. V. & Gubin, Y. M., 2000. Permian and Triassic temnospondyls from Russia. In: Benton, M. J.; Shishkin, M. A.; Unwin, D. M.; Kurochkin, E. N. (eds.). *The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, p. 35–59.
- Smith, A.J. 2000. Pulpo-dentinal interactions in development and repair of dentine. In: Teaford M.F. Smith, M.M. & Ferguson, M.W. J. (eds.) *Development, Function and Evolution of Teeth*. Cambridge University Press, Cambridge. 82-91.
- Sulej, T. 2007. Osteology, variability, and evolution of *Metoposaurus*, a temnospondyl from the late Triassic of Poland. *Palaeontologia Polonica*, 64: 29–139.
- Underwood, C.J. & Rees, J. 2002. Selachian faunas from the earliest Cretaceous Purbeck Group of Dorset, southern England. *Special Papers in Palaeontology*. 68 : 107-19.

- van Hoepen, E. C. N. 1915. Stegocephalia of Senekal, O.F.S. *Ann. Transvaal Mus*, 5: 125-149.
- Vega-Dias, C.; Dias, E. V.; Ricther, M. 2000. Actinopterygian remains from the Rio do Rasto Formation, Upper Permian of the Paraná Basin, Brasil. *Acta Geologica Leopoldensia*. 51: 21-31
- Wang, N.-Z.; Zhang, X.; Zhu, M. & Zhao, W.-J. 2009. A new articulated hybodontoid from Late Permian of northwestern China. *Acta Zoologica* (Stockholm). 90 (1): 159-170.
- Warren, A. A. & Davey, L. 1992. Folded Teeth in Temnospondyls - a Preliminary-Study. *Alcheringa*, 16 (1-2): 107-132.
- Warren, A. A. & Snell, N. 1991. The Postcranial Skeleton of Mesozoic Temnospondyl Amphibians - a Review, *Alcheringa*. 15 (1-2): 43-64.
- Watson, D. M. S. 1962. The evolution of Labirinthodonts. *Philosophical Transactions of Royal Society of London B.*, 245: 219-165.
- Williams, M.E. 2001. Tooth retention in cladodont sharks: with a comparison between primitive grasping and swallowing, and modern cutting and gouging feeding mechanisms. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 21(2):214-226.
- Witzmann, F. & Schoch, R. R. 2006. The postcranium of *Archegosaurus decheni*, and a phylogenetic analysis of temnospondyl postcrania. *Palaeontology*, 49: 1211-1235.
- Witzmann, F. 2005. Cranial morphology and ontogeny of the permo-carboniferous temnospondyl *Archegosaurus decheni* Goldfuss, 1847 from the Saar-Nahe Basin, Germany. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh-Earth Sciences*, 96: 131-162.
- Witzmann, F. 2006. Developmental patterns and ossification sequence in the Permo-Carboniferous temnospondyl *Archegosaurus decheni* (Saar-Nahe Basin, Germany). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26(1): 7-17.
- Yabumoto, Y.; Goto, M.; Yano, K. & Uyeno, T. 1997. Dentition of a female megamouth, *Megachasma pelagios*, collected from Hakata Bay, Japan. In: Yano, K., Morrissey, J.F., Yabumoto, Y. & Nakaya, K. (eds.). *Biology of megamouth shark*. Tokai University Press, Tokio. 63-75.
- Yates, A. M. & Warren, A. A. 2000. The phylogeny of the 'higher' temnospondyls (Vertebrata : Choanata) and its implications for the monophyly and origins of the Stereospondyli. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 128(1): 77-121.