

Silva et al., 2022. *Paleontologia em Destaque*, v. 37, n. 77, p. 128, Figura 7.



Terras et al., 2022. *Paleontologia em Destaque*, v. 37, n. 77, p. 19, Figura 1.



## SOCIEDADE BRASILEIRA DE PALEONTOLOGIA

Presidente: Hermínio Ismael de Araújo Júnior

Vice-Presidente: Renato Pirani Ghilardi

1º Secretário: Victor Rodrigues Ribeiro

2ª Secretária: Ana Maria Ribeiro

1º Tesoureiro: Fernando Henrique de Souza Barbosa

2º Tesoureiro: Francisco Rodrigo Negri

Diretor de Publicações: Sandro Marcelo Scheffler

## PALEODEST - PALEONTOLOGIA EM DESTAQUE

Boletim Informativo da Sociedade Brasileira de Paleontologia

### Corpo Editorial

#### Editor-chefe

Sandro Marcelo Scheffler

#### Editora de Honra

Ana Maria Ribeiro, Museu de Ciências Naturais/SEMA-RS

#### Conselho Editorial

Hermínio Ismael de Araújo Júnior, Professor da Universidade do Estado do Rio de Janeiro/UERJ

Rafael Costa da Silva, Pesquisador do Serviço Geológico do Brasil/CPRM

Paula Andrea Sucerquia Rendón, Professora da Universidade Federal de Pernambuco/UFPE

Cláudia Pinto Machado, Pesquisadora colaboradora da Universidade Federal de Roraima/UFRR

Renato Pirani Ghilardi, Professor da Universidade Estadual Júlio de Mesquita Filho/UNESP

#### Conselho Científico

Annie Schmaltz Hsiou, Departamento de Biologia, Universidade de São Paulo (USP), Brasil

Antonio Carlos Sequeira Fernandes, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro (MN/UFRJ), Brasil

Cecília Amenabar, Departamento de Geologia, Universidade de Buenos Aires (UBA), Argentina

Cesar Schultz, Departamento de Geologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Brasil

Diogenes de Almeida Campos, Serviço Geológico do Brasil (CPRM), Brasil

Douglas Santos Riff, Universidade Federal de Uberlândia (UFU), Brasil

Elvio Pinto Bosetti, Departamento de Geografia, Universidade Estadual de Ponta Grossa (UEPG), Brasil

Gerson Fauth, Universidade Vale do Rio dos Sinos (UNISINOS), Brasil

João Carlos Coimbra, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Brasil

Lilian Paglarelli Berqvist, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ), Brasil

Luciana Carvalho, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro (MN/UFRJ), Brasil

Manuel Alfredo Araujo Medeiros, Universidade Federal do Maranhão (UFMA), Brasil

Marcelo de Araújo Carvalho, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro (MN/UFRJ), Brasil

Maria Inês Feijó Ramos, Museu Emilio Goeldi (MEG), Brasil

Mariano Verde, Universidad de la República (UDELAR), Uruguai

Mário André Trindade Dantas, Universidade Federal da Bahia (UFBA), Brasil

Silane Silva, Universidade Federal do Mato Grosso (UFMT), Brasil

Tânia Lindner Dutra, Universidade Vale do Rio dos Sinos (UNISINOS), Brasil

### Corpo Técnico Editorial

Msc. Maria Izabel Lima de Manes

Msc. Roberto Videira Santos

### *Paleodest - Paleontologia em Destaque*

ISSN e-1807-2550

v. 37, n. 77, 2022

DOI: 10.4072/paleodest.2022.37.77

<https://sbpbrasil.org/paleontologia-em-destaque/>

CAPA: Silva et al., 2022. Paleontologia em Destaque, v. 37, n. 77, p. 128, Figura 7.

Terras et al., 2022. Paleontologia em Destaque, v. 37, n. 77, p. 19, Figura 1.



## SUMÁRIO

### APRESENTAÇÃO

Sandro M. Scheffler ..... 1

### MEU AMIGO JORGE CALVO!

Alexander W. A. Kellner ..... 3

### FAMÍLIA SPINOSAURIDAE (DINOSAURIA: THEROPODA): TAXONOMIA, PALEOBIOGEOGRAFIA E PALEOECOLOGIA (UMA REVISÃO)

Rafael Terras, Mirian Carbonera, Guilherme Budke & Karla Janaína Gonçalves Leite ..... 14

### EQUINOIDES DA FORMAÇÃO JANDAÍRA, CRETÁCEO SUPERIOR DA BACIA POTIGUAR, NORDESTE DO BRASIL: ESTADO DA ARTE

Juan Henrique Bueno Xavier, Sandro Marcelo Scheffler, Aline Marcele Ghilardi, Cynthia Lara de Castro Manso & Claude Luiz de Aguiar Santos ..... 55

### DE GALHO EM GALHO – LAGERPETIDAE & A ORIGEM DOS PTEROSSAUROS

João Lucas da Silva, Felipe Lima Pinheiro, Mateus Anilson Costa Santos & Maurício Garcia ..... 70

### ESTADO DA ARTE DAS PESQUISAS SOBRE OS BRAQUIÓPODES DO DEVONIANO BRASILEIRO

Roberto Videira-Santos, Sandro Marcelo Scheffler, Mariana Batista da Silva & Jeanninny Carla Comniskey ... 86

### RECONHECENDO TOCAS FÓSSEIS DA ESTIVAÇÃO DE PEIXES PULMONADOS (SARCOPTERYGII, DIPNOI): ICNOTAXONOMIA E PALEOAMBIENTE

Gabriel Teofilo-Guedes, Márcio Luiz da Silva, Alessandro Batezelli & Marcos Magalhães de Souza ..... 120

### QUINZE ANOS DO LABORATÓRIO DE PALEONTOLOGIA DE MACROINVERTEBRADOS (LAPALMA) DA UNESP/BAURU: PRINCÍPIO, ESTABILIDADE E CONTRIBUIÇÕES À PALEONTOLOGIA NACIONAL

Renato Pirani Ghilardi, Débora Eliza Henriques Baumann-Di Lábio, Henrique Bazzo Martins, Felipe Nascimento Sousa, Silvio Cesar Marqui Limeira Junior & Victor Rodrigues Ribeiro ..... 138

## APRESENTAÇÃO

Prezados sócios da Sociedade Brasileira de Paleontologia:

É com prazer que finalizamos o segundo número de artigos do novo *Paleodest – Paleontologia em Destaque*. Seguindo sua proposta de amplo escopo apresentamos artigos em várias áreas da paleontologia e que em outros periódicos seriam difíceis de publicar.

Dentro deste novo paradigma o *Paleodest* vem ampliar os espaços de discussão, divulgação dos trabalhos e de produção de conhecimento na área da paleontologia no país.

Este número começa com uma homenagem póstuma de Alexander W. A. Kellner, professor do Museu Nacional, ao paleontólogo argentino Jorge Orlando Calvo, que faleceu no início deste ano, intitulada “MEU AMIGO JORGE CALVO!”.

Neste número também estão sendo publicados artigos de revisão, como estes de Rafael Terras e colaboradores “FAMÍLIA SPINOSAURIDAE (DINOSAURIA: THEROPODA): TAXONOMIA, PALEOBIOGEOGRAFIA E PALEOECOLOGIA (UMA REVISÃO)”, de Juan Bueno Xavier e colaboradores “EQUINOIDES DA FORMAÇÃO JANDAÍRA, CRETÁCEO SUPERIOR DA BACIA POTIGUAR, NORDESTE DO BRASIL: ESTADO DA ARTE”, de João Lucas da Silva e colaboradores “DE GALHO EM GALHO – LAGERPETIDAE & A ORIGEM DOS PTEROSSAUROS”, assim como os artigos de Roberto Videira-Santos e colaboradores “ESTADO DA ARTE DAS PESQUISAS SOBRE OS BRAQUIÓPODES DO DEVONIANO BRASILEIRO” e de Gabriel Teofilo Guedes e colaboradores “RECONHECENDO TOCAS FÓSSEIS DA ESTIVAÇÃO DE PEIXES PULMONADOS (SARCOPTERYGII, DIPNOI): ICNOTAXONOMIA E PALEOAMBIENTE”. Estes artigos, discutem os registros conhecidos, visando apresentar novas interpretações ou lacunas no conhecimento dos grupos, em especial no Brasil.

Este número também abre espaço para a divulgação de laboratórios e dos seus trabalhos realizados, bem como de sua coleção, no artigo de Renato Pirani Ghilardi e colaboradores “QUINZE ANOS DO LABORATÓRIO DE PALEONTOLOGIA DE MACROINVERTEBRADOS (LAPALMA) DA UNESP/BAURU: PRINCÍPIO, ESTABILIDADE E CONTRIBUIÇÕES À PALEONTOLOGIA NACIONAL”.

Espero que aproveitem a leitura e contribuam com artigos para os próximos números, para termos mais um periódico forte em nossa sociedade.

Saudações Paleontológicas!

Sandro M. Scheffler  
Editor-Chefe



# Paleodest

*Paleontologia em Destaque*, v. 37, n. 77, p. 3-13, 2022  
e-ISSN 1807-2550 – Sociedade Brasileira de Paleontologia

## HOMENAGEM PÓSTUMA

### MEU AMIGO JORGE CALVO!

ALEXANDER W. A. KELLNER 

Universidade Federal do Rio de Janeiro, Museu Nacional, Departamento de Geologia e Paleontologia, Laboratório de Sistemática e Tafonomia de Vertebrados Fósseis (LAPUG), Quinta da Boa Vista, s/n, São Cristóvão, 20940-040, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

[kellner@mn.ufrj.br](mailto:kellner@mn.ufrj.br)

doi: 10.4072/paleodest.2022.37.77.01



Kellner, 2022. *Paleontologia em Destaque*, v. 37, n. 77, p. 12, Figura 11.

## MEU AMIGO JORGE CALVO!

ALEXANDER W. A. KELLNER 

Universidade Federal do Rio de Janeiro, Museu Nacional, Departamento de Geologia e Paleontologia, Laboratório de Sistemática e Tafonomia de Vertebrados Fósseis (LAPUG), Quinta da Boa Vista, s/n, São Cristóvão, 20940-040, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

kellner@mn.ufrj.br

Por volta das 11h30min do dia 10 de janeiro de 2023 faleceu o Dr. Jorge Orlando Calvo em um hospital de Neuquén, Argentina, onde estava internado desde o início do mês. Tendo desenvolvido uma excelente relação com a sua ex-mulher, que estava ao seu lado nas últimas horas, deixa dois filhos e um neto.

Nascido em 27 de abril de 1961 na cidade de Córdoba, a segunda mais populosa daquele país, Dr. Calvo terminou sua graduação em geologia (1986) na Universidad Nacional de Córdoba. Em 1994 concluiu o mestrado na University of Illinois de Chicago (Estados Unidos) e em 2006 seu doutorado no Programa de Pós-graduação em Zoologia do Museu Nacional/UFRJ. Ingressou como professor e pesquisador na Universidad Nacional del Comahue em Neuquén em 1987, onde foi um dos principais articuladores para a introdução do curso de Geologia. Além de fundar o Museo de Geología y Paleontología naquela instituição (1990), participou de diversas ações dessa natureza, como na organização do Museo Paleontológico Ernesto Bachman em El Chocón (1995) e do Museo Paleontológico de Rincón de los Sauces (2000). Mas foi o Centro Paleontológico do Lago Los Barreales, instituído em 2002, o seu projeto mais exitoso e ao qual mais tempo se dedicou. Ao final de sua vida, Dr. Calvo era o Diretor do Parque Geopaleontológico Proyecto Dino instalado na região. De certa forma, pode-se dizer que ele tenha sido um dos principais incentivadores do turismo geopaleontológico na América do Sul, tendo atuado na prática ao desenvolver atividades no Lago Barreales.

Dr. Calvo organizou e participou na organização de diversos eventos científicos, com destaque para o 3º Congresso Latino-americano de Paleontologia de Vertebrados, realizado em 2008 na cidade de Neuquén, do qual foi presidente. Ao longo dos anos orientou diversos alunos e publicou dezenas de trabalhos sobre vertebrados fósseis (oito livros ou catálogos, ~105 artigos científicos, ~180 resumos), particularmente sobre dinossauros. Segundo ele, a sua principal descoberta foi o esqueleto do titanossauro *Futalognkosaurus dukei*, o mais completo desses répteis gigantes encontrado até o momento, com um comprimento estimado entre 32 e 34 metros.

Esse é um resumo sobre a vida acadêmica de um dos principais pesquisadores de paleontologia de vertebrados da Argentina, cuja atividade transcendeu as fronteiras daquele país. Dr. Calvo também possui uma página na Wikipedia, onde mais detalhes sobre a sua carreira podem ser obtidos.

No presente texto gostaria de relatar um pouco da convivência que tive com Jorge, que considero um grande amigo, tendo, inclusive, aceito o convite para ser o meu padrinho de casamento em setembro do ano passado. Mesmo atribulado com as dezenas de ações que envolvem a reconstrução do Museu Nacional/UFRJ, tivemos, felizmente, tempo para colocar a conversa em dia. Na época, ele havia passado por uma cirurgia da qual ainda estava se recuperando. Porém, no início de dezembro recebi via whats app uma nota sua informando sobre a enfermidade que ceifou a sua vida. Essa é uma singela homenagem que presto a uma pessoa admirável pela sua dedicação à causa da paleontologia.

Conheci Jorge em uma viagem ao Japão. Foi em julho de 1998, quando estávamos participando da mostra *Dinosaurs from Gondwana*, realizada pelo National Science Museum de Tóquio e um dos principais jornais do Japão, o *The Yomiuri Shimbun* (o relato de como se deu a participação brasileira daria um texto e tanto...). Era um luxo só: os convidados viajaram de *business* e houve diversas recepções... Foi ali que conheci o Dr. Jorge Orlando Calvo que, juntamente com diversos outros argentinos, estavam atuando na exposição. Não preciso dizer que, em termos de fósseis ali apresentados, os hermanos estavam dando um show em nós, brasileiros. Diogenes de Almeida Campos iria comigo, mas a sua ida foi barrada poucos dias antes pelo órgão onde ele trabalhava (sim, mais uma daquelas histórias que ficará para outro momento...).

Logo de início, Jorge e eu desenvolvemos uma boa afinidade. Conversamos muito sobre como desenvolver a paleontologia na América do Sul e ele sempre achava estranho o porquê de o Brasil estar tão atrás comparado à Argentina. Isso entre saquês e sushis que, na verdade, ele não apreciava tanto. Era mais chegado a um *asado*, com *tira* (costela) e *chorizos* (linguiça), sem faltar os *chinchulines* (intestino de boi), que fazia com muito gosto para quem o visitasse. Naqueles anos

eu estava iniciando uma pesquisa sobre saurópodes do Brasil e Jorge me incentivou a viajar para a Argentina. Finalmente, eles tinham muitos exemplares importantes que deveriam ser comparados com o material brasileiro.

De volta ao Museu Nacional, tentei fazer contato com Calvo, mas nada aconteceu. Queria muito, além de visitar coleções, desenvolver um projeto de campo com os argentinos, que dispunham de vastas áreas de coleta, ao contrário do que ocorre no Brasil. Em dado momento contactei outro pesquisador sobre a possibilidade de desenvolver um projeto em conjunto. Apesar do início promissor, esse colega argentino resolveu consultar um terceiro que, aparentemente, tinha ascendência sobre ele (algo que eu não sabia). A resposta deste terceiro paleontólogo foi bastante econômica nas palavras (*No me interesa*), e basicamente rejeitou a proposta.

Toda essa volta para chegar, finalmente, ao meu contato mais efetivo com Jorge, a quem relatei a situação do meu colega europeu. Achei melhor não mencionar a, digamos, “simpatia” dos seus colegas hermanos na minha tentativa anterior. A sua resposta por e-mail não podia ter sido mais divertida, demonstrando o seu senso de humor. Basicamente, Jorge sugeriu que, em tendo verba para campo sem local definido para ir, o meu colega europeu deveria comprar um carro...

Apesar da brincadeira, Calvo concordou em nos receber para a realização de um trabalho de prospecção. Como nada é simples para quem tenta desvendar a evolução da vida no passado, meu colega europeu, contra meu conselho, avisou a Jurassic Foundation da mudança do local da escavação. Mesmo sendo a nova área de campo na Argentina (base do seu projeto anterior), em outra “puxada de tapete” (sal grosso nele!), o rapaz foi obrigado a devolver a totalidade dos fundos, tendo um prejuízo financeiro grande. Além disso, ele não logrou sucesso em encontrar outra fonte de recursos para participar do campo que estávamos desenvolvendo com Jorge.

Depois de muitos e-mails trocados, finalmente, no dia 12 de março de 2001, eu estava na casa de Silvia e Jorge, casados naquela época. Ambos me receberam superbem em sua residência, onde viviam com os dois filhos. Nos dias seguintes planeamos atividades e fomos para Rincon de Los Sauces. Estava iniciada uma parceria que rendeu 20 publicações (incluindo 9 trabalhos completos e um décimo submetido), com a descrição de quatro espécies novas: um peixe (*Leufuichthys minimus*), um pterossauro (*Argentadraco barrealensis*) e dois dinossauros (*Unenlagia paynemili* e *Futalognkosaurus dukei*). Como chegamos aos primeiros ossos de pterossauros da região Los Barreales é outra daquelas histórias antológicas que ocupa muito espaço para ser apresentada! Apenas avanço aqui dizendo que envolve um jantar, um carro mal estacionado e muita sorte! Também devo ao Calvo a possibilidade de realizar colaborações com outros colegas argentinos, incluindo a descrição de um esfenodontídeo, com o qual ele foi homenageado (*Kaikaiifilusaurus calvoi*). Fizemos várias ações com a mídia (tanto na Argentina como no Brasil), mas, sem dúvida, a mais memorável foi a coletiva de imprensa realizada no dia 15 de outubro de 2007 na Academia Brasileira de Ciências sobre a descoberta de *Futalognkosaurus*, cuja repercussão foi mundial! Foi Jorge quem formou e, por anos, coordenou o penoso trabalho da escavação e da preparação. De forma generosa, permitiu a participação de diversas pessoas, muitos amadores apaixonados por fósseis, que estiveram em Barreales. Essa importante iniciativa, que foi o foco da coletiva, era mais uma ação desenvolvida por Jorge para dar destaque internacional às atividades no campo da paleontologia realizadas na América do Sul!

Além dessas colaborações e sua amizade em alguns momentos muito importantes de minha vida (não se convida pessoas para padrinhos de casamento por acaso), o que mais gostaria de destacar em termos profissionais foi a possibilidade que ele abriu para que outros jovens estudantes e paleontólogos pudessem desfrutar de uma experiência internacional, participando de escavações coordenadas por ele. Depois de 2001, voltei em 2002, 2003, 2004, 2005 e 2008 - sempre com alunos e pesquisadores para trabalhos de campo e pesquisas. Jorge esteve no Brasil algumas vezes, realizando atividades de campo no nordeste, sudeste e Mato Grosso. Em uma das ocasiões (2003), viajamos com o Toyota Bandeirantes (ano 1988), com Helder de Paula Silva e Maureen Craik, do Rio de Janeiro até as margens do Rio Confusão que resultou em um dos campos mais produtivos que já fiz e que acabou servindo de inspiração para o meu romance *Na Terra dos Titãs*. Sim, Jorge está retratado lá! E o arroz carreteiro “super-proteinado”, tema de muitas conversas divertidas posteriores, ficará para sempre em nossas memórias...

Como mencionei no início do texto, Calvo foi o meu padrinho de casamento, estando no Rio em setembro do ano passado. Havia feito o convite em 2019, pois planejava casar-me com Marina em 2020. Mas aí tivemos a Covid e fomos adiando... Quando, novamente, em 2022 eu renovei o convite para ser padrinho, em menos de 24 horas ele havia aceitado e comprado a passagem! Estava um pouco preocupado, pois nunca havia sido padrinho de ninguém. Para complicar-lhe a vida, eu pedi para que ele fosse a pessoa a entregar as alianças, no altar. E na hora “h”, não é que ele se enrolou? Como me confidenciou depois, ele não as encontrava no bolso do terno e ficou preocupado em tê-las perdido!

Então, no dia 2 de dezembro, recebi por whats app a sua mensagem, que ele estava com câncer no pâncreas, já em situação de metástase. Também falava sobre trabalhos pendentes.

Demorei para entender. Como pode uma pessoa estar com você um dia e poucas semanas depois se encontrar nessa situação delicada? Os projetos pendentes aos quais ele se referia incluíam a pesquisa em uma localidade que ele batizou de “La Playa de Alex”, pois era um local que eu gostava muito e no qual foram encontrados diversos fósseis ainda não estudados. Nesse momento, a sua preocupação era em não deixar os seus compromissos previamente assumidos sem serem resolvidos.

Eu estava planejando fazer-lhe uma visita há muitos anos. Voltar a tocar projetos que havíamos iniciado, mas não terminado. Às vezes somos atingidos por uma certa inércia ou letargia, que decorre até mesmo pelo acúmulo de projetos, levando a postergações que acabam nos trazendo arrependimentos. Talvez poderíamos ter feito mais viagens, mais papers, mais pesquisa, termos ficado ainda mais próximos... Não houve mais tempo para a viagem planejada com Calvo, que era em março deste ano: a visita para o Lago Barreales, que era o seu presente de casamento...

No dia 1º de janeiro deste ano, Juan Mansilla, que trabalha com Jorge, me avisou que ele havia sido internado. Como Calvo não respondia mais pelo seu celular, mandei mensagem para ele via Juan. O que se escreve em momentos assim?

O mais gratificante foi a resposta de Jorge, que veio em forma de um vídeo de pouco mais de um minuto, enviado no dia 3 de janeiro. Nele, ele relembrou as nossas atividades, as viagens que fez pelo Brasil e o caso das alianças “quase perdidas”, que proporcionou momentos de risos...

Havia nas palavras de Jorge e de Juan um certo otimismo. Otimismo esse que deve ser necessário para que todos consigamos prosseguir com as nossas vidas em situações adversas. Então, no dia 9 de janeiro, Juan me avisou que a situação havia piorado. No dia 11, Jorge faleceu. O velório ocorreu no dia seguinte com a presença, segundo as informações que me foram repassadas, de muitos estudantes, alguns colegas e nenhuma autoridade da universidade na qual ele atuou por “apenas” 35 anos...

Nesse último particular, procuro sempre deixar claro para os meus colegas e alunos que, muitas vezes, não há reconhecimento em vida pelas atividades que desempenhamos. Me lembro bem do velório de uma importante diretora do Museu Nacional/UFRJ que deu uma verdadeira guinada positiva na instituição. Nem uma dúzia de pessoas estavam presentes, apesar da sua importância para o Museu ser reconhecida por muitos... Por isso, acredito que todos devemos trabalhar, fazendo a nossa parte, sem esperar recompensas.

Depois da cremação, as cinzas de Calvo foram depositadas na região do Lago Barreales, o local onde ele se sentia em casa. Colegas como Juan Mansilla estão tentando manter vivo esse belo projeto que contribuiu e poderá contribuir ainda mais para a divulgação da pesquisa paleontológica. Um exemplo a ser seguido.

A mim, somente resta a agradecer ao meu padrinho: obrigado, Jorge!





**Figura 1.** Acampamento no Lago Barreales em 2004, quando pesquisadores e estudantes brasileiros participaram na escavação do dinossauro posteriormente descrito como *Futalognkosaurus dukei*.

**Figure 1.** Camp on Lake Barreales in 2004, when Brazilian researchers and students participated in the excavation of the dinosaur later described as *Futalognkosaurus dukei*.



**Figura 2.** Jorge Calvo e Alexander Kellner em 2004, realizando pesquisa sobre fósseis de vertebrados encontrados na região do Lago Barreales.

**Figure 2.** Jorge Calvo and Alexander Kellner in 2004, conducting research on vertebrate fossils found in the Barreales Lake region.



**Figura 3.** Equipe de argentinos e brasileiros na atividade de campo de 2004.  
**Figure 3.** The team of Argentines and Brazilians during the 2004 field activity.



**Figura 4.** Jorge Calvo sendo entrevistado e chamando a atenção da sociedade para a oportunidade que a região do Lago Barreales apresentava para o turismo geopaleontológico.  
**Figure 4.** Jorge Calvo being interviewed and calling society's attention to the opportunity that the Lake Barreales region present for geopaleontological tourism.



**Figura 5.** Jorge Calvo com Alexander Kellner e o paleoartista Maurilio Oliveira no campo no Lago Barreales em 2005.

**Figure 5.** Jorge Calvo with Alexander Kellner and paleoartist Maurilio Oliveira in the field season at Lake Barreales in 2005.



**Figura 6.** Vista panorâmica da região do Centro Paleontológico do Lago Los Barreales em 2007, onde foi encontrado *Futalognkosaurus dukei*, o dinossauro gigante mais completo do mundo.

**Figure 6.** Panoramic view of the region from the Paleontological Center of Lago Los Barreales in 2007, where *Futalognkosaurus dukei*, the most complete giant dinosaur in the world, was found.



**Figura 7.** Trabalho de tafonomia realizada por Jorge Calvo e equipe em 2007.

**Figure 7.** Taphonomy studies carried out by Jorge Calvo and his team during 2007.



**Figura 8.** Equipamento pesado utilizado na coleta de vertebrados fósseis em Los Barreales.

**Figure 8.** Heavy equipment used in the collection of fossil vertebrates in Los Barreales.



**Figura 9.** Retirada de parte da coluna vertebral de *Futalognkosaurus dukei* para local abrigado onde a preparação do exemplar podia ser feita em segurança.

**Figure 9.** Removal of part of the vertebral column of *Futalognkosaurus dukei* to a shelter where the specimen could be prepared safely.



**Figura 10.** Matéria publicada pelo jornal alemão Süddeutsche Zeitung sobre a coletiva realizada na Academia Brasileira de Ciências em 2007 para anúncio da publicação de *Futalognkosaurus dukei*.

**Figure 10.** News article published by the German newspaper Süddeutsche Zeitung about the press conference held at the Brazilian Academy of Sciences in 2007 to announce the publication of *Futalognkosaurus dukei*.



**Figura 11.** Jorge Calvo durante o 3º Congresso Latino-americano de Paleontologia de Vertebrados realizado em Neuquén, do qual foi presidente.  
**Figure 11.** Jorge Calvo during the 3rd Latin American Congress of Vertebrate Paleontology held in Neuquén, of which he was president.



**Figura 12.** Jorge Calvo no Rio de Janeiro em 2022.  
**Figure 12.** Jorge Calvo in Rio de Janeiro in 2022.



**Figura 13.** O momento no qual Jorge Calvo entrega as alianças para o autor do artigo, no dia 24 de setembro de 2022.

**Figure 13.** The moment in which Jorge Calvo delivers the wedding rings to the author of this article, on September 24, 2022.



**Figura 14.** Lago Barreales, ao entardecer, onde repousam as cinzas de Jorge Orlando Calvo, um dos principais paleontólogos da América do Sul. Foto retirada em 2001 quando o autor do artigo esteve na região pela primeira vez.

**Figure 14.** Lake Barreales, at dusk, where the ashes of Jorge Orlando Calvo, one of the leading paleontologists in South America, were put to rest. Photo taken in 2001 when the author of this article was in the region for the first time.



## FAMÍLIA SPINOSAURIDAE (DINOSAURIA: THEROPODA): TAXONOMIA, PALEOBIOGEOGRAFIA E PALEOECOLOGIA (UMA REVISÃO)

RAFAEL TERRAS<sup>1\*</sup>

MIRIAN CARBONERA<sup>2,3</sup>

GUILHERME BUDKE<sup>3</sup>

KARLA JANAÍSA GONÇALVES LEITE<sup>4</sup>

<sup>1</sup>Centro de Apoio à Pesquisa Paleontológica da Quarta Colônia da Universidade Federal de Santa Maria (CAPPa UFSM), Rua Maximiliano Vizzoto 598, Centro, São João do Polêsine, RS, 97230-000  
Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, Universidade Federal de Santa Maria, Centro de Ciências Naturais e Exatas, Prédio 17, sala 1140-D, Camobi, CEP 97105-900, Santa Maria, Brasil.

<sup>2</sup>Centro de Memória do Oeste de Santa Catarina (CEOM Unochapecó), Universidade Comunitária da Região de Chapecó (Unochapecó), Campus Chapecó, Bloco R, subsolo, Servidão Anjo da Guarda, 295 D, Efapi, CEP 89809-900, Chapecó, SC, Brasil.

<sup>3</sup>Programa de Pós-graduação em Ciências Ambientais, Universidade Comunitária da Região de Chapecó (Unochapecó), Campus Chapecó, Servidão Anjo da Guarda, 295 D, Efapi, CEP 89809-900, Chapecó, SC, Brasil.

<sup>4</sup>Museu do Ceará, Rua São Paulo, 51, Centro, CEP 60030-100, Fortaleza, CE, Brasil  
[rafael.terras@acad.ufsm.br](mailto:rafael.terras@acad.ufsm.br), [mirianc@unochapeco.edu.br](mailto:mirianc@unochapeco.edu.br), [guilherme.budke@unochapeco.edu.br](mailto:guilherme.budke@unochapeco.edu.br), [karlapaleo@gmail.com](mailto:karlapaleo@gmail.com)

\*Autor Correspondente: [rafael.terras@acad.ufsm.br](mailto:rafael.terras@acad.ufsm.br)

doi: 10.4072/paleodest.2022.37.77.02

Recebido em: 20 de setembro de 2022

Aceito em: 19 de abril de 2023



Terras et al., 2022. *Paleontologia em Destaque*, v. 37, n. 77, p. 19, Figura 1.



# FAMÍLIA SPINOSAURIDAE (DINOSAURIA: THEROPODA): TAXONOMIA, PALEOBIOGEOGRAFIA E PALEOECOLOGIA (UMA REVISÃO)

RAFAEL TERRAS<sup>1\*</sup> 

MIRIAN CARBONERA<sup>2,3</sup> 

GUILHERME BUDKE<sup>3</sup> 

KARLA JANAÍSA GONÇALVES LEITE<sup>4</sup> 

<sup>1</sup>Centro de Apoio à Pesquisa Paleontológica da Quarta Colônia da Universidade Federal de Santa Maria (CAPPa UFSM), Rua Maximiliano Vizzoto 598, Centro, São João do Polêsine, RS, 97230-000  
Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, Universidade Federal de Santa Maria, Centro de Ciências Naturais e Exatas, Prédio 17, sala 1140-D, Camobi, CEP 97105-900, Santa Maria, Brasil.

<sup>2</sup>Centro de Memória do Oeste de Santa Catarina (CEOM Unochapecó), Universidade Comunitária da Região de Chapecó (Unochapecó), Campus Chapecó, Bloco R, subsolo, Servidão Anjo da Guarda, 295 D, Efapi, CEP 89809-900, Chapecó, SC, Brasil.

<sup>3</sup>Programa de Pós-graduação em Ciências Ambientais, Universidade Comunitária da Região de Chapecó (Unochapecó), Campus Chapecó, Servidão Anjo da Guarda, 295 D, Efapi, CEP 89809-900, Chapecó, SC, Brasil.

<sup>4</sup>Museu do Ceará, Rua São Paulo, 51, Centro, CEP 60030-100, Fortaleza, CE, Brasil

rafael.terras@acad.ufsm.br, mirianc@unochapeco.edu.br, guilherme.budke@unochapeco.edu.br, karlapaleo@gmail.com

\*Autor Correspondente: rafa.terras@acad.ufsm.br

## RESUMO

Spinosauridae é uma família de dinossauros terópodes Tetanurae que foi amplamente distribuída durante o Cretáceo Inferior. Aqui revisamos o estado da arte da taxonomia, paleobiogeografia e paleoecologia da família. Compilamos diagnoses atualizadas dos holótipos dos 20 táxons atribuídos à família desde 1841, juntamente com as diferentes hipóteses relacionadas à paleobiogeografia e paleoecologia. Nós também compilamos diagnoses atualizadas de alguns elementos indeterminados relevantes em literatura. Concluímos que dos 20 táxons, seis podem ser considerados como *nomina dubia* (*Ostafrikasaurus crassiserratus*, *Suchosaurus girardi*, *Spinosaurus maroccanus*, *Siamosaurus suteethorni*, *Sinopliosaurus fusuiensis*, *Suchosaurus cultridens*) devido à falta de elementos diagnósticos e/ou autapomorfias. Destes, três foram considerados como *incertae sedis* (*Ostafrikasaurus crassiserratus*, *Suchosaurus girardi*, *Suchosaurus cultridens*), pelos mesmos motivos e pela possibilidade de representarem indivíduos de outros táxons já estabelecidos dentro de Spinosauridae e por um destes (*Ostafrikasaurus crassiserratus*) possivelmente ser um membro de Ceratosauria. Sobre a paleobiogeografia, as evidências fósseis sugerem que a família tenha surgido na Laurásia (Europa Ocidental), porém há um dente mais antigo que os táxons europeus, o qual pode indicar que ela tenha surgido no Gondwana (Brasil). Por fim, em relação à paleoecologia, a hipótese mais aceita é que eles foram predadores generalistas da margem de ambientes aquáticos (*i.e.* zona ripária), e vadeando em águas rasas como garças e cegonhas modernas, e se necessário também recorrendo a ambientes terrestres. Eles seriam capazes de alternar entre recursos e ambientes, além de compartilhar seus habitats com terópodes das famílias Abelisauridae e Carcharodontosauridae e até mesmo com outros espinossaurídeos, se as condições ambientais assim favorecessem.

**Palavras-chave:** Theropoda, Spinosauridae, Spinosaurinae, Baryonychinae, paleobiogeografia, paleoecologia.

## ABSTRACT

**Spinosauridae family (Dinosauria: Theropoda): taxonomy, paleobiogeography and paleoecology (a revision).** Spinosauridae is a family of Tetanuran theropod dinosaurs that was widely distributed during the Early Cretaceous. Here we revised the state of art of the family's taxonomy, paleobiogeography and paleoecology. We compiled updated diagnosis for the holotypes of the 20 species attributed to the family since 1841, alongside with the different hypotheses related to the family's paleobiogeography and paleoecology. We also compiled updated diagnosis for a series of indeterminate elements that are relevant in literature. We conclude that out of these 20 taxa six can be regarded as *nomina dubia* (*Ostafrikasaurus crassiserratus*, *Suchosaurus girardi*, *Spinosaurus maroccanus*, *Siamosaurus suteethorni*, *Sinopliosaurus fusuiensis*, *Suchosaurus cultridens*) due to the lack of diagnostic material and autapomorphies. Out of these, three were regarded as *incertae sedis* (*Ostafrikasaurus crassiserratus*, *Suchosaurus girardi*, *Suchosaurus cultridens*) for the same reasons and the possibility of belonging to previously already established taxa inside Spinosauridae and for one of these (*Ostafrikasaurus crassiserratus*) for possibly being a member of Ceratosauria. As for paleobiogeography, the fossil evidence suggests that the family might have originated in Laurasia (Western Europe), but the existence of a tooth older than the European taxa might indicate that the family might have originated in Gondwana (Brazil). Finally, regarding paleoecology, the most accepted hypothesis is that they were generalist predators of the margins of aquatic environments (*i.e.* riparian zone), and waders in shallow waters like modern herons and storks, and if necessary also resorting to terrestrial environments. They would be capable of alternating between resources and environments, in addition to sharing their habitats with theropods of the Abelisauridae and Carcharodontosauridae families and even with other spinosaurids, if the environmental conditions favored it.

**Keywords:** Theropoda, Spinosauridae, Spinosaurinae, Baryonychinae, paleobiogeography, paleoecology.

## INTRODUÇÃO

Foi em 1822 na pedreira da Floresta de Tilgate, atual Formação Grinstead Clay (Valanginiano), que o paleontólogo Gideon Mantell encontrou os primeiros fósseis de Spinosauridae, curiosamente perto de onde sua esposa paleontóloga Mary Ann Mantell descobriu os primeiros elementos de *Iguanodon bernissartensis* Boulenger, 1881 (Buffetaut, 2010; Barker *et al.*, 2021). Ele encontrou dentes, os quais acreditava pertencerem a um crocodilomorfo, o que levou o paleontólogo Richard Owen a nomear o subgênero *Crocodylus* (*Suchosaurus*) *cultridens* Owen, 1841. Estes dentes foram ilustrados pela primeira vez por Georges Cuvier em 1824 (Buffetaut, 2010; Hone & Holtz, 2017).

Somente em 1912 novos fósseis foram encontrados, dessa vez na Formação Bahariya, Cenomaniano, do Deserto de Bahariya, no oeste do Egito, pelo colecionador de fósseis Richard Markgraf e pelo paleontólogo Ernst Stromer (Smith, *et al.* 2006; Hone & Holtz, 2017). Essa descoberta levou Stromer (1915) à nomeação do gênero e espécie *Spinosaurus aegyptiacus* Stromer, 1915 assim como a família Spinosauridae devido às características morfológicas do seu crânio e vértebras (Smith *et al.*, 2006; Hone & Holtz, 2017). Stromer (1915) menciona que antes desta descoberta, dentes encontrados durante a missão de colonização francesa Foureau-Lamy (entre 1898–1900) poderiam pertencer ao *S. aegyptiacus* (*apud* Buffetaut, 2010).

Infelizmente, o holótipo do *Spinosaurus* que se encontrava em Munique, Alemanha, foi destruído por um bombardeio durante a Segunda Guerra Mundial, o que restringiu o conhecimento e a pesquisa sobre a família recém descrita (Machado & Kellner, 2005; Smith *et al.*, 2006; Hone & Holtz, 2017). Apenas em 1986 um novo táxon, com material diagnóstico o suficiente, foi nomeado: *Baryonyx walkeri* Charig & Milner, 1986, dessa vez no Reino Unido, Formação Weald Clay (Barremiano) da Bacia Weald (Charig & Milner, 1986, 1997). Posteriormente, mais táxons e elementos indeterminados foram encontrados na África, América do Sul, Europa, Ásia e elementos que talvez pertençam a Spinosauridae na Austrália, Estados Unidos e Argentina (Kellner & Campos, 1996; Sereno *et al.*, 1998; Benton *et al.*, 2000; Buffetaut & Ouaja, 2002; Sues *et al.*, 2002; Yoshikazu *et al.*, 2003; Canudo *et al.*, 2004; Medeiros, 2006; Buffetaut, 2010, 2012; Buffetaut *et al.*, 2008; Bertin, 2010; Hone *et al.*, 2010; Barret *et al.*, 2011; Kellner *et al.*, 2011; Allain *et al.*, 2012; Medeiros *et al.*, 2014; Hendrickx *et al.*, 2016; Sales *et al.*, 2017; Candeiro *et al.*, 2017; Hone & Holtz, 2017, 2021).

Os Spinosauridae são caracterizados por possuírem crânios anteroposteriormente comprimidos e alongados, com narinas posicionadas posteriormente ou lateralmente; por apresentarem cristas craniais sagitais ou neurais; dentes com formato cônico ou subcônico, similar ao de crocodilomorfos, sendo que seis ou sete dos dentes pré-maxilares estão distribuídos em uma roseta terminal; mãos com garras grandes em formato de foice; vértebras dorsais, sacrais e caudais com espinhos neurais alongados que em algumas espécies formam uma apófise dorsal, vela ou corcova e tamanho corporal que varia de 7 a 15 metros (Bailey, 1997; Therrien & Henderson, 2007; Cuff & Rayfield, 2013; Candeiro *et al.*, 2018; Hone & Holtz, 2017; Lacerda *et al.*, 2022; Sereno *et al.*, 2022).

A última revisão bibliográfica foi feita por Candeiro *et al.* (2017) e, desde então, novos táxons foram nomeados, relações taxonômicas foram alteradas e novas discussões sobre a paleoecologia de Spinosauridae continuam surgindo (Ibrahim *et al.*, 2014, 2020; Malafaia *et al.*, 2019; Hone & Holtz, 2019; 2021; Barker *et al.*, 2021; Fabbri *et al.*, 2022; Sereno *et al.*, 2022).

Desse modo, nossos objetivos foram: sistematizar as informações sobre o estado da arte do grupo, do ponto de vista da taxonomia, paleobiogeografia e paleoecologia, assim como as revisões bibliográficas de Milner (2003), Machado & Kellner (2005), Bertin (2010), Hone & Holtz (2017) e Candeiro *et al.* (2017); compilar diagnoses atualizadas de todos os táxons atribuídos à família; revisar as hipóteses paleobiogeográficas; compilar diagnoses de alguns elementos indeterminados relevantes na literatura sobre o grupo e revisar as hipóteses paleoecológicas. Coincidentemente, desde o início dessa revisão houve um aumento de publicações acerca de Spinosauridae, três espécies novas e uma tribo foram nomeadas e novos elementos indeterminados foram descobertos ou revisados.

## MATERIAL E MÉTODOS

Este estudo bibliográfico seguiu os pressupostos da Revisão Bibliográfica Narrativa de Literatura: temática aberta, pois era necessário incluir o máximo de artigos sobre Spinosauridae; busca de fontes não pré-determinadas e específicas, o relevante eram as informações e não a fonte e seleção abrangente e arbitrária de estudos, pois o objetivo era incluir o máximo possível de trabalhos (Cordeiro *et al.*, 2007).

Os tópicos taxonomia, considerações paleobiogeográficas e considerações paleoecológicas foram escolhidos por estarem presentes nas revisões de Milner (2003), Machado & Kellner (2005), Bertin (2010), Hone & Holtz (2017) e Candeiro *et al.* (2017). Nesse sentido, foram escolhidos arbitrariamente um total de 108 trabalhos sobre Theropoda que mencionaram Spinosauridae e/ou algum dos seus táxons. Estes trabalhos datam de 1897 a novembro de 2022 e podem ser apreciados no material suplementar. Após a coleta eles foram compilados em ambiente Zotero para gerar citações e referências.

Em relação a taxonomia, os termos anatômicos mencionados foram padronizados em língua portuguesa e a nomenclatura da morfologia dos dentes segue Hendrickx *et al.* (2015). Quanto às considerações paleobiogeográficas e paleoecológicas, buscou-se apresentar diferentes hipóteses que foram elaboradas ao longo dos anos, das mais antigas às mais contemporâneas até a um ponto de consenso entre os autores.

Além disso, compilamos diagnoses atualizadas para os 20 táxons atribuídos à família utilizando a descrição original do material e revisões posteriores. Compilamos também as diagnoses de alguns elementos indeterminados que são relevantes em literatura. Finalmente, também apresentamos para os três tópicos uma discussão baseada nos resultados dos diferentes estudos apresentados quando ela for relevante.

Os trabalhos científicos foram encontrados por meio de busca ativa, no Google Acadêmico, utilizando-se como termos de busca o nome de cada uma das espécies descritas até o início de nossa revisão em fevereiro de 2021, mais o nome da família e da superfamília: “*Angaturama limai*”, “*Baryonyx walkeri*”, “*Camarillasaurus cirgugedae*”, “*Cristatusaurus lapparenti*”, “*Ichthyovenator laosensis*”, “*Irritator challengeri*”, “*Megalosauroida*”, “*Oxalaia quilombensis*”, “*Siamosaurus suteethorni*”, “*Sigilmassasaurus brevicollis*”, “*Spinosauridae*”, “*Spinosauroida*”, “*Spinosaurus aegyptiacus*”, “*Spinosaurus maroccanus*”, “*Suchosaurus cultridens*”, “*Suchomimus tenerensis*”, “*Torvosauroida*” e “*Vallibonavenatrix cani*”.

#### Abreviações institucionais (ordem alfabética)

BSP – *Bavarian State Collection of Paleontology*, Munique, Alemanha;  
 BNHM R9951 – *Natural History Museum of London*, Londres, Reino Unido;  
 BYU – *Brigham Young University Museum of Paleontology*, Provo, E.U.A.;  
 CMN – *Canadian Museum of Nature*, Ottawa, Canadá;  
 CPHNAMA – Centro de Pesquisa de História Natural e Arqueologia do Maranhão, São Luís, Brasil;  
 DMR – *Department of Mineral Resources*, Bangkok, Tailândia;  
 Endemas – *Ente para el Desarrollo de la Margen sur*, Río Negro, Argentina;  
 FSAC – *Faculté des Sciences Ain Chock*, Casablanca, Marrocos;  
 GINH – *Paleo-Vertebrate Collection of Gunma Museum of Natural History*, Tomioka, Japão;  
 IVPP – *Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology*, Beijing, China;  
 IWCMS – *Isle of Wight County Museum Service*, Ilha de Wight, Reino Unido;  
 KDC – *Paleo-Vertebrate Collection of Kanna Dinosaur Center*, Kanna, Tano, Gunma, Japão;  
 LPUFS – Laboratório de Paleontologia da Universidade Federal do Sergipe, São Cristóvão, Brasil;  
 MB.R. – *Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität*, Berlin, Alemanha;  
 MDS – *Dinosaur Museum*, Savannakhet, Laos;  
 MG324 – *Museu Geológico*, Lisboa, Portugal;  
 ML – *Museum of Lourinhã*, Lourinhã, Portugal;  
 MN – *Museu Nacional*, Rio de Janeiro, Brasil;  
 MNHN – *Muséum National d’Histoire Naturelle*, Paris, França;  
 MNN – *Musée National du Niger*, Niamey, Níger;  
 MSNM – *Museo Civico di Storia Naturale di Milano*, Milão, Itália;  
 MO – *Musée de l’île d’Oléron*, Saint-Pierre-d’Oléron, França;  
 MPG – *Museo Paleontológico de la Galve*, Teruel, Espanha;  
 MSMCa – *Museo Paleontológico Juan Cano Forner*, Sant Mateu, Espanha;  
 NHMUK – *Natural History Museum*, Londres, Inglaterra;  
 NMV – *Museum Victoria*, Melbourne, Austrália;  
 PM – *Phu Wiang fossil research center and Dinosaur Museum*, Phu Wiang, Tailândia;

ROM – *Royal Ontario Museum*, Toronto, Canadá;  
 SM – *Sirindhorn Museum, Department of Mineral Resources*, Kalasin, Tailândia;  
 SMNS – *Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart*, Stuttgart, Alemanha;  
 UFMA – Universidade Federal do Maranhão, São Luís, Brasil;  
 USP – Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil;  
 WDC – *Wyoming Dinosaur Center*, Thermopolis, E.UA.;  
 XMDFEC – *Xixia Museum of Dinosaur Fossil Eggs of China*, Xixia, China.

## RESULTADOS E DISCUSSÃO

### Sistemática Paleontológica

DINOSAURIA Owen, 1842  
 SAURISCHIA Seely, 1888  
 THEROPODA Marsh, 1881  
 TETANURAE Gauthier, 1986  
 CARNOSAURIA von Huene, 1920 *sensu* Rauhut & Pol, 2019  
 SPINOSAUROIDEA Sereno *et al.*, 1998 *sensu* Sereno *et al.*, 2022  
 MEGALOSAURIA Bonaparte, 1850 *sensu* Carrano *et al.*, 2012  
 SPINOSAURIDAE Stromer, 1915

Spinosauridae (Figura 1) pode ser definido como o clado mais inclusivo que contém o terópode *Spinosaurus aegyptiacus*, mas não os terópodes *Torvosaurus tanneri* Galton & Jensen, 1979, *Allosaurus fragilis* Marsh, 1877 e *Passer domesticus* Linnaeus, 1758 ou também como a família que inclui todos os terópodes que são mais filogeneticamente próximos do *Spinosaurus aegyptiacus* do que do *Megalosaurus bucklandii* Mantell, 1827 ou do *Allosaurus fragilis* (Sereno *et al.*, 1998; Holtz *et al.*, 2004; Rauhut & Pol, 2019; Mateus & Estraviz-López, 2022).

Em Theropoda, Spinosauridae pertence ao clado Tetanurae Gauthier, 1986, o mais diverso clado de terópodes, que compreende as aves modernas (dinossauros avianos) e todos os terópodes não-avianos que são mais próximos das aves do que dos dinossauros terópodes do clado Ceratosauria Marsh, 1884 (Gauthier, 1986; Carrano *et al.*, 2012). De acordo com as análises de Rauhut & Pol (2019), Tetanurae pode ser dividida em dois subclados: Coelurosauria von Huene, 1914 e Carnosauria Marsh, 1884, sendo a última composta por Megalosauroidea Huxley, 1889 e Allosauroidea Marsh, 1877.

Características como vértebras dorsais com espinhos neurais alongados, o formato do ramo jugal do pós-orbital e o processo hiposfeno nas vértebras dorsais tornam Spinosauridae o grupo irmão da família Megalosauridae Mantell, 1827 (Charig & Milner, 1986; Rauhut, 2003; Benson, 2010; Allain *et al.*, 2012; Carrano *et al.*, 2012; Hone & Holtz, 2017). Em várias análises, elas compõem a superfamília Megalosauroidea, cujo sinônimo são Spinosauroidea Sereno *et al.*, 1998 e Torvosauroida Nopcsa, 1915 (Carrano *et al.*, 2012; Hone & Holtz, 2017; Rauhut & Pol, 2019; Barker *et al.*, 2021; Sereno *et al.* 2022). Ainda em Megalosauroidea, Carrano *et al.* (2012) redefiniram o termo Megalosauria Bonaparte, 1850 *sensu* Carrano *et al.* como o nó que apresenta *Megalosaurus*, *Spinosaurus*, seu ancestral comum e todos seus descendentes.

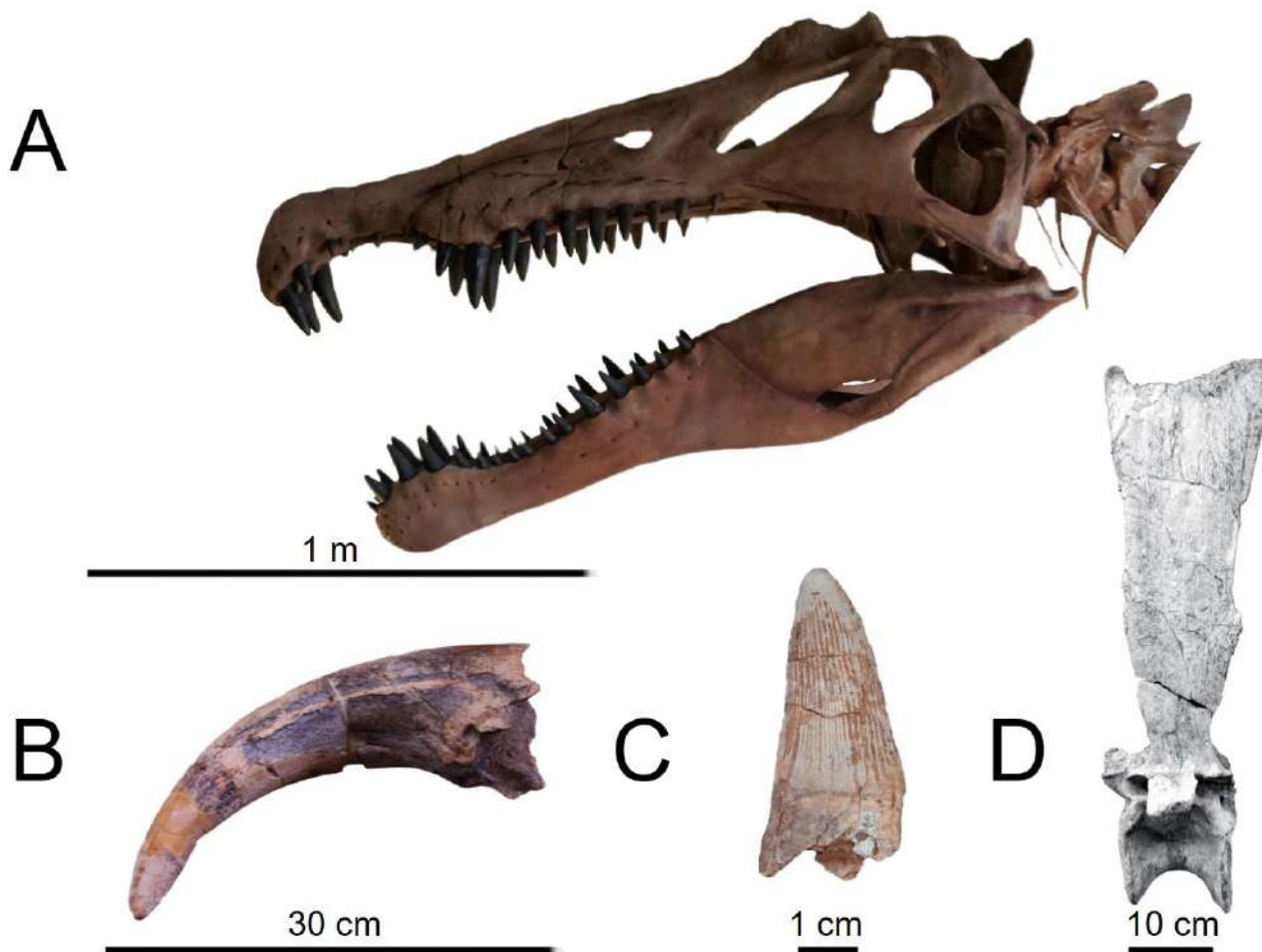
Assim sendo, a divergência evolutiva entre as duas famílias possivelmente deve ter ocorrido há aproximadamente 180 milhões de anos, no Jurássico Inferior, o que requer uma linhagem fantasma de pelo menos 36 milhões de anos antes da irradiação do Cretáceo Inferior dos espinossaurídeos (Hone & Holtz, 2017; Rauhut & Pol, 2019; Barker *et al.*, 2021). As análises de Rauhut & Pol (2019) concluem que Spinosauridae foram membros basais de Carnosauria.

A monofilia da família Spinosauridae é suportada pelas seguintes características (Figura 2) (*sensu* Holtz *et al.*, 2004; Benson, 2010; Carrano *et al.*, 2012; Evers *et al.* 2015, Hone & Holtz, 2017): maxilares alongados; presença de roseta pré-maxilar; narinas externas posicionadas posteriormente e lateralmente em relação a fileira de dentes pré-maxilares; estrias nas coroas dentárias em seção transversal; a carena anterior está posicionada na base da coroa dos dentes maxilares e dentários; os espinhos neurais das vértebras dorsais são alongadas com até o dobro de altura do centro vertebral; presença



**Figura 1.** Dinossauros espinossaurídeos em escala com o paleontólogo Ernst Stromer (1,80 m). **A**, *Spinosaurus aegyptiacus*; **B**, *Oxalaia quilombensis*; **C**, *Iberospinus nataroi*; **D**, *Sigilmassasaurus brevicolis*; **E**, *Vallibonavenatrix cani*; **F**, *Ichthyovenator laosensis*; **G**, *Baryonyx walkeri*; **H**, *Cristatusaurus lapparenti*; **I**, *Irritator challengeri*; **J**, *Suchomimus tenerensis*; **K**, *Siamosaurus suteethorni*; **L**, *Ceratosuchops inferodios*; **M**, *Riparovenator milnerae*. Ilustração por Alex Vieira modificada e utilizada sob a licença CC BY-SA 4.0.

**Figure 1.** Spinosaurid dinosaurs in scale with paleontologist Ernst Stromer (1,80 m). **A**, *Spinosaurus aegyptiacus*; **B**, *Oxalaia quilombensis*; **C**, *Iberospinus nataroi*; **D**, *Sigilmassasaurus brevicolis*; **E**, *Vallibonavenatrix cani*; **F**, *Ichthyovenator laosensis*; **G**, *Baryonyx walkeri*; **H**, *Cristatusaurus lapparenti*; **I**, *Irritator challengeri*; **J**, *Suchomimus tenerensis*; **K**, *Siamosaurus suteethorni*; **L**, *Ceratosuchops inferodios*; **M**, *Riparovenator milnerae*. Illustration by Alex Vieira modified and utilized under the CC BY-SA 4.0 license.



**Figura 2.** As principais características de Spinosauridae: **A**, reconstrução do crânio de *Spinosaurus aegyptiacus* exemplificando as especializações da família: rostró alongado e lateralmente comprimido, roseta pré-maxilar, narinas posteriormente posicionadas e a crista neural; reconstrução baseada em Ibrahim *et al.* (2020), que considerou o dentário do holótipo, o rostró do espécime, aqui referido como Spinosaurinae indeterminado, MSNM V4047, e fragmentos do crânio do neótipo e do crânio parcial do holótipo de *Irritator challengeri*; **B**, primeiro dígito manual aumentado com forma de foice referido a *Cristatusaurus lapparenti*; **C**, dentição cônica, representada pelo morfotipo tailandês II de Spinosaurinae da Formação Khok Kruat; **D**, a vértebra dorsal D6 do holótipo do *Ichthyovenator laosensis* com espinho neural alongado. **A** fotografada por Mario Massone modificada e utilizada sob a licença CC BY 3.0, **B** fotografada por Funk Monk modificada e utilizada sob a licença CC BY 3.0, **C** e **D** extraídas e modificadas de Manikoon *et al.* (2022) e Hone & Holtz (2017). Escalas: **A** = 1 m; **B** = 30 cm; **C** = 1 cm; **D** = 10 cm.

**Figure 2.** The main characteristics of Spinosauridae: **A**, Skull reconstruction of *Spinosaurus aegyptiacus* exemplifying the family's specializations: elongate and laterally compressed rostrum, premaxillary rosette, posteriorly positioned external nares and the neural crest; reconstruction based on Ibrahim *et al.* (2020), which considered the holotype's dentary, the MSNM V4047 specimen rostrum, here referred as Spinosaurinae indet., fragments of the neotype's skull and the partial skull from the *Irritator challengeri* holotype; **B**, scythe-shaped enlarged first manual digit referred to *Cristatusaurus lapparenti*; **C**, conical dentition, represented by tai morphotype II of Spinosaurinae from Khok Kruat Formation; **D**, the D6 dorsal vertebra of the *Ichthyovenator laosensis* holotype, with an elongated neural spine. **A** was photographed by Mario Massone modified and utilized under the CC BY 3.0 license, **B** was photographed by Funk Monk modified and utilized under the CC BY 3.0 license, **C** and **D** were extracted and modified from Manikoon *et al.* (2022) and Hone & Holtz (2017). Scale bars: **A** = 1 m; **B** = 30 cm; **C** = 1 cm; **D** = 10 cm.

de quilha ventral nas vértebras cervicais posteriores e dorsais anteriores; e pneumaticidade na base dos espinhos neurais das vértebras dorsais mediais e posteriores.

A subordem Spinosauria Olshevsky 1991 foi a primeira tentativa de interpretar a filogenia do grupo (Olshevsky, 1991). Olshevsky (1991) a definiu como a subordem que abrigava as famílias Baryonychidae Charig & Milner, 1986, que abrigava *Baryonyx* o qual Charig & Milner não consideravam aparentado a *Spinosaurus*, e Spinosauridae com *Spinosaurus aegyptiacus*, *Siamosaurus suteethorni* Buffetaut & Ingavat, 1986 e material indeterminado que seria designado mais tarde

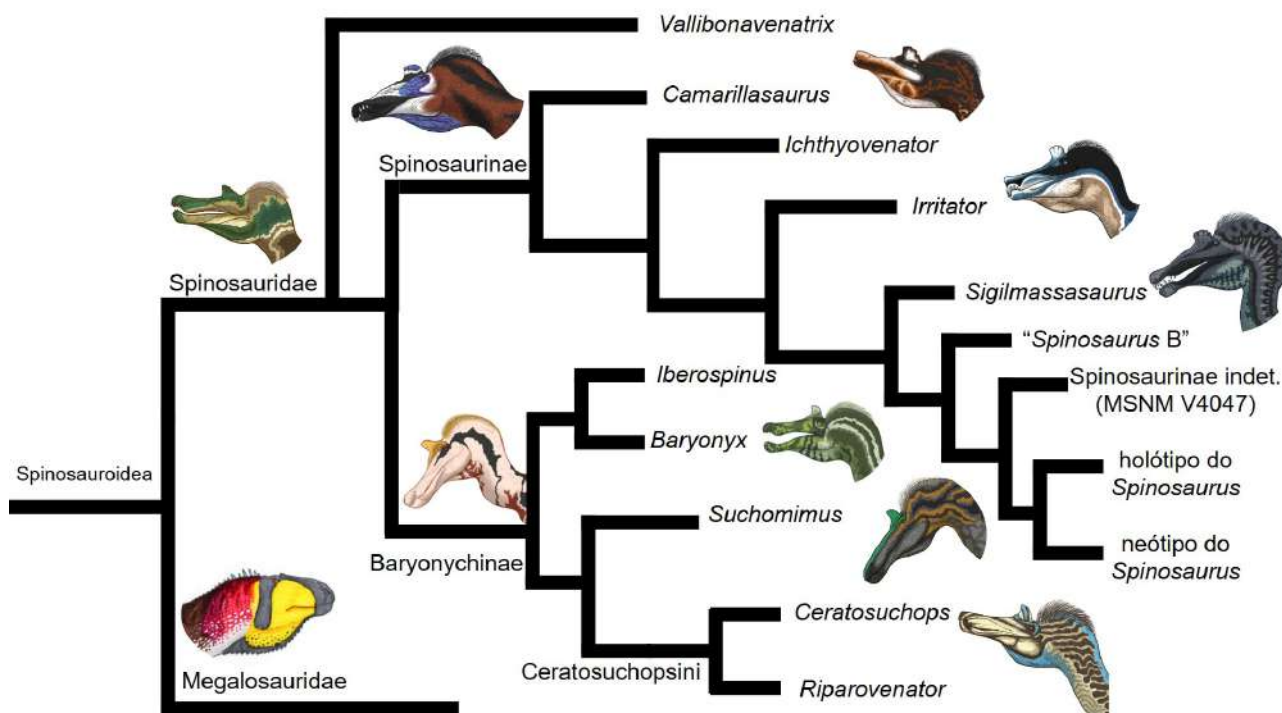
como *Spinosaurus marrocanus* Russel, 1996 e *Cristatusaurus lapparenti* Taquet & Russel, 1998. Não encontramos outra menção a Spinosauria fora de Olshevsky (1991).

Sereno et al. (1998) dividiram Spinosauridae em duas subfamílias: Spinosaurinae e Baryonychinae (Figura 3). Spinosaurinae pode ser definida como a subfamília que contém os espinossaurídeos mais próximos filogeneticamente do *Spinosaurus aegyptiacus* do que do *Baryonyx walkeri*. Seus membros possuem dentes sem serrilhas e com curvatura reduzida ou retos, o primeiro dente pré-maxilar é pequeno e há maior espaçamento entre os dentes maxilares e dentários do que os Baryonychinae e seu sulco parodontal é mais reto em comparação com o sulco mais sinusoidal/ondulado de Spinosaurinae e suas vértebras dorsais e sacrais, caudais em alguns casos, apresentam uma vela de tamanho variável (Sereno et al., 1998, 2022; Holtz et al., 2004; Benson, 2010; Hone & Holtz, 2017).

Arden et al. (2019) propuseram a criação da tribo Spinosaurini dentro de Spinosaurinae, a qual foi definida como a tribo que contém todos os espinossaurídeos mais próximos filogeneticamente de *Spinosaurus aegyptiacus* do que de *Irritator challengerii* Martill et al., 1996 e de *Oxalaia quilombensis* Kellner et al., 2011. Tal divisão não é mencionada desde 2019 e pode ser inválida, pois abriga *Spinosaurus aegyptiacus* e *Sigilmassasaurus brevicollis* Russel, 1996, que para alguns autores como Smyth et al. (2020) representam a mesma espécie.

Baryonychinae pode ser definida como a subfamília que contém todos os espinossaurídeos mais próximos filogeneticamente do *Baryonyx walkeri* do que do *Spinosaurus aegyptiacus*, seus membros apresentam dentes menores quando comparados aos de membros de Spinosaurinae e em maior quantidade posteriores à roseta terminal, sutura entre o nasal e o pré-maxilar com formato de “V”, as vértebras dorsais anteriores apresentam quilhas bem marcadas e os processos transversos das vértebras dorsais posteriores possuem uma lâmina centro-diapofiseal acessória (Sereno et al., 1998; Holtz et al., 2004; Benson, 2010; Hone & Holtz, 2017).

Barker et al. (2021), através de suas análises filogenéticas de larga escala, observaram que novos táxons do Barremiano da Bacia de Wessex são mais próximos do *Suchomimus tenerensis* Sereno et al., 1998 do Aptiano do Níger do que do



**Figura 3.** Cladograma simplificado de Spinosauridae, modificado de Barker et al. (2021). Ilustrações do *Vallibonavenatrix*, *Spinosaurus*, *Irritator*, *Sigilmassasaurus*, *Baryonyx*, *Iberospinus*, *Suchomimus* e *Riparovenator* por Alex Vieira modificadas e utilizadas sob a licença CC BY-SA 4.0. Ilustração do *Megalosaurus* por Federico Bezan modificada e utilizada sob a licença CC BY-SA 4.0. Ilustrações não estão em escala.

**Figure 3.** Simplified Spinosauridae cladogram, modified from Barker et al. (2021). *Vallibonavenatrix*, *Spinosaurus*, *Irritator*, *Sigilmassasaurus*, *Baryonyx*, *Iberospinus*, *Suchomimus* and *Riparovenator* illustrations by Alex Vieira modified and utilized under the CC BY-SA 4.0 license. *Megalosaurus* illustration by Federico Bezan modified and utilized under the CC BY-SA 4.0 license.

*Baryonyx*, portanto, nomearam a tribo Ceratosuchopsini Barker *et al.*, 2021, que foi definida como o grupo mais inclusivo baseado em ramos terminais de Spinosauridae, que contém *Ceratosuchops inferodios* Barker, *et al.*, 2021, mas não o *Baryonyx walkeri* e o *Spinosaurus aegyptiacus*. Esse clado inclui *Ceratosuchops*, *Riparovenator milnerae* Barker, *et al.*, 2021 e o *Suchomimus* (Barker *et al.*, 2021).

As características diagnósticas de Ceratosuchopsini são: a faceta pós-orbitária do osso frontal dorso-ventralmente espessa com altura maior que 40% do que seu comprimento; a mesma faceta é escavada por uma fenda longitudinal profunda; a fossa supratemporal possui margens anteriores bem definidas e fortemente curvas; a superfície occipital do basisfenóide apresenta cicatrizes ovais colaterais escavadas (Barker *et al.*, 2021). Barker *et al.* (2021) mencionam que, no momento, não se sabe o quanto essas características são influenciadas pela ontogenia e como características não incluídas na diagnose podem unir ainda mais este clado e, para isso, fósseis mais completos são necessários.

A dicotomia das subfamílias foi suportada por Barker *et al.* (2021), apesar dela não ser tão forte como se pensava. De fato, análises de Evers *et al.* (2015) recuperaram uma politomia e as de Sales & Schultz (2017) resultaram em Baryonychinae parafilética em relação a Spinosaurinae. Esses resultados podem ser explicados pelo fato de as amostras serem muito incompletas: há pouco material pós-craniano e pouca sobreposição de material craniano, o que não permite que as análises resolvam as relações internas da família (Evers *et al.*, 2015; Sales *et al.*, 2017; Sales & Schultz, 2017; Barker *et al.*, 2021).

Para Sales *et al.* (2017), é possível que as relações de Spinosaurinae e Baryonychinae talvez não possam ser resolvidas por dicotomia, pois os Baryonychinae poderiam ser grupos externos sucessivos de Spinosaurinae. Tal hipótese tem como base as politomias encontradas nas análises de Sales & Schultz (2017) e Evers *et al.* (2015) e a presença de um dente isolado de Spinosaurinae do Barrisiano no Brasil, mais antigo que qualquer Baryonychinae. Outro fator que poderia corroborá-la seria a distribuição de Baryonychinae, que é menor em comparação a Spinosaurinae, com a maioria das espécies limitadas ao Barremiano do Supergrupo Wealden (Barker *et al.*, 2021).

A seguir listamos todos os 20 táxons nomeados e atribuídos a Spinosauridae (Tabela 1), juntamente com descrições revisadas do material correspondente aos seus respectivos holótipos e discussões sobre sua posição taxonômica. Eles estão listados na seguinte ordem: espinossaurídeos com posição interna incerta em Spinosauridae, dependendo do tipo de análise filogenética; Spinosaurinae; Baryonychinae; Ceratosuchopsini, e *lapsus calami*.

Dos 20 táxons, seis podem ser consideradas como *nomina dubia* (*Ostafrikasaurus crassiserratus*, *Suchosaurus girardi*, *Spinosaurus maroccanus*, *Siamosaurus suteethorni*, *Sinopliosaurus fusuiensis*, *Suchosaurus cultridens*) devido à falta de elementos diagnósticos e/ou autapomorfias. Destas, três foram consideradas como *incertae sedis* (*Ostafrikasaurus crassiserratus*, *Suchosaurus girardi*, *Suchosaurus cultridens*), pelos mesmos motivos e pela possibilidade de representarem indivíduos de outros táxons já estabelecidos dentro Spinosauridae e por um destes (*Ostafrikasaurus crassiserratus*) possivelmente ser um membro de Ceratosauria.

#### **Theropoda incertae sedis - *Ostafrikasaurus crassiserratus* Buffetaut, 2012**

Originário das expedições de 1909-1912 para a Formação Tendaguru Beds na Bacia de Mandawa do Titoniano do Jurássico na Tanzânia (Buffetaut, 2012). O seu holótipo MB.R.1084 consiste em dois dentes moderadamente comprimidos lábio-lingualmente, como visto em espinossaurídeos do Cretáceo; o esmalte é enrugado e apresenta estrias mais numerosas e pronunciadas na face lingual do que na face labial; as carenas anterior e posterior são serrilhadas, com denticulos relativamente grandes se comparadas com os espinossaurídeos do Cretáceo, possuem de 2 a 4 denticulos por milímetro (Buffetaut, 2012; Hone & Holtz, 2017).

Esses e outros dentes foram originalmente designados por Janensch (1920, 1925) ao gênero *Labrosaurus* Marsh, 1879 como uma nova espécie: *Labrosaurus stehowi* por causa da ornamentação do esmalte similar ao do *Labrosaurus sulcatus*, hoje um sinônimo de *Ceratosaurus* (Madsen & Welles, 2000; Buffetaut *et al.*, 2012). Autores posteriores consideraram o holótipo do *Ostafrikasaurus* como sendo morfologicamente similar aos dentes mesiais do gênero *Ceratosaurus* e dos morfotipos similares a *Ceratosaurus* encontrados na mesma formação (Rauhut, 2011; Hendrickx *et al.*, 2019; Soto *et al.*, 2020).

Soto *et al.* (2020) sugerem que as diferenças entre eles são resultado de variação entre indivíduos e as rugas e estrias do esmalte são análogas com a do Noasauridae Bonaparte & Powell, 1980 *Masiakasaurus knopfleri* Sampson *et al.*, 2001



**Tabela 1.** Contexto taxonômico e geológico dos holótipos de Spinosauridae mencionados em nossa revisão, apresentados na mesma ordem em que se encontram no texto.

**Table 1.** Taxonomic and geological context of the Spinosauridae holotypes mentioned in our review, presented in the same order as they are shown in the text.

Táxon	Filiação	Bacia ou grupo	Formação	Idade	País	Referência
<i>Ostafrikasaurus crassiserratus</i>	Theropoda <i>incertae sedis</i>	Bacia Mandawa	Tendaguru Beds	Titoniano	Tanzânia	Buffetaut et al., 2012
<i>Vallibonavenatrix cani</i>	Spinosauridae	Bacia Maestrazgo	Arcillas de Morella	Barremiano	Espanha	Malafaia et al., 2019; Mateus & Estraviz-Lopes, 2022
<i>Iberospinus natarioi</i>	Spinosauridae	Bacia Lusitana	Papo Seco	Barremiano	Portugal	Mateus & Estraviz-López, 2022
<i>Suchosaurus girardi</i>	<i>nomen dubium</i> e Spinosauridae <i>incertae sedis</i> pode ou não ser a mesma espécie que <i>Iberospinus natarioi</i>	Bacia Lusitana	Papo Seco	Barremiano	Portugal	Sauvage, 1897; Mateus et al., 2011; Mateus & Estraviz-Lopes, 2022
<i>Cristatusaurus lapparenti</i>	Spinosauridae	Grupo Tegama	Elrhaz	Aptiano	Níger	Taquet & Russel, 1998; Hendrickx et al., 2016; Lacerda et al., 2022
<i>Spinosaurus aegyptiacus</i> (holótipo)	Spinosaurinae	Bacia Abu Gharadig	Bahariya	Cenomaniano	Egito	Stromer, 1915
“ <i>Spinosaurus</i> B”	Spinosaurinae possivelmente uma composição de indivíduos	Bacia Abu Gharadig	Bahariya	Cenomaniano	Egito	Stromer, 1915; Evers et al., 2015; Smyth et al., 2020
<i>Spinosaurus aegyptiacus</i> (neótipo)	Spinosaurinae	Supergrupo Hamadiano	Grupo Kem Kem	Cenomaniano	Marrocos	Ibrahim et al., 2014, 2020
<i>Spinosaurus maroccanus</i>	<i>nomen dubium</i> sinônimo de <i>Sigilmassasaurus</i>	Supergrupo Hamadiano	Grupo Kem Kem	Albiano	Marrocos	Russel, 1996; Evers et al., 2015

Tabela 1. Cont.

Táxon	Filiação	Bacia ou grupo	Formação	Idade	País	Referência
<i>Sigilmassasaurus brevicollis</i>	Spinosaurinae, um possível sinônimo de <i>Spinosaurus aegyptiacus</i> para alguns autores	Supergrupo Hamadiano	Grupo Kem Kem	Cenomaniano	Marrocos	Russel, 1996; Evers <i>et al.</i> , 2015; Arden <i>et al.</i> , 2019 Smyth <i>et al.</i> , 2020
<i>Oxalaia quilombensis</i>	Spinosaurinae	Bacia de São Luís	Alcântara	Cenomaniano	Brasil	Kellner <i>et al.</i> , 2011; Smyth <i>et al.</i> , 2020; Isasmendi <i>et al.</i> , 2022; Lacerda <i>et al.</i> , 2022;
<i>Irritator challengeri</i>	Spinosaurinae	Bacia do Araripe	Romualdo	Albiano	Brasil	Kellner & Campos, 1996; Sales & Schultz. 2017
<i>Angaturama limai</i>	Spinosaurinae	Bacia do Araripe	Romualdo	Albiano	Brasil	Kellner & Campos, 1996; Sales & Schultz. 2017
<i>Ichthyovenator laosensis</i>	Spinosaurinae	Bacia de Savannakhet	Grès supérieurs	Aptiano	Laos	Allain <i>et al.</i> , 2012
<i>Camarillasaurus cirugidae</i>	Spinosaurinae	Bacia de Galve	Camarillas	Barremiano	Espanha	Sánchez-Hernandez & Benton, 2014; Barker <i>et al.</i> , 2021
<i>Siamosaurus suteethorni</i>	<i>nomen dubium</i> atribuível a Spinosaurinae	Grupo Khorat	Sao Khua	Barremiano a Aptiano	Tailândia	Buffetaut & Ingavat, 1986
<i>Sinopliosaurus fusuiensis</i>	<i>nomen dubium</i> atribuível a Spinosaurinae	Bacia de Napai	Xinlong	Hauteriviano a Barremiano	China	Buffetaut <i>et al.</i> , 2008
<i>Baryonyx walkeri</i>	Baryonychinae	Supergrupo de Welden	Welden Clay	Barremiano	Inglaterra	Charig & Milner, 1986

Tabela 1. Cont.

Táxon	Filiação	Bacia ou grupo	Formação	Idade	País	Referência
<i>Suchosaurus cultridens</i>	<i>nomen dubium</i> e Baryonychinae <i>incertae sedis</i>	Grupo Wealden	Grinstead Clay Formation	Valanginiano	Inglaterra	Mateus et al., 2011; Barker et al., 2021
<i>Suchomimus tenerensis</i>	Ceratosuchopsini	Grupo Tegama	Elrhaz	Aptiano	Níger	Sereno et al., 1998; Barker et al., 2021
<i>Ceratosuchops inferodios</i>	Ceratosuchopsini	Supergrupo de Wealden	Wessex	Barremiano	Inglaterra	Barker et al., 2021
<i>Riparovenator milnerae</i>	Ceratosuchopsini	Supergrupo de Wealden	Wessex	Barremiano	Inglaterra	Barker et al., 2021

e menciona o fato do *Ostafrikasaurus* estar próximo estratigraficamente dos dentes similares aos de *Ceratosaurus*, ou seja, *Ostafrikasaurus* pode ser considerado um membro de Ceratosauria. Além disso, os dentes do *Ostafrikasaurus* e de outro suposto espinossaurídeo do Níger não possuem estrias que se dobram junto com a carena, característica exclusiva de Spinosauridae (Hendrickx et al., 2019; Soto et al., 2020).

Nós concordamos com Soto et al. (2020) e Smyth et al. (2020), ao considerar o *Ostafrikasaurus* como *nomen dubium* e um possível membro de Ceratosauria ao invés de Spinosauridae e sugerimos que até que mais material diagnóstico seja descoberto, ele é melhor referido como Therapoda *incertae sedis*.

#### ***Vallibonavenatrix cani* Malafaia et al., 2019**

Este táxon da Península Ibérica, desta vez encontrado na Formação Arcillas de Morella, Barremiano Superior da Bacia de Maestrazgo em Vallibona, Espanha. Seu esqueleto parcial, é composto por elementos com as seguintes identificações MSMCa-12; MSMCa-10-11, 18, 20, 24, 53; MSMCa-6; MSMCa-9, 13-15, 22-23; MSMCa-4; MSMCa-5; MSMCa-1; MSMCa-3 e MSMCa-55. Ele foi diagnosticado como um espinossaurídeo de tamanho médio conforme as seguintes autapomorfias: espinhos neurais das vértebras dorsais de altura moderada em relação à altura do centro; a presença de fossas do pleurocelo profundas e forames pneumáticos nas vértebras sacrais; um ílio fortemente pneumático com grandes câmaras internas; presença de uma plataforma larga e plana na superfície ventromedial da lâmina pós-acetabular do ílio, que é limitada dorsalmente por um sulco profundo; e forte torção ventral da diáfise do ísquio (Malafaia et al., 2019).

A sua posição dentro de Spinosauridae é incerta, *Vallibonavenatrix* foi originalmente recuperado como um Spinosaurinae em Malafaia et al. (2019), enquanto em análises de Barker et al. (2021), ele foi recuperado como um espinossaurídeo basal fora das duas subfamílias, e também como um Baryonychinae basal, dependendo do tipo de análise. Já em Mateus & Estraviz-López (2022) e Barker et al. (2022) a sua presença nas análises gera uma politomia, enquanto em Sereno et al. (2022) ele é recuperado como um Spinosaurinae novamente.

#### ***Iberospinus natarioi* Mateus & Estraviz-López, 2022**

Este novo gênero foi descrito com base em elementos originalmente atribuídos ao gênero *Baryonyx* e novos elementos do mesmo indivíduo que foram encontrados na Formação Papo Seco em Portugal (Mateus & Estraviz-López, 2022). O holótipo foi descoberto nos mesmos níveis estratigráficos nos quais o holótipo do *Suchosaurus girardi* Sauvage, 1897 foi descoberto em 1897 (Sauvage, 1897). Seu holótipo ML 1190 consiste em um dentário, dentes isolados, escápula,

costelas, vértebras dorsais, arcos neurais, diáfise púbica, 15 vértebras caudais, calcâneo e um ungueal do pé (Mateus & Estraviz-López, 2022).

Ele pode ser diagnosticado como um espinossaurídeo por causa do dentário com apenas um forame no sulco meckeliano; a borda ventral do dentário é reta e não voltada para cima; há presença de lâminas na depressão pleurocéllica das vértebras caudais mediais para distais; a borda anterior da escápula é reta com o processo acrómio não saliente; escápula com crista acromial reduzida; na escápula o contato com o coracóide ocupa toda a sua superfície ventral; o avental púbico é espesso em quase todo o comprimento da diáfise do púbis; e a presença de uma eminência em forma de montículo na parte proximal da lateral do púbis (Mateus & Estraviz-López, 2022).

A posição de *Iberospinus* ainda é incerta dentro Spinosauridae, pois dependendo da quantia de táxons utilizados na análise ele pode resultar como irmão do ramo formado por *Baryonyx* e *Suchomimus*, ficar agrupado com Spinosaurinae ou resultar em uma politomia de Spinosauridae, mais elementos são necessários para esclarecer sua posição, apesar de seu holótipo ser mais completo do que o de outros espinossaurídeos (Arden *et al.*, 2019; Barker *et al.*, 2021, 2022; Mateus & Estraviz-López, 2022).

#### ***Incertae sedis - Suchosaurus girardi* Sauvage, 1897**

O holótipo do *Suchosaurus girardi* consiste em dois fragmentos maxilares com dentes e um dente isolado, espécime MG324, que foram recuperados da Formação Boca do Chapim da Bacia Lusitana (Malafaia *et al.*, 2013). Sauvage (1897) descreveu as seguintes características para os dentes: lateralmente comprimidos; serrilhas com cerca de sete denticulos, os quais variam de tamanho, por milímetro; raízes dentais longas, pelo menos 1,5 vezes mais longas que o comprimento da coroa; esmalte micro-enrugado com oito estrias no lado lingual e quatro estrias fracas no lado labial; a seção transversal é sub-circular (Mateus *et al.*, 2011). Essas características são sinapomórficas e diagnósticas de Baryonychinae, o que confirmam que *Suchosaurus girardi* pertence a este clado (Buffetaut *et al.*, 2008; Mateus *et al.*, 2011; Malafaia *et al.*, 2013).

Este holótipo difere dos dentes do *Baryonyx* por causa da presença de estrias nos dois lados da coroa, enquanto o *Baryonyx* tem superfícies labiais lisas (Charig & Milner, 1986; Buffetaut, 2007; Mateus *et al.*, 2011). Tal característica juntamente com as rugas ao longo do esmalte tornam este holótipo similar a *Ostafrikasaurus*, apesar do último ter rugas menos desenvolvidas, o que pode indicar uma homoplasia entre Spinosauridae e Ceratosauria e não necessariamente parentesco (Rauhut, 2011; Malafaia *et al.*, 2013).

*Suchosaurus girardi* é um *nomen dubium* devido à falta de autapomorfias que o distingam de outros espinossaurídeos e a falta de elementos que não sejam dentes (Mateus *et al.*, 2011; Smyth *et al.*, 2020). Considerando que *Suchosaurus girardi* e *Iberospinus* foram encontrados nos mesmos níveis estratigráficos da mesma formação geológica é possível que os seus holótipos representam diferentes indivíduos da mesma espécie: *Iberospinus natarioi*, espécie válida por possuir autapomorfias e elementos fósseis corporais diagnósticos o suficiente ou representem dois gêneros diferentes, como ocorre em outras formações (Sauvage, 1897; Evers *et al.*, 2015; Aureliano *et al.*, 2018; Barker *et al.*, 2021; Samathi *et al.*, 2021; Mateus & Estraviz-López, 2022). Como ambas as possibilidades existem e não há autapomorfias que o distingam de outros espinossaurídeos, sugerimos que o *Suchosaurus girardi* é melhor referido como Spinosauridae *incertae sedis*.

#### ***Cristatusaurus lapparenti* Taquet & Russell, 1998**

O *Cristatusaurus* é proveniente da Formação Elrhaz do Aptiano, na mesma unidade estratigráfica do *Suchomimus* (Taquet & Russell, 1998; Sereno *et al.*, 1998; Carrano *et al.*, 2012). O seu holótipo MNHN GDF 366 foi originalmente comparado com o rosto atribuído a *Spinosaurus marrocanus* e foi readiagnosticado como: espinossaurídeo com um palato secundário muito convexo que se estende para baixo da linha dos dentes pré-maxilares, o que o difere de *Baryonyx* e *Suchomimus*; o alvéolo dental pré-maxilar é posicionado mais anteriormente no rosto; o quarto alvéolo dental é levemente maior e mais espaçado do terceiro alvéolo pré-maxilar; a borda do terceiro alvéolo dental pré-maxilar é um pouco mais ventralmente posicionada do que a do *Suchomimus*; a região posterodorsal da pré-maxila do *Cristatusaurus* é um pouco menos expandida, com uma crista sagital menos proeminente (Sales & Schultz, 2017; Lacerda *et al.*, 2022). Porém é possível que as diferenças observadas entre *Suchomimus* e *Cristatusaurus* podem ser resultado de variação ontogenética ou intraespecífica (Hendrickx *et al.* 2016; Lacerda *et al.*, 2022).

Considerando que o *Cristatusaurus* e o *Suchomimus* provêm da mesma formação geológica e do mesmo nível estratigráfico é possível inferir que eles representam o mesmo táxon, o que levou o primeiro a ser considerado como *nomen dubium* e até como um sinônimo júnior de *Baryonyx*, o que não faz sentido considerando que *Suchomimus* está mais perto geograficamente de *Cristatusaurus* (Serenó et al., 1998).

Contudo, em nenhuma das análises de Sales & Schultz (2017) estes ficaram agrupados em ramos irmãos e as análises de Lacerda et al. (2022) recuperaram *Cristatusaurus* como um membro basal de Spinosauridae fora das duas subfamílias. Se este for o caso, temos um caso de simpatria de Spinosauridae assim como no Supergrupo Wealden e a Península Ibérica (Hendrickx et al., 2016; Barker et al., 2021; Mateus & Estraviz-López, 2022).

Como não há amostras suficientes de ambos os crânios, não é possível saber até onde as diferenças observadas seriam variação individual, por isso concordamos que *Cristatusaurus* e *Suchomimus* são espinossaurídeos diferentes (Sales & Schultz, 2017; Lacerda et al., 2021). Se novos elementos comprovarem que eles representam o mesmo táxon, o nome *Cristatusaurus* teria prioridade por ter sido publicado primeiro ou seria considerado um sinônimo sênior de *Suchomimus* (Hendrickx et al., 2016).

### Spinosaurinae

DINOSAURIA Owen, 1842  
SAURISCHIA Seely, 1888  
THEROPODA Marsh, 1881  
TETANURAE Gauthier, 1986  
CARNOSAURIA von Huene, 1920 *sensu* Rauhut & Pol, 2019  
SPINOSAUROIDEA Sereno et al., 1998 *sensu* Sereno et al., 2022  
MEGALOSAURIA Bonaparte, 1850 *sensu* Carrano et al.  
SPINOSAURIDAE Stromer, 1915  
SPINOSAURINAE Sereno et al., 1998

### *Spinosaurus aegyptiacus* Stromer, 1915

Originário da Formação Bahariya na Bacia de Abu Gharadig no Egito, o holótipo que sem dúvida pertence a *Spinosaurus aegyptiacus*, espécime BSP 1912 VIII 19, descrito por Stromer (1915) e destruído na 2ª Guerra mundial, é composto por uma pequena porção do maxilar, parte da mandíbula, 19 dentes, duas vértebras cervicais, sete vértebras dorsais, três vértebras sacrais, uma vértebra caudal, algumas costelas e elementos da gastralia (Smith et al., 2006; Machado & Kellner, 2007; Candeiro et al., 2017; Chiarenza & Cau, 2016).

Ele foi diagnosticado pela mudança de dentes anteriores muito grandes para dentes médios diminutos, para novamente dentes posteriores grandes no osso dentário; um forame milo-hióideo anterior extremamente aumentado e aberto ântero-ventralmente no osso esplenial; forte expansão arredondada na base dos processos espinhosos das vértebras (Stromer, 1915; Evers et al., 2015; Hone & Holtz, 2017).

Stromer (1915) nomeou informalmente um segundo conjunto de ossos de “*Spinosaurus* B”, sendo que ele não tinha certeza se suas características morfológicas representavam: dimorfismo sexual em *Spinosaurus aegyptiacus*; variação individual em *Spinosaurus aegyptiacus*; uma composição de indivíduos dessa espécie ou outra espécie do mesmo gênero. Este espécime possuía uma portal distal do fêmur direito, ambas as tíbias, quatro falanges incluindo uma ungueal e algumas vértebras que podem não ser do mesmo indivíduo (Stromer, 1915; Machado & Keller, 2005; Evers et al., 2015; Smyth et al., 2020). Para Russel (1996) “*Spinosaurus* B” é uma espécie de *Sigilmassasaurus*, enquanto para Smyth et al. (2020) as diferenças observadas por Stromer (1915) podem ser resultado de variação individual ou variação ontogenética (Smyth et al., 2020).

Ibrahim et al. (2014, 2020) propuseram um neótipo para *S. aegyptiacus*, o espécime FSAC-KK 11888 recuperado do Grupo Kem Kem, Supergrupo Hamadiano, Cenomaniano, no Marrocos. O espécime representa um indivíduo semi-adulto, de modo que as novas características diagnósticas para o táxon são: narinas externas e fossa nasal pequenas; pré-maxilares excluídos da borda das narinas externas; o centro das vértebras dorsais é alongado em sentido dorsoventral e tem forma de ampulheta; a altura dos espinhos neurais das vértebras dorsais é até dez vezes maior que a altura do

seu centro; os espinhos neurais são mais largos logo abaixo do seu ápice em sentido anteroposterior; 1/3 da região proximal dos espinhos neurais das vértebras dorsais é texturizada externamente por estrias verticais; os fêmures não têm cavidade medular aberta; o comprimento do ílio é maior que o comprimento do fêmur; o fêmur é fortemente arqueado anteriormente com o quarto trocânter hipertrofiado, estendendo-se ao longo de aproximadamente 25% da diáfise femoral; o primeiro osso pedal é longo, dígito I-1 corresponde a falange não ungueal mais longa nos pés; as falanges ungueais dos autopódios posteriores são mais largas que profundas com comprimento quase quatro vezes a profundidade proximal e sua superfície ventral é plana; os espinhos neurais das vértebras caudais proximais são cerca de três vezes mais altos do que seu centro e possuem formato de cruz na seção transversal de sua base até a altura média; nas vértebras caudais mediais, os espinhos neurais tornam-se longos; nas vértebras caudais distais os espinhos neurais são achatados e em torno de sete vezes mais altos que seu centro; ao longo da cauda os arcos hemais variam pouco em tamanho, exceto por uma pequena redução gradual do canal hemal; os processos transversais não variam muito em tamanho, sendo similar à de outros espinosaurídeos menos especializados; os arcos hemais distais são tão longos quanto os arcos hemais proximais, mas se tornam mais finos acompanhando a redução do tamanho dos centros vertebrais caudais; o resultado dos espinhos neurais e arcos hemais caudais alongados é uma cauda verticalmente expandida com uma área de superfície lateral extensa formando uma vela que provavelmente tinha função de sinalização socio-sexual ou exibicionismo (Ibrahim *et al.*, 2014, 2020; Hone & Holtz, 2017, 2021; Sereno *et al.*, 2022).

Nem todos os autores aceitaram o neótipo devido às seguintes razões: ele não representa um indivíduo adulto; todos, ou pelo menos parte, dos elementos utilizados em sua reconstrução pertencem ao *Sigilmassasaurus brevicollis*; o neótipo pode não representar um único indivíduo (Evers *et al.*, 2015; Hendrickx *et al.*, 2016; Arden *et al.*, 2019; Hone & Holtz, 2021).

Já foram recuperados do Supergrupo Kem Kem, até agora: três morfotipos de vértebras, dois morfotipos de ossos quadráticos, dois morfotipos de rostre, dois morfotipos de ossos frontais e um morfotipo de dentário (Milner, 2003; Dal Sasso *et al.*, 2005; Cuff & Rayfield, 2013; Evers *et al.*, 2015; Hendrickx *et al.*, 2016; Arden *et al.*, 2019; Smyth *et al.*, 2020; McFeeters, 2021; Samathi *et al.*, 2021).

Este dentário, espécime NHMUKR 16421, é o único elemento que se sobrepõe ao holótipo, sendo que ele é comprido e mais robusto e apresenta 17 alvéolos dentais contra 15 alvéolos do dentário de Stromer (1915). Tal diferença pode ser explicada por variação ontogenética ou variação individual (Milner, 2003; Dal Sasso *et al.*, 2005; Smyth *et al.*, 2020).

As afinidades com *Spinosaurus* e *Spinosaurinae* do neótipo são reconhecidas, porém não há sobreposição suficiente de elementos para elucidar definitivamente, se o material africano e marroquino são da mesma espécie como proposto por Ibrahim *et al.* (2014, 2020) e Smyth *et al.* (2020). Concordamos com Chiarenza & Cau (2016) que sugerem que todo material que não pode ser definitivamente distinguido de *Spinosaurus* e *Sigilmassasaurus sensu Evers et al.* 2015 é melhor referido como *Spinosaurinae* indeterminado e que há pelo menos um *Spinosaurinae* no Marrocos que é diferente do *Spinosaurus* do Egito.

#### ***Spinosaurus maroccanus* Russel, 1996 e *Sigilmassasaurus brevicollis* Russel, 1996 *sensu Evers et al.* (2015)**

O *Spinosaurus maroccanus*, espécime CMN 50791, e o *Sigilmassasaurus*, espécime CMN 41857, foram descritos no mesmo artigo, com base em vértebras cervicais isoladas da mesma unidade estratigráfica, também no Grupo Kem Kem Beds e foram sinonimizados em 2015, com o último nome sendo considerado válido (Russel, 1996; Evers *et al.*, 2015).

Ele foi diagnosticado como: espinosaurídeo com vértebras cervicais médias com plataforma triangular deslocada, transversalmente convexa e fortemente rugosa na extremidade posterior do lado ventral que é confluenta com uma quilha ventral anteriormente; fossa centro pré-zigapofisária anterior ampla já nas vértebras cervicais médias anteriores; laminação do arco neural reduzida com nenhuma ou incompleta distinção entre as lâminas centro-diafisárias anteriores e posteriores nas vértebras cervicais e na primeira vértebra dorsal; pequena fossa alongada em cada lado da base da espinha neural da última vértebra cervical e na primeira dorsal (Russel, 1996; Evers *et al.*, 2015; Hone & Holtz, 2017).

Ibrahim *et al.* (2014, 2020) e Smyth *et al.* (2020) consideram o *Spinosaurus maroccanus* e *Sigilmassasaurus* como sinônimos juniores de *Spinosaurus aegyptiacus*. Smyth *et al.* (2020) concluem que: as variações entre essas vértebras está de acordo com a intraespecífica vista ao longo do pescoço de outros terópodes de porte grande, como em Carpenter (1990, 2010); as variações observadas seriam mudanças morfológicas ao longo da coluna axial de um único táxon; as

variações observadas podem ser resultado da preservação dos fósseis; a fauna de outros grupos de terópodes é similar em ambas as localidades, o que não tornaria a presença de *Spinosaurus aegyptiacus* no Marrocos duvidosa; o pequeno número amostral com sutis variações não é o suficiente para erigir novos táxons e por fim há a possibilidade das variações representarem mudanças ontogenéticas.

Carpenter (1990, 2010) apresentaram as variações individuais vistas nas populações dos terópodes *Allosaurus fragilis* e *Tyrannosaurus rex* Osborn, 1905. Porém para estas espécies há uma grande quantidade de elementos disponíveis que se sobrepõem, portanto, enquanto não houver uma maior sobreposição de elementos marroquinos e egípcios de Spinosaurinae não faz sentido compará-las a variação vista nas espécies mencionadas anteriormente.

Enfim, Smyth et al. (2020) partem do pressuposto de que essas variações ocorrem porque todos os elementos africanos de Spinosaurinae pertencem a *Spinosaurus aegyptiacus* ao invés de concluir que elas ocorrem porque estes elementos são de *Spinosaurus aegyptiacus*, por isso as comparações das variações no material africano de Spinosaurinae com as variações vistas em *Allosaurus* e *Tyrannosaurus* são limitadas e não ajudam a elucidar os problemas taxonômicos de Spinosaurinae.

McFeeters (2021) descreveu o espécime ROM 65537, uma vértebra cervical medial atribuível a Spinosauridae que difere das vértebras cervicais atribuídas tanto a *Spinosaurus* quanto a *Sigilmassasaurus* (ver McFeeters, 2021 para mais detalhes). O valor desse espécime é ambíguo, pois pode ser usado tanto para ilustrar que há mais de um espinossaurídeo no Grupo Kem Kem Beds como para ilustrar a variação individual ou ontogenética da espécie *Spinosaurus aegyptiacus* (McFeeters, 2021). Se a primeira hipótese for válida há também o problema de como designar cada fóssil descoberto a um destes gêneros ou a um novo gênero dentre de Spinosauridae, por isso novos elementos mais completos e elementos que se sobreponham são necessários para elucidar a questão (Chiarenza & Cau, 2016; McFeeters, 2021).

Enquanto isso não ocorre, concordamos com que *Spinosaurus* e *Sigilmassasaurus* representam gêneros distintos com formas similares, similar ao que ocorre com os Baryonychinae do Supergrupo Wealden (Evers et al., 2015; Arden et al., 2019; Barker et al., 2021, 2022; Hone & Holtz, 2021). Se este for o caso, talvez o clado Spinosaurini sugerido por Arden et al. (2019), possa ser relevante novamente e propriamente utilizado. Este poderia ser um caso de simpatria de Spinosauridae, similar ao observado na Península Ibérica, Supergrupo Wealden, Tailândia, e possivelmente Níger e nordeste Brasileiro, pois se é possível simpatria em áreas pequenas ela é possível em áreas maiores como o Norte da África (Sales & Schultz, 2017; Barker et al., 2021; Samathi et al., 2022; Lacerda et al., 2022; Mateus & Estraviz-López, 2022).

### ***Oxalaia quilombensis* Kellner et al., 2011**

Este espinossaurídeo foi recuperado da Laje do Coringa, Formação Alcântara, da Bacia de São Luís no estado brasileiro do Maranhão (Kellner et al., 2011). O terceiro táxon brasileiro revisado por Sales & Schultz (2017), seu holótipo MN 6119-V é atualmente diagnosticado como: espinossaurídeo que difere do *Baryonyx*, *Suchomimus* e *Cristatusaurus* por apresentar dentes não serrilhados e primeiro dente pré-maxilar relativamente pequeno; a ausência de uma crista ou saliência sagital pré-maxilar o que o difere do *Angaturama* que é filogeneticamente próximo; difere dos espécimes africanos MNHN SAM 124 e MSNM V4047, atribuídos a *Spinosaurus* cf. *Spinosaurus aegyptiacus* e a *Spinosaurus marrocanus* respectivamente (melhor referidos como Spinosaurinae indeterminados considerando que foram encontrados isolados) pelo formato oval da sutura dos pré-maxilares em vista dorsal devido a uma compressão lateral mais fraco do rostrum justaposterior ao terceiro alvéolo dental maxilar, enquanto em ambos espécimes mencionados os pré-maxilares são fundidos e tem forma de cogumelo; os processos ântero-mediais das maxilas entram em contato medialmente; presença de dois dentes de reposição associados com o alvéolo dental pré-maxilar três funcional e a condição esculpida da porção palatal das pré-maxilas (Kellner et al., 2011; Chiarenza & Cau, 2016; Sales & Schultz, 2017; Smyth et al., 2020; Lacerda et al., 2022; Isasmendi et al., 2022).

Smyth et al. (2020) também consideraram o *Oxalaia* como um sinônimo júnior de *Spinosaurus aegyptiacus*, contudo o *Oxalaia* possui algumas características intermediárias entre os Baryonychinae e os Spinosaurinae como: a presença de um palato secundário convexo localizado ventralmente a borda da fileira de dentes pré-maxilares em visão lateral presente nos pré-maxilares do *Baryonyx* e do *Cristatusaurus*; a ponta dos pré-maxilares é mais arredondada do que a dos espécimes africanos indeterminados de Spinosaurinae; a porção anterior dos pré-maxilares é similar à do *Baryonyx* e a posição das narinas externas é similar à do *Irritator*, está última é mais importante, pois ela indica que o *Oxalaia* poderia ser uma forma de Spinosauridae mais próxima do *Irritator* do que do *Spinosaurus* (Sales & Schultz, 2017; Isasmendi et al., 2022).

As análises de Arden *et al.* (2019) o posicionaram mais próximo do *Irritator* do que dos espécimes africanos indeterminados, enquanto as de Lacerda *et al.* (2022) o posicionaram mais perto do *Angaturama* do que dos espécimes africanos indeterminados e do *Irritator*. Portanto concordamos com a validade de *Oxalaia* como um Spinosaurinae, pois a anatomia do seu pré-maxilar pode ser distinguida da de outros espinosaurídeos que tenham essa parte preservada, mesmo assim mais elementos são necessários para esclarecer sua posição dentro de Spinosauridae.

#### ***Irritator challengerii* Martill *et al.*, 1996**

Seu holótipo SMNS 58022 foi encontrado na Formação Romualdo, datando do Albiano da Bacia do Araripe no mesmo nível estratigráfico do *Angaturama* e originalmente foi confundido com um pterossauro e logo atribuído a Maniraptora Gauthier, 1986 por Martill *et al.* (1996) até ser redescrito como um membro de Spinosauridae por Sues *et al.* (2002).

Assim como outros espinosaurídeos *Irritator* é representado por um único espécime, que também foi revisado por Sales & Schultz (2017) e diagnosticado como: espinosaurídeo que difere de *Baryonyx*, *Suchomimus* e *Cristatusaurus* pela ausência de denticulos nas carenas e por possuir quase metade do número de alvéolos maxilares destes Baryonychinae; difere dos espécimes MSNM V4047 e MNHN SAM 124 pela presença de narinas externas relativamente maiores e posicionadas mais anteriormente no crânio; participação das pré-maxilas na sutura anterior das narinas externas e a presença de uma crista sagital formada pela sutura dos ossos nasais que termina em uma projeção saliente sobre os ossos frontais. Outras características diagnósticas propostas por Sues *et al.* (2002) foram desconsideradas por serem sinapomórficas em Spinosauridae espinosaurídeos ou por não terem sido bem justificadas por eles (Sales & Schultz, 2017).

Curiosamente os holótipos de *Angaturama* e *Irritator* parecem se complementar, apesar de representarem indivíduos de diferentes tamanhos, e possuem uma leve sobreposição na região do dente pré-maxilar 3 (Serenio *et al.*, 1998; Sales & Schultz, 2017). Elementos indeterminados de Spinosauridae que representam indivíduos de diferentes tamanhos já foram encontrados nesta mesma formação, porém como não há sobreposição não é possível afirmar com certeza se eles pertencem a um destes gêneros, a outro gênero desconhecido ou se são todos indivíduos da mesma espécie, porém em estágios ontogenéticos diferentes ou resultado de dimorfismo sexual ou variação individual (Aureliano *et al.*, 2018; França *et al.*, 2021).

Se *Angaturama* e *Irritator* realmente forem táxons diferentes eles teriam vivido em simpatria, assim como em outras formações com espinosaurídeos. Aureliano *et al.* (2018) comenta que a ausência de outros terópodes de grande porte na Formação Romualdo pode ter beneficiado os espinosaurídeos, contudo mais fósseis são necessários para elucidar tal questão (Sales & Schultz, 2017; Barker *et al.*, 2021; Samathi *et al.*, 2021; Mateus & Estraviz-López, 2022).

Considerando que a posição das narinas externas do *Irritator* é mais parecida com a do *Baryonyx* e o *Suchomimus*, apesar de algumas exceções craniodentais, Sales & Schultz (2017) sugerem que os espinosaurídeos brasileiros representam condições intermediárias entre Spinosaurinae e Baryonychinae, e que a última pode ser parafilética, assim como foi sugerido mais tarde por Barker *et al.* (2021). Conforme Holtz *et al.* (2004), Carrano *et al.* (2012), Sales & Schultz (2017) e Lacerda *et al.* (2022) concordamos que *Irritator* é um gênero válido, pois ele pode ser distinguido de todos os espinosaurídeos que possuem a caixa craniana preservada.

#### ***Angaturama limai* Kellner & Campos, 1996**

Este espinosaurídeo também é proveniente da Formação Romualdo, seu holótipo é o espécime USP GP/2T-5 (Kellner & Campos, 1996; Machado & Kellner, 2007). A diagnose revisada por Sales & Schultz (2017) é a seguinte: espinosaurídeo que difere de *Baryonyx*, *Suchomimus* e *Cristatusaurus* pela ausência de denticulos nas carenas; o primeiro dente pré-maxilar é relativamente menor se comparado aos táxons mencionados anteriormente; ele apresenta uma crista pré-maxilar que se estende até quase o fim do crânio que provavelmente começava mais anteriormente do que no *Baryonyx*, *Suchomimus* e *Cristatusaurus* e a presença de uma projeção ântero-dorsal arredondada na sutura dos pré-maxilares.

Apesar da presença de *Irritator* na mesma formação geológica, o *Angaturama* pode ser distinguido de todos os espinosaurídeos que possuem pré-maxilares preservados. Caso mais elementos comprovem que *Angaturama* e *Irritator* sejam diferentes indivíduos da mesma espécie, o último nome teria prioridade (Kellner & Campos, 1996; Sales & Schultz,



2017). Enquanto isso não ocorre, concordamos com Holtz *et al.* (2004), Carrano *et al.* (2012), Sales & Schultz (2017) e Lacerda *et al.* (2022) e consideramos o *Angaturama* como um gênero válido e distinto de *Irritator*.

#### ***Ichthyovenator laosensis* Allain *et al.*, 2012**

Este foi o primeiro Spinosauridae asiático definitivo, o qual pertence a Formação Grès supérieurs na Bacia de Savannakhet, Laos, e seu holótipo MDS BKS 10-01 15 possui as seguintes autapomorfias: uma vela sinusoidal dorso-sacral; o penúltimo processo espinhoso é três vezes mais alto que o centro vertebral e possui um processo ântero-distal com forma de dedo; os processos espinhosos sacrais 3 e 4 têm forma de leque; processos transversos da primeira vértebra caudal com perfil sigmóide em vista dorsal; fossas pré-zigoapofisárias centro-diapofisárias profundas na primeira vértebra caudal; lâmina ilíaca longa com razão de comprimento ilíaco-púbiano mais alta do que em quaisquer outros terópodes; costelas posteriores dorsais articuladas com complexo esternal; placa púbica proximal com forame isquiático e diáfise isquiática achatada médio-lateralmente (Allain *et al.*, 2012; Hone & Holtz 2017).

Originalmente, o *Ichthyovenator* foi classificado como Baryonychinae, mas em análises cladísticas posteriores, foi reclassificado como um Spinosaurinae (Allain *et al.*, 2012; Arden *et al.*, 2019; Barker *et al.*, 2021; Sereno *et al.*, 2022). Este holótipo possui elementos adicionais que ainda não foram descritos formalmente (McFeeters, 2021). As regiões da vela e do ísquio são levemente similares às do carcarodontossaurídeo *Concavenator corcovatus* Ortega *et al.*, 2010 (Cuesta *et al.*, 2018).

#### ***Camarillasaurus cirugidae* Sánchez-Hernández & Benton, 2014**

Este Spinosaurinae foi encontrado na Formação Camarillas do Barremiano inferior da Bacia Galve na Província de Teruel, Espanha (Sánchez-Hernández & Benton, 2014). Os elementos que constituem seu holótipo MPG-KPC1-46 foram descritos em 2014 por Sánchez-Hernández & Benton (2014) como sendo de um membro basal de Ceratosauria até que Rauhut *et al.* (2019) escavaram mais elementos do mesmo espécime e levantaram a hipótese dele pertencer a Tetanurae e consequentemente Spinosauridae, o que foi confirmado por Samathi *et al.* (2021) que comparou as vértebras caudais de *Camarillasaurus* às de um espinossaurídeo indeterminado da Tailândia.

A diagnose original é a seguinte: espinossaurídeo com a razão de comprimento e largura proximal da tíbia maior do que a de outros terópodes; tíbia com um sulco central longitudinal profundo e estreito alocado ântero-lateralmente à crista fibular na superfície medial, o que resulta em uma seção transversal em forma de G em relação à diáfise tibial (Sánchez-Hernández & Benton, 2014).

Rauhut *et al.* (2019) consideraram as características diagnósticas como consequências da preservação do fóssil e Samathi *et al.* (2021) menciona a similaridade do sulco com o presente na tíbia do neótipo do *Spinosaurus* e as similaridades das vértebras caudais de *Camarillasaurus* com a de seu espinossaurídeo indeterminado e outros Spinosauridae. Por fim, as análises de Barker *et al.* (2021) colocam o *Camarillasaurus* como um membro basal de Spinosaurinae. Uma das análises de Sereno *et al.* (2022) o recuperou como membro basal de Spinosauridae fora das subfamílias.

#### ***Nomen dubium* - *Siamosaurus suteethorni* Buffetaut & Ingavat, 1986**

O *Siamosaurus suteethorni* foi diagnosticado a partir de dentes isolados encontrados na Formação Sao Khua do Grupo Khorat do Barremiano, sendo o espécime DMR TF 2043a escolhido como holótipo (Buffetaut & Ingavat, 1986). Eles apresentam coroas altas e ligeiramente comprimidas com esmalte estriado e denticulos muito desgastados ou inexistentes (Buffetaut & Ingavat, 1986; Wongko *et al.*, 2019). Tais características são típicas de Spinosaurinae, porém são insuficientes para considerar o *Siamosaurus* como um táxon válido além do nível de subfamília e por isso ele é um *nomen dubium* (Carrano *et al.*, 2012; Fanti *et al.*, 2014; Smyth *et al.*, 2020).

Para Buffetaut (2012) é válido erigir um novo táxon de Spinosauridae com base nos dentes considerando o qual distinta é sua morfologia se comparada com atenção suficiente a outros terópodes. Próximo de onde este holótipo foi encontrado também foram recuperados elementos indeterminados de Spinosauridae que podem sugerir que o *Siamosaurus* seja válido, o espécime “espinossaurídeo de Phuwiang B”, porém infelizmente não foram encontrados dentes associados

(Samathi, *et al.*, 2021). Outro esqueleto parcial que possivelmente representa *Siamosaurus* é o espécime SM-KK 14, descrito em Milner *et al.* (2007), porém este trabalho não está mais disponível online e o espécime em questão não foi descrito em trabalhos posteriores.

Sales & Schultz (2017) sugeriram que estes dentes talvez pertençam a um espinossaurídeo similar ao *Ichthyovenator*. Arden *et al.* (2019) o incluíram em suas análises e ele foi recuperado como Spinosaurinae, porém novamente ele é um *nomen dubium*, pendente de descoberta de elementos mais diagnósticos (Carrano *et al.*, 2012; Fanti *et al.*, 2014; Sales & Schultz, 2017; Smyth *et al.*, 2020).

#### ***Nomen dubium* - *Sinopliosaurus fusuiensis* Hou, Ye, Zhao, 1975**

O táxon *Sinopliosaurus fusuiensis* também foi nomeado com base em dentes isolados encontrados na Formação Xinlong da Bacia de Napai, Aptiano da China, que foram atribuídos a um Pliosauridae Seeley, 1874, porém em 2008 eles foram redescritos por Buffetaut *et al.* (2008) como sendo de um indivíduo de *Siamosaurus suteethorni* ou a outro gênero desconhecido de um animal similar (Buffetaut *et al.*, 2008). A Formação Xinlong pode ser relacionada com as assembléias fossilíferas das Formações Sao Khua e Khok Kruat da Tailândia, o que deixaria sua idade como Aptiano, Barremiano ou até Hauteriviano (Buffetaut *et al.*, 2008).

As características dos dentes de *Sinopliosaurus*, dentre os quais o espécime IVPP V 4793 representa o holótipo, são coroas altas, esguias e curvas comprimidas lateralmente ao invés de circularmente em seção transversal; as carenas distintas estão presentes mesialmente e distalmente, estendendo-se da base da coroa ao ápice e estão no plano da curvatura do dente, de modo que a carina mesial é convexa e a carina distal côncava; o esmalte possui uma ornamentação de estrias longitudinais bem marcadas, das quais há aproximadamente doze em cada face, e essas estrias são um tanto irregulares e nem todas se estendem por todo o comprimento da coroa; além das estrias, o esmalte mostra uma ornamentação mais fina de rugas sinuosas que se desenvolvem entre as estrias e são particularmente marcadas perto do ápice; as rugas estendem-se sobre a carina, onde formam serrilhas mal definidas, mas são completamente obliteradas pelo desgaste ao longo da maior parte do comprimento da carina (Hou *et al.*, 1975; Buffetaut *et al.*, 2008).

Assim como *Siamosaurus*, *Sinopliosaurus* é um *nomen dubium* devido à falta de material diagnóstico o suficiente a nível de gênero. Apesar disso é possível, com base nas características mencionadas e na similaridade com o *Siamosaurus*, dizer que o *Sinopliosaurus* provavelmente pertence a Spinosaurinae. Independente de *Siamosaurus* e *Sinopliosaurus* serem ou não o mesmo animal, esses elementos são importantes para entender melhor a distribuição da família (Buffetaut *et al.*, 2008).

#### **Baryonychinae**

DINOSAURIA Owen, 1842  
THEROPODA Marsh, 1881  
SAURISCHIA Seely, 1888  
TETANURAE Gauthier, 1986  
CARNOSAURIA von Huene, 1920 *sensu* Rauhut & Pol, 2019  
SPINOSAUROIDEA Sereno *et al.*, 1998 *sensu* Sereno *et al.*, 2022  
MEGALOSAURIA Bonaparte, 1850 *sensu* Carrano *et al.*  
SPINOSAURIDAE Stromer, 1915  
BARYONYCHINAE Sereno *et al.*, 1998

#### ***Baryonyx walkeri* Charig & Milner, 1986**

Este Baryonychinae viveu durante o Barremiano, seu holótipo BNHM R9951 foi encontrado na Formação Welden Clay que pertence ao Supergrupo de Wealden na Inglaterra (Charig & Milner, 1986). Foi diagnosticado como espinossaurídeo com pequena saliência mediana na porção posterior da sutura dos ossos nasais, cruciforme em vista dorsal com as partes anteriores da cruz projetadas para frente, formando uma baixa e fina crista medial parecida com a do *Irritator*; a borda labial do terceiro alvéolo dental pré-maxilar é mais posicionada distalmente do que a do *Suchomimus*; o contado do palato secundário é levemente medial-posterior; a expansão mais lateral do palato secundário é anteriormente

posicionada; a borda anterodorsal da pré-maxila é mais elevada do que a do *Suchomimus*; a borda dorsal da pré-maxila do *Baryonyx* não apresenta uma expansão dorsoventral gradual em direção a região posterior do crânio que forme uma crista sagital como em *Suchomimus* e *Cristatusaurus*; a borda ventral da pré-maxila é continuamente côncava com uma leve curvatura ao contrário da curvatura abrupta e da constrição posterior perto do terceiro alvéolo dental vista em *Suchomimus* e *Cristatusaurus*; seu terceiro e quarto alvéolo dental pré-maxilar são posicionados um pouco mais posteriormente no rosto do que os do *Suchomimus* e *Cristatusaurus*; o osso occipital é profundo, com processos paraoccipitais direcionados horizontalmente para fora; os processos basipterigóides descem muito abaixo do basioccipital, divergindo levemente lateralmente; apresenta áxis pequeno com hifosfeno bem desenvolvido; vértebras cervicais com zigapófises planas e epipófises bem desenvolvidas; os espinhos neurais das vértebras, com exceção daqueles presentes nas vértebras caudais proximais, são geralmente curtos; costelas cervicais curtas, similar às de crocodilomorfos e levemente sobrepostas; raio menor que a metade do comprimento do úmero; ísquio com flange obturadora proximalmente contínua com a sua margem anterior (Charig & Milner, 1986, 1997; Hone & Holtz, 2017; Lacerda *et al.*, 2022).

#### **Baryonychinae incertae sedis - *Suchosaurus cultridens* Owen, 1841**

O holótipo do *Suchosaurus cultridens* consiste em um dente, espécime NHM R36536, recuperado da Formação Grinstead Clay do Valanginiano, que também pertence ao Supergrupo de Welden, com características similares aos dentes do *Baryonyx* (espécime NHM R9951) incluindo curvatura suave; seção transversal arredondada e a presença e o tamanho de suas estrias, porém, essas são maiores e predominantes no lado lingual, não possuindo serrilhas (Mateus *et al.*, 2011; Barker *et al.*, 2021).

As últimas características não podem ser consideradas diagnósticas o suficiente ou automórficas (Mateus *et al.*, 2011). A ausência de serrilhas pode ser o resultado de desgaste *in vivo* ou *post mortem*, sendo que os autores não têm certeza sobre isso e, portanto, *Suchosaurus cultridens* pode ser considerado como *nomen dubium*, e considerando a presença de pelo menos três Baryonychinae válidos no Supergrupo de Welden sugerimos que ele é melhor referido como Baryonychinae incertae sedis (Buffetaut, 2007; Mateus *et al.*, 2011; Carrano *et al.*, 2012; Smyth *et al.*, 2020; Barker *et al.*, 2021).

#### **Ceratosaursini**

DINOSAURIA Owen, 1842  
SAURISCHIA Seely, 1888  
THEROPODA Marsh, 1881  
TETANURAE Gauthier, 1986  
SPINOSAURIDAE Stromer, 1915  
CARNOSAURIA von Huene, 1920 *sensu* Rauhut & Pol, 2019  
SPINOSAUROIDEA Sereno *et al.*, 1998 *sensu* Sereno *et al.*, 2022  
MEGALOSAURIA Bonaparte, 1850 *sensu* Carrano *et al.*  
BARYONYCHINAE Sereno *et al.*, 1998  
CERATOSUCHOPSINI Barker *et al.*, 2021

#### ***Suchomimus tenerensis* Sereno *et al.*, 1998**

Seu holótipo MNN GDF500 foi encontrado na Formação Elrhaz do Aptiano, na localidade de Gadoufaoua, que pertence ao Grupo Tegama no Deserto de Ténéré no Níger (Sereno *et al.*, 1998). Sua diagnose é a seguinte: espinossaurídeo com processo pré-maxilar alongado póstero-lateralmente que quase exclui o maxilar das narinas externas, essa característica pode estar presente no *Baryonyx*; a borda do terceiro alvéolo dental pré-maxilar é mais distal e lingualmente posicionada do que no *Baryonyx*; os espinhos neurais das vértebras dorsais posteriores, sacrais e caudais anteriores são alargados e mais altos, no *Baryonyx* apenas os espinhos neurais das vértebras caudais proximais têm essas características; as tuberosidades umerais são robustas, o que pode estar presente também no *Baryonyx* e o epicôndilo radial em forma de gancho (Sereno *et al.*, 1998; Hone & Holtz, 2017; Lacerda *et al.*, 2022).

Machado & Kellner (2005) mencionam que o holótipo do *Suchomimus* é formado por pelo menos três indivíduos, sendo que as vértebras caudais são de dois indivíduos em diferentes estágios ontogenéticos: um com o centro e o arco neural fundidos enquanto o outro possui a sutura bem marcada. Segundo a comunicação pessoal de Kellner com Sereno (1997) os ossos de um Tetanurae basal também foram encontrados junto a ele, logo seria necessário uma reavaliação desse material. Curiosamente esta informação é confirmada em Sereno *et al.* (2022) que mostra uma reconstrução por composição do *Suchomimus*, porém detalhes adicionais não foram fornecidos.

#### ***Ceratosuchops inferodios* Barker *et al.*, 2021**

Seu holótipo foi recuperado da Formação Wessex da Bacia Wessex, possivelmente Barreminao, possui corpos pré-maxilares associados IWCMS 2014.95.5, um fragmento pré-maxilar posterior IWCMS 2021.30 e uma caixa craniana quase completa, mas desarticulada IWCMS 2014.95.1-3 (Barker *et al.*, 2021). Foi diagnosticado como Baryonychinae pelas seguintes características: pré-maxilares exibindo um par de tuberosidades antenarianas localizadas bilateralmente; o recesso do basioccipital é estreito e ventralmente restrito (reversão da condição ancestral de Megalosauroidea); cicatrizes ovais do basisfenóide escavadas por sulcos profundos e alongados; teia interbasipterigoidal espessa antero-posteriormente e pelo processo dorsal supraoccipital possuindo uma superfície postero-ventral suavemente curvada na seção coronal (Barker *et al.*, 2021).

Por fim, ele pode ser diferenciado de outros Baryonychinae pela presença de fossas nasais no pré-maxilar, como no *Suchomimus*, mas não no *Baryonyx*; processo maxilar subnarial curto do pré-maxilar, como no *Baryonyx*, mas não no *Suchomimus*; falta de crista sagital pré-maxilar, como no *Baryonyx*, mas não no *Suchomimus*; margem anterior curvada da faceta dorsal do processo paroccipital, angular no *Baryonyx* e provavelmente também no *Riparovenator*; processos paraoccipitais direcionados póstero-lateralmente dos occipitais, direcionados mais lateralmente no *Baryonyx*; componentes exoccipitais do côndilo occipital bem espaçados, como no *Riparovenator* e no *Suchomimus*, mas não *Baryonyx*; recesso subcondilar sem cristas laterais espessas médio-lateralmente, como no *Suchomimus*, mas não no *Baryonyx* ou no *Riparovenator*; processo dorsal supraoccipital relativamente robusto, como no *Baryonyx*, mas não no *Suchomimus*; falta de uma extensão dorsal do recesso basisfenóide sob o avental basioccipital, recesso se estende dorsalmente no *Baryonyx* e no *Riparovenator* (Barker *et al.*, 2021).

#### ***Riparovenator milnerae* Barker *et al.*, 2021**

Seu holótipo, também recuperado Formação Wessex da Bacia Wessex, possui corpos pré-maxilares associados IWCMS 2014.95.6, uma caixa craniana desarticulada IWCMS 2014.96.1, 2; 2020.448.1, 2, um fragmento “pré-orbital” esquerdo lacrimal parcial e pré-frontal IWCMS 2014.96.3, um fragmento nasal posterior IWCMS 2014.95.7 e uma extensa série axial caudal IWCMS 2020.447.1-39 (Barker *et al.*, 2021). Diagnosticado como Baryonychinae devido às seguintes características: margem orbital dorsal entalhada entre o processo pré-frontal e pós-orbital do osso frontal; forame do nervo facial profundamente inserido (NC VII), que é amplamente obscurecido em vista lateral; recesso subcondilar profundo, a sua profundidade é maior que 1/3 de sua largura médio-lateral enquanto em outros Baryonychinae ela é 1/5 menor e pela exposição reduzida da superfície ventral dos processos basipterigóidais em vista lateral (Barker *et al.*, 2021).

Ele também pode ser distinguido de outros Baryonychinae considerando-se as seguintes características: a margem dorsal do processo frontal nasal é curva em vista lateral enquanto é efetivamente reta no *Baryonyx*; a margem dorsal do dorso da sela é reta, enquanto que no *Baryonyx* e no *Ceratosuchops* ela tem forma de V; os componentes exoccipitais do côndilo occipital são bem espaçados, como no *Ceratosuchops* e no *Suchomimus*, mas não no *Baryonyx*; cristas espessas médio-lateralmente que limitam o recesso subcondilar, como no *Baryonyx*, mas não no *Ceratosuchops* ou no *Suchomimus* e por fim as margens laterais dos processos basipterigóidais são côncavos em vista ventral (Barker *et al.*, 2021).

Para Sereno *et al.* (2022) as diferenças entre o *Ceratosuchops* e o *Riparovenator* podem ser o resultado de variação individual por estarem presentes em um lado ou no outro da caixa craniana do *Suchomimus* e por serem similares a variação individual estudada por Chure & Madsen (1996) em *Allosaurus fragilis* (ver Sereno *et al.*, 2022). Concordamos com Barker *et al.* (2021) quando a validade de ambos Baryonychinae.

### *Lapsus calami*

Em nossa revisão identificamos dois casos de *lapsus calami*: *Suchosaurus laevidens* e *Oxalaia quilimboensis* (Buffetaut, 2010; Arden et al., 2019). O primeiro apareceu em uma ilustração de Owen na revisão *History of British Fossil Reptiles* e foi considerado como sinônimo de *Suchosaurus cultridens* já que Owen não o mencionou em mais nenhum lugar (Buffetaut, 2010). O segundo caso ocorreu em Arden et al. (2019) e foi provavelmente um erro de digitação que passou despercebido.

### Considerações Paleobiogeográficas

Os Spinosauridae foram amplamente distribuídos geograficamente e temporalmente, originando-se provavelmente no Jurássico, considerando sua relação de grupo irmão de Megalosauridae, e persistindo possivelmente até o Santoniano do Cretáceo (Hone et al., 2010; Hone & Holtz, 2017). Até o momento, fósseis de Spinosauridae foram encontrados na África (Argélia, Egito, Marrocos, Sudão, Tunísia, Tanzânia e Níger), na América do Sul (Argentina e Brasil), na Ásia (China, Laos, Japão e Tailândia), na Europa (Inglaterra, Portugal e Espanha), Austrália e Estados Unidos (Figura 4) (Kellner & Campos, 1996; Sereno et al., 1998; Benton et al., 2000; Buffetaut & Ouaja, 2002; Sues et al., 2002; Yoshikazu et al., 2003; Canudo et al., 2004; Medeiros, 2006; Buffetaut, 2008, 2010, 2012; Bertin, 2010; Hone et al., 2010; Barret et al., 2011; Kellner et al., 2011; Allain et al., 2012; Medeiros et al., 2014; Hendrickx et al., 2016; Sales et al., 2017; Candeiro et al., 2017; Hone & Holtz, 2017).

Apesar disso, os holótipos e elementos atribuídos são geralmente fragmentados e incompletos (Hone et al., 2010). Os dentes podem ser facilmente identificados à nível de família e abundantes provavelmente porque eram rapidamente substituídos, estima-se que eles eram trocados a cada 59 ou 68 dias enquanto os elementos corporais são geralmente fragmentados e/ou incompletos (Hone & Holtz, 2017; Heckeberg & Rauhut, 2020).

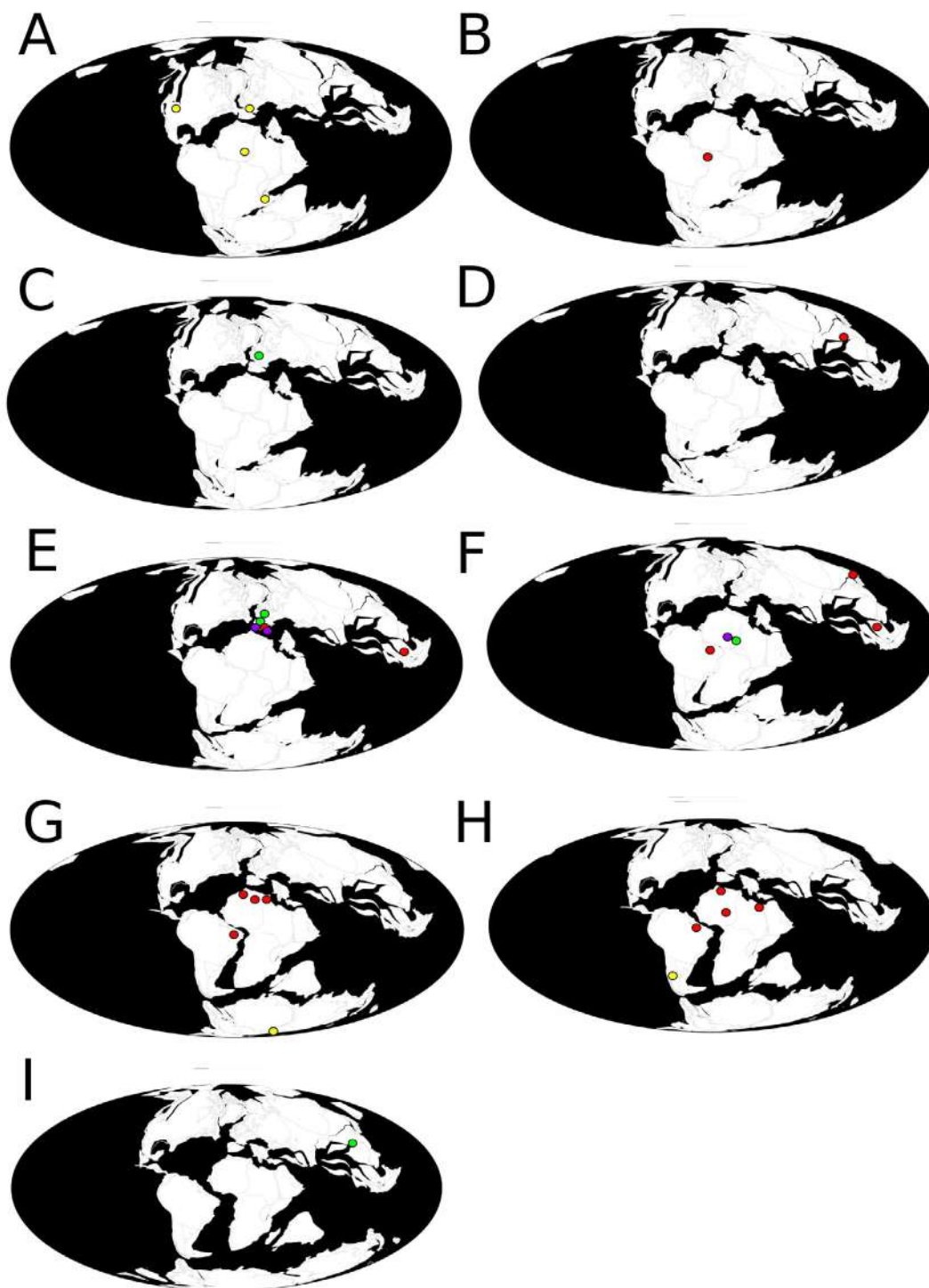
Para Hone et al. (2010), a raridade de fósseis de Spinosauridae é surpreendente considerando sua distribuição e seu estilo de vida possivelmente semiaquático. Porém ela pode estar mascarada pelo fato do pico de diversidade de Spinosauridae ter ocorrido no Cretáceo Inferior que foi mal preservado no registro fóssil ou eles simplesmente foram animais raros (Fara & Benton, 2000; Hone et al., 2010).

Em relação a origem e distribuição de Spinosauridae, acreditava-se que Spinosaurinae e Baryonychinae eram dominantes em tempo e locais diferentes (Sereno et al., 1998; Bertin, 2010; Barret et al., 2011). Foi sugerido que os ancestrais de Spinosauridae teriam uma distribuição cosmopolita e devido a uma divergência causada por vicariância os Spinosaurinae migraram e evoluíram no Gondwana seguidos por *Suchomimus*, enquanto os outros Baryonychinae migraram e evoluíram na Laurásia (Sereno et al., 1998; Bertin, 2010; Barret et al., 2011).

Atualmente o modelo de Milner (2003) é favorecido e o mais aceito devido a nomeação de novos táxons e a descoberta de novos elementos indeterminados europeus e por *Camarillasaurus* ser recuperado como um táxon basal em diferentes análises (Barker et al., 2021, 2022; Mateus & Estraviz-López, 2022; Sereno et al., 2022). Milner (2003) sugeriu que os espinossaurídeos surgiram na Laurásia, mais especificamente na Europa Ocidental, e logo se distribuíram por regionalização seguida de vicariância a nível de gênero (Barker et al., 2021). Para Barker et al. (2021) pelo menos dois eventos de migração ocorreram em direção a África, o que explicaria a presença de *Suchomimus* e de Spinosaurinae lá.

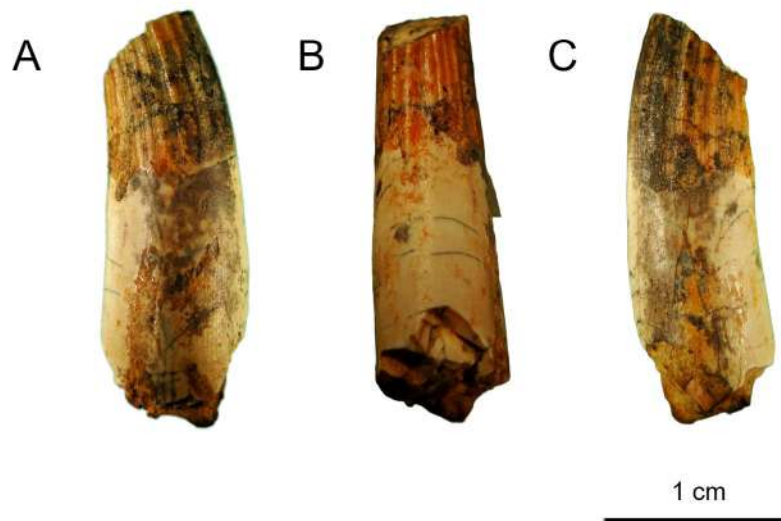
Contudo, o espécime mais antigo, o dente LPUFS 5737 (Figura 5) vem do Barriasiano ou Valanginiano da Formação Feliz Deserto da Bacia Sergipe-Alagoas no Brasil e se seu contexto for interpretado literalmente, pode sugerir que o ponto de origem de Spinosauridae foi o Gondwana ou os Spinosauridae podem ter se originado e separado antes do imaginado (Sales et al., 2017). O LPUFS 5737 foi atribuído a Spinosauridae com base na raiz que é tão larga quanto a coroa, com a cavidade da polpa grande; estrias retas e mais regularmente espaçadas na coroa, que são formadas pelo esmalte e a dentina e a carena é desprovida de serrilhas em suas margens medial e distal coincidindo com a principal curvatura da coroa, o que levou a sua atribuição a Spinosaurinae (Sales et al., 2017).

A presença desse dente no Brasil sugere que o evento cladogenético que separou Baryonychinae e Spinosaurinae deve ter ocorrido antes do Barremiano, como sugerido anteriormente (Sánchez-Hernández et al., 2007; Carrano et al., 2012; Le Loeuff et al., 2012; Sales et al., 2017; Barker et al., 2021). Para Sales et al. (2017), isso implica que Gondwana deveria ser o centro de origem e dispersão de Spinosaurinae entre o Barriasiano e o Valanginiano e que eventos de dispersão dessa subfamília devem ter ocorrido ao longo do Gondwana antes da separação entre África e América do Sul durante o Aptiano.



**Figura 4.** Distribuição generalizada dos holótipos e elementos indeterminados de Spinosauridae mencionados em nossa revisão. **A,** Titoniano; **B,** Berriasiano; **C,** Valanginiano; **D,** Hauteriviano; **E,** Barremiano; **F,** Aptiano; **G,** Albiano; **H,** Cenomaniano; **I,** Santoniano. **Círculos vermelhos,** Spinosaurinae; **círculos verdes,** Baryonychinae; **círculos roxos,** espinossaurídeos com posição interna conflitante em Spinosauridae dependendo do tipo de análise filogenética; **círculos amarelos,** elementos referidos que podem não pertencer a Spinosauridae. Mapas elaborados com os dados do *Paleobiology Database* disponíveis em <https://paleobiodb.org/navigator/>.

**Figure 4.** Generalized distribution of the Spinosauridae holotypes and indeterminate elements mentioned in our review. **A,** Tithonian; **B,** Berriasian; **C,** Valanginian; **D,** Hauterivian; **E,** Barremian; **F,** Aptian; **G,** Albian; **H,** Cenomanian; **I,** Santonian. **Red circles,** Spinosaurinae; **green circles,** Baryonychinae; **purple circles,** spinosaurids with conflicting position within Spinosauridae depending on the type of the phylogenetic analysis; **yellow circles,** referred elements that might not belong to Spinosauridae. Maps elaborated based upon the data from the *Paleobiology Database*, available at: <https://paleobiodb.org/navigator/>.



**Figura 5.** Espécime LPUFS 5737: **A**, visão labial; **B**, visão distal; **C**, visão lingual. Escala = 1 cm. Imagens cortesia da Dra. Fabiana Vieira (Universidade Federal do Sergipe) e do Dr. Alexandre Liparini Escala (Universidade Federal de Minas Gerais).

**Figure 5.** Specimen LPUFS 5737: **A**, labial view; **B**, distal view; **C**, lingual view. Scale bar = 1 cm. Images courtesy of Dr. Fabiana Vieira (Universidade Federal do Sergipe) and Dr. Alexandre Liparini Escala (Universidade Federal de Minas Gerais).

Sales *et al.* (2017) concluem que a presença de Spinosaurinae na América do Sul no Barriasiano pode indicar que Baryonychinae é um grupo parafilético, se considerar a trajetória proposta para a evolução da condição dos dentes (dentes grosseiramente serrilhados para dentes finamente serrilhados até dentes não serrilhados), é possível que no futuro os Baryonychinae sejam considerados apenas grupos sucessivos de Spinosaurinae (Buffetaut, 2011; Serrano-Martínez *et al.*, 2016; Sales & Schultz, 2017).

É possível também que dentes não serrilhados tenham evoluído duas vezes separadamente dentro de Spinosauridae (Sales *et al.*, 2017). Sales *et al.* (2017) ressaltam que o dente em questão é similar aos do holótipo do *Angaturama* e que ele pode indicar que Spinosaurinae já havia evoluído e estava presente no Gondwana antes do imaginado, novamente novos elementos mais completos são necessários para elucidar a origem e distribuição de Spinosauridae.

Em relação a extinção da família, já foi proposto que ela foi causada por mudanças climáticas como aumento do nível do mar que desencadearam mudanças faunísticas que afetaram junto com outros clados de Theropoda entre o Aptiano e o Cenomaniano (Russell & Paesler, 2003; Canudo *et al.*, 2009; Candeiro *et al.*, 2017). O problema é que há poucos dados sobre mudanças climáticas e o aumento máximo do nível do mar na África que ocorreu durante o Cenomaniano, quando Spinosauridae poderia ser encontrada tanto no Brasil como no Norte da África, quando esta estava na etapa final de separação da América do Sul (Eaton *et al.*, 1997; Benton *et al.*, 2000; Russell & Paesler, 2003; Candeiro *et al.*, 2017).

Outra hipótese é que os Abelisauridae poderiam ter substituído a fauna de Spinosauridae após sua extinção (Novas *et al.*, 2013; Candeiro *et al.*, 2017). O problema para a última, seria o dente de Baryonychinae indeterminado do Santoniano na China que pode indicar que a família tenha persistido até o Cretáceo Superior e pelo fato de Spinosauridae e Abelisauridae serem comumente encontrados em simpatria. Elementos mais recentes são necessários para melhor compreender sua extinção (Hone *et al.*, 2010; Mateus *et al.*, 2011; Candeiro *et al.*, 2017). A seguir listamos diagnoses atualizadas de alguns elementos indeterminados associados a Spinosauridae relevantes em literatura que ajudam a ilustrar o seu alcance geográfico (Tabela 2).

### Argentina

O espécime Endemas PV 6 (Figura 6) é o único fóssil atribuído a Spinosauridae na América do Sul encontrado fora do Brasil, ele foi escavado na Argentina, na Formação Cerro Lisandro que pertence ao Supergrupo do Rio Limay e data de entre o final do Cenomaniano e o início do Turoniano (Canudo *et al.*, 2004; Salgado *et al.*, 2009).

**Tabela 2.** Contexto taxonômico e geológico dos elementos indeterminados referidos a Spinosauridae mencionados em nossa revisão.

**Table 2.** Taxonomic and geological context of the indeterminate elements referred to Spinosauridae mentioned in our review.

Identificação do espécime	Elementos e filiação	Bacia ou grupo	Formação	Idade	País	Referências
MNHN SAM 124	um rosto de um Spinosaurinae indeterminado	não informada	Gara Samani	Albiano	Argélia	Taquet & Russel, 1998; Sales & Schultz, 2017
Endemas PV-61	um possível dente de Noosauridae	Supergrupo do Rio Limay	Cerro Lisandro	Cenomaniano a Turuviano	Argentina	Canudo <i>et al.</i> , 2004; Salgado <i>et al.</i> , 2009
NMV P186076	uma ulna de Neovetoridae	Bacia de Otway	Eumeralla	Albiano	Austrália	Benson <i>et al.</i> , 2010; Barret <i>et al.</i> , 2011
NMV P221081	uma vértebra de Tetanurae <i>incertae sedis</i>	Bacia de Otway	Eumeralla	Albiano	Austrália	Barret <i>et al.</i> , 2011; Arden <i>et al.</i> , 2019
LPP-PV-0042	uma tíbia com diáfise e metáfise	Bacia do Araripe	Romualdo	Aptiano a Albiano	Brasil	Aureliano <i>et al.</i> , 2018; França <i>et al.</i> , 2021
MN 4819-V	Vértebras sacrais e caudais, ílio, púbis, ísquio, carpo, metacarpo, falanges, ungueal manual, ulna, fêmur, tíbia e fíbula	Bacia do Araripe	Romualdo	Aptiano a Albiano	Brasil	Aureliano <i>et al.</i> , 2018; França <i>et al.</i> , 2021
LPUFS 5737	um dente isolado de Spinosaurinae	Bacia Sergipe-Alagoas	Feliz Deserto	Berriasiano a Valanginiano	Brasil	Sales <i>et al.</i> , 2016
UFMA 1.10.240	um centro vertebral caudal similar a <i>Sigilmassasaurus</i>	Bacia de São Luís	Alcântara	Cenomaniano	Brasil	Medeiros & Schultz, 2002; Medeiros <i>et al.</i> , 2014; França <i>et al.</i> , 2021
não informada	um centro vertebral dorsal parcial similar aos vistos em <i>Spinosaurus</i> , <i>sensu</i> Stromer, 1915	Bacia de São Luís	Alcântara	Cenomaniano	Brasil	Medeiros & Schultz, 2002; Medeiros <i>et al.</i> , 2014; França <i>et al.</i> , 2021

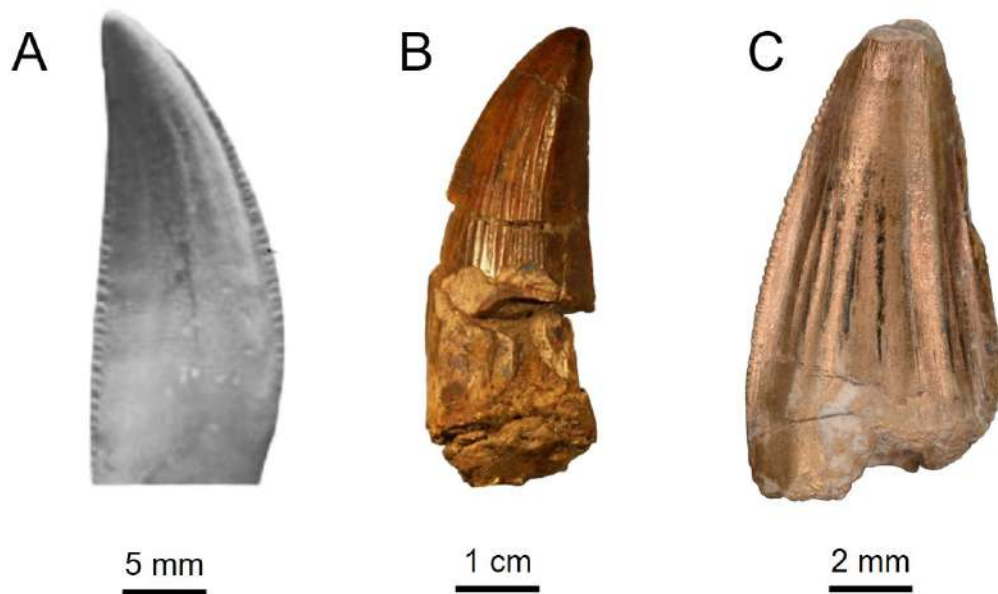


Tabela 2. Cont.

Identificação do espécime	Elementos e filiação	Bacia ou grupo	Formação	Idade	País	Referências
UFMA 1.20.070, UFMA 1.20.443, UFMA 1.20.444	275 dentes isolados de Spinosaurinae (2 morfotipos)	Bacia de São Luís	Alcântara	Cenomaniano	Brasil	Medeiros, 2006
MN 4743-V	três vértebras sacrais posteriores e seis vértebras caudais anteriores, similares as presentes em <i>Baryonyx</i> e <i>Suchomimus</i>	Bacia do Araripe	Romualdo	Aptiano a Albiano	Brasil	Bittencourt & Kellner, 2004
CPHNAMA VT-1446-A	uma falange ungueal do autopódio posterior de um Spinosaurinae indeterminado	Bacia da Parnaíba	Itapecuru	Aptiano a Albiano	Brasil	França <i>et al.</i> , 2021
XMDFEC V0010	um dente isolado de um Baryonychinae indeterminado	Bacia de Xixia	Majiacun	Santoniano	China	Hone <i>et al.</i> , 2010
BYU 612/45004	uma falange ungueal do primeiro dígito manual aumentada de <i>Torvosaurus tanneri</i>	Bacia Morrison	Morrison (Pedreira Chalico Gulch)	Caloviano a Titoniano	E.U.A	Allain <i>et al.</i> , 2012; Hanson & Makovicky, 2014
não informada	13 dentes isolados de Baryonychinae indeterminados	Sistema Ibérico	La Cantera	Barremiano	Espanha	Alonso <i>et al.</i> , 2015; Smyth <i>et al.</i> , 2020
não informada	quatro dentes isolados de Spinosaurinae indeterminados	Sistema Ibérico	La Cantera	Barremiano	Espanha	Alonso <i>et al.</i> , 2015; Smyth <i>et al.</i> , 2020
MO-CHA-41	um possível dente de Noasauridae	não informada	não informada	Titoniano	França	Vullo <i>et al.</i> , 2014
GINH-PV-999	um dente de um Spinosaurinae indeterminado	Grupo Sunchu	Sebayashi	Barremiano a Aptiano	Japão	Hasegawa <i>et al.</i> , 2003

Tabela 2. Cont.

Identificação do espécime	Elementos e filiação	Bacia ou grupo	Formação	Idade	País	Referências
KDC-PV-0003	um dente de um Spinosaurinae indeterminado	Grupo Sunchu	Sebayashi	Barremiano a Aptiano	Japão	Kubota <i>et al.</i> , 2017
MSNM V4047	um rosto de um Spinosaurinae indeterminado	Supergrupo Hamadiano	Grupo Kem KeM	Cenomaniano	Marrocos	Dal Sasso <i>et al.</i> , 2005; Sales & Schultz, 2017
IWCMS 2018.30	uma vértebra dorsal anterior fragmentada, um par de centros sacrais fundidos, uma vértebra caudal anterior parcial, um fragmento do centro sacrocaudal, fragmentos de costela, pedaços de ílio e porções do fêmur	Supergrupo Wealden	Wessex	Barremiano	Reino Unido	Barker <i>et al.</i> , 2022
PM2016-1-003	dente de um Spinosaurinae indeterminado (morfortipo I)	Sistema Phu Phan	Khok Kruat	Aptiano	Tailândia	Wongo <i>et al.</i> , 2019; Manitkoon <i>et al.</i> , 2022
PM2016-1-006	dente de um Spinosaurinae indeterminado (morfortipo II)	Sistema Phu Phan	Khok Kruat	Aptiano	Tailândia	Wongo <i>et al.</i> , 2019; Manitkoon <i>et al.</i> , 2022
SM-PW9B-11-17	8 vértebras caudais de um Spinosaurinae indeterminado, possivelmente <i>Siamosaurus</i>	Bacia Khorat	Sao Khua	Barremiano	Tailândia	Samathi <i>et al.</i> , 2021
SM-KK 14	esqueleto parcial de um Spinosaurinae indeterminado, possivelmente <i>Siamosaurus</i>	não informada	não informada	não informada	Tailândia	Milner <i>et al.</i> , 2007



**Figura 6.** Comparação entre **A**, dente do dentário de *Masiakasaurus*; **B**, holótipo do *Ostafrikasaurus*; **C**, espécime Endemas PV-6. Todos em visão lingual. **A** e **B** foram extraídos e modificados de Sampson *et al.* (2001) e Buffetaut (2012). Imagem do Endemas PV-6 cortesia do Dr. José Ignacio Canudo (*Zaragoza University*). Escalas: **A** = 5 mm; **B** = 1 cm; **C** = 2 mm.

**Figure 6.** Comparison between **A**, *Masiakasaurus* dentary tooth; **B**, *Ostafrikasaurus* holotype; **C**, specimen Endemas PV-6. **A** and **B** extracted and modified from Sampson *et al.* (2001) and Buffetaut (2012). All in a lingual view. Endemas PV-6's image courtesy of Dr. José Ignacio Canudo (*Zaragoza University*). Scale bars: **A** = 5 mm; **B** = 1 cm; **C** = 2 mm.

Ele foi descrito como um dente praticamente completo contendo a maior parte da sua cavidade pulpar; seu formato é cônico com ligeira inclinação distal; possui formato subcircular em seção transversal com leve compressão lateral; apresenta serrilhas com dentículos pequenos que variam de tamanho ao longo das bordas mesial e distal da carena e, por fim, ele apresenta estrias longitudinais nas superfícies lados labial e lingual separadas por sulcos largos.

O espécime MO-CHA-41 descrito por Vullo *et al.* (2014) do Titoniano da região de *Pointe de Chassiron*, França, é similar em forma e ornamentação ao Endemas PV-6 e também foi atribuído a Spinosauridae. Contudo, para ambos os dentes os dentículos são muito grandes e espaçosos, as estrias são pouco numerosas e os sulcos entre elas são largos demais se comparados aos dentes de outros espinossaurídeos (Salgado *et al.*, 2009). Conforme notado por Gianecchini *et al.* (2010) este dente, assim como o holótipo do *Ostafrikasaurus*, é similar em forma e ornamentação aos dentes presente no dentário do noassaurídeo *Masiakasaurus*, conclusão com a qual concordamos.

### Austrália

Até o momento, dois fósseis foram atribuídos a Spinosauridae na Austrália: uma ulna isolada da Formação Eumeralla da Bacia de Otway, espécime NMV P186076, e uma vértebra cervical localizada no Museu Victoria Melbourne, espécime NMV P221081, que foi datado como entre o final da idade Aptiano e início do Albiano do Cretáceo Inferior (Barret *et al.*, 2011; Hone & Holtz, 2017). A ulna foi reclassificada como pertencendo a um Neovotoridae Benson, Carrano & Brusatte, 2010 indeterminado (Benson *et al.*, 2010; Barret *et al.*, 2011).

Barrett *et al.* (2011) julgaram a vértebra cervical NMV P221081 “idêntica à de *Baryonyx*” com base no centro vertebral alongado e a presença de um único forame pneumático situado anteriormente, também conhecido como pleurocele, que é dividido internamente por uma fina lâmina subvertebral. Conforme a revisão de Novas *et al.* (2013), a morfologia da pleurocele dessa vértebra cervical é baixa e alongada, dividida por uma lâmina com inclinação posterodorsal, diferindo do *Baryonyx*, em que o pleurocele é arredondada e sua lâmina interna é ântero-dorsalmente inclinada. Além disso, ela possui uma superfície articular craniana moderadamente convexa corpo vertebral, diferindo da superfície em forma de bola característica dos espinossaurídeos como o *Spinosaurus* (Stromer, 1915; Russel, 1996; Novas *et al.*, 2013).

Novas *et al.* (2013) concluem que não há evidências firmes para associá-la a Spinosauridae e que ela seria melhor classificada como pertencente a um Tetanurae indeterminado. Surpreendentemente quando incluída nas análises taxonômicas de Arden *et al.* (2019) ela ficou agrupada com Spinosaurinae. Arden *et al.* (2019) mencionam que as pré-zigapófises do NMV P221081 são longas e estreitas como as do *Sigilmassaurus* e a falta de uma articulação com superfície em forma de bola pode ser uma característica basal, eles ressaltam que estes resultados são preliminares. Devido a sua ambiguidade, concordamos que esse material é melhor referido com Tetanurae *incertae sedis*.

### Brasil

Na Bacia de São Luís, dentro da Formação Alcântara, está localizada a Laje do Coringa, um afloramento rochoso que apresenta paleofauna de peixes, gêneros *Mawsonia* Woodward, 1907 e *Onchopristis* Stromer, 1915, e dinossauros Carcharodontosauridae, Spinosauridae e Noosauridae correlacionada ou pelo menos similar ao visto no Grupo Kem Kem do Marrocos e da Formação Bahariya no Egito (Lapparent, 1960; Cavin *et al.*, 2010; Medeiros *et al.*, 2014; Smyth *et al.*, 2020).

Em relação a Spinosauridae, foram encontrados dois centros vertebrais caudais similares aos descritos por Russell (1996), os quais foram atribuídos a *Sigilmassasaurus* por Medeiros & Schultz (2002), espécimes UFMA 1.10.240 e UFMA 1.10.229, e um fragmento de vértebra similar ao centro das vértebras dorsais do holótipo do *Spinosaurus*, cujo número de identificação de espécime não foi informado (Medeiros *et al.*, 2014; França *et al.*, 2021).

O centro vertebral caudal distal UFMA 1.10.240 (Medeiros *et al.*, 2014 Fig. 3), apesar de não estar completo, é similar aos centros vertebrais caudais distais do neótipo do *Spinosaurus* (Ibrahim *et al.* 2020 Fig. 4) e aos centros vertebrais caudais proximal e medial do espécime “*Spinosaurus B*” (Stromer, 1915 Fig. 5a e Fig. 6c) o que pode sugerir que este espinossaurídeo brasileiro também apresentava uma vela na cauda. Estes três centros vertebrais são melhor referidos como Spinosauridae indeterminados sendo que foram encontrados isolados, porém considerando o contexto geográfico e geológico sugerimos que talvez eles sejam atribuíveis a *Oxalaia* ao invés de *Sigilmassaurus* e *Spinosaurus*.

Em relação a dentes isolados há dois morfotipos, o primeiro com coroa reta e seção basal arredondada, com carena não serrilhada em ambas as faces com estrias longitudinais e segundo morfotipo que não apresenta estrias, o que para Medeiros (2006) pode indicar a presença de mais de um espinossaurídeo na região (Medeiros & Schultz, 2002; Medeiros, 2006; Medeiros *et al.*, 2014).

Os diferentes morfotipos de dentes podem indicar heterodontia, condição presente no material africano de Spinosauridae e em outros terópodes, em que ao longo da pré-maxila, maxila e dentário os dentes apresentam diferentes morfologias que podem variar de acordo com a ontogenia ou alternativamente eles indicam a presença de mais de um espinossaurídeo nessa área (Medeiros, 2006; Hendrickx *et al.*, 2016; Smyth *et al.*, 2020). Medeiros *et al.* (2014) sugere que a fauna de vertebrados da Laje do Coringa pode ser o resultado de pequenas mudanças evolucionárias depois da separação do continente Gondwana no Albiano ou Aptiano Superior ou também da ocorrência de uma ponte de terra que permitiu fluxo gênico e atrasou a disparidade morfológica dos componentes faunísticos.

Já na Formação Romualdo, Bittencourt & Kellner (2004) descreveram uma série de vértebras sacrais e caudais que são similares às vistas em *Baryonyx* e *Suchomimus*. O espécime MN 4743-V, apresenta nove vértebras preservadas, das quais três são vértebras sacrais posteriores e seis são vértebras caudais (Bittencourt & Kellner, 2004). O MN 4743-V apresenta duas lâminas robustas sobre o processo transversal, delimitando o processo transversal, como o visto em *Torvosaurus* e *Baryonyx*, o que permite a sua atribuição a Spinosauridae (Bittencourt & Kellner, 2004).

Os arcos hemais não possuem processos pareados em sua parte proximal, assim como em *Baryonyx* e *Suchomimus*, por isso a sua atribuição a Spinosauridae (Bittencourt & Kellner, 2004). A presença de processos pareados na parte proximal dos arcos hemais é uma sinapomorfia de Tetanurae que está ausente em Spinosauridae (Serenó, 1999; Bittencourt & Kellner, 2004). Apesar da semelhança com Baryonychinae, Bittencourt & Kellner (2004) não o associaram a uma das subfamílias de Spinosauridae. Considerando a presença de *Irritator* e *Angaturama* na mesma formação sugerimos que este espécime pertença a um Spinosaurinae, porém mais elementos são necessários para esclarecer sua posição dentro de Spinosauridae.

Outro elemento brasileiro que merece destaque é o CPHNAMA VT-1446-A da Formação Itapecuru da Bacia da Parnaíba, que data de entre o Aptiano e o Albiano (França *et al.*, 2021). Ele consiste em uma falange ungueal do autopódio

posterior de um provável Spinosaurinae indeterminado com uma superfície ventral chata que é proporcionalmente quase duas vezes mais larga do que é profunda em vista proximal. Ele é similar a morfologia das falanges ungueais do neótipo do *Spinosaurus sensu* Ibrahim *et al.*, 2014 e do espécime juvenil de Spinosaurinae marroquino descrito por Maganuco & Dal Sasso (2018). Tal morfologia provavelmente auxiliaria na sustentação de peso, considerando que as pernas de alguns Spinosaurinae eram relativamente curtas e/ou na locomoção em substratos macios (Ibrahim *et al.*, 2014; Hone & Holtz, 2021; França *et al.*, 2021).

### China

O espécime XMDFEC V0010 que foi recuperado da Formação Majiacun da Bacia de Xixia na Província de Henan, China consiste em um dente isolado do Santoniano sem a ponta e com algumas rachaduras (Hone *et al.*, 2010). A sua raiz não foi preservada e ele não apresenta sinais de transporte ou tombamento, portanto, os autores sugerem que ele tenha caído da mandíbula quando o animal estava vivo (Hone *et al.*, 2010). Este dente aumenta significativamente o alcance geográfico e temporal da família até o Cretáceo Superior, o que pode sugerir que a extinção da família não ocorreu ainda no Cretáceo Inferior como já foi sugerido por (Canudo *et al.* 2009; Hone *et al.* 2010; Candeiro *et al.*, 2017).

Foi sugerido que este dente pertence a Baryonychinae por causa das seguintes características: formato cônico, longo e levemente recurvado ao longo do seu comprimento; seção transversal sub-circular; carena serrilhada definida nas faces posterior e anterior com denticulos um pouco desgastados; quantidade de denticulos por milímetro, no caso do XMDFEC V0010 cinco por milímetro e no de Baryonychinae de seis a doze denticulos por milímetro contra dois a três por milímetro em Spinosaurinae; estrias ântero-posteriores excepcionalmente fracas nas superfícies laterais do dente que são amplamente espaçadas e rasas e a superfície do seu esmalte é amplamente lisa sem a forte ornamentação dorso-ventral vista em vários dentes de Spinosauridae (Ruiz-Omeñaca *et al.*, 2005; Buffetaut, 2008; Hone *et al.*, 2010).

### Espanha

Os registros Ibéricos da família vão do Hauteriviano Superior, até o Aptiano Inferior das Bacias de Cameros e Maestrazgo na Espanha, e o Barremiano Inferior na Bacia Lusitaniana em Portugal, a maioria desses registros consistem em dentes e em alguns elementos cranianos e pós-craniais fragmentados (Malafaia *et al.*, 2019). Alonso *et al.* (2015) coletaram 17 dentes de terópodes da Formação Blesa, localizada em uma bacia intracratônica do Sistema Ibérico, Espanha, o qual possui a maior paleodiversidade ibérica do início do Barremiano (Alonso *et al.*, 2015, fig. 2).

Através de uma análise de componentes principais, Alonso *et al.* (2015) concluíram que 13 pertencem a um morfotipo de Baryonychinae mais próximo do *Baryonyx* do que do *Suchomimus* e quatro a um morfotipo de Spinosaurinae próximo do *Spinosaurus*, apesar de pequenos. Smyth *et al.* (2020) mencionam que este morfotipo de Spinosaurinae não apresenta a base marginal lateral da coroa levemente convexa, quase estreita e o ápice da coroa não é centralizado, padrões comuns em dentes de Spinosaurinae. Apesar disso, a análise de Alonso *et al.* (2015) ainda assim o reagrupou mais perto de *Spinosaurus* do que de *Baryonyx*.

Neste sítio não foram encontradas evidências da presença de peixes e os dentes de outros dinossauros e crocodilomorfos são relativamente pequenos o que levou Alonso *et al.* (2015) a sugerir que este local abrigou um ecossistema que não conseguia sustentar organismos de grande porte e que os espinossaurídeos desse sítio poderiam não estar se alimentando de peixes. Considerando a presença de *Iberospinus*, *Vallibonavenatrix*, *Camarillasaurus* e espinossaurídeos indeterminados a Península Ibérica aparenta ter sido um *hotspot* de diversidade da família (Mateus & Estraviz-Lopes, 2022).

### Estados Unidos da América

Allain *et al.* (2012) mencionam espécime BYU 2020 como o único elemento de Spinosauridae na América do Norte e também o mais antigo, sendo da Formação Morrison, Jurássico Superior, entre o Caloviano e Titoniano. Ele consiste em uma falange ungueal grande do primeiro dígito da mão que foi atribuída ao holótipo de *Torvosaurus tanneri*, porém foi na realidade encontrado isolado na Pedreira Chalico Gulch, a 195 km da Pedreira Dry Mesa, onde o holótipo do *T. tanneri* foi descoberto (Britt, 1991; Allain *et al.*, 2012). A atribuição foi feita baseada no fato de espinossaurídeos como *Baryonyx* e *Suchomimus* também apresentarem falanges ungueais grandes no primeiro dígito da mão.

Com base nessa mesma característica, Allain *et al.* (2012) sugeriu que o *Chilintaisaurus tashuikouensis* Hu, 1964 fosse considerado um espinossaurídeo. A falange ungueal do primeiro dígito aumentada foi usada no passado para diagnosticar



**Figura 7.** Espécime BYU 612/45004. Falange Ungueal do primeiro dígito de um *Torvosaurus tanneri* erroneamente referido como Spinosauridae indet. por Allain *et al.* (2012). Imagem cortesia de Rod Scheetz Curador do *Brigham Young University Museum of Paleontology*. Escala = 25 cm.

**Figura 7.** Especimen BYU 612/45004. Ungueal phalanx from the first digit of a *Torvosaurus tanneri* erroneous referred as Spinosauridae indet. by Allain *et al.* (2012). Image courtesy of Rod Scheetz Curator of the Brigham Young University Museum of Paleontology. Scale bar = 25 cm.

a superfamília Spinosauroida (Serenó *et al.*, 1998; Allain *et al.*, 2012). Contudo ela está presente, no clado Megaraptora Benson, Carrano & Brusatte, 2010 e Allosauroida (Smith *et al.*, 2008).

Nós entramos em contato com o Museu da Universidade Brigham Young e o único espécime que bate com essa descrição é o BYU 612/45004 (Figura 7) que foi reconstituído e possivelmente está mais longo do que deveria ser. Como não há outros elementos corporais, cranianos ou dentais, não há como justificar a sua atribuição a Spinosauridae (Allain *et al.*, 2012; Hanson & Makovicky, 2014). Para Hanson & Makovicky (2014) a ungueal aumentada por ser uma sinapomorfia de Spinosauroida e como *Torvosaurus* é o único terópode grande conhecido na região não haveria problema em atribuí-la ao gênero.

Para Bertin (2010), ainda é possível que espinossaurídeos sejam encontrados na América do Norte, se considerar a congeneridade da fauna jurássica da Formação Tendaguru na África, onde *Ostafrikasaurus* foi descoberto, e a Formação Morrison, na América do Norte, e a presença *Torvosaurus* como um membro basal de Megalosauroida. Bertin (2010) sugere que dentes de espinossaurídeos já possam ter sido encontrados, porém identificados erroneamente como dentes de crocodilomorfos. Porém, como visto anteriormente, é possível que *Ostafrikasaurus* não seja um espinossaurídeo (Soto *et al.*, 2020).

### Japão

Até o presente momento, dois dentes foram atribuídos a Spinosauridae no Japão (Hasegawa *et al.*, 2003; Kubota *et al.*, 2017). O espécime GINH-PV-999, coletado na Formação Sebayashi do Grupo Sunchu em 2003, consiste em uma coroa isolada, cônica e levemente comprimida lábio-lingualmente com seção transversal quase oval; a carena é distinta anterior e posteriormente, não sendo possível determinar se a coroa pertence ao maxilar ou ao dentário; a carena também apresenta estrias em todo o seu comprimento, o que a torna distinguível de crocodilomorfos e répteis marinhos (Hasegawa *et al.*, 2003).

O GINH-PV-999 é quase idêntico ao holótipo de *Siamosaurus*, devido ao formato e ornamentação, também possui serrilhas desgastadas e denticulos não aparentes e também tem idade similar, Barremiano Superior (Buffetaut & Ingavat, 1986; Hasegawa *et al.*, 2003). Portanto, o GINH-PV-999 foi classificado como Spinosauridae indeterminado e possivelmente um representante do gênero duvidoso *Siamosaurus* ou um animal similar (Hasegawa *et al.*, 2003).

O segundo dente KDC-PV-0003 foi recuperado em 2015 da mesma formação por duas crianças, Taisei Kanei e Hirohito Kanai (Kubota *et al.*, 2017). Ele consiste em uma coroa fragmentada, delgada e levemente recurvada; a seção transversal é quase arredondada e distinguível de terópodes como *Allosaurus*, *Tyrannosaurus* e *Bambiraptor*; a carena mesial é distinguível com dois a três denticulos por milímetro de tamanhos irregulares como em Baryonychinae.

As estrias do KDC-PV-0003 são similares às do GINH-PV-999 e entre elas há uma estrutura granular fina que sugere que este dente completo seria mais curto que o GINH-PV-999 e por fim o ângulo do esmalte entre os denticulos de ambos os dentes é de 45° (Kubota *et al.*, 2017). As características compartilhadas entre os três espécimes podem ser únicas dos espinossaurídeos asiáticos e as diferenças entre eles podem ser explicadas pelo fato de serem dentes que ocuparam diferentes posições, o que poderia ser visto se material craniano fosse preservado (Kubota *et al.*, 2017).

### Reino Unido

Recentemente Barker *et al.* (2022) descreveram elementos de um espinossaurídeo indeterminado, nomeado como o “espinossaurídeo de White Rock”, espécime IWCMS 2018.30 da Formação Vectis do Barremiano Superior, Supergrupo Wealden, Ilha de Wight. Este espécime consiste em vértebras cervicais, sacrais e caudais e fragmentos de costelas, ílio e de um fêmur, entre outros fragmentos (ver Barker *et al.*, 2022). Características, tais como a presença de membrana espinodiapofisária em uma vértebra caudal anterior, sugerem que este é um membro de Spinosauridae, apesar da falta de autapomorfias para nomear um novo táxon (Barker *et al.*, 2022).

As análises taxonômicas de Barker *et al.* (2022) resultaram em uma politomia e três cladogramas nos quais este espécime é uma ramificação anterior de Spinosaurinae. Apesar disso, as sinapomorfias de Spinosaurinae, mais precisamente a posição correta das suas vértebras não é completamente compreendida e por isso não são suficientes para classificar o “espinossaurídeo de White Rock” como um Spinosaurinae. Apesar disso, este é o material mais recente de Spinosauridae do Reino Unido e talvez o primeiro material de Spinosaurinae. (Barker *et al.*, 2022).

### Tailândia

O Departamento de Recursos Minerais da Tailândia havia coletado até 2018, quase 60 dentes de espinossaurídeos de três locais diferentes dentro da Formação Khok Kruat, da idade Aptiano, que pertence ao Sistema Phu Phan: Sítio Sam Ran, Sítio Khok Pa Suam e a Província Khon Kaen (Wongko *et al.*, 2019). Eles foram classificados como Spinosauridae com base na sua seção transversal sub-oval a oval no formato da coroa e sua carena bem pronunciada (Wongko *et al.*, 2019; Manitkoon *et al.*, 2022).

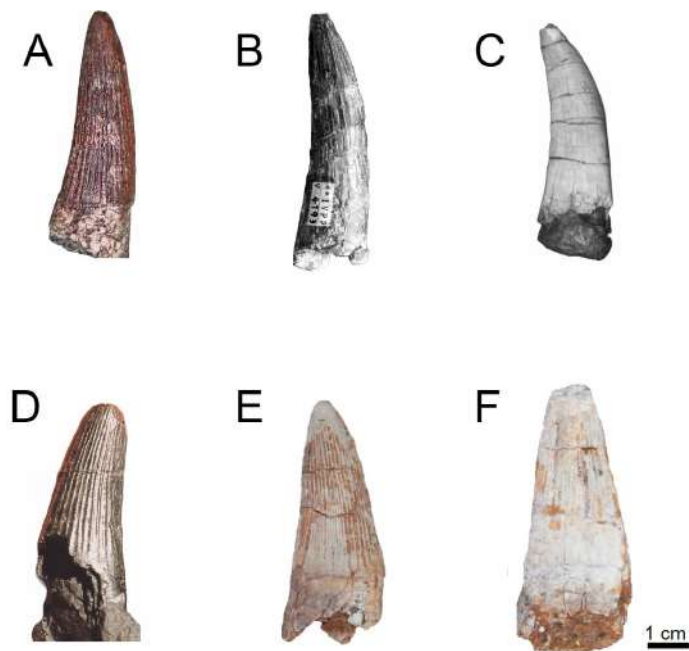
Destes 8 dentes foram escolhidos e comparados com os de outros Spinosauridae (Wongko *et al.*, 2019; Manitkoon *et al.*, 2022). Eles foram categorizados em dois morfotipos: o morfotipo I ou morfotipo Khok Kruat representado pelo espécime PM2016–1–003, que apresenta esmalte de superfície lisa na coroa e possui mais de 20 estrias finas de cada lado, e o morfotipo II ou morfotipo *Siamosaurus* representado pelo espécime PM2016–1–006, que mostra uma coroa com a superfície do esmalte enrugada e não mais do que 16 estrias grossas de cada lado, sendo que ambos morfotipos foram associados a Spinosaurinae (Figura 8) (Wongko *et al.*, 2019).

O morfotipo II é similar aos dentes do *Siamosaurus* da Formação Sao Khua da Província de Khon Kaen e ao *Siamosaurus* sp. da Formação Xinlong da Bacia de Napai (Wongko *et al.*, 2019). Ele é bem distribuído pelas Formações Sao Khua e Khok Kruat enquanto o morfotipo I só pode ser encontrado na Formação Khok Kruat (Wongko *et al.*, 2019). A primeira formação pertence ao Barremiano e a segunda ao Aptiano o que levou os autores a sugerirem que eles não pertencem ao mesmo táxon, apesar do morfotipo II estar presente em ambas as formações (Wongko *et al.*, 2019).

Um morfotipo de “transição” não pode ser encontrado e para Wongko *et al.* (2019) as diferentes morfologias dentárias sugerem dietas ou preferências alimentares diferentes. Contudo, isso pode indicar também um caso de heterodontia, assim como observado nos Spinosaurinae africanos, por isso, é necessário material craniano associado a dentes para esclarecer melhor a questão da diversidade de táxons tailandeses (Fanti *et al.*, 2014; Hendrickx *et al.*, 2016; Wongko *et al.*, 2019; Smyth *et al.*, 2020).

Samathi *et al.* (2021) reportaram a descoberta de vértebras caudais de Spinosauridae também da Formação Sao Khua, desta vez na montanha Phu Wiang que são parecidas as vértebras de *Iberospinus* e *Camarillasaurus*. Elas podem validar *Siamosaurus* como um Spinosauridae, porém para evitar confusão com o gênero incerto até que mais materiais sejam descobertos este espécime foi nomeado como “espinossaurídeo de Phuwiang B”, espécime SM-PW9B-11-17 (Samathi *et al.*, 2021).

Samathi *et al.* (2021) acreditam que elas pertencem a um animal adulto em virtude da fusão dos centros vertebrais com os arcos neurais. Estes centros são anficóelos e tem formato de ampolheta em vista ventral; não possuem pleurocele ou foramens; há um sulco ventral na superfície ventral de cada centro; as facetas dos arcos hemais são visíveis em todos



**Figura 8.** Comparação entre os dentes asiáticos de espinossaurídeos: **A**, holótipo do *Siamosaurus* (TF 2043a), visão labial; **B**, holótipo do *Sinopliosaurus* (IVPP V 4793), visão labial; **C**, Baryonychinae chinês indeterminado (XMDFEC V0010), visão labial; **D**, Spinosaurinae japonês indeterminado (KDC-PV-0003), visão lingual; **E**, morfotipo tailandês I (Khok Kruat) (PM 2016-1-003), visão anterior; **F**, morfotipo tailandês II (*Siamosaurus*) (PM 2016-1-006), visão anterior. Escala = 1 cm. Imagens extraídas e modificadas de Hasegawa *et al.* (2003), Buffetaut *et al.* (2008), Bertin (2010), Hone *et al.* (2010), Buffetaut (2012) e Manitkoon *et al.* (2022).

**Figure 8.** Comparison between asian spinosaurid teeth: **A**, *Siamosaurus* holotype (TF 2043a), labial view; **B**, *Sinopliosaurus* holotype (IVPP V 4793), labial view; **C**, indeterminate chinese Baryonychinae (XMDFEC V0010), labial view; **D**, indeterminate japanese Spinosaurinae (KDC-PV-0003), lingual view; **E**, tai morphotype I (Khok Kruat) (PM 2016-1-003), anterior view; **F**, tai morphotype II (*Siamosaurus*) (PM2016-1-006), anterior view. Images extracted and modified from Hasegawa *et al.* (2003), Buffetaut *et al.* (2008), Bertin (2010), Hone *et al.* (2010), Buffetaut (2012) e Manitkoon *et al.* (2022).

os centros e não representam uma sequência contínua. Por fim, como mencionado anteriormente não localizamos uma descrição do espécime SM-KK-14 que também possivelmente representa *Siamosaurus*.

### Considerações paleoecológicas

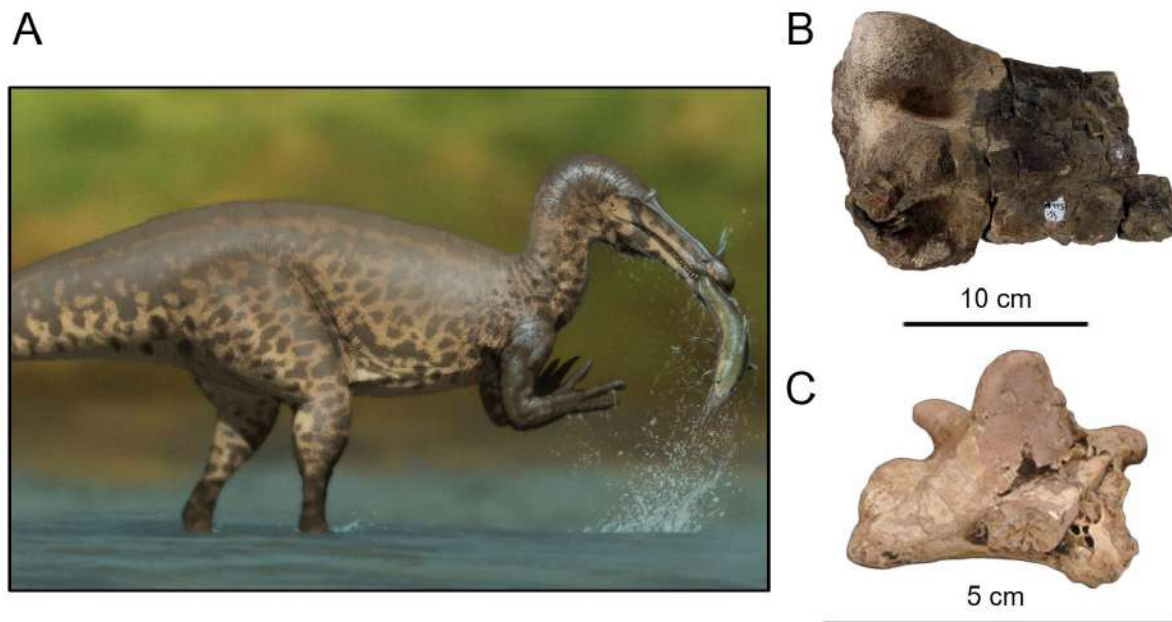
Os fósseis de Spinosauridae são geralmente encontrados associados a paleoambientes semi-áridos, costeiros, fluviais, deltas de rios, lagos, pântanos, planícies alagadas e manguezais (Stromer, 1915; Charig & Milner, 1997; Milner, 2003; Ijouiher, 2016; Ibrahim *et al.*, 2014; Medeiros *et al.*, 2014; Aureliano *et al.*, 2018). Tais paleoambientes eram geralmente compartilhados com terópodes das famílias Abelisauridae e Carcharodontosauridae e até mesmo outros espinossaurídeos (Evers *et al.*, 2015; Candeiro *et al.*, 2017; Barker *et al.*, 2021; Samathi *et al.*, 2021).

A sua dieta (Figura 9) era mais abrangente do que a de outros terópodes e consistia em peixes, dinossauros, pterossauros e carcaças, sendo que era possível alternância entre os recursos disponíveis (Paul, 1988; Charig & Milner, 1986, 1997; Buffetaut *et al.*, 2004; Hone *et al.*, 2004; Bertin, 2010; Cuff & Rayfield, 2013; Ibrahim *et al.*, 2014, 2020; Alonso *et al.*, 2015; Aureliano *et al.*, 2018; Hone & Holtz, 2017, 2019, 2021; Fabbri *et al.*, 2022; Sereno *et al.*, 2022).

A piscivoria era possivelmente primária ou, pelo menos, parcial e é evidenciada pela presença de escamas do peixe *Lepidotes mantelli* Agassiz, 1833 danificadas por ácidos estomacais, encontradas associadas a caixa torácica do holótipo do *Baryonyx* e pela vértebra de peixe presa no segundo dente pré-maxilar direito do espécime MSNM V4047 (Charig & Milner, 1997; Dal Sasso *et al.*, 2005).

Além disso, há uma série de características morfológicas que a favorecem como: o formato dos crânios comparáveis de crocodilomorfos piscívoros modernos resistentes à torção, como o dos gaviais, e à rápidos movimentos para baixo como o de aves pescadoras; dentes capazes de empalar e segurar presas escorregadias; as narinas e órbitas posicionadas anteriormente como as das cegonhas e garças para evitar o contato com a água; a biomecânica dos ossos quadráticos permite a passagem de itens grandes rumo ao sistema digestivo, assim como em pelicanos e pterossauros; a pré-maxila possivelmente sensível ao toque ou movimento na água como a de crocodilos modernos e as garras aumentadas que





**Figura 9.** Dieta de Spinosauridae: **A**, *Suchomimus* com um peixe pulmonado; **B**, Fêmur distal parcial de um *Iguanodon* jovem (NHMUK PV R 16517) encontrado associado a caixa torácica do holótipo do *Baryonyx*, escala = 10 cm; **C**, terceira vértebra cervical de um pterossauro Ornithocheiridae indeterminado (WDC-SFB-001 C) com um dente embebido de Spinosaurinae, possivelmente *Irritator* em visão dorso-lateral, escala = 5 cm. Ilustração do *Suchomimus* por Fred Wierum modificada e utilizada sob a licença CC BY-SA 4.0. NHMUK PV R 16517 foi fotografado pela equipe do *Natural History Museum, London* modificada e utilizada sob a licença CC BY-SA 4.0. Imagem do WDC-SFB-001 C extraída e modificada de Buffetaut et al. (2004).

**Figure 9.** Spinosauridae diet: **A**, *Suchomimus* with a lungfish; **B**, partial distal femur from a young *Iguanodon* (NHMUK PV R 16517), found associated with the *Baryonyx* holotype rib cage, scale bar = 10 cm; **C**, third cervical vertebrae from an indeterminate Ornithocheiridae pterosaur (WDC-SFB-001 C) embedded with a Spinosaurinae tooth, possibly *Irritator* in dorso-lateral view, scale bar = 5 cm. *Suchomimus* illustration by Fred Wierum modified and utilized under the CC BY-SA 4.0 license. NHMUK PV R 16517 was photographed by the Natural History Museum team, London modified and utilized under the CC BY-SA 4.0 license. WDC-SFB-001 image was extracted and modified from Buffetaut et al. (2004).

poderiam ser utilizadas para escavar presas escondidas, como peixes pulmonados sob a lama; já foi sugerido que a densidade dos ossos ajudaria alguns táxons a mergulhar atrás de presas, porém este não é um ponto de consenso entre diferentes autores (Rayfield et al., 2007; Hendrickx et al., 2008, 2016; Bertin, 2010; Cuff & Rayfield, 2013; Ibrahim et al., 2014, 2020; Sales & Schultz, 2017; Hone & Holtz, 2019, 2021; Fabbri et al., 2020; Schade et al., 2020; Myhrvold et al., 2022; Sereno et al., 2022).

Contudo eles não eram piscívoros obrigatórios, o holótipo do *Baryonyx* apresenta em sua caixa torácica alguns ossos de um *Iguanodon* jovem, o que exemplifica a alternância entre recursos disponíveis e abrangência da sua dieta (Charig & Milner, 1986, 1997; Bertin, 2010; Hone & Holtz, 2021). Além disso, dentes de *Siamosaurus* foram encontrados associados a vértebras do saurópode *Phuwiangosaurus sirindhornae* Martin, Buffetaut & Suteethorn, 1994 o que pode indicar predação ou necrofagia oportunística (Buffetaut & Suteethorn., 1999).

Já no Brasil, um dente que possivelmente pertence ao gênero *Irritator* foi encontrado embebido na terceira vértebra cervical de um pterossauro da família Ornithocheiridae Seeley, 1870 (Buffetaut et al., 2004). Caso similar à vértebra de hadrossauro descrita por dePalma et al. (2013) que apresenta um dente de *Tyrannosaurus rex* embebido. O tecido ósseo do pterossauro em questão estava fresco na hora da mordida, o que pode indicar que ele foi caçado por um *Irritator* ou foi mordido pouco tempo após sua morte, o que mais uma vez indica que Spinosauridae não eram piscívoros obrigatórios (Buffetaut et al., 2004; Cuff & Rayfield, 2013; Hone & Holtz, 2019, 2021).

Já foi sugerido que alguns táxons de Spinosauridae, especialmente o *Spinosaurus sensu* Ibrahim et al., 2014, seriam animais aquáticos altamente adaptados à natação e mergulho, sendo capazes de perseguir ativamente suas presas na coluna da água e realizar forrageamento subaquático (Ibrahim et al., 2014, 2020; Arden et al., 2019; Beevor et al., 2020; Fabbri et al., 2022). Tais sugestões e experimentos foram questionados e refutados em trabalhos posteriores (Henderson, 2018; Hone & Holtz, 2019, 2021; Myhrvold et al., 2022; Sereno et al., 2022).

Hone & Holtz (2021) propuseram o modelo de ecologia de vadeagem (*wading model*) devido a uma série de experimentos e observações sobre a anatomia do *Spinosaurus* (ver detalhes Hone & Holtz, 2021). Suas conclusões foram similares às de Sereno *et al.* (2022) que também testaram hipóteses de ecologia com base na anatomia do *Spinosaurus* (ver detalhes em Sereno *et al.*, 2022).

Em suma, a sua anatomia e a de outros espinossaurídeos no geral, favorece primariamente a exploração e predação em margens de ambientes aquáticos, como zonas ripárias, onde peixes e outras presas seriam emboscados e/ou capturados em águas rasas através de vadeagem, como fazem aves pescadoras modernas como garças e cegonhas, de modo que tal comportamento torna possível designá-los como predadores semi-aquáticos (Hone & Holtz, 2017, 2019, 2022; Henderson, 2018; Sereno *et al.*, 2022).

Concomitantemente, eles também poderiam explorar ambientes terrestres em busca de outras presas e carcaças quando possível ou necessário, haja visto que nenhum predador moderno de grande porte sobrevive apenas de peixes (Paul, 1988; Holtz, 1998; Holtz *et al.*, 2004; Bertin, 2010 Alonso *et al.*, 2015; Hone & Holtz, 2017, 2019, 2021; Sereno *et al.*, 2022).

Além de repartição de nicho, a alternância entre presas e locais de alimentação, sugere que os espinossaurídeos estavam aproveitando recursos escassos de uma maneira que outros terópodes e outros répteis não conseguiam, ou então de uma maneira intermediária entre eles, para evitar a competição (Holtz *et al.*, 2004; Hone *et al.*, 2010; Hassler *et al.*, 2018; Hone & Holtz, 2017). Hone *et al.* (2010) sugeriram que talvez eles podem ter sido oportunistas especializados, apresentando um nicho ecológico estreito.

Isso pode ser evidenciado nas análises isotópicas de Hassler *et al.* (2018). Elas sugerem que espinossaurídeos nas formações Gadoufafaoua e Kem Kem Beds estavam obtendo cálcio tanto de peixes como de dinossauros herbívoros. Já Hone & Holtz (2021), com base nas análises isotópicas de Amiot *et al.* (2010), sugeriram que os espinossaurídeos poderiam alternar entre períodos em ecossistemas aquáticos e períodos em ecossistemas terrestres, se deslocando por terra ou até mesmo nadando. Outra evidência favorável é a presença de espinossaurídeos na Formação Blesa, Península Ibérica, que não apresenta fósseis de peixes em seu contexto, o que levou a Alonso *et al.* (2015) a concluir que os Baryonychinae e Spinosaurine indeterminados presentes buscavam outros tipos de presa.

Outro possível padrão ecológico para Spinosauridae é a simpatria, pois em, pelo menos, cinco áreas: Península Ibérica, Marrocos, Brasil, Tailândia e Inglaterra mais de uma espécie ou morfotipo pode ser encontrado na mesma formação geológica (Medeiros *et al.*, 2014; Evers *et al.*, 2015; Hendrickx *et al.*, 2016; Aureliano *et al.*, 2018; Arden *et al.*, 2019; Barker *et al.*, 2021; de França *et al.*, 2021; Samathi *et al.*, 2021; Mateus & Estraviz-López, 2022).

Isso pode indicar que os Spinosauridae foram abundantes quando as circunstâncias ambientais beneficiavam o seu nicho ecológico, o que pode ter impulsionado a sua diversidade (Hone *et al.*, 2010; Hone & Holtz, 2017; Barker *et al.*, 2021). Presentes na mesma área os Spinosauridae estariam sujeitos a interações interespecíficas e sua separação de nichos pode ter sido espacial, ocupando diferentes habitats dentro de um ecossistema temporal alternando entre dias ou estações e até mesmo condicional (Barker *et al.*, 2021).

O mesmo pode ser dito em relação ao compartilhamento de habitat com terópodes das famílias Abelisauridae e Carcharodontosauridae que pode ser observado nas Formações Alcântara, Bahariya e Grupo Kem Kem, sendo que Spinosauridae foi a família mais abundante nesses locais (Novas *et al.*, 2013; Medeiros *et al.*, 2014; Ijouiher, 2016; Candeiro *et al.*, 2018; Barker *et al.*, 2021). Casos parecidos de simpatria de terópodes de grande porte da mesma família ou de outros grupos são comuns em outras formações, apesar das demandas ecológicas exigirem que predadores grandes ocorram a uma baixa diversidade taxonômica (Molnar, 1990; Van Valkenburgh & Molnar, 2002; Hone *et al.*, 2011; Isasmendi *et al.*, 2020; Barker *et al.*, 2021).

Alternativamente há a hipótese de que as três famílias mencionadas foram ambientalmente e ecologicamente segregadas devido ao contexto estratigráfico que pode não estar completamente resolvido (Hone *et al.*, 2010; Chiarenza & Cau, 2016). Já em relação a mais de um espinossaurídeo no mesmo local, alguns autores alternativamente sugerem que os diferentes elementos presentes representam a mesma espécie (Ibrahim *et al.*, 2014, 2020; Candeiro *et al.*, 2018; Smyth *et al.*, 2020; Sereno *et al.*, 2022). Há também a possibilidade de que se os diferentes espinossaurídeos presentes na mesma formação estejam separados por tempo geológico, o que sugerimos que pode indicar anagenesis (Barker *et al.*, 2021).

A vela dorsal ou caudal e as cristas cranianas sagitais ou nasais, podem ser interpretadas como estruturas de sinalização ou exibicionismo social-sexual, o mesmo pode ser dito para a vela presente na cauda do *Spinosaurus* que é similar à do macho da salamandra *Triturus cristatus* Laurenti, 1768 que também possui esta função (Charig & Milner, 1986; Sues

et al., 2002; Ibrahim et al., 2014; Hone & Holtz, 2017, 2021; Sereno et al., 2022). As cristas craniais em Baryonychinae são baixas e cruzadas enquanto suas arcadas supraciliares são inchadas, o que pode sugerir uso para comportamentos agonísticos, enquanto as cristas de Spinosaurinae são elevadas e posicionadas mais anteriormente no crânio, sendo que seu tamanho pequeno permite que a sinalização ou exibicionismo seja feito sem alertar sua presa, (Sues et al., 2002; Hone et al., 2012; Hone & Holtz, 2017; Sereno et al., 2022).

Já foi sugerido que a vela dorsal teria uma função similar a corcova de camelídeos ou de bisões, porém ela é melhor comparável a velas de outros dinossauros e de répteis como os dos gêneros *Dimetrodon* Cope, 1878 e *Edaphosaurus* Cope, 1882 (Bailey, 1997; Bertin, 2010; Hone & Holtz, 2017). Outros sugerem seu uso para a termorregulação, apesar de que os ambientes aquáticos onde eles caçavam poderiam realizar essa função, por isso até que análises biomecânicas mais completas sejam realizadas ela é melhor interpretada como produto de seleção sexual e como objeto de sinalização e exibicionismo social-sexual (Amiot et al., 2010; Bertin, 2010; Hone & Holtz, 2017). Tanto a vela quanto a crista cranial seriam visíveis quando o animal estivesse nadando e pescando sinalizando para outros animais a sua presença (Ibrahim et al., 2014; Hone & Holtz, 2017).

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os espinossaurídeos foram terópodes amplamente distribuídos e diversificados, sendo provavelmente predadores generalistas das margens de ambientes aquáticos, apesar de alguns autores defenderem que alguns membros eram extremamente especializados e capazes de perseguir presas ativamente na coluna de água, hipótese com a qual discordamos (Bertin, 2010; Ibrahim et al., 2014, 2020; Hone & Holtz, 2017, 2019, 2021; Candeiro et al., 2017; Barker et al., 2021; Fabbri et al., 2022; Sereno et al., 2022).

Aqui compilamos diagnoses atualizadas para os 20 táxons atribuídos à família na seguinte ordem: espinossaurídeos com posição interna incerta - *Ostafrikasaurus crassiserratus*, *Vallibonavenatrix cani*, *Iberospinus natarioi*, *Suchosaurus girardi*, *Cristatusaurus lapparenti*; Spinosaurinae - *Spinosaurus aegyptiacus*, *Spinosaurus maroccanus*, *Sigilmassasaurus brevicollis*, *Oxalaia quilombensis*, *Irritator challengerii*, *Angaturama limai*, *Ichthyovenator laosensis*, *Camarillasaurus chirurgidae*, *Siamosaurus suteethorni*, *Sinopliosaurus fusuiensis*; Baryonychinae - *Baryonyx walkeri*, *Suchosaurus cultridens*; Ceratosuchopsini - *Suchomimus tenerensis*, *Ceratosuchops inferodios* e *Riparovenator milnerae*.

Destes, foram considerados como válidos: *Spinosaurus aegyptiacus*, *Baryonyx walkeri*, *Irritator challengerii*, *Angaturama limai*, *Sigilmassasaurus brevicollis sensu Evers et al. (2015)*, *Cristatusaurus lapparenti*, *Suchomimus tenerensis*, *Oxalaia quilombensis*, *Ichthyovenator laosensis*, *Camarillasaurus chirurgidae*, *Vallibonavenatrix cani*, *Ceratosuchops inferodios*, *Riparovenator milnerae* e *Iberospinus natarioi (sensu Holtz et al., 2004; Carrano et al., 2012; Evers et al., 2015; Hone & Holtz, 2017; Sales & Schultz, 2017; Lacerda et al., 2022)*.

Os seis táxons restantes foram considerados como *nomina dubia*: *Ostafrikasaurus crassiserratus*, *Suchosaurus girardi*, *Spinosaurus maroccanus*, *Siamosaurus suteethorni*, *Sinopliosaurus fusuiensis*, *Suchosaurus cultridens* devido à falta de elementos diagnósticos e/ou autapomorfias (Evers et al., 2015; Mateus et al., 2011; Smyth et al., 2020). Destes, três foram considerados como *incertae sedis*: *Ostafrikasaurus crassiserratus*, *Suchosaurus girardi*, *Suchosaurus cultridens*, pelos mesmos motivos e pela possibilidade de representarem indivíduos de outros táxons já estabelecidos dentro Spinosauridae ou de *Ostafrikasaurus crassiserratus* possivelmente ser um membro de Ceratosauria, Noosauridae mais especificamente (Soto et al., 2020; Smyth et al., 2020; Barker et al., 2021).

Em relação aos problemas de taxonomia e filogenia interna da família que abordamos, eles ocorrem pela falta de elementos que sejam diagnósticos o suficiente, a falta de sobreposição de diferentes elementos e a aparente raridade de Spinosauridae e só podem ser solucionados com a descoberta de mais materiais e, talvez, a realização de revisões mais detalhadas de elementos já descobertos (Hone et al., 2010; Evers et al., 2015; Sales & Schultz, 2017; Smyth et al., 2020; Barker et al., 2021; Mateus & Estraviz-López, 2022; Isasmendi et al., 2022).

A origem, distribuição e extinção de Spinosauridae ainda não estão bem elucidadas considerando que: não há elementos que, sem dúvida, sejam de Spinosauridae e que datem do período Jurássico; o pico de diversidade de Spinosauridae ocorre no Cretáceo Inferior, em idades que não foram bem preservadas no registro fóssil; o elemento mais recente, espécime chinês XMDFEC V0010, foi encontrado em uma formação geológica do Santoniano, o que sugere que a família não se extinguiu no Cenomaniano; o elemento mais antigo, espécime sergipano LPUFS 5737, data possivelmente do Berriasiano o que o tornaria tão ou mais antigo que os táxons europeus, pode sugerir que o evento

cladogenético que separou as subfamílias ocorreu antes do imaginado e/ou ocorreu na Gondwana ao invés da Laurásia (Milner, 2003; Hone *et al.*, 2010; Sales *et al.*, 2017; Candeiro *et al.*, 2017; Barker *et al.*, 2021, 2022).

Enquanto estes problemas não são elucidados, deixamos algumas sugestões de pesquisa para outros trabalhadores que tenham interesse em Spinosauridae: verificar a possível parafília de Baryonychinae; verificar se há mais elementos de Spinosauridae na Formação Feliz Deserto e a sua idade; verificar se a vela apresentava alguma função biomecânica, além de exibicionismo e sinalização social-sexual; estudar o desenvolvimento ontogenético da família em formações onde há morfotipos de diferentes tamanhos; verificar se dentes atribuídos a crocodilos em coleções norte-americanas do Jurássico podem ser na realidade de espinossaurídeos como sugerido por Bertin *et al.* (2010); analisar se em formações que apresentam mais de um morfotipo se eles realmente representam duas espécies e investigar nas formações em que os holótipos de Spinosauridae foram encontrados se há outros elementos mais completos.

Essas são algumas sugestões que elencamos e que podem auxiliar a melhor compreender estes intrigantes terópodes, detalhadamente estudados em nossa revisão, os quais merecem mais atenção e pesquisas.

## AGRADECIMENTOS

Agradecemos a arqueóloga Dra. Giulia Marciani pela ajuda com a coleta dos artigos; ao Curador Rod Scheetz pela imagem e discussão sobre o espécime BYU 612/45004; aos paleontólogos Dra. Fabianna Vieira e Dr. Alexandre Liparini pelas imagens do espécime LPUFS 5737; ao paleontólogo Dr. José Ignácio Canudo pela imagem do espécime Endemas PV 6; às biólogas, biólogo, paleontólogo e palinóloga Dra. Maria Assunta, Dra. Eliara Solange Müller, Dr. Junir Lutinski, doutorando Ruben Alexandre Boelter e Dra. Gisele Leite de Lima Primam pelas sugestões nas primeiras versões deste manuscrito; aos paleontólogos Dr. Octávio Mateus, Dr. Dave Hone, Dr. Marcos Sales e Dr. Rodrigo Temp Müller pelas discussões que tivemos sobre a taxonomia de Spinosauridae e aos revisores anônimos da Paleodest por suas contribuições a este manuscrito.

## REFERÊNCIAS

- Allain, R.; Xaisanavong, T.; Richir, P. & Khentavong, B. 2012. The first definitive Asian spinosaurid (Dinosauria: Theropoda) from the early Cretaceous of Laos. *Naturwissenschaften*, **99**:369–377. doi:10.1007/s00114-012-0911-7
- Alonso, A.; Navarro-Lorbés, P.; Núñez-Lahuerta, C. & Canudo, J. I. 2015. Small-sized spinosaurids from the Lower Barremian (Lower Cretaceous) of Spain. In: Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontologists, 13, 2015. *Abstracts, Opole*, p. 137.
- Amiot, R.; Buffetaut, E.; Lécuyer, C.; Wang, X.; Boudad, L.; Ding, Z.; Fourel, F.; Hutt, S.; Martineau, F.; Medeiros, M.A.; Mo, J.; Simon, L.; Suteethorn, V.; Sweetman, S.; Tong, H.; Zhang, F. & Zhou, Z. 2010. Oxygen isotope evidence for semi-aquatic habits among spinosaurid theropods. *Geology*, **38**:139–142. doi:10.1130/G30402.1
- Apesteuguía S.; Smith, N.D.; Valieri, R.J. & Makovicky, P.J. 2016. An Unusual New Theropod with a Didactyl Manus from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Plos One*, **11**: e0157793. doi: 10.1371/journal.pone.0157793
- Arden, T.M.S.; Klein, C.G.; Zouhri, S. & Longrich, N. 2019. Aquatic adaptation in the skull of carnivorous dinosaurs (Theropoda: Spinosauridae) and the evolution of aquatic habits in spinosaurids. *Cretaceous Research*, **93**:275–284. doi:10.1016/j.cretres.2018.06.013
- Aureliano, T.; Guilardi, A.M.; Buck, P.V.; Fabbri, M.; Samathi, A.; Delcourt, R.; Fernandes, M.A. & Sander, M. 2018. Semi-aquatic adaptations in a spinosaur from the Lower Cretaceous of Brazil. *Cretaceous Research*, **90**:283–295. doi:10.1016/j.cretres.2018.04.024
- Bailey, J.B. 1997. Neural spine elongation in dinosaurs: sailbacks or buffalo-backs? *Journal of Paleontology*, **71**:1124–1146. doi:10.1017/S0022336000036076
- Barker, C.T.; Hone, D.W.E.; Naish, D.; Cau, A.; Lockwood, J.A.F.; Foster, B.; Schneider, P. & Gostling, N.J. 2021. New spinosaurids from the Wessex Formation (Early Cretaceous, UK) and the European origins of Spinosauridae. *Scientific Reports*, **11**:19340. doi:10.1038/s41595-021-97870-8
- Barker, C.T.; Lockwood, J.A.F.; Naish, D.; Brown, S.; Hart, A.; Tulloch, E. & Gostling, N.J. 2022. A European giant: a large spinosaurid (Dinosauria: Theropoda) from the Vectis Formation (Wealden Group, Early Cretaceous), UK. *Peer J*, **10**:e13543. doi:10.7717/peerj.13543
- Barrett, P.M.; Benson, R.B.J.; Rich, T.R. & Vickers-Rich, P. 2011. First spinosaurid dinosaur from Australia and the cosmopolitanism of Cretaceous dinosaur faunas. *Biology Letters*, **7**:933–936. doi:10.1098/rsbl.2011.0466
- Beevor, T.; Quigley, A.; Smith, R.E.; Smyth, R.S.; Ibrahim, N.; Zouhri, S. & Martill, D.M. 2020. Taphonomic evidence supports an aquatic lifestyle for Spinosaurus. *Cretaceous Research*, **117**:104627. doi:10.1016/j.cretres.2020.104627
- Benton, M. J.; Bouaziz, S.; Buffetaut, E.; Martill, D., Ouaja, M.; Soussi, M. & Trueman, C. 2000. Dinosaurs and other fossil vertebrates from fluvial deposits in the Lower Cretaceous of southern Tunisia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **157**:227–246. doi:10.1016/S0031-0182(99)00167-4
- Benson, R.B.J. 2010. A description of *Megalosaurus bucklandii* (Dinosauria: Theropoda) from the Bathonian of the UK and the relationships of Middle Jurassic theropods. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **158**:882–935. doi: 10.1111/j.1096-3642.2009.00569.x
- Benson, R.B.J.; Carrano, M.T. & Brusatte, S.L. 2010. A new clade of archaic large-bodied predatory dinosaurs (Theropoda: Allosauroidae) that

- survived to the latest Mesozoic. *Naturwissenschaften*, **97**:71–78. doi:10.1007/s00114-009-0614-x
- Bertin, T. 2010. A Catalogue of Material and Review of the Spinosauridae. *PalArch's Journal of Vertebrate Palaeontology*, **7**:1–39.
- Bittencourt, J. & Kellner, A.W.A. 2004. On a sequence of sacrocaudal theropod dinosaur vertebrae from the Lower Cretaceous Santana Formation, Northeastern Brazil. *Arquivos do Museu Nacional*, **62**:309–320.
- Britt, B.B. 1991. Theropods of Dry Mesa Quarry (Morrison Formation, Late Jurassic), Colorado, with emphasis on the osteology of *Torvosaurus tanneri*. *Brigham Young University Geology Studies*, **37**:1–72.
- Buffetaut, E. 2007. The spinosaurid dinosaur *Baryonyx* (Saurischia, Theropoda) in the Early Cretaceous of Portugal. *Geological Magazine*, **144**:1021–1025. doi:10.1017/S0016756807003883
- Buffetaut, E. 2010. Spinosaurids before Stromer: early finds of spinosaurid dinosaurs and their interpretations. *Geological Society, London, Special Publications*, **343**:175–188. doi:10.1144/SP343.10
- Buffetaut, E. 2012. An early spinosaurid dinosaur from the Late Jurassic of Tendaguru (Tanzania) and the evolution of the spinosaurid dentition. *Oryctos*, **10**:1–10.
- Buffetaut, E. & Ingavat, R. 1986. Unusual theropod dinosaur teeth from the Upper Jurassic of Phu Wiang Northeastern Thailand. *Revue de Paléobiologie*, **5**:217–220.
- Buffetaut, E.; Martill, D. & Escuillié, F. 2004. Pterosaurs as part of a spinosaur diet. *Nature*, **430**:33–33. doi:10.1038/430033a
- Buffetaut, E. & Ouaja, M. 2002. A new specimen of *Spinosaurus* (Dinosauria, Theropoda) from the Lower Cretaceous of Tunisia, with remarks on the evolutionary history of the Spinosauridae. *Bulletin de la Société Géologique de France*, **173**:415–421. doi:10.2113/173.5.415
- Buffetaut, E. & Suteethorn, V. 1999. The dinosaur fauna of the Sao Khua Formation of Thailand and the beginning of the Cretaceous radiation of dinosaurs in Asia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **150**:13–23. doi:10.1016/S0031-0182(99)00004-8
- Buffetaut, E.; Suteethorn, V.; Tong, H. & Amiot, R. 2008. An Early Cretaceous spinosaurid theropod from southern China. *Geological Magazine*, **145**:745–748. doi:10.1017/S0016756808005360
- Candeiro, C.R.A.; Brusatte, S.L. & Souza, A.L. 2017. Spinosaurid Dinosaurs from the Early Cretaceous of North Africa and Europe: Fossil Record, Biogeography and Extinction. *Anuário do Instituto de Geociências - UFRJ*, **40**:294–302. doi:10.11137/2017\_3\_294\_302
- Candeiro, C.R.A.; Gil, L. M. & Castro, P.E.P. 2018. Large-sized theropod *Spinosaurus*: an important component of the carnivorous dinosaur fauna in southern continents during the Cretaceous. *BSGF - Earth Sciences Bulletin*, **189**:1–15. doi:10.1051/bsgf/2018010
- Canudo, J.I.; Barco, J.L.; Pereda-Superbiola, X.; Ruiz-Omeñaca, J.I.O.; Salgado, L.; Torcida, F.F.B. & Gasulla, J.M. 2009. What Iberian dinosaurs reveal about the bridge said to exist between Gondwana and Laurasia in the Early Cretaceous. *Bulletin de la Société Géologique de France*, **180**:5–11. doi:10.2113/gssgfbull.180.1.5
- Canudo, J.I.; Salgado, L.; Barco, J.L.; Bolatti, R. & Ruiz-Omeñaca, J.I. 2004. Dientes de dinosaurios terópodos y saurópodos de la Formación Cerro Lisandro (Cenomaniense superior-Turoniense inferior, Cretácico superior) en Río Negro (Argentina). *Geo-Temas*, **6**:31–34.
- Carpenter, K. 1990. Variation in *Tyrannosaurus rex*. In: K. Carpenter; P.J. Currie (eds.) *Dinosaur Systematics: Perspectives and Approaches*, Cambridge University Press, p. 139–143.
- Carpenter, K. 2010. Variation in a population of Theropoda (Dinosauria): *Allosaurus* from the Cleveland Lloyd Quarry (Upper Jurassic), Utah, USA. *Paleontological Research*, **14**:250–260. doi:10.2517/1342-8144-14.4.250
- Carrano, T.M.; Benson, R.B.J. & Sampson, S.D. 2012. The phylogeny of Tetanurae (Dinosauria: Theropoda). *Journal of Systematic Palaeontology*, **10**:211–300. doi:10.1080/14772019.2011.630927
- Cavin, L.; Tong, H.; Boudad, L.; Meister, C.; Piuze, A.; Tabouelle, J.; Arab, M.; Amiot, R.; Buffetaut, E.; Dyke, G.; Hua, S. & Le Loueff, J. 2010. Vertebrate assemblages from the early Late Cretaceous of southeastern Morocco: An overview. *Geological Society of Africa Presidential Review*, **57**:391–412. doi:10.1016/j.jafrearsci.2009.12.007.
- Charig, A.J. & Milner, A.C. 1986. *Baryonyx*, a remarkable new dinosaur. *Nature*, **324**:359–360.
- Charig, A.J. & Milner, A.C. 1997. *Baryonyx walkeri*, a fish eating dinosaur from the Wealden of Surrey. *Bulletin of the Natural History Museum. Geology series*, **53**:11–70.
- Chiarenza, A.A. & Cau, A. 2016. A large abelisaurid (Dinosauria, Theropoda) from Morocco and comments on the Cenomanian theropods from North Africa. *Peer Journals*, **4**:e1754. doi:10.7717/peerj.1754
- Chure, D.J. & Madsen, J.H. 1996. Variation in aspects of the tympanic pneumatic system in a population of *Allosaurus fragilis* from the Morrison Formation (Upper Jurassic). *Journal of Vertebrate Paleontology*, **16**:63–66. doi:10.1080/02724634.1996.10011284
- Cordeiro, A.M.; Oliveira, G.M.D.; Rentería, J.M. & Guimarães, C.A. 2007. Revisão sistemática: uma revisão narrativa. *Revista do Colégio Brasileiro de Cirurgiões*, **34**:428–431. doi:10.1590/S0100-69912007000600012
- Cuesta, E.; Ortega, F. & Sans, J. L. 2018. Appendicular osteology of *Concavenator corcovatus* (Theropoda; Carcharodontosauridae; Early Cretaceous; Spain). *Journal of Vertebrate Paleontology*, **38**:e1485153
- Cuff, A.R. & Rayfield, E.J. 2013. Feeding Mechanics in Spinosaurid Theropods and Extant Crocodylians. *Plos One*, **8**:84–95. doi:10.1371/journal.pone.0065295
- Dal Sasso, C.; Maganuco, S.; Buffetaut E. & Mendez, M. A. 2005. New information on the skull of the enigmatic theropod *Spinosaurus*, with remarks on its size and affinities. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **25**: 888–896. doi:10.1671/0272-4634(2005)025[0888:NIOTSO]2.0.CO;2
- DePalma, R.A.; Burnhamb, D.A.; Martin, L.D.; Rothschild, B.M. & Larson, P.L. 2013. Physical evidence of predatory behavior in *Tyrannosaurus rex*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **110**:12560–12564. doi:10.1073/pnas.1216534110
- Eaton, J.G.E.; Kirkland, J.I.; Hutchison, J.H.; Denton, R.; O'Neill, R.C. & Parrish, J.M. 1997. Nonmarine extinction across the Cenomanian-Turonian boundary, southwestern Utah, with a comparison to the Cretaceous-Tertiary extinction event. *Geological Society of America Bulletin*, **109**: 560–567. doi:10.1130/0016-7606(1997)109%3C0560:NEATCT%3E2.3.CO;2
- Evers, S.W.; Rauhut, O.W.M.; Milner, A.C.; Mcfeeters, B. & Allain, R. 2015. A reappraisal of the morphology and systematic position of the theropod dinosaur *Sigilmassasaurus* from the “middle” Cretaceous of Morocco. *Peer Journals*, **3**:e1323. doi:10.7717/peerj.1323

- Fabbri, M.; Navalón, G.; Benson, R.B.J.; Pol, D.; O'Connor, J.; Bhullar, B.A.S.; Erickson, G. M.; Norell, M.A.; Orkney, A.; Lamanna, M.C.; Zouhri, S.; Becker, J.; Emkell, A.; Dal Sasso, C.; Bindellini, G.; Maganuco, S.; Auditore, M. & Ibrahim, N. 2022. Subaqueous foraging among carnivorous dinosaurs. *Nature*, **603**:852–857. doi:10.1038/s41586-022-04528-0
- Fanti, F., Cau, A., Martinelli, A. & Contessi, M., 2014. Integrating palaeoecology and morphology in theropod diversity estimation: a case from the Aptian-Albian of Tunisia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **410**:39–57. doi:10.1016/j.palaeo.2014.05.033
- Fara, E. & Benton M. J. 2000. The fossil record of Cretaceous tetrapods. *Palaio*s, França, T.C.D.; Brilhante, N.S.; Nobre, Y.D.O.M.; Medeiros, M.A.; Lindoso, R.M. & Costa, F.R. 2021 The first record of a spinosaurid pedal ungual from Brazil (Boca do Forno Ravine, Itapeturu Formation, Parnaíba Basin). *Historical Biology*, 1–10. doi:10.1080/08912963.2021.1981890
- 15**:161–165. doi:10.1669/0883-1351(2000)015<0161:TFROCT>2.0.CO;2
- Gauthier, J. 1986. Saurischian monophyly and the origin of birds. *Memoirs of the California Academy of Sciences*, **8**:1–55.
- Gianecchini, F. A.; Makovicky, P. J. & Apesteguía, S. 2010. The teeth of the unenlagiine theropod Buitreraptor from the Cretaceous of Patagonia, Argentina, and the unusual dentition of the Gondwanan dromaeosaurids. *Acta Paleontologia Polonica*, **56**:279–290. doi:10.4202/app.2009.0127
- Hanson, M. & Makovicky, P. J. 2014. A new specimen of *Torvosaurus tanneri* originally collected by Elmer Riggs. *Historical Biology*, **26**:775–784. doi:10.1080/08912963.2013.853056
- Hasegawa, Y.; Buffetaut, E.; Manabe, M. & Takakuwa, Y. 2003. A possible spinosaurid tooth from the Sebayashi Formation (Lower Cretaceous), Gunma, Japan. *Bulletin of Gunma Museum of Natural History*, **7**:1–5.
- Heckberg, N. & Rauhut, O. W. M. 2020. Histology of spinosaurid dinosaur teeth from the Albian-Cenomanian of Morocco: Implications for tooth replacement and ecology. *Paleontologia Electronica*, **23**:a48. doi:10.26879/1041
- Henderson, D.M. 2018. A buoyancy, balance and stability challenge to the hypothesis of a semi-aquatic *Spinosaurus* Stromer, 1915 (Dinosauria: Theropoda). *Peer Journals*, **6**:e5409. doi:10.7717/peerj.5409
- Hendrickx, C. & Mateus, O., 2014. Abelisauridae (Dinosauria: Theropoda) from the Late Jurassic of Portugal and dentition-based phylogeny as a contribution for the identification of isolated theropod teeth. *Zootaxa*, **3759**:1–74. doi:10.11646/zootaxa.3759.1.1
- Hendrickx, C.; Mateus, O. & Araújo, R. 2015. A proposed terminology of theropod teeth (Dinosauria, Saurischia). *Journal of Vertebrate Paleontology*, **35**:e982797. doi:10.1080/02724634.2015.982797
- Hendrickx, C., Mateus, O., Araújo, R. & Choiniere, J. 2019. The distribution of dental features in non-avian theropod dinosaurs: taxonomic potential, degree of homoplasy, and major evolutionary trends. *Paleontologia Electronica*, **22**:1–110. doi:10.26879/820
- Hendrickx, C.; Mateus, O. & Buffetaut, E. 2016. Morphofunctional Analysis of the Quadrate of Spinosauridae (Dinosauria: Theropoda) and the Presence of *Spinosaurus* and a Second Spinosaurine Taxon in the Cenomanian of North Africa. *Plos One*, **11**:46–95. doi:10.1371/journal.pone.0144695
- Hassler, A.; Martin, J. E.; Amiot, R.; Tacail, T.; Godet, F. A.; Allain, R. & Balter, V. 2018. Calcium isotopes offer clues on resource partitioning among Cretaceous predatory dinosaurs. *Proceedings of the Royal Society*, **285**:20180197. doi:10.1098/rspb.2018.0197
- Holtz, T.R.; Molnar, R.E. & Currie, P.J. 2004. Basal Tetanurae. In: D. Weishampel (ed.) *The Dinosauria*. University of California. Press, p. 71–110. doi:10.1525/california/9780520242098
- Hone, D.W.E., Xu, X. & Wang, D.Y. 2010. A probable baryonychine (Theropoda: Spinosauridae) tooth from the Upper Cretaceous of Henan Province, China. *Vertebrata Palasiatica*, **48**:19–26.
- Hone, D.W.E.; Wang, K.; Sullivan, C.; Zhao, X.; Chen, S.; Li, D.; Ji, S.; Ji, Q. & Xu, X. 2011. A new, large tyrannosaurine theropod from the Upper Cretaceous of China. *Cretaceous Research*, **32**:495–503.
- Hone, D.W.E & Holtz, T.R. 2017. A Century of Spinosaurids - A Review and Revision of the Spinosauridae with Comments on Their Ecology. *Acta Geologica Sinica - English Edition*, **91**:1120–1132. doi:10.1111/1755-6724.13328
- Hone, D.W.E. & Holtz, T.R. 2019. Comment on: Aquatic adaptation in the skull of carnivorous dinosaurs (Theropoda: Spinosauridae) and the evolution of aquatic habits in spinosaurids. *Cretaceous Research*, **93**:275–284. doi:10.1016/j.cretres.2019.05.010
- Hone, D.W.E. & Holtz, T. R. 2021. Evaluating the ecology of *Spinosaurus*: Shoreline generalist or aquatic pursuit specialist? *Palaentologia Electronica*, **24**:a03. doi:10.26879/110
- Hou, L., Yeh, H. & Zhao, X. 1975. Fossil reptiles from Fusui, Kwangshi. *Vertebrata Palasiatica*, **13**:23–33.
- Ibrahim, N.; Sereno, P.C.; Dal Sasso, C.; Maganuco, S.; Fabbri, M.; Martill, D.M.; Zouhri, S.; Myhrvold, N. & Iurino, D.A. 2014. Semiaquatic adaptations in a giant predatory dinosaur. *Science*, **345**:1613–1616. doi:10.1126/science.1258750
- Ibrahim, N.; Maganuco, S.; Dal Sasso, C.; Fabbri, M.; Auditore, M.; Bindellini, G.; Martill, D.M.; Zouhri, S.; Mattarelli, D.A.; Unwin, D.M.; Wiemann, J.; Bonadonna, D.; Amane, A.; Jakubczak, J.; Joger, U.; Lauder, G.V. & Pierce, S.E. 2020. Tail-propelled aquatic locomotion in a theropod dinosaur. *Nature*, **581**:67–70. doi:10.1038/s41586-020-2190-3
- Ijouiher, J. 2016. A reconstruction of the palaeoecology and environmental dynamics of the Bahariya Formation of Egypt. *PeerJ Preprints*, **4**:e2470v1. doi:10.7287/peerj.preprints.2470v1
- Isasmendi, E.; Navarro-Lorbés, P.; Sáez-Benito, P.; Vieira, L. I.; Torices, A. & Pereda-Suberbiola, X. 2022. New contributions to the skull anatomy of spinosaurid theropods: Baryonychinae maxilla from the Early Cretaceous of Igea (La Rioja, Spain). *Historical Biology*, 1–15. doi:10.1080/08912963.2022.2069019
- Janensch, W. 1920. Ueber *Elaphrosaurus Bambergi* und die Megalosaurier des Tendaguru-Schichten Deutsch-Ostafrikas. *Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin*, 225–235.
- Janensch, W. 1925. Die Coelurosaurier und Theropoden der Tendaguru-Schichten Deutsch-Ostafrikas. *Palaentographica*, **1**:1–99.
- Kellner, A.W.A.; Azevedo, S.A.K.; Machado, E.B.; Carvalho, L.B. & Henriques, D.D. R. 2011. A new dinosaur (Theropoda, Spinosauridae) from the Cretaceous (Cenomanian) Alcântara Formation, Cajual Island, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **83**:99–108. doi:10.1590/S0001-37652011000100006
- Kellner, A.W.A. & Campos, D. A. 1996. First Early Cretaceous theropod dinosaur from Brazil with comments on Spinosauridae. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie - Abhandlungen*, **199**:151–166. doi:10.1127/njgpa/199/1996/151

- Kubota, K.; Takakuwa, T. & Hasegawa, Y. 2017. Second discovery of a spinosaurid tooth from the Sebayashi Formation (Lower Cretaceous), Kanna Town, Gunma Prefecture, Japan. *Bulletin of Gunma National Museum*, **21**:1–6.
- Lacerda, M. B. S.; Grillo, O. N.; Romano, P. S. R. 2022. Rostral morphology of Spinosauridae (Theropoda, Megalosauroidea): premaxilla shape variation and a new phylogenetic inference. *Historical Biology*, **34**:1–21. doi:10.1080/08912963.2021.2000974
- Lapparent, A.F. 1960. Les dinosaures du “continental intercalaire” du Sahara central. *Mémoires de la Société Géologique de France*, **88**:3–56.
- Le Loeuff, J., Lång, E., Cavin, L. & Buffetaut, E. 2012. Between Tendaguru and Bahariya: on the age of the Early Cretaceous dinosaur sites from the continental intercalaire and other African formations. *Journal of Stratigraphy*. **36**:486–502.
- Machado, E.B. & Kellner, A.W.A. 2005. Notas Sobre Spinosauridae (Theropoda, Dinosauria). *Anuário do Instituto de Geociências - UFRJ*, **28**:158–173.
- Madsen, J.H. & Welles, S.P. 2000. Ceratosaurus (Dinosauria, Theropoda): A revised osteology. *Miscellaneous Publications, Utah Geological Survey*, **2**:1–80.
- Maganuco, S. & Dal Sasso, C. 2018. The smallest biggest theropod dinosaur: a tiny pedal ungual of a juvenile Spinosaurus from the Cretaceous of Morocco. *Peer Journals*, **6**:e4785. doi:10.7717/peerj.4785
- Malafaia, E.; Gasulla, J.M.; Escaso, F.; Narváez, I.; Sanz, J.L. & Ortega, F. 2019. A new spinosaurid theropod (Dinosauria: Megalosauroidea) from the upper Barremian of Vallibona, Spain: Implications for spinosaurid diversity in the Early Cretaceous of the Iberian Peninsula. *Cretaceous Research*, **106**:104221.
- Malafaia, E.; Ortega M.; Escaso, F. & Mocho, P. 2013. Rediscovery of a lost portion of the holotype of *Suchosaurus girardi* (Sauvage, 1897-98), now related to the spinosaurid theropod *Baryonyx*. In: JORNADAS INTERNACIONALES SOBRE PALEONTOLOGÍA DE DINOSAURIOS Y SU ENTORNO, 6, 2013. Libro de resúmenes, Salas de los Infantes, p. 82–84. doi:10.1016/j.cretres.2019.104221
- Martill, D.; Cruickshank, A. R. I.; Frey, E.; Small, P. G. & Clarke, M. 1996. A new crested maniraptoran dinosaur from the Santana Formation (Lower Cretaceous) of Brazil. *Journal of the Geological Society*, **153**: 5–8. doi:10.1144/2Fgsjgs.153.1.0005
- Manitkoon, S.; Deesri, U.; Lauprasert, K.; Warapeang, P.; Nonsrirach, T.; Nilpanapan, A.; Wongko, K. & Chanthasit, P. 2022. Fossil assemblage from the Khok Pha Suam locality of northeastern, Thailand: an overview of vertebrate diversity from the Early Cretaceous Khok Kruat Formation (Aptian-Albian). *Fossil Record*, **25**:83–85. doi:10.3897/fr.25.83081
- Mateus, O.; Araújo, R.; Natário, C. & Castanhinha, R. 2011. A new specimen of the theropod dinosaur *Baryonyx* from the early Cretaceous of Portugal and taxonomic validity of *Suchosaurus*. *Zootaxa*, **2827**:54–68. doi:10.11646/zootaxa.2827.1.3
- Mateus, O. & Estraviz-López, D. 2022. A new theropod dinosaur from the early cretaceous (Barremian) of Cabo Espichel, Portugal: Implications for spinosaurid evolution. *Plos One*, **17**: e0262614. doi:10.1371/journal.pone.0262614
- McFeeters, B. 2021. New mid-cervical vertebral morphotype of Spinosauridae from the Kem Kem Group of Morocco. *Vertebrate Anatomy Morphology Palaeontology*, **8**:182–193.
- Medeiros, M.A. & Schultz, C.L., 2002. A fauna dinossauriana da Laje do Coringa, Cretáceo Médio do Nordeste do Brasil. *Arquivos do Museu Nacional* **60**:155–162.
- Medeiros, M.A. 2006. Large theropod teeth from the Eocenomanian of northeastern Brazil and the occurrence of Spinosauridae. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **9**:333–338. doi:10.4072/rbp.2006.3.08
- Medeiros, M.A.; Lindoso, R.M.; Mendes, I.D. & Carvalho, I. S. 2014. The Cretaceous (Cenomanian) continental record of the Laje do Coringa flagstone (Alcântara Formation), northeastern South America. *Journal of South American Earth Sciences*, **53**:50–58. doi:10.1016/j.jsames.2014.04.002
- Milner, A.C. 2003. Fish-eating theropods: A short review of the systematics, biology and palaeobiogeography of spinosaurs. In: JORNADAS INTERNACIONALES SOBRE PALEONTOLOGÍA DE DINOSAURIOS Y SU ENTORNO, 2, 2003. *Actas, Salas de los Infantes*, p. 129–138.
- Milner, A.; Buffetaut, E. & Suteethorn, V. 2007. A tall-spined spinosaurid theropod from Thailand and the biogeography of spinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, supplement, **27**:118A.
- Molnar, R.E. 1990. Variation in theory and in theropods. In: K. Carpenter & P.J. Currie (eds.) *Dinosaur Systematics: Approaches and Perspectives*, Cambridge University Press, p. 71–79. doi:10.1017/CBO9780511608377.008
- Myhrvold, N.; Sereno, P. C.; Baumgart, S. L.; Formoso, K. K.; Vidal, D.; Fish, F.E. & Henderson, D.M. 2022. Spinosaurids as ‘subaqueous foragers’ undermined by selective sampling and problematic statistical inference. *BioRxiv*, 487781. doi:10.1101/2022.04.13.487781
- Novas, F.E.; Agnolin, F.; Ezcurra, M. D.; Porfiri, J. & Canale, J. I. 2013. Evolution of the carnivorous dinosaurs during the Cretaceous: The evidence from Patagonia. *Cretaceous Research*, **45**:174–215. doi:10.1016/j.cretres.2013.04.001
- Olshevsky, G. 1991. A Revision of the Parainfraclass Archosauria Cope, 1869, Excluding the Advanced Crocodylia. 1ª ed. San Diego, Mesozoic Meanderings, 201 p.
- Paul, G.S. 1988. *Predatory Dinosaurs of the World*. New York, The New York Academy of Sciences, 464 p.
- Rauhut, O.W.M. 2003. The interrelationships and evolution of basal theropod dinosaurs. *Special Papers in Paleontology*, **69**:1–213.
- Rauhut, O.W.M. 2011. Theropod dinosaurs from the late jurassic of Tengaguru (Tanzania). *Special Papers in Paleontology*, **86**:195–239.
- Rauhut, O.W.M.; Canudo, J.I. & Castanera, D.; 2019. A reappraisal of the early Cretaceous theropod dinosaur *Camarillasaurus* from Spain. In: CONFERENCE OF THE EAVP, 17, 2019. *Program and Abstracts*, Brussels, p. 96.
- Rauhut, O.W.M. & Pol, D. 2019. Probable basal allosauroid from the early Middle Jurassic Cañadón Asfalto Formation of Argentina highlights phylogenetic uncertainty in tetanuran theropod dinosaurs. *Scientific Reports*, **9**:18826. doi:10.1038/s41598-013-53672-7
- Rayfield, E.J.; Milner, A.C.; Xuan, V.B. & Young, P. G. 2007. Functional morphology of spinosaur “crocodile-mimic” dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **27**: 892–901. doi:10.1671/0272-4634(2007)27[892:FMOSCD]2.0.CO;2
- Ruiz-Omeñaça, J.I.; Canudo, J.I.; Cruzado-Caballero, P.; Infante, P. & Moreno-Azanza, M. 2005. Baryonychine teeth (Theropoda: Spinosauridae) from the Lower Cretaceous of La Cantalera (Josa, NE Spain). *Darmstädter Beiträge zur Naturgeschichte*, **14**:59–63.

- Russell, D.A. 1996. Isolated Dinosaur bones from the Middle Cretaceous of the Tafilalet, Morocco. *Bulletin du Muséum National d'histoire Naturelle. Section C, Sciences de la terre, Paléontologie, Géologie, Mineralogie*, **18**: 349–402.
- Russell, D.A. & Paesler, M.A. 2003. Environments of Mid-Cretaceous Saharan dinosaurs. *Cretaceous Research*, **24**:569–588. doi:10.1016/S0195-6671(03)00072-7
- Sales, M.A.F.; Liparini, A.; De Andrade, M.B.; Aragão, P.R.L. & Schultz, C.L. 2017. The oldest South American occurrence of Spinosauridae (Dinosauria, Theropoda). *Journal of South American Earth Sciences*, **74**: 83–88. doi:10.1016/j.sames.2016.10.005
- Sales, M.A.F. & Schultz, C. L. 2017. Spinosaur taxonomy and evolution of craniodental features: Evidence from Brazil. *Plos One*, **12**:e0187070. doi:10.1371/journal.pone.0187070
- Salgado, L.; Canudo, J.I.; Garrido, A.C.; Ruiz-Omeñaca, J.I.; García, R. A.; Fuente, M. S.; Barco, J. L. & Bollati, R. 2009. Upper Cretaceous vertebrates from El Anfiteatro area, Río Negro, Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research*, **30**:767–784. doi:10.1016/j.cretres.2009.01.001
- Samathi, A.; Sander, P.M. & Chanthasit, P. 2021. A spinosaurid from Thailand (Sao Khua Formation, Early Cretaceous) and a reassessment of *Camarillasaurus cirugedae* from the Early Cretaceous of Spain. *Historical Biology*, **33**:3480–3494. doi:10.1080/08912963.2021.1874372
- Sampson, S.D.; Carrano, M.T. & Forster, C. A. 2001. A bizarre predatory dinosaur from the Late Cretaceous of Madagascar. *Nature*, **409**:504–506. doi:10.1038/35054046
- Sánchez-Hernández, B. & Benton, M. 2014. Filling the ceratosaur gap: A new ceratosaurian theropod from the Early Cretaceous of Spain. *Acta Palaeontologica Polonica*, **59**:581–600. doi:10.4202/app.2011.0144
- Sauvage, H.E. 1897-1898. Vertèbres Fossiles du Portugal: Contributions à L'Étude des Poissons et des Reptiles du Jurassique et du Crétacique. Lisbon, Imprimerie de l'Académie Royale des Sciences, 46 p.
- Sereno, P.C.; Beck, A.L.; Dutheil, D.B.; Gado, B.; Larsson, H.C.E.; Lyon, G.H.; Marcot, J.D.; Rauhut, O.W.M.; Sadleir, R.W.; Sidor, C.A.; Varricchio, D.D.; Wilson, G.P. & Wilson, J.A. 1998. A Long-Snouted Predatory Dinosaur from Africa and the Evolution of Spinosaurids. *Science*, **282**:1298–1302. doi:10.1126/science.282.5392.129
- Sereno, P.C. 1999. The evolution of dinosaurs. *Science*, **284**:2137–2147. doi:10.1126/science.284.5423.2137
- Sereno, P.C.; Myhrvold, N.; Henderson, D.M.; Fish, F. E.; Vidal, D.; Baumgart, S.L.; Keillor, T.M.; Formoso, K.K. & Conroy, L.L. 2022. Spinosaurus is not an aquatic dinosaur. *eLife*, **11**:e80092. doi:10.7554/eLife.80092
- Serrano-Martínez, A.; Vidal, D.; Sciscio, L.; Ortega, F. & Knoll, F. 2016. Isolated theropod teeth from the Middle Jurassic of Niger and the early dental evolution of Spinosauridae. *Acta Palaeontologica Polonica*, **61**:403–415. doi:10.4202/app.00101.2014
- Schade, M.; Rauhut, O.W.M. & Evers, S.W. 2020. Neuroanatomy of the spinosaurid *Irritator challengeri* (Dinosauria: Theropoda) indicates potential adaptations for piscivory. *Scientific Reports*, **10**:9259. doi:10.1038/s41598-020-66261-w
- Smith, J.B.; Lamanna, M.C.; Mayr, H. & Lacovara, K.J. 2006. New Information regarding the Holotype of *Spinosaurus aegyptiacus* Stromer, 1915. *Journal of Paleontology*, **80**:400–406. doi:10.1666/0022-3360(2006)080[0400:NIRTHO]2.0.CO;2
- Smith, N.D.; Makovicky, P.J.; Agnolin, F.L.; Ezcurra, M.D; Pais, D. & Salisbury, S.W. 2008. A Megaraptor-like theropod (Dinosauria: Tetanurae) in Australia; support for faunal exchange across eastern and western Gondwana in the mid-Cretaceous. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **275**:2085–2093. doi:10.1098/rspb.2008.0504
- Smyth, R.S.H.; Ibrahim, N. & Martill, D. M. 2020. Sigilmassasaurus is Spinosaurus: A reappraisal of African spinosaurines. *Cretaceous Research*, **114**:104520. doi:10.1016/j.cretres.2020.104520
- Soto, M.; Toriño, P. & Perea, D. 2020. Ceratosaurus (Theropoda, Ceratosauria) teeth from the Tacuarembó Formation (Late Jurassic, Uruguay). *Journal of South American Earth Sciences*, **103**:102781. doi:10.1016/j.jsames.2020.102781
- Stromer, E. 1915. Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Agyptens II. Wirbeltierreste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). 3. Das Original des Theropoden *Spinosaurus aegyptiacus* nov. gen., nov. spec. *Abhandlungen der Mathematisch-Physikalischen Klasse der Königlich Bayerischen Akademie der Wissenschaften*, **28**:1–28.
- Sues, H.D.; Frey, E.; Martill, D.M. & Scott, D.M. 2002. *Irritator challengeri*, a spinosaurid (Dinosauria: Theropoda) from the Lower Cretaceous of Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **22**:535–547. doi:10.1671/0272-4634(2002)022[0535:ICASDT]2.0.CO;2
- Taquet, P. & Russell, D.A. 1998. New data on spinosaurid dinosaurs from the early cretaceous of the Sahara. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series IIA - Earth and Planetary Science*, **327**:347–353. doi:10.1016/S1251-8050(98)80054-2
- Therrien, F. & Henderson, D.M. 2007. My theropod is bigger than yours ... or not: estimating body size from skull length in theropods. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **27**:108–115. doi:10.1671/0272-4634(2007)27[108:MTIBTY]2.0.CO;2
- Van Valkenburgh, B. & Molnar, R. E. 2002. Dinosaurian and mammalian predators compared. *Paleobiology*, **28**:527–543.
- Vullo, R.; Abit, D.; Ballèvre, M.; Billon-Bruyat, J.P.; Bourgeois, R.; Buffetaut, E.; Daviero-Gomez, V.; Garcia, G.; Gomez, B.; Mazin, J.M.; Morel, S.; Néraudeau, D.; Pouech, J.; Rage, J.C.; Schnyder, J. & Tong, H. 2014. Palaeontology of the Purbeck-type (Tithonian, Late Jurassic) bonebeds of Chassiron (Oléron Island, western France). *Comptes Rendus Palevol*, **13**: 421–441. doi.org:10.1016/j.crpv.2014.03.003
- Wongko, K.; Buffetaut, E.; Khamha, S. & Lauprasert, K. 2019. Spinosaurid theropod teeth from the Red Beds of the Khok Kruat Formation (Early Cretaceous) in Northeastern Thailand. *Tropical Natural History*, **19**: 8–20.
- Yoshikazu, H.; Buffetaut, E.; Makoto, M. & Yuji, T. 2003. A possible spinosaurid tooth from Sebayashi Formation (Lower Cretaceous), Gunma, Japan. *Bulletin of Gunma Museum of Natural History*, **7**:1–5.









# Paleodest

*Paleontologia em Destaque*, v. 37, n. 77, p. 55-69, 2022  
e-ISSN 1807-2550 – Sociedade Brasileira de Paleontologia

## EQUINOIDES DA FORMAÇÃO JANDAÍRA, CRETÁCEO SUPERIOR DA BACIA POTIGUAR, NORDESTE DO BRASIL: ESTADO DA ARTE

JUAN HENRIQUE BUENO XAVIER<sup>1,2\*</sup>   
SANDRO MARCELO SCHEFFLER<sup>2</sup>   
ALINE MARCELE GHILARDI<sup>3</sup>   
CYNTHIA LARA DE CASTRO MANSO<sup>4</sup>   
CLAUDE LUIZ DE AGUILAR SANTOS<sup>5</sup>

<sup>1</sup>Programa de Pós-Graduação em Geociências: Patrimônio Geopaleontológico, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Quinta da Boa Vista, s/n, São Cristóvão, 20940-040, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

<sup>2</sup>Laboratório de Paleoinvertebrados, Departamento de Geologia e Paleontologia, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Quinta da Boa Vista, s/n, São Cristóvão, 20940-040, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

<sup>3</sup>Departamento de Geologia, Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Campus Universitário, R. das Engenharias, s/n, Lagoa Nova, 59078-900, Natal, RN, Brasil.

<sup>4</sup>Departamento de Biociências, Universidade Federal de Sergipe, Campus Prof. Alberto Carvalho, Av. Vereador Olímpio Campos, s/n, 49.500-000, Itabaiana, SE, Brasil.

<sup>5</sup>Museu Câmara Cascudo, Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Av. Hermes da Fonseca, 1398, Tirol, 59020-650, Natal, RN, Brasil.

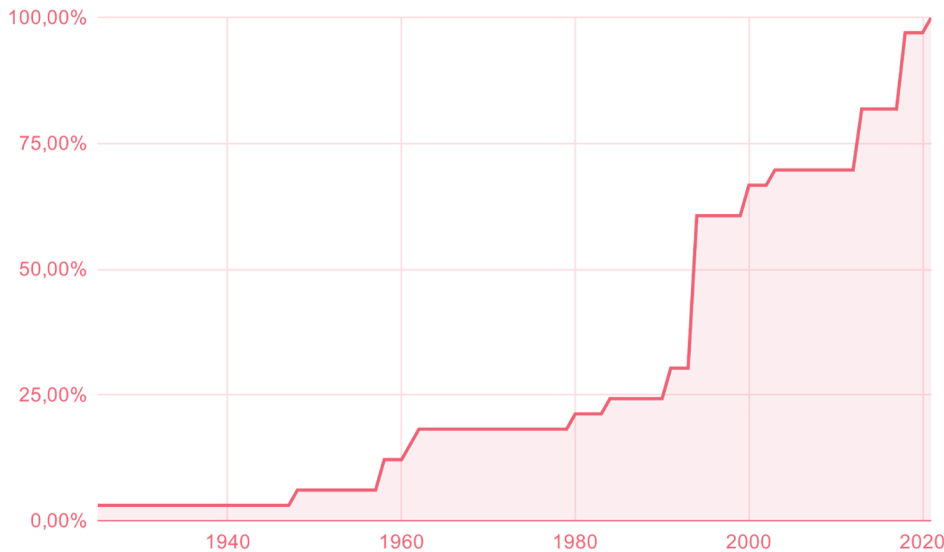
[xavierjbueno@gmail.com](mailto:xavierjbueno@gmail.com), [schefflersm@mn.ufrj.br](mailto:schefflersm@mn.ufrj.br), [alinemghilardi1@gmail.com](mailto:alinemghilardi1@gmail.com), [cynthialaramanso@gmail.com](mailto:cynthialaramanso@gmail.com), [claude.aguilard@ufrn.br](mailto:claude.aguilard@ufrn.br)

\*Autor correspondente: [xavierjbueno@gmail.com](mailto:xavierjbueno@gmail.com)




doi: 10.4072/paleodest.2022.37.77.03

Recebido em: 25 de outubro de 2022

Aceito em: 13 de março de 2023



# EQUINOIDES DA FORMAÇÃO JANDAÍRA, CRETÁCEO SUPERIOR DA BACIA POTIGUAR, NORDESTE DO BRASIL: ESTADO DA ARTE

JUAN HENRIQUE BUENO XAVIER<sup>1,2\*</sup>   
SANDRO MARCELO SCHEFFLER<sup>2</sup>   
ALINE MARCELE GHILARDI<sup>3</sup>   
CYNTHIA LARA DE CASTRO MANSO<sup>4</sup>   
CLAUDE LUIZ DE AGUILAR SANTOS<sup>5</sup>

<sup>1</sup>Programa de Pós-Graduação em Geociências: Patrimônio Geopaleontológico, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Quinta da Boa Vista, s/n, São Cristóvão, 20940-040, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

<sup>2</sup>Laboratório de Paleoinvertebrados, Departamento de Geologia e Paleontologia, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Quinta da Boa Vista, s/n, São Cristóvão, 20940-040, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

<sup>3</sup>Departamento de Geologia, Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Campus Universitário, R. das Engenharias, s/n, Lagoa Nova, 59078-900, Natal, RN, Brasil.

<sup>4</sup>Departamento de Biociências, Universidade Federal de Sergipe, Campus Prof. Alberto Carvalho, Av. Vereador Olimpio Campos, s/n, 49.500-000, Itabaiana, SE, Brasil.

<sup>5</sup>Museu Câmara Cascudo, Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Av. Hermes da Fonseca, 1398, Tirol, 59020-650, Natal, RN, Brasil.

xavierjbueno@gmail.com, schefflersm@mn.ufrj.br, alinemghilardi1@gmail.com, cynthialaramanso@gmail.com, claude.aguilard@ufrn.br

\*Autor correspondente: xavierjbueno@gmail.com

## RESUMO

O presente trabalho analisa o histórico de estudos sobre os equinóides fósseis da Formação Jandaíra, Cretáceo Superior da Bacia Potiguar, Nordeste do Brasil, com a finalidade de compreender o estado atual do conhecimento acerca das espécies descritas para a unidade. A literatura foi obtida por meio da busca em páginas da internet como *Google Scholar*, *Memória da Biblioteca Nacional*, *Biodiversity Heritage Library* e *Periódicos Capes*. Além disso, também foram contatados diversos pesquisadores da área para acessar as referências bibliográficas faltantes. Foram levantados 32 estudos, incluindo monografias, dissertações, teses, resumos, publicações em revistas científicas e capítulos de livros. Os trabalhos encontrados são apresentados em ordem cronológica, observando-se as alterações taxonômicas realizadas por cada publicação ao longo do tempo. Gerou-se, assim, uma linha do tempo para cada espécie descrita. Atualmente são consideradas válidas catorze (14) espécies para a unidade: *Petalobrissus lehugeurae* Alves; *Petalobrissus setifensis* Cotteau; *Petalobrissus cubensis* Weisbord; *Mecaster texanus* Roemer; *Mecaster fourneli* Agassiz & Desor; *Hemiaster cearensis* Brito; *Hemiaster catandubensis* Maury; *Mecaster* sp.; *Rosadosoma riograndensis* (Maury); *Phymosoma major* Coquand; *Goniopygus durandi* Perón & Gauthier; *Coenholectypus upanemensis* Beurlen ou *Coenholectypus serialis* gp.?. *Phymosoma* sp.; e *Pygorhynchus* sp.?. O que é uma diversidade considerável. Porém, além da taxonomia, poucos estudos realizados abordaram outros aspectos dos equinóides, como paleoecologia, tafonomia, biogeografia e estratigrafia. As observações aqui realizadas ajudam na compreensão do histórico taxonômico das espécies de equinóides já descritas para a Formação Jandaíra e podem ajudar a nortear futuros estudos sobre os equinóides da unidade.

**Palavras-chave:** Echinodermata, Echinoidea, Taxonomia, Cretáceo Superior.

## ABSTRACT

**Echinoids from Jandaíra Formation, Upper Cretaceous, Potiguar Basin, Northeastern Brazil.** The present paper analyzes the studies about fossil echinoids from the Jandaíra Formation, Upper Cretaceous, Potiguar Basin, Northeastern Brazil, with the purpose of showing the current knowledge about the species of the geological unit. The bibliography was obtained by searching websites such as Scholar Google, *Memória da Biblioteca Nacional*, *Biodiversity Heritage Library*, and *Periódicos Capes*. Furthermore, we contacted several researchers in the area of study, looking for access to any missing bibliography. We surveyed 32 studies, including monographs, dissertations, abstracts, papers in scientific journals, and book chapters. A timeline was produced for each species. We concluded that there are fourteen valid species for the formation: *Petalobrissus lehugeurae* Alves; *Petalobrissus setifensis* Cotteau; *Petalobrissus cubensis* Weisbord; *Mecaster texanus* Roemer; *Mecaster fourneli* Agassiz & Desor; *Hemiaster cearensis* Brito; *Hemiaster catandubensis* Maury; *Mecaster* sp.; *Rosadosoma riograndensis* (Maury); *Phymosoma major* Coquand; *Goniopygus durandi* Perón & Gauthier; *Coenholectypus upanemensis* Beurlen ou *Coenholectypus serialis* gp.?. *Phymosoma* sp.; and *Pygorhynchus* sp.?. A considerable diversity. However, apart from taxonomy, few studies address other subjects such as paleoecology, taphonomy, biogeography, and stratigraphy. The observations raised, help to understand the taxonomic history of the echinoid species. Accordingly, they might indicate the direction of future studies about echinoids of the Jandaíra Formation.

**Keywords:** Echinodermata, Echinoidea, Taxonomy, Upper Cretaceous.

## INTRODUÇÃO

A pesquisa científica tem como objetivo expandir os horizontes do conhecimento. Todavia, para ampliar tais horizontes, é necessário organizar o que já é conhecido. Dessa forma, este trabalho se propôs a realizar uma revisão bibliográfica sobre os estudos já publicados sobre equinóides fósseis da Formação Jandaíra, Bacia Potiguar.

A Bacia Potiguar, localizada na porção norte do estado do Rio Grande do Norte e na porção leste do estado do Ceará, no nordeste do Brasil (Cassab, 2003), é uma bacia marginal, característica da abertura do Oceano Atlântico Sul (Milani *et al.*, 2007). Seu preenchimento sedimentar é do Cretáceo, em sua porção terrestre. A formação exposta mais extensa é a Formação Jandaíra, constituída de ricos calcários fossilíferos, incluindo uma quantidade significativa de equinóides (Cassab, 2003; Pessoa Neto *et al.*, 2007).

Desde a descoberta dos primeiros afloramentos fossilíferos da unidade em 1886 (Maury, 1925), a primeira a abordar os fósseis, dos ainda recém-descobertos afloramentos, foi Carlotta Joaquina Maury, que realizou muitas descrições, assumindo um papel de base para estudos e revisões posteriores (Cassab, 2003). Posteriormente, diversos outros trabalhos abordando os equinóides fósseis foram realizados, muitos dos quais revisando materiais já descritos, colocando e retirando táxons de sinonímias, tornando, após quase 100 anos de estudos taxonômicos, o *status* de diversos táxons como ambíguos. Esta ambiguidade, em grande parte, é oriunda da complexidade do histórico de revisões pelas quais as espécies passaram, o que faz com que diversos autores deixem de abordar algumas propostas ou usem propostas desatualizadas, gerando um efeito em cadeia, que é o que causa a confusão no presente. Este trabalho visa justamente esclarecer este histórico.

## MATERIAL E MÉTODOS

O levantamento bibliográfico foi realizado em sítios eletrônicos como *Google Scholar*, Memória da Biblioteca Nacional, *Biodiversity Heritage Library* e Periódicos Capes. Nestes sítios eletrônicos foram buscadas as palavras-chave: equinoide, Bacia Potiguar, Nordeste do Brasil (estes termos também foram buscados em inglês) e nomes de autores que estudaram os equinóides da Formação Jandaíra. Além dos sítios, também houve a busca por materiais bibliográficos físicos no Setor de Paleontologia do Museu Câmara Cascudo e Laboratório de Paleontologia do Departamento de Geologia da Universidade Federal do Rio Grande do Norte (UFRN), ambos localizados na cidade Natal, capital do estado do Rio Grande do Norte.

Para o levantamento de bibliografias adicionais, não recuperadas pelos métodos anteriores, foi feita ainda uma pesquisa nas referências bibliográficas dos trabalhos encontrados. Assim, foi elaborada uma lista com todas as literaturas levantadas. Para se obter uma cópia daqueles trabalhos aos quais não tínhamos acesso, foram contactados diversos pesquisadores e instituições. Resumos só foram contabilizados para este trabalho, quando não havia contribuições publicadas em outros meios, como livros, boletins e artigos.

As referências foram dispostas em ordem de publicação para se observar as alterações nomenclaturais das espécies ao longo do tempo. Somado a isso, também foi observado o número de autores e o tipo de publicação (*e.g.*, monografia, artigo em periódico ou resumo). Para a classificação de monografias, foi utilizada a definição de Lakatos & Marconi (2003). Dessa forma, a Tese, a Dissertação e o Trabalho de Conclusão de Curso encontrados, por serem trabalhos extensos de temas específicos e profundos, além de também possuírem metodologia específica, se enquadraram na categoria de monografia, seja em somente monografia (*e.g.*, Xavier, 2021), ou como tese e dissertação monográfica (*e.g.*, Cassab, 2003; Oliveira, 2013).

Além disso, quando não explicitado nas próprias publicações, foram atribuídas áreas temáticas da paleontologia de acordo com o que foi abordado em cada respectivo trabalho, a fim de compreender a dinâmica dos temas tratados ao longo do tempo.

## RESULTADOS E DISCUSSÃO

Foram encontrados 32 estudos publicados dentro de um período de 96 anos. A publicação mais antiga é de 1925 e a mais recente, de 2021.

### Número de autores

Os estudos analisados somam 33 diferentes autores, 14 deles tendo sido autores principais (Apêndice 1). Foi possível observar que o número mais elevado de coautorias ocorre nas publicações mais recentes. Nas últimas três décadas houve 23 novos autores envolvidos com o tema, o que é mais da metade do número total em aproximadamente um terço do tempo desde a primeira publicação (Figura 1). Este aumento pode estar relacionado a uma maior busca pela carreira acadêmica de forma geral, e/ou uma valorização das colaborações em pesquisas, o que parece ser uma tendência global na Ciência. O maior número de autores foi encontrado na publicação de Santos *et al.* (1994), que ultrapassa a marca dos 50% do número total levantado. A publicação trata-se de um capítulo de livro sobre a Bacia Potiguar, que compreende a colaboração de diversos pesquisadores não diretamente relacionados com o estudo de equinoides.

Os estudos encontrados seguem uma sucessão temporal quase linear de autores, com intercalações pontuais. Somente ocorre descontinuidade em dois momentos: um entre as publicações de Beurlen, em que Kier (1962) está entre os trabalhos do citado autor, separando-o em dois grupos: (1) Beurlen (1961a, b); e (2) Beurlen (1963, 1964a, b, 1966, 1977). E outro envolvendo Santos, em que, além de suas primeiras contribuições na área, em 1958 e 1960, esta faz mais uma contribuição como um capítulo de livro (Santos *et al.*, 1994), após 34 anos.

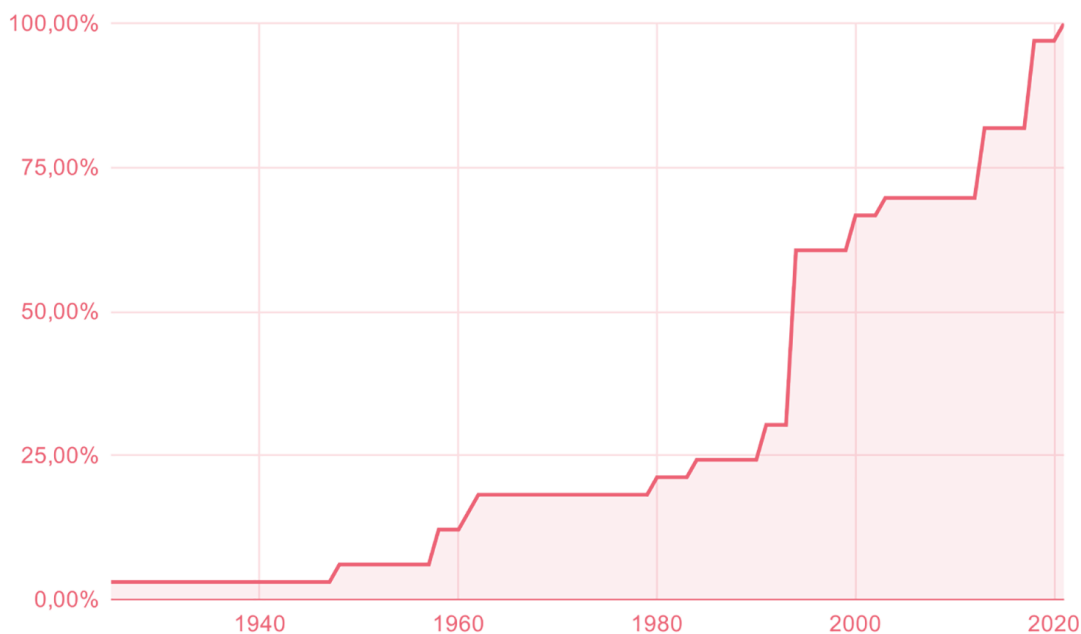
A sucessão temporal de autores encontrada inclui (n=número de trabalhos publicados): C. J. Maury (n = 3), T. Mortensen (n = 2), M. E. C. M. Santos (n = 2), K. Beurlen (n = 2), P. M. Kier (n = 1), K. Beurlen (n = 5), I. A. M. Brito (n = 4), L. D. D. de Oliveira (n = 1), A. B. Smith (n = 1), M. E. C. M. Santos (n = 1), D. Néraudeau (n = 1), R. C. T. Cassab (n = 1), C. L. C. Manso (n = 1), J. de Oliveira (n = 5), J. Alves (n = 1) e J. H. B. Xavier (n = 1).

### Número de publicações por ano

Pode-se observar que os estudos sobre os equinoides da Formação Jandaíra ocorreram em pelo menos quatro pulsos e que estes são intercalados por hiatos sem publicações (Figura 2). Os hiatos ocorrem entre as sequências de trabalhos de: Maury (1954b) e Mortensen (1948); Beurlen (1967) e Brito (1980); e Manso (2003) e Oliveira (2013). As décadas com maior número de publicações foram as de 1960 e 2010.

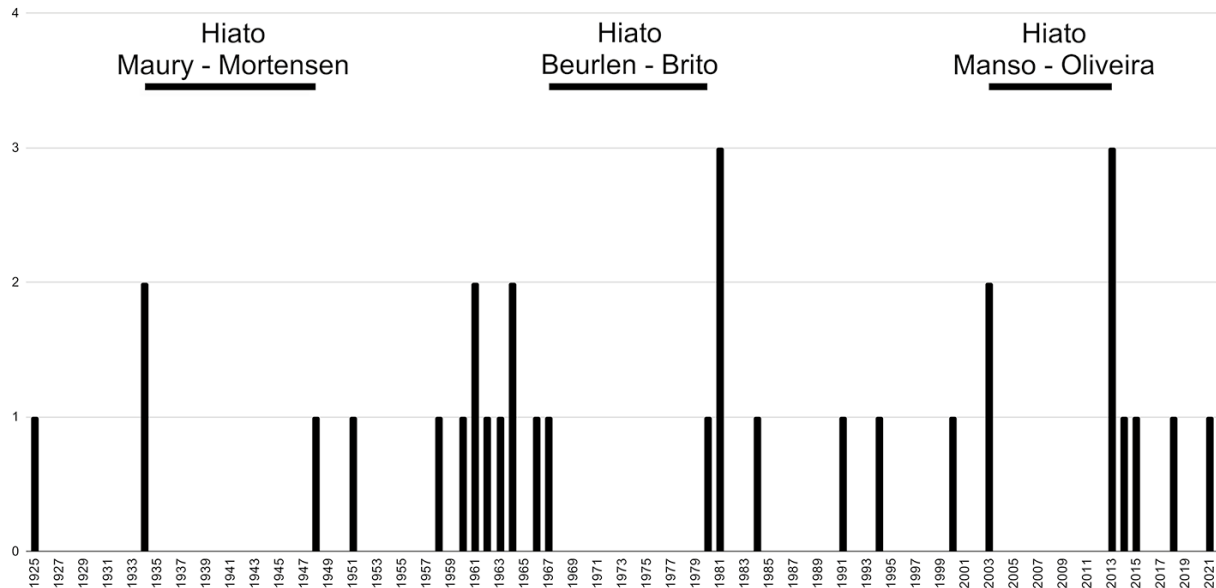
### Tipos de publicações

Foram encontrados cinco (5) tipos de publicação: artigos (n = 17); resumos (n = 2); boletim (n = 6); monografia (n = 6); e capítulo de livro (n = 1). A figura 3 reúne o tipo de publicação ao longo do tempo.



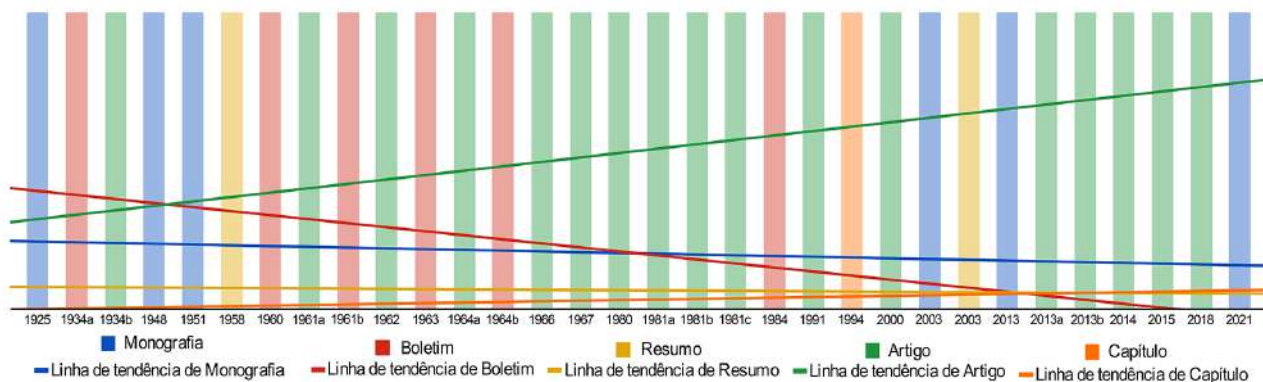
**Figura 1.** Gráfico do número de autores ao longo do tempo, desde a primeira publicação em 1925 até 2021, ano da última publicação.

**Figure 1.** Graph of the number of authors over time, from the first publication in 1925 to 2021, the year of the last publication.



**Figura 2.** Número de publicações por ano, desde a primeira publicação em 1925 até 2021, ano da última publicação.

**Figure 2.** Number of publications per year, from the first publication in 1925 until 2021, the year of the last publication.



**Figura 3.** Gráfico dos tipos de publicação em ordem cronológica (eixo x = Maury, 1925, 1934a, b; Mortensen, 1948, 1951; Santos & Cunha, 1958; Santos, 1960; Beurlen, 1961a, b; Kier, 1962; Beurlen, 1963, 1964a, b, 1966, 1967; Brito, 1980, 1981a, b, c; Oliveira, 1984; Smith & Bengtson, 1991; Santos *et al.*, 1994; Nérauderau & Mathey, 2000; Cassab, 2003; Manso, 2003; Oliveira, 2013; Oliveira *et al.*, 2013a, b, 2014, 2015; Alves *et al.*, 2018; Xavier, 2021).

**Figure 3.** Chart of publication types in chronological order (x axis = Maury, 1925, 1934a, b; Mortensen, 1948, 1951; Santos & Cunha, 1958; Santos, 1960; Beurlen, 1961a, b; Kier, 1962; Beurlen, 1963, 1964a, b, 1966, 1967; Brito, 1980, 1981a, b, c; Oliveira, 1984; Smith & Bengtson, 1991; Santos *et al.*, 1994; Nérauderau & Mathey, 2000; Cassab, 2003; Manso, 2003; Oliveira, 2013; Oliveira *et al.*, 2013a, b, 2014, 2015; Alves *et al.*, 2018; Xavier, 2021).

Desde a publicação em artigo de Beurlen, em 1966, o número de artigos teve um aumento de frequência, tornando-se o tipo de publicação predominante (Maury, 1934b; Beurlen, 1961a, 1964a, 1966, 1967; Kier, 1962; Brito, 1980, 1981a, b, c; Smith & Bengtson, 1991; Nérauderau & Mathey, 2000; Oliveira *et al.*, 2013a, b, 2014, 2015; Alves *et al.*, 2018).

Em contrapartida, é possível notar a diminuição da frequência de monografias (Maury, 1925; Mortensen, 1948, 1951; Cassab, 2003; Oliveira, 2013; Xavier, 2021). Isso se deve ao progressivo desuso de trabalhos mais extensos e a tendência à publicação em formato de artigos. Atualmente, a maior parte dos trabalhos encontrados em formato monográfico está associada a Trabalhos de Conclusão de Curso de graduação e pós-graduação. Dito isso, desde 2003, nota-se um pequeno aumento no número de monografias, o que não é suficiente para se considerar uma tendência (Figura 3). Pode, simplesmente, indicar um aumento do número de profissionais em formação abordando a área.

Além disso, é possível observar a queda da frequência de resumos (Santos & Cunha, 1958; Manso, 2003) e boletins (Maury, 1934a; Santos, 1960; Beurlen, 1961b, 1963, 1964b; Oliveira, 1984). Os boletins, até a década de 1960, eram mais recorrentes, porém, desde Oliveira (1984), não houve mais publicações desse tipo.

**Histórico nomenclatural**

É possível observar diversas alterações nomenclaturais dos equinoides da Formação Jandaíra ao longo do tempo. Atualmente são consideradas válidas as seguintes espécies: (1) oito espécies bem consolidadas, que incluem, *Petalobrissus lehugeurae* Alves, 2018, *Petalobrissus setifensis* Cotteau, 1866, *Petalobrissus cubensis* Weisbord, 1934, *Mecaster texanum* Roemer, 1852, *Mecaster furneli* Agassiz & Desor, 1847, *Goniopygus durandi* Perón & Gauthier, 1881, *Rosadosoma riograndensis* (Maury, 1925) e *Phymosoma major* Coquand, 1862; (2) duas espécies que Brito (1981c) revisa e descreve, *Hemiaster catandubensis* Maury, 1934 e *Hemiaster cearensis* Brito, 1981, que não foram revistas por autores posteriores e foram, de forma geral, pouco abordadas desde então; (3) uma que possui sua classificação de espécie ainda incerta, *Coenholectypus upanemensis* Beurlen, 1964 (*Coenholectypus serialis* gp.); (4) e, ainda, outros três gêneros, que não foram revisados, *Phymosoma* sp., *Mecaster* sp. e *Pygorhynchus* sp.?. O último, descrito por Maury (1925) e os dois primeiros por Maury (1934a).

Para melhor compreensão do histórico taxonômico e nomenclatural das espécies, a discussão delas será dividida naquelas pertencentes aos Neognathostomata; Atelostomata; e Endocíclicos e Holoectipoides.

Neognathostomata (Figura 4). Atualmente inclui três espécies bem consolidadas de *Petalobrissus* Lambert, 1921: *P. cubensis*, *P. setifensis* e *P. lehugeurae*, além da ainda questionada *Pygorhynchus* sp.?.

*P. lehugeurae* foi recentemente descrita por Alves *et al.* (2018).

*P. cubensis*, anteriormente referida como *Phyllobrissus brasiliensis* Beurlen, 1964, foi revisada e sinonimizada por Smith & Bengtson (1991). Os citados autores também identificaram espécimes de *P. cubensis* com número 4742-I na coleção de paleoinvertebrados do Museu Nacional. Os exemplares com essa numeração foram resgatados, apesar de alterados após o incêndio que acometeu o museu e diversas de suas coleções, ocorrido em 2018.

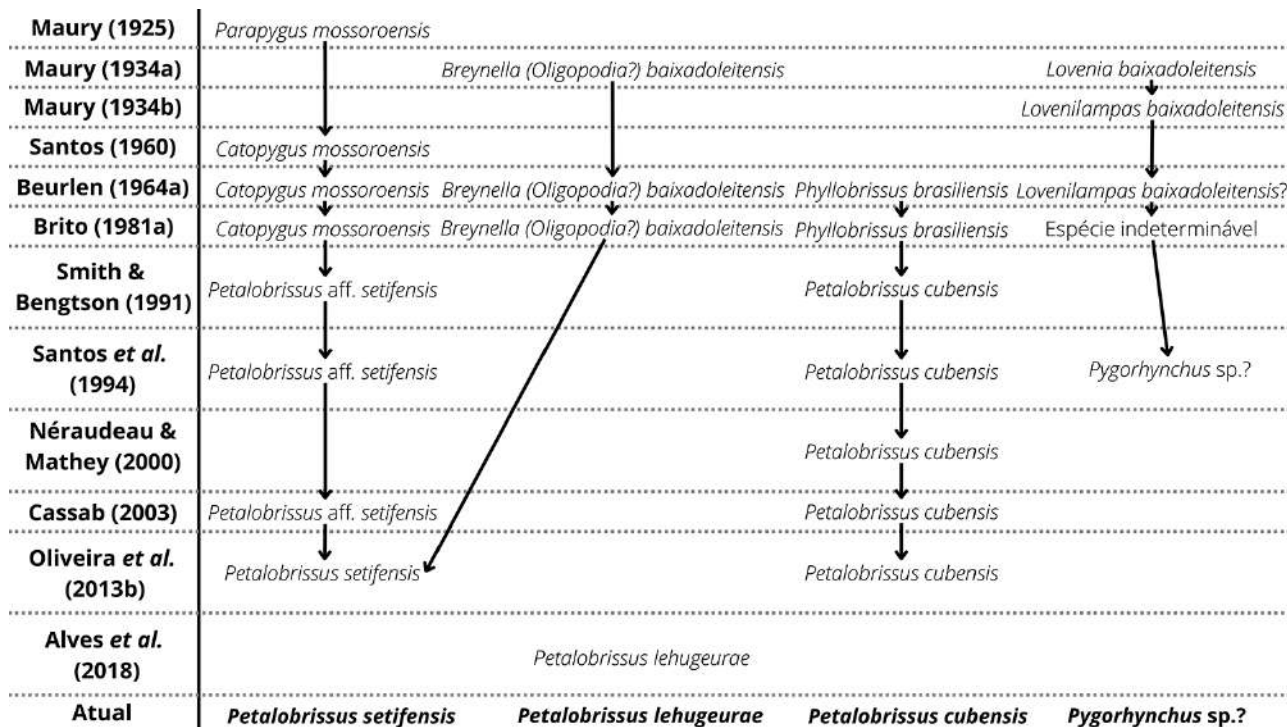


Figura 4. Esquema das alterações taxonômicas das espécies de Neognathostomata da Formação Jandaíra.

Figure 4. Diagram of taxonomic alterations of Neognathostomata species from the Jandaíra Formation.

A situação mais complexa é a de *P. setifensis*, que foi inicialmente descrita como *Parapygus mossoroensis* Maury, 1925. Posteriormente, Santos (1960) faz uma nova combinação, classificando-a como *Catopygus mossoroensis*. Em seguida, a espécie foi sinonimizada com *P. aff. setifensis* em Smith & Bengtson (1991). Finalmente, Oliveira et al. (2013b) sinonimizam também *Breyrella (Oligopodia?) baixadoleitensis* Maury, 1925 com *P. setifensis*.

*Lovenia baixadoleitensis* Maury, 1934 foi transferida para o gênero *Lovenilampas* por Maury (1934b) e, posteriormente, Beurlen (1964) a considerou muito similar a *Phyllobrissus brasiliensis*, porém sem sinonimizar ambas, pela aparente diferença de tamanho (*L. baixadoleitensis* seria duas vezes maior que *P. brasiliensis*). Brito (1981a) traz conclusões de diversos autores (Mortensen, 1948; Kier, 1962; Beurlen, 1964), e concorda com a incerteza da espécie.

Smith & Bengtson (1991) fazem breves considerações com relação a *L. baixadoleitensis*, e citam Kier (1962), que questionou se o espécime estudado por Maury (1934 a, b) não seria, na realidade, *Pygorhynchus* sp. Porém, seu questionamento, também citado por Brito (1981a), não é confirmado.

Em seguida, Santos et al. (1994) apresentam, em seu capítulo de livro, uma lista das espécies que consideram válidas. Os autores incluem na lista *Pygorhynchus* sp., para a qual, utilizam como referência, Maury (1934b) e Smith & Bengtson (1991), definitivamente concordando com Kier (1962).

Atelostomata (Figuras 5 e 6). Envolve o histórico mais complexo de alterações taxonômicas. Maury (1925) descreveu três espécies de *Hemiaster* Desor, 1847 para a Formação Jandaíra: *H. rioupanemensis*, *H. santi-sebastiani* e *H. jacksoni*. Em seguida, a mesma autora, em 1934, descreveu mais três espécies de Atelostomatas: *Hemiaster catandubensis*, *Spatangus baixadoleitensis* e *Toxaster* sp., além de incluir um *Hemiaster* não identificado, indicado pela autora como: *Hemiaster* sp. indet. (*sic*).

Posteriormente, Santos (1960) sinonimizou duas das espécies anteriormente propostas *H. rioupanemensis* e *H. santi-sebastiani*, com *H. jacksoni*. Considerou válidas, portanto, apenas *H. jacksoni*, *H. catandubensis* e *Hemiaster* sp. (apesar de não citar as duas últimas).

Beurlen (1961), por sua vez, não encontrou exemplares semelhantes a *Hemiaster jacksoni*, porém considerou válida a presença de *H. sancti-sebastiani*. Além disso, o autor também encontrou exemplares similares a *Hemiaster texanus*.

Em 1964, Beurlen novamente avalia os Atelostomata, desta vez, em uma publicação dedicada à taxonomia. Nela, chegou à conclusão de que a descrição de *H. jacksoni* feita por Maury, por meio de um molde interno, era insuficiente para sustentar a espécie, sinonimizando assim, *H. jacksoni* e *H. sancti-sebastiani* a *H. rioupanemensis*. Ademais, Beurlen

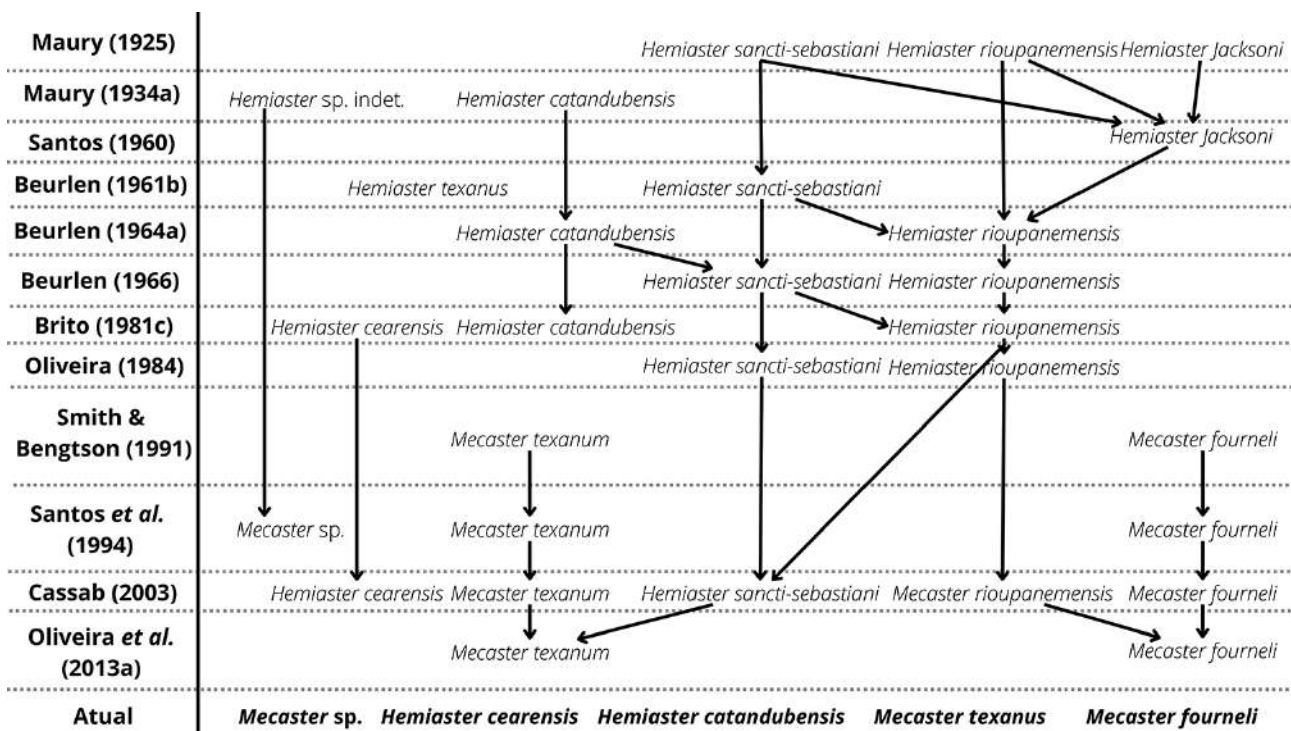


Figura 5. Esquema das alterações taxonômicas das espécies de Atelostomata (*Hemiaster* e *Mecaster*) da Formação Jandaíra.

Figure 5. Diagram of the taxonomic alterations of the Atelostomata species (*Hemiaster* and *Mecaster*) of the Jandaíra Formation.

(1962) considerou *H. catandubensis* válida. Além de suas considerações sobre as espécies de *Hemiaster*, o autor também faz comentários sobre *Toxaster* sp. e *Spatangus baixadoleitensis*. Para ele, a ocorrência de ambas é questionável, tendo em vista que suas descrições foram realizadas por meio de moldes internos fragmentados, e, diversas coletas haviam sido realizadas e nenhum exemplar coletado foi enquadrado em suas descrições.

Beurlen (1966) mais uma vez visita o tema. Porém, discorda de suas conclusões anteriores com relação às espécies de *Hemiaster*, considerando válidas *H. sancti-sebastiani* e *H. rioupanemensis*. Nesta publicação, o autor sinonimiza *H. cantandubensis* a *H. sancti-sebastiani* e desfaz a sinonímia anterior a *H. rioupanemensis*. Ele, todavia, mantém a sinonímia de *H. jacksoni* a *H. rioupanemensis*.

Posteriormente, Brito (1981c) considerou que *H. sancti-sebastiani* é sinônimo de *H. rioupanemensis*. O autor sustenta que, apesar de Beurlen (1966) ter sinonimizado *H. catandubensis* e *H. sancti-sebastiani*, um dos espécimes seria diferente dos demais, podendo ser um representante de *H. catandubensis*. Além das revisões, ele descreveu a espécie *Hemiaster cearensis* a partir de um espécime proveniente do município de Aracati, no Ceará, afirmando ser da Formação Jandaíra.

Brito (1981c) também aborda as outras espécies de Atelostomata, mas não aborda as observações de Beurlen (1964). Portanto, ao se tratar de *Toxaster* sp., somente cita Maury (1934). Ao se tratar de *Spatangus baixadoleitensis*, o autor traz conclusões de Mortensen (1951) e Moore (1966), e chega a uma conclusão semelhante à de Beurlen (1964), de que a descrição é questionável. Em seguida, Oliveira (1984), ao revisar as espécies do gênero *Hemiaster* da Bacia Potiguar, concorda com as conclusões de Beurlen (1966).

Smith & Bengtson (1991), por sua vez, estudaram espécies das coleções do Museu Nacional e identificaram exemplares de *Mecaster fourneli* e *Mecaster texanum*, provenientes da Formação Jandaíra. Os autores afirmam que há exemplares de *Mecaster texanum* na coleção de paleoinvertebrados do Museu Nacional sob o número 4741-I. Recentemente, equinoides com esta numeração foram resgatados, apesar de alterados, após o incêndio de 2018. Os autores discorrem ainda sobre *Spatangus baixadoleitensis* e *Toxaster* sp. A primeira, consideram correta a classificação de Atelostomata, porém, incerta a de um Spatangoida. Com relação ao segundo táxon, os autores citam a ausência de figuras do espécime no trabalho de Maury (1934a) e trazem um comentário da autora: “muito imperfeito para uma comparação definitiva” (tradução livre). Dessa forma, consideram *Spatangus baixadoleitensis* e *Toxaster* sp. incertas.

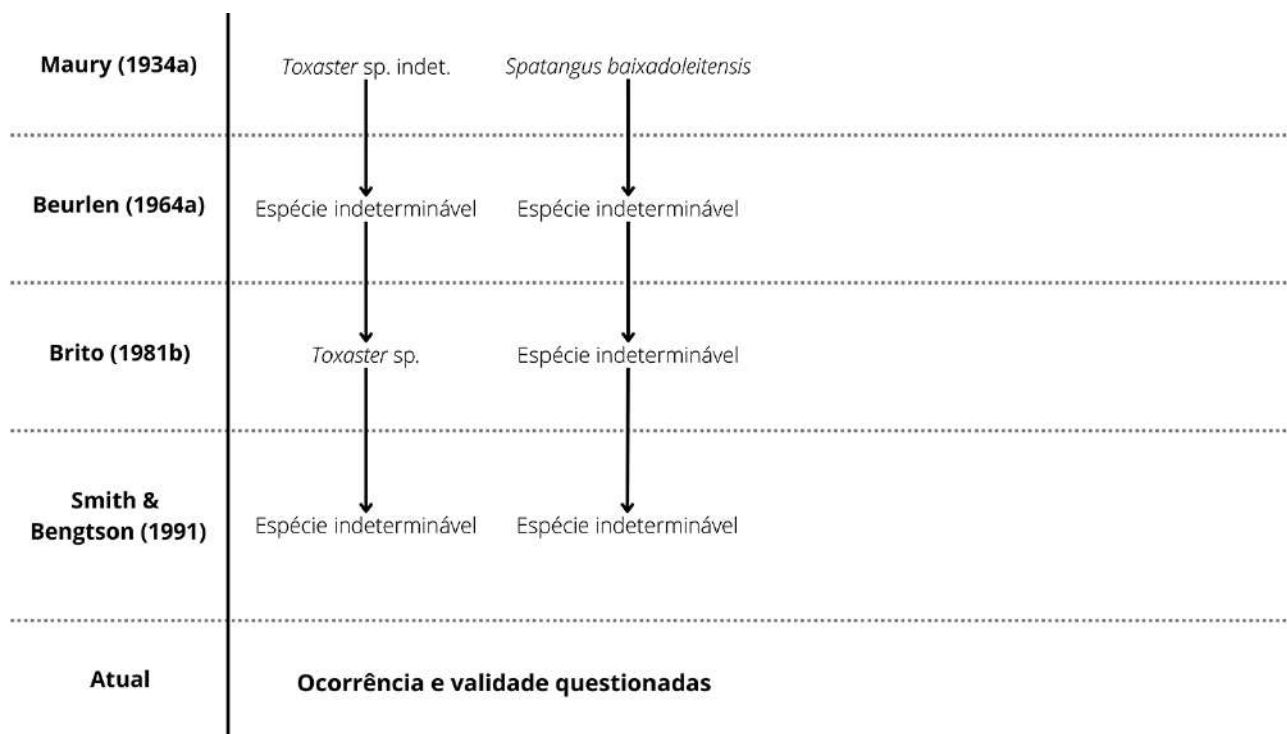


Figura 6. Esquema das alterações taxonômicas das espécies de Atelostomata da Formação Jandaíra (somente *Toxaster* e *Spatangus*).

Figure 6. Diagram of taxonomic alterations of Atelostomata species from the Jandaíra Formation (only *Toxaster* and *Spatangus*).



Santos *et al.* (1994) basicamente incluem uma lista das espécies que consideram válidas e as referências dos trabalhos. Os autores concordam com as descrições de Smith & Bengtson (1991) (de *M. texanum* e *M. fourneli*) e *Mecaster* sp. Referenciam, para a primeira, o trabalho de Maury (1934a), em que foi descrito *Hemiaster catandubensis* e inclui a ocorrência do Spatangoida não identificado (*Hemiaster* sp. *indet.* (sic)). Porém, Santos *et al.* (1994) não especificam qual espécie consideram sinônima de *M. texanum*. É possível inferir, que consideram *H. catandubensis* e *M. texanum* como sinônimas, pois incluem em sua lista *Mecaster* sp., que seria *Hemiaster* sp. *indet.* (sic), identificado por Maury (1934a). Situação semelhante, ocorre com *M. fourneli*, em que, além de referenciar Smith & Bengtson (1991), referenciam Brito (1981c), trabalho que aborda todas as espécies de *Hemiaster* do Brasil, porém, não inclui *M. fourneli*. Dessa forma, é possível concluir que os autores consideram alguma sinonímia das espécies, mas não é possível saber qual.

Cassab (2003), em sua tese, utiliza a descrição de *H. cearensis* de Brito (1981c), assim como as descrições de *M. texanum* e *M. fourneli* de Smith & Bengtson (1991), e as descrições de Beurlen (1966), de *Mecaster rioupanemensis* e *Hemiaster sancti-sebastiani*, porém, sendo a primeira uma nova combinação de *H. rioupanemensis*. Cassab (2003), assim como os trabalhos anteriores, não aborda *H. catandubensis*, descrita por Brito (1981c).

Oliveira *et al.* (2013b), em seguida, sinonimizam a espécie *M. rioupanemensis* com *Mecaster fourneli*, e também, *H. sancti-sebastiani* com *Mecaster texanum*.

Dado o histórico, podemos concluir que, atualmente, são considerados válidas *M. texanus*, *M. fourneli*, *H. cearensis*, *H. catandubensis* e *Mecaster* sp.. Adicionalmente, foi identificado que houve um erro na grafia da espécie *M. texanum*, que se trata de *M. texanus*, este erro ocorreu no trabalho de Smith & Bengtson (1991) e foi repetido por todos os autores posteriores. As duas primeiras espécies citadas foram bem estudadas e aparentam estar mais consolidadas, porém, as descrições de Brito (1981c) de *H. cearensis* e *H. catandubensis* não foram abordadas novamente na literatura, com exceção de Cassab (2003), que identificou outros exemplares de *H. cearensis* no seu material coletado. Com relação à ocorrência de *Mecaster* sp., após quase cem anos, só houve uma citação que não discute a sua descrição, somente atribui um novo gênero para a nomenclatura aberta.

Quanto a *Spatangus baixadoleitensis* e *Toxaster* sp., estes táxons já foram considerados duvidosos em suas descrições originais e em suas ocorrências por diversos autores. Porém, segundo o artigo 32 do Código Internacional de

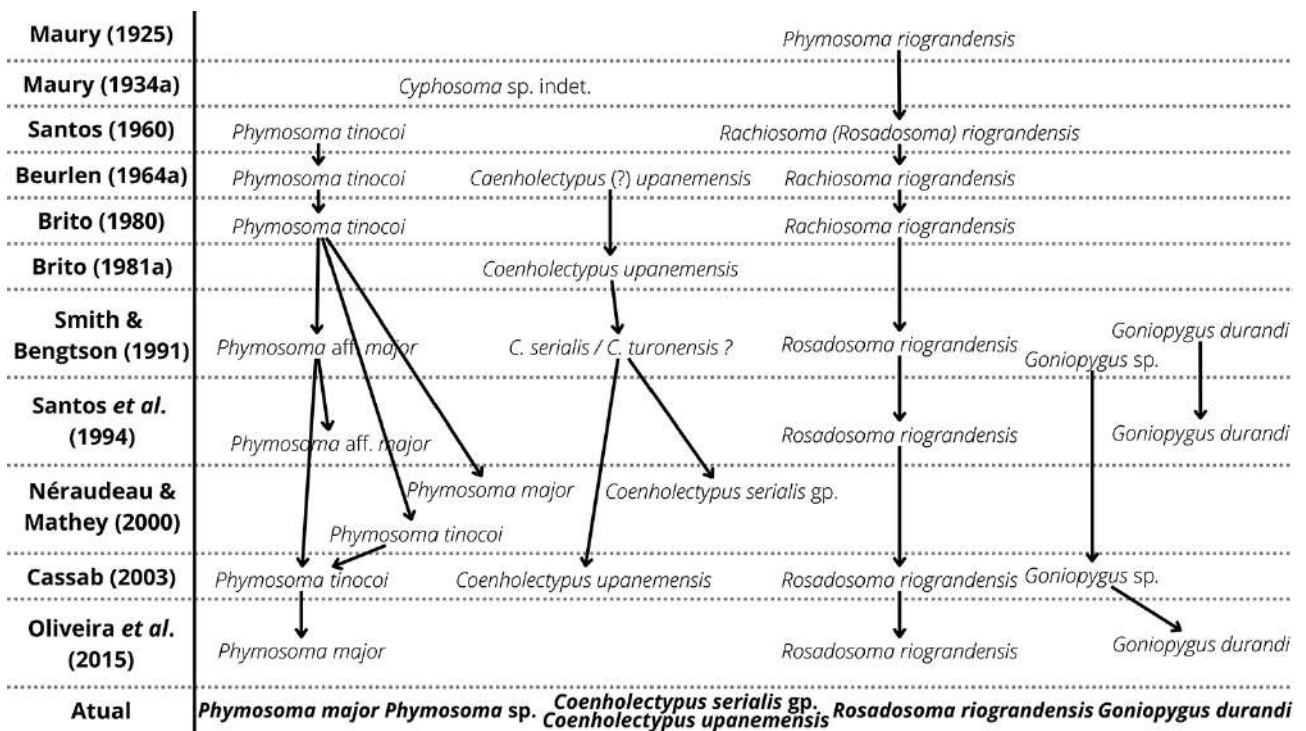


Figura 7. Esquema das alterações taxonômicas das espécies de Endocíclicos e Holectipoides da Formação Jandaíra.  
 Figure 7. Diagram of the taxonomic alterations of the Endocyclic and Holectipoid species of the Jandaíra Formation.

Nomenclatura Zoológica, “Um nome genérico ou específico, uma vez publicado, não pode ser rejeitado por falta de propriedade, nem mesmo por seu autor”, o que significa que os nomes não podem ser desconsiderados. Ainda assim, é válido considerar que não ocorrem na unidade.

Endocíclicos e Holoctipoides (Figura 7). Assim como o anterior, o texto a seguir está em ordem cronológica para auxiliar o entendimento das alterações ao longo do tempo.

Em seu primeiro trabalho, Maury (1925) descreve *Phymosoma riograndensis*, e, no segundo (Maury 1934a), *Cyphosoma* sp. indet. (sic).

Em seguida, Santos (1960) revisa *Phymosoma riograndensis* e o considera como *Rachiosoma* (*Rosadosoma*) *riograndensis* (Maury, 1925), descrevendo o subgênero. Além disso, também descreve *Phymosoma tinocoi* Santos, 1960.

Beurlen (1964a) aborda as considerações de Santos (1960) e concorda com sua descrição de *Phymosoma tinocoi*, além de supor que *Cyphosoma* sp. possa se tratar de espécimes juvenis de *P. tinocoi*. Quanto a outra espécie de endocíclico, considera a definição do subgênero desnecessária, julgando que o gênero sozinho já abrange a espécie, e, portanto, faz a combinação sem a mesma, *Rachiosoma riograndensis*. Além disso, descreve a espécie de Holoctipoide, *Caenholectypus* (?) *upanemensis*.

Por sua vez, Brito (1980, 1981a) concorda com as conclusões de Beurlen (1964), considerando *Rachiosoma riograndensis* e também a descrição de *Phymosoma tinocoi*. Porém, o autor faz uma breve alteração na grafia de *Caenholectypus* (?) *upanemensis* para a atualmente aceita, *Coenholectypus upanemensis*.

Smith & Bengtson (1991), em seu estudo, entenderam que os espécimes de *R. riograndensis* não se enquadram perfeitamente no gênero *Rachiosoma*, assim, elevam *Rosadosoma* de subgênero para gênero, considerando válido *Rosadosoma riograndensis*. As outras contribuições desses autores geraram, em trabalhos posteriores, diferentes interpretações. A primeira é em relação a *Phymosoma tinocoi*, interpretado por Smith & Bengtson (1991) como ‘quase idêntico’ a *Phymosoma major*. Ao tratar das distribuições estratigráficas dos equinoides da Formação Jandaíra, eles usam *Phymosoma* aff. *major*, indicando a similaridade das espécies. Porém, em trabalhos posteriores (Santos *et al.*, 1994; Cassab, 2003; Oliveira *et al.*, 2015) foram encontradas duas interpretações: (1) *P. tinocoi* como válido, já que este seria quase idêntico, não idêntico, a *P. major*; e (2) *P. tinocoi* como não existente e sim, *P. aff. major*.

Além disso, Smith & Bengtson (1991) identificaram um espécime com número MN 4742-I, do Museu Nacional, como pertencente ao gênero *Goniopygus* (os espécimes sob este número também foram resgatados após o incêndio de 2018. Foi encontrado um equinoide regular de tamanho pequeno, similar a *Goniopygus*, no entanto, alterado). Os autores, Smith & Bengtson (1991), ao tratar das distribuições estratigráficas dos equinoides, incluem *Goniopygus durandi* para os andares da Formação Jandaíra. Deixando assim, incerto se há espécimes encontrados por eles como *Goniopygus* sp. e como *Goniopygus durandi*, ou se os autores consideraram todos como *Goniopygus durandi*. Dessa forma, foram encontradas duas interpretações nos trabalhos posteriores (Santos *et al.*, 1994; Cassab, 2003; Oliveira *et al.*, 2015): (1) Os autores encontraram somente *Goniopygus durandi*; (2) Os autores encontraram *Goniopygus* sp. e acharam similar a *Goniopygus durandi*, porém, a espécie ainda permanece em aberto, sendo válido *Goniopygus* sp.

Com relação ao Holoctipoide *Coenholectypus* sp., Smith & Bengtson (1991) constatam que a espécie pertence ao complexo *C. turonemensis* - *C. serialis*, e que esta não possuiria características diagnósticas que a diferenciam das espécies norte-americanas e africanas. Porém, os autores não deixam explícito se a espécie em questão seria *C. upanemensis* descrita por Beurlen (1964) ou outra espécie encontrada nas coleções que visitaram, além de também não explicitarem se isso invalidaria a espécie *C. upanemensis*. Novamente, quando tratam das distribuições estratigráficas dos equinoides, Smith & Bengtson (1991) incluem *Coenholectypus serialis* gp. (sic). O ‘gp.’ incluído pelos autores após o nome da espécie, possui um significado desconhecido, mas infere-se que possa significar ‘group’, referindo-se ao complexo *C. turonemensis* - *C. serialis* anteriormente citado. Dessa forma, como nas situações anteriormente citadas, duas interpretações foram encontradas em trabalhos posteriores (Santos *et al.*, 1994; Cassab, 2003; Oliveira *et al.*, 2015): (1) *C. upanemensis* como sinonimizado pelos autores ao grupo/complexo citado, ou seja, sendo válido *Coenholectypus serialis* gp.; (2) *C. upanemensis* como não sinonimizado, portanto, é válido.

Santos *et al.* (1994) concordam com as contribuições de Smith & Bengtson (1991), incluindo em sua lista de espécies válidas: *Goniopygus durandi*, *Phymosoma* aff. *major*, *Rosadosoma riograndensis* e *Coenholectypus serialis* gp. (sic).

Em seguida, Néraudeau & Mathey (2000), em sua publicação sobre a paleobiogeografia dos equinoides no Atlântico Sul durante o Cretáceo, abordam as espécies da Formação Jandaíra, embora eles não diferenciem as bacias marginais

brasileiras, citando-as apenas como ‘Bacia Brasileira’. Uma das espécies que citam é *Phymosoma tinocoi*, eles consideram que parte do material de Brito (1980) faz parte do grupo morfológico de *P. major*. Dado que *Phymosoma tinocoi* só possui registro para a Formação Jandaíra, isto indicaria que haveria, portanto, duas espécies, *P. tinocoi* e *P. major*.

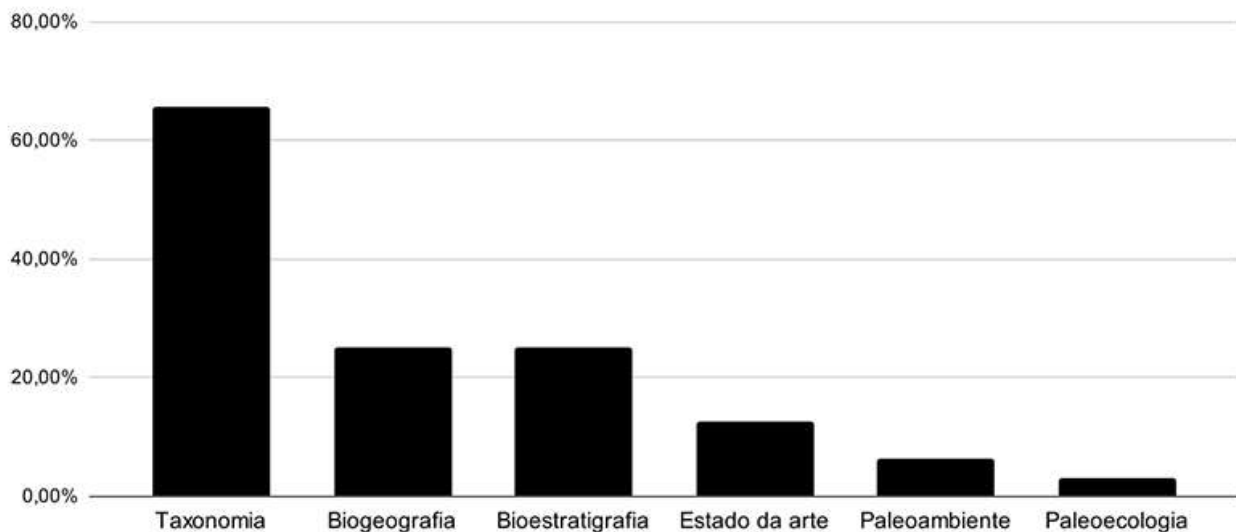
Cassab (2003), ao abordar os equinóides em sua tese, considera as espécies: *Rosadosoma riograndensis*, *Phymosoma tinocoi*, *Goniopygus* sp. e *Coenholectypus upanemensis*. Ainda em seu trabalho, concorda com Néraudeau & Mathey (2000), que *P. tinocoi* é válido, porém, não cita *P. aff. major* ou *P. major*.

Oliveira et al. (2015), semelhante à Cassab (2003), interpretam que Smith & Bengtson (1991) consideraram *Phymosoma tinocoi* e *Goniopygus* sp. como válidos. Oliveira et al. (2015), ainda, sinonimizam *P. tinocoi* com *P. major*, considerando somente a última válida. Além disso, também sinonimizam *Goniopygus* sp. com *Goniopygus durandi*. Por último, concordam com a validade de *Rosadosoma riograndensis*.

De acordo com o histórico, são válidas os táxons: *Rosadosoma riograndensis*; *Phymosoma major*; *Goniopygus durandi*; *Coenholectypus upanemensis* ou *Coenholectypus serialis* gp.; e *Cyphosoma* sp.. O penúltimo, ainda possui alguma incerteza. Quanto ao último, é mais um caso que precisaria ser revisto, pois apresenta poucas contribuições a seu respeito mesmo depois de quase 100 anos após a sua publicação. Beurlen (1964) concordou com Maury (1934a) de que *Cyphosoma* sp. indet. (sic) seria uma forma juvenil, e o autor foi além, hipotetizando que poderia ser a forma juvenil de *Phymosoma tinocoi*, porém, não chegou a nenhuma conclusão definitiva. Ademais, o gênero foi considerado inválido por ser homônimo e foi renomeado *Phymosoma* Haime, 1853 (d’Archiac & Haime, 1853). Maury (1934a), em seu texto, utiliza *Phymosoma* Desor, após se referir ao *Cyphosoma* L. Agassiz, 1838, porém manteve o gênero em seu ato nomenclatural de *Cyphosoma* sp. indet. (sic). Dado isso, é justo realizar uma alteração para: *Phymosoma* sp. (Maury, 1934a).

#### Temas abordados

Foi observado que a taxonomia é o tema predominante dos trabalhos (65,63%). Os outros temas observados foram biogeografia (25,00%), bioestratigrafia (25,00%), estado da arte (12,50%), paleoambiente (6,25%) e paleoecologia (3,13%) (Figura 8). Isso pode fornecer um direcionamento para os assuntos a serem explorados no futuro.



**Figura 8.** Frequência dos temas abordados pelos trabalhos sobre equinóides fósseis da Formação Jandaíra.

**Figure 8.** Frequency of subject-matter covered by studies on fossil echinoids from the Jandaíra Formation.

## CONCLUSÕES

O presente estudo levantou 32 trabalhos sobre equinoides fósseis da Formação Jandaíra;

Estudos e colaborações sobre o tema aumentaram ao longo do tempo;

O quadro atual proporciona uma base para estudos de outras áreas além da taxonomia, como paleoecologia e biogeografia;

Apesar da aparente estabilidade, mostra-se necessário revisar alguns pontos da taxonomia, tais como: (1) os espécimes que se encontram no exterior como *Phymosoma* sp., *Mecaster* sp. e *Pygorhynchus* sp.?; (2) a situação da rara espécie encontrada por Beurlen (1964a), *Coenholectypus upanemensis* (*Coenholectypus serialis* gp.?); (3) além das espécies que Brito (1981c) revisou e descreveu, *Hemiaster catandubensis* e *Hemiaster cearensis*;

Atualmente são consideradas válidas na literatura, catorze espécies de equinoides da Formação Jandaíra: *Petalobrissus lehugeuræ*; *Petalobrissus setifensis*; *Petalobrissus cubensis*; *Mecaster texanus*; *Mecaster journali*; *Mecaster* sp.; *Hemiaster cearensis*; *Hemiaster catandubensis*; *Rosadosoma riograndensis*; *Phymosoma major*; *Goniopygus durandi*; *Coenholectypus upanemensis* (*Coenholectypus serialis* gp.?); *Phymosoma* sp.; e *Pygorhynchus* sp.?

## AGRADECIMENTOS

Agradecemos a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de mestrado (88887.693974/2022-00) e ao Programa de Pós-Graduação em Geociências: Patrimônio Geopaleontológico do Museu Nacional. Ambos foram essenciais para a realização da pesquisa deste artigo. À Professora Luciana Carvalho (MN) pelo incentivo para o início da escrita do manuscrito. Ao Dr. Wagner Souza Lima (Fundação Paleontológica Phoenix), à Professora Alcina Barreto (UFPE), ao Ms. Rudah Duque (UFPE), à Professora Sônia Agostinho (UFPE), ao Mestrando Emmanuel Franco (UFPE), a João Victor Dionísio (UFRN), a William Bruno Almeida (UFRN), à Sociedade Brasileira de Geologia - Núcleo Nordeste, à Fundação Vingt-un Rosado e à Academia Brasileira de Ciências pela disponibilidade em auxiliar na busca das bibliografias. Finalmente, gostaríamos de agradecer aos revisores, profa. Vera Medina, e o prof. Sérgio Martinez (Facultad de Ciencias, Montevideo) pelas suas valiosas contribuições.

## REFERÊNCIAS

- Alves, J.; Monteiro, F.A.C.; Matthews-Cascon, H.; Johnsson, R. & Neves, E.G. 2018. A new species of *Petalobrissus* Lambert 1916 (Echinoidea: Faujasiidae) from the Jandaíra Formation, Potiguar Basin (Brazil). *Zootaxa*, **4**:581–590. doi:10.11646/zootaxa.4422.4.8
- Beurlen, K. 1961a. Observações Geo-Paleontológicas no Cretáceo do Rio Grande do Norte e Ceará, com descrições de Amonóides. *Coleção Mossoroense*, **58**:1–11.
- Beurlen, K. 1961b. O Turoniano Marinho do Nordeste do Brasil. *Boletim da Sociedade Brasileira de Geologia*, **10**: 39–52.
- Beurlen, K. 1963. O calcário de Baixa Verde. Sociedade Brasileira de Geologia, Núcleo Nordeste, p. 42–44. (Boletim 1).
- Beurlen, K. 1964a. A fauna do calcário Jandaíra da região de Mossoró (Rio Grande do Norte). *Coleção Mossoroense*, **13**:13–215.
- Beurlen, K. 1964b. Novas observações sobre o Cretáceo no Rio Grande do Norte. *Boletim Paranaense de Geografia*, **10/15**: 173–178.
- Beurlen, K. 1966. Novos equinóides do Cretáceo do Nordeste do Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **38**:455–464.
- Beurlen, K. 1967. Geologia da Região de Mossoró. *Coleção Mossoroense*, **108**:137.
- Brito, I.A.M. 1980. Os Equinóides Fósseis do Brasil I: Os Endocíclicos. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **52**:569–590.
- Brito, I.A.M. 1981a. Os Equinóides Fósseis do Brasil II: Holactipoides e Cassiduloides. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **53**:513–527.
- Brito, I.A.M. 1981b. Os Equinóides Fósseis do Brasil III: Espatangóides, exceto Hemiasteridae. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **53**:569–578.
- Brito, I.A.M. 1981c. O gênero *Hemiaster* no Cretáceo do Brasil (Echinoidea Spatangoidea). In: CONGRESSO LATINO-AMERICANO DE PALEONTOLOGIA, 2, 1981. *Anais*, Porto Alegre, p. 399–414.
- Cassab, R.C.T. 2003. Paleontologia da Formação Jandaíra, Cretáceo Superior da Bacia Potiguar, com ênfase na Paleobiologia dos Gastrópodos. Programa de Pós-Graduação em Geologia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Tese de Doutorado, 204 p.
- Kier, P. 1962. Revision of the cassiduloid echinoids. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, **144**, 3:257.
- Lakatos, E.M. & Marconi, M.A. 2003. Fundamentos de metodologia científica. 5ª ed. São Paulo, Atlas, 310 p.
- Manso, C.L.C. 2003. Os Equinóides (Echinodermata) da Bacia Potiguar (RN): estado da arte. *Paleontologia em Destaque*, **44**:43.
- Mauzy, C.J. 1925. Fósseis terciários do Brasil, com descrição de novas formas cretáceas. Rio de Janeiro, Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil, p. 175. (Monografia 4).
- Mauzy, C.J. 1934a. Fossil Invertebrata from Northeastern Brazil. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **67**: 123–179.
- Mauzy, C.J. 1934b. *Lovenilampas*, a New Echinodean Genus from The Cretaceous of Brazil. *American Museum Novitates*, **744**:1–9.
- Milani, E.J.; Rangel, H.D.; Bueno, G.V.; Stica, J.M.; Winter, W.R.; Caixeta, J.M. & Pessoa Neto, O.C. 2007. Bacias Sedimentares

- Brasileiras - Cartas estratigráficas. *Boletim de Geociências da PETROBRAS*, **15**: 183–205.
- Mortensen, T. 1948. A Monograph of the Echinoidea: Hololectypoida, Cassiduloida. Copenhagen, C.A. Reitzel, Copenhagen, 371 p.
- Mortensen, T. 1951. A monograph of the Echinoidea: Spatangoida II. Amphisternata II. Spatangidæ, Loveniidæ, Pericosmidæ, Schizasteridæ, Brissidæ. Copenhagen, C. A. Reitzel, 593 p.
- Néraudeau, D. & Mathéy, B. 2000. Biogeography and diversity of South Atlantic Cretaceous echinoids: implications for circulation patterns. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **156**:71–88. doi: 10.1016/S0031-0182(99)00132-7
- Oliveira, J. 2013. Revisão Sistemática dos Equinóides da Formação Jandaíra (Cretáceo) Bacia Potiguar, Nordeste do Brasil. Programa de Pós-Graduação em Geociências e Análise de Bacias, Universidade Federal de Sergipe, Dissertação de Mestrado, 108 p.
- Oliveira, J.; Manso, C.L.C.; Andrade, E.J. & Lima, W.S. 2013a. Gênero *Mecaster* (Echinodermata: Spatangoida) do Cretáceo Superior da Formação Jandaíra, Bacia Potiguar, Nordeste do Brasil. *Scientia Plena*, **9**:1–17.
- Oliveira, J.; Manso, C.L.C. & Andrade, E.J. 2013b. *Petalobrissus* do Cretáceo da Formação Jandaíra. *Brazilian Journal of Geology*, **43**:661–672. doi: 10.5327/Z2317-48892013000400007
- Oliveira, J.; Manso, C.L.C.; Andrade, E.J. 2014. Distribuição dos equinóides na Formação Jandaíra. *Brazilian Journal of Geology*, **44**:597–606. doi: 10.5327/Z23174889201400040006
- Oliveira, J.; Manso, C.L.C. & Andrade, E.J. 2015. Equinóides endocíclicos (Echinodermata: Echinoidea) do Cretáceo Superior da Formação Jandaíra, Bacia Potiguar, Nordeste do Brasil. *Revista de Biologia Neotropical*, **11**:143–161. doi: 10.5216/rbn.v11i2.27470
- Oliveira, L.D.D. 1984. Observações sobre a nomenclatura das espécies do gênero *Hemiaster* no Rio Grande do Norte (Echinoidea). CCE-UFRN, Departamento de Geologia, p. 49–50. (Boletim 8).
- Pessoa Neto, O.C.; Soares, U.M.; Silva, J.G.F.; Roesner, E.H.; Florencio, C.P. & Souza, C.A.V. 2007. Bacia Potiguar. *Boletim de Geociências da PETROBRAS*, **15**: 357–369.
- Santos, M.E.C.M. & Cunha, F.L.S. 1958. Sobre *Hemiaster jacksoni* Maury e outros Equinóides do Cretáceo Brasileiro. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **30**:11–13.
- Santos, M.E.C.M. 1960. Equinóides Cretáceos do Rio Grande do Norte. Rio de Janeiro, Departamento Nacional da Produção Mineral, Divisão de Geologia e Mineralogia, 33 p. (Boletim 189).
- Santos, M.E.C.M.; Cassab, R.C.T.; Brito, I.M.; Carvalho, M.S.S.; Carvalho, I.S.; Dino, R.; Duarte, L.; Fernandes, A.C.S.; Hashimoto, A.T.; Uesugui, N.; Viviers, C. & Wanderley, M.D. 1994. The Potiguar Basin. In: G. Beurlen; D.A. Campos & M.C. Viviers (eds.) Stratigraphic range of Cretaceous Mega- and Microfossils of Brazil, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Centro de Ciências Matemáticas e da Natureza, Instituto de Geociências, p. 273–310.
- Smith, A.B. & Bengtson, P. 1991. Cretaceous echinoids from north-eastern Brazil. *Fossils and Strata*, **31**:1–88.
- Xavier, J.H.B. 2021. Análises morfométrica, icnológica e revisão histórica sobre equinóides irregulares da Formação Jandaíra, Bacia Potiguar. Curso de Ciências Biológicas, Centro de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Trabalho de Conclusão de Curso, 75 p.

**Apêndice 1.** Em ordem cronológica, as publicações sobre as proposições de espécies de equinoides da Formação Jandaíra, Bacia de Potiguar e seus respectivos autores.

**Appendix 1.** In chronological order, publications of the echinoid species from the Jandaíra Formation, Potiguar Basin, and their respective authors.

Ano	Autor	Título da obra
1925	Carlotta Joaquina Maury	Fósseis terciários do Brasil, com descrição de novas formas cretáceas.
1934	Carlotta Joaquina Maury	Fossil Invertebrata from northeastern Brazil.
1934	Carlotta Joaquina Maury	<i>Lovenilampas</i> , a new echinoidea genus from the Cretaceous of Brasil.
1948	Theodor Mortensen	Monograph of the Echinoidea: Holectypoida, Cassiduloida.
1951	Theodor Mortensen	A monograph of the echinoidea: Spatangoida II. Amphisternata II. Spatangidæ, Loveniidæ, Pericosmidæ, Schizasteridæ, Brissidæ.
1958	Maria Eugênia C. Marchesini Santos & Fausto Luiz de Souza Cunha	Sobre <i>Hemiaster jacksoni</i> e outros equinoides do Cretáceo Brasileiro.
1960	Maria Eugênia C. Marchesini Santos	Equinóides cretácicos do Rio Grande do Norte.
1961	Karl Beurlen	Observáveis geopaleontológicas no Cretáceo do Rio Grande do Norte e Ceará: com descrição de amonoides.
1961	Karl Beurlen	O Turoniano marinho do Nordeste do Brasil.
1962	Porter M. Kier	Revision of the cassiduloid echinoids.
1963	Karl Beurlen	O calcário de Baixa Verde (RGN).
1964	Karl Beurlen	A fauna do calcário Jandaíra da região de Mossoró (Rio Grande do Norte).
1964	Karl Beurlen	Novas Formas observáveis sobre o Cretáceo no Rio Grande do Norte.
1966	Karl Beurlen	Novos equinóides do Cretáceo do Nordeste do Brasil.
1967	Karl Beurlen	Geologia da Região de Mossoró.
1980	Ignacio A. Machado Brito	Os equinóides fósseis do Brasil. I - Os Endociclicos.
1981	Ignacio A. Machado Brito	Os equinóides fósseis do Brasil. II - Holectipoides e Cassiduloides.
1981	Ignacio A. Machado Brito	Os equinóides fósseis do Brasil. III - Espatangóides, exceto Hemiasteridae.
1981	Ignacio A. Machado Brito	O gênero <i>Hemiaster</i> no Cretáceo do Brasil (Echinoidea Spatangoidea).
1984	Leon Diniz Dantas de Oliveira	Observações sobre a nomenclatura das espécies do gênero <i>Hemiaster</i> no Rio Grande do Norte (Echinoidea).
1991	Andrew B. Smith & Peter Bengtson	Cretaceous echinoids from north-eastern Brazil.
1994	Maria Eugênia C. Marchesini Santos <i>et al.</i>	The Potiguar Basin.
2000	Didier Néraudeau & Bernard Mathey	Biogeography and diversity of South Atlantic Cretaceous echinoids: implications for circulation patterns.
2003	Rita de Cássia Tardin Cassab	Paleontologia da Formação Jandaíra, Cretáceo Superior da Bacia Potiguar, com ênfase na paleobiologia dos gastrópodos.
2003	Cynthia Lara de Castro Manso	Os Equinoides (Echinodermata) da bacia Potiguar (RN): Estado da Arte.
2013	Josevânia de Oliveira	Revisão Sistemática dos Equinoides (Echinodermata) da Formação Jandaíra (Cretáceo) Bacia Potiguar, Nordeste do Brasil.

## Apêndice 1. Cont.

<b>Ano</b>	<b>Autor</b>	<b>Título da obra</b>
2013	Josevânia de Oliveira <i>et al.</i>	Gênero <i>Mecaster</i> (Echinodermata: Spatangoida) do Cretáceo Superior da Formação Jandaíra, Bacia Potiguar, Nordeste do Brasil.
2013	Josevânia de Oliveira <i>et al.</i>	<i>Petalobrissus</i> do Cretáceo da Formação Jandaíra.
2014	Josevânia de Oliveira <i>et al.</i>	Distribuição dos equinoides na Formação Jandaíra.
2015	Josevânia de Oliveira <i>et al.</i>	Equinoides endocíclicos (Echinodermata: Echinoidea) do Cretáceo Superior da Formação Jandaíra, Bacia Potiguar, Nordeste do Brasil.
2018	Jessika Alves <i>et al.</i>	A new species of <i>Petalobrissus</i> Lambert 1916 (Echinoidea: Faujasiidae) from the Jandaíra Formation, Potiguar Basin (Brazil).
2021	Juan H. Bueno Xavier	Análises morfométrica, icnológica e revisão histórica sobre equinoides irregulares da Formação Jandaíra, Bacia Potiguar.



# Paleodest

*Paleontologia em Destaque*, v. 37, n. 77, p. 70-85, 2022  
e-ISSN 1807-2550 – Sociedade Brasileira de Paleontologia

## DE GALHO EM GALHO – LAGERPETIDAE & A ORIGEM DOS PTEROSSAUROS

JOÃO LUCAS DA SILVA<sup>1\*</sup>   
FELIPE LIMA PINHEIRO<sup>2</sup>   
MATEUS ANILSON COSTA SANTOS<sup>1</sup>   
MAURÍCIO GARCIA<sup>3,4</sup> 

<sup>1</sup> Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, Laboratório de Paleobiologia, Universidade Federal do Pampa, São Gabriel, Rua Aluizio Barros Macedo, s/n. BR 290 – km 423, CEP: 97300-970, Rio Grande do Sul, Brasil.

<sup>2</sup> Laboratório de Paleobiologia, Universidade Federal do Pampa, São Gabriel, Rua Aluizio Barros Macedo, s/n. BR 290 – km 423, CEP: 97300-970, Rio Grande do Sul, Brasil.

<sup>3</sup> Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, Universidade Federal de Santa Maria, Centro de Ciências Naturais e Exatas. Prédio 17, sala 1140-D, Cidade Universitária, Bairro Camobi, km 9, 97105-120, Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil.

<sup>4</sup> Centro de Apoio à Pesquisa Paleontológica da Quarta Colônia, Universidade Federal de Santa Maria, Rua Maximiliano Vizzotto, 598, 97230-000, Centro, São João do Polêsine, Rio Grande do Sul, Brasil.

[joalds.aluno@unipampa.edu.br](mailto:joalds.aluno@unipampa.edu.br), [felipepinheiro@unipampa.edu.br](mailto:felipepinheiro@unipampa.edu.br), [santosmac@outlook.com.br](mailto:santosmac@outlook.com.br), [mauriciosauero@gmail.com](mailto:mauriciosauero@gmail.com).

\*Autor correspondente: [joalds.aluno@unipampa.edu.br](mailto:joalds.aluno@unipampa.edu.br)

doi: 10.4072/paleodest.2022.37.77.04

Recebido em: 23 de maio de 2022  
Aceito em: 22 de novembro de 2022



Silva et al., 2022. *Paleontologia em Destaque*, v. 37, n. 77, p. 79, Figura 7.



# DE GALHO EM GALHO – LAGERPETIDAE & A ORIGEM DOS PTEROSSAUROS

JOÃO LUCAS DA SILVA<sup>1\*</sup> 

FELIPE LIMA PINHEIRO<sup>2</sup> 

MATEUS ANILSON COSTA SANTOS<sup>1</sup> 

MAURÍCIO GARCIA<sup>3,4</sup> 

<sup>1</sup> Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, Laboratório de Paleobiologia, Universidade Federal do Pampa, São Gabriel, Rua Aluizio Barros Macedo, s/n. BR 290 – km 423, CEP: 97300-970, Rio Grande do Sul, Brasil.

<sup>2</sup> Laboratório de Paleobiologia, Universidade Federal do Pampa, São Gabriel, Rua Aluizio Barros Macedo, s/n. BR 290 – km 423, CEP: 97300-970, Rio Grande do Sul, Brasil.

<sup>3</sup> Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, Universidade Federal de Santa Maria, Centro de Ciências Naturais e Exatas. Prédio 17, sala 1140-D, Cidade Universitária, Bairro Camobi, km 9, 97105-120, Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil.

<sup>4</sup> Centro de Apoio à Pesquisa Paleontológica da Quarta Colônia, Universidade Federal de Santa Maria, Rua Maximiliano Vizzotto, 598, 97230-000, Centro, São João do Polêsine, Rio Grande do Sul, Brasil.

*joalds.aluno@unipampa.edu.br, felipepinheiro@unipampa.edu.br, santosmac@outlook.com.br, mauriciossauro@gmail.com*

\*Autor correspondente: *joalds.aluno@unipampa.edu.br*

## RESUMO

Pterossauros são répteis alados extintos com surgimento no Triássico e grande diversificação no Jurássico e no Cretáceo, sendo os primeiros vertebrados a desenvolver voo ativo. Visto que os primeiros pterossauros já apresentam padrões morfológicos típicos para o clado, há uma considerável lacuna entre os primeiros pterossauros preservados no registro fóssilífero e seus parentes mais próximos. Aqui, discutimos diferentes propostas filogenéticas apresentadas ao longo de décadas, sendo a Hipótese Dinosauromorpha–Pterosauromorpha a mais frequentemente recuperada. Porém, mesmo considerando essa hipótese, tal lacuna morfológica ainda persiste. Desta forma, discutimos como o conhecimento sobre os lagerpetídeos tem auxiliado na elucidação sobre a origem dos pterossauros, visto que trabalhos recentes indicam que o grupo estaria aninhado dentro de Pterosauromorpha. Lagerpetidae é um grupo de pequenos répteis encontrados no Triássico Superior da América do Norte, Brasil, Argentina e Madagascar, com os registros datados para o Carniano restritos até então para o hemisfério Sul, e com os primeiros registros para a América do Norte ocorrendo no Noriano. Descobertas recentes apontam para a presença de dentição insetívora dentro de Lagerpetidae, assim como o que ocorre em pterossauros triássicos. Desta forma, a insetivoria pode ser atribuída como um hábito alimentar ancestral em Pterosauromorpha. Esta dieta é dada como uma possível força motriz para a evolução do voo em Pterosauria.

**Palavras-chave:** Pterosauria, Lagerpetidae, Ornithodira, Triássico.

## ABSTRACT

**Leaping from branch to branch - Lagerpetidae and the origin of pterosaurs.** Pterosaurs are a group of extinct flying reptiles with emergence in the Triassic and great radiation in the Jurassic and Cretaceous, being the first vertebrates to develop active flight. Since the first pterosaurs already show morphologic patterns that are typical for the clade, there is a substantial gap between the first preserved pterosaurs in the fossil record and their closest relatives. Here, we discuss different phylogenetics proposals presented through decades, being the Dinosauromorpha–Pterosauromorpha Hypothesis the most usually recovered. Even considering this hypothesis, however, the morphological gap persists. Thus, we discuss how the knowledge about Lagerpetidae has helped to elucidate the origin of pterosaurs, since recent works indicates that the group would be nested inside the Pterosauromorpha. Lagerpetidae is a group of small reptiles found in the Upper Triassic of North America, Brazil, Argentina and Madagascar, with the Carnian record thus far restricted to the South hemisphere, and with the first records for North America being Norian in age. Recent discoveries point to the presence of insectivorous dentition among Lagerpetidae, as it happens in triassic pterosaurs. Thus, insectivory can be assigned as an ancestral diet in Pterosauromorpha. This diet is assigned as a possible driving force to the evolution of flight in Pterosauria.

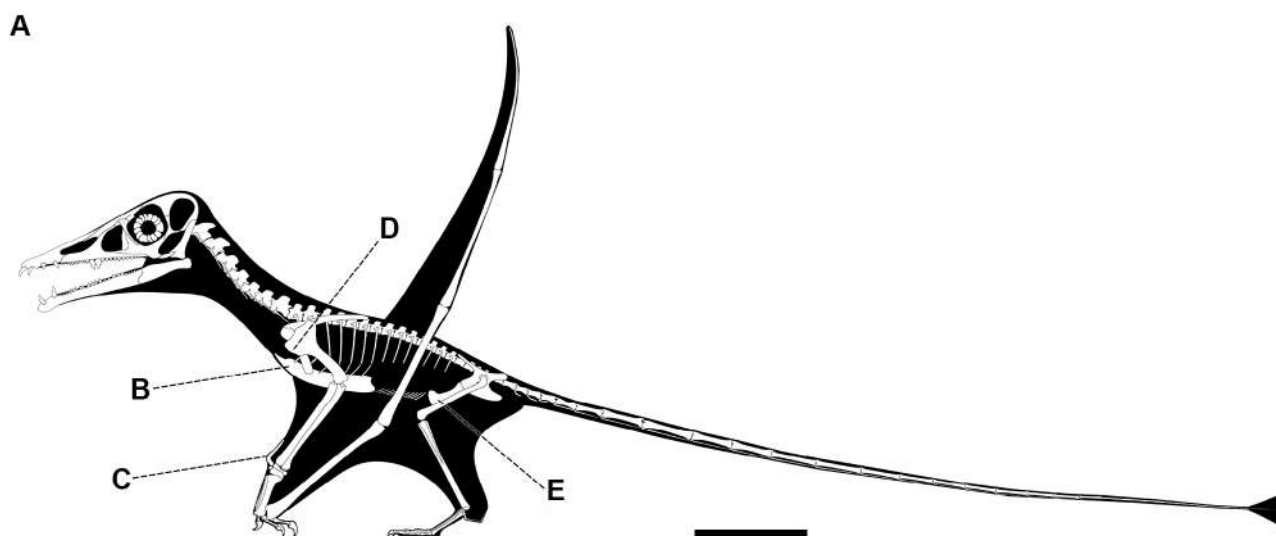
**Keywords:** Pterosauria, Lagerpetidae, Ornithodira, Triassic.

## INTRODUÇÃO

Os pterossauros foram répteis<sup>1</sup> alados que viveram durante a Era Mesozoica, sendo os primeiros vertebrados a desenvolver o voo ativo, dezenas de milhões de anos antes dos dinossauros avianos (Witton, 2013; Hone *et al.*, 2017). Os pterossauros mais antigos foram encontrados em depósitos do período Triássico Superior, datados entre 219 e 201,3 milhões de anos (Ezcurra *et al.*, 2020), como as espécies *Eudimorphodon ranzii* e *Caelestiventus hanseni*, da Itália e Estados Unidos da América, respectivamente (Dalla Vecchia, 2013; Britt *et al.*, 2018). Os pterossauros se diversificaram no Jurássico e Cretáceo, dando origem a diversas formas adaptadas a diferentes hábitos de vida, produzindo inclusive as maiores criaturas a já terem sobrevoado os céus da Terra – as maiores espécies poderiam atingir de 10 a 12 metros de envergadura (Witton, 2013).

Os mais antigos membros desse grupo já exibem morfologia e adaptações típicas dos pterossauros (Figura 1) (Dalla Vecchia, 2013), tais quais: o esterno é amplo e possui uma projeção óssea anterior – a quilha ou carena; crista deltopeitoral do úmero é robusta, para receber os poderosos músculos utilizados no voo; dígito IV da mão possuindo as falanges de I a IV hiper-alongadas, servindo de ancoragem para uma porção da asa membranosa chamada de braquiopatágio (Witton, 2013); ossos pré-púbicos pareados; osso pteroide, exclusivo dos pterossauros, que se localiza na região do pulso e serve de suporte para porção da membrana alar entre o pulso e o ombro, formalmente chamada de propatágio (Witton, 2013).

Dessa forma, o que observamos no registro fóssilífero é que há uma considerável lacuna morfológica entre os primeiros pterossauros preservados e os outros répteis tidos como seus parentes mais próximos, mesmo considerando as diversas propostas de parentesco discutidas na próxima seção (Ezcurra *et al.*, 2020; Baron, 2021). Na presente contribuição, discutiremos brevemente as alternativas propostas para o posicionamento filogenético dos pterossauros ao longo das décadas. Adicionalmente, discutiremos como o nosso conhecimento acerca dos lagerpetídeos, um grupo de arcossauros comumente considerados parentes próximos dos dinossauros, recentemente tem lançado luz sobre o enigma da origem dos pterossauros.



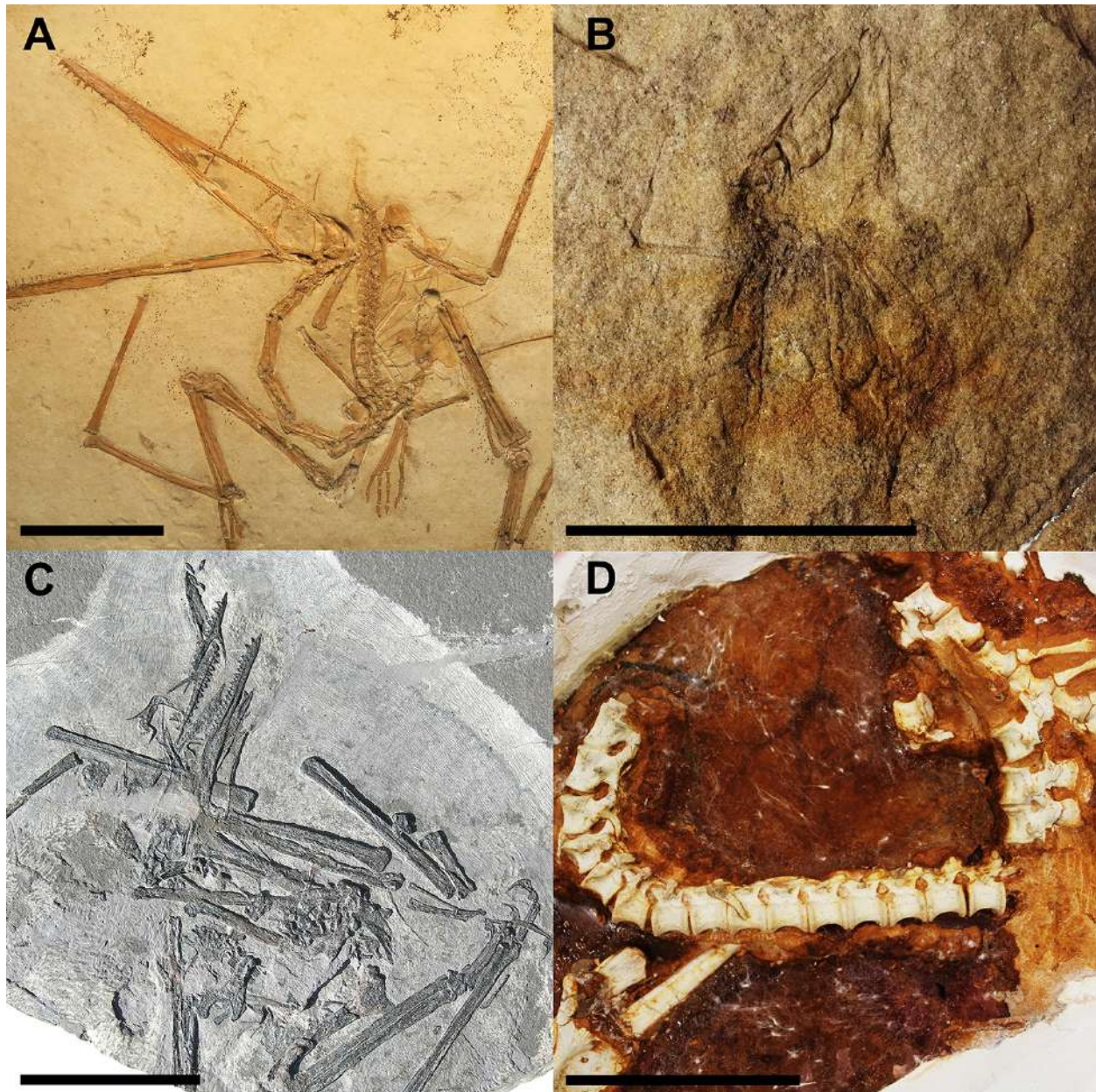
**Figura 1.** Características selecionadas de Pterosauria. **A**, Reconstrução do esqueleto de *Eudimorphodon ranzii*; **B**, esterno amplo e com projeção óssea anterior; **C**, osso pteroide; **D**, crista deltopeitoral do úmero robusta; **E**, ossos pré-púbicos pareados. Referências no texto principal. Escala de 5 cm.

**Figure 1.** Selected traits of Pterosauria. **A**, Skeletal reconstruction of *Eudimorphodon ranzii*; **B**, broad sternum with anterior bone projection; **C**, pteroid bone; **D**, robust deltopectoral crest of the humerus; **E**, paired prepubic bones. References in the main text. 5 cm scale.

<sup>1</sup> Seguimos aqui uma definição filogenética de Reptilia conforme consta no *Phylonoms: A Companion to the PhyloCode* (De Queiroz *et al.*, 2020): Reptilia é o menor clado coroa contendo *Testudo graeca* Linnaeus 1758 (Testudines), *Iguana iguana* Linnaeus 1758 (Lepidosauria), e *Crocodylus niloticus* Laurenti 1768 (Archosauria).

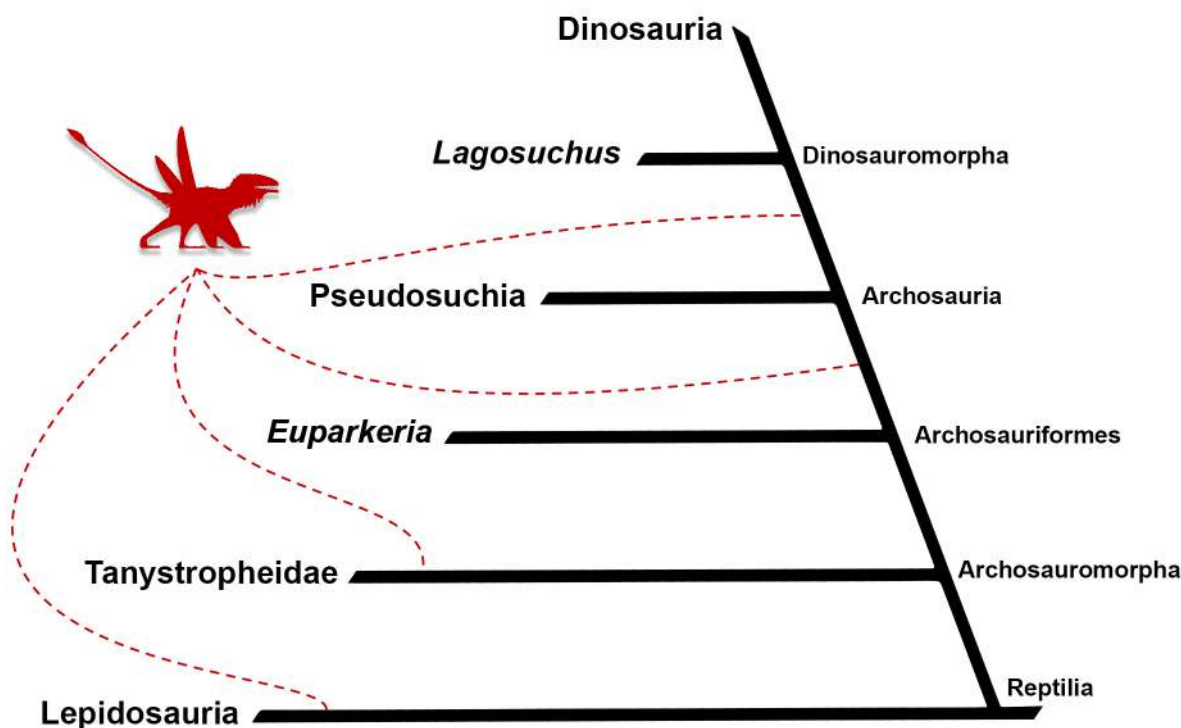
## PTEROSSAUROS DE GALHO EM GALHO

Que os pterossauros são répteis é consenso desde o século XIX, quando Georges Cuvier estabeleceu de vez a natureza reptiliana dessas criaturas, com base em *Pterodactylus antiquus* (Figura 2A) (Wellnhofer, 2008). Contudo, a qual grupo de répteis os pterossauros pertencem? A resposta para essa questão aparentemente simples tem sido motivo de muita discussão ao longo das décadas de estudo do grupo (Figura 3). A seguir, revisamos brevemente algumas hipóteses modernas sobre as relações de parentesco dos pterossauros (Figura 4). É preciso dizer que não cobrimos aqui toda a gama de hipóteses advogadas, mas apenas uma seleção de algumas delas, especificamente aquelas frequentemente discutidas na literatura de pterossauros. Para uma revisão mais detalhada das afinidades filogenéticas dos pterossauros, sugerimos o trabalho de Baron (2021).



**Figura 2.** Fotografias de fósseis relacionados à Pterosauroomorpha. **A**, *Pterodactylus antiquus*, exemplar BSP AS I 739; **B**, *Scleromochlus taylori*, exemplar NHMUK R3146; **C**, *Seazzadactylus venieri*, exemplar MFSN 21545 modificado de Dalla Vecchia (2019); **D**, *Ixalerpeton polesinensis*, exemplar ULBRA-PVT059. Escala de 5 cm.

**Figure 2.** Photographs of fossils related to Pterosauroomorpha. **A**, *Pterodactylus antiquus*, exemplary BSP AS I 739; **B**, *Scleromochlus taylori*, exemplary NHMUK R3146; **C**, *Seazzadactylus venieri*, specimen MFSN 21545 modified from Dalla Vecchia (2019); **D**, *Ixalerpeton polesinensis*, specimen ULBRA-PVT059. 5 cm scale.



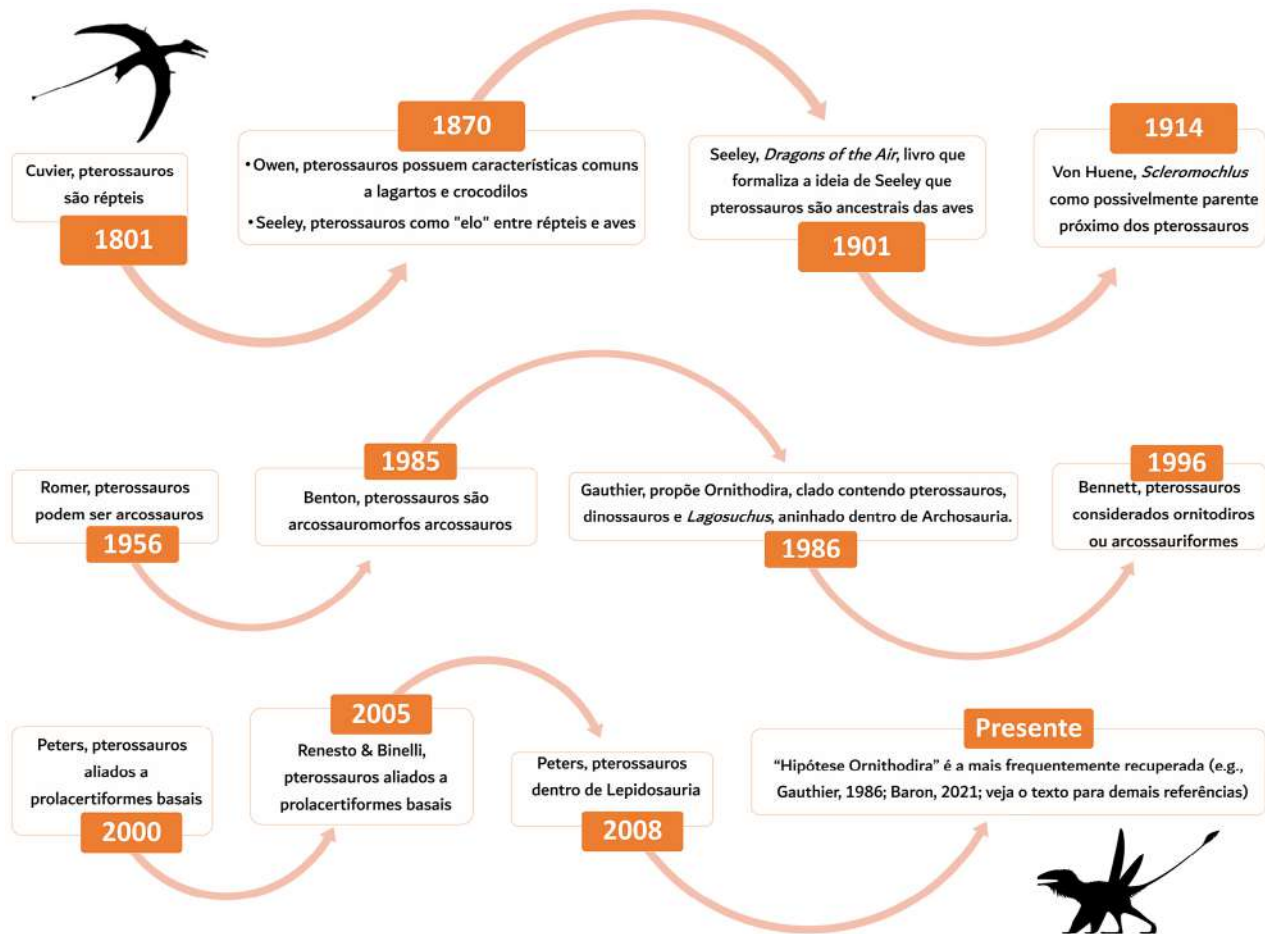
**Figura 3.** Árvore simplificada das relações filogenéticas dos répteis com ênfase nas diferentes posições propostas para Pterosauria. Filogenia baseada em Ezcurra (2016).

**Figure 3.** Simplified three of the phylogenetic relationships of reptiles with focus on the different positions assigned to Pterosauria. Phylogeny based on Ezcurra (2016).

Em uma avaliação das afinidades dos pterossauros, Peters (2000) sugeriu que os pterossauros são arcossauromorfos intimamente relacionados aos “prolacertiformes”. Sua análise produziu um clado onde os pterossauros se encontravam juntos aos “prolacertiformes” *Cosesaurus* e *Sharovipteryx* e o táxon *Longisquama*. A hipótese de Peters (2000) foi nomeada de “hipótese prolacertifome” por Baron (2021). Apesar do apelo que essa hipótese pode ter, pois ela sugere parentesco próximo entre pterossauros e *Sharovipteryx* (um réptil planador), ela foi duramente criticada por conter falhas metodológicas, como deleção/modificação injustificada de alguns caracteres na análise e codificação questionável de outros (Hone & Benton, 2007; Baron, 2021). Ainda envolvendo os “prolacertiformes”, Renesto & Dalla Vecchia (2005) observaram similaridades entre pterossauros e o drepanossaurídeo *Megalancosaurus*, como a forma dos ossos pré-maxilares e nasais, mas também expressaram que essa similaridade pode ser resultado de convergência evolutiva e não parentesco especialmente próximo.

Peters (2007) fez uma proposta radicalmente diferente, retirando os pterossauros do clado Archosauromorpha. Nesse estudo, Peters argumentou que os pterossauros seriam membros do clado Lepidosauria. Lembrando que, neste contexto, os supracitados *Cosesaurus*, *Sharovipteryx* e *Longisquama* são considerados lepidossauros proximamente relacionados aos pterossauros. Essa hipótese tem sido sistematicamente refutada e é hoje vista entre os especialistas como extremamente improvável. Adicionalmente, vale ressaltar que Peters é notório entre a comunidade paleontológica por sua abordagem pseudocientífica. Para críticas à abordagem de Peters, veja Naish (2012, 2020).

Análises filogenéticas conduzidas por Benton (1985) recuperaram os pterossauros como o membro mais precocemente divergente do clado Archosauromorpha. Contudo, análises mais detalhadas performadas por Benton (1990, 1999, 2004) falharam em recuperar essa topologia – em todas elas os pterossauros foram recuperados como proximamente relacionados a Dinosauromorpha (hipótese que discutiremos mais adiante nessa seção). Bennett (1996) realizou uma extensiva análise que recuperou os pterossauros como arcossauriformes não intimamente relacionados aos dinossauros. Contudo, tal resultado só foi obtido quando ele propositalmente removeu caracteres que julgou serem convergências. Quando tais caracteres eram mantidos na análise, pterossauros voltavam a ser recuperados como proximamente relacionados



**Figura 4.** Linha do tempo das propostas de relações filogenéticas para Pterosauria. Silhueta inferior por Tasman Dixon. Referências no texto principal.

**Figure 4.** Timeline of the phylogenetic proposals to Pterosauria. Lower silhouette by Tasman Dixon. References in the main text.

a Dinosauromorpha, sendo *Scleromochlus* (ver abaixo) e Dinosauromorpha seus sucessivos táxons-irmãos. Análises conduzidas por Bennett (2013, 2020) sugerem que embora arcossauriformes, os pterossauros não são especialmente tão próximos dos dinossauros; nesses trabalhos, portanto, o autor tem rejeitado a Hipótese Dinosauromorpha – Pterosauromorpha (a ser discutida a seguir).

Embora alguns estudos sugiram em que os pterossauros são arcossauriformes não-arcossauros (Bennett, 1996; Unwin, 2006; Bennett, 2013; Bennett, 2020), há crescente evidência, proveniente de diversas análises filogenéticas, indicando que os pterossauros são membros do clado Archosauria (Ezcurra *et al.*, 2020). Dentro de Archosauria, Pterosauria é consistentemente associado à linhagem Pan-Aves<sup>2</sup> e, mais especificamente, a “Hipótese Dinosauromorpha–Pterosauromorpha” é a mais frequentemente recuperada (Gauthier, 1986; Benton, 1999; Hone & Benton, 2007, 2008; Nesbitt & Hone, 2010; Nesbitt, 2011; Ezcurra, 2016; Nesbitt *et al.*, 2017; Kammerer *et al.*, 2020; Ezcurra *et al.*, 2020; Baron, 2021). Segundo essa hipótese em sua versão atual, Pterosauromorpha e Dinosauromorpha são grupos-irmãos<sup>3</sup>. O clado menos inclusivo contendo dinossauros e pterossauros, mas que exclui os crocodilianos, é chamado de Ornithodira (Gauthier, 1986; Ezcurra *et al.*, 2020).

<sup>2</sup> Pan-Aves Gauthier & de Queiroz, 2001, nome de clado convertido por Ezcurra *et al.* (2020): o clado mais inclusivo contendo *Vultur gryphus* Linnaeus, 1758 (Aves), mas não *Crocodylus niloticus* Laurenti, 1768 (Crocodylia). Conforme Ezcurra *et al.* (2020) esse clado é equivalente a Aemetatarsalia Benton, 1999.

<sup>3</sup> Pterosauromorpha sensu Andres & Padian (2020): o clado que consiste de *Pterodactylus antiquus* (Von Sömmerring 1812) (Pterosauria) e todos os organismos ou espécies que compartilham um ancestral comum mais recente com ele do que com *Alligator mississippiensis* Daudin 1802 (Suchia/Crocodylia) e *Compsognathus longipes* Wagner, 1859 (Dinosauromorpha/ Dinosauria). Dinosauromorpha Benton, 1985: o clado mais inclusivo contendo *Compsognathus longipes* Wagner, 1859 (Dinosauria), mas não *Pterodactylus antiquus* (Von Sömmerring, 1812) (Pterosauria) ou *Alligator mississippiensis* (Daudin, 1802) (Crocodylia).

Um dos mais enigmáticos personagens na história dos estudos sobre as origens dos pterossauros não é, infelizmente, conhecido pelos melhores fósseis. *Scleromochlus taylori* (Figura 2B), descrito por Woodward (1907), é um pequeno diápsido encontrado em rochas do Triássico Superior da famosa fauna de Elgin, Escócia. A preservação em arenito grosso não permitiu a retenção de material ósseo, de forma que, de *Scleromochlus*, conhecemos apenas moldes externos rudimentares e ambíguos, dificultando seu estudo. von Huene, em 1914, já apontava semelhanças entre *Scleromochlus* e pterossauros, tais como o coracóide alongado, morfologia dos tarsais proximais, metatarso e membro anterior alongados. von Huene (1914) interpretou *Scleromochlus* como um animal arbóreo planador, provavelmente dotado de um patágio rudimentar formado por dobras de pele nas superfícies laterais do corpo. A hipótese de von Huene foi, décadas depois, ecoada por Padian (1984) que, embora concordando em uma próxima relação entre *Scleromochlus* e pterossauros, acreditava em um hábito de vida terrestre e cursorial para o primeiro, o que levaria a uma hipótese terrestre para o surgimento do voo dos pterossauros. Mais tarde, a proximidade entre *Scleromochlus* e pterossauros voltaria a ser recuperada por Sereno (1991), embora esse autor tenha questionado a robustez desse resultado, tendo afirmado que as relações de parentesco entre o táxon em questão e Pterosauria ou Dinosauromorpha são incertas.

Cabe ressaltar a dificuldade envolvida no estudo de *Scleromochlus*. A ambiguidade inerente à interpretação da anatomia deste curioso animal levou, muitas vezes, à sua exclusão como táxon terminal de importantes estudos filogenéticos. Esse é o caso, por exemplo, de Nesbitt (2011), Ezcurra (2016) e mesmo Ezcurra *et al.* (2020), este último escolhendo incluir *Scleromochlus* apenas em uma análise complementar. Embora a reavaliação recente de Bennett (2020) tenha questionado a hipótese Dinosauromorpha–Pterosauromorpha para as relações filogenéticas de *Scleromochlus* (esse autor recupera, para o táxon, uma posição basal dentro de Archosauriformes), o trabalho de Baron (2021, discutido abaixo) oferece suporte cladístico para o posicionamento do táxon como ornitodiro de afinidades incertas. Recentemente, o táxon foi novamente interpretado como um ornitodiro, possivelmente relacionado aos pterossauros (veja adiante), seguindo interpretações baseadas em reconstruções tridimensionais geradas a partir de tomografia computadorizada (Foffa *et al.*, 2022)

Tendo discutido as supramencionadas hipóteses e ponderado que aquela mais frequente é a Hipótese Dinosauromorpha–Pterosauromorpha, vale ressaltar que apesar do inferido parentesco próximo entre dinossauromorfos e pterossauros, ainda assim permanece uma lacuna morfológica na nossa compreensão da evolução desses répteis alados. É nesse contexto que trazemos aqui uma breve discussão a respeito dos lagerpetídeos e uma hipótese recente sobre a relação deles com os pterossauros (Nesbitt, 2011; Kammerer *et al.*, 2020; Ezcurra *et al.*, 2020; Baron, 2021). Essas descobertas e a hipótese recente podem, na visão de Ezcurra *et al.* (2020), ter lançado luz sobre o enigma da origem dos pterossauros.

## OS LAGERPETÍDEOS

Lagerpetidae Arcucci, 1986 compreende um grupo de répteis gráteis de pequeno porte, geralmente com menos de um metro de comprimento, porém com alguns poucos exemplares podendo alcançar até dois metros. Seus fósseis foram encontrados em rochas do Triássico Superior da América do Norte, Brasil, Argentina e Madagascar. Por enquanto, os lagerpetídeos são conhecidos através de exemplares indeterminados (Martínez *et al.*, 2013; Garcia *et al.*, 2019) e seis espécies inequívocas, distribuídas em pelo menos quatro gêneros: *Lagerpeton chanarensis* (Argentina; Romer, 1971), *Ixalerpeton polesinensis* (Figura 2D) (Brasil; Cabreira *et al.*, 2016), *Kongonaphon kely* (Madagascar; Kammerer *et al.*, 2020), *Dromomeron romeri* (EUA; Irmis *et al.*, 2007), *Dromomeron gregorii* (EUA; Nesbitt *et al.*, 2009) e *Dromomeron gigas* (Argentina; Martínez *et al.*, 2016).

Como veremos adiante, a anatomia femoral dos lagerpetídeos é bastante conhecida, pois é o único elemento que pode ser comparado entre todas as espécies e, portanto, este carrega diversas das características que são diagnósticas do grupo, tais como o côndilo fibular expandido na epífise distal e um sulco bem-marcado entre o côndilo fibular e o côndilo lateral (veja Müller *et al.*, 2018) (Figura 5). Nas próximas seções será apresentado o estado da arte do conhecimento acerca dos lagerpetídeos até o ano de 2020. A partir deste ano, as novas descobertas serão discutidas adiante em uma seção própria.

## HISTÓRICO DE DESCOBERTAS E PUBLICAÇÕES

O registro inicial de lagerpetídeos se deu com a descrição de *Lagerpeton chanarensis* (Romer, 1971) com base apenas em um membro posterior praticamente completo proveniente da Formação Chañares (Carniano, Argentina). Nos anos seguintes, materiais adicionais foram reportados, e alguns autores reavaliaram os exemplares conhecidos de *Lagerpeton* (Romer, 1972; Arcucci, 1986), chegando à conclusão de que o pequeno animal seria peça fundamental para

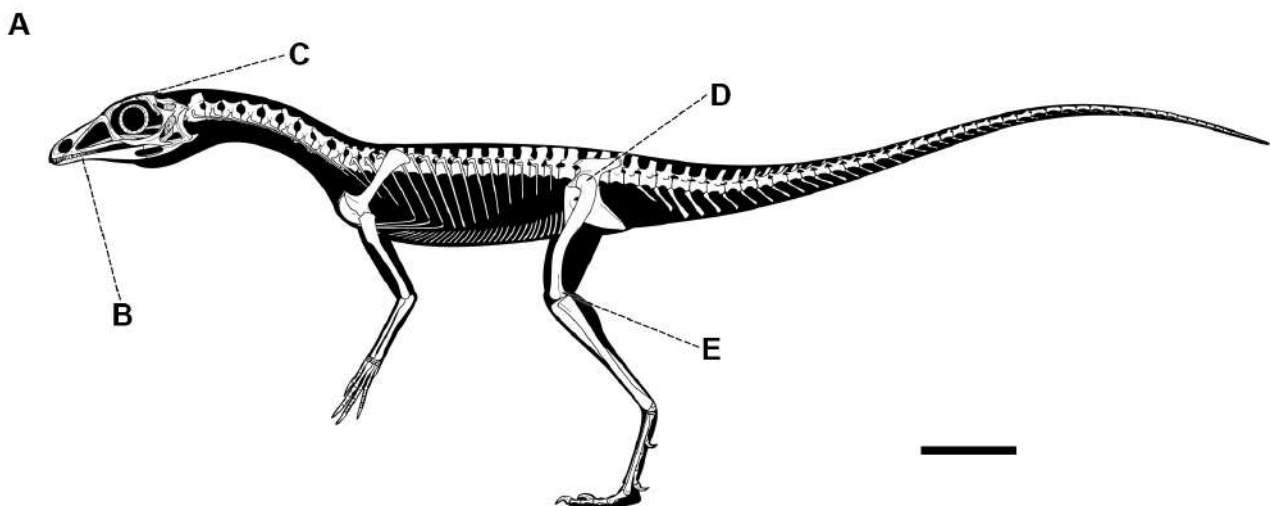
um entendimento da aquisição de características que levou à origem dos dinossauros (Sereno & Arcucci, 1994). Ainda assim, mesmo após a descrição de mais espécimes, o esqueleto de *Lagerpeton* era um mistério, uma vez que era conhecido apenas por elementos da cintura pélvica, membro posterior e algumas vértebras.

Foi somente na segunda metade da primeira década do século XXI que novos lagerpetídeos foram reconhecidos e publicados, sendo estes *D. romeri* (Irmis et al., 2007) da Formação Chinle (Noriano, EUA) e *D. gregorii* (Nesbitt et al., 2009) da Formação Colorado City (Noriano, EUA). Embora tais registros tenham estendido o alcance geográfico e temporal do grupo, o conhecimento acerca do esqueleto dos lagerpetídeos não aumentou consideravelmente, haja visto que as novas espécies descritas foram nomeadas com base somente em ossos do membro posterior. Embora diagnósticos para o grupo, estes elementos já eram conhecidos para *Lagerpeton*, que até então se mantinha como o lagerpetídeo mais completo conhecido, ainda que Nesbitt et al. (2009) tenham reportado brevemente um esqueleto razoavelmente completo de *D. romeri*. Este, porém, ainda não foi figurado ou descrito completamente até o presente momento.

Nos anos seguintes, um exemplar fragmentário (apenas a porção distal de um fêmur) de lagerpetídeo foi reportado por Martínez et al. (2013) para Formação Ischigualasto (Carniano, Argentina), além de uma nova espécie *D. gigas* (Martínez et al., 2016) para a Formação Quebrada Del Barro (Noriano, Argentina). Este último também é conhecido apenas por fragmentos de um único fêmur parcial, mas pertencente a um animal relativamente grande em comparação com outros exemplares de lagerpetídeos, sendo um dos maiores conhecidos até hoje.

Ainda em 2016, os lagerpetídeos receberam uma grande atualização, com a descrição de *I. polesinensis* (Cabreira et al., 2016) da Formação Santa Maria/Sequência Candelária (Carniano, Brasil), que representa até hoje o esqueleto mais completo de lagerpetídeo publicado. *Ixalerpeton* é conhecido por mais de um exemplar, sendo o mais completo constituído de um esqueleto semi-articulado que preservou vértebras cervicais, dorsais, sacrais e caudais, além de elementos do crânio, cintura e membro escapular, e cintura e membro pélvico, fornecendo dados inéditos a respeito de diversas porções do esqueleto dos lagerpetídeos (Figura 5).

A partir deste momento, numerosos exemplares de lagerpetídeos foram descritos e publicados, geralmente a partir de elementos fragmentários, principalmente pertencentes ao gênero *Dromomeron* (Sarigül, 2016; Lessner et al., 2018; Marsh, 2018; Martz & Small, 2019; Beyl et al., 2020). Griffin et al. (2019) analisou a ontogenia e padrão de desenvolvimento das cicatrizes musculares em *Dromomeron*. Adicionalmente, foi reportado um fragmento distal do fêmur de um lagerpetídeo indeterminado (provável juvenil) da Formação Santa Maria/Sequência Candelária do Sul do Brasil, que provém de uma localidade distinta daquela de *Ixalerpeton* e também apresenta diversas diferenças morfológicas com relação a este último



**Figura 5.** Características selecionadas de Lagerpetidae. **A**, reconstrução do esqueleto de *Ixalerpeton polesinensis*; **B**, dentes marginais com a base da coroa de formato circular; **C**, contorno das regiões temporal e orbital fortemente convexo dorsalmente em vista lateral; **D**, transição da diáfise femoral para a epífise proximal marcada por uma concavidade; **E**, côndilo fibular do fêmur expandido. Referências no texto principal. Escala de 5 cm.

**Figure 5.** Selected features of Lagerpetidae. **A**, reconstruction of the skeleton of *Ixalerpeton polesinensis*; **B**, marginal teeth with a circular base of the crown; **C**, outline of the temporal and orbital regions strongly convex dorsally in lateral view; **D**, transition from the femoral diaphysis to the proximal epiphysis marked by a concavity; **E**, expanded fibular condyle of the femur. References in the main text. 5 cm scale.

e outros lagerptídeos, caracterizando um possível novo morfótipo (Garcia *et al.*, 2019). Por outro lado, Bennett (2015) propôs que o holótipo de *D. romeri* (GR 218), juntamente de dois exemplares atribuídos ao dinossauro *Tawa hallae* (GR 155 e 235), na verdade corresponderiam a uma série ontogenética de um único táxon. Sua argumentação se baseou em uma suposta condição imatura de GR 218, além de deformações plásticas no único elemento (fêmur) preservado neste espécime. Porém, esta hipótese foi refutada por Müller (2017), que demonstrou que as diferenças entre este exemplar de *D. romeri* e os exemplares de *Tawa* iam além daquelas já reportadas para o espectro de variação ontogenética em outros dinossauros. Além disso, *D. romeri* é conhecido por vários exemplares, incluindo indivíduos maduros e que não se assemelham à morfologia vista nos espécimes atribuídos à *Tawa* (Müller, 2017).

A partir de 2020 diversas novidades sobre os lagerpetídeos foram publicadas, deixando o grupo em evidência uma vez mais. Kammerer *et al.* (2020) publicaram um pequeno lagerpetídeo dos depósitos Isalo II (Carniano, Madagascar), nomeado *K. kely*. Ezcurra *et al.* (2020) trazem novos dados a respeito dos lagerpetídeos, fruto de uma parceria de pesquisadores de vários países, inclusive do Brasil. Ao examinar espécimes dos lagerpetídeos *Lagerpeton* (Argentina) e *Ixalerpeton* (Brasil), os pesquisadores se depararam com ossos incomuns e que pensavam inicialmente não pertencer a estes animais. Foi só quando compararam suas descobertas de forma coletiva, que puderam se assegurar que os novos elementos de fato pertenciam aos lagerpetídeos já conhecidos, revelando feições antes desconhecidas para o grupo (veja mais abaixo). Frente às novas descobertas, outros autores também puderam identificar novos elementos de lagerpetídeos em suas coleções, tais como o úmero e escapulocoracoide atribuíveis a *Lagerpeton* que foram reportados por McCabe & Nesbitt (2021). Baron (2021) discute a origem dos pterossauros e constrói suas análises em cima dos dados de Kammerer *et al.* (2020), reforçando os resultados obtidos por estes autores. Para um resumo do histórico de descobertas, ver Figura 6.

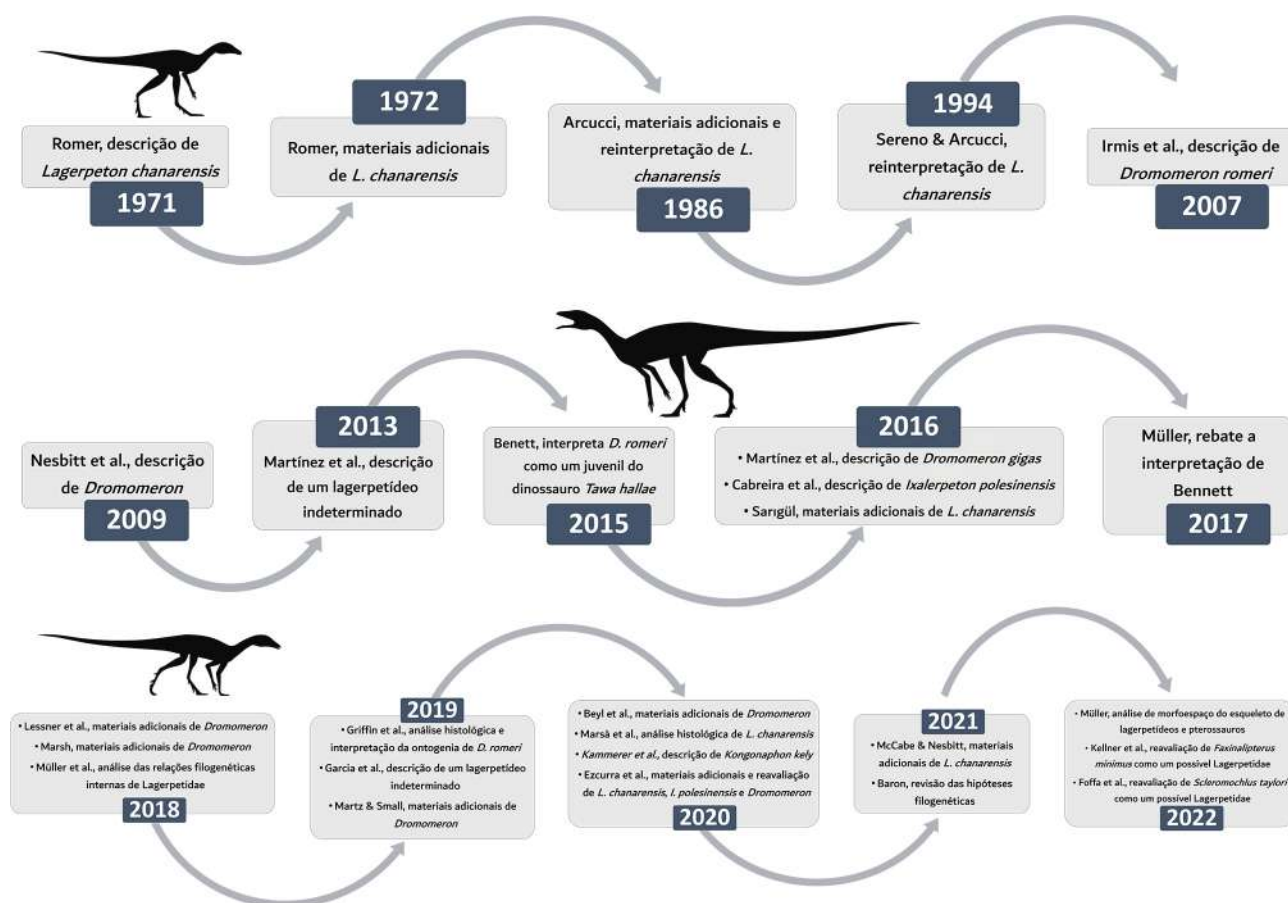


Figura 6. Linha do tempo das descobertas relacionadas à Lagerpetidae. Referências no texto principal.

Figure 6. Timeline of discoveries related to Lagerpetidae. References in the main text.



## PALEOBIOLOGIA

A paleobiologia dos lagerpetídeos ainda é um tópico pouco estudado, mas isso se deve ao fato de que até poucos anos atrás o grupo era conhecido apenas por restos fragmentários. Por conta das proporções entre os elementos do membro posterior, os lagerpetídeos foram historicamente considerados cursoriais ou saltatoriais (Sereni & Arcucci, 1994).

Griffin *et al.* (2019) analisou a morfologia interna de *D. romeri* através de osteohistologia, evidenciando que o táxon apresenta um padrão de crescimento similar ao de outros pan-avianos triássicos. Também foi verificado que a presença de cicatrizes musculares pouco desenvolvidas é, de fato, diagnóstica para o táxon e não resultado de imaturidade esquelética dos indivíduos amostrados (Griffin *et al.*, 2019). Marsà *et al.* (2020) também realizaram análises osteohistológicas em *Lagerpeton*. A microestrutura interna indicou um rápido crescimento e altas taxas metabólicas para o táxon, o que é congruente com a evidência presente em *D. romeri* (Griffin *et al.*, 2019). Este resultado foi interpretado como uma possível adaptação de *Lagerpeton* às condições ambientais da Formação Los Chañares (Marsà *et al.*, 2020).

Com a descoberta do diminuto *Kongonaphon*, Kammerer *et al.* (2020) forneceram os primeiros materiais dentários atribuídos a Lagerpetidae e uma análise da evolução do tamanho corpóreo em pan-avianos. Os dentes do único exemplar conhecido de *Kongonaphon* eram cônicos e com microestrutura peculiar, indicando uma dieta insetívora para o táxon. Uma vez que a diminuição do tamanho corpóreo parece ser um elemento chave para a aquisição do voo em vertebrados (Lee *et al.*, 2014), Kammerer *et al.* (2020) hipotetizaram um pequeno tamanho corpóreo ancestral para os ornitodiros, e no caso de *Kongonaphon*, isto estaria associado com a insetivoria. Além disso, o tamanho diminuto dos elementos destes animais contribuiria também para a escassez de fósseis, que estaria atribuída a um viés tafonômico e não à história evolutiva do grupo (Kammerer *et al.*, 2020). É argumentado também que um pequeno tamanho corpóreo como estado ancestral para Dinosauromorpha–Pterosauromorpha teria implicações na retenção de calor, favorecendo hipótese sobre a homologia entre estruturas tegumentares (e.g., filamentos, penas e pino-fibras; Figura 7) presentes em pterossauros e dinossauros (Yang *et al.*, 2019), ainda que isso não seja consenso.



**Figura 7.** Reconstrução em vida do lagerpetídeo *Ixalerpeton polesinensis*, exibindo estruturas tegumentares filamentosas, conforme a hipótese mencionada no texto. Arte de Johnny Pauly Vieira (Mingau).

**Figure 7.** Reconstruction in life of the lagerpetid *Ixalerpeton polesinensis*, featuring filamentous integumentary structures, according to the hypothesis mentioned in the text. Art by Johnny Pauly Vieira (Mingau).

## DISTRIBUIÇÃO TEMPORAL E PALEOBIOGEOGRÁFICA

Os exemplares conhecidos de *Lagerpeton* da Argentina e *Kongonaphon* de Madagascar são, atualmente, os registros mais antigos de lagerpetídeos, datados de cerca de 236–234 milhões de anos (Ezcurra *et al.*, 2017) e 236 milhões de anos (Philipp *et al.*, 2018), respectivamente. Na faixa de cerca de 233 a 231 milhões de anos (Martínez *et al.*, 2011; Langer *et al.*, 2018), a presença de *Ixalerpeton* (Cabreira *et al.*, 2016) e um lagerpetídeo indeterminado (Garcia *et al.*, 2019) no Brasil, e de um lagerpetídeo indeterminado (Martínez *et al.*, 2013) na Argentina completam os registros do Carniano para o grupo. Isso demonstra que os lagerpetídeos já apresentavam uma ampla dispersão no hemisfério Sul, análoga ao que é visto em outros pan-avianos, tais como afanossauros e dinossauros (Nesbitt *et al.*, 2017).

Já em relação a registros do Noriano, até o momento apenas lagerpetídeos do gênero *Dromomeron* são registrados. Estes estão presentes em rochas da Argentina (Martínez *et al.*, 2016) e da América do Norte (Irmis *et al.*, 2007; Nesbitt *et al.*, 2009), o que sugere um padrão de dispersão dos lagerpetídeos no sentido Sul–Norte (Müller *et al.*, 2018). Até o presente momento não há registros inequívocos de lagerpetídeos norianos em solo brasileiro.

## RELAÇÕES FILOGENÉTICAS

Lagerpetídeos têm sido associados com a origem dinossauros desde a reavaliação de *Lagerpeton* por Sereno & Arcucci (1994), e permaneceram como tal até anos recentes (Irmis *et al.*, 2007; Nesbitt, 2009; Müller *et al.*, 2018) sendo recuperados constantemente como a primeira linhagem divergente dentro do grande grupo Dinosauromorpha (e.g., Nesbitt, 2009; Martínez *et al.*, 2013; 2016; Nesbitt *et al.*, 2017; Müller *et al.*, 2018; Garcia *et al.*, 2019). Tal clado inclui todos os dinossauros e espécies próximas (Benton, 1985; Ezcurra *et al.*, 2020). No entanto, com base em dados inéditos, esta visão foi contestada por Kammerer *et al.* (2020), Ezcurra *et al.* (2020) e Baron (2021), cujos trabalhos suportam que os lagerpetídeos estariam aninhados em Pterosauromorpha, sendo o grupo-irmão de Pterosauria (veja mais abaixo).

Com a possível remoção dos lagerpetídeos de Dinosauromorpha e a incerteza no posicionamento filogenético dos siléssauros (Cabreira *et al.*, 2016, Müller & Garcia, 2020), a diversidade de dinossauromorfos não-dinossaurianos inequívocos ficaria restrita apenas a *Lagosuchus talampayensis*, um pequeno dinossauromorfo da Formação Los Chañares (Carniano, Argentina).

## OS IRMÃOS PERDIDOS DOS PTEROSSAUROS?

Nesbitt (2011) sugeriu tentativamente que Pterosauria e Lagerpetidae poderiam ser clados irmãos, hipótese que teria como base algumas características bastante peculiares no tornozelo dos lagerpetídeos, que se assemelham mais à condição observada nos pterossauros do que nos dinossauros. Contudo, a própria análise filogenética conduzida por Nesbitt nesse mesmo estudo recuperou Lagerpetidae como membro de Dinosauromorpha.

Mais recentemente, Kammerer *et al.* (2020) discutiram essa hipótese brevemente no artigo de descrição do lagerpetídeo *Kongonaphon*. Os autores observaram que, quando o táxon *Scleromochlus* não era incluído na análise filogenética, Lagerpetidae era recuperado em sua posição tradicional, ou seja, alocado em Dinosauromorpha. Por outro lado, se *Scleromochlus* era incluído, formava-se o clado Pterosauromorpha com o seguinte conteúdo: Lagerpetidae como grupo-irmão de Pterosauria e *Scleromochlus* como grupo irmão do clado formado por esses dois últimos. Contudo, Kammerer *et al.* (2020) ressaltaram que, embora digna de atenção, a evidência em prol de tal hipótese era fraca e problemática devido ao caráter fragmentário dos fósseis de lagerpetídeos. Além disso, é importante ressaltar que os autores levaram em conta a interpretação tradicional a respeito de *Scleromochlus*, que o considera um animal pertencente ao grupo Pan-Aves, ainda que suas afinidades menos inclusivas não sejam definidas. No entanto, uma revisão do táxon por Bennett (2020) reinterpretou diversas características, incluindo a identificação de osteodermas e de um tornozelo com morfologia crurotarsal, que são mais frequentemente observados em arcossauriformes não pertencentes a Pan-Aves.

Ezcurra *et al.* (2020) reportaram novas informações importantes sobre a anatomia dos lagerpetídeos. Essa nova informação foi codificada e implementada em uma ampla matriz filogenética para analisar as relações de parentesco entre arcossauromorfos do Permiano e Triássico. Tal matriz engloba 157 unidades taxonômicas terminais, conta com 822 caracteres morfológicos e inclui todas as espécies (válidas) de lagerpetídeos, além de 13 espécies de pterossauros – 9 triássicas e 4 jurássicas. Para contemplar as hipóteses alternativas de relações filogenéticas entre pterossauros e outros arcossauromorfos, a matriz de dados também inclui ampla variedade de arcossauromorfos, inclusive os tanistrofeídeos,

mas não os drepanossauros. A partir dessa matriz, duas análises independentes foram realizadas com o emprego de métodos diferentes. Em ambos os casos Lagerpetidae e Pterosauria foram recuperados como grupos-irmãos. A relação foi sustentada por pelo menos 33 sinapomorfias, mas dado o limitado espaço ressaltamos apenas algumas características que unem pterossauros e lagerpetídeos. Para uma lista completa, veja o material suplementar de Ezcurra et al. (2020), que é a fonte para a discussão das características a seguir.

*Lagerpeton* e *Ixalerpeton* têm dentários cuja extremidade anterior é edêntula e pontiaguda, uma condição também observada em pterossauros do Triássico, como *Seazzadactylus* (Fig. 2C), *Carniadactylus* e *Raeticodactylus*; essa condição também é observada em alguns silesaurídeos. Alguns dentes de lagerpetídeos têm coroas dentárias com três cúspides, sendo a cúspide central a mais desenvolvida. Dentes com múltiplas cúspides são raros em arcossauriformes, mas, além dos lagerpetídeos, ocorrem também em vários dos mais antigos pterossauros, como o *Austriadraco*. Um outro exemplo de arcossauromorfo cujos dentes são multicuspidados (especificamente, dentes tricúspides no dentário e na maxila) é o gênero tanistrofeídeo *Langobardisaurus pandolfi* (Saller et al., 2013), que no novo estudo foram recuperados como parentes consideravelmente distantes dos lagerpetídeos e pterossauros. Os dentes com múltiplas cúspides nesse gênero, portanto, devem-se ao fenômeno da convergência evolutiva. Alguns outros tanistrofeídeos, tais como espécimes imaturos de *Tanystropheus longobardicus*, também podem apresentar dentes multicuspidados.

Por meio de tomografia computadorizada, Ezcurra et al. (2020) construíram modelos dos encéfalos de *D. gregorii* e *Ixalerpeton*, revelando que os flóculos cerebelares desses lagerpetídeos eram relativamente bem desenvolvidos, projetando-se pótero-lateralmente, ao mesmo tempo em que afunilam nesse mesmo sentido. Essa condição é semelhante aos lobos floculares ainda mais desenvolvidos dos pterossauros (Witmer et al., 2003). Há uma conexão entre os flóculos e a coordenação da movimentação dos olhos, cabeça e pescoço. Para os pterossauros, foi proposto que o aumento dos flóculos está correlacionado com o voo, pois seria importante no processamento de informação relacionada a essa capacidade (Witmer et al., 2003). Se esse for o caso, os flóculos aumentados dos lagerpetídeos indicam que, pelo menos inicialmente, o aumento dessas estruturas não se deu devido ao voo (Ezcurra et al., 2020). Enquanto os flóculos eram bem desenvolvidos nos pterossauros, os bulbos olfativos eram pouco desenvolvidos, refletindo em uma olfação mais limitada (Cordoniu et al., 2016). Os lagerpetídeos, por outro lado, mantiveram a condição ancestral dos arcossauromorfos, ou seja, sem redução dos bulbos olfativos (Ezcurra, 2016). Portanto, pode-se dizer que os lagerpetídeos tem uma neuroanatomia, de certa forma, intermediária entre pterossauros e outros arcossauriformes do Triássico (Ezcurra et al., 2020).

A orelha interna, o fêmur e a pelve dos lagerpetídeos e pterossauros também guardam consideráveis similaridades. A conformação da orelha interna, isto é, a disposição e morfologia dos canais semicirculares, que detectam o movimento da cabeça, é bastante similar em lagerpetídeos e pterossauros (Ezcurra et al., 2020). Particularmente, o canal semicircular anterior dos lagerpetídeos e pterossauros forma um longo arco, fortemente curvado. Em primatas e aves, sabe-se que um canal semicircular anterior com forte curvatura implica em equilíbrio mais apurado (Spoor & Zonneveld, 1998). Em se tratando de fósseis, essa conformação pode indicar uma relação com o ambiente arbóreo, bem como formas ágeis de locomoção terrestre e movimentos rápidos, além de voo ou planeio (Ezcurra et al., 2020). Na pelve dos lagerpetídeos *Lagerpeton* e *Ixalerpeton*, púbis e ísquio fazem um extensivo contato, o qual se estende até o nível da margem anteroventral do púbis, formando a placa pubo-isquiática; o mesmo se observa nos pterossauros mais antigos, como *Austriadraco*, *Peteinosaurus*, que são do Triássico, mas também no gênero jurássico *Dimorphodon* (Ezcurra et al., 2020). Quanto ao fêmur, tanto em pterossauros “basais” (como *Raeticodactylus*, *Peteinosaurus* e *Dimorphodon*) quanto em lagerpetídeos, a cabeça do fêmur tem formato de gancho (Ezcurra et al., 2020).

Além de revisar as hipóteses propostas para a origem dos pterossauros, o trabalho de Baron (2021) pode ser encarado como um teste independente para o arcabouço filogenético recuperado por Ezcurra et al. (2020). Partindo de uma matriz de dados independente, que também inclui uma amostragem considerável de possíveis candidatos a “pterossauros mais basais”, Baron (2021) recupera uma relação mais próxima entre Lagerpetidae e Pterosauria do que entre Lagerpetidae e Dinosauriformes (hipótese tradicional). Ressalta-se que, embora o posicionamento de *Scleromochlus* permaneça dubio nas análises de Baron (2021), a recuperação de Lagerpetidae dentro de Pterosauriformes independe da presença deste táxon como unidade taxonômica terminal. Além de suportar o novo modelo de Ezcurra et al. (2020) para a origem dos pterossauros, Baron (2021) chama atenção para o fato de que a presença de dentição insetívora em lagerpetídeos (e.g. *Kongonaphon*) e pterossauros triássicos aponta para a insetivoria como hábito alimentar primitivo em Pterosauriformes, sendo esta dieta uma possível força motriz para a evolução do voo em Pterosauria.

Müller (2022) investigou as características presentes em regiões distintas do esqueleto de lagerpetídeos e comparou com o espectro morfológico presente em outros pan-avianos. Desta forma, seria possível avaliar quais porções do esqueleto dos lagerpetídeos são mais similares ao esqueleto de pterossauros e o papel das homoplasias no sinal filogenético das características presentes. A análise de morfoespaço de Müller (2022) demonstrou que as feições craniomandibulares de lagerpetídeos e pterossauros são muito semelhantes, fato este que é peça chave na argumentação de Kammerer *et al.* (2020) e Ezcurra *et al.* (2020). No entanto, lagerpetídeos apresentam uma cintura escapular e membro anterior mais parecido com o que é visto em dinossauros. E por fim, o esqueleto axial, a cintura pélvica e o membro posterior se demonstraram únicos em relação aos pan-avianos, apresentando um alto grau de especialização. Müller (2022) comenta que a coocorrência de dois grupos de pterossauros distintos e altamente especializados com uma ampla gama de dinossauros sugere uma pressão seletiva para ocupação de nichos no Triássico. Vale ressaltar que a maior parte dos lagerpetídeos ainda são conhecidos por esqueletos demasiadamente incompletos, então é importante que novos achados ocorram, assim é possível refinar as análises e tecer hipóteses mais robustas acerca destes animais.

Como uma das mais recentes contribuições para a compreensão da evolução inicial dos Pterosauroomorpha, Kellner *et al.* (2022) reavaliam o enigmático táxon *Faxinalipterus minimus*, proveniente do topo da Sequência Candelária (Noriano). Uma delicada preparação mecânica do holótipo, descrito por Bonaparte *et al.* (2010) como pterossauro basal, permitiu a reinterpretação de diversos elementos ósseos do animal. Como resultado, *Faxinalipterus* é recuperado por Kellner *et al.* (2022) como possível membro de Lagerpetidae ao invés de Pterosauria (veja também Soares *et al.*, 2013). Adicionalmente, os autores descrevem um novo táxon a partir de um maxilar associado por Bonaparte *et al.* (2010) ao holótipo de *Faxinalipterus*, além de materiais cranianos e pós-cranianos mais bem preservados e que provém da mesma localidade. O novo animal, *Maehary bonapartei*, é recuperado, nas análises realizadas por Kellner *et al.* (2022), como o membro mais basal de Pterosauroomorpha, figurando como táxon irmão de (Lagerpetidae + Pterosauria), corroborando com a hipótese de relação filogenética próxima entre pterossauros e lagerpetídeos. Desse modo, com a reinterpretação de *Faxinalipterus*, os mais antigos registros inequívocos de pterossauros para o hemisfério Sul passam a ser os recentemente descritos *Yelaphomte praderioi* e *Pachagnathus benitoi*, ambos da Formação Quebrada Del Barro (Noriano-Rético) da Argentina (Martínez *et al.*, 2022).

Por fim, o já citado *Scleromochlus taylori* foi reavaliado mais uma vez, em um trabalho por Foffa *et al.* (2022). Neste artigo, foram reportadas reconstruções tridimensionais de diversas porções do esqueleto de *Scleromochlus*, obtidas através de tomografia computadorizada e interpretações anatômicas dos autores. O trabalho reforça a hipótese de que *Scleromochlus* é um ornitodiro proximamente relacionado aos pterossauros e possivelmente pertencente à Lagerpetidae. É notado que *Scleromochlus* não apresenta adaptações relacionadas ao hábito arborícola, as quais são vistas em outros lagerpetídeos (Ezcurra *et al.*, 2020), e ao invés disso apresentaria um hábito cursorial terrícola (Foffa *et al.* 2022).

## CONSIDERAÇÕES FINAIS – UM SALTO NA ÁRVORE DA VIDA

Apesar de reveladora, a hipótese de estreita relação filogenética entre pterossauros e lagerpetídeos ainda deixa envolta em mistério a aquisição de diversas características associadas com o voo. Entretanto, as garras manuais fortemente curvadas dos lagerpetídeos sugerem que os membros anteriores, além do evidente papel na locomoção, poderiam também ser utilizados na captura de presas e para escalar (Ezcurra *et al.*, 2020). Nesse cenário, os lagerpetídeos, que eram pequenos predadores gráteis, ágeis, com um senso de equilíbrio melhorado e possivelmente com hábitos arborícolas (embora seja difícil dizer quanto tempo eles dispõem vivendo em árvores), podem lançar luz sobre a evolução inicial dos ancestrais dos pterossauros, antes da aquisição do voo propriamente dito (Baron, 2021).

O enigma da origem dos pterossauros ainda não foi desvendado, no sentido de que ainda não temos aqueles fósseis que estão mais próximos dos animais voadores, mas ainda assim não tão distantes dos completamente terrestres. Entretanto, os novos estudos aqui apresentados, se consolidados, são um importante passo na direção da dissolução do mistério. Podemos dizer que embora um pequeno passo para um pterossauro, as novas descobertas podem representar um salto na nossa compreensão dos lagerpetídeos e pterossauros. Para os lagerpetídeos, representam também um salto nos galhos da árvore da vida.

## REFERÊNCIAS

- Andres, B. & Padian, K. 2020. Pterosauria R. Owen 1842 [B. Andres and K. Padian], converted clade name. In: de Queiroz, P. D. Cantino; J. A. Gauthier (eds.) *Phylonoms: a companion to the PhyloCode*. CRC Press, p. 1201-1204.
- Arcucci, A. 1986. New materials and reinterpretation of *Lagerpeton chanarensis* Romer (Thecodontia, Lagerpetonidae nov.) from the Middle Triassic of La Rioja, Argentina. *Ameghiniana*, **23**:233-242.
- Baron, M.G. 2021. The origin of Pterosaurs. *Earth-Science Reviews*, **221**:103777. doi.org/10.1016/j.earscirev.2021.103777
- Bennett, S.C. 1996. The phylogenetic position of the Pterosauria within the Archosauromorpha. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **118**:261-308. doi.org/10.1111/j.1096-3642.1996.tb01267.x
- Bennett, S.C. 2013. The phylogenetic position of the Pterosauria within the Archosauromorpha re-examined. *Historical Biology*, **25**:545-563. doi.org/10.1080/08912963.2012.725727
- Bennett, S. C. 2015. An external mandibular fenestra and other archosauriform characters in basal pterosaurs re-examined. *Historical Biology*, **27**: 796-814. doi.org/10.1080/08912963.2015.1036257
- Bennet, S. C. 2020. Reassessment of the Triassic archosauriform *Scleromochlus taylori*: neither runner nor biped, but hopper. *PeerJ*, **8**: e8418. doi.org/10.7717/peerj.8418
- Benton, M. J. 1985. Classification and phylogeny of the diapsid reptiles. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **84**:97-164. doi.org/10.1111/j.1096-3642.1985.tb01796.x
- Benton, M.J. 1990. Origin and interrelationships of dinosaurs. In: D.B. Weishampel, P. Dodson, H. Osmolska (eds.) *The Dinosauria*, University of California Press, p. 11-30.
- Benton, M.J. 1999. *Scleromochlus taylori* and the origin of dinosaurs and pterosaurs. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **354**:1423-1446. doi.org/10.1098/rstb.1999.0489
- Benton, M.J. 2004. Origin and relationships of Dinosauria. *The dinosauria*, **2**:7-19. doi: 10.1525/california/9780520242098.001.0001
- Beyl, A.; Nesbitt, S. & Stocker, M. R. 2020. An Otischalkian dinosauriform assemblage from the Los Esteros Member (Santa Rosa Formation) of New Mexico and its implications for biochronology and lagerpetid body size. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **40**: e1765788. doi.org/10.1080/02724634.2020.1765788
- Bonaparte, J. F.; Schultz, C. L. & Soares, M. B. 2010. Pterosauria from the Late Triassic of southern Brazil. In: S. Bandyopadhyay (ed.) *New aspects of Mesozoic biodiversity*. Springer, p. 63-71.
- Britt, B. B.; Dalla Vecchia, F. M.; Chure, D. J.; Engemann, G. F.; Whiting, M. F. & Scheetz, R. D. 2018. *Caelestiventus hanseni* gen. et sp. nov. extends the desert-dwelling pterosaur record back 65 million years. *Nature Ecology & Evolution*, **2**:1386-1392. doi.org/10.1038/s41559-018-0627-y
- Cabreira, S. F.; Kellner, A.W.A.; Dias-da-Silva, S.; da Silva, L. R.; Bronzati, M.; Marsola, J. C. A.; Müller, R. T.; Bittencourt, J. S.; Batista, B. J.; Raugust, T.; Carrilho, R.; Brodt, A & Langer, M. C. 2016. A unique Late Triassic dinosauriform assemblage reveals dinosaur ancestral anatomy and diet. *Current Biology*, **26**:3090-3095. doi.org/10.1016/j.cub.2016.09.040
- Codorniu, L.; Carbajal, A. P.; Pol, D.; Unwin, D. & Rauhut, O. W. M. 2016. A Jurassic pterosaur from Patagonia and the origin of the pterodactylid neurocranium. *PeerJ*, **4**:e2311. doi.org/10.7717/peerj.2311
- Dalla Vecchia, F. M. 2013. Triassic pterosaurs. *Geological Society, London, Special Publications*, **379**:119-155. doi.org/10.1144/SP379.14
- Daudin, François-Marie. 1802. *Histoire naturelle des rainettes, des grenouilles et des crapauds*. Avec planches. Paris, De l'imprimerie de Bertrandet, 111p.
- De Queiroz, K.; Cantino, P.; D.; Gauthier, J. A. (Ed.). 2020. *Phylonoms: a Companion to the PhyloCode*. CRC Press, 2020
- Ezcurra, M. D. 2016. The phylogenetic relationships of basal archosauromorphs, with an emphasis on the systematics of proterosuchian archosauriforms. *PeerJ*, **4**: e1778. doi.org/10.7717/peerj.1778
- Ezcurra, M. D.; Fiorelli, L. E. Martinelli, A. G.; Rocher, S.; von Baczko, M. B.; Ezpeleta, M.; Taborda, J. R. A.; Hechenleitner, E. M.; Trotteyn, M. J. & Desojo, J. B. 2017. Deep faunistic turnovers preceded the rise of dinosaurs in southwestern Pangaea. *Nature Ecology & Evolution*, **1**:1477-1483. doi.org/10.1038/s41559-017-0305-5
- Ezcurra, M. D.; Nesbitt, S. J.; Bronzati, M.; Dalla Vecchia, F. M.; Agnolin, F. L.; Benson, R. B. J.; Egli, F. B.; Cabreira, S. F.; Evers, S. W.; Gentil, A. R.; Irmis, R. B.; Martinelli, A. G.; Novas, F. E.; da Silva, L. R.; Smith, N. D.; Stocker, M. R.; Turner, A. H. & Langer, M. C. 2020. Enigmatic dinosaur precursors bridge the gap to the origin of Pterosauria. *Nature*, **588**:445-449. doi.org/10.1038/s41586-020-3011-4
- Foffa, D.; Dunne, E. M.; Nesbitt, S. J.; Butler, R. J.; Fraser, N. C.; Brusatte, S. L.; Farnsworth, A.; Lunt, D. J.; Valdes, P. J.; Walsh, S. & Barrett, P. M. 2022. *Scleromochlus* and the early evolution of Pterosauriforms. *Nature*, **610**:313-318. doi.org/10.1038/s41586-022-05284-x
- Garcia, M. S.; Müller, R. T.; Da Rosa, A. A. S. & Dias-da-Silva, S. 2019. The oldest known co-occurrence of dinosaurs and their closest relatives: a new lagerpetid from a Carnian (Upper Triassic) bed of Brazil with implications for dinosauriform biostratigraphy, early diversification and biogeography. *Journal of South American Earth Sciences*, **91**:02-319. doi.org/10.1016/j.jsames.2019.02.005
- Gauthier, J. 1986. Saurischian monophyly and the origin of birds. *Memoirs of the California Academy of Sciences*, **8**:1-55.
- Gauthier, J. & de Queiroz, K. 2001. Feathered dinosaurs, crown dinosaurs, and the name "Aves". In: J. Gauthier & L.F. Gall (eds.) *New Perspectives on the Origin and Early Evolution of Birds: proceedings of the international symposium in honor of John H. Ostrom*. Peabody Museum of Natural History, Yale University, p.1-35.
- Griffin, C. T.; Bano, L. S.; Turner, A. H.; Smith, N. D.; Irmis, R. B. & Nesbitt, S. J. 2019. Integrating gross morphology and bone histology to assess skeletal maturity in early dinosauriforms: new insights from *Dromomeron* (Archosauria: Dinosauriforms). *PeerJ*, **7**:e6331. doi.org/10.7717/peerj.6331
- Hone, D. W. E. & Benton, M. J. 2007. An evaluation of the phylogenetic relationships of the pterosaurs among archosauromorph reptiles. *Journal of Systematic Palaeontology*, **5**:465-469. doi.org/10.1017/S147201907002064
- Hone, D. W. E. & Benton, M. J. 2008. Contrasting supertree and total-evidence methods: the origin of the pterosaurs. *Zitteliana*, **B28**:35-60.
- Hone, D. W. E.; Witton, M. P. & Martill, D. M. 2017. New perspectives on pterosaur palaeobiology. *Geological Society, London, Special Publications*, **455**:1-6. doi.org/10.1144/SP455.18
- Irmis, R. B.; Nesbitt, S. J.; Padian, K.; Smith, N. D.; Turner, A. H.; Woody, D. & Downs, A. 2007. A Late Triassic dinosauriform

- assemblage from New Mexico and the rise of dinosaurs. *Science*, **317**:358-361. doi.org/10.1126/science.1143325
- Kammerer, C. F.; Nesbitt, S. J.; Flynn, J. J.; Ranivoharimanana, L. & Wyss, A. R. 2020. A tiny ornithomimid archosaur from the Triassic of Madagascar and the role of miniaturization in dinosaur and pterosaur ancestry. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **117**:17932-17936. doi.org/10.1073/pnas.1916631117
- Kellner, A. W. A.; Holgado, B.; Grillo, O.; Pretto, F. A.; Kerber, L.; Pinheiro, F. L.; Soares, M. B.; Schultz, C. L.; Lopes, R. T.; Araújo, O.; Müller, R. T. 2022. Reassessment of *Faxinalipterus minimus*, a purported Triassic pterosaur from southern Brazil with the description of a new taxon. *PeerJ*, **10**:e13276. doi.org/10.7717/peerj.13276
- Langer, M. C.; Ramezani, J. & Da Rosa, A. A. S. 2018. U-Pb age constraints on dinosaur rise from south Brazil. *Gondwana Research*, **57**:133-140. doi.org/10.1016/j.gr.2018.01.005
- Laurenti, J.N. 1768. *Specimen medicum, exhibens synopin reptilium emendatam cum experimentis circa venena et antidota reptilium Austriacorum*. Vienna, Joan. Thomae, 247p.
- Lee, M. S. Y.; Cau, A.; Naish, D. & Dyke, G. J. 2014. Sustained miniaturization and anatomical innovation in the dinosaurian ancestors of birds. *Science*, **345**:562-566. doi.org/10.1126/science.1252243
- Lessner, E. J.; Parker, W. G.; Marsh, A. D.; Nesbitt, S. J.; Irmis, R. B. & Mueller, B. D. 2018. New insights into Late Triassic dinosauriform-bearing assemblages from Texas using apomorphy-based identifications. *PaleoBios*, **35**:1-41. doi.org/10.5070/P9351039960
- Linnaeus, C. 1758. *Systema Naturae Per Regna Tria Naturae, Secundum Classes, Ordines, Genera, Species, cum Characteribus, Differentiis, Synonymis, Locis*. 10<sup>a</sup> ed. Estocolmo, Laurentii Salvii, 824p.
- Marsà, J. A. G.; Agnolin, F. L. & Novas, F. E. 2020. Comparative bone microstructure of three archosauriforms from the Carnian, Late Triassic Chañares Formation of Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica*, **65**:387-398. doi.org/10.4202/app.00644.2019
- Marsh, A. D. 2018. A new record of *Dromomeron romeri* Irmis et al., 2007 (Lagerpetidae) from the Chinle Formation of Arizona, USA. *PaleoBios*, **35**:1-8. doi.org/10.5070/P9351042075
- Martínez, R. N.; Andres, B.; Apaldetti, C. & Cerda, I. A. 2022. The dawn of the flying reptiles: first Triassic record in the southern hemisphere. *Papers in Palaeontology*, **8**: e1424. doi.org/10.1002/spp2.1424
- Martínez, R. N.; Apaldetti, C.; Alcober, O. A.; Colombi, C. E.; Sereno, P. C.; Fernandez, E.; Malnis, P. S.; Correa, G. A. & Abelin, D. 2013. Vertebrate succession in the Ischigualasto Formation. *Journal of Vertebrate paleontology*, **32**:10-30. doi.org/10.1080/02724634.2013.818546
- Martínez, R. N.; Apaldetti, C.; Correa, G. A. & Abelin, D. 2016. A Norian lagerpetid dinosauriform from the Quebrada del Barro Formation, northwestern Argentina. *Ameghiniana*, **53**:1-13. doi.org/10.5710/AMGH.21.06.2015.2894
- Martínez, R. N.; Sereno, P. C.; Alcober, O. A.; Colombi, C. E.; Renne, P. R.; Montañez, I. P. & Currie, B. S. 2011. A basal dinosaur from the dawn of the dinosaur era in southwestern Pangaea. *Science*, **331**:206-210. doi.org/10.1126/science.1198467
- Martz, J. W. & Small, B. J. 2019. Non-dinosaurian dinosauriforms from the Chinle Formation (Upper Triassic) of the Eagle Basin, northern Colorado: *Dromomeron romeri* (Lagerpetidae) and a new taxon, *Kwanasaurus williamparkeri* (Silesauridae). *PeerJ*, **7**:e7551. doi.org/10.7717/peerj.7551
- Mccabe, M. B. & Nesbitt, S. J. 2021. The first pectoral and forelimb material assigned to the lagerpetid *Lagerpeton chanarensis* (Archosauria: Dinosauriforma) from the upper portion of the Chañares Formation, Late Triassic. *Palaeodiversity*, **14**:121-131. doi.org/10.18476/pale.v14.a5
- Müller, R. T. 2017. Are the dinosauriform femora from the Upper Triassic of Hayden Quarry (New Mexico) three stages in a growth series of a single taxon?. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **89**:835-839. doi.org/10.1590/0001-3765201720160583
- Müller, R. T. 2022. The closest evolutionary relatives of pterosaurs: what the morphospace occupation of different skeletal regions tell us about lagerpetids. *The Anatomical Record*, **305**:1-7. doi.org/10.1002/ar.24904
- Müller, R. T. & Garcia, M. S. 2020. A paraphyletic 'Silesauridae' as an alternative hypothesis for the initial radiation of ornithischian dinosaurs. *Biology letters*, **16**:20200417. doi.org/10.1098/rsbl.2020.0417
- Müller, R. T.; Langer, M. C. & Dias-da-Silva, S. 2018. Ingroup relationships of Lagerpetidae (Avemetatarsalia: Dinosauriforma): a further phylogenetic investigation on the understanding of dinosaur relatives. *Zootaxa*, **4392**:149-158. doi.org/10.11646/zootaxa.4392.1.7
- Naish, D. 2012. Why the World Has to Ignore ReptileEvolution.com. Disponível em blogs.scientificamerican.com/tetrapod-zoology/world-must-ignore-reptileevolution-com/; acessado em 17/03/2022.
- Naish, D. 2020. Why the World Has to Ignore David Peters and ReptileEvolution.com. Disponível em tetzoo.com/blog/2020/7/23/the-david-peters-problem; acessado em 17/03/2022.
- Nesbitt, S. J. 2009. The early evolution of archosaurs: relationships and the origin of major clades. Graduate School of Arts and Sciences, Columbia University, Tese de Doutorado. 676p.
- Nesbitt, S. J. 2011. The early evolution of archosaurs: relationships and the origins of major clades. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **352**: 1-292.
- Nesbitt, S. J.; Butler, R. J.; Ezcurra, M. D.; Barrett, P. M.; Stocker, M. R.; Angielczyk, K. D.; Smith, R. M. H.; Sidor, C. A.; Niedźwiedzki, G.; Sennikov, A. G. & Charig, A. J. 2017. The earliest bird-line archosaurs and the assembly of the dinosaur body plan. *Nature*, **544**:484-487. doi.org/10.1038/nature22037
- Nesbitt, S. J. & Hone, D. W. 2010. An external mandibular fenestra and other archosauriform character states in basal pterosaurs. *Palaeodiversity*, **3**:225-233.
- Nesbitt, S. J.; Irmis, R. B.; Parjer, W. G.; Smith, N. D.; Turner, A. H. & Rowe, T. 2009. Hindlimb osteology and distribution of basal dinosauriforms from the Late Triassic of North America. *Journal of Vertebrate paleontology*, **29**:498-516. doi.org/10.1671/039.029.0218
- Padian, K. 1984. The origin of pterosaurs. In: SYMPOSIUM ON MESOZOIC TERRESTRIAL ECOSYSTEMS. 3. 1984. *Short papers*, Tübingen, p. 163-168.
- Peters, D. 2000. A reexamination of four prolacertiforms with implications for pterosaur phylogenesis. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, **106**:293-336. doi.org/10.13130/2039-4942/6148

- Peters, D. 2007. The origin and radiation of the Pterosauria. In: FLUGSAURIER: THE WELLNHOFER PTEROSAUR MEETING, 2007. *Abstract Volume edited by D. Hone*, Munich, Bavarian State Collection for Palaeontology, p. 27-28.
- Philipp, R. P.; Schultz, C. L.; Kloss, H. P.; Horn, B. L. D.; Soares, M. B. & Basei, M. A. S. 2018. Middle Triassic SW Gondwana paleogeography and sedimentary dispersal revealed by integration of stratigraphy and U-Pb zircon analysis: the Santa Cruz Sequence, Paraná Basin, Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, **88**:216-237. doi.org/10.1016/j.jsames.2018.08.018
- Renesto, S. & Dalla Vecchia, F. M. 2005. The skull and lower jaw of the holotype of *Megalancosaurus preonensis* (Diapsida, Drepanosauridae) from the Upper Triassic of northern Italy. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, **111**:247-257. doi.org/10.13130/2039-4942/6310
- Romer, A. S. 1971. The Chãnares (Argentina) Triassic Reptile Fauna: Two New But Incompletely Known Long-limbed Pseudosuchians. XI. *Breviora*, **378**:1-10.
- Saller, F.; Renesto, S. & Dalla Vecchia, F. M. 2013. First record of Langobardisaurus (Diapsida, Protorosauria) from the Norian (Late Triassic) of Austria, and a revision of the genus. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, **268**:83-95. doi.org/10.1127/0077-7749/2013/0319
- Sarigül, V. 2016. New basal dinosauriform records from the Dockum Group of Texas, USA. *Palaeontologia Electronica*, **19**:1-16. doi.org/10.26879/564
- Sereno, P. C. 1991. Basal archosaurs: phylogenetic relationships and functional implications. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **11**:1-53. doi.org/10.1080/02724634.1991.10011426
- Sereno, P. C. & Arcucci, A. B. 1994. Dinosaurian precursors from the Middle Triassic of Argentina: *Lagerpeton chanarensis*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **13**:385-399. doi.org/10.1080/02724634.1994.10011522
- Soares, M. B.; Dalla Vecchia F. M.; Schultz, C. L. & Kellner, A. W. A. 2013. On the supposed pterosaurian nature of *Faxinalipterus minima* Bonaparte et al. (2010) from the Upper Triassic of Rio Grande do Sul, Brazil. In: INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON PTEROSAURS, RIO PTERO, 2013. *Short communications*, Rio de Janeiro, UFRJ, p. 95-98.
- Spoor, F. & Zonneveld, F. 1998. Comparative review of the human bony labyrinth. *American Journal of Physical Anthropology*, **107**:211-251. doi.org/10.1002/(SICI)1096-8644(1998)107:27+<211:AID-AJPA8>3.0.CO;2-V
- Unwin, D. 2006. Pterosaurs: from deep time. 1<sup>a</sup> ed. Nova Iorque, Pi Press, 352p.
- Von Huene, F. R. F. 1914. Beiträge zur geschichte der Archosaurier. *Geologische und Paläontologische Abhandlungen*, N. F. **13**:1-53.
- Von Sömmerring, S. T. 1812. "Über einen Ornithocephalus oder über das unbekanntes Thier der Vorwelt, dessen Fossiles Gerippe Collini im 5. Bande der Actorum Academiae Theodoro-Palatinae nebst einer Abbildung in natürlicher Grösse im Jahre 1784 beschrieben, und welches Gerippe sich gegenwärtig in der Naturalien-Sammlung der königlichen Akademie der Wissenschaften zu München befindet: vorgelesen in der mathematisch-physikalischen Classe am 27. Dec. 1810 und Nachtrag vorgelesen am 8. April 1811". *Denkschriften der Königlichen Bayerischen Akademie der Wissenschaften*, **3**:89-158.
- Wagner, J. A. 1859. "Über einige im lithographischen Schiefer neu aufgefundenen Schildkröten und Saurier". *Gelehrte Anzeigen der Bayerischen Akademie der Wissenschaften*, **49**: 553.
- Wellnhofer, P. 2008. A short history of pterosaur research. *Zitteliana*, **B28**:7-19.
- Witmer, L. M.; Chatterjee, S.; Franzosa, J. & Rowe, T. 2003. Neuroanatomy of flying reptiles and implications for flight, posture and behaviour. *Nature*, **425**:950-953. doi.org/10.1038/nature02048
- Witton, M. P. 2013. Pterosaurs: Natural History, Evolution, Anatomy. 1<sup>a</sup> ed. New Jersey, Princeton University Press, 304 p.
- Woodward, A. S. 1907. On a new dinosaurian reptile (*Scleromochlus taylori*, gen. et sp. nov.) from the Trias of Lossiemouth, Elgin. *Quarterly Journal of the Geological Society*, **63**:140-145. doi.org/10.1144/GSL.JGS.1907.063.01-04.12
- Yang, Z.; Jiang, B.; McNamara, M. E.; Kearns, S. L.; Pittman, M.; Kaye, T. G.; Orr, P. J.; Xu, X & Benton, M. J. 2019. Pterosaur integumentary structures with complex feather-like branching. *Nature ecology & evolution*, **3**:24-30. doi.org/10.1038/s41559-018-0728-7



## ESTADO DA ARTE DAS PESQUISAS SOBRE OS BRAQUIÓPODES DO DEVONIANO BRASILEIRO

ROBERTO VIDEIRA-SANTOS<sup>1,2\*</sup>   
SANDRO MARCELO SCHEFFLER<sup>1</sup>   
MARIANA BATISTA DA SILVA<sup>1,3</sup>   
JEANNINNY CARLA COMNISKEY<sup>4</sup> 

<sup>1</sup>Universidade Federal do Rio de Janeiro, Museu Nacional, Departamento de Geologia e Paleontologia, Laboratório de Paleoinvertebrados-LAPIN, Quinta da Boa Vista, s/n, São Cristóvão, 20940-040, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

<sup>2</sup>Universidade Federal do Rio de Janeiro, Instituto de Geociências, Programa de Pós-Graduação em Geologia, Av. Athos da Silveira Ramos, 274, Cidade Universitária, 21941-916, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

<sup>3</sup>Universidade Federal do Rio de Janeiro, Museu Nacional, Programa de Pós-Graduação em Geociências: Patrimônio Geopaleontológico, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

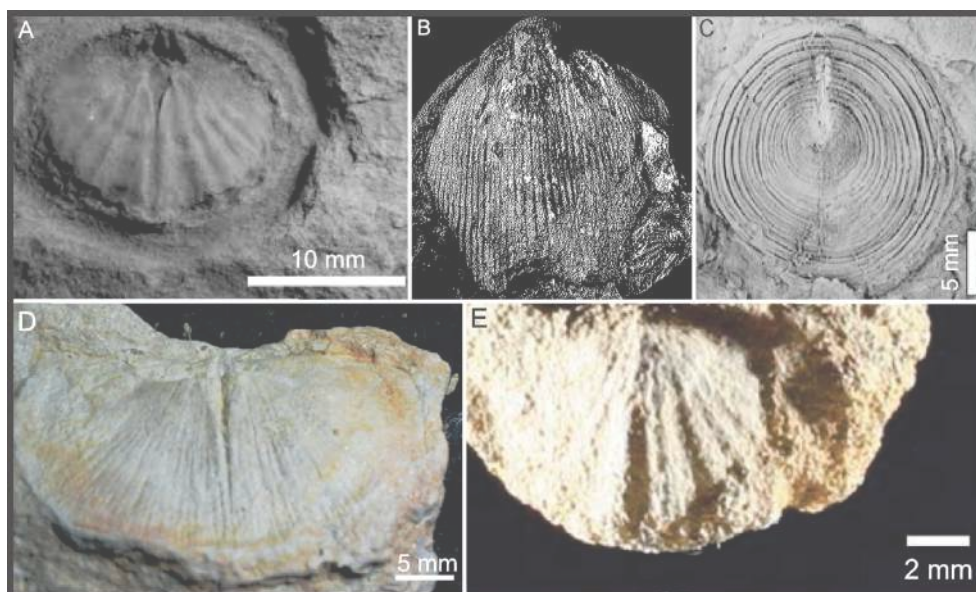
<sup>4</sup>Universidade Estadual de Ponta Grossa/CNPq-Paleontologia Estratigráfica, Grupo Palaios, Ponta Grossa, PR, Brasil.  
[robvidsan@ufrj.br](mailto:robvidsan@ufrj.br), [schefflersm@mn.ufrj.br](mailto:schefflersm@mn.ufrj.br), [maridsbatista@gmail.com](mailto:maridsbatista@gmail.com), [comniskey@gmail.com](mailto:comniskey@gmail.com)

\*Autor correspondente: [robvidsan@ufrj.br](mailto:robvidsan@ufrj.br)

doi: 10.4072/paleodest.2022.37.77.05

Recebido em: 21 de setembro de 2022

Aceito em: 02 de fevereiro de 2023



Videira-Santos et al., 2022. *Paleontologia em Destaque*, v. 37, n. 77, p. 102, Figura 7.



# ESTADO DA ARTE DAS PESQUISAS SOBRE OS BRAQUIÓPODES DO DEVONIANO BRASILEIRO

ROBERTO VIDEIRA-SANTOS<sup>1,2\*</sup>   
SANDRO MARCELO SCHEFFLER<sup>1</sup>   
MARIANA BATISTA DA SILVA<sup>1,3</sup>   
JEANNINNY CARLA COMNISKEY<sup>4</sup> 

<sup>1</sup>Universidade Federal do Rio de Janeiro, Museu Nacional, Departamento de Geologia e Paleontologia, Laboratório de Paleoinvertebrados-LAPIN, Quinta da Boa Vista, s/n, São Cristóvão, 20940-040, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

<sup>2</sup>Universidade Federal do Rio de Janeiro, Instituto de Geociências, Programa de Pós-Graduação em Geologia, Av. Athos da Silveira Ramos, 274, Cidade Universitária, 21941-916, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

<sup>3</sup>Universidade Federal do Rio de Janeiro, Museu Nacional, Programa de Pós-Graduação em Geociências: Patrimônio Geopaleontológico, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

<sup>4</sup>Universidade Estadual de Ponta Grossa/CNPq-Paleontologia Estratigráfica, Grupo Palaios, Ponta Grossa, PR, Brasil. [robvidsan@ufrrj.br](mailto:robvidsan@ufrrj.br), [schefflersm@mn.ufrrj.br](mailto:schefflersm@mn.ufrrj.br), [maridsbatista@gmail.com](mailto:maridsbatista@gmail.com), [comniskey@gmail.com](mailto:comniskey@gmail.com)

\*Autor correspondente: [robvidsan@ufrrj.br](mailto:robvidsan@ufrrj.br)

## RESUMO

Durante o Devoniano, boa parte do que é hoje o território brasileiro foi coberta por mares e os braquiópodes foram um dos filos mais abundantes nessas regiões. O objetivo deste artigo foi levantar o estado da arte das pesquisas sobre braquiópodes devonianos encontrados nas bacias do Paraná, Parecis, Amazonas, Parnaíba e Jatobá. Para tal foi realizado um amplo levantamento a partir da leitura de artigos, dissertações, teses e resumos em anais de eventos científicos, disponíveis tanto de maneira digital quanto impressa. Os primeiros braquiópodes devonianos registrados no Brasil foram na Bacia do Amazonas no século XIX, enquanto na Bacia do Paraná há o maior volume de trabalhos de cunho taxonômico; todavia em ambas as bacias ainda há necessidade de revisar dezenas de táxons. Na Bacia do Parnaíba há uma notável carência em trabalhos de descrição taxonômica de braquiópodes inarticulados. Por fim, estudos sobre braquiópodes nas bacias de Parecis e Jatobá são extremamente escassos, representando áreas com grande potencial para novas descobertas. As considerações paleobiogeográficas aqui realizadas são limitadas devido à necessidade de revisão de certos táxons. Todavia, espera-se que este artigo sirva de subsídio para futuras obras de cunho taxonômico e por consequência o refinamento das inferências paleobiogeográficas e paleoambientais nas bacias aqui analisadas.

**Palavras-chaves:** Evolução do conhecimento, Paleozoico, Paleoinvertebrados, Brasil

## ABSTRACT

**State of the art of research on brachiopods from the Brazilian Devonian.** During the Devonian, much of what is now the Brazilian territory was covered by seas and brachiopods were one of the most abundant phyla in these regions. The objective of this paper was to survey the state of the art of research on Devonian brachiopods found in the Paraná, Parecis, Amazonas, Parnaíba and Jatobá basins. To this end, a broad survey was carried out by reading articles, dissertations, theses, and abstracts in scientific events available both digitally and in print. The first Devonian brachiopods recorded in Brazil were in the Amazon Basin in the nineteenth century, while the Paraná Basin has the largest volume of taxonomic studies. However, in both basins there is still a need to review many taxa. In the Parnaíba Basin there is a notable lack of taxonomic descriptions of inarticulate brachiopods. Finally, studies on brachiopods in the Parecis and Jatobá Basins are extremely scarce, representing areas with great potential for new discoveries. The paleobiogeographic considerations made here are limited due to the need to review certain taxa, as mentioned above. Nevertheless, it is expected that this paper will serve as a basis for future taxonomic work and, consequently, the refinement of paleobiogeographic and paleoenvironmental inferences in the basins analyzed here.

**Keywords:** Evolution of knowledge, Paleozoic, Paleoinvertebrates, Brazil

## INTRODUÇÃO

Transgressões marinhas cobriram grande parte do território brasileiro durante o Paleozoico (Ordoviciano – Permiano) (Almeida & Carneiro, 2004), especialmente no Devoniano, e a ocorrência destes mares é bem evidenciada pelos macrofósseis e microfósseis presentes nas bacias do Paraná, Parecis, Parnaíba, Amazonas e Jatobá (e.g., Rathbun, 1874; Clarke, 1913a; Boucot *et al.*, 2001; Bosetti *et al.*, 2011; Pereira *et al.*, 2012; Santos *et al.*, 2021).

Dentre os principais macrofósseis devonianos estão os braquiópodes, um filo de animais marinhos solitários, sésseis e bentônicos. Este filo é caracterizado por possuir duas valvas de tamanhos desiguais, uma dorsal que geralmente é a menor, e uma ventral que geralmente é a maior, de composição organofosfática ou organocarbonática (Williams *et al.*, 2000). Surgiram durante o Cambriano e existem até hoje, contudo este filo atingiu o auge de sua abundância e diversidade durante o Paleozoico. Desde o fim desta Era, a abundância e diversidade do grupo diminuíram consideravelmente e atualmente é considerado um grupo em declínio (Fonseca, 2011). Para o Paleozoico, esse grupo foi um dos principais fósseis para as interpretações bioestratigráficas, biogeográficas, paleoambientais e paleoecológicas dos pacotes sedimentares marinhos (*e.g.*, Boucot, 1971; Racheboeuf, 1990; Ponciano & Machado, 2007; Jansen, 2016; Penn-Clarke & Harper, 2021).

As principais unidades litoestratigráficas devonianas com registro de braquiópodes são as formações: Ponta Grossa e São Domingos (bacias do Paraná e Parecis); Manacapuru, Maecuru, Ererê e Barreirinhas (Bacia do Amazonas); Itaim, Pimenteira, Cabeças e Longá (Bacia do Parnaíba); e Inajá (Bacia do Jatobá) (Figuras 1 e 2). Desta maneira, o objetivo deste artigo é fazer um estado da arte sobre a evolução do conhecimento sobre os braquiópodes do Devoniano destas bacias.

## MATERIAIS E MÉTODOS

O levantamento foi realizado a partir da leitura de periódicos, dissertações, teses e resumos em anais de eventos científicos disponíveis tanto de maneira digital, presentes em diversos sítios da internet, quanto de maneira impressa, depositadas nas bibliotecas do Centro de Ciências Matemáticas e Naturais da Universidade Federal do Rio de Janeiro e da biblioteca central do Museu Nacional/UFRJ. Os braquiópodes aqui ilustrados estão nas coleções do Museu Nacional/Universidade Federal do Rio de Janeiro (MN-I, MN MS), Instituto de Geociências/Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ Bq), National Museum of Natural History/Smithsonian Institution (USNM PAL), Cincinnati Museum Center (CMC IP), Museu de História Natural e da Cultura/Universidade do Porto (MHNC), Universidade Federal do Tocantins (UFT), Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro (UNIRIO-BQ, LECP), Museu do Capão da Imbuia ou Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (para entender o problema da antiga coleção Lange e do Museu Paranaense ver Scheffler *et al.*, 2018), Universidade Estadual de Ponta Grossa (MPI), Universidade Federal do Paraná (NR), Universidade Federal de Pernambuco (DG-CT-UFPE), Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG), Museu de Ciências da Terra/CPRM (DGM-I, MCT) e Universidade Federal de Mato Grosso (CD).

## CONTEXTO GEOLÓGICO

### Bacia do Amazonas

Os braquiópodes devonianos da Bacia do Amazonas estão principalmente no Grupo Urupadi. Esta unidade litoestratigráfica é dividida em Formação Maecuru, composta por arenitos e pelitos neríticos a deltaicos de idade Emsiano tardio a Eifeliano médio, e Ererê, constituída por siltitos, folhelhos e arenitos neríticos de idade Eifeliano tardio a Givetiano inicial (Melo & Loboziak, 2003). Cunha *et al.* (2007) elevaram o Membro Lontra ao status de Formação Maecuru, excluindo desta o Membro Jatapu. Também há registros de braquiópodes na Formação Manacapuru, com idade entre o Pridoli e Lochkoviano (Grahn, 2005), sendo constituída por arenitos e pelitos neríticos depositados em um ambiente de plataforma rasa (Cunha *et al.*, 2007); e na Formação Barreirinha com idade entre Frasniano e Famenniano sendo constituída por três membros: Abacaxis (folhelhos negros radioativos e níveis subordinados de siltitos e arenitos finos, depositados em um ambiente marinho distal e euxínico), Urubu (folhelhos negros com níveis de siltitos, depositados em ambiente marinho distal passando para raso no topo) e Urariá (siltitos com níveis subordinados de folhelhos e arenitos com *wavy* e *linsen*, depositado em ambiente marinho regressivo) (Cunha *et al.*, 2007) (Figuras 1 e 2).

### Bacia do Parnaíba

Os braquiópodes devonianos da Bacia do Parnaíba são restritos ao Grupo Canindé, as unidades devonianas deste grupo são as formações Itaim (Emsiano tardio a Eifeliano inicial) constituída por arenitos finos a médios, subarredondados, bem selecionados e com alta esfericidade; Pimenteira (Eifeliano-Frasniano) constituído por folhelhos cinza-escuros a pretos, esverdeados depositados em um ambiente de plataforma rasa dominada por tempestades; Cabeças (Eifeliano-Famenniano) constituída por arenitos cinza-claros a brancos, médios a grossos, com intercalações de siltitos e folhelhos depositados em um ambiente de plataforma dominada por maré; e Longá (Famenniano-Tournaisiano) constituídos por



**Figura 1.** Principais bacias sedimentares do Brasil, destaque para as bacias do Paraná, Parecis, Parnaíba, Amazonas e Jatobá (adaptado de www.phoenix.org.br; Távora & Ramos, 2019).

**Figure 1.** Main sedimentary basins in Brazil, highlighting the Paraná, Parecis, Parnaíba, Amazonas and Jatobá basins (adapted from www.phoenix.org.br; Távora & Ramos, 2019).

	Paraná	Parecis	Parnaíba	Amazonas	Jatobá
Famenniano			Fm. Longá		.....?.....
Frasniano			Fm. Cabeças	Fm. Barreirinha	Fm. Inajá
Givetiano	Fm. São Domingos	Fm. São Domingos	Fm. Pimenteira	Fm. Ererê	
Eifeliano			Fm. Itaim	Fm. Maecuru	.....?.....
Emsiano	Fm. Ponta Grossa	Fm. Ponta Grossa			
Pragiano				Fm. Jatapu	
Lochkoviano	Fm. Furnas	Fm. Furnas		Fm. Manacapuru	

**Figura 2.** Unidades litoestratigráficas devonianas das cinco bacias brasileiras abordadas neste artigo (Barreto, 1968; Bahia et al., 2006; Vaz et al., 2007; Cunha et al., 2007; Costa et al., 2007; Grahn et al., 2013; Souza-Lima et al., 2014; Guzmán et al., 2015).

**Figure 2.** Devonian lithostratigraphic units of Brazilian basins (Barreto, 1968; Bahia et al., 2006; Vaz et al., 2007; Cunha et al., 2007; Costa et al., 2007; Grahn et al., 2013; Souza-Lima et al., 2014; Guzmán et al., 2015).

folhelhos cinza-escuros a pretos homogêneos ou bem laminados e arenitos cinza-claros a esbranquiçados, laminados depositados em um ambiente de plataforma dominada por tempestade (Vaz *et al.*, 2007) (figuras 1 e 2).

### Bacia do Paraná

As rochas devonianas da Bacia do Paraná afloram em faixas relativamente estreitas nas bordas leste e noroeste da bacia, nos estados do Paraná, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul e Goiás. Aqui adotou-se a divisão proposta por Grahn *et al.* (2013) para a toda bacia: Furnas (Llandovery – Lochkoviano), Ponta Grossa (Pragian tardio – Emsiano inicial) e São Domingos (Emsiano tardio – Frasniano) (para idades ver Grahn *et al.*, 2013; Sedorko *et al.*, 2018). Os estratos de ambas as bordas são constituídos por uma alternância de argilitos, siltitos e arenitos, representando sucessões sedimentares relacionadas a oscilações do nível relativo do mar que definem os ciclos transgressivos – regressivos (Milani *et al.*, 2007). Todavia, acredita-se que o ambiente de deposição da borda noroeste tenha sido, em geral, mais raso do que na borda leste (Grahn *et al.*, 2013). Os braquiópodes devonianos da Bacia do Paraná são encontrados nas formações Ponta Grossa e São Domingos (figuras 1 e 2).

### Bacia do Parecis

Bahia *et al.* (2006) utilizaram a mesma nomenclatura das unidades devonianas da Bacia do Paraná na Bacia do Parecis. Portanto, nesse trabalho aplicou-se na Bacia do Parecis a subdivisão proposta por Grahn *et al.* (2013) na Bacia do Paraná (figuras 1 e 2). O único afloramento fossilífero conhecido até o momento na literatura, Morro Vermelho, é constituído por folhelhos micáceos intensamente intemperizados e arenitos ferruginosos depositados em um ambiente marinho (Boucot *et al.*, 2001).

### Bacia do Jatobá

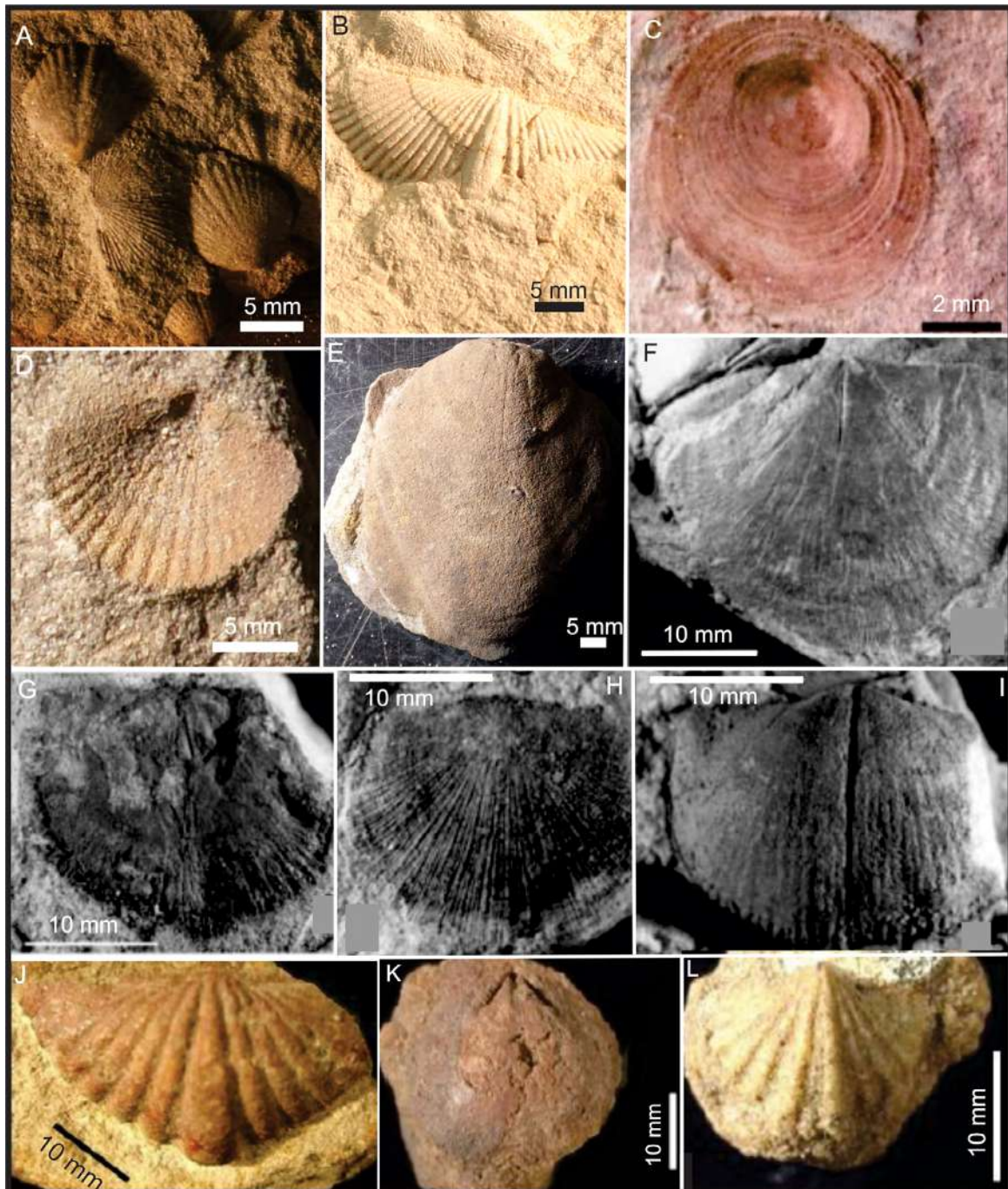
Os braquiópodes devonianos da Bacia do Jatobá são restritos à Formação Inajá. Esta formação, em termos litológicos, é constituída por arenitos, de cor cinza à rósea, violácea, creme amarelada e vermelho ferruginosa, são micáceos e algumas vezes arcósicos, com estratificação cruzada e intercalações de arenitos de granulação grossa a conglomeráticos, além de folhelhos, margas e lâminas de calcário. Os siltitos são amarelos, róseos, ou esverdeados e contém concreções limoníticas e intercalações de argilitos. Por fim, há folhelhos cinza esverdeados, com fraturas preenchidas por finos leitos de aragonita. Subordinadamente ocorrem níveis calcíferos e bolsões de argila (Dantas & Lima Filho, 2007). A Formação Inajá documenta o primeiro ciclo deposicional em condições plataformais na bacia, predominando ambiente deposicional marinho raso, de águas moderadamente quentes e de salinidade normal, baseado na fauna de bivalvíos e braquiópodes (Pereira *et al.*, 2012). Barreto (1968) afirmou que a Formação Inajá é correlacionada às formações Pimenteira e Cabeças da Bacia do Parnaíba. Quadros (1980) por meio de palinomorfos datou a “Formação Ibimirim”, considerada atualmente parte da Formação Inajá (ver Costa *et al.*, 2007), com idade struniana (Famenniano), ou seja, do Devoniano Superior (Souza-Lima *et al.*, 2014) (Figuras 1 e 2).

## BRAQUIÓPODES DEVONIANOS DO BRASIL

### Bacia do Amazonas

Os braquiópodes do Devoniano da Bacia do Amazonas (Figuras 3 e 4) começaram a ser estudados na segunda metade do século XIX, presentes principalmente no topo da Formação Maecuru e base da Formação Ererê. Os primeiros fósseis foram coletados durante as expedições Morgan, em 1870 e 1871, sendo também os primeiros fósseis devonianos a leste da Cordilheira dos Andes (Rathbun 1878), e em uma expedição da Comissão Geológica do Império do Brasil em 1876 (Derby, 1878a). Parte deste material está atualmente depositado no National Museum of Natural History/Smithsonian, nos Estados Unidos da América, e outra parte na coleção de paleoinvertebrados do Museu Nacional/UFRJ que foi afetada pelo trágico incêndio que esta instituição sofreu em 2018, mas ainda não se sabe o quanto de exemplares desta subcoleção, especificamente, foi possível de recuperar.

Com base no material coletado durante as expedições Morgan, Rathbun (1874) publicou a ocorrência de cerca de 20 espécies de braquiópodes: *Terebratula derbyana*, *Spirifera pedroana*, *Spirifera elizae*, *Spirifera valenteana*, *Cyrtina? curupira*, *Retzia jamesiana*, *Retzia wardiana*, *Rynchonella (Stenocisma) dotis?*, *Orthis nettoana*, *Streptorhynchus agassizii*,



**Figura 3.** Exemplos do Devoniano da Bacia do Amazonas: **A**, *Derbyina jamesiana* (USNM PAL 778011); **B**, *Mucrospirifer* sp. (USNM PAL 778012); **C**, *Orbiculoidea bairni* (MPEG 3660, adaptado de Corrêa & Ramos, 2021); **D**, *Tropidoleptus carinatus* (DGM 2903-I); **E**, *Amphigenia* sp. (DGM 2894-I); **F**, *Protoleptostrophia* sp. (MN 5173-I, adaptado de Fonseca, 2001); **G**, *Megastrophia* (*Megastrophia*) sp. (MN 7400-Ia, adaptado de Fonseca, 2001); **H**, “*Strophomena*” *hoeferi* (MN 7402-Ia, adaptado de Fonseca, 2001); **I**, *Montsenetes carolinae* (MN 7371-Ic, adaptado de Fonseca, 2001); **J**, *Patriaspirifer*? cf. *duodenarius* (MN 3471-I, adaptado de Ponciano, 2011); **K**, *Discomyorthis hartti* (MN 3511-I, adaptado de Ponciano, 2011); **L**, “*Pustulatia*” sp. (MN 3516-I, adaptado de Ponciano, 2011). Exemplos A e B foram coletados durante as expedições Morgan (1870-71).

**Figure 3.** Devonian specimens from the Amazon Basin: **A**, *Derbyina jamesiana* (USNM PAL 778011); **B**, *Mucrospirifer* sp. (USNM PAL 778012); **C**, *Orbiculoidea bairni* (MPEG 3660, adapted from Corrêa & Ramos, 2021); **D**, *Tropidoleptus carinatus* (DGM 2903-I); **E**, *Amphigenia* sp. (DGM 2894-I); **F**, *Protoleptostrophia* sp. (MN 5173-I, adapted from Fonseca, 2001); **G**, *Megastrophia* (*Megastrophia*) sp. (MN 7400-Ia, adapted from Fonseca, 2001); **H**, “*Strophomena*” *hoeferi* (MN 7402-Ia, adapted from Fonseca, 2001); **I**, *Montsenetes carolinae* (MN 7371-Ic, adapted from Fonseca, 2001); **J**, *Patriaspirifer*? cf. *duodenarius* (MN 3471-I, adapted from Ponciano, 2011); **K**, *Discomyorthis hartti* (MN 3511-I, adapted from Ponciano, 2011); **L**, “*Pustulatia*” sp. (MN 3516-I, adapted from Ponciano, 2011). Samples A and B were collected during the Morgan expeditions (1870-71).

*Chonetes comstockii*, *Chonetes herbert-smithii*, *Chonetes onettiana*, *Tropidoleptus carinatus*, *Vitulina pustulosa*, *Discina lodensis*, *Lingula spatulata?*, *Lingula graçana*, *Lingula stauntoniana*, *Lingula rodriguezii*. Os braquiópodes articulados e *Lingula spatulata?* são provenientes dos arenitos da região de Ererê (Formação Ererê), enquanto os inarticulados com exceção de *Lingula spatulata?* são provenientes de folhelhos na região de Ererê (possivelmente Formação Barreirinha) (Rathbun 1874, Fonseca 2001). *Vitulina pustulosa* foi encontrado em grande abundância nos arenitos de Ererê, mas alguns poucos espécimes também foram registrados nos folhelhos de Ererê (Rathbun 1874).

Derby (1877) deu publicidade de forma resumida a um relatório contendo os mais importantes resultados executados por Charles Hartt e a Comissão Geológica do Império, da qual ele foi chefe. Com relação aos braquiópodes, Derby (1877) apenas citou a ocorrência dos que já tinham sido previamente identificados por Rathbun (1874).

Rathbun (1878) publicou todos os braquiópodes conhecidos até então para a Bacia do Amazonas, região dos rios Ererê, Maecurú e Curuá, são eles: *Lingula ererensis*, *Lingula stauntoniana*, *Lingula gracana*, *Discina lodensis*, *Productella maecurensis*, *Chonetes comstockii*, *Chonetes freitasii*, *Chonetes onettiana*, *Chonetes herbertsmithii*, *Chonetes curuaensis*, *Orthis netoana*, *Orthis harttii*, *Streptorynchus agassizii*, *Strophodonta perplana*, *Spirifera duodenaria*, *Spirifera derbyi*, *Spirifera pedroana*, *Spirifera elizae*, *Spirifera buarquiana*, *Spirifera harttii*, *Spirifera maecuruensis*, *Retzia jamesiana*, *Retzia wardiana*, *Rynchonella ererensis*, *Rynchonella (Stenocisma) dotis?*, *Amphigenia elongata*, *Terebratula derbyana*, *Tropidoleptus carinatus* e *Vitulina pustulosa*.

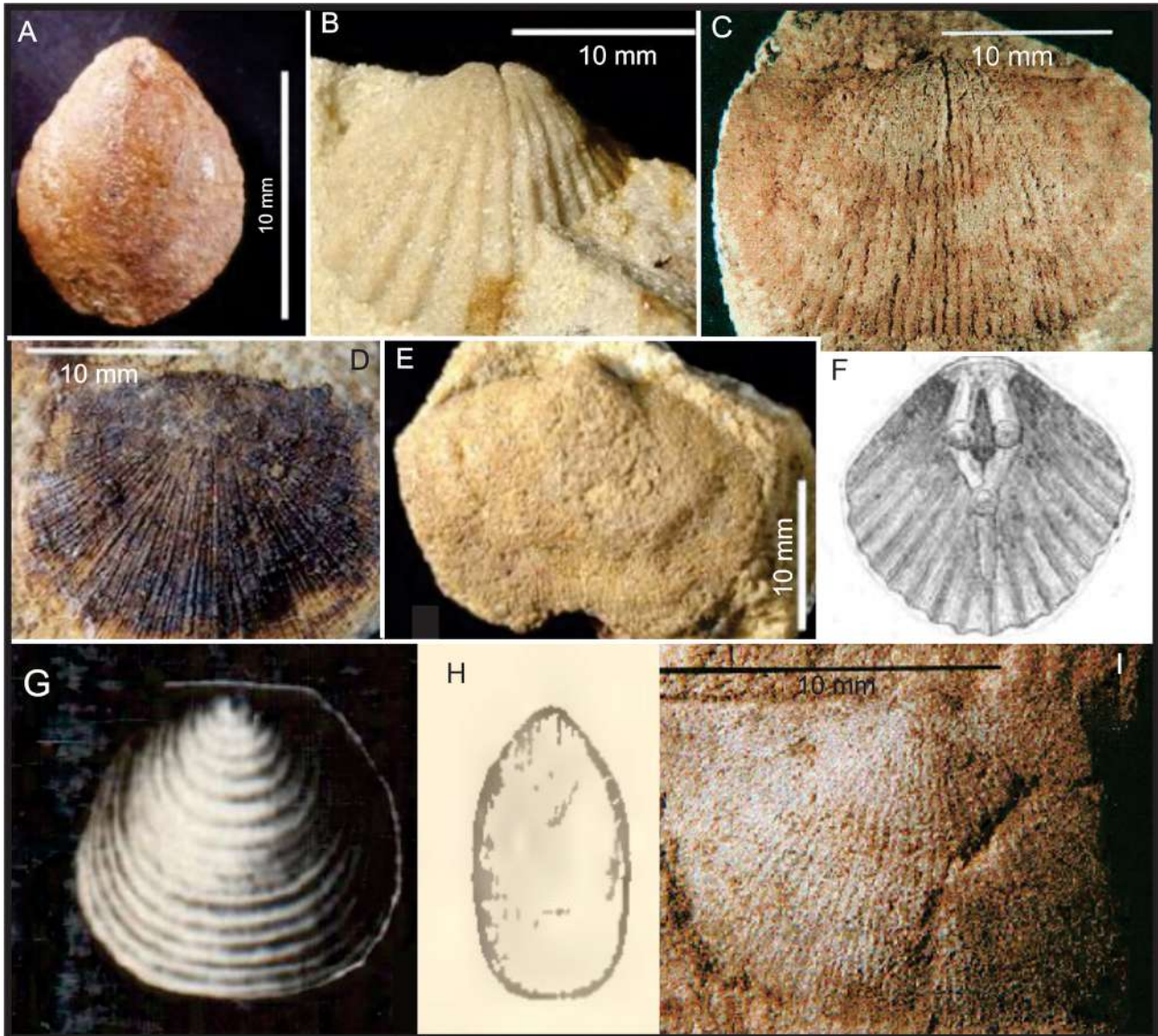
Rathbun (1878) percebeu que a fauna de braquiópodes da região dos rios Maecurú e Curuá são proximamente relacionadas entre si, porém estas duas estariam parcamente relacionadas com a fauna de braquiópodes da região do Ererê. Ao final deste trabalho, Rathbun (1878) comparou os braquiópodes do Devoniano da região amazônica com os do Devoniano da América do Norte.

Clarke (1899) analisou os braquiópodes do Devoniano da Bacia do Amazonas, presentes no National Museum of Natural History/Smithsonian Institution e Museu Nacional/UFRJ, porém não descreveu e nem figurou nenhum exemplar, embora tenha proposto que alguns espécimes deveriam ser denominados como *Terebratula rathbuni*. Este paleontólogo apenas fez uma comparação dos braquiópodes, presentes nas regiões do Ererê, Maecurú e Curuá e, também, teceu algumas considerações a respeito de prováveis correlações da fauna do Devoniano da Bacia do Amazonas com a dos estratos de mesma idade da América do Norte.

Katzer (1897a) fez um levantamento da fauna devoniana conhecida até aquela época para a Bacia do Amazonas e a comparou com o Devoniano de boa parte do mundo. Este autor considerou como base as famílias de braquiópodes cuja fauna do Rio Maecurú era correlata às das camadas devonianas da Bacia do Paraná que, por sua vez, corresponderia à parte inferior do Devoniano Médio da América do Norte. Este autor também considerou a fauna de braquiópodes do Maecurú proximamente correlata com os braquiópodes do Devoniano da Bolívia (formações Icla e Huamampampa), Ilhas Malvinas, África do Sul e partes da Europa.

Katzer (1903, 1933), trabalho original em alemão (Katzer, 1903) e sua versão traduzida para o português (Katzer, 1933), fez uma síntese do conhecimento geopaleontológico da região do Baixo Amazonas (do rio Nhamundá ao Oceano Atlântico), adquirido ao longo do século XIX, baseado em suas próprias experiências e em trabalhos anteriores. Para este autor, o perfil estratigráfico do Rio Maecurú possuía o pacote sedimentar do Devoniano mais completo da região. Entretanto, ele não o subdividiu em intervalos, preferindo tratar este período na região como Devoniano Inferior-Médio, pois a fauna estudada apresentava características relacionadas ao Devoniano Inferior e à fauna do Grupo Hamilton, da América do Norte, do Devoniano Médio. O destaque de seu trabalho foram os arenitos muito fossilíferos aflorantes nas proximidades da cachoeira Teuapixuna, ao qual denominou “arenito esperífero”. Ao final do trabalho, este autor descreveu e ilustrou algumas espécies de braquiópodes identificadas pela primeira vez no Devoniano do Baixo Amazonas, sendo elas: *Lingula cf. spatulata*, *Lingula ererensis*, *Lingula rodriguesi*, *Lingula stauntoniana*, *Lingula graçana*, *Orbiculoidea lodiensis*, *Dalmanella nettoana*, *Tropidoleptus carinatus*, *Vitulina pustulosa*, *Orthothes agassizi*, *Chonetes comstocki*, *Chonetes onettianus*, *Chonetes herbertsmithi*, *Chonetes freitasi*, *Spirifer pedroanus*, *Spirifer cf. granulosus*, *Spirifer valenteanus*, *Cyrtina? curupira*, *Rynchonella ererensis*, *Camarotoechia cf. dotis*, *Terebratula derbyana*, *Centronella jamesiana* e *Centronella wardiana*.

Segundo Moura (1938), Katzer nunca subiu o Rio Maecuru, sendo o perfil geológico apresentado por ele (Katzer 1903, 1933) elaborado com base nas observações de Derby na região e os fósseis descritos neste mesmo trabalho, coletados por João Coelho em 1894 (ver também Fernandes *et al.*, 2017). Katzer (1903, 1933) teve acesso a uma associação de braquiópodes diferente da descrita por Rathbun (1878) (Fonseca, 2001).



**Figura 4.** Exemplos do Devoniano da Bacia do Amazonas: **A**, *Podolella* sp. (MN 3532-I, adaptado de Ponciano, 2011); **B**, “*Camarotoechia*” sp. (UNIRIO 318-BQ, adaptado de Ponciano, 2011); **C**, “*Chonetes*” *freitasi* (MN 3444-Ia, adaptado de Fonseca, 2001); **D**, “*Schuchertella*” *agassizi* (UNIRIO 135-BQ, adaptado de Ponciano, 2011); **E**, *Platyorthis nettoana* (MN 3514-I, adaptado de Ponciano, 2011); **F**, *Paranaia wardiana* (sem número-tombo e escala, adaptado de Derby, 1896; Carvalho, 1972). **G**, *Schizobolus truncatus* (sem número-tombo e escala, adaptado de Clarke, 1913a; Melo 1985); **H**, *Lingula* sp. (sem número-tombo e escala, adaptado de Rathbun, 1878); **I**, *Pleurochonetes comstocki* (MN 3423-I, adaptado de Fonseca, 2001).

**Figure 4.** Devonian specimens from the Amazonas Basin: **A**, *Podolella* sp. (MN 3532-I, adapted from Ponciano, 2011); **B**, “*Camarotoechia*” sp. (UNIRIO 318-BQ, adapted from Ponciano, 2011); **C**, “*Chonetes*” *freitasi* (MN 3444-Ia, adapted from Fonseca, 2001); **D**, “*Schuchertella*” *agassizi* (UNIRIO 135-BQ, adapted from Ponciano, 2011); **E**, *Platyorthis nettoana* (MN 3514-I, adapted from Ponciano, 2011); **F**, *Paranaia wardiana* (without accession number and scale, adapted from Derby, 1896; Carvalho, 1972). **G**, *Schizobolus truncatus* (without accession number and scale, adapted from Clarke, 1913a; Melo 1985); **H**, *Lingula* sp. (without accession number and scale, adapted from Rathbun, 1878); **I**, *Pleurochonetes comstocki* (MN 3423-I, adapted from Fonseca, 2001).

John M. Clarke em um relatório incluso no trabalho de White (1908) reconheceu a ocorrência de *Schizobolus truncatus* em um folhelho preto na região do Ererê. Entretanto, somente em Clarke (1913a) revisou sistematicamente a fauna devoniana da região amazônica, estudando os fósseis coletados pelas expedições Morgan, pela Comissão Geológica do Império e os estudados previamente por Katzer, embora não fosse o principal objetivo deste trabalho, descrevendo a nova espécie *Spirifer katzeri*, anteriormente descrita erroneamente por Katzer (1903) como *Spirifer buarquianus*. Este autor também comparou a referida fauna com as do Devoniano da Bacia do Paraná, Bolívia, Argentina, Ilhas Malvinas e

África do Sul, relacionando a fauna da região de Ererê estreitamente com a do Devoniano Médio da América do Norte (Onondaga/Hamilton) e a fauna da região de Maecurú, considerada Devoniano Inferior, possuía alguns elementos austrais. Apenas cerca de 13 das 31 espécies de braquiópodes conhecidas para aquela região tinham afinidades boreais e outras incluídas na lista crítica da fauna austral, embora neste mesmo trabalho na parte das descrições sistemáticas, o autor tenha excluído a fauna de Ererê e a de Maecurú da fauna austral definida por ele.

Albuquerque (1922) citou a ocorrência de um *Spirifer* sp. na primeira cachoeira que segue à cachoeira de Iracema, no rio Urubu, de *Schuchertella agassizi* e *Spirifer pedroanus* na localidade da Casa de Pedra, às margens do Rio Erepecuru, e no Rio Curuá, de *Amphigenia elongata*, *Spirifer pedroana* e *Schuchertella agassizi*.

As localidades clássicas do Devoniano da Bacia do Amazonas foram revisitadas em 1928 pelos engenheiros Pedro de Moura e Annibal Bastos (Rio Maecuru) e em 1929 pelo geólogo Mathias Roxo, auxiliado pelo engenheiro José Mendonça (região de Ererê) (Fonseca, 2001).

Roxo identificou os fósseis coletados por Moura e Bastos em 1928, porém não chegou a descrever nem os ilustrar; tais braquiópodes são: *Chonetes carvalhoanus*, *Chonetes freitasi*, *Chonetes herbertsmithii*, *Centronella? jamesiana*, *Leptocoelia (Anoplothecha) flabellites*, *Spirifer pedroanus*, *Spirifer buarquianus*, *Spirifer duodenarius*, *Schuchertella agassizi*, *Vitulina pustulosa* e *Oriskania navicella?* (Bastos & Moura, 1929).

Oliveira (1930) apresentou uma lista de braquiópodes identificados para o Devoniano da Bacia do Amazonas: *Camarotoechia dotis*, *Centronella jamesiana*, *Chonetes comstocki*, *Centronella wardiana*, *Chonetes onettiana*, *Chonetes* sp., *Chonetes herbertsmithi*, *Chonetes freitasi*, *Cyrtina? curupira*, *Derbyina whitiorium*, *Derbyina* sp., *Lingula ererensis*, *Lingula gracana*, *Lingula stauntoniana*, *Lingula spatulata*, *Productella maecurensis*, *Rynchonella ererensis*, *Schuchertella agassizi*, *Schizobolus truncatus*, *Spirifer pedroanus*, *Spirifer elizae*, *Spirifer valenteana*, *Terebratula derbyana*, *Tropidoleptus carinatus* e *Vitulina pustulosa*. Neste trabalho ainda é feita uma consideração de idades e é afirmado que o arenito na região do Ererê teria idade Devoniano Médio, enquanto o “schisto” que é intercalado com este arenito, possuiria idade Devoniano Superior.

Carvalho (1972) defendeu sua tese em que foi feita a primeira revisão taxonômica dos braquiópodes das ordens Orthida, Strophomenida, Rynchonellida, Spiriferida e Terebratulida das formações Maecuru e Ererê. Os resultados desta tese foram publicados três anos depois (Carvalho, 1975). Dentre as espécies identificadas por Carvalho (1972; 1975) estão *Derbyina jamesiana* (= *Retzia jamesiana*, *Centronella jamesiana*), *Paranaia wardiana* (= *Retzia wardiana* e *Centronella wardiana*), *Podolella derbyana* (= *Terebratula derbyana* e *Oriskania navicella*), *Plicoplasia curupira* (= *Cyrtina? curupira*, *Vitulina pustulosa*), *Tropidoleptus carinatus*, *Amphigenia elongata*, *Platyorthis nettoanus* (= *Orthis nettoana*, *Dalmanella nettoana*), *Discomyorthis harttii* (= *Orthis hartti*, *Orthis muscolosa*, *Rhipidomella harttii*, *Rhipidomella muscolosa*), *Protoleptostrophia* sp. (= *Strophodonta perplana*), *Megastrophia hoeferi* (= *Stropheodonta hoeferi*, *Stropheodonta* cf. *concava*), *Acrospirifer duodenarius* (= *Spirifer duodenaria*), *Acrospirifer buarquianus* (= *Spirifer buarquianus*), *Mucrospirifer pedroanus* (= *Spirifer pedroana*, *Spirifer pedroanus*), *Rynchonella* sp. ? A (= *Rynchonella (Stenocisma) dotis*, *Camarotoechia* cf. *dotis*), *Rynchonella* sp. B, *Rynchonella ererensis*, *Chonetes comstocki*, *Chonetes freitasi*, *Chonetes onnetianus* e *Streptorynchus agassizi*.

Carvalho (1972) ponderou a abrangência do Devoniano da Bacia do Amazonas do Emsiano ao Eifeliano, considerando a maior parte dos braquiópodes estudados de afinidade paleobiogeográfica com a Província Apalachiana e poucos com as províncias Malvinocáfrica (= Malvinoxhosan *sensu* Penn-Clarke & Harper, 2021) e do Velho Mundo. Boucot (1975) apresentou um resumo sobre a Biogeografia e a evolução das comunidades de braquiópodes do Siluriano e Devoniano, considerando a fauna de braquiópodes devonianos da Bacia do Amazonas como parte da subprovíncia Amazônico-Colombiana da província Américas Oriental.

Melo (1985), em sua dissertação, apresentou uma síntese de todas as espécies de braquiópodes devonianos do Brasil com revisão sistemática de algumas espécies. Mas um ponto a enfatizar é sobre a espécie amazônica “*Spirifer*” *buarquianus* que pode ter como sinonímia as espécies “*Spirifer*” *clarkei* e “*Spirifer*” *coelhoanus* e sobre a espécie *Spirifer laurosodreanus* possivelmente pertencente ao gênero *Australospirifer*. Quanto à diversidade da fauna de braquiópodes da Bacia do Amazonas, este autor notificou a maior diversidade de espécies é encontrada na Formação Maecuru (mais do que na Formação Ponta Grossa, na Bacia do Paraná), diminuindo significativamente na Formação Ererê e ainda mais no Grupo Curuá. Também, relatou a necessidade de uma revisão taxonômica dos braquiópodes devonianos desta região para maiores inferências paleobiogeográficas, embora possa-se afirmar que o isolamento faunístico da Bacia do Amazonas em relação à Província Malvinocáfrica foi menos acentuado do que o sugerido por Clarke (1913a). Estes dados serviram como base para seu trabalho três anos mais tarde (Melo, 1988), onde cita a ocorrência do Chonetoidea *Anoplia* na Formação Maecuru, além de diversos que já tinham sido descritos previamente por outros paleontólogos.



Machado *et al.* (1996) fizeram um estudo abordando a distribuição espacial dos invertebrados marinhos da Formação Maecuru, utilizando o material coletado durante a expedição realizada nos anos 1980 e batizada de Orville A. Derby. Neste trabalho distinguiram duas associações bentônicas nas amostras procedentes do Rio Maecuru, próximo à cachoeira de Teapixuna: uma contendo parte dos braquiópodes descritos por Rathbun (1878) e a outra, com espécimes descritos por Katzer (1903, 1933).

Fonseca & Machado (1999) fizeram uma pequena consideração com relação a paleoambientes do Devoniano da Bacia do Amazonas com base em conchas de Chonetoidea. Já Fonseca (2001, 2004) fez uma revisão sistemática dos Strophomenoidea, Chonetoidea e Delthyridoidea do Devoniano das Bacias do Amazonas e Parnaíba e dentre os braquiópodes da Bacia do Amazonas, Fonseca (2004) identificou: *Chonetes freitasi*, *Montsenetes carolinae* (= *Chonetes freitasi* Katzer 1903 (non Rathbun)), *Pleurochonetes comstocki* (= *Chonetes comstocki*), "*Chonetes*" *herbertsmithi* e "*Chonetes*" *onettianus* (= *Chonetes onnetiana*). Além disso Fonseca (2004), também, designou lectótipos e paralectótipos de "*Chonetes*" *freitasi*, *Pleurochonetes comstocki*, "*Chonetes*" *herbertsmithi* e "*Chonetes*" *onettianus*, com base no material da série-tipo descrito por Rathbun (1874, 1878), presentes na coleção do Museu Nacional/UFRJ. Com relação às idades, Fonseca (2001) afirmou que estes braquiópodes confirmam as idades inferidas por datações palinológicas – Emsiano superior a Eifeliano para a Formação Maecuru e Eifeliano tardio a Givetiano inicial para a Formação Ererê. Corroborou o aumento da conexão entre os domínios Américas Orientais, Velho Mundo e Malvinocáfrico durante o Devoniano Médio, tendo sido cruzados por diferentes *taxa*.

Faria *et al.* (2007) fizeram um estudo de análise sistemática, paleoecológica e paleoambiental de um afloramento (OAD 22) da Formação Ererê. Dentre os braquiópodes encontraram: *Mucrospirifer* cf. *pedroanus*, *Derbyina jamesiana*, "*Podolella*" *derbyana*, *Paranaia wardiana* e *Plicoplasia curupira*. Estes braquiópodes em conjunto com outros invertebrados sugerem que a Formação Ererê foi depositada em um ambiente de águas calmas, substrato lamoso, salinidade normal, temperatura mais elevada e maior profundidade em relação a Formação Maecuru.

Já Ponciano & Machado (2007a) fizeram um estudo sobre os hábitos de vida dos invertebrados da associação denominada de "*Schuchertella agassizi-Pthychopteria eschwegei*". Estas autoras observaram que cerca de 44% desta associação era formada por braquiópodes e dentre estes 52% eram formas epibentônicas reclinantes ("*Schuchertella*" *agassizi*, "*Chonetes*" *freitasi*, *Protopleptostrophia* sp. e *Patriaspirifer* cf. *P. duodenarius*) e 48% fixas suspensívoras ("*Pustulatia*"? *curupira*, *Amphigenia elongata*, *Derbyina jamesiana*, *Tropidoleptus carinatus*, *Camarotoechia*? aff. *sappho*, *Discomyorsthis harttii*, *Platyorthis nettoana* e "*Podolella*" *rathbuni*). Com base nesses dados as autoras concluíram que a maior relevância do hábito reclinante em relação ao fixo, confirma um ambiente com movimentação moderada das águas, pois formas reclinantes não suportariam um ambiente de alta energia, embora a predominância do hábito reclinante sobre a valva ventral, indica que as espécies características desta associação preferiam um ambiente de águas mais agitadas.

Ponciano & Machado (2007b) fizeram algumas considerações tafonômicas para a Formação Maecuru. Com relação aos braquiópodes observou-se que grande parte das valvas de *Mucrospirifer katzeri* ainda se encontrava articulada, porém estava disposta caoticamente. Além disso, as delicadas extremidades mucronadas estavam preservadas, indicando um baixo grau de transporte.

Ponciano (2011) fez estudos paleoecológicos e tafonômicos com invertebrados da Formação Maecuru. Alguns dos resultados obtidos, relacionados a braquiópodes, são que as espécies: "*Schuchertella*" *agassizi*, "*Chonetes*" *freitasi*, *Montsenetes carolinae*, *Protopleptostrophia* sp., *Megastrophia* (*Megastrophia*) sp. e gen. nov. *A. hoeferi* apresentavam hábito reclinante sobre a valva ventral; *Mucrospirifer katzeri* e *Patriaspirifer*? cf. *duodenarius* tinham hábito reclinante sobre a valva dorsal, posicionando em ângulo agudo com o substrato; "*Pustulatia*"? *curupira*, *Tropidoleptus carinatus*, *Discomyorsthis harttii*, *Platyorthis nettoana* e *Amphigenia elongata* tinham hábito fixo, posicionando-se próximo e quase perpendicularmente ao sedimento; *Camarotoechia*? aff. *sappho*, *Derbyina jamesiana*, e "*Podolella*" *rathbuni* tinham hábito fixo, mas sem um contato direto com o substrato.

Fonseca & Ponciano (2011) apresentaram um estudo sobre os braquiópodes das formações Maecuru e Ererê. Estas autoras identificaram na Formação Maecuru os táxons: *Protopleptostrophia* sp., *Megastrophia* (*Megastrophia*) sp., "*Chonetes*" *freitasi*, *Patriaspirifer*? cf. *duodenarius*, *Mucrospirifer katzeri*, "*Pustulatia*" *curupira*, *Amphigenia elongata*, *Derbyina jamesiana*, *Tropidoleptus carinatus*, "*Podolella*" *rathbuni* e "*Strophomena*" *hoeferi*, este último na verdade seria um novo gênero de Strophomenoidea que deveria ser descrito, o que ainda não ocorreu.

Fonseca & Ponciano (2011) comentaram também que algumas espécies não puderam ser revisadas recentemente devido à falta de ilustrações (nos casos em que o material tipo está desaparecido), além das espécies baseadas somente

em fragmentos ou somente em uma das valvas, ou ainda por envolverem sinonímias ainda não confirmadas devido ao extravio de exemplares depositados em coleções estrangeiras. As espécies que apresentam problemas, conforme as autoras, são: *Australospirifer? laurosodreanus*, *Spirifer coelhoanus*, *Spirifer clarkei*, *Productella maecurensis*, *Leptocoelia? sp.*, *Cyrtina? maecurensis*, "*Spirifer? derbyi*", "*Spirifer? harttii*", *Anoplia nucleata*, *Chonostrophia knodi* e *Chonetes? curuaensis*.

Já na Formação Ererê, Fonseca & Ponciano (2011) citaram os seguintes taxa: *Mucrospirifer pedroanus*, *Pleurochonetes comstocki*, "*Chonetes? freitasi*", "*Chonetes? herbertsmithi*", "*Chonetes? onettianus*", *Tropidoleptus carinatus*, *Derbyina jamesiana*, "*Podolella? derbyana*", *Paranaia wardiana*, *Plicoplasia curupira*, "*Schuchertella? agassizi*", *Platyorthis nettoana*, *Orbiculoidea sp.* e lingulídeos.

As autoras, ainda, fizeram algumas considerações paleobiogeográficas que corroboraram os mais recentes resultados da literatura até então (Fonseca & Ponciano, 2011). Além disso, perceberam que a presença de *Chonetes comstocki* na Formação Ererê e no Membro Passagem (Bacia do Parnaíba), acentua a similaridade faunística destas duas unidades litoestratigráficas.

Tomassi *et al.* (2015) citaram a ocorrência de *Orbiculoidea* em estratos devonianos da Bacia do Amazonas, na região de Belo Monte-PA, enquanto Fonseca (2015) fez considerações paleobiogeográficas com base nos braquiópodes registrados na Bacia do Amazonas. Mais recentemente, Corrêa & Ramos (2021) descreveram a ocorrência de *Orbiculoidea baini*, *Orbiculoidea bodenbenderi*, *Orbiculoidea excentrica*, *Orbiculoidea xinguensis* e *Orbiculoidea katzeri* na Formação Manacapuru (Lochkoviano).

### Bacia do Parnaíba

Do início a meados do século XX os estratos devonianos da Bacia do Parnaíba eram considerados erroneamente como permianos ou até mesmo cretácicos (Small, 1913; Lisboa, 1914). Somente no final dos anos 1940 foram reconhecidos como devonianos com base nos fósseis coletados por Ivor Price e colaboradores no final de 1946 (ver Ponciano *et al.*, 2010, 2013).

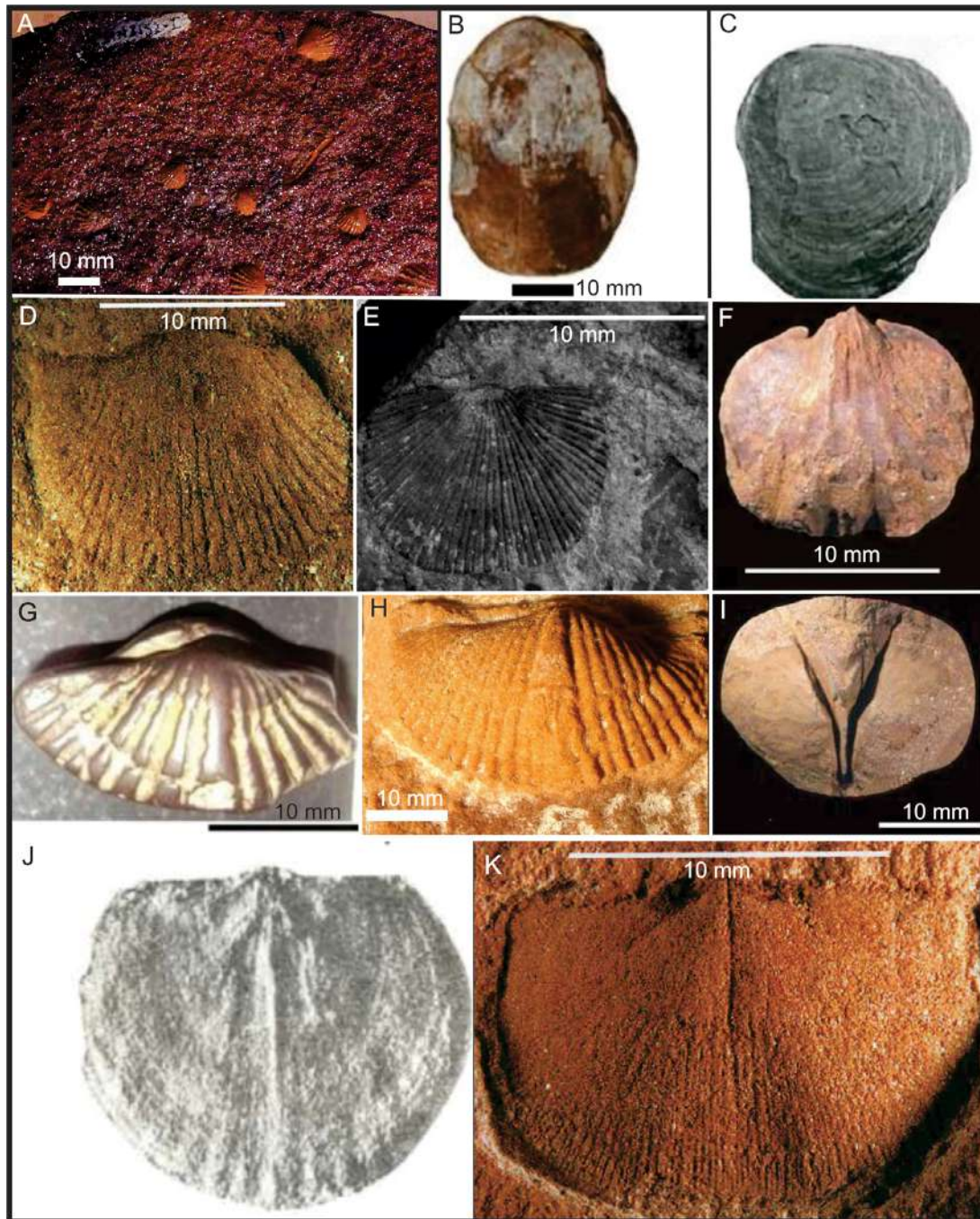
Caster (1948) foi o primeiro a citar fósseis de braquiópodes do Devoniano (Figura 5), reconhecendo, por exemplo, a presença de *Tropidoleptus sp.* (Caster, 1948 *apud* Fonseca & Melo, 1987; Santos *et al.* 2013). Este fóssil é proveniente de um afloramento próximo ao Rio Guaribas em Picos-PI.

Kegel (1953) estabeleceu a primeira sucessão estratigráfica correta do Devoniano da Bacia do Parnaíba, fornecendo uma lista de fósseis encontrados nas unidades litoestratigráficas. Dentre os braquiópodes, foram encontrados nas regiões de Picos e Cabeças -PI: na Formação Itaim – *Orbiculoidea sp.*; no membro Picos da Formação Pimenteira – *Orbiculoidea sp.*, *Paranaia sp.*, *Derbyina smithi*, *Cranaena sp.* e *Chonetes spp.*, estes dois últimos mais abundantes; no Membro Passagem da Formação Cabeças – *Chonetes cf. syrtalis*, *Spirifer aff. subcuspidatus*, *Tropidoleptus sp.* e *Derbyina sp.*

O membro Ipiranga da Formação Cabeças não aflora no estado do Piauí, porém Kegel (1953) citou braquiópodes encontrados neste membro, provenientes de um furo de sondagem em Carolina-MA: *Amphigenia sp.*, *Derbyina smithi*, *Spirifer sp.*, *Chonetes sp.* e *Eodevonaria sp.* A presença de *Amphigenia* e *Eodevonaria* sugeriu uma idade entre Devoniano Inferior e Médio para este membro, porém segundo Melo (com. verbal, 2000 *apud* Fonseca, 2001) estes braquiópodes estariam mais propriamente relacionados à Formação Itaim. Por fim, Kegel (1953) também citou a presença de *Orbiculoidea sp.*, *Chonetes sp.*, *Schuchertella sp.* e *Lingula sp.* na Formação Longá, nas regiões de Teresina, José de Freitas e Fazenda Barreiras, todas localizadas no estado do Piauí.

Beurlen (1964 *apud* Campanha & Mabeoone, 1974) dividiu o Membro Picos em dois horizontes fossilíferos: superior e inferior. No horizonte superior haveria a ocorrência de *Derbyina smithi* em um arenito fino com estratificação cruzada e *Derbyina cf. smithi* em um arenito fino a argilito siltico. Já no inferior, com a fauna mais rica, haveria a ocorrência de *Schuchertella sp.*, *Spirifer sp.*, *Derbyina whitorium*, *Clarkeia antisiansis* e *Lingula keideli* em um siltito argiloso e *Schuchertella agassizi*, *Schuchertella sancticrucis*, *Chonetes arcei* e *Chonetes falklandicus* em um arenito fino amarelado. Todavia, Fonseca (2001) considerou que *Chonetes arcei* descrito por Beurlen (1964 *apud* Campanha & Mabeoone, 1974) é, na verdade, *Montsenetes cf. M. boliviensis*, assim como *Chonetes falklandicus* seria, na verdade, *Pleurochonetes comstocki*.

As primeiras referências à ocorrência de braquiópodes na borda oeste da Bacia do Parnaíba remontam aos anos 1960. Barbosa *et al.* (1966) citaram a ocorrência de braquiópodes na Formação Pimenteira aflorante na região do rio Tocantins: *Spirifer sp.*, *Derbyina sp.* e ?*Orbiculoidea sp.* no Rio dos Mangues, 80 m acima da foz; *Orbiculoidea sp.* em Tocantínea (atual Palmas); *Chonetes sp.*, *Spirifer sp.* e *Australocoelia sp.* em Santo Agostinho; *Spirifer sp.*, *Lingula sp.* e *Chonetes sp.* em Panela de Ferro (atual Tupirantins); e *Orbiculoidea sp.* e *Australocoelia sp.? sp.* na Fazenda Pé de Buriti, Lajeado. Outros autores



**Figura 5.** Exemplares do Devoniano da Bacia do Parnaíba: **A**, Terebratulida indet. (MN 8152-I, uma das poucas amostras resgatadas do incêndio do Museu Nacional que preservou o lastro com o número-tombo); **B**, *Lingula* sp. (CMC IP38451, adaptado de Santos *et al.*, 2021); **C**, *Orbiculoidea* sp. (CMC IP 38473, sem escala, adaptado de Santos *et al.*, 2021); **D**, *Montsenetes* cf. *boliviensis* (DGM 6191-Ib, adaptado de Fonseca, 2001); **E**, *Schellwienella justianoi* (MCT 6969-I, adaptado de Rezende *et al.*, 2021); **F**, *Australocoelia palmata* (UnB CP-282, adaptado de Gama Jr., 2008); **G**, *Australospirifer* sp. (UFT 790, adaptado de Queiroz *et al.*, 2013); **H**, *Mucrospirifer* sp. (LECP 77-BQ, adaptado de Santos *et al.*, 2021); **I**, *Amphigenia* sp. (UnB CP-311, adaptado de Gama Jr., 2008); **J**, *Tropidoleptus carinatus* (MN 6397-I – antigo CENPES 145-I, sem escala, adaptado de Fonseca & Melo, 1987); **K**, *Pleurochonetes comstocki* (MN 7472-I, adaptado de Fonseca, 2001).

**Figure 5.** Devonian specimens from the Parnaíba Basin: **A**, Terebratulida indet. (MN 8152-I, one of the few specimens rescued from the Museu Nacional fire that preserved the ballast with the accession number); **B**, *Lingula* sp. (CMC IP38451, adapted from Santos *et al.*, 2021); **C**, *Orbiculoidea* sp. (CMC IP 38473, without scale, adapted from Santos *et al.*, 2021); **D**, *Montsenetes* cf. *boliviensis* (DGM 6191-Ib, adapted from Fonseca, 2001); **E**, *Schellwienella justianoi* (MCT 6969-I, adapted from Rezende *et al.*, 2021); **F**, *Australocoelia palmata* (UnB CP-282, adapted from Gama Jr., 2008); **G**, *Australospirifer* sp. (UFT 790, adapted from Queiroz *et al.*, 2013); **H**, *Mucrospirifer* sp. (LECP 77-BQ, adapted from Santos *et al.*, 2021); **I**, *Amphigenia* sp. (UnB CP-311, adapted from Gama Jr., 2008); **J**, *Tropidoleptus carinatus* (MN 6397-I – former CENPES 145-I, without scale, adapted from Fonseca & Melo, 1987); **K**, *Pleurochonetes comstocki* (MN 7472-I, adapted from Fonseca, 2001).

citaram a ocorrência desses mesmos braquiópodes nessa região da bacia (Ramos, 1967; Ramos & Barbosa, 1967), mas assim como Barbosa *et al.* (1966) nenhum deles descreveu os braquiópodes.

Muitos dos fósseis coletados na Formação Pimenteira por L. I. Price e K. E. Caster na região de Picos foram levados para a Universidade de Cincinnati e foram estudados por Suárez-Riglos (1967), em sua dissertação de mestrado. Suárez-Riglos (1967) identificou os seguintes táxons: *Lingula cf. manni*, *Tropidoleptus carinatus*, *Pustulatia pustulosa*, *Australospirifer?* sp., *Rhipidothyris* sp., *Derbyina whitiorum*, *Australocoelia?* sp., *Mutationella?* sp., *Chonetes?* sp. e *Retzia?* sp.

Melo (1985) em sua dissertação de mestrado fez algumas considerações sobre os braquiópodes descritos por Suárez-Riglos (1967): reclassificou *Chonetes?* sp. como Chonetacea indet. B, porque segundo Suárez-Riglos (1967) o exemplar seria um fragmento de valva dorsal com espinhos, porém isso é uma incoerência tendo em vista que os espinhos de Chonetoidea se situam na valva ventral; o exemplar identificado como *Pustulatia pustulosa* por Suárez-Riglos (1967) está muito mal preservado, não sendo possível excluir, na opinião de Melo (1985), a possibilidade de ser um *Plicoplasia* ou um novo gênero ambocoelídea; o exemplar identificado como *Australospirifer?* sp. por Suárez-Riglos (1967), não teria as características deste gênero e portanto não deveria ser identificado como tal; o exemplar classificado como *Australocoelia?* sp. por Suárez-Riglos (1967) seria um Mutationellinae; e por fim *Retzia?* sp. e um exemplar de *Australocoelia?* sp., identificados por Suárez-Riglos (1967), careceria de alguns dos aspectos típicos destes gêneros e foram identificados por Melo (1985) como Rhipidothyrididae indet. ou Mutationellidae indet.

Melo (1985) também fez algumas considerações paleoecológicas e paleobiogeográficas, reconhecendo que a Bacia do Parnaíba continha braquiópodes com afinidades tanto da província Malvinocáfrica quanto das Américas Orientais. Embora Melo (1985) não tenha descrito nenhum braquiópode do Devoniano da Bacia do Parnaíba, ele catalogou e examinou o material coletado por Kegel, depositado atualmente na coleção de paleontologia do Museu de Ciências da Terra/CPRM (Fonseca, 2001).

Fonseca & Melo (1987) reportaram a ocorrência de *Tropidoleptus carinatus* na seção basal da Formação Pimenteira, em um afloramento próximo à cidade de Itainópolis-PI. Os autores descreveram, ilustraram os exemplares e teceram algumas considerações paleoambientais afirmando que *Tropidoleptus* tem potencial para ser utilizado de linha de costa pretérita, tendo em vista que este gênero teria preferência por ocorrer em águas muito rasas. Além disso, os autores também teceram algumas considerações paleobiogeográficas, sugerindo que as bacias do Amazonas e Parnaíba se encontravam em franca conexão durante o Devoniano e fariam parte de uma única província paleobiogeográfica, de caráter misto entre a província malvinocáfrica, ao sul, e as províncias Américas Orientais e Velho Mundo, ao norte.

Melo (1988) também fez considerações paleobiogeográficas com os braquiópodes desta bacia, reconhecendo a baixa quantidade de táxons malvinocáfricos. Melo (1988) também afirmou que A. J. Boucot em 1983, por meio de uma comunicação escrita, lhe afirmara que *Australospirifer?* sp., identificado por Suárez-Riglos (1967), trata-se na verdade de um abocoelídeo, além disso Melo (1988) também afirmou que A. J. Boucot lhe disse pessoalmente, em 1985, que algumas espécies bastante abundantes de conetídeos na Bacia do Parnaíba podem se tratar de um novo gênero proximamente relacionados à *Notiochonetes* sp.

Fonseca (1994) descreveu a ocorrência de uma nova espécie de Chonetoidea, possivelmente relacionada ao gênero *Pleurochonetes*, na Formação Cabeças, porém Fonseca (2001) ao comparar os exemplares descritos por Fonseca (1994) com os da Bacia do Amazonas, concluiu que a suposta nova espécie se trata, na verdade, de *Pleurochonetes comstocki*.

Fonseca (2001, 2004) fizeram uma revisão sistemática dos Strophomenoidea, Chonetoidea e Delthyridoidea do Devoniano das Bacias do Amazonas e Parnaíba, dentre os braquiópodes da Bacia do Parnaíba, Fonseca (2004) identificou: *Montsenetes cf. M. boliviensis* na Formação Pimenteira; e *Pleurochonetes comstocki* e *Mucrospirifer? pedroanus* na Formação Cabeças.

Silva & Machado (2002) fizeram um estudo sobre os modos de vida dos macroinvertebrados da Formação Cabeças e identificaram a ocorrência de dois novos braquiópodes para a formação: um lingulídeo e um Terebratulidae indet. Os hábitos de vida reconhecidos para os braquiópodes foram: epibentônico suspensívoro para *Pleurochonetes comstocki* e *Mucrospirifer? pedroanus*; e epibentônico fixo para *Pustulatia? curupira*, Mutationellinae indet. D, Rhipidothyrididae indet. ou Mutationellidae indet. B, Rhipidothyrididae indet. ou Mutationellidae indet. D. e Terebratulidae indet.

Gama Jr. (2008), identificou cinco espécies de braquiópodes na Formação Pimenteira aflorante na porção oeste da Bacia do Parnaíba, no município de Palmas, Tocantins: *Montsenetes carolinae*, *Australocoelia palmata*, *Mucrospirifer pedroanus*, *Amphigenia cf. A. elongata* e *Tropidoleptus carinatus*. As três primeiras espécies foram identificadas pela primeira

vez neste trabalho na porção inferior da Formação Pimenteira. A presença de *Australocoelia* sugeriu uma possível conexão entre as bacias do Parnaíba e Paraná além de indicar uma deposição pelo menos em parte coeva das formações Ponta Grossa (*sensu* Milani et al., 2007) e Pimenteira, já no Eifeliano médio.

Ponciano (2009) fez estudos tafonômicos na Formação Cabeças, utilizando braquiópodes, entre outros macroinvertebrados, dos quais *Pleurochonetes comstocki* é um dos mais abundantes. Esta autora também registrou a ocorrência de lingulídeos indeterminados, *Montsenetes?* sp. e *Camarotoechia?* sp. no Membro Passagem.

Fonseca & Ponciano (2011) apresentaram uma listagem dos táxons reconhecidos na Bacia do Parnaíba até então. Na Formação Pimenteira as autoras listaram a ocorrência de: *Montsenetes* cf. *M. boliviensis*, *Tropidoleptus carinatus*, *Montsenetes carolinae*, *Mucrospirifer pedroanus*, *Australocoelia palmata*, *Pustulatia* sp., *Plicoplasia* sp., *Derbyina* sp., *Paranaia* sp., *Cranaena* sp., *Amphigenia* cf. *elongata*, Delthyridoidea, *Australospirifer* sp., *Chonetes* cf. *syrtalis*, *Spirifer* aff. *subcuspidatus*, Mutationellinae indet., *Orbiculoidea* sp. e lingulídeos. Já no Membro Passagem, Fonseca & Ponciano (2011) listaram a ocorrência dos seguintes táxons: *Pleurochonetes comstocki*, provável *Mucrospirifer pedroanus*, *Derbyina* (?) sp., quatro morfotipos de Rhipidothyrididae indet. ou Mutationellidae indet., *Tropidoleptus carinatus* e *Pustulatia* (?) sp.

Já Ponciano et al. (2012) fizeram um inventário e mapeamento das tafocenoses da Formação Pimenteira. Com relação aos braquiópodes, eles citaram as ocorrências de: *Tropidoleptus carinatus*, *Montsenetes* cf. *boliviensis*, *Orbiculoidea*, Terebratulida e Lingulida no afloramento Morro Branco de Kegel (1953); *Montsenetes* cf. *boliviensis* no afloramento Pimenteira 3 (estrada de terra Pimenteiras-Picos (PI-407)); Terebratulida no afloramento Sussuapara (PI-227); *Scaphiocelesia* sp.? e *Australocoelia* sp.? no afloramento BR-316/km 318 (Picos 2); *Montsenetes* cf. *boliviensis* no afloramento BR-407/km 3 (Picos 3); *Montsenetes* cf. *boliviensis*, Terebratulida, e Lingulida no afloramento Riachão; *Tropidoleptus carinatus* e Terebratulida no afloramento Itainópolis; *Scaphiocelesia?* sp., *Schuchertella?* sp. e *Australocoelia?* sp. no afloramento PI-466/km 12 (Mucambo).

Queiroz et al. (2013) descreveram pela primeira vez os fósseis da Formação Pimenteira que aflora na região do Rio Balsas, município de Santa Teresa, Tocantins. As espécies identificadas foram *Australocoelia palmata*, *Australospirifer iheringi* e *Tropidoleptus carinatus*. A associação destes braquiópodes reforçou mais uma vez a hipótese de que durante o Devoniano Médio, na Bacia do Parnaíba, houve uma mistura de espécies de vários domínios paleobiogeográficos.

Ponciano et al. (2013) apresentaram uma listagem dos braquiópodes que ocorrem no afloramento fossilífero de Oiti (Pimenteiras, Piauí), onde afloram os arenitos do Membro Passagem da Formação Cabeças: *Pleurochonetes comstocki*, *Mucrospirifer pedroanus*, *Derbyina?* sp., *Rhipidothyris* sp., três morfotipos de Rhipidothyrididae indet. ou Mutationellidae indet., e lingulídeos indeterminados. Silva & Candeiro (2013) reportaram a ocorrência de Orthida indet. na região de Aparecida do Rio Negro e Palmas, ambos no Tocantins, em afloramentos da Formação Pimenteira.

Fonseca (2015) fez considerações paleobiogeográficas com base nos braquiópodes registrados no Devoniano da Bacia do Parnaíba. Já Candeiro et al. (2015) apresentaram uma lista da fauna presente na Formação Pimenteira, aflorante na porção central do Tocantins: Orthida indet., *Montsenetes carolinae*, *Australocoelia palmata*, *Mucrospirifer pedroanus*, *Amphigenia* cf. *elongata* e *Tropidoleptus carinatus*. Por sua vez, Oliveira et al. (2018) publicaram um resumo, onde descreveram brevemente a ocorrência de *Orbiculoidea* sp., *Gigadiscina* sp. e *Rugadiscina* sp. no Devoniano da região de Barrolândia-TO.

Rezende et al. (2019) descreveram a ocorrência de *Schellwienella justinianoi*, *Lingula?* sp. e *Orbiculoidea?* sp. na Formação Longá (Devoniano Superior). Ribeiro (2020) fez considerações sobre possíveis migrações de braquiópodes entre as bacias do Paraná e Parnaíba. Ribeiro et al. (2021) fizeram um levantamento da ocorrência de macroinvertebrados no estado de Tocantins e dentre os braquiópodes foram citadas as ocorrências de: *Australocoelia* sp., *Australospirifer* sp., *Derbyina* sp., lingulídeos infaunais, *Orbiculoidea* sp., *Tropidoleptus carinatus* e *Schuchertella* sp.

Santos et al. (2021) fizeram um catálogo dos macrofósseis registrados até então na Formação Pimenteira. Por fim, Santos et al. (2022) fizeram um levantamento dos macrofósseis da Formação Pimenteira depositados em coleções científicas brasileiras e reconheceu a ocorrência de *Lingula* sp., *Lingula* cf. *manni*, *Orbiculoidea* sp., Chonetoidea indet., *Montsenetes* cf. *boliviensis*, *Montsenetes carolinae*, *Pleurochonetes comstocki*, *Australocoelia palmata*, Spiriferida indet., *Pustulatia?* *curupira*, Gen. A sp.1, *Australospirifer iheringi*, *Mucrospirifer pedroanus*, Terebratulida indet., *Amphigenia* cf. *elongata*, *Tropidoleptus carinatus* e braquiópodes indeterminados.

**Bacia do Paraná**

Os primeiros braquiópodes, reconhecidos como devonianos, da Bacia do Paraná (Figuras 6 e 7) foram encontrados em 1876 nas cercanias de Ponta Grossa por Luther Wagoner. Estes fósseis foram identificados como possuindo idade devoniana por Orville Derby e Richard Rathbun (Derby, 1878b), porém eles não foram publicados. Todavia, pouco tempo depois, Derby (1878b) citou pela primeira vez de maneira formal os primeiros braquiópodes devonianos da Bacia do Paraná. Os braquiópodes identificados foram: *Lingula* sp., *Discina* sp., *Spirifer* sp., *Ryhchonella* sp., *Streptorhynchus* sp. e *Vitulina* sp., que segundo esse autor eram muito semelhantes aos encontrados previamente no Devoniano da Bacia do Amazonas. Esses mesmos espécimes foram citados posteriormente por Waagen (1888), com base em uma carta de autoria do Derby.

Smith (1883) citou brevemente os primeiros fósseis de braquiópodes da região da Chapada dos Guimarães, tendo identificado a ocorrência de Spiriferidae, Terebratulidae, *Tropidolepti?* sp., *Discina lodensis?* e *Lingulae* em arenitos ferruginosos de localidades como Santana da Chapada e Laranjal. Smith (1883) considerou essa fauna muito semelhante à do Grupo Hamilton (Devoniano de Nova York) e da região de Ererê e inferiu que as rochas da região da Chapada dos Guimarães teriam idade devoniana ou carbonífera.

Por sua vez, Ammon (1893) fez a primeira descrição e ilustração formal dos braquiópodes devonianos da Bacia do Paraná. Os braquiópodes por ele analisados foram coletados entre 1887 e 1888 pelo professor Vogel em Taquaraçu, na região de Lagoinha, Mato Grosso. Os braquiópodes descritos por Ammon (1893) foram: *Discina baini*, *Chonetes falklandica*, *Spirifer vogeli*, *Centronella?* sp., *Rynchonella?* sp. e *Leptocoelia flabellites*.

Derby (1895) voltou mais uma vez a abordar os braquiópodes devonianos da Bacia do Paraná, desta vez com base em material coletado por Smith, provavelmente em 1883 (Quadros, 1987), na região da Chapada dos Guimarães, Mato Grosso. Os fósseis de braquiópodes descritos por Derby foram: *Lingula* sp., *Discina* sp., *Strophodonta* sp., *Tropidoleptus* sp., *Vitulina* sp., *Rhynchonella* sp., *Spirifera* sp., *Notothyris* (?) *smithi* e *Centronella* (?) *margarida*.

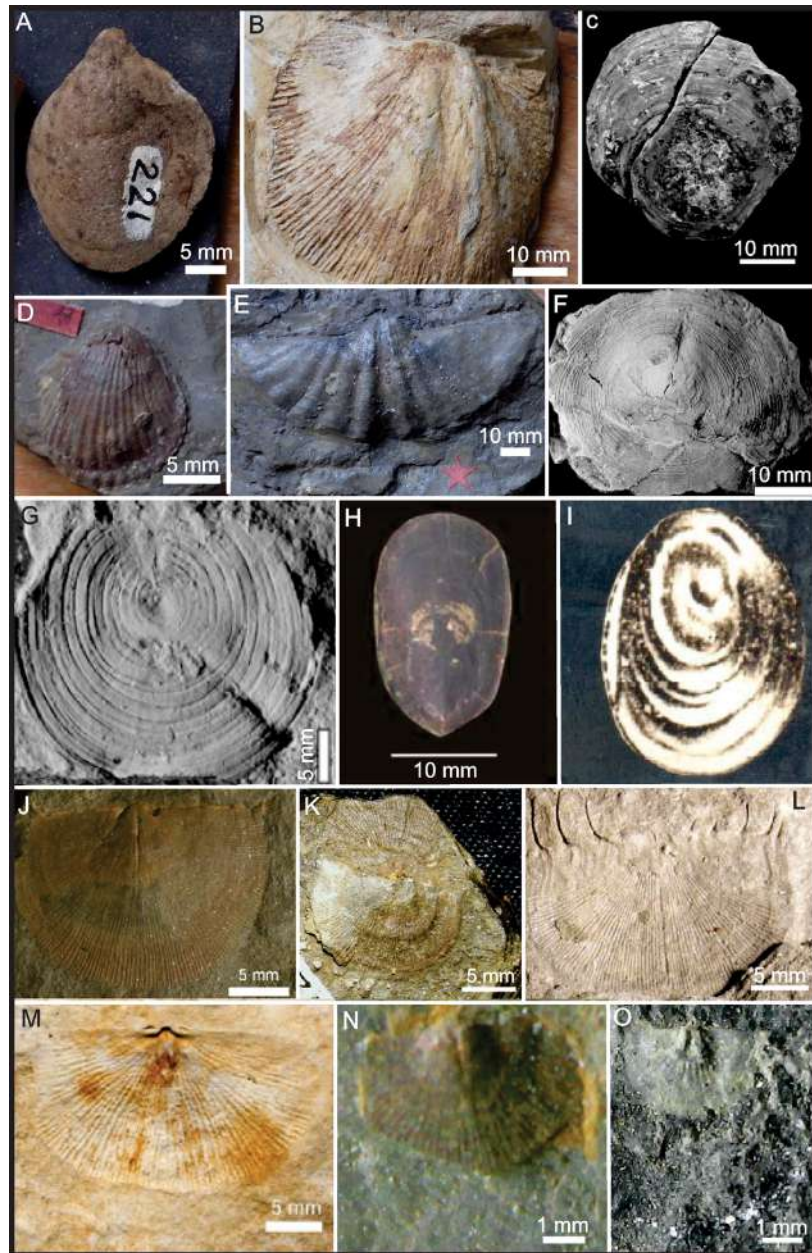
Importante ressaltar que provavelmente Derby concluiu a escrita de seu trabalho em 1890 (Ammon 1893, Clarke 1913a), porém devido a diversos problemas internos e políticos, o volume 9 dos “*Archivos do Museu Nacional*”, onde consta este artigo, foi publicado apenas em 1895. Por isso, no presente trabalho dá-se a Ammon (1893) os créditos por ter publicado e descrito formalmente pela primeira vez os braquiópodes devonianos da Bacia do Paraná, embora Ammon (1893) já tivesse feito naquela época referências ao trabalho de Derby.

Clarke (1895) descreveu trilobitas das formações Ererê e Maecuru, porém ele também analisou uma trilobita de Jaguariaíva, cedido por Derby, que continha um espécimen de *Tropidoleptus* sp. e dois de *Rynchonella* sp. Além disso, baseado nas informações de Derby, Clarke (1895) também se referiu a presença de *Streptorhynchus* sp., *Stropheodonta* sp., *Chonetes* sp., *Spirifer* sp., *Amphigenia* sp. e *Discina* sp. nos estratos devonianos de Jaguariaíva.

Katzer (1897b) fez um levantamento da fauna devoniana conhecida até aquela época para a Bacia do Amazonas e a comparou com o Devoniano de boa parte do mundo. Este autor considerou com base nas famílias de braquiópodes que a fauna do Rio Maecuru era correlata às das camadas devonianas da Bacia do Paraná que por sua vez corresponderia à parte inferior do Devoniano Médio da América do Norte.

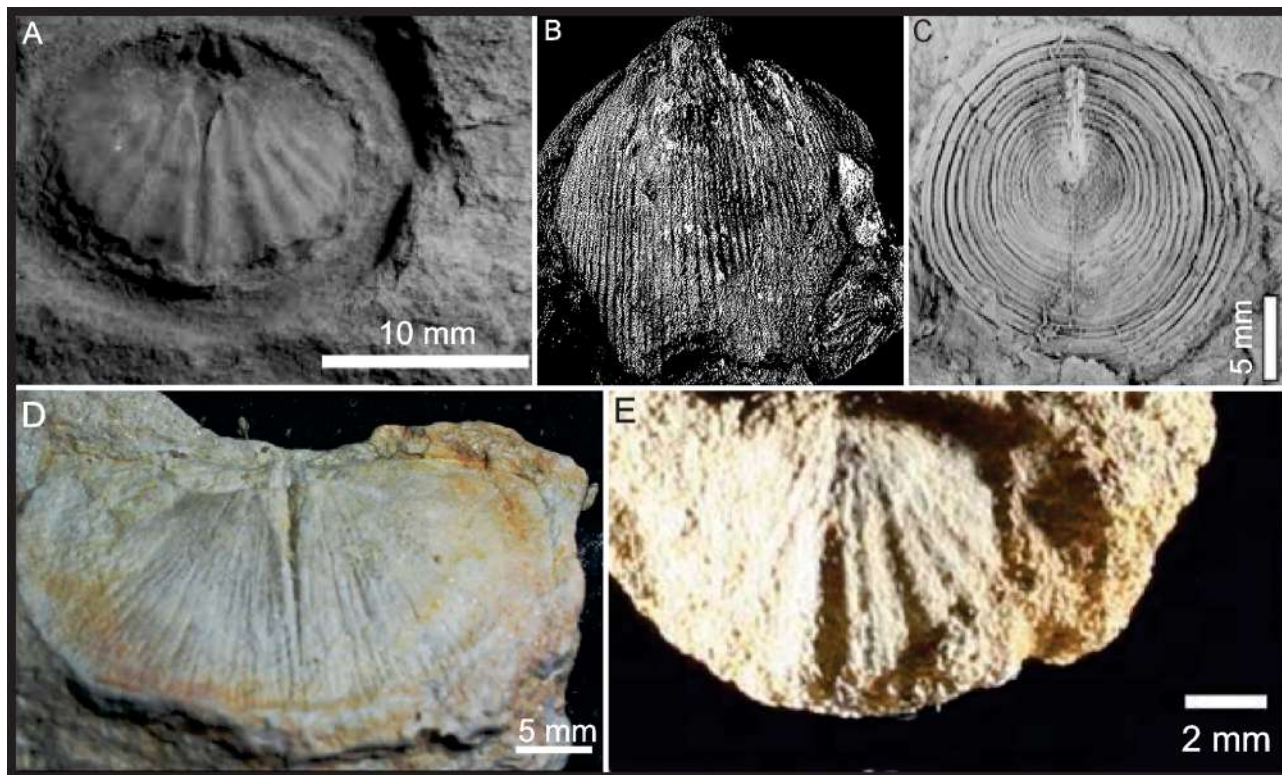
Siemeradski (1898) com base em material coletado pelo Dr. Grillo em Ponta Grossa, citou a ocorrência de *Spirifer antarcticus*, *Lingula* sp. e *Orbiculoidea* cf. *humilis*. A presença da primeira espécie no Devoniano do Paraná fez Siemeradski (1898) inferir uma possível correlação da fauna paranaense com as das Ilhas Malvinas e África do Sul. Já Kayser (1900) publicou um pequeno trabalho descrevendo a ocorrência de *Spirifer iheringi* e *Spirifer borbai* nas cercanias de Tibagi, embora Clarke (1913a) considere esta última espécie idêntica à primeira.

John Clarke em um relatório incluso no trabalho de White (1908) reconheceu: *Spirifer borbai* em Tibagi; *Spirifer iheringi*, *Leptocoelia flabellites*, *Leptostrophia* cf. *perplana* e *Chonetes* cf. *hudsonicus* perto de Jaguariaíva; e *Orbiculoidea* sp., *Leptocoelia flabellites* e *Lingula* em Ponta Grossa. Por sua vez, Clarke (1913a) publicou o seu clássico trabalho que serve de referência até hoje para os estudos de macroinvertebrados do Devoniano da Bacia do Paraná. Clarke (1913a) reconheceu em material coletado durante o progresso da exploração do carvão sob a direção do Dr. White os seguintes espécimes: *Spirifer borbai* na região de Tibagi; *Spirifer iheringi*, *Leptocoelia flabellites*, *Leptostrophia* cf. *perplana*, *Orthothes* cf. *becraftensis* e *Chonetes* cf. *hudsonicus* em Jaguariaíva; e *Leptocoelia flabellites* e *Lingula* sp. em Ponta Grossa.



**Figura 6.** Exemplos do Devoniano da Bacia do Paraná: **A**, *Cryptonella? baini* (DGM 221-I); **B**, *Schellwienella sancticrucis* (DGM 280-I); **C**, *Lingulepis wagoneri* (MPI 3007, adaptado de Bosetti et al., 2010c); **D**, *Derbyina whitiorum* (DGM 223-I); **E**, *Australospirifer* sp. (DGM 304-I); **F**, *Gigadiscina collis* (MPI 5005, sem escala, adaptado de Comniskey & Bosetti, 2017); **G**, *Rugadiscina stagona* (MPI 6104, sem escala, adaptado de Comniskey & Bosetti, 2017); **H**, *Lingulida* indet. (sem número-tombo, adaptado de Zabini et al., 2007); **I**, *Craniops* sp. (CPMP P. 77, sem escala, adaptado de Lange, 1943); **J**, *Australostrophia mesembria* (NR 956b, adaptado de Videira-Santos, 2020); **K**, *Babinia parvula maxima* (DGM 1532-I, adaptado de Videira-Santos et al., 2022); **L**, *Kentronetes? iclaense?* (DGM 1715-I, adaptado de Videira-Santos et al., 2022); **M**, *Pleurochonetes falklandicus* (UFRJ Bq 157, adaptado de Videira-Santos, 2020); **N**, *Sanjuanetes* sp. (MN MS Q1 F7, adaptado de Videira-Santos et al., 2022); **O**, *Chonostrophia? aff. truyolsae* (MN MS Q1 F11, adaptado de Videira-Santos et al., 2022).

**Figure 6.** Devonian specimens from the Paraná Basin: **A**, *Cryptonella? baini* (DGM 221-I); **B**, *Schellwienella sancticrucis* (DGM 280-I); **C**, *Lingulepis wagoneri* (MPI 3007, adapted from Bosetti et al., 2010c); **D**, *Derbyina whitiorum* (DGM 223-I); **E**, *Australospirifer* sp. (DGM 304-I); **F**, *Gigadiscina collis* (MPI 5005, no scale, adapted from Comniskey & Bosetti, 2017); **G**, *Rugadiscina stagona* (MPI 6104, no scale, adapted from Comniskey & Bosetti, 2017); **H**, *Lingulida* indet. (no number-tombo, adapted from Zabini et al., 2007); **I**, *Craniops* sp. (CPMP P. 77, no scale, adapted from Lange, 1943); **J**, *Australostrophia mesembria* (NR 956b, adapted from Videira-Santos, 2020); **K**, *Babinia parvula maxima* (DGM 1532-I, adapted from Videira-Santos et al., 2022); **L**, *Kentronetes? iclaense?* (DGM 1715-I, adapted from Videira-Santos et al., 2022); **M**, *Pleurochonetes falklandicus* (UFRJ Bq 157, adapted from Videira-Santos, 2020); **N**, *Sanjuanetes* sp. (MN MS Q1 F7, adapted from Videira-Santos et al., 2022); **O**, *Chonostrophia? aff. truyolsae* (MN MS Q1 F11, adapted from Videira-Santos et al., 2022).



**Figura 7.** Exemplos do Devoniano da Bacia do Paraná: **A**, *Australocoelia palmata* (UNIRIO 0057-BQ, adaptado de Rezende *et al.*, 2019); **B**, *Scaphiocoelia* cf. *S. boliviensis* (sem número-tombo e escala, adaptado de Boucot & Caster, 1984); **C**, *Orbiculoidea baini* (MPI 5705, sem escala, adaptado de Comniskey & Bosetti, 2017); **D**, *Notiochonetes skottsbergi* (NR 8549b, adaptado de Videira-Santos *et al.*, 2022); **E**, *Pustulatia?* sp. (MN 3325-I, adaptado de Kunzler, 2012).

**Figura 7.** Devonian specimens from the Paraná Basin: **A**, *Australocoelia palmata* (UNIRIO 0057-BQ, adapted from Rezende *et al.*, 2019); **B**, *Scaphiocoelia* cf. *S. boliviensis* (without accession number and scale, adapted from Boucot & Caster, 1984); **C**, *Orbiculoidea baini* (MPI 5705, no scale, adapted from Comniskey & Bosetti, 2017); **D**, *Notiochonetes skottsbergi* (NR 8549b, adapted from Videira-Santos *et al.*, 2022); **E**, *Pustulatia?* sp. (MN 3325-I, adapted from Kunzler, 2012).

Clarke (1913a) também examinou material de Mato Grosso cedido por Carl Carnier, sendo os braquiópodes identificados como: *Chonetes falklandicus*, *Derbyina smithi*, *Brasilia margarida*, *Leptocoelia flabellites*, *Spirifer antarcticus* e *Orbiculoidea baini*.

Orville Derby publicou uma nota no trabalho de Clarke (1913a), revisando parte do material descrito por Derby (1895) com base em exemplares mais bem preservados. Os exemplares descritos por Derby como *Tropidoleptus* sp., *Vitulina* sp. e *Rhynchonella* sp. seriam na verdade uma *Leptocoelia* sp. e o exemplar identificado como *Strophodonta* sp. seria na verdade um *Chonetes* sp. Todavia, Caster (1947) afirmou que as identificações feitas originalmente por Derby (1895) estavam corretas.

Clarke (1913a) também identificou os seguintes braquiópodes no Devoniano da Bacia do Paraná: *Cryptonella?* *baini*, *Derbyina smithi* (= *Notothyris?* *smithi*), *Derbyina whitiorium*, *Spirifer iheringi*, *Spirifer parana*, *Spirifer contrarius*, *Spirifer kayserianus*, *Spirifer antarcticus*, *Leptocoelia flabellites*, *Coelospira?* *colona*, *Schuchertella agassizi*, *Schuchertella sullivanii*, *Schuchertella sancticrucis*, *Leptostrophia?* *mesembria*, *Chonetes falklandicus*, *Chonetes falklandicus* var. *rugosus*, *Orbiculoidea baini*, *Orbiculoidea bodenbenderi*, *Orbiculoidea collis*, *Meristella septata*, *Lingula lepta*, *Lingula keideli*, *Lingula lamella*, *Lingula scalprum* e *Lingula subpunctata*.

Além da descrição taxonômica, Clarke (1913a) fez algumas considerações paleobiogeográficas, fazendo uma discussão crítica de todas as faunas devonianas do Hemisfério Sul, e os braquiópodes por ele identificados serviram de base para a definição da “província austral” mais tarde renomeada como Província Malvinocáfrica (Ritcher, 1941). Atualmente parte do material estudado por Clarke (1913a) está depositado na coleção do New York State Museum e outra parte na coleção do Museu de Ciências da Terra/CPRM.



Alguns meses mais tarde Clarke (1913b) fez comentários sobre os dois gêneros novos criados por ele: *Derbyina* e *Brasilia*. Com relação a este último gênero Clarke (1913b) renomeia como *Paranaia*, pois já existia anteriormente um gênero de amonite batizado com o nome de *Brasilia* (Buckman, 1898).

Kozłowski (1913) também fez descrições sobre a fauna de braquiópodes do Devoniano da Bacia do Paraná, porém como percebido por Petri (1948), o seu trabalho foi publicado meses mais tarde de Clarke (1913a) e, portanto, as espécies criadas por este último teriam prioridade em relação às daquele. De qualquer maneira, Kozłowski (1913) reconheceu os seguintes braquiópodes: *Lingula densa*, *Orbiculoidea grandissima*, *Pholidops* sp., *Stropheodonta* cf. *arcei*, *Chonetes falklandicus*, *Spirifer arrectus*, *Vitulina pustulosa*, *Leptocoelia flabellites* e *Centronella* sp. Kozłowski (1923) ao descrever fósseis do Devoniano da Bolívia reconheceu a prioridade de Clarke (1913a) em relação a Kozłowski (1913) e nesse mesmo trabalho também considerou que *Vitulina pustulosa* descrito por ele em 1913, na verdade se trata de um exemplar juvenil de *Spirifer*.

Oliveira (1927) fez um estudo sobre a geologia do Paraná e reconheceu a presença de *Chonetes falklandicus*, *Leptocoelia flabellites*, *Spirifer kayserianus* e *Lingula keideli* no córrego do Matadouro; e *Lingula lamella* na Pedreira Naumman, todas localizadas em Ponta Grossa. Também foram encontrados *Lingula keideli* e *Schuchertella sancticrucis* nas localidades de Santa Cruz, Lago e Rio Caniú. *Leptocoelia flabellites* era o fóssil mais abundante em todas as localidades.

Nos “folhelhos” de Jaguariaíva, Oliveira (1927) encontrou *Chonetes falklandicus*, *Leptocoelia flabellites*, *Spirifer antarcticus*, *Lingula subpunctata* e *Orbiculoidea collis*. Já no chamado “arenito de Tibagi” foram encontrados *Spirifer iheringi*, *Lingula lepta* e *Cryptonella baini*.

Oliveira (1937) citou a ocorrência de uma fauna muito semelhante à dos folhelhos de Ponta Grossa em um afloramento as margens do Ribeirão Monte, afluente do Rio Bonito, cerca de 15 km da cidade de Rio Bonito-GO (atual Caiapônia). Dentre os braquiópodes foram identificados: *Orbiculoidea baini?*, *Lingula lepta* e *Lingula lamella*, além de esperiferídeos na região de Rio Verde-GO.

Roxo (1937) examinou os braquiópodes devonianos coletados por Carl Carnier provenientes da região de Lagoinha-MT, identificando as seguintes espécies: *Derbyina whitiorium*, *Leptocoelia flabellites*, *Chonetes falklandicus*, *Leptostrophia? mesembria*, *Orbiculoidea baini* e *Lingula* sp. A grande abundância destes dois últimos táxons, levaram Roxo (1937) a deduzir que os arenitos ferruginosos da Chapada foram depositados em mares rasos ou antes em beira de praia e, que como atualmente a Chapada possui altitude de 850 m em relação ao atual nível do mar, supôs que este número representasse também o quanto teria elevado aquela região do Devoniano até os dias atuais.

Oliveira & Cunha (1937) apresentaram perfis com a distribuição de fósseis. Na região do Arroio São Domingos, afluente do rio Tibagi, sendo identificados: *Leptocoelia flabellites*, *Lingula lepta*, *Chonetes falklandicus*, *Schuchertella agassizi*, *Derbyina whitiorium* e *Orbiculoidea* sp. Já na região do Arroio Pica-Pau estes autores encontraram *Chonetes falklandicus*, *Lingula*, *Spirifer? contrarius* e *Leptocoelia flabellites*.

Caster (1939) revisou a taxonomia de alguns braquiópodes da então “fauna austral” e propôs a denominação *Australospirifer* para todos os *Spirifer* austrais; propôs o gênero *Australostrophia*, tendo como espécie-tipo *Leptostrophia? mesembria*; e mostrou que “*Schuchertella*” austrais deveriam ser antes referidas ao gênero *Schellwienella*. Além disso, ele renomeou *Stropheodonta* cf. *arcei* proposto por Kozłowski (1913) como *Eodevonaria* cf. *arcei*.

Na região de Bocaina (Rodovia Ponta Grossa-Tibagi), Oliveira & Oliveira (1939) citaram a ocorrência de *Schuchertella agassizi* e *Spirifer*. Erichsen & Lofgreen (1940), ilustram, sem descrever, uma *Derbyina whitei* e um *Spirifer* na então Santana da Chapada. Posteriormente, Paiva (1941) apresentou a distribuição dos macroinvertebrados em um perfil no ramal Jaguariaíva-Jacarezinho e dentre os braquiópodes foram citados: *Leptocoelia flabellites*, *Schuchertella agassizi*, *Spirifer iheringi*, *Chonetes falklandicus*, *Leptostrophia?*, *Schuchertella sullivanii*, *Derbyina whitiorium*, *Orbiculoidea collis*, *Lingula scalprum*, *Cryptonella baini*, *Lingula keideli*, *Orbiculoidea baini* e *Orbiculoidea bodenbenderi*.

Por sua vez, Cloud Jr. (1942) não concordou que a espécie *Derbyina whitiorium* pertença ao gênero *Derbyina*. Já Lange (1943) descreveu duas novas espécies de braquiópodes: *Orbiculoidea excentrica* e *Pholidops kozłowskii*. Maack (1946a, b *apud* Maack, 1947) citou a ocorrência de braquiópodes nos arenitos Barreiro, já Maack (1947) citou a ocorrência de braquiópodes nos folhelhos de Ponta Grossa.

Caster (1947) citou a ocorrência da fauna de Vogel em folhelhos brancos físseis em Santana da Chapada (folhelho tijolo de Santanna e Padres), com elementos pelágicos da fauna de Ponta Grossa, incluindo *flabellites*, sendo que acima viria a fauna de Smith-Derby nos arenitos com *Tropidoleptus*. Na região do Ribeirão dos Cavalos foi encontrado *Lingula*

e na Serra de Boa Sentença foram encontrados *Spirifer*, *Australocoelia*? e “*Stricklandia*” em uma argila micácea e arenosa. Boucot & Caster (1984) consideraram que esse último espécime seria uma *Scaphiocoelia* cf. *boliviensis*. Almeida (1948) citou a ocorrência de *Chonetes* sp., *Lingula* sp. e *Orbiculoidea* sp. no planalto de Caiapônia, em Goiás, e de *Spirifer* sp. nas proximidades do Rio Verde, em Mato Grosso do Sul.

Petri (1948) fez um estudo sobre o Devoniano do Paraná. Em um furo de sondagem, realizado em 1935, em São José do Parapanema-Jaguariaíva, ele identificou as seguintes espécies: *Orbiculoidea* sp., *Chonetes falklandicus*, *Schuchertella agassizi*, *Schuchertella sullivani*, *Leptocoelia flabellites*, *Lingula*, *Derbyina whitiorium* e *Spirifer kayserianus*.

No Ramal Jaguariaíva-Jacarezinho, Petri (1948) encontrou a maior parte das espécies previamente reconhecidas por Paiva (1941). Petri (1948) fez perfis em outras localidades também como: região do Lambedor, reconhecendo *Lingula lepta*, *Lingula lamella*, *Orbiculoidea baini*, *Leptocoelia flabellites*, *Spirifer antarcticus*, *Spirifer iheringi*, *Chonetes falklandicus*, *Schuchertella agassizi*, *Derbyina smithi*, *Spirifer kayserianus*, *Orbiculoidea bodenbonderi* e *Lingula scalprum*; perfis ao norte do “hotel”, reconhecendo *Leptocoelia flabellites*, *Orbiculoidea baini*, *Schuchertella agassizi*; e no arenito fácies Tibagi na antiga rodovia Lambedor-Jaguariaíva, reconhecendo *Spirifer iheringi*, *Orbiculoidea baini*, *Lingula lepta*, *Orbiculoidea bodenbonderi*, *Derbyina?* e *Schuchertella agassizi*.

Na região de Tibagi, Petri (1948) fez um perfil onde foram encontrados no açude do Sr. Francisco Pacher as seguintes espécies: *Chonetes falklandicus*, *Derbyina whitiorium*, *Orbiculoidea bodenbonderi*, *Spirifer kayserianus*, *Lingula lepta*, *Spirifer iheringi*, *Schuchertella agassizi*; na estrada de São Domingos foram encontrados *Chonetes falklandicus*, *Derbyina whitiorium*, *Leptocoelia flabellites*, *Schuchertella sullivani*, *Orbiculoidea bodenbonderi*, *Lingula lepta*, *Lingula lamella*, *Spirifer kayserianus*, *Schuchertella agassizi* e *Spirifer iheringi*.

Petri (1948), chegou a algumas considerações gerais, tais como: *Leptocoelia flabellites*, *Lingula lepta*, *Orbiculoidea baini*, *Schuchertella agassizi*, *Schuchertella sullivani*, *Spirifer iheringi* e *Spirifer kayserianus* não tem valor para correlações devido à grande distribuição geográfica; *Chonetes falklandicus* e *Orbiculoidea bodenbonderi* possuem grande distribuição estratigráfica, porém aparentam ser raras ou inexistentes no topo; *Derbyina whitiorium* é comum nas partes inferiores e médias, porém quase inexistente no topo; *Lingula lamella* é muito comum no topo; *Cryptonella? baini*, *Leptostrophia? mesembria* e *Orbiculoidea collis* possuem a sua distribuição obedecendo aparentemente à fatores geográficos; *Orbiculoidea excentrica* aparentemente ocorre apenas na base; e não há referência estratigráfica para a *Lingula subpunctata*. Por fim, foi notado que certas espécies tinham um paleoambiente preferencial, como, por exemplo, o *Spirifer iheringi* frequentemente encontrado em arenitos fácies Tibagi, enquanto *Orbiculoidea* é frequentemente encontrado em folhelhos pretos.

Lange (1954) fez um histórico das pesquisas paleontológicas do estado do Paraná até aquele momento e apresentou uma listagem de todos os invertebrados reconhecidos para aquele estado, até aquela ocasião. Neste mesmo ano Almeida (1954) citou a ocorrência de *Lingula* em afloramento ao sul da Chapada.

Boucot & Gill (1956), consideraram que *Leptocoelia flabellites*, que era reconhecida até então como ocorrendo no hemisfério sul, não era um verdadeiro *Leptocoelia* como os que ocorriam no hemisfério norte. Portanto, eles criaram a espécie *Australocoelia tourteloti* para substituir *Leptocoelia flabellites*. Contudo, após discussões de Melo (1985) e Isaacson (1993), considera-se que *Australocoelia tourteloti* é sinônimo júnior de *Australocoelia palmata*, e esta última passou a ser considerada como espécie-tipo do gênero.

Lange & Petri (1967), em um trabalho clássico sobre o Devoniano da Bacia do Paraná, consideraram que a ocorrência de *Australospirifer iheringi* caracterizava paleontologicamente o membro Tibagi, enquanto *Tropidoleptus carinatus* seria o fóssil mais característico do membro São Domingos no Mato Grosso. Os autores chamaram a atenção para o fato do *Australospirifer kayserianus* e *Lingula lamella* ocorrerem apenas em folhelhos e *Australospirifer iheringi* ser bastante numeroso em rochas arenosas. Além disso, afirmaram também que as “*Lingula*” necessitavam de uma revisão sistemática.

Lange e Petri (1967), ainda compararam a fauna do Paraná com a de outras regiões da província Malvinocáfrica e inferiram que *Orbiculoidea* poderia possuir um hábito epibentônico. Além disso, apresentam uma listagem completa da fauna conhecida até então, distribuída estratigraficamente.

Carvalho (1976) fez uma revisão taxonômica dos esperiferídeos do Devoniano da Bacia do Paraná, ilustrando alguns detalhes da morfologia interna de *Australocoelia*, enquanto Lopes (1976 *apud* Melo, 1988) relatou a ocorrência de *Leptocoelia*, *Australocoelia* e *Notiochonetes* em Chicórea Norte (Chapada dos Guimarães-MT).

Copper (1977), fez um estudo sobre paleolatitudes no Devoniano do Brasil e a extinção em massa do Frasniano/Famenniano, citando a ocorrência do lingulídeo *Dignomia lepta* (= *Lingula lepta*), *Australocoelia peruviana*, *Notiochonetes*

*falklandicus*, “*Schelwiebella*” *agassizi*, *Derbyina?* *whitiorum*, *Australostrophia mesembria*, *Orbiculoidea baini* e *Australospirifer* na região de Jaguaraiá; e *Derbyina smithii*, *Paranaia margarida*, *Australocoelia* sp., *Australospirifer vogeli*, *Notiochonetes* sp., *Brachyspirifer pedroanus*, *Australostrophia* sp., *Pustulatia* sp., “*Camarotoechia*” sp., “*Strophodonta*” sp., *Orbiculoidea* sp. e *Lingula* sp. na região de Mato Grosso/Goiás. Além de afirmar que o *Coelospira colona* provavelmente se trata de uma *Australocoelia* juvenil.

Isaacson (1977a) estudou braquiópodes do Devoniano da Bolívia, porém sugeriu, com base nas ilustrações de Clarke (1913a), a ocorrência de *Chonetes* (*Pleurochonetes*) *lauriata* e *Gamonetes anteloi* para o Devoniano da Bacia do Paraná. Já Isaacson (1977b) sinonimizou *Paranaia margarida* com *Derbyina smithi*.

Quadros (1979, 1981a) fizeram uma revisão taxonômica dos braquiópodes do afloramento Tope de Fita (Mato Grosso). Quadros (1981a) identificou: *Orbiculoidea baini*, *Australocoelia tourteloti*, *Plicoplasia planoconvexa?*, *Esperiferideos* indet., *Derbyina* sp., *Paranaia* sp., Terebratulida indet. e *Australostrophia* sp.?. Quadros (1981b) reconheceu a ocorrência de *Chapadella mendesi* no Devoniano da Bacia do Paraná, porém Quadros (1987) colocou essa suposta nova espécie na sinonímia de *Derbyina whitiorum*.

Andrade & Camarço (1980) utilizaram a subdivisão informal da Formação Ponta Grossa proposta por Andrade & Camarço (1978) e citaram a ocorrência dos seguintes braquiópodes: *Spirifer iheringi*, *Spirifer kayserianus*, *Leptocoelia flabellites*, *Orbiculoidea baini*, *Derbyina* sp. e *Schuchertella* sp. na transição do membro inferior para o médio, atualmente transição entre unidades 2 e 3 do Grupo Chapada (Carbonaro & Ghilardi, 2016) em Caiapônia-GO. Já na estrada que liga Iporá-Caiapônia foram identificados *Australospirifer iheringi*, *Leptocoelia flabellites* e *Orbiculoidea* sp., na mesma unidade geológica.

Melo (1985) também fez algumas considerações paleoecológicas e paleobiogeográficas, para a Bacia do Paraná, discutindo sobre a Província Malvinocáfrica, além de comparar as diversas regiões abrangidas pela mesma, entre si e com as outras províncias paleobiogeográficas. Embora Melo (1985) não tenha descrito os braquiópodes, ele figurou boa parte dos que eram reconhecidos no Devoniano da Bacia do Paraná até então. Ele também alerta para a necessidade de uma revisão sistemática de certos grupos de braquiópodes.

Racheboeuf & Branisa (1985) estudaram Chonetoidea do Devoniano da Bolívia e sugeriram, com base nas ilustrações de Clarke (1913a), a ocorrência de *Babinia parvula* no Devoniano da Bacia do Paraná.

Quadros (1987) fez uma revisão taxonômica dos Lingulida, Strophomenida, Spiriferida e Terebratulida do Devoniano de Mato Grosso, reconhecendo os espécimes: *Craniops trombetana*, *Australostrophia mesembria*, *Notiochonetes falklandica*, *Coelospira* sp., *Australospirifer iheringi*, *Derbyina whitiorum*, *Podolella* sp., e *Schuchertella* sp. Além de propor uma emenda à diagnose do gênero *Derbyina* e uma nova espécie de Chonostrophidae: *Chonostrophia andina*. Estes braquiópodes teriam uma idade entre o Neo-siegeniano e Eo-emsiano.

Melo (1988) fez um estudo sobre a Província Malvinocáfrica no Brasil. Ele afirmou que os típicos braquiópodes malvinocáfricos da Bacia do Paraná são: *Australocoelia*, *Australostrophia*, *Australospirifer* e *Meristelloides*, além de *Scaphiocoelia*, *Derbyina* e *Paranaia*, corroborando que a fauna de braquiópodes da Bacia do Paraná tinha afinidades com a do Devoniano da Bolívia. Neste trabalho ele também afirma que há grande ocorrência de lingulídeos no membro São Domingos.

Quadros e Melo (1989) afirmaram ter encontrado *Tropidoleptus* na localidade de Monjolo (Chapada dos Guimarães), mas também não descreveram e ilustraram os espécimes. Já Bosetti (1989a, b, c) revisou os lingulídeos descritos originalmente por Clarke (1913a) para o Devoniano da Bacia do Paraná, propondo novas nomenclaturas baseadas em critérios “actuopaleontológicos” fornecidos por Emig (1982), como principal ferramenta, sendo eles: arranjo dos músculos e contorno das cicatrizes musculares, morfologia da região umbonal e disposição dos dois canais anteriores do manto. Segundo Bosetti (1989a, b), apenas os fósseis com impressão muscular poderiam ser passíveis de uma classificação natural, enquanto os que não tivessem essa estrutura preservada, deveriam ser classificados por meio de parassistemática. As espécies propostas por Bosetti (1989a, c) foram: *Lingula sagittalis*, *Lingula sagittalis* var. *quadrata*, *Lingula liliata*. Enquanto os morfotipos propostos por Bosetti (1989a, b) foram Linguloide simétrico-morfotipo A, Linguloides quadrangulares-morfotipos B1, B2, B3, B4, Linguloides triangulares-morfotipos C1, C2, C3, C4 e Linguloide pentagonal-morfotipo D.

Bosetti & Quadros (1996) fizeram um estudo sobre os lingulídeos da Chapada dos Guimarães (Serra de Atimã, Lagoinha e Véu da Noiva). Neste trabalhos eles citaram todos os braquiópodes conhecidos para a região até então: *Lingula*, *Craniops trombetana*, *Orbiculoidea baini*, “*Schuchertella*”, *Australostrophia mesembria*, *Chonostrophia andina*,

*Notiochonetes falklandica*, *Coelospira*, *Australocoelia tourteloti*, *Australospirifer iheringi*, *Plicoplasia planoconvexa*, *Derbyina smithi*, *Derbyina whitiorium*, *Derbyina* sp., *Podolella* sp., *Mutationellidae* indet. Dentre os lingulídeos foram identificados *Lingula sagittalis*, *Lingula lilliata*, *Linguloides quadrangulares* – Tipo B1, B2, B3; *Linguloides triangulares* – Tipo C3. Os autores concluíram que as comunidades de *Lingula* do Mato Grosso e Paraná são bastante semelhantes e o tipo de fossilização é a mesma, embora os exemplares paranaenses sejam em geral mais bem preservados.

Fonseca (1998) analisou os fósseis estudados por Clarke (1913a) e que estão depositados na coleção do Museu de Ciências da Terra/CPRM, concluindo que dentre diferentes espécies há com certeza, exemplares de *Pleurochonetes falklandicus*.

Bosetti (2004) fez um estudo tafonômico do devoniano do Paraná, utilizando dentre outros macroinvertebrados, braquiópodes. Já Marques (2006) fez uma análise cladística dos esperiferídeos da Formação Ponta Grossa e, embora não fosse exatamente o foco de seu trabalho, ele também identificou nos arredores de Amorinópolis (Goiás) no afloramento Fazenda “Sonho Meu” (unidade 3 do Grupo Chapada) a presença de *Derbyina smithi*, *Cryptonella baini*, *Orbiculoidea* sp., um orthotídeo indeterminado e uma possível nova espécie de esperiferídeo.

Zabini *et al.* (2007), fizeram um estudo sobre lingulídeos abordando aspectos referentes à biologia e ecologia de lingulídeos atuais e fazendo considerações relativas aos lingulídeos fósseis. Neste trabalho eles passaram a usar o termo lingulídeo ao invés de *Lingula*, pois, segundo Emig (2003), a família Lingulidae teria surgido apenas no Mesozoico e, portanto, os lingulídeos paleozoicos necessitavam de uma revisão sistemática. Bosetti *et al.* (2007), fizeram um estudo tafonômico tendo como base, dentre outros macroinvertebrados, braquiópodes, enquanto Zabini (2007) utilizou lingulídeos para fazer estudos tafonômicos.

Souza (2007) fez uma revisão sistemática dos Chonetoidea do Devoniano da Bacia do Paraná, identificando: *Australostrophia mesembria*, *Pleurochonetes falklandicus*, *Pleurochonetes surucoi?*, *Babinia?* sp., *Kentronetes?* cf. *iclaensis*, *Chonostrophia?* sp. e Eodevonariidae cf. *Lomaella*.

Bosetti *et al.* (2010a, b) observaram macroinvertebrados tais como *Schuchertella* e *Australocoelia* com tamanho anormalmente pequeno. Bosetti *et al.* (2010a) propôs “efeito Lilliput” (Urbanek, 1993) no Givetiano da Bacia do Paraná para explicar tal fato. Já Bosetti *et al.* (2010c) descrevem pela primeira vez a ocorrência de *Lingulepis* no Devoniano do estado do Paraná e propuseram uma nova espécie: *Lingulepis wagoneri*.

Zabini *et al.* (2010) utilizaram lingulídeos para fazerem análises de tafonomia e tafofácies no Devoniano da Bacia do Paraná. Por sua vez, Comniskey (2011) fez uma revisão sistemática dos discinídeos do Devoniano da Bacia do Paraná, identificando *Orbiculoidea baini*, *Orbiculoidea bodenbenderi*, *Orbiculoidea excentrica* e *Gigadiscina collis*, esta última espécie tinha sido classificada por Clarke (1913a) como *Orbiculoidea collis*. Comniskey & Bosetti (2011), fizeram a primeira menção ao gênero *Rugadiscina* sp. para as camadas devonianas da Bacia do Paraná, Sub-bacia Apucarana.

Kunzler *et al.* (2011) e Kunzler (2012) fizeram uma revisão do material coletado no Devoniano do Mato Grosso por H.H. Smith e estudado por O.A. Derby e identificaram a ocorrência de Lingulidae indet., *Orbiculoidea baini*, *Orbiculoidea excentrica*, Strophochonetidae indet., *Spinocyrtia?* sp., *Pustulatia?* sp., Mucrospiriferidae, *Derbyina smithi*, *Paranaia margarida*, *Globithyris?* sp. e *Tropidoleptus carinatus*. Estes fósseis estão depositados na coleção de paleoinvertebrados do Museu Nacional/UFRJ e não se tem certeza ainda de quais foram resgatados ou não após o incêndio que atingiu o palácio desta instituição em 2018.

Bosetti *et al.* (2012) fizeram um estudo sobre as causas do primeiro registro do declínio da fauna malvinocáfrica na Bacia do Paraná e apresentaram uma tabela contendo todos os braquiópodes conhecidos na referida bacia até então: *Cryptonella?* *baini*, *Meristella septata*, *Coelospira?* *colona*, *Australospirifer parana*, *Australospirifer contrarius*, *Australospirifer antarcticus*, *Australospirifer kayserianus*, *Australospirifer iheringi*, *Derbyina whitiorium*, *Australocoelia palmata*, *Australostrophia mesembria*, *Notiochonetes falklandicus*, *Schuchertella agassizi*, *Schuchertella sulivani*, *Lingulepis wagoneri*, *Gigadiscina collis*, *Orbiculoidea bodenbenderi*, *Orbiculoidea excentrica*, *Orbiculoidea baini* e lingulídeos infaunais. Já Zabini *et al.* (2012) fizeram estudos de biomineralização, tafonomia e diagênese dos lingulídeos.

Cerri (2013) fez um estudo sobre braquiópodes Calciata do Devoniano da Bacia do Paraná e como resultados ele obteve que as espécies *Australostrophia mesembria*, *Pleurochonetes falklandicus*, *Cryptonella baini* e *Australocoelia palmata* são táxons válidos, porém *Australospirifer*, *Schuchertella* e *Derbyina* possuem problemas na identificação, pois os caracteres diagnósticos são passíveis de alterações tafonômicas.

Zabini et al. (2013) fizeram um estado da arte dos estudos sobre discinídeos e lingulídeos do Devoniano da Bacia do Paraná. Carbonaro et al. (2015) apresentaram a tafonomia de *Orbiculoidea* na unidade 4 do Grupo Chapada. Já Comniskey et al. (2016) apresentaram aspectos tafonômicos e o efeito Lilliput nos discinídeos.

Carbonaro & Ghilardi (2016) citaram a ocorrência de braquiópodes para o Devoniano de Goiás: *Orbiculoidea baini*, *Orbiculoidea excentrica*, Chonetidina indet. na unidade 4 do Grupo Chapada.

Silva et al. (2016, 2017) descreveram uma possível primeira ocorrência de *Rugadiscina* sp. no Devoniano da Sub-Bacia Alto Garças, mais especificamente no Mato Grosso do Sul. Ribeiro et al. (2017) citaram a ocorrência de *Orbiculoidea*, *Australocoelia palmata*, *Australospirifer* sp., Mutationellidae e *Notiochonetes falklandica* no Devoniano de Jaciara-MT. Por sua vez, Pais & Machado (2017) fizeram um breve histórico sobre as pesquisas sobre Chonetoidea do Devoniano da borda leste.

Ferreira et al. (2017) citaram a ocorrência de *Australostrophia mesembria*, *Australocoelia flabelites*, *Derbyina whitiorium*, *Australospirifer contrarius*, *Notiochonetes falklandicus*, *Orbiculoidea baini* e *Schuchertella* sp. no afloramento CEEP, em Arapoti-PR. No mesmo ano, Tavares et al. (2017) citaram a ocorrência de *Australocoelia* sp., *Australocoelia palmata*, *Derbyina* sp., *Australospirifer* sp., *Orbiculoidea* e lingulídeos infaunais no afloramento Rio Guaricanga, Piraí do Sul-PR.

Comniskey & Bosetti (2017) fizeram uma revisão dos discinídeos do Devoniano da Bacia do Paraná, identificando as seguintes espécies: *Orbiculoidea baini*, *Orbiculoidea bodenbenderi*, *Orbiculoidea excentrica*, *Gigadiscina collis* e *Rugadiscina stagona*.

Myszynski Jr. (2018) citou a ocorrência de diversos braquiópodes no Devoniano das regiões abrangidas por Arapoti, Jaguariaíva, Piraí do Sul e Ventania, todas cidades do Paraná, porém todos já eram reconhecidos previamente na Bacia do Paraná. Por sua vez Myszynski Jr. et al. (2018) citaram a ocorrência de *Orbiculoidea* sp. para o Devoniano Médio da região de Ponta Grossa.

Silva et al. (2018) descreveram brevemente a ocorrência de *Orbiculoidea baini*, *Orbiculoidea bodenbenderi*, *Gigadiscina* e *Rugadiscina* no Devoniano do Mato Grosso do Sul. Videira-Santos & Scheffler (2018) fizeram um estado da arte das pesquisas sobre Chonetoidea do Devoniano da Sub-Bacia Alto Garças, enquanto Carbonaro et al. (2018) fizeram a primeira descrição de *Orbiculoidea baini* e *Orbiculoidea excentrica* da unidade 4 do Grupo Chapada em Goiás.

Videira-Santos & Scheffler (2019) fizeram um estado da arte das pesquisas sobre Chonetoidea do Devoniano da Bacia do Paraná. Por sua vez, Rezende et al. (2019) revisaram a ocorrência do gênero *Australocoelia* na Bacia do Paraná e reconheceram as espécies: *Australocoelia palmata* e *Australocoelia boucoti*. Videira-Santos (2020) apresentou uma dissertação em que revisou os Chonetoidea da Bacia do Paraná, cujo resultados foram publicados dois anos depois.

Rezende & Isaacson (2021) fizeram uma revisão taxonômica do que era chamado até então como “*Schuchertella*” e concluíram que na verdade se tratava de *Schellwienella* e reconheceu as seguintes espécies: *Schellwienella clarkei*, *Schellwienella sullivanii* e *Schellwienella sancticrucis*.

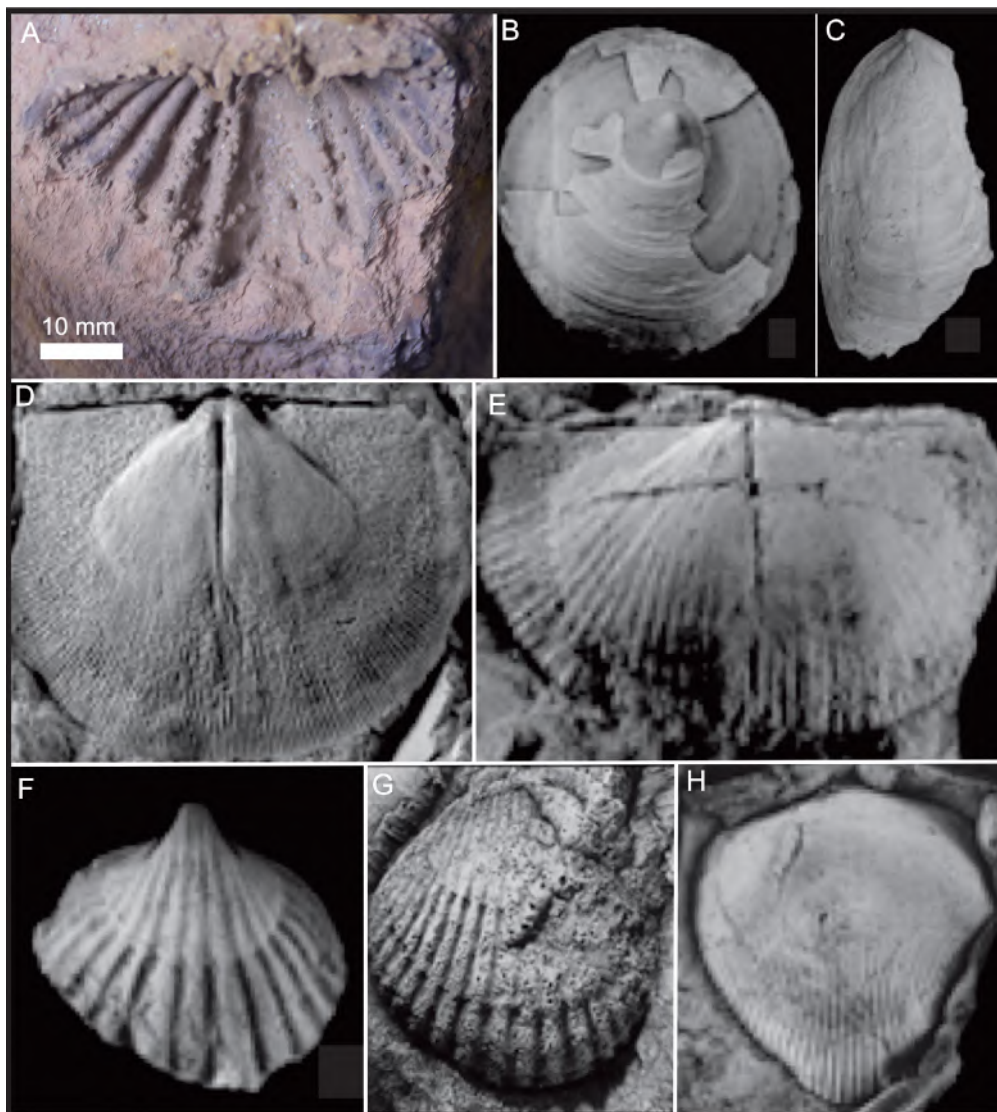
Sedorko et al. (2021) apresentaram uma lista de todos os macroinvertebrados reconhecidos até o momento na Bacia do Paraná separados por estado (Paraná, Mato Grosso do Sul, Mato Grosso e Goiás). Por sua vez, Silva et al. (2021) reconheceram *Orbiculoidea baini*, *Orbiculoidea bodenbenderi*, *Orbiculoidea excentrica*, *Gigadiscina collis* e *Rugadiscina* na borda noroeste da Bacia do Paraná.

Videira-Santos & Scheffler (2022) apresentaram um resumo confirmando a ocorrência da espécie de *Tropidoleptus carinatus* na Bacia do Paraná, enquanto Silva & Scheffler (2022) descreveram discinídeos presentes em diversos municípios de Mato Grosso do Sul: *Orbiculoidea baini*, *Orbiculoidea bodenbenderi*, *Orbiculoidea excentrica*, *Gigadiscina collis*, *Rugadiscina* e *Schizobolus?* sp.

Por fim, Videira-Santos et al. (2022) revisaram os Chonetoidea da Bacia do Paraná e reconheceram a presença, além de *Pleurochonetes falklandicus* e *Australostrophia mesembria*, de: *Babinia parvula maxima*, *Kentronetes? iclaense*, *Kentronetes? ortegae?*, *Sanjuanetes?* sp., *Chonostrophia* aff. *truyolsae*, Chonetidae indet., *Pleurochonetes comstocki?*, *Notiochonetes skottsbergi* e *Pleurochonetes surucoi?*.

### Bacia do Parecis

Os braquiópodes do Devoniano da Bacia do Parecis (figura 8) são muito pouco estudados e o único artigo que abordou esse tema é de Boucot et al. (2001). Nessa publicação os autores reconheceram a ocorrência de *Orbiculoidea falklandensis*, *Orbiculoidea* cf. *collis*, *Lingula* cf. *lepta*, *Australostrophia mesembria*, *Australostrophia clarkei*, *Pleurochonetes surucoi*, *Australospirifer* sp., *Australocoelia palmata*, *Pleurothyrella* cf. *knodi*, *Derbyina* sp. e Orthotetacideo não identificado.



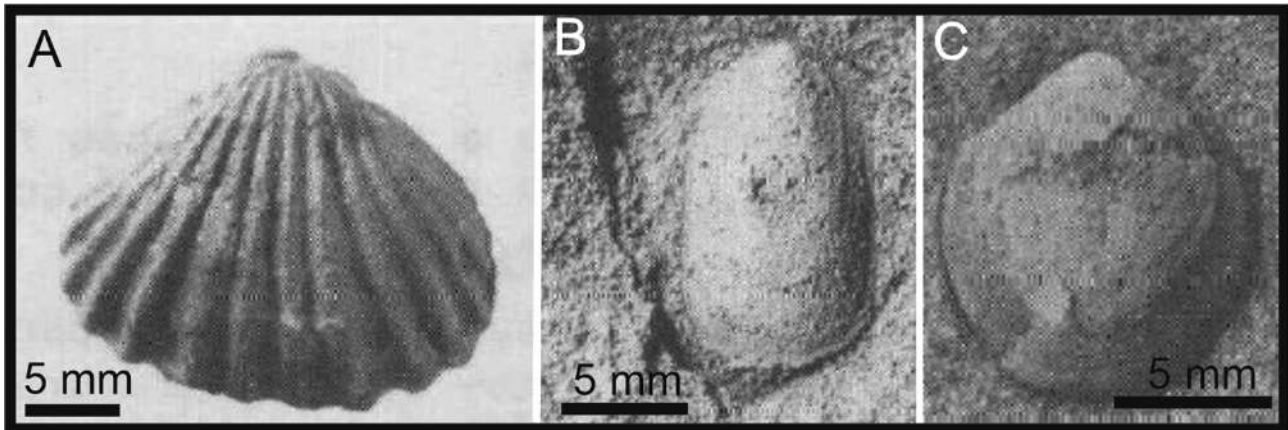
**Figura 8.** Exemplos do Devoniano da Bacia do Parecis: **A**, *Australospirifer* sp. (CD 376); **B**, *Orbiculoidea* sp. (sem número-tombo, adaptado de Boucot *et al.*, 2001); **C**, *Lingula* sp. (sem número-tombo, adaptado de Boucot *et al.*, 2001); **D**, *Australostrophia clarkei* (MHNC 2794, adaptado de Boucot *et al.*, 2001); **E**, *Pleurochonetes surucoi* (MN 7534-I, adaptado de Boucot *et al.*, 2001); **F**, *Australocoelia palmata* (MN 3539-I, adaptado de Boucot *et al.*, 2001); **G**, *Derbyina* sp. (MN 7542-I, adaptado de Boucot *et al.*, 2001); **H**, *Pleurothyrella* cf. *knodi* (MN 3537-I, adaptado de Boucot *et al.*, 2001).

**Figure 8.** Devonian specimens from the Parecis Basin: **A**, *Australospirifer* sp. (CD 376); **B**, *Orbiculoidea* sp. (without accession number, adapted from Boucot *et al.*, 2001); **C**, *Lingula* sp. (without accession number, adapted from Boucot *et al.*, 2001); **D**, *Australostrophia clarkei* (MHNC 2794, adapted from Boucot *et al.*, 2001); **E**, *Pleurochonetes surucoi* (MN 7534-I, adapted from Boucot *et al.*, 2001); **F**, *Australocoelia palmata* (MN 3539-I, adapted from Boucot *et al.*, 2001); **G**, *Derbyina* sp. (MN 7542-I, adapted from Boucot *et al.*, 2001); **H**, *Pleurothyrella* cf. *knodi* (MN 3537-I, adapted from Boucot *et al.*, 2001).

### Bacia do Jatobá

Muniz (1978) foi pioneiro no estudo de braquiópodes do Devoniano da Bacia do Jatobá. Neste resumo expandido o autor descreveu a ocorrência de *Lingula* aff. *scalprum*, *Orbiculoidea* sp., *Camarotoechia jatobensis* nom. nud. e *Hamburgia* sp. (figura 9). Este autor também fez considerações paleoecológicas com base nos braquiópodes reconhecidos e comparou com a fauna existente nas bacias do Paraná, Amazonas e Parnaíba.

Por fim, Pereira (2011) e Pereira *et al.* (2012) reconheceram os mesmos táxons de Muniz (1978), embora tenham identificado “*Hamburgia*” com nomenclatura aberta. Os autores fizeram considerações tafonômicas e novas considerações paleoecológicas.



**Figura 9.** Exemplos do Devoniano da Bacia do Jatobá: **A**, *Camarotoechia* sp. (DG-CT-UFPE 2530, adaptado de Muniz, 1978); **B**, *Lingula* sp. (DG-CT-UFPE 2522, adaptado de Muniz, 1978); **C**, *Hamburgia?* sp. (DG-CT-UFPE 2539, adaptado de Muniz, 1978).

**Figure 9.** Devonian specimens from the Jatobá Basin: **A**, *Camarotoechia* sp. (DG-CT-UFPE 2530, adapted from Muniz, 1978); **B**, *Lingula* sp. (DG-CT-UFPE 2522, adapted from Muniz, 1978); **C**, *Hamburgia?* sp. (DG-CT-UFPE 2539, adapted from Muniz, 1978).

## CONSIDERAÇÕES TAXONÔMICAS

### Bacia do Amazonas

Na Bacia do Amazonas foram encontrados 30 trabalhos que abordassem braquiópodes do Devoniano. Destes a maioria foi publicada no século XXI (33%), seguido por na primeira metade do século XX (27%), na segunda metade do século XX (23%) e por fim no século XIX (17%). O artigo mais antigo é de 1874, enquanto o mais recente é de 2021. Percebeu-se um período de mais de 40 anos, entre 1930 e 1972, sem publicações abordando fósseis de braquiópodes devonianos desta bacia. Com relação as classes de braquiópodes identificadas, 19% dos táxons são Lingulata, 26% são Strophomenata e 54 % são Rhynchonellata.

Atualmente os táxons de braquiópodes considerados válidos no Devoniano da Bacia do Amazonas são:

**Formação Manacapuru** – *Orbiculoidea baini*, *Orbiculoidea bodenbenderi*, *Orbiculoidea excentrica*, *Orbiculoidea xinguensis* e *Orbiculoidea katzeri*.

**Formação Maecuru** – *Protoleptostrophia* sp., *Megastrophia* (*Megastrophia*) sp., “*Strophomena*” *hoeferi*, *Montsenetes carolinae*, “*Chonetes*” *freitasi*, “*Schuchertella*” *agassizi*, “*Anoplia nucleata*”, *Chonostrophia knodi*, *Chonetes?* *curuaensis*, *Patriaspirifer?* cf. *duodenarius*, *Mucrospirifer katzeri*, “*Pustulatia*”? *curupira*, *Amphigenia elongata*, *Derbyina jamesiana*, *Tropidoleptus carinatus*, “*Podolella*” *rathbuni*, *Discomyorthis hartti*, *Platyorthis nettoana*, *Camarotoechia?* aff. *sappho*, *Australospirifer?* *lauro-sodreanus*, *Spirifer coelhoanus*, *Spirifer clarkei*, “*Spirifer*” *derbyi*, “*Spirifer*” *hartti*, *Leptocoelia?* sp., *Cyrtina?* *maecuruensis*, *Productella maecuruensis* e “*Spirifer hartti*”.

**Formação Ererê** – *Lingula ererensis*, *Lingula spatulata*, *Orbiculoidea* sp., “*Orbiculoidea lodensis*”, “*Chonetes*” *freitasi*, *Pleurochonetes comstocki*, “*Schuchertella*” *agassizi*, “*Chonetes*” *herbertsmithi*, “*Chonetes*” *onettianus*, *Plicoplasia curupira*, *Derbyina jamesiana*, *Paranaia wardiana*, “*Podolella*” *derbyiana*, *Platyorthis nettoana*, *Camarotoechia?* aff. *dotis*, *Mucrospirifer pedroanus* e “*Spirifer*” *valenteanus*.

**Formação Barreirinha** – *Lingula gracana*, *Lingula rodriguezii*, *Lingula stauntoniana*, “*Orbiculoidea lodensis*” e *Schizobolus truncatus*.

Alguns táxons ainda necessitam de revisão taxonômica, tais como, *Australospirifer?* *lauro-sodreanus*, *Spirifer coelhoanus*, *Spirifer clarkei*, *Productella maecuruensis*, *Leptocoelia?* sp., *Cyrtina?* *maecuruensis*, “*Spirifer*” *derbyi*, “*Spirifer*” *hartti*, *Anoplia nucleata*, *Chonostrophia knodi* e *Chonetes?* *curuaensis*. Os braquiópodes inarticulados abordados por Rathbun (1878) e Katzer (1903) necessitam de revisão (ver material suplementar).

**Bacia do Parnaíba**

Na Bacia do Parnaíba foram encontrados 28 trabalhos que abordassem braquiópodes do Devoniano. Destes a maioria foi publicada no século XXI (61%), seguido por na segunda metade do século XX (36%) e por fim na primeira metade do século XX (3%). O artigo mais antigo é de 1948, enquanto o mais recente é de 2022. O maior período sem publicações referentes a braquiópodes devonianos nesta bacia foi entre 1967 e 1985. Com relação as classes de braquiópodes identificadas: 21% são Lingulata, 27% são Strophomenata e 52% são Rhynchonellata.

Atualmente os táxons de braquiópodes considerados válidos no Devoniano da Bacia do Parnaíba são:

**Formação Itaim** – *Orbiculoidea* sp., “*Lingula*”? sp., “*Schuchertella*”? sp., “*Spirifer*”? sp., *Derbyina smithi*? e “*Chonetes*”? sp.

**Formação Pimenteira** – “*Lingula*” cf. *manni*, *Orbiculoidea* sp., *Montsenetes* cf. *boliviensis*, *Montsenetes carolinae*, *Schuchertella*? sp., *Australocoelia palmata*, “Gen. A sp. 1”, *Australospirifer iheringi*, *Mucrospirifer* cf. *pedroanus*, Terebratulida indet., *Derbyina*? sp., *Amphigenia* cf. *elongata*, *Tropidoleptus carinatus*, *Scaphiocoelia*? sp. e Orthida indet.

**Formação Cabeças** – *Montsenetes* cf. *boliviensis*, *Pleurochonetes comstocki*, Spiriferida indet., *Pustulatia*? *curupira*, *Mucrospirifer* cf. *pedroanus*, Terebratulida indet., *Tropidoleptus carinatus* e *Camarotoechia*? sp.

**Formação Longá** – “*Lingula*”? sp., *Orbiculoidea*? sp. e *Schellwienella justianoi*.

Percebeu-se uma notável carência em trabalhos de descrição taxonômica de braquiópodes inarticulados (e.g., lingulídeos e discinídeos). Os exemplares/táxons discutidos por Melo (1985) para a Bacia do Parnaíba necessitam de revisão (ver material suplementar).

**Bacia do Paraná**

Na Bacia do Paraná foram encontrados 96 trabalhos que abordassem braquiópodes do Devoniano. Destes a maioria foi publicada no século XXI (41%), seguido por na segunda metade do século XX (26%), na primeira metade do século XX (24%) e por fim no século XIX (9%). O artigo mais antigo é de 1878, enquanto o mais recente é de 2022. O maior período sem publicações referentes a braquiópodes devonianos nesta bacia foi entre 1913 e 1927. Com relação as classes de braquiópodes identificadas: 5% são Craniata, 16% são Lingulata, 35% são Strophomenata e 44% são Rhynchonellata.

Atualmente os táxons de braquiópodes considerados válidos no Devoniano da Bacia do Paraná são:

**Formação Ponta Grossa** – Lingulida indet., *Lingulepis wagoneri*, *Gigadiscina collis*, *Orbiculoidea bodenbenderi*, *Orbiculoidea excentrica*, *Orbiculoidea baini*, *Rugadiscina stagona*, *Craniops kozlowskii*, “*Craniops trombetana*”, *Australostrophia mesembria*, *Babinia parvula máxima*, *Kentronetes? iclaense*, *Kentronetes? ortegae?*, *Pleurochonetes falklandicus*, *Pleurochonetes surucoi?*, *Chonostrophia* sp., *Chonostrophia?* aff. *truyolsae*, *Sanjuanetes?* sp., *Schellwienella clarkei*, *Schellwienella sullivanii*, *Schellwienella sancticrucis*, *Cryptonella? baini*, *Meristella septata*, *Coelospira? colona*, *Australospirifer parana*, *Australospirifer contrarius*, *Australospirifer antarcticus*, *Australospirifer kayserianus*, *Australospirifer iheringi*, *Derbyina whitiorum*, *Derbyina smithi*, *Australocoelia palmata*, *Australocoelia boucoti*, *Plicoplasia* sp., *Podolella* sp. e *Scaphiocoelia* cf. *boliviensis*.

**Formação São Domingos** – Lingulida indet., *Lingulepis wagoneri*, *Gigadiscina collis*, *Orbiculoidea bodenbenderi*, *Orbiculoidea excentrica*, *Orbiculoidea baini*, Obolidae indet., *Australostrophia mesembria*, *Babinia parvula maxima*, *Pleurochonetes falklandicus*, *Pleurochonetes? comstocki?*, *Notiochonetes skottsbergi*, *Schellwienella clarkei*, Chonetidae indet., *Cryptonella? baini*, *Australospirifer antarcticus*, *Australospirifer kayserianus?*, *Australospirifer iheringi*, *Derbyina?* sp., *Derbyina whitiorum*, *Derbyina smithi*, *Australocoelia palmata*, Orthida indet., Mucrospiriferidae indet., *Spinocyrtia?* sp., *Pustulatia?* sp., *Globithyris?* sp. e *Tropidoleptus* sp.

Alguns grupos ainda carecem de revisão como os esperiferídeos, *Derbyina/Paranaia*, *Coelospira? colona*, *Meristella septata*, *Cryptonella? baini*, *Plicoplasia/Pustulatia* e *Craniops trombetana* (ver material suplementar).

**Bacia do Parecis**

Na Bacia do Parecis foi encontrado apenas um trabalho que abordasse braquiópodes do Devoniano. Este artigo é de 2001 e desde então não houve publicações que abordassem o tema aqui discutido. Com relação as classes de braquiópodes identificadas: 27% são Lingulata, 27% são Strophomenata e 46% são Rhynchonellata.

Os táxons identificados nesta bacia foram:



**Formação Ponta Grossa ou São Domingos** – *Orbiculoidea falklandensis*, *Gigadiscina collis*, *Lingula cf. lepta*, *Australostrophia mesembria*, *Australostrophia clarkei*, *Pleurochonetes surucoi*, *Australospirifer* sp., *Australocoelia palmata*, *Pleurothyrella cf. knodi*, *Derbyina* sp. e *Orthotetida* indet. (ver material suplementar).

Os Lingulata desta bacia carecem de revisão taxonômica. *Orbiculoidea cf. collis* identificado por Boucot et al. (2001) provavelmente é *Gigadiscina collis*.

#### Bacia do Jatobá

Na Bacia do Jatobá foram encontrados três trabalhos que abordassem braquiópodes do Devoniano. O mais antigo é de 1978, enquanto o mais recente é de 2012. Houve um período de 33 anos sem quaisquer estudos envolvendo fósseis de braquiópodes devonianos nesta bacia. Com relação as classes de braquiópodes identificadas: 50% são Lingulata e 50% são Rhynchonellata.

Os táxons identificados nesta bacia foram:

**Formação Inajá** – *Lingula aff. scalprum*, *Orbiculoidea* sp., *Camarotoechia jatobensis* nom. nud e *Hamburgia?* sp.

*Camarotoechia jatobensis* é considerado aqui como *nomem nudum* por ter sido proposto em um resumo expandido, o que segundo o Código Internacional de Nomenclatura Zoológica não é considerado um meio válido para se propor novas espécies. Todos os braquiópodes reconhecidos até o presente momento nesta bacia carecem de revisão taxonômica.

## CONSIDERAÇÕES PALEOBIOGEOGRÁFICAS

#### Bacia do Amazonas

Os gêneros *Chonetes*, *Chonostrophia*, *Camarotoechia*, *Australospirifer*, *Spirifer*, *Leptocoelia*, *Cyrtina*, *Productella* e *Paranaia* não foram considerados nesta seção por haver relevantes suspeitas sobre suas ocorrências na Bacia do Amazonas (Fonseca 2001, 2004; Sartenaer, 2007; Fonseca & Ponciano, 2011; Kunzler, 2012).

Os gêneros da Bacia do Amazonas são encontrados nos reinos Malvinocáfrico, Velho Mundo e/ou Américas Orientais, corroborando o caráter misto da fauna na Bacia do Amazonas (Fonseca, 2015). Dentre os gêneros registrados na Bacia do Amazonas, 39% deles não ocorrem em outras bacias brasileiras no Devoniano. A bacia que mais compartilha gêneros com a Bacia do Amazonas é a Bacia do Parnaíba com 10 gêneros. Os táxons que são compartilhados com outras bacias brasileiras são os seguintes:

- **Paraná:** *Pleurochonetes*, *Derbyina*, *Orbiculoidea*, *Pustulatia*, *Tropidoleptus*, *Plicoplasia* e *Podolella*.
- **Parnaíba:** *Pleurochonetes*, *Derbyina*, *Mucrospirifer*, *Orbiculoidea*, *Pustulatia*, *Amphigenia*, *Tropidoleptus*, *Schuchertella*, *Lingula* e *Montsenetes*.
- **Parecis:** *Pleurochonetes*, *Derbyina*, *Orbiculoidea* e *Lingula*.
- **Jatobá:** *Orbiculoidea* e *Lingula*.

Os braquiópodes que são compartilhados entre as bacias do Amazonas e Parnaíba se espalharam muito rapidamente por volta do Eifeliano o que impede considerações sobre migrações entre essas duas bacias (ver material suplementar).

#### Bacia do Parnaíba

Chama atenção ao fato de todos os braquiópodes do Devoniano da Bacia do Parnaíba serem compartilhados com outras bacias brasileiras, além de possuir elementos dos reinos Malvinocáfrico, Velho Mundo e Américas Orientais, corroborando o caráter misto da fauna na Bacia do Parnaíba da mesma forma que na Bacia do Amazonas (Fonseca, 2015). A bacia que mais compartilha táxons com a Bacia do Parnaíba é a Bacia do Amazonas, com 10 gêneros (ver material suplementar). Os gêneros compartilhados com outras bacias são:

- **Amazonas:** *Pleurochonetes*, *Derbyina*, *Mucrospirifer*, *Orbiculoidea*, *Pustulatia*, *Amphigenia*, *Tropidoleptus*, *Schuchertella*, *Montsenetes* e *Lingula*.
- **Paraná:** *Pleurochonetes*, *Derbyina*, *Orbiculoidea*, *Pustulatia*, *Tropidoleptus*, *Australocoelia*, *Australospirifer*, *Scaphiocoelia* e *Schellwienella*.
- **Parecis:** *Orbiculoidea*, *Lingula*, *Derbyina* e *Pleurochonetes*.
- **Jatobá:** *Orbiculoidea* e *Lingula*.

### Bacia do Paraná

Não foram considerados nesta seção os gêneros *Meristella* e *Coelospira* por haver suspeitas sobre sua ocorrência na Bacia do Paraná, embora nunca tenham sido revisados formalmente (Isaacson, 1977b; Copper, 1977). Por sua vez, *Spinocyrtia*? e *Globithyris*? também não foram considerados aqui por terem sido propostos em uma dissertação de mestrado, mas nunca publicados formalmente (Kunzler, 2012).

Chama atenção o fato de que apenas cerca de 55% dos gêneros considerados serem tipicamente malvinocáfricos conforme Penn-Clarke & Harper (2021). Dentre os gêneros registrados na Bacia do Paraná, 45% deles não ocorrem em outras bacias brasileiras no Devoniano. A bacia que mais compartilha táxons com a Bacia do Paraná é a Bacia do Parnaíba, com 9 gêneros. Os táxons que são compartilhados com outras bacias brasileiras são os seguintes:

- **Amazonas:** *Pleurochonetes*, *Derbyina*, *Orbiculoidea*, *Pustulatia*, *Tropidoleptus*, *Plicoplasia* e *Podolella*.
- **Parnaíba:** *Pleurochonetes*, *Derbyina*, *Orbiculoidea*, *Pustulatia*, *Tropidoleptus*, *Australocoelia*, *Australospirifer*, *Scaphiocoelia* e *Schellwienella*.
- **Parecis:** *Pleurochonetes*, *Derbyina*, *Orbiculoidea*, *Australocoelia*, *Australospirifer* e *Schellwienella*,
- **Jatobá:** *Orbiculoidea*,

Com relação a migração para outras bacias brasileiras pode se fazer as seguintes considerações: *Pleurochonetes* são registrados desde o Praguiano tardio/Emsiano inicial e possivelmente adentraram as bacias do Amazonas e Parnaíba a partir do Eifeliano tardio/Givetiano inicial quando ocorreu a conexão entre as três principais bacias intracratônicas brasileiras (Grahm *et al.*, 2016). *Australocoelia*, *Australospirifer* e *Scaphiocoelia*? migraram durante esse mesmo evento da Bacia do Paraná para a Bacia do Parnaíba, mas aparentemente não alcançaram a Bacia do Amazonas.

*Tropidoleptus* e *Pustulatia* fizeram o caminho inverso durante o Eifeliano tardio/Givetiano inicial, ou seja, nesse evento de transgressão migraram das bacias do Amazonas e/ou Parnaíba para a Bacia do Paraná, mas aparentemente foram restritos às porções mais rasas da borda noroeste da Bacia do Paraná, não havendo registros destes gêneros na borda leste.

Por fim, a possível ocorrência de *Derbyina* na Formação Itaim (Emsiano tardio, Bacia do Parnaíba) necessita ser revisada, pois no Emsiano tardio não havia ainda a conexão entre as bacias do Paraná e Parnaíba (Melo, 1988). *Derbyina* provavelmente migrou da Bacia do Paraná para a Bacia do Amazonas, passando possivelmente pela Bacia do Parnaíba, durante o Eifeliano (Grahm *et al.*, 2016) (ver material suplementar).

### Bacia do Parecis

89% dos gêneros da Bacia do Parecis são compartilhados com a Bacia do Paraná, o que já era de se esperar tendo em vista que provavelmente estas bacias eram conectadas no Devoniano (*e.g.*, Bahia *et al.*, 2006; Boucot *et al.*, 2001). A única exceção é o gênero *Pleurothyrella* que é tipicamente malvinocáfrico, mas não é encontrado em nenhuma outra bacia brasileira. Possivelmente este gênero adentrou a Bacia de Parecis a partir da Bolívia, onde é registrado no Devoniano Inferior (Isaacson, 1977b, 1993). O momento exato em que esta migração ocorreu requer uma melhor datação das rochas devonianas da Bacia do Parecis (ver material suplementar).

### Bacia do Jatobá

A Bacia do Jatobá é muito pouco estudada e os gêneros registrados nela necessitam de revisão. *Camarotoechia* e *Hamburgia* possivelmente não ocorrem nessa bacia, embora não tenham sido revisados formalmente (Melo, 1985; Sartenaer, 2007), enquanto *Lingula* e *Orbiculoidea* são cosmopolitas o que impede qualquer consideração com relação a migrações (ver material suplementar).

## CONCLUSÃO

Como foi possível perceber, trabalhos formais de descrição taxonômica de paleoinvertebrados são, em maior ou menor grau, escassos no Devoniano das bacias sedimentares brasileiras. Notou-se que os braquiópodes inarticulados são os menos estudados em geral, porém alguns grupos de braquiópodes articulados ainda carecem de revisão taxonômica também. Foi possível chegar as seguintes conclusões:

– Os primeiros fósseis de braquiópodes do Devoniano brasileiro foram descobertos na Bacia do Amazonas em meados do século XIX, porém, alguns grupos ainda necessitam de revisão taxonômica, tais como, *Australospirifer? lauro-sodreanus*, *Spirifer coelhoanus*, *Spirifer clarkei*, *Productella maecurensis*, *Leptocoelia? sp.*, *Cyrtina? maecurensis*, “*Spirifer? derbyi*”, “*Spirifer? hartti*”, *Anoplia nucleata*, *Chonostrophia knodi* e *Chonetes? curuaensis*. Os braquiópodes inarticulados abordados por Rathbun (1878) e Katzer (1903) necessitam de revisão. Percebeu-se também que dentre as bacias estudadas, a Bacia do Amazonas é a que possui maior proporção de trabalhos publicados no século XIX e também a que teve o maior período sem publicações desde o primeiro trabalho, 42 anos.

– Os trabalhos na Bacia do Parnaíba começaram 74 anos depois dos da Bacia do Amazonas, porém a quantidade total de publicações atualmente não é muito diferente entre estas bacias, muito devido ao maior número de publicações referentes a Bacia do Parnaíba no século XXI, totalizando mais de 60% dos trabalhos referentes a esta bacia. Contudo, percebeu-se ainda uma notável carência em trabalhos de descrição taxonômica de braquiópodes inarticulados (e.g., lingulídeos e discinídeos). Os exemplares/táxons discutidos por Melo (1985) para a Bacia do Parnaíba necessitam de revisão.

– Os braquiópodes do Devoniano da Bacia do Paraná são de longe os mais bem estudados dentre as bacias aqui analisadas. A Bacia do Paraná possui o maior número de trabalhos publicados (próximo a 100) e com pequenos intervalos entre as publicações desde o primeiro trabalho. Todavia, alguns grupos ainda carecem de revisão como os esperiferídeos, *Derbyina/Paranaia*, *Coelospira? colona*, *Meristella septata*, *Cryptonella? baini*, *Plicoplasia/Pustulatia* e *Craniops trombetana*.

– Por fim, os estudos sobre braquiópodes devonianos das bacias de Parecis e Jatobá são os mais deficientes dentre as bacias analisadas, sendo restritos a um e três trabalhos, respectivamente, dentre estes há um resumo expandido e uma dissertação de mestrado. Portanto, recomenda-se que mais trabalhos de viés taxonômico sejam realizados no Devoniano destas áreas, pois há grande potencial para novas descobertas. Além disso os Lingulata da Bacia do Parecis e todos os braquiópodes da Bacia do Jatobá carecem de revisão taxonômica.

As considerações paleobiogeográficas aqui realizadas são limitadas devido à necessidade de revisão de certos táxons. Todavia, espera-se que este artigo sirva de subsídio para futuras obras de cunho taxonômico e por consequência o refinamento das inferências paleobiogeográficas e paleoambientais nas bacias aqui analisadas. Boa parte dos braquiópodes aqui mencionados já se encontram em processo de revisão taxonômica, compondo a pesquisa de doutorado do primeiro autor deste artigo.

## AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem aos seguintes curadores por permitirem acesso às coleções sob suas responsabilidades: Dr. Rafael Silva (CPRM), Dra. Silane Caminha (UFMT), BS Mark Florence (NMNH/SI), MS Kathy Hollis (NMNH/SI) e PhD Douglas Erwin (NMNH/SI). RVS agradece ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) (processo 141382/2021-0) e à Comissão Fullbright Brasil pelo apoio financeiro. SMS agradece o apoio financeiro do CNPq (processo 409209/2021-0). Por fim, os autores gostariam de agradecer a Ma. Maria Izabel Manes (Museu Nacional/UFRJ) pela revisão do *abstract* e aos dois revisores (Dra. Deusana Machado e Dr. Elvio Bosetti) pelas valiosas sugestões.

## REFERÊNCIAS

- Albuquerque, O.R. 1922. Reconhecimentos geológicos no valle do Amazonas (Campanhas de 1918 e 1919). *Boletim do Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil*, **3**: 1-83.
- Almeida, F.F.M. 1948. Contribuição à geologia dos Estados de Goiás e Mato Grosso. *Notas Preliminares e Estudos*, **46**: 1-36.
- Almeida, F.F.M. 1954. Geologia do centro-leste matogrossense. *Boletim da Divisão de Geologia e Mineralogia*, **15**: 1-97.
- Almeida, F.F.M. & Carneiro, C.D.R. 2004. Inundações marinhas fanerozoicas no Brasil e recursos minerais associados. In: V. Mantesso-Neto; A. Bartorelli; C.D.R. Carneiro & B.B. Brito-Neves

- (eds.) Geologia do continente Sul-Americano: Evolução da obra de Fernando Flávio Marques de Almeida. Beca, p. 43-58.
- Ammon, L. 1893. Devonianische Versteinerungen von Lagoinha in Matto Grosso (Brasilien). *Zeitschrift der Gesellschaft für Erdkunde zu Berlin*, **28**: 1-15.
- Andrade, S.M. & Camarço, P.E.N. 1978. Mapeamento geológico a leste das cidades de Iporá-Amorinópolis. Nuclebrás/DRM, p.30 (Relatório interno).
- Andrade, S. M. & Camarço, P.E.N. 1980. Estratigrafia dos sedimentos devonianos do flanco nordeste da Bacia do Paraná. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 31, 1980. *Anais*, Camboriú, p. 2828-2836.
- Bahia, R.B.C.; Martins-Neto, M.A.; Barbosa, M.S.C. & Pedreira, A.J. 2006. Revisão estratigráfica da Bacia do Parecis – Amazônia. *Revista Brasileira de Geociências*, **36**: 692-703.
- Barbosa, O.; Ramos, J.R.A.; Gomes, F.A. & Helmbold, R. 1966. Geologia estratigráfica, estrutural e econômica da área do “Projeto Araguaia”. *Monografia da Divisão de Geologia e Mineralogia*, **19**: 1-94.
- Barreto, P.M.C. 1968. Paleozoico da Bacia do Jatobá, Pernambuco. *Boletim da Sociedade Brasileira de Geologia*, **17**: 29-45.
- Bastos, A.A. & Moura, P. 1929. Reconhecimentos geológicos no rio Maecuru. In: E.P. Oliveira (ed.). Relatório anual do director do Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil, anno 1928, Rio de Janeiro, Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil, 19, 1-94.
- Beurlen, G. 1964. Geologia e estratigrafia da região de São Luiz, município de Picos-PI. Escola de Geologia, Relatório de Graduação, 71p.
- Bosetti, E.P. 1989a. Paleontologia dos Lingulida (Brachiopoda: Inarticulata) da Formação Ponta Grossa, Devoniano, Bacia do Paraná, Brasil. Programa de Pós-graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Dissertação de Mestrado, 119 p.
- Bosetti, E.P. 1989b. Proposição de uma sistemática artificial para lingulídeos fósseis baseada no estudo de lingulídeos da Formação Ponta Grossa (Devoniano), Bacia do Paraná, Brasil. In: Congresso Brasileiro de Paleontologia, 11, 1989. *Anais*. Curitiba, SBP, p. 53-89.
- Bosetti, E.P. 1989c. Revisão Sistemática dos Lingulida (Brachiopoda: Inarticulata) da Formação Ponta Grossa (Devoniano) Estado do Paraná, Brasil. In: Congresso Brasileiro de Paleontologia, 11, 1989. *Anais*. Curitiba, SBP, p. 73-89.
- Bosetti, E.P. 2004. Tafonomia de alta resolução das fácies de offshore da sucessão devoniana da região de Ponta Grossa – Paraná, Brasil. Programa de Pós-graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Tese de Doutorado, 112p.
- Bosetti, E.P.; Godoy, L.C.; Horodyski, R.S.; Myszkowski, L. & Zabini, C. 2009. Interpretação paleoambiental na sequência basal da formação Ponta Grossa (Devoniano) do município de Ponta Grossa, Paraná, Brasil. *Terr@ Plural*, **3**: 137-156. doi:10.5212/TerraPlural.v3i1.137156
- Bosetti, E.P.; Granh, Y.; Horodyski, R.S.; Mauller, P.M.; Breuer, P. & Zabini, C. 2010a. An earliest Givetian “Lilliput Effect” in the Parana Basin, and the collapse of the Malvinokaffric shelly fauna. *Palaontologische zeitschrift*, **85**: 49-65. doi:10.1007/s12542-010-0075-8
- Bosetti, E.P.; Granh, Y.; Horodyski, R.S. & Mauller P.M. 2012. The first recorded decline of the Malvinokaffric Devonian fauna in the Parana Basin (southern Brazil) and its cause; taphonomic and fossil evidences. *Journal of South American Earth Sciences*, **37**: 228-241. doi:10.1016/j.jsames.2012.02.006
- Bosetti, E.P.; Granh, Y. & Melo, J.H.G. 2011. Ensaios em homenagem a Frederico Waldemar Lange: Pioneiro da Micropaleontologia no Brasil. Rio de Janeiro, Interciência, 450p.
- Bosetti, E.P.; Horodyski, R.S.; Zabini, C.; Matsumura, W.M.K. & Pentead, A.C. 2010b. Ocorrência de fenótipos subnormais no limite Neoeifeliano/Eogivetiano, Tibagi, Estado do Paraná: implicações tafonômicas e paleoecológicas. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi Ciências Naturais*, **5**: 135-149. doi:10.46357/bcnaturais.v5i2.638
- Bosetti, E.P.; Horodyski, R.S.; Zabini, C.; Matsumura, W.M.K. & Godoy, L.C. 2010c. Primeira ocorrência de *Lingulepis* (Brachiopoda: Obolidae) no Devoniano do estado do Paraná, Brasil. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi Ciências Naturais*, **5**: 151-164. doi:10.46357/bcnaturais.v5i2.639
- Bosetti, E.P. & Quadros, R. 1996. Contribuição ao estudo dos Lingulida (Brachiopoda: Inarticulata) da Formação Ponta Grossa, Devoniano, Bacia do Paraná, Município de Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brasil. In: Simpósio Sul-Americano do Siluro Devoniano, 1996. *Anais*, Ponta Grossa, p. 357-361.
- Boucot, A. J. 1971. Malvinokaffric Devonian marine community distribution and implications for Gondwana. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **43**: 23-49.
- Boucot, A.J. 1975. Evolution and extinction rate controls. Amsterdam, Elsevier, 427p.
- Boucot, A.J. & Caster, K.E. 1984. First occurrence of *Scaphiocoelia* (Brachiopoda, Terebratulida) in the early Devonian of Parana Basin. *Journal of Paleontology*, **58**: 1354-1359.
- Boucot, A.J. & Gill, E.D. 1956. *Australocoelia*, a new Lower Devonian brachiopod from South Africa, South America and Australia. *Journal of Paleontology*, **30**: 1173-1178.
- Boucot, A.J.; Rowell, A.J.; Racheboeuf, P.R.; Pereira, E.; Melo, J.H.G. & Siqueira, L.P. 2001. Position of the Malvinokaffric Realm's northern boundary (Early Devonian) based on newly discovered brachiopods from the Parecis Basin (Brazil). *Journal of the Czech Geological Society*, **46**: 109-120.
- Buckman, S.S. 1898. On the grouping of some divisions of so-called “Jurassic time”. *Quarterly Journal of Geological Society*, p.459.
- Campanha, V.A & Mabeoone, J.M. 1974. Paleambiente e paleoecologia do Membro Picos, Formação Pimenteiras (Devoniano do Piauí). In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 28, 1974. *Anais*, SBG, 2, p. 220-235.
- Candeiro, C.R.; Alves, Y.M.; Souza, F.E.; Tavares, L.; Rodrigues, K.; Souza, L.B. & Morais, F. 2015. Note on the paleobiota from the Paleozoic Pimenteiras and Pedra de Fogo formations of the Central Tocantins, Brazil. *Terr@ Plural*, **9**: 84-101. doi:10.5212/TerraPlural
- Carbonaro, F.A.; Comniskey, J.C.; Corral, H.S. & Ghilardi, R.P. 2018. *Orbiculoidea bairdi* e *Orbiculoidea excentrica* (Brachiopoda, Discinidae) do Devoniano Médio (Sub-bacia Alto Garças, Bacia do Paraná) de Caiapônia, Goiás (Brasil). *Geologia USP. Série Científica*, **18**: 11-20. doi: 10.11606/issn.2316-9095.v18-137847
- Carbonaro, F.A.; Comniskey, J.C. & Ghilardi R. P. 2015. Tafonomia de Orbiculoidea da Unidade 4 do Grupo Chapada (Devoniano, Sub-bacia Alto Garças, Bacia do Paraná) na região de Caiapônia, Goiás. In: PALEO SP, 2015, 2015. *Livro de Resumos*, Diadema, p. 40-40.
- Carbonaro, F.A. & Ghilardi R.P. 2016. Fósseis do Devoniano de Goiás (Sub-Bacia Alto Garças, Bacia do Paraná). *Papéis Avulsos de Zoologia (São Paulo)*, **56**: 135-149. doi:10.11606/0031-1049.2016.56.11
- Carvalho, R.G. 1972. Braquiópodes devonianos da Bacia do Amazonas. Universidade de São Paulo, Tese de Doutorado, 140p.

- Carvalho, R.G. 1975. Braquiopodes devonianos da Bacia do Amazonas Orthida, Strophomenida, Spiriferida e Terebratulida. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Nova série, Geologia*, **21**: 1-35.
- Carvalho, R.G. 1976. Esperiferideos da Bacia do Paraná. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **48**(3): 453-461.
- Caster, K.E. 1939. A Devonian fauna from Colombia. *Bulletins of American Paleontology*, **24**: 1-218.
- Caster, K.E. 1947. Expedição geológica em Goiaz e Mato Grosso. *Mineração e Metalurgia*, **12**: 126-127.
- Caster, K.E. 1948. Excursão geológica ao estado do Piauí. *Mineração e Metalurgia*, **12**: 271-271.
- Cerri, C.A.D. 2013. Revisão sistemática dos Brachiopoda (Calciata), da Formação Ponta Grossa, Devoniano, Bacia do Paraná, Brasil. Programa de Pós-graduação em Geoquímica e Geotectônica, Universidade de São Paulo, Dissertação de Mestrado, 126 p.
- Clarke, J.M. 1895. As trilobitas do grez de Ereré e Maecurú. *Revista do Museu Nacional*, **9**: 1 – 58.
- Clarke, J.M. 1899. Moluscos devonianos do estado do Pará, Brasil. *Archivos do Museu Nacional*, **10**: 49-174.
- Clarke, J.M. 1913a. Fósseis devonianos do Paraná. Serviço geológico e Mineralógico do Brasil, 353 p. (Monografia 1).
- Clarke, J.M. 1913b. Illustrations of the Devonian Fossils of Southern Brazil and the Falklands Islands. *New York State Museum Bulletin*, **164**: 140-200.
- Cloud Jr., P.E. 1942. Terebratuloid brachiopoda of the Silurian and Devonian. *Geological Society of America, Special papers*, (38), 1-182. doi:10.1130/SPE38-pxi
- Comniskey, J.C. 2011. Paleontologia dos Discinidae (Brachiopoda: Linguliformea) da sucessão devoniana da Bacia do Paraná, Brasil: Revisão sistemática, distribuição geográfica e estratigráfica. Programa de Pós-graduação em Geografia, Universidade Estadual de Ponta Grossa, Dissertação de mestrado, 176 p.
- Comniskey, J.C. & Bosetti, E.P. 2011. Novo discinídeo do Devoniano da Bacia do Paraná, Estado do Paraná, Brasil. In: Reunião Regional de Paleontologia dos Estados do Paraná e Santa Catarina (Paleo PR SC), 13, 2011, Mafra.
- Comniskey, J.C. & Bosetti, E.P. 2017. Discinoids of the Malvinokaffric Realm: Stratigraphic, Paleogeographical Distribution and Systematic Review. *Terr@ Plural*, **11**: 172-192. doi:10.5212/TerraPlural.v.11i2.0001
- Comniskey, J.C.; Bosetti, E.P. & Horodyski, R.S. 2016. Aspectos tafonômicos e o Efeito Lilliput em discinoideos do Devoniano da Bacia do Paraná, Sub-bacia Apucarana, Brasil. *Gaea (São Leopoldo. Online)*, **9**: 55-64.
- Copper, P. 1977. Paleolatitudes in the Devonian of Brazil and the Frasnian- Famennian mass extinction. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **21**: 165-207. doi: 10.1016/0031-0182(77)90020-7
- Corrêa, L.F.A. & Ramos, M.I.F. 2021. Discinoids (Brachiopoda: Lingulata) from the upper Manacapuru Formation (Early Devonian), south border of Amazonas Basin, Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, **105**: 102960. doi:10.1016/j.jsames.2020.102960
- Costa, I.P.; Bueno, G.V.; Milhomem, P.S.; Silva, H.S.L. E; Kosin, M.D. 2007. Sub-bacia de Tucano Norte e Bacia de Jatobá. *Boletim de Geociências da Petrobras*, **15**: 445-453.
- Cunha, P.R.C., Melo, J. H.G. & Silva, O. B. 2007. Bacia do Amazonas. *Boletim de Geociências da Petrobras*, **15**: 227-251.
- Dantas, J.R.A. & Lima-Filho, C.A. 2007. Síntese da Geologia de Pernambuco. Disponível em: [https://www.dnpmppe.gov.br/Sint\\_PE/SintesePE\\_03.htm#:~:text=S%C3%ADntese%20da%20Geologia%20de%20Pernambuco%20%2D%20Estratigrafia&text=O%20estabelecimento%20de%2016uma%20coluna,em%20diferentes%20regi%C3%B5es%20do%20estado; acessado em 22/01/2022](https://www.dnpmppe.gov.br/Sint_PE/SintesePE_03.htm#:~:text=S%C3%ADntese%20da%20Geologia%20de%20Pernambuco%20%2D%20Estratigrafia&text=O%20estabelecimento%20de%2016uma%20coluna,em%20diferentes%20regi%C3%B5es%20do%20estado; acessado em 22/01/2022).
- Derby, O.A. 1877. Contribuições para a geologia da região do Baixo Amazonas. *Archivos do Museu Nacional*, **2**: 77-104.
- Derby, O.A. 1878a. Contribuições para a geologia da região do Baixo Amazonas. *Archivos do Museu Nacional*, **2**: 77-104.
- Derby, O.A. 1878b. A Geologia da região diamantífera da Província do Paraná no Brasil. *Archivos do Museu Nacional*, **3**: 89-96.
- Derby, O.A. 1895. Nota sobre a geologia e paleontologia de Matto Grosso. *Revista do Museu Nacional*, **9**: 59-88.
- Emig, C.C. 1982. Taxonomie du genre Lingula (Brachiopodes, Inarticulés). *Bulletin Museum National d'histoire Naturelle*, **4**: 337-367.
- Emig, C.C. 2003. Proof that Lingula (Brachiopoda) is not a living-fossil, and emended diagnoses of the Family Lingulidae. Carnets de Géologie /Notebooks on Geology – Maintenon, Letter 2003/01 (CG2003\_L01).
- Erichsen, A.I. & Lofgreen A. 1940. Geologia de Goiaz a Cuiabá. Rio de Janeiro, Departamento Nacional de Produção Mineral, Divisão de Geologia e Mineralogia, 102, 40p.
- Faria, A.C.G.; Machado, D.M.C.; Ponciano, L.C.M.O.; Souza, A.R. & Vieira A. C. M. 2007. Afloramento OAD 22 da Formação Ereré (Bacia do Amazonas, Brasil): análises sistemática, paleoecológica e paleoambiental. In: I.S. Carvalho; R.C.T. Cassab; C. Schwanke; M.A. Carvalho; A.C.S. Fernandes; M.A.C Rodrigues; M.S.S. Carvalho; M. Arai; M.E.Q.Oliveira (orgs.). Paleontologia: cenários da vida, 1ªed., v.1, Editora Interciência, p. 83-91.
- Fernandes, A.C.S.; Scheffler, S.M.; Monteiro, D. B.; Tavora, V.A.; Machado, D.M.C. 2017. Friedrich Katzer: um personagem controverso na paleontologia da Amazônia. *Filosofia e História da Biologia (Online)*, **12**: 1-19.
- Ferreira, T.R.; Myszynski Jr., L.J.; Comniskey, J.C.; Almeida, B. & Bosetti, E.P. 2017. Taxonomia e Tafonomia básica dos fósseis do afloramento CEEP, Arapoti, PR, Brasil. In: X Encontro anual de iniciação científica/Encontro anual de iniciação científica júnior, 26,3, 2017. Anais. Ponta Grossa, UEPG.
- Fonseca, V.M.M. 1994. Uma espécie nova de Notiochonetinae (Brachiopoda) da Formação Cabeças, Devoniano do Piauí. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **66**: 251.
- Fonseca, V.M.M. 1998. A ocorrência de *Pleurochonetes falklandicus* (Morris & Sharpe) (Brachiopoda) no Devoniano da Bacia do Paraná. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **70**: 377-378.
- Fonseca, V.M.M. 2001. Brachiopoda (Strophomenoidea, Chonetioidea e Deltiridoidea) do Devoniano médio das Bacias do Amazonas e Parnaíba. Programa de Pós-graduação em Geologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Tese de Doutorado, 167 p.
- Fonseca, V.M.M. 2004. Chonetioidea (Brachiopoda) do Devoniano Médio das Bacias do Amazonas e Parnaíba, Brasil. *Arquivos do Museu Nacional*, **62**: 193-215.
- Fonseca, V.M.M. 2011. Braquiópodes. In: I.S. Carvalho (ed.). Paleontologia: microfósseis, paleoinvertebrados, 3, Interciência, p. 333-356.

- Fonseca, V.M.M. 2015. Considerações paleobiogeográficas baseadas em braquiópodes devonianos (Delthyridoidea, Strophodontoidea e Chonetoida) das bacias do Amazonas e Parnaíba. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi – Ciências Naturais*, **10**: 91-101. doi: <https://doi.org/10.46357/bcnaturais.v10i1.496>
- Fonseca, V.M.M. & Machado D.M.C. 1999. Morfotipos de Chonetacea (Brachiopoda) como bioindicadores de paleoambientes do Devoniano Médio das bacias do Amazonas e Parnaíba. In: Congresso Brasileiro de Paleontologia, 16, 1999. *Anais, Crato, SBP*, p. 42-43.
- Fonseca, V.M.M. & Melo, J.H.G. 1987. Ocorrência de *Tropidoleptus carinatus* (Conrad) (Brachiopoda, Orthida) na Formação Pimenteira e sua importância paleobiogeográfica. In: Congresso Brasileiro de Paleontologia, 10, 1987. *Anais*, Rio de Janeiro. SBP, **2**, p. 505-537.
- Fonseca, V.M.M. & Ponciano, L.C.M.O. 2011. Braquiópodes do Devoniano Médio das bacias do Amazonas e Parnaíba. In: I.S. Carvalho, N.K. Srisvastava, O. Strohschoen Jr. & C.C. Lana (eds.) *Paleontologia: cenários de vida*, v.4. Interciência, p. 169-190.
- Gama Jr., J.M. 2008. Braquiópodes da Formação Pimenteira (Devoniano Medio/Superior), na região sudoeste da Bacia do Parnaíba, Município de Palmas, Estado do Tocantins, Brasil. Programa de Pós-graduação em Geologia, Universidade de Brasília, Dissertação de Mestrado, 74 p.
- Grahn, Y. 2005. Silurian and Lower Devonian chitinozoan taxonomy and biostratigraphy of the Trombetas Group, Amazonas Basin, northern Brazil. *Bulletin of Geosciences*, **80**: 245-276.
- Grahn, Y.; Mauller, P.M.; Bergamaschi, S. & Bosetti, E.P. 2013. Palynology and sequence stratigraphy of three Devonian rock units in the Apucarana Subbasin (Paraná Basin, south Brazil): additional data and correlation. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **198**: 27-44. doi:10.1016/j.revpalbo.2011.10.006
- Guzmán, J., Fambrini, G.L., Oliveira, E.V. & Usma, C.D. 2015. Estratigrafia da Bacia de Jatobá: Estado da Arte. *Estudos Geológicos*, **25**: 53-76. doi:10.18190/1980-8208/estudosgeologicos.v25n1p53-76
- Isaacson, P.E. 1977a. Devonian stratigraphy and brachiopod paleontology of Bolivia, Part A, Orthida and Strophomenida. *Palaeontographica Abteilung A*, **155**: 133-192.
- Isaacson, P.E. 1977b. Devonian stratigraphy and brachiopod paleontology of Bolivia, Part B, Spiriferida and Terebratulida. *Palaeontographica Abteilung A*, **156**: 168-217.
- Isaacson, P.E. 1993. Devonian brachiopoda of Bolívia. In: R. Suarez-Soruco (ed.). *Fosiles y facies de Bolívia: Invertebrados y Paleobotanica*, v. 3. *Revista técnica de yacimientos petrolíferos fiscales bolivianos*, **13-14**: 5- 33.
- Jansen, U. 2016. Brachiopod faunas, facies and biostratigraphy of the Pridolian to lower Eifelian succession in the Rhenish Massif (Rheinisches Schiefergebirge, Germany). *Geological Society, London, Special Publications*, **423**(1): 45-122. doi:10.1144/SP423.1
- Kayser, E. 1900. Alguns Fósseis Paleozoicos do Estado do Paraná. *Revista do Museu Paulista*, **4**: 301-311.
- Katzer, F. 1897a. A fauna devonica do rio Maecurú e as suas relações com a fauna de outros terrenos devonicos do globo. *Boletim do Museu Paraense de História Natural e Etnographia*, **2**: 204-246.
- Katzer, F. 1897b. As camadas fossilíferas mais antigas da região Amazônica. *Boletim do Museu Paraense*, **1**: 436-438.
- Katzer, F. 1903. Grundzuge der geologie des unteren Amazonasgebietes (des Staates Pará in Brasilien). Leipzig, Max Weg, 298 p.
- Katzer, F. 1933. Geologia do estado do Pará, (Brasil). *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi de História Natural e Etnografia*, **9**: 1-219 (Tradução de frei Hugo Mense, do original alemão Katzer F. Grundzuge der Geologia..., 1903).
- Kegel, W. 1953. Contribuição para o estudo do Devoniano da Bacia do Parnaíba, Brasil. *Boletim da Divisão de Geologia e Paleontologia*, **141**: 1-48.
- Kozłowski, R. 1913. Fossiles dévoniens de l'état de Parana (Brésil). *Annales de Paléontologie*, **8**: 105-123.
- Kozłowski, R. 1923. Faune Dévonienne de Bolivie. *Annales de Paleontologie*, **12**: 1-112.
- Kunzler, J. 2012. Resgate histórico e taxonomia dos braquiópodes devonianos do estado de Mato Grosso depositados no Museu Nacional/UFRJ. Programa de Pós-graduação em Geologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Dissertação de Mestrado, 118 p.
- Kunzler, J.; Fernandes, A.C.S.; Fonseca, V.M.M.; Jraige, S. & Ponciano L.C.M.O. 2011. Do acaso à relevância: a primeira coleta de fósseis devonianos do flanco norte da Bacia do Paraná. In: I.S. Carvalho et al. (orgs.) *Paleontologia: Cenários de Vida*, 1ed, Interciência, **4**, 765-773.
- Lange, F.W. 1943. Novos fósseis devonianos do Paraná. *Arquivos do Museu Paranaense*, **3**: 223-225.
- Lange, F.W. 1954. Paleontologia do Paraná. In: F.W. Lange, F.W. (ed.) *Paleontologia do Paraná*, Comissão de Comemorações do Centenário do Paraná, p. 1-107.
- Lange, F.W. & Petri, S. 1967. The Devonian of the Parana Basin. *Boletim Paranaense de Geociências*, **21**: 5-55.
- Lisboa, M.A.L. 1914. The permian geology of northern Brazil. *American Journal of Science, fourth series*, **37**: 425-443.
- Lopes, M. L. 1976. Relatório final de pesquisa. Brasília: SOPEMI. (não publicado).
- Maack, R. 1946a. Geologia e geografia da região de Vila Velha, Estado do Paraná, e considerações sobre a glaciação carbonífera no Brasil. *Arquivos do Museu Paranaense*, **5**: 1-305.
- Maack, R. 1946b. Notas preliminares sobre uma nova estratigrafia do devoniano do Estado do Paraná. Tese nº 46 apresentada ao 2º Congresso Pan-Americano de Engenharia de Minas e Geologia, Rio de Janeiro.
- Maack, R. 1947. Breves notícias sobre a geologia dos estados do Paraná e Santa Catarina. *Arquivos de Biologia e Tecnologia*, **2**: 63-154.
- Machado, D.M.C.; Fonseca, V.M.M. & Rego, L.V.M. 1996. Estudos preliminares sobre a distribuição espacial da macrofauna da Formação Maecuru (Devoniano Médio) da Bacia do Amazonas, Estado do Pará. In: SIMPÓSIO SUL-AMERICANO DO SILURO-DEVONIANO, 1996. *Anais*, Ponta Grossa, p. 239-245.
- Marques, R.C. 2006. Taxonomia dos invertebrados da Formação Ponta Grossa (Eomesodevoniano) na borda norte da Bacia do Paraná e análise cladística de espiriferídeos basais. Universidade de São Paulo, Dissertação de Mestrado, 144 p.
- Melo, J.H.G. 1985. A província Malvinocáfrica no Devoniano do Brasil: estado atual dos conhecimentos. Programa de Pós-graduação em Geologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro, 3v., 890 p.
- Melo, J.H.G. 1988. The Malvinokaffric Realm in the Devonian of Brazil. In: N.J. McMillan; A.F. Embry & D.J. GLASS (eds.) *Devonian of the World: Proceedings of the 2nd International Symposium on the Devonian System*, Canadian Society of Petroleum Geologists, Memoir 14, p. 669-703.

- Melo, J.H.G. & Loboziak, S. 2003. Devonian-Early Carboniferous miospore biostratigraphy of the Amazon Basin, Northern Brazil. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **124**: 131-202. doi:[https://doi.org/10.1016/S0034-6667\(02\)00184-7](https://doi.org/10.1016/S0034-6667(02)00184-7)
- Milani, E.J.; Melo, J.H.G.; Souza, P.A.; Fernandes, L.A. & França, A.B. 2007. Bacia do Paraná. *Boletim de Geociências da Petrobrás*, **15**: 265-287.
- Moura, P.D. 1938. Geologia do Baixo Amazonas. *Boletim do Serviço Geológico e Mineralógico*, 1-55.
- Muniz, G.C.B. 1978. Braquiópodes Devonianos da Formação Inajá no Estado de Pernambuco. In: Congresso Brasileiro de Geologia, 30, 1978. *Anais*, Recife, **2**: 975-985.
- Oliveira, A.P. & Cunha, A.N. 1937. Contribuição à geologia do Município de Tibagy. In: E.P. Oliveira (ed.) Relatório anual do diretor; ano de 1936, Serviço Geológico e Mineralógico, p. 62-71.
- Oliveira, A.P. & Oliveira, P.E. 1939. Notas sobre os fósseis do perfil Bocaina-Ponta Grossa, Paraná. In: E.P. Oliveira (ed.). Relatório anual do diretor, ano de 1937. Serviço Geológico e Mineralógico, p. 1-112p.
- Oliveira, E. 1937. Fósseis devonianos de Goyaz. Serviço Geológico e Mineralógico, *Notas Preliminares e Estudos*, **15**: 2-4.
- Oliveira, E.P. 1927. Geologia e recursos minerais do estado do Paraná. Serviço Geológico e Mineralógico, 172p. (Monografia nº 6)
- Oliveira, E.P. 1930. Relatório annual do director ano de 1929. Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil, p. 1-94.
- Oliveira, Y.S.; Ghilardi, R.P. & Comniskey, J.C. 2018. Classificação de discinídeos (Devoniano Médio), da Bacia do Parnaíba no estado de Tocantins. In: Simpósio Brasileiro de Paleoinvertebrados, 4, 2018. *Boletim de Resumos*, Rio de Janeiro, Paleontologia em Destaque. p.91.
- Pais, J. & Machado, D. 2017. Análise do histórico dos estudos taxonômicos de Chonetoidea (Brachiopoda) do Devoniano da Bacia do Paraná, Brasil. In: Reunião anual da Sociedade Brasileira de Paleontologia RJ/ES, 2017. *Livro de Resumos*, Rio de Janeiro, Paleontologia em Destaque, p. 31.
- Paiva, G. 1941. Relatório anual do diretor, ano de 1939. Serviço Geológico e Mineralógico. 110 p.
- Penn-Clarke, C.R. & Harper, D.A. 2021. Early-Middle Devonian brachiopod provincialism and bioregionalization at high latitude: a case study from southwestern Gondwana. *GSA Bulletin*, **133**:819–836. doi:[10.1130/B35670.1](https://doi.org/10.1130/B35670.1).
- Pereira, P.A. 2011. Aspectos taxonômicos e paleoecológicos dos braquiópodes e moluscos (bivalves) da Formação Inajá (Devoniano), Bacia do Jatobá (PE). Pós-graduação em Geociências, Universidade Federal de Pernambuco, Dissertação de Mestrado, 128p.
- Pereira, P.A.; Almeida, J.A.C.; Barreto, A.M.F. 2012. Paleoecologia dos bivalves e braquiópodes da Formação Inajá (Devoniano), Bacia do Jatobá (PE), Brasil. *Estudos Geológicos*, **22**: 37-53.
- Petri, S. 1948. Contribuição ao estudo do Devoniano paranaense. *Boletim da Divisão de Geologia e Mineralogia*, **129**: 1-125.
- Ponciano, L.C.M.O. 2009. Tafofácies da Formação Cabeças, Devoniano da Bacia do Parnaíba, Piauí. Programa de Pós-graduação em Geologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Dissertação de Mestrado, 100p.
- Ponciano, L.C.M.O. 2011. Fósseis Devonianos da Bacia do Amazonas, 8, Florianópolis, Bookess Editora, p. 1-144.
- Ponciano, L.C.M.O.; Fonseca, V.M.M.; Fernandes, A.C.S.; Machado, D.M.C. & Castro, A.R.S.F. 2013. Afloramento fossilífero de Oiti, Bacia do Parnaíba, PI. In: M. Winge, C. Schobbenhaus, C.R.G. Souza, A.C.S. Fernandes, M. Berbet-Born, W. Salun Filho, E.T. Queiroz (eds.) Sítios geológicos e paleontológicos do Brasil, p.191-200.
- Ponciano, L.C.M.O., Fonseca, V. M. M. & Machado, D.M.C. 2012. Tafocenoses da Formação Pimenteira, Devoniano da Bacia do Parnaíba, Piauí: mapeamento, inventário e relevância patrimonial. *Anuário do Instituto de Geociências*, **35**: 5-27. doi:[10.11137/2012\\_1\\_05\\_27](https://doi.org/10.11137/2012_1_05_27)
- Ponciano, L.C.M.O. & Machado, D.M.C. 2007a. Hábitos de vida da associação “*Schuchertella*” *agassizi*-*Pthychopteria eschwegei*, formação Maecuru, Devoniano, Bacia do Amazonas, Brasil. *Anuário do Instituto de Geociências*, **30**: 135-144. doi:[10.11137/2007\\_1\\_135-144](https://doi.org/10.11137/2007_1_135-144)
- Ponciano, L.C.M.O. & Machado, D.M.C. 2007b. Macroinvertebrados da Formação Maecuru (Devoniano, Bacia do Amazonas, Brasil) – considerações tafonômicas. In: I.S. Carvalho; R.C.T. Cassab; C. Schwanke; M.A. Carvalho; A.C.S. Fernandes; M.A.C. Rodrigues; M.S.S. Carvalho; M. Arai & M.E.Q. Oliveira (orgs.) Paleontologia: Cenários de Vida. 1ed. Editora Interciência, 1, p. 131-137.
- Quadros, L.P. 1980. Ocorrência de palinóforos em sedimentos paleozóicos da Bacia de Jatobá (Pernambuco). *Revista Brasileira de Geociências*, **10**: 68-72.
- Quadros, R. 1979. Braquiópodes Devonianos do afloramento Topo de Fita – Chapada dos Guimarães – Mato Grosso – Brasil. Pós-graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Dissertação de Mestrado, 55 p.
- Quadros, R. 1981a. Braquiópodes Devonianos do Afloramento Tope de Fita, Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **53**: 767-784.
- Quadros, R. 1981b. Novo gênero de braquiópode da “Série Chapada”, Devoniano da Bacia do Paraná, Brasil. In: CONGRESSO LATINO-AMERICANO DE PALEONTOLOGIA, 2, 1981. *Anais...*, Porto Alegre, p. 85-93.
- Quadros, R. 1987. Paleontologia dos Brachiopoda – Lingulida, Strophomenida, Spiriferida, Terebratulida – Devonianos, da Serra de Atimã e Arredores Mato Grosso – Brasil. Programa de Pós-graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Tese de Doutorado, 86 p.
- Quadros, R. & Melo J.H.G. 1989. Occurrence of *Tropidoleptus carinatus* (Conrad) (Brachiopoda, Orthida) in the northwestern Paraná Basin, Brazil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 11, 1989. *Resumo de Comunicações*, Curitiba, p. 21–22.
- Queiroz, J.P.; Gama Jr., J.M. & Pires E.F. 2013. Ocorrência de braquiópodes fósseis no entorno do Rio Balsas, Município de Santa Teresa, Estado do Tocantins, em estratos da Formação Pimenteira, Devoniano da bacia do Parnaíba. *Brazilian Geographical Journal*, **4**: 191-212.
- Racheboeuf, P.R. 1990. Les Brachiopodes Chonetes dans les assemblages benthiques siluriens et devoniens. *Palaeogeography, Palaeoclimatology Palaeoecology*, **81**: 141–171. doi:[10.1016/0031-0182\(90\)90045-9](https://doi.org/10.1016/0031-0182(90)90045-9)
- Ramos, J.R.A. 1967. Estratigrafia da região Xingu-Tocantins. In: SIMPÓSIO SOBRE A BIOTA AMAZÔNICA, 1966. *Atas*, Belém, Rio de Janeiro, Conselho Nacional de Pesquisas, 1, p. 373-386.
- Ramos, J.R.A & Barbosa, R.A. 1967. Geologia e petrografia de Porto Nacional a Miracema do Norte, rio Tocantins. In: SIMPÓSIO

- SOBRE A BIOTA AMAZÔNICA, 1966. *Atas*, Belem, Rio de Janeiro, Conselho Nacional de Pesquisas, 1, p. 387-401.
- Racheboeuf, P.R. & Branisa, L. 1985. New data on silurian and devonian chonetacean brachiopods from Bolivia. *Journal of Paleontology*, **59**: 1426-1450.
- Rathbun, R. 1874. On the Devonian Brachiopoda of Ererê, province of Para, Brazil. *Buffalo Society of Natural Sciences, Bulletin*, **1**: 236-261.
- Rathbun, R. 1878. The Devonian Brachiopoda of the province of Para, Brazil. *Boston Society of Natural History, Proceedings*, **20**: 14-39.
- Rezende, J.M.P. & Isaacson, P.E. 2021. *Schellwienella clarkei* (Orthotetida, Brachiopoda): a new species from the Devonian of the Paraná Basin, Brazil. *Journal of Paleontology*: 1-15. doi: 10.1017/jpa.2020.113
- Rezende, J.M.P., Machado, D.M.C., Ponciano, L.C.M.O. 2019. A taxonomic review of the brachiopod genus *Australocoelia* (Boucot & Gill, 1956) in the Devonian of Brazil. *Zootaxa*, **4683**: 515-530. doi:10.11646/zootaxa.4683.4.3
- Rezende, J.M.P., Ponciano, L.C.M.O. & Brett, C.E. 2021. Brachiopod fauna from Longá Formation (Upper Devonian), State of Piauí, NE Brazil. *Historical Biology*, **33**: 1297-1307. doi: 10.1080/08912963.2019.1692343
- Ribeiro, V.R. 2020. Rotas Migratórias de Braquiópodes (Família Leptocoeliidae & Família Tropidoleptidae) das bordas devonianas das bacias do Paraná e Parnaíba. Programa de Pós-graduação em Biociências, Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Assis. 92 p.
- Ribeiro, V.R.; Ghilardi, R.P.; Carbonaro, F.A.; Caminha, S.A.F.S & Tavares, C.C. 2017. Coleta sistemática e análise quantitativa de invertebrados devonianos da Sub-Bacia Alto Garças, Jaciara-MT. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 25, 2017. *Anais*, Ribeirão Preto, Paleontologia em Destaque, p. 272.
- Ribeiro, V.R.; Sousa, F.N.; Gaia, G.A.; Carbonaro, F.A.; Scheffler, S.M. & Ghilardi, R.P. 2021. Macroinvertebrados devonianos do estado de Tocantins: histórico de ocorrências e novos achados. *Terr@ Plural*, **15**: 1–16. doi: 10.5212/TerraPlural.v.15.2118016.034
- Ritcher, R. 1941. Devon. *Geologische Jahresberichte*. **3**: 31-43.
- Roxo, M.D.O. 1937. Notas geológicas sobre a Chapada do Mato Grosso. Rio de Janeiro, Departamento Nacional de Produção Mineral. *Notas preliminares e estudos*, **15**: 4-7.
- Santos, C.M.S.; Ponciano, L.C.M.O.; Fonseca, V.M.M. & Machado, D.M.C. 2013. Braquiópodes da Formação Pimenteira, Devoniano da Bacia do Parnaíba, Brasil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 23, 2013. *Anais*, Gramado, Paleontologia em Destaque, edição especial, p. 201.
- Santos, C.; Rezende J. & Ponciano, L. 2021. Catálogo de Macrofósseis da Formação Pimenteira. Rio de Janeiro, Ed. da autora, 285 p.
- Santos, C. M. S.; Rezende, J.M.P.; Ponciano, L.C.M.O. 2022. Diversidade taxonômica dos macrofósseis da Formação Pimenteira (Devoniano, bacia do Parnaíba) em coleções paleontológicas como estratégia de geoconservação. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Naturais*, **17**: 475-490. doi:10.46357/bcnaturais.v17i2.770
- Sartenaer, P. 2007. *Sapphicorhynchus*, a new early Givetian rhynchonellid (brachiopod) genus from western New York State, USA, and *Sapphicorhynchidae*, n. fam. *Bulletin de L'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique – Sciences de la Terre*, **77**: 41-61.
- Scheffler, S.M.; Horodyski R.S. & Bosetti, E.P. 2018. Morphology, palaeoecology and taphonomy of the Devonian mitrate *Placocystella langei* from Paraná Basin, Brazil, *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology*, **43**: 228-240. doi: 10.1080/03115518.2018.1528507
- Sedorko, D.; Netto, R.G. & Savrda, C.E. 2018b. Ichnology applied to sequence stratigraphic analysis of Siluro-Devonian mud-dominated shelf deposits, Paraná Basin, Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, **83**: 81-95. doi: 10.1016/j.jsames.2018.02.008
- Sedorko, D.; Netto, R.G.; Scheffler, S.M.; Horodyski, R.S.; Bosetti, E.P.; Ghilardi, R.P.; Mauller, P.M.; Vargas, M.R.; Videira-Santos, R.; Silva, R.C. & Myzyski Jr., L. 2021. Paleocologic trends of Devonian Malvinokaffric fauna from the Paraná Basin as evidenced by trace fossils. *Journal of South American Earth Sciences*, **109**: 103200. doi:10.1016/j.jsames.2021.103200
- Siemiradski, J.V. 1898. Geologische Reisebeobachtungen in Sud-Brasilien. Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. *Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe*, **107**: 23-39.
- Silva, C. F. & Machado, D.M.C. 2002. Mode of Life of Macrofossils from the Cabeças Formation (Devonian), Parnaíba Basin, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **74**: 361.
- Silva, K.R. & Candeiro, C.R.A. 2013. Primer registro de braquiopodos em el Devónico de la Formación Pimenteiras (Cuenca del Parnaíba) en la región de Palmas, provincia de Tocantins, Brasil. *Biota Amazônia*, **3**: 74-78. doi:10.18561/2179-5746/biotaamazonia.v3n2p74-78
- Silva, M.B.; Comniskey, J.C. & Scheffler, S.M. 2016. Os discinídeos do Devoniano, na sub-Bacia Alto Garças (Grupo Chapada, Mato Grosso do Sul), Brasil. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE PALEONTOLOGIA RJ/ES, 2016. *Anais*, Rio de Janeiro, Paleontologia em Destaque, p. 85.
- Silva, M.B.; Comniskey, J.C. & Scheffler, S.M. 2017. Novo registro de Rugadiscina (Família Discinidae), Devoniano da Bacia do Paraná, Mato Grosso do Sul. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 25, 2017. *Anais*, Ribeirão Preto, Paleontologia em Destaque, p. 318.
- Silva, M.B.; Comniskey, J. C. & Scheffler, S.M. 2021. Os Discinídeos do Devoniano da borda Noroeste da Bacia do Paraná (Formação Ponta Grossa, Mato Grosso do Sul), Brasil. *Terr@ Plural*, **15**: 1–22. doi:10.5212/TerraPlural.v.15.2117755.040
- Silva, M.B., & Scheffler, S.M. 2022. Os Discinoideos (Brachiopoda) do Devoniano do Mato Grosso Do Sul. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 27, 2022. *Resumos*, Cuiabá, Paleontologia em Destaque, 37, edição especial, p. 55.
- Silva, M.B., Scheffler, S.M. & Comniskey J.C. 2018. Os discinoideos do Devoniano da Sub-Bacia de Alto Garças (Grupo Chapada, Mato Grosso do Sul), Brasil. In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE PALEOINVERTEBRADOS, 4, 2018. *Boletim de Resumos*, Rio de Janeiro, Paleontologia em Destaque, p. 40.
- Small, H.L. 1913. Geologia e supprimento d'água subterranea no Ceará e parte do Piauí. Inspectoria de obras contra as secas, 80 p.
- Smith, H. H. 1883. Discovery of Paleozoic rocks in Western Brazil. *The American Naturalist*, **17**: 1156-1157.
- Souza, V.F.G. 2007. Chonetoida (Brachiopoda, Productida, Chonetidina) do Devoniano da Bacia do Paraná. Programa de Pós-graduação em Geologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Dissertação de Mestrado, 94 p.
- Souza-Lima, W.; Borba, C.; Rancan, C.C.; Cangussu, L.P.; Costa, M.N.C.; Santos, M.R.F.M.; Ribas, N.; Pierini, C. & Bezerra, C.P.V. 2014. Formação Karapotó – uma nova unidade estratigráfica



- paleozoica na Bacia de Sergipe-Alagoas. *Boletim de Geociências da Petrobras*, **22**: 83-112.
- Suárez-Riglos, M. 1967. Some devonian fossils from the State of Piauí, Brazil. University of Cincinnati, Dissertação de Mestrado, 121 p.
- Tavares, I.S.; Myszynski Jr., L.J.; Comniskey, J.C.; Almeida, B. & Bosetti, E.P. 2017. Taxonomia e Tafonomia dos fósseis do afloramento Rio Guaricanga, Pirai do Sul, PR, Brasil. In: Encontro anual de iniciação científica/Encontro anual de iniciação científica júnior, 26,3, 2017. *Anais*, Ponta Grossa, UEPG.
- Távora, V.A. & Ramos, M.I.F. 2019. Malacostráceos da Formação Manacapuru (Siluro-Devoniano) da Bacia do Amazonas, Estado do Pará, Brasil. *Anuário do Instituto de Geociências (UFRJ)*, **42**(3): 420-431. doi:10.11137/2019\_3\_420\_431
- Urbanek, A. 1993. Biotic crises in the history of Upper Silurian graptoloids: a palaeobiological model. *Historical Biology*, **7**: 29-50.
- Vaz, P.T.; Rezende, N.G.A.M.; Wanderley Filho, J.R. & Travassos, W.S. 2007. Bacia do parnaíba. *Boletim de Geociências da Petrobras*, **15**: 253-263.
- Videira-Santos, R. 2020. Revisão Taxonômica dos Chonetoidea (Brachiopoda) do Devoniano da Bacia do Paraná, Brasil. Programa de Pós-graduação em Geociências: Patrimônio Geopaleontológico, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Dissertação de Mestrado, 204 p.
- Videira-Santos, R. & Scheffler, S.M. 2018. Histórico das pesquisas sobre Chonetoidea (Brachiopoda) do Devoniano da Sub-Bacia Alto Garças, Centro-Oeste do Brasil. In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE PALEOINVERTEBRADOS, 4, 2018. *Boletim de Resumos*, Rio de Janeiro, Paleontologia em Destaque, p. 81.
- Videira-Santos, R. & Scheffler, S.M. 2019. O estado da arte das pesquisas sobre Chonetoidea (Brachiopoda) do Devoniano da Bacia do Paraná, Brasil. *Anuário do Instituto de Geociências-UFRJ*, **42**: 329-335. doi:10.11137/2019\_1\_329\_335
- Videira-Santos, R. & Scheffler, S.M. 2022. Sobre a Ocorrência de *Tropidoleptus* (Brachiopoda) no Devoniano da Bacia do Paraná, Brasil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 27. *Resumos*, Cuiabá, Paleontologia em Destaque, v.37, edição especial, p. 22.
- Videira-Santos, R.; Scheffler, S.M. & Fernandes, A.C.S. 2022. New Occurrences of Malvinokaffric Chonetoidea (Brachiopoda) in the Paraná Basin, Devonian, Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **25**: 3-23. doi:10.4072/rbp.2022.1.01
- Waagen, W. 1888. Mittheilung eines Briefes von Herrn A. Derby über Spuren einer carbonen Eiszeit in Sudamerika, sowie einer Berichtigung Herrn J. Marcou's. *Neues Jahrbuch für Mineralogie*, **68**: 172-177.
- White, I.C. 1908. Relatório final, Comissão de Estudos das Minas de Carvão de Pedra do Brasil. Rio de Janeiro, Imprensa Nacional, 687 p.
- Williams, A.; Carlson, S.J. & Brunton H.C. 2000. Brachiopoda. In: R.L. Kaesler (ed.) *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part H, Brachiopoda, Revised, v.2*. The Geological Society of America & The University of Kansas Press, p.28-29.
- Zabini, C. 2007. Lingulídeos da Sucessão Devoniana da Bacia do Paraná, região dos Campos Gerais, Brasil: revisão de conceitos biológicos-ecológicos e análise tafonômica básica. Programa de Pós-graduação em Geociências, Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 186 p.
- Zabini, C.; Bosetti, E. P. & Holz M. 2010. Taphonomy and taphofacies analysis of lingulid brachiopods from Devonian sequences of the Paraná Basin, Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **292**: 44-56. doi:10.1016/j.palaeo.2010.03.025.
- Zabini, C.; Bosetti, E.P.; Horodyski, R.S. & Matsumura W.M.K. 2007. Lingulídeos: revisão dos conceitos morfo-anatômicos, fisiológicos, reprodutivos, paleo-ecológicos e a importância do grupo no Devoniano da região dos Campos Gerais do Paraná, Brasil. *Terr@ Plural*, **1**: 123-141.
- Zabini, C.; Comniskey, J. C. & Bosetti E. P. 2013. John Mason Clarke e os lingulídeos e discinídeos dos estratos devonianos da Bacia do Paraná, Estado do Paraná, Brasil: Estado da arte. *Terr@Plural*, **7**: 43-58. doi:10.5212/TerraPlural.v.7iEspecial.0004
- Zabini, C.; Holz, M.; Bosetti, E.P.; Matsumura, W.M.K. & Horodyski, R.S. 2012. Sequence stratigraphy and taphonomic signatures of marine invertebrates: a Devonian (Pragian/Eifelian) example of the Paraná Basin, Brazil. *Journal of south American Earth Sciences*, **33**: 8-20. doi:10.1016/j.jsames.2011.08.001



## RECONHECENDO TOCAS FÓSSEIS DA ESTIVAÇÃO DE PEIXES PULMONADOS (SARCOPTERYGII, DIPNOI): ICNOTAXONOMIA E PALEOAMBIENTE

GABRIEL TEOFILO-GUEDES<sup>1</sup>   
MÁRCIO LUIZ DA SILVA<sup>2</sup>   
ALESSANDRO BATEZELLI<sup>1</sup>   
MARCOS MAGALHÃES DE SOUZA<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Departamento de Geologia e Recursos Naturais, Instituto de Geociências, Universidade Estadual de Campinas, Cidade Universitária Zeferino Vaz, 13083-970, Barão Geraldo, Campinas, SP, Brasil.

<sup>2</sup>Laboratório de Geologia e Pedologia, Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Sul de Minas Gerais, Praça Tiradentes, Inconfidentes, 37576-000, MG, Brasil.

<sup>3</sup>Laboratório de Zoologia, Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Sul de Minas Gerais, Praça Tiradentes, Inconfidentes, 37576-000, MG, Brasil.

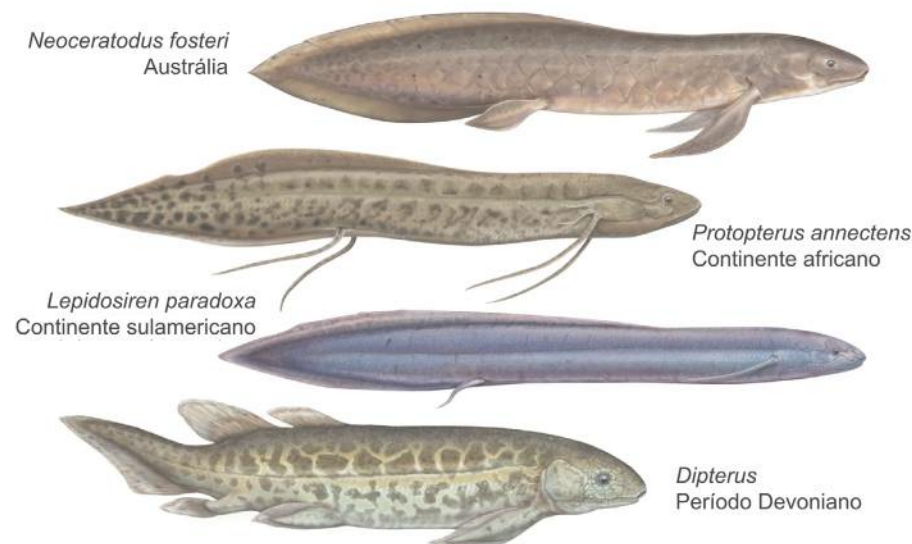
[gabrielteofiloguedes@gmail.com](mailto:gabrielteofiloguedes@gmail.com), [marcio.silva@ifsuldeminas.edu.br](mailto:marcio.silva@ifsuldeminas.edu.br), [batezelli@unicamp.br](mailto:batezelli@unicamp.br), [marcos.souza@ifsuldeminas.edu.br](mailto:marcos.souza@ifsuldeminas.edu.br)

\*Autor Correspondente: [gabrielteofiloguedes@gmail.com](mailto:gabrielteofiloguedes@gmail.com)

doi: 10.4072/paleodest.2022.37.77.06

Recebido em: 09 de dezembro de 2022

Aceito em: 10 de março de 2023



# RECONHECENDO TOCAS FÓSSEIS DA ESTIVAÇÃO DE PEIXES PULMONADOS (SARCOPTERYGII, DIPNOI): ICNOTAXONOMIA E PALEOAMBIENTE

GABRIEL TEOFILO-GUEDES<sup>1\*</sup> 

MÁRCIO LUIZ DA SILVA<sup>2</sup> 

ALESSANDRO BATEZELLI<sup>1</sup> 

MARCOS MAGALHÃES DE SOUZA<sup>3</sup> 

<sup>1</sup>Departamento de Geologia e Recursos Naturais, Instituto de Geociências, Universidade Estadual de Campinas, Cidade Universitária Zeferino Vaz, 13083-970, Barão Geraldo, Campinas, SP, Brasil.

<sup>2</sup>Laboratório de Geologia e Pedologia, Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Sul de Minas Gerais, Praça Tiradentes, Inconfidentes, 37576-000, MG, Brasil.

<sup>3</sup>Laboratório de Zoologia, Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Sul de Minas Gerais, Praça Tiradentes, Inconfidentes, 37576-000, MG, Brasil.  
*gabrielteofiloguedes@gmail.com, marcio.silva@ifsuldeminas.edu.br, batezelli@unicamp.br, marcos.souza@ifsuldeminas.edu.br*

\*Autor Correspondente: *gabrielteofiloguedes@gmail.com*

## RESUMO

Os peixes pulmonados surgiram há 350 milhões de anos em ambientes dulcícolas do Gondwana, desde quando passaram por importantes adaptações para sua sobrevivência ao longo do tempo geológico, dentre as quais, a capacidade de estivação. Esse comportamento fica preservado no registro geológico ao longo das eras na forma de tocas fósseis, que possuem elevado potencial para inferências paleoambientais. A partir de tanto, desenvolveu-se o presente trabalho, visando a (i) reunir os registros já publicados nesse tema, (ii) discutir o critério adotado pelos autores para a interpretação das tocas e seus escavadores, e (iii) discutir o significado paleoambiental das tocas de peixes pulmonados, apresentando um modelo de suas prováveis ocorrências no contexto da paisagem. Para tal propósito foi feita a revisão de literatura, por meio da busca de termos relacionados ao tema, em distintas plataformas e páginas de revistas científicas. Foram encontradas 35 publicações comunicando novas ocorrências de tocas de peixes pulmonados, além de registros incertos ou refutados, segundo parâmetros icnotaxonômicos. Grande parte das publicações informa sobre as fácies sedimentares e condições paleoambientais. Essencialmente, os registros ocorrem em áreas de rios e lagos rasos de clima semiárido a subtropical, com variações sazonais de umidade, mas também em ambientes costeiros, testificando que peixes pulmonados do passado eram tolerantes à água salgada. Ainda, a partir das publicações apresentadas, considera-se que as tocas da estivação de peixes pulmonados são indicadores seguros de paleoambiente.

**Palavras-chave:** peixes pulmonados; estivação; icnofósseis; icnotaxonomia; planícies de inundação; semiárido.

## ABSTRACT

**Recognizing lungfish (Sarcopterygii, Dipnoi) aestivation burrows: ichnotaxonomy and paleoenvironment.** Lungfishes first appeared on Earth around 350 million years ago in freshwater environments from Gondwana, since when they suffered harsh adaptations through the geological time, among which, the aestivation capability. Such a behavior keeps preserved in the geological record along the eras and the fossil burrows own a high potential for environmental inferences. From so much we developed this work aiming to (i) gather the records once published on this theme, (ii) to discuss the adopted standard by the authors for interpreting the burrows and their burrowers, and (iii) to discuss the paleoenvironmental significance of the lungfish burrows presenting a model of its probable occurrence in the landscape context. For such a purpose, we made the literature review searching for terms related to the theme, in different basis and pages of scientific journals. We have found 35 articles reporting new occurrences of lungfish burrows, besides uncertain or refuted records, according to ichnotaxonomical parameters. A large proportion of the papers inform about sedimentary facies and paleoenvironmental conditions. Essentially, the records occur in areas of shallow rivers and lakes of a semiarid to subtropical climate, with seasonal humidity variations, but also in coastal environments. Still, from the presented publications, we consider lungfish aestivation burrows to be safe paleoenvironmental indicators.

**Keywords:** lungfish; aestivation; ichnofossils; ichnotaxonomy; floodplains; semiarid.

## INTRODUÇÃO

A presença de icnofósseis no registro geológico constitui uma rica base de informações a respeito do modo de vida de animais e plantas do passado e seu estudo é essencial para uma melhor compreensão dos ambientes em que esses organismos viveram (Miller, 2007). Muitos comportamentos e relações ecológicas podem ser compreendidos a

partir desses registros, que, em geral, manifestam-se em forma de pistas de pegadas, rizólitos, ninhos, restos de fezes diageneizados, túneis, sulcos, tocas etc. (Bromley, 1996; Buatois & Mángano, 2011). Mais recentemente, um tipo específico de escavação vem sendo cada vez mais reportado ao redor do planeta, geralmente em áreas sedimentares de rios rasos, lagos ou lagoas, em associações de rochas e paleossolos de clima semiárido a subtropical (e.g., Hasiotis & Mitchell, 1993; McCahon & Miller, 2015; Sennikov, 2018). Trata-se de estruturas com forma de um cilindro simples, com seção transversal circular a elíptica, com terminação alargada em forma de gota, cujo interior é geralmente preenchido por lama sem estrutura e as paredes externas apresentam estriações sub-horizontais a inclinadas. Tais icnofósseis são atribuídos à atividade de estivação dos peixes pulmonados (Sarcopterygii: Dipnoi) popularmente conhecidos como peixes pulmonados (Carlson, 1968; Voorhies, 1975; Dubiel *et al.*, 1987; Hasiotis *et al.*, 2007).

Os peixes pulmonados são peixes ósseos surgidos na Era Paleozoica. Atualmente o grupo é composto pelas famílias Ceratodontidae, Protopteridae e Lepidosirenidae. Ceratodontidae possui uma única espécie vivente, *Neoceratodus fosteri* (Krefft, 1870), que ocorre ao norte da Austrália. Protopteridae é representada pelo gênero *Protopterus*, com as quatro espécies, *P. aethiopicus* Heckel, 1851, *P. amphibius* (Peters, 1844), *P. annectens* (Owen, 1839), e *P. dolloi* Boulenger, 1900; distribuídas no centro-sul do continente africano. Lepidosirenidae, também monoespecífica, apresenta *Lepidosiren paradoxa* (Fitzinger, 1837), que se distribui do norte do Brasil ao Paraguai (Nelson, 2006; Helfman *et al.*, 2009).

Das famílias viventes, Ceratodontidae é considerada a mais antiga, o que é testemunhado por feições morfológicas tais como o corpo fusiforme, posição ventral das nadadeiras peitorais e cauda heterocerca, além da ausência de comportamentos mais derivados e complexos como, por exemplo, o cuidado parental e estivação em tocas sob a lama. Nesse caso, durante as estiagens, o gênero *Neoceratodus* se limita a buscar áreas pantanosas para se refugiar e realizar a oviposição no substrato coberto por folhas. Os Lepidosirenidae, por outro lado, durante os períodos de seca, produzem tocas, mordendo o substrato lamacento, rotacionando o corpo e eliminando o material removido pelas brânquias. Isso é feito com o objetivo de encontrar condições de maior umidade e temperaturas mais amenas, de modo a evitar a desidratação (Shinomiya, 1970; Helfman *et al.*, 2009). O peixe pulmonado tem, então, reduzidas suas taxas metabólicas a fim de poupar energia, num estado em que ele pode permanecer por até muitos meses, até que voltem as chuvas (Voorhies, 1975; Hasiotis & Mitchell, 1993). Assim, a ocorrência das tocas fósseis está associada a paleoambientes semiáridos, de chuvas sazonais.

Além da interpretação paleoambiental, as tocas de peixes pulmonados foram utilizadas para caracterizar associações ecológicas e comportamentais, assim como a evolução do metabolismo no grupo (e.g., McCahon & Miller, 2015). Seu reconhecimento e descrição ainda guarda divergências, sobretudo quanto à identificação dos produtores e do critério adotado para tanto (e.g., Woodrow & Fletcher, 1969; Hasiotis *et al.*, 1993; Daeschler & Mullison, 2004; Friedman & Daeschler, 2006; Jones, 2008). Portanto, o presente trabalho foi desenvolvido com o objetivo de (i) demonstrar a evolução dos conhecimentos acerca das tocas fósseis da estivação dos peixes pulmonados em diferentes regiões do planeta; (ii) discutir o critério adotado pelos autores para atribuir seus registros de tocas aos peixes pulmonados; e (iii) discutir, à luz da literatura especializada, seu papel como indicadores de paleoambiente.

## MATERIAL E MÉTODOS

O presente trabalho foi conduzido entre julho de 2020 e abril de 2021, e consistiu em revisão de literatura sobre tocas da estivação de peixes pulmonados, discussão a respeito do critério utilizado para atribuir as tocas a peixes pulmonados e a construção de um modelo paleoambiental da ocorrência dessas bioturbações no contexto da paisagem. Para a revisão de literatura foi feita uma busca por artigos tratando das tocas da estivação de peixes pulmonados, publicados ao redor do planeta, em periódicos científicos internacionais e locais. Essa busca foi feita nas plataformas *Scholar Google*, *SciELO*, *Web of Science* e *Sci-Hub*, além de páginas de periódicos de áreas relacionadas, utilizando-se as palavras “lungfish burrows”, “dipnoi burrows”, “dipnoan burrows”, “vertebrate burrows”, “lungfish ichnology”, “tocas de peixes pulmonados”, “tocas de dipnoicos”, dentre outras combinações de termos. As conclusões trazidas nos artigos encontrados foram confrontadas no sentido de se discutir o critério adotado pelos autores na atribuição de suas tocas reportadas, à estivação dos peixes pulmonados. Para tanto, adaptaram-se as icnotaxobases de Hasiotis *et al.* (1993), as quais preconizam que as tocas devem apresentar: (i) uma arquitetura de cilindro simples; (ii) de orientação vertical a subvertical; (iii) preenchido por lamas e areias sem estrutura, e com paredes apresentando; (iv) estriações inclinadas e; (v) uma casca nítida de sedimento. Para a criação do modelo paleoambiental, foi criado um bloco-diagrama, situando as tocas no contexto de fácies sedimentares mais plausível da paisagem, tendo como base as informações da literatura especializada.

## RESULTADOS E DISCUSSÃO

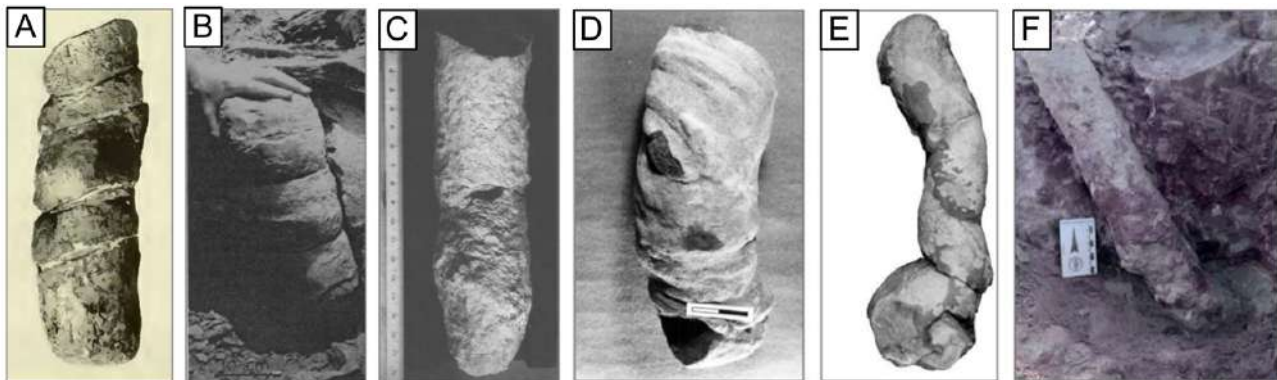
### Tocas da estivação de peixes pulmonados

#### Ocorrências ao redor do mundo

Ao todo, 35 trabalhos foram publicados reportando tocas fósseis da estivação de peixes pulmonados (Tabela 1), além de outros registros com atribuição considerada incerta, quanto aos escavadores ou quanto a serem de origem orgânica ou não. Tais publicações referem-se a distintas localidades do mundo e a diversos períodos geológicos desde o Devoniano. Embora a maioria das informações seja do Paleozoico dos EUA, há um crescente número para diferentes regiões do mundo e períodos.

Os primeiros registros que suscitaram a discussão sobre o comportamento de estivação de peixes pulmonados no contexto fóssil são do Permiano(?) do Condado Eagle, e Formação Chinle (Triássico do Arizona e Utah), dos EUA, tendo sido apresentadas formas cilíndricas e diageneizadas, sem que houvesse convicção de sua natureza biogênica (Gabelman, 1955; Abdel-Gaward & Kerr, 1963). Romer & Olson (1954) foram os que descreveram, no Texas, a primeira estrutura reconhecidamente produzida por peixes pulmonados para estivação, atribuídas ao gênero *Gnathorhiza* (Figura 1A). Nos anos seguintes, outras ocorrências se seguiram a essa para o Paleozoico e Mesozoico dos EUA, dentre as quais, a de Vaughn (1964), para o Permiano inferior do Novo México, de tocas contendo câmara terminal, também interpretadas como produto da ação de *Gnathorhiza*. Após, Carrol (1965) comunicou novo registro de escavação para o Carbonífero dos EUA (Figura 1B), também atribuídas ao mesmo gênero, devido à semelhança com o material de Romer & Olson (1954). Essas tocas foram tomadas como evidência de que a estivação aparecera, na história dos vertebrados, muito antes do que se imaginava. Muitas outras ocorrências foram comunicadas nos EUA desde então, para o Devoniano (Woodrow & Fletcher, 1969), Carbonífero (Thomas & Blodgett, 1986; Garcia *et al.*, 2006), Permiano (Carlson, 1968; Shelton, 1971; Olson & Bolles, 1975; Berman, 1976; Dalquest & Carpenter, 1975; Schultze, 1985; Dalquest *et al.*, 1989; LaGarry-Guyon & Wellstead, 1990; Hasiotis *et al.*, 1993; 2002; Huttenlocker *et al.*, 2005; McCahon & Miller, 2015), Triássico (Blodgett, 1983; Gobetz *et al.*, 2006) e Cretáceo (Orsulak, 1997).

Em outras regiões do mundo ocorre registros para o Devoniano da Irlanda (O'Sullivan *et al.*, 1986); Devoniano, Permiano, Jurássico e Cretáceo do Brasil (Fernandes & Carvalho, 2002; Francischini *et al.*, 2018; Barreto Junior & Fambrini, 2022; Rangel *et al.*, 2022), Permiano e Triássico da Rússia (Minikh & Minikh, 2011; Sennikov, 2018), Permo-Carbonífero do Canadá (Langston, 1963), Cretáceo da Dinamarca (Surlyk *et al.*, 2008), Cretáceo de Madagascar (Marshall & Rogers, 2012), Paleógeno do Egito (Bown, 1982) e Paleógeno da França (Gaillard *et al.*, 2013).



**Figura 1.** Exemplos de tocas de peixes pulmonados apresentadas em algumas das publicações aqui discutidas. Todas apresentam pelo menos uma das características icnotaxonômicas: forma de cilindro simples, orientação vertical a subvertical, estrias inclinadas, casca de sedimento nas paredes e preenchimento maciço no interior. A, Romer & Olson, 1954; B, Carroll, 1965; C, Dubiel *et al.*, 1987; D, Fernandes & Carvalho, 2002; E, Gobetz *et al.*, 2006; F, F.

**Figure 1.** Lungfish burrows presented in some of the papers discussed herein. All of them present, at least, one of the ichnotaxonomical characteristics: simple shaft shaped, vertical to sub-vertical orientation, inclined striations and a lining over the walls, and a massive filling. Modified of: A, Romer & Olson, 1954; B, Carroll, 1965; C, Dubiel *et al.*, 1987; D, Fernandes & Carvalho, 2002; E, Gobetz *et al.*, 2006; F, F.

Tabela 1. Publicações sobre tocas da estivação de peixes pulmonados.

Publicações	Período e região em que foram encontradas	Presença de ossos	Descrição				
			Orientação	Topo	Base	Diam (cm)	Comp (cm)
Romer & Olson (1954)	Permiano, EUA	sim	vertical	-	arredondada	5,5-10	28-45
Langston (1963)	Carbonífero, Canadá	não	vertical	-	arredondada	8-10	28
Vaughn (1964)	Permiano, EUA	sim	subvertical	dilatado	bulbosa	4,5-6,5	23-28
Carrol (1965)	Carbonífero, EUA	não	vertical	-	-	15	≤41
Carlson (1968)	Permiano, EUA	sim	subvertical	-	arredondada	1-10	-
Woodrow & Fletcher (1969)	Devoniano, EUA	não	vertical	-	arredondada	5-15	≤52
Shelton (1971)	Permiano, EUA	sim	vertical	-	simples	15	30
Olson & Bolles (1975)	Permiano, EUA	sim	subvertical	-	arredondada	1-10	≤50
Berman (1976)	Permiano, EUA	sim	vertical	-	-	3-10	-
*Dalquest & Carpenter (1975)	Permiano, EUA	sim	-	-	-	-	-
Bown (1982)	Paleógeno, Egito	não	vertical	-	arredondada	4-8,6	33-62
Blodgett (1983)	Triássico, EUA	não	subvertical	-	-	2-9	≤130
Schultze (1985)	Permiano, EUA	sim	-	-	-	-	-
O'Sullivan <i>et al.</i> (1986)	Devoniano, Irlanda	-	-	-	-	5-17	15-230
Thomas & Boldgett (1986)	Carbonífero, EUA	-	-	-	-	8	-
Dalquest <i>et al.</i> (1989)	Permiano, EUA	sim	-	-	bulbosa	5-25	-
LaGarry & Wellstead (1990)	Permiano, EUA	-	-	-	-	-	-

Tabela 1. Cont.

Publicações	Período e região em que foram encontradas	Presença de ossos	Descrição				
			Orientação	Topo	Base	Diam (cm)	Comp (cm)
*McAllister (1992)	–	–	–	–	–	–	–
Hasiotis <i>et al.</i> (1993)	Permiano, EUA	–	subvertical	–	–	10	≤50
Orsulak (1997)	Cretáceo, EUA	–	vertical	–	bulbosa	6	31
Fernandes & Carvalho (2002)	Devoniano, Brasil	não	vertical	–	–	4–5	13
Hasiotis <i>et al.</i> (2002)	Permiano, EUA	sim	vertical	–	bulbosa	1–5	10–30
Huttenlocker <i>et al.</i> (2005)	Permiano, EUA	sim	–	–	–	–	–
Gobetz <i>et al.</i> (2006)	Triássico, EUA	não	vertical	–	bulbosa	5–7	6–35
*Garcia <i>et al.</i> (2006)	Carbonífero, EUA	–	–	–	–	–	–
Surlyk <i>et al.</i> (2008)	Cretáceo, Dinamarca	–	subvertical	–	bulbosa	1–8,5	30–45
*Minikh & Minikh (2011)	Permiano, Rússia	–	–	–	–	–	–
Marshall & Rogers (2012)	Cretáceo, Madagascar	–	subvertical	–	bulbosa	5–11	15–60
Gaillard <i>et al.</i> (2013)	Paleógeno, França	–	vertical	–	–	≤17	≤90
Wiest-Krull & Davatzes (2014)	Devoniano, EUA	sim	vertical	–	–	15	45
McCahon & Miller (2015)	Permiano, EUA	sim	–	–	bulbosa	1–5	8–22
Francischini <i>et al.</i> (2018)	Permiano, Brasil	não	subvertical, J	–	–	8	62
Sennikov (2018)	Triássico, Rússia	–	–	–	bulbosa	6–10	≤70
Barreto Junior & Fambrini (2022)	Jurássico, Brasil	não	subvertical	–	simples e bulbosa	3–5	≤11
Rangel <i>et al.</i> (2022)	Cretáceo, Brasil	sim	subvertical	estreito	bulbosa	32	~35

Convenções: \*: trabalho não disponível. –: indefinido ou sem informação disponível. J: eixo longitudinal recurvado em forma de “J”. Todos os registros apresentam, pelo menos, dois dos critérios propostos por Hasiotis *et al.* (1993). Aquelas publicações, cuja atribuição a peixes pulmonados foi considerada incerta, não foram considerados na presente relação (modificado de Dubiel *et al.*, 1987).

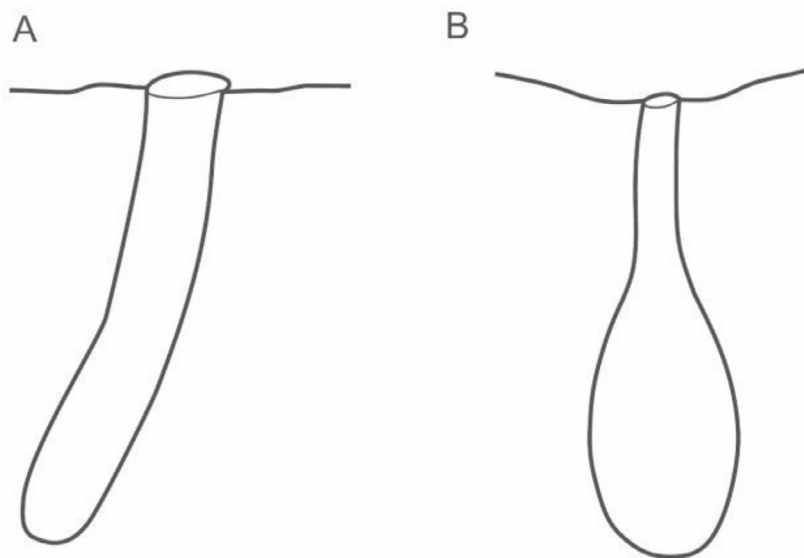
### Arquitetura das tocas

Há duas variações morfológicas, uma das quais apresenta-se em forma de cilindro sem variações de diâmetro, desde o topo até a base; o outro exibe uma base amplamente alargada, em forma de gota (Figura 2). O topo frequentemente não se mostra nitidamente definido (Carlson, 1968; Dalquest *et al.*, 1989) e sua vista em corte transversal pode apresentar variações em seção circular, elíptica ou em forma de “8” (Marshall & Rodgers, 2012), o que se aplica tanto para espécies extintas, quanto para os atuais *Protopterus*.

Quanto às suas dimensões, as tocas apresentam diâmetro entre 1 e 25 cm e comprimento muito variável, sendo que as menores registradas possuíam cerca de 6 cm e, as maiores, 130 e 230 cm de comprimento (Blodgett, 1983; O’Sullivan *et al.*, 1986). Hasiotis *et al.* (1993) consideram que uma das formas de se distinguir tocas de peixes pulmonados daquelas produzidas por lagostins (Crustacea, Astacidea), seria seu comprimento, de tal forma que essas últimas alcançam até muitos metros, diferentemente das tocas de peixes pulmonados, cujo comprimento não deveria ultrapassar 1 m. Assim, ficam descaracterizados os registros de Blodgett (1983) e O’Sullivan *et al.* (1986) como tocas produzidas por peixes pulmonados, uma vez que apresentam comprimento significativamente maior do que o previsto por Hasiotis *et al.* (1993).

Para Voorhies (1975), as tocas de *Gnathorhiza* representaram o acréscimo sob óptica paleoicnológica da então conhecida relação de parentesco próximo desses com os lepidossirenídeos modernos, uma vez que, segundo o autor, o comportamento permanece praticamente inalterado desde a sua origem. Há casos de menor previsibilidade, como em Gobetz *et al.* (2006), que descreveram as estruturas de seu achado como apresentando arquitetura helical (Figura 1E), diferentemente dos demais casos, que apresentam pequena angulação, sem desconfigurar a prevista estrutura de cilindro simples sub-vertical (Hasiotis *et al.*, 1993). A diversidade morfológica apresentada pelas tocas dos peixes pulmonados modernos sugere que o mesmo deve ser aplicado às espécies extintas. Assim, as tocas reportadas por Gobetz *et al.* (2006) teriam sido as primeiras e únicas até então, a apresentarem tão grande divergência arquitetural das formas básicas conhecidas, de modo que, após analisados os padrões arquiteturais deixados por diferentes escavadores, como insetos, mamíferos e outros, concluiu-se tratar de tocas de peixes pulmonados.

No tocante à arquitetura superficial, as tocas apresentam paredes com estriações sub-horizontais a inclinadas e um revestimento distinto do sedimento adjacente, geralmente composto por lamitos, com possibilidade de haver restos esqueléticos. O interior é normalmente preenchido por arenitos e siltitos, e com maior potencial para abrigar restos dos escavadores, inclusive esqueletos completos, em alguns casos (Carlson, 1968; Olson & Bolles, 1975; Hasiotis *et al.*, 1993).



**Figura 2.** Variações da arquitetura morfológica tocas de peixes pulmonados (Baseado em Greenwood, 1987; Hasiotis *et al.*, 1993; Marshall & Rogers, 2012; Francischini *et al.*, 2018).

**Figure 2.** Variations in the morphological architecture of lungfish burrows (Based on Greenwood, 1987; Hasiotis *et al.*, 1993; Marshall & Rogers, 2012; Francischini *et al.*, 2018).



### Comportamento fossorial e estivação

A fossorialidade pode ser reconhecida tanto no registro fóssil quanto em espécies viventes de peixes pulmonados, de modo que é sabido que o comportamento de estivação se conservou no grupo desde o Paleozoico. Nesse sentido, a extinta família Gnathorhizidae Miles, 1977 é reconhecida como a mais proximamente aparentada à moderna Lepidosirenidae. Essa compreensão foi possível a partir de estudos dos ossos do topo do crânio, que apresentam uma sensível diferença entre as espécies de peixes pulmonados, além de estudos filogenéticos e da capacidade de estivação para ambas as famílias (Carlson, 1968; Kemp *et al.*, 2017).

Em termos gerais, a análise comparativa entre peixes pulmonados extintos e modernos tem revelado importantes características a respeito do comportamento e biologia desses animais (*e.g.*, Dubiel *et al.*, 1988; Hasiotis *et al.*, 1993; Jones, 2008). Sabe-se, por exemplo, que os lepidossirenídeos modernos produzem suas tocas da estivação em planícies aluviais e margens de lagos. Para tanto, eles mordem o substrato enquanto rotacionam o corpo com movimentos ondulatórios, expelindo o sedimento pelas aberturas branquiais (Carter & Beadle, 1930; Johnels & Svennson, 1954; Bouillon, 1961; Greenwood, 1987; Hembree, 2010).

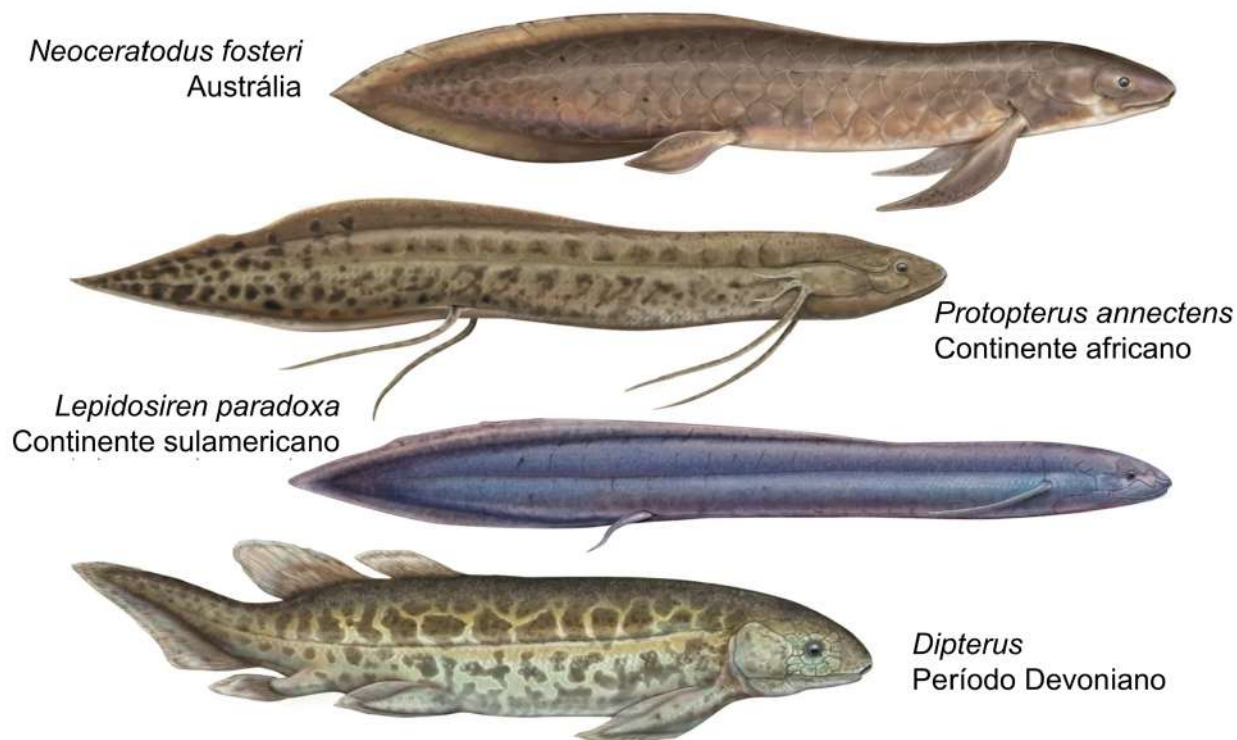
Como conhecido, as tocas constituem cilindros não ramificados, com terminação bulbosa, onde o escavador permanece convoluto por muitos meses, produzindo grande quantidade de muco pela pele, de modo que o ambiente interno da toca permaneça isolado do ambiente externo e não haja perda de água. Carlson (1968) interpretou a ausência de feições do topo da toca como possível produto do retrabalhamento da matriz sedimentar circunvizinha. O mesmo ocorre unanimemente nos demais registros (Tabela 1), pelo que se conclui tratar-se de um fenômeno de origem comportamental e não diagenética. Para peixes pulmonados modernos a entrada da toca pode ser preenchida por lama, no caso dos lepidossirenídeos do gênero *Lepidosiren*, enquanto representantes do gênero *Protopterus* a mantêm aberta, de modo que possam entrar e sair livremente durante a estivação para respirar quando necessário (Smith, 1930; Bouillon, 1961; Fishman *et al.*, 1992), e o mesmo deve ter se aplicado para os gêneros extintos.

Quanto à nutrição, os peixes pulmonados perdem até 15% de sua massa corporal, pois não se alimentam durante esse período (Smith, 1930; Janssens, 1964), e o fim do período de estivação é ocasionado pelo retorno das chuvas sazonais, que induz a volta das habituais taxas metabólicas (Johnels & Svennson, 1954; Greenwood, 1987; Hasiotis *et al.*, 1993). Os atuais lepidossirenídeos têm o período de estivação caracterizado pela construção de casulos na lama e no meio de folhas caídas, em planícies de inundação aluviais e margens de lagos, assim escapam da dessecação durante a estação seca (Bouillon, 1961). Anatomicamente, os representantes dessa família apresentam o corpo esguio e alongado, e nadadeiras filiformes, adaptações essas, propícias à estivação (Figura 3, Carter & Beadle, 1930; Sawaya, 1946; Johnels & Svennson, 1954; Romer & Olson, 1954; Greenwood, 1987).

### Comparação com peixes pulmonados modernos

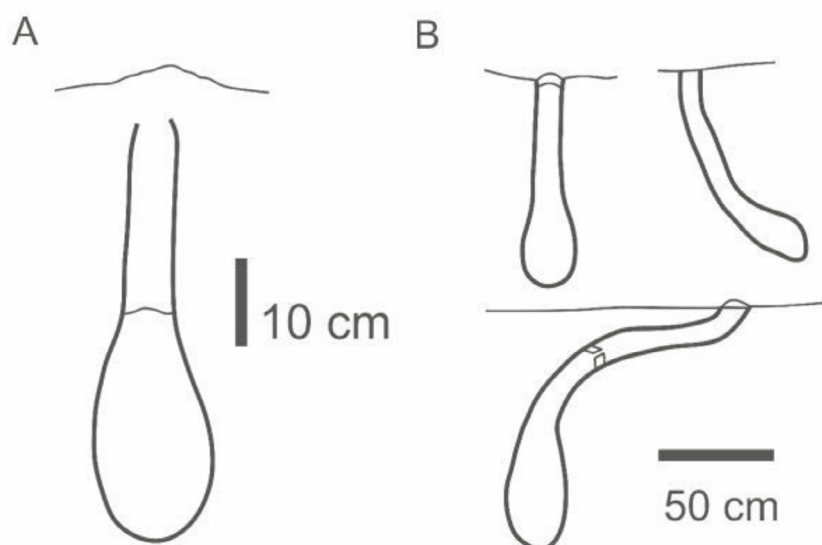
Há também pontos de divergência entre tocas de peixes pulmonados extintos e modernos. Por exemplo, Schultze (1985) considera que seu registro apresenta consideráveis diferenças com as tocas produzidas por peixes pulmonados modernos e conclui ainda tratar-se de evidência de que, diferentemente das espécies viventes, registros do Paleozoico apresentam espécies tolerantes à salinidade. Ainda, peixes pulmonados modernos deixam outros tipos de bioturbações no substrato, como o africano *Protopterus*, que produzem tubos em forma de “U” e “T” nos quais costumam nidificar, o que não é conhecido em se tratando das espécies extintas (Hasiotis *et al.*, 1993). Os representantes desse gênero habitam planícies de inundação do Rio Gâmbia, cujo clima sazonal pode testemunhar estações chuvosas de até cinco meses, períodos durante os quais, os peixes pulmonados estão ativos nos rios e pântanos. Na estação seca, pelo contrário, tem início o período de estivação (Greenwood, 1987).

Também a respeito dos *Protopterus*, foi observado que naturalmente escavam suas tocas de estivação por meio de mordedura, geralmente posicionam-se com a cauda voltada para o fundo e cabeça à entrada. Eventualmente suas tocas podem apresentar câmara terminal (Figura 4A), geralmente nos casos de secas mais severas, de modo que podem permanecer ali por muitos meses, produzindo grande quantidade de muco, que o auxilia na manutenção da umidade do ambiente interno (Voorhies, 1975; Fishman *et al.*, 1992; Greenwood, 1987; Sturla *et al.*, 2002; Hembree, 2010). *Lepidosiren*, por outro lado, apresenta variados padrões na arquitetura morfológica de suas tocas (Figura 4B). Diferentemente, os extintos *Gnathorhiza*, ainda que sejam o grupo extinto mais bem conhecido quanto às tocas da estivação, apresentam somente dois morfotipos (Figura 2A e 3B, Romer & Olson 1954; Carlson 1968; Berman 1976; Hasiotis *et al.*, 1993; Hembree, 2010).



**Figura 3.** Gêneros de peixes pulmonados vivos e um gênero paleozóico, do Período Devoniano. A comparação entre os morfotipos vivos em relação ao gênero paleozóico demonstra que a evolução do grupo favoreceu a adaptação à fossorialidade, de modo a acentuar o morfotipo fusiforme e caráter vestigial das nadadeiras, sendo que *L. paradoxa* aparenta a maior especialização dentre os gêneros vivos (Arte de Encyclopædia Britannica).

**Figure 3.** Living lungfish genera and one Paleozoic genus, from Devonian Period. Comparison between the living morphotypes in relation to the living ones demonstrates the group evolution favored their fossorial adaptation so that it strengthened the fusiform morphotype and vestigial character of fins, being *L. paradoxa* the probable specialized among the living genera (Art extracted from Encyclopædia Britannica)



**Figura 4.** Esquema das tocas de peixes pulmonados modernos. As ilustrações mostram a arquitetura morfológica básica das tocas dos gêneros **A**, *Protopterus* e **B**, *Lepidosiren* (Baseado em Hasiotis *et al.*, 1993).

**Figure 4.** Graphical scheme on modern lungfish burrows. The drawings show the basic morphological architecture of burrows of **A**, *Protopterus* and **B**, *Lepidosiren* genera (Based on Hasiotis *et al.*, 1993).

## Biogenicidade e icnotaxonomia

### *Restos esqueléticos x análise da arquitetura*

A presença ou não de restos corpóreos no interior das tocas de peixes pulmonados é um ponto de discussão na literatura. McAllister (1988), por exemplo, argumenta que a presença de ossos de um peixe pulmonado dentro de uma toca é a mais conspícua evidência para identificá-lo como escavador da mesma, o que realmente ocorre em algumas das publicações (Romer & Olson, 1954; Carlson, 1968; Berman, 1976; Dalquest & Carpenter, 1975; Thomas & Blodgett, 1986; McAllister, 1988). Na maioria dos casos, porém, não há restos esqueléticos no interior das tocas. Então, a análise da arquitetura da toca se torna um fator essencial para tal, principalmente considerando-se que a proporção de casos de tocas que possuem ossos em seu interior é consideravelmente pequena (Tabela 1). Ainda Andrews (1991), partindo da mesma premissa que McAllister (1988), considera seu registro como de diagnóstico incerto, afirmando também, que a presença de câmara terminal é consistente com a atividade de lagostins.

De igual modo, uma sucessão de publicações a respeito do trabalho de Dubiel *et al.* (1987) demonstra a problemática associada à diagnose de escavadores de tocas. A atribuição desses icnofósseis a peixes pulmonados, pelos autores (Figura 1C), foi questionada por McAllister (1988), que apontou a ausência de restos esqueléticos como fonte de dúvida na ocorrência, para uma atribuição acurada. Dubiel *et al.* (1988), por outro lado, argumentam que a revisão crítica tão somente reitera a ausência de ossos, não oferecendo, qualquer hipótese alternativa para a natureza das estruturas; reafirmando assim, a partir de estudos comparativos com tocas de peixes pulmonados modernos, além de interpretações paleoclimáticas, que a ocorrência de Dubiel *et al.* (1987) terá sido corretamente atribuída à atividade de estivação de peixes pulmonados. Hasiotis *et al.* (1989), todavia, por meio de abordagem icnotaxonômica, demonstraram finalmente, que as referidas tocas eram mais similares a registros já conhecidos de lagostins do que de peixes pulmonados. Ainda Hasiotis & Mitchel (1993) associaram a maior parte das tocas encontradas na região do Platô do Colorado, em Utah, EUA, à atividade de crustáceos, e não de peixes pulmonados. Isso teria sido ignorado por Dubiel *et al.* (1987; 1988), que, além de não terem reportado ocorrências de somatofósseis de peixes pulmonados no mesmo contexto sedimentar, não apresentaram também, as feições arquiteturais características das tocas desses animais.

Em discussão similar, Toledo & Bertini (2005) consideraram duvidosa a atribuição do icnofóssil descrito por Fernandes & Carvalho (2002) à atividade de estivação de peixes pulmonados (Figura 1D). Os autores argumentaram que o fato de se tratar de uma estrutura única, fragmentada e sem a presença de restos esqueléticos, impossibilita tal atribuição com confiabilidade; não oferecendo, contudo, uma análise arquitetural detalhada tal que pudesse refutar o achado. Todavia, os próprios Fernandes & Carvalho (2002) ponderaram, em suas conclusões, que a ausência de somatofósseis poderia ser considerado fator de incerteza e deixaram em aberto a conclusão quanto ao táxon escavador.

Também Daeschler & Mullison (2004) e Friedman & Daeschler, (2006) questionaram o achado de Woodrow & Fletcher (1969) no sentido de que teria sido incorretamente interpretado como de tocas de peixes pulmonados, pela mesma razão, qual seja, a ausência de restos corpóreos. Jones (2008), porém, partindo da constatação de que a presença de ossos não constitui fator essencial para tal diagnóstico, e considerando o critério de Hasiotis *et al.* (1993), confirmou que o material de Woodrow & Fletcher (1969) fora corretamente atribuído ao táxon. Jones (2008) revisou ainda o registro do Cretáceo de Orsulak (1997), cuja atribuição a peixes pulmonados julgou duvidosa, por não ter havido descrição detalhada, além de apresentarem maior variação na orientação e sinuosidade na forma e aparente ramificação, características não esperadas para tocas de peixes pulmonados.

### *Classificação icnotaxonômica*

Um grande avanço, na direção de se estabelecer um padrão conceitual e científico no estudo das tocas de peixes pulmonados, deu-se com os primeiros esforços para sua classificação icnotaxonômica. Foram O'Sullivan *et al.* (1986) quem primeiro propuseram a classificação de tais registros como *Beaconites barreti*. Hasiotis *et al.* (2002) demonstraram a necessidade de que um novo icnogênero fosse criado para abrigar as escavações de peixes pulmonados. As publicações seguintes não apresentaram similar preocupação, de modo que somente Gaillard *et al.* (2013) e Francischini *et al.* (2018) fizeram menção à toponímia Hypichnia em seus manuscritos. Entretanto, Jones (2008), foi quem estabeleceu o icnogênero *Hypero euthys* Jones & Hasiotis, 2008 para as tocas de peixes pulmonados, caracterizando-o como escavações verticais a subverticais, em forma de cilindro, com terminação bulbosa e estriações subhorizontais na parede, afirmando

ainda que os demais registros conhecidos de tocas de estivação de peixes pulmonados devem ser representados pelo mesmo icnogênero.

Quanto a seu registro, na Formação Castkill, Devoniano tardio dos EUA, Jones (2008) propôs a icnoespécie *Hypero euthys teichonomos*, analisando diferentes materiais anteriormente descritos e sugerindo que as demais variações conhecidas de tocas de peixes pulmonados deveriam ser consideradas diferentes icnoespécies de *Hypero euthys*. Mais tarde, Lucas *et al.* (2010) revisaram os materiais de Gobetz *et al.* (2006), e propuseram a classificação *Redondarefugium abercrombieorum*, sem, no entanto, fazer menção à contribuição de Jones (2008). Considerando que a revisão de Jones (2008) esteja correta, pelo princípio da prioridade do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN), o icnogênero *Redondarefugium* seria sinonímia de *Hypero euthys*, e as tocas de Gobetz *et al.* (2006) deveriam ser submetidas a nova revisão de icnoespécie. Desde então, somente Wiest-Krull & Davatzes (2014) fizeram menção à icnotaxonomia das tocas de peixes pulmonados, tendo referido a icnoespécie *H. teichonomos*, também para a Formação Castkill.

#### *Biogenicidade e diagnóstico incertos*

A literatura traz ainda, casos de escavações de origens diferentes daquelas produzidas por peixes pulmonados, ou mesmo de origem indefinida. Nesse sentido, Marshall & Rogers (2012) ressaltam que a existência das tocas no contexto deposicional implica em deformações na matriz sedimentar em até alguns centímetros ao redor das bioturbações. Há, porém, estruturas de origem inorgânica, referidas como concreções tubulares, interpretadas como produzidas pela atividade de nascentes diagenizadas (Gabelman, 1955) e alteração hidrotermal (Abdel-Gaward & Kerr, 1963); e há, ainda, estruturas de origem orgânica, cujos táxons produtores são considerados incertos pelos autores (Andrews, 1991; Bordy & Krummeck, 2016). Essas ocorrências são assumidas aqui como não produzidas por peixes pulmonados, dadas as divergências gerais apresentadas em relação à maioria dos registros conhecidos e ainda, em relação aos critérios icnotaxonômicos.

As estruturas de Gabelman (1955) apresentam evidências de fluxo de água no interior, orientação predominantemente horizontal (raramente vertical, apenas conectando os tubos horizontais), e acentuadas variações de diâmetro. Gabelman (1955) cita ainda muitos trabalhos reportando material similar, o que, fuge, contudo, ao escopo do presente trabalho. Abdel-Gaward & Kerr (1963) apresentam “tubos silicificados” em afloramentos da Formação Chinle, Permiano dos EUA, cuja origem atribuem à ação hidrotermal. A atribuição a uma fonte inorgânica foi questionada posteriormente, por Dubiel *et al.* (1987), que, comparando o citado registro aos seus novos icnofósseis, concluíram que esses teriam sido produzidos por peixes pulmonados, interpretação não compartilhada pelos autores do presente manuscrito.

Quanto às referidas escavações biogênicas, Andrews (1991) apresenta um sítio de tocas em forma de cilindro, verticais a subverticais, com nítido envoltório, preenchimento maciço e distinto do material ao redor, mas sem feições arquiteturais na parede, em função de fatores diagenéticos (Tabela 1). A mais bem preservada estrutura possui ainda a base dilatada em câmara. A partir desse conjunto de feições Andrews (1991) reconhece a possível produção por peixes pulmonados. Há, contudo, outros aspectos que demonstram o contrário, por exemplo, a hipótese de que dois tubos poderiam ter estado unidos pelo topo, a ramificação em “Y” na base de um dos tubos, o que não é conhecido em outros relatos de tocas de peixes pulmonados extintos.

Quanto à dilatação na base, é mencionado no próprio trabalho, que se trata de feição esperada também para crustáceos de água doce. Os icnofósseis descritos por Bordy & Krummeck (2016), por sua vez, apresentam um conjunto de feições de difícil diagnose, a ponto de os autores deixarem em aberto a atribuição entre peixes pulmonados, lagostins, anfíbios lisorofídeos e terápsidos. A orientação das tocas varia de vertical a subhorizontal, a seção é predominantemente circular e não há câmara ou qualquer alargamento na base ou estriações na parede externa (Tabela 1). As tocas de peixes pulmonados, sob a óptica icnotaxonômica, mostram orientação vertical a subvertical, nenhuma ramificação, seção predominantemente elíptica, frequentemente apresentam câmara ou ligeira dilatação na base e estriações quase horizontais na parede externa (Hasiotis *et al.*, 1993). Ainda Krapovickas *et al.* (2013) e Xing *et al.* (2017) apresentam associações de tocas com certas similaridades aos registros de peixes pulmonados. O contexto paleoambiental, diferenças na seção transversal de ambos os registros, assim como em orientação e outros detalhes levaram Krapovickas *et al.* (2013) e Xing *et al.* (2017) a considerarem tetrápodes como os mais prováveis escavadores dessas tocas.

## Estivação e paleoambiente

### *Implicações paleoambientais das tocas da estivação de peixes pulmonados*

Existe um abundante registro paleoicnológico para ambientes continentais, todavia uma pequena quantidade relacionada ao comportamento de estivação de vertebrados (Hembree, 2010). A maior parte dos vertebrados escavadores explora ambientes que não ficam preservados no registro geológico, tais como áreas mais elevadas e com solos bem drenados, reduzindo as chances de preservação. Os peixes pulmonados constituem um dos grupos que foge a essa regra (*e.g.*, Voorhies, 1975). Ainda, a esse respeito, Voorhies (1975) deduz que a presença de tocas de vertebrados é menos comum na literatura científica do que nas rochas sedimentares, por limitações, sobretudo, de ordens tafonômica e metodológica. O autor observa ainda, a partir daquele contexto de desenvolvimento do conhecimento sedimentológico, que até então, os pesquisadores demonstravam pouco cuidado com a descrição e análise da matriz sedimentar adjacente às tocas, tal que pouco se extraía de informação quanto à relação do escavador com a bioturbação e com o substrato.

Hoje se sabe que a interpretação de tocas como abrigos para estivação no registro paleoicnológico, depende da presença de feições sedimentares que indicam períodos sazonais de maior e menor umidade (Hembree, 2010). Além disso, a partir da análise da sedimentologia e da arquitetura das tocas podem-se inferir aspectos do paleoclima, paleogeografia, paleohidrologia e paleoecologia (Hasiotis & Mitchell, 1993).

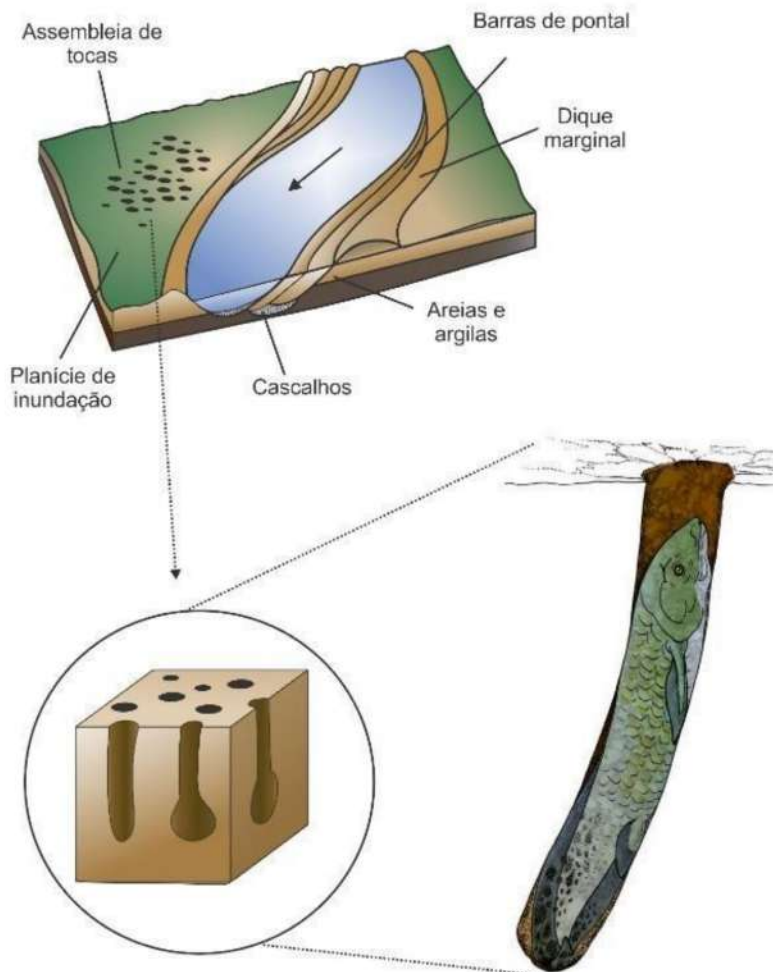
As condições ambientais mais propícias para a estivação são aquelas com elevadas temperaturas e baixa precipitação. Relação que é bem exemplificada no Permiano da América do Norte, para o qual muitos registros de escavações da estivação de vertebrados continentais, já foram feitos (Hasiotis *et al.*, 2002; Hembree, 2010; Hembree *et al.*, 2004). Voorhies (1975) considerou que a presença de tocas da estivação de peixes pulmonados, associada a outros diversos fatores constitui forte evidência da condição de aridez sazonal em diversas áreas da América do Norte durante o Permiano. Outrossim, Voorhies (1975) reforçou que outros desses achados, relativos ao Carbonífero da porção leste do continente, representaram ainda uma mudança na antiga compreensão de condições climáticas uniformemente úmidas.

Há diferentes argumentos para demonstrar que tocas de peixes pulmonados estão associadas à estivação. A presença de restos esqueléticos e marcas deixadas pelas nadadeiras nas paredes das tocas, a grande similaridade entre os icnofósseis e tocas da estivação de peixes pulmonados modernos, assim como a ocorrência das tocas em concentradas aglomerações ao longo de um mesmo estrato evidenciam que grandes quantidades de indivíduos produziam escavações num mesmo contexto ambiental. Esta última propriedade, somada à usual associação de feições como gretas de ressecção, evaporitos e rizólitos, demonstram que essas ocorrências se devem a eventos periódicos de seca. Ainda a existência de estratos sobrepostos com as bioturbações, é indicativo de regime sazonal de sucessivos períodos de seca (Hembree, 2010). Voorhies (1975) defendeu que as tocas fósseis da estivação de peixes pulmonados permitem afirmar que tal comportamento permanecera inalterado por mais de 300 milhões de anos, além de constituírem testemunho autóctone da história de vida e morte de populações de peixes pulmonados extintos. Voorhies (1975) predisse ainda, que futuros achados de idade ainda mais antiga deveriam apontar para a origem da estivação nos peixes pulmonados durante o Devoniano, período crítico para a evolução do grupo.

### *Tocas foram usadas para interpretar o passado geológico*

Historicamente, as primeiras correlações entre tocas de peixes pulmonados com o contexto paleoambiental foram feitas já por Romer & Olson (1954), apontando que seu registro reafirmava o conhecimento tido até então sobre o clima do Texas paleozoico, marcado por crescente aridização com variações sazonais de chuva. Depois, Carlson (1968) propôs uma interpretação paleoambiental de deposição de sedimentos finos, característicos de planície de inundação ou margem de lago, em que a toca então descrita, teria sido produzida por um dipnoico também para fins de estivação e proteção contra predadores, num regime de secas sazonais. Foi ainda Carlson (1968) quem primeiro descreveu o comportamento dos peixes pulmonados de se posicionarem verticalmente sobre a cauda dentro da toca durante a estivação, o que foi corroborado mais tarde por Dalquest *et al.* (1989) (veja a Figura 5 para exemplo do contexto sedimentológico e comportamento fossorial).

Já em dolomitos da Formação Wellington, Permiano dos EUA, Shelton (1971) observou o empilhamento de camadas contendo tocas de peixes pulmonados, interpretadas como sucessivos eventos sazonais de períodos mais úmidos e secos. Similarmente, Berman (1976), concluiu seu estudo constatando que, além da ampla distribuição de *Gnathorhiza*, o seu papel como indicador de climas marcados por secas sazonais. Ainda, o achado constituiu evidência paleoicnológica de que tais condições ambientais e climáticas teriam se estabelecido primeiro naquela localidade do Permiano dos EUA, diferentemente do que antes se pensava.



**Figura 5.** Modelo paleoambiental da ocorrência de tocas da estivação de peixes pulmonados no contexto da paisagem (Baseado em Hasiotis *et al.*, 1993; Hembree, 2010; McCahon & Miller, 2015; Nascimento *et al.*, 2017; Francischini *et al.*, 2018).

**Figure 5.** Paleoenvironmental model for the occurrence of lungfish aestivation burrows within the landscape context (Based on Hasiotis *et al.*, 1993; Hembree, 2010; McCahon & Miller, 2015; Nascimento *et al.*, 2017; Francischini *et al.*, 2018).

Posteriormente, Bown (1982) descreveu, para a Formação Jebel Qatrani, Paleógeno do Egito, icnofósseis diversos, associados a ambiente deposicional fluvial, com comunidade vegetal típica de áreas pantanosas de mangues costeiras, de clima tropical a subtropical de chuvas de monção. O'Sullivan *et al.* (1986) trouxeram, para a Bacia de Munster, Devoniano Superior da Irlanda, análise de fácies incidente num contexto paleoambiental de rios efêmeros com áreas de inundação, reafirmando o conhecimento já tido previamente a respeito daquela localidade. O'Sullivan *et al.* (1986) fizeram ainda associação entre o comportamento dos peixes pulmonados para escavação e relacionam-no com aquele demonstrado pelas espécies viventes. Dentre outras observações, apontaram o fato de as ocorrências referirem-se a ambientes de clima semiárido, com secas sazonais. Thomas & Blodgett (1986) comunicaram a primeira ocorrência de tocas de peixes pulmonados para a Formação Breathitt, Carbonífero Superior dos EUA, assumindo tratar-se de evidência de condições climáticas semiáridas. Para tanto, Thomas & Blodgett (1986) correlacionaram o achado a estudos prévios, utilizando dados paleobotânicos e paleoclimáticos. Aparecem elementos de arquitetura sedimentar interpretados como depósitos de rompimento de dique marginal (*crevasse*), lençóis de areia e rios meandrantés.

Já os depósitos das formações Chinle e Dolores, Triássico Superior dos EUA (Dubiel *et al.*, 1987), continham fácies continentais características de canais de rios e planícies de inundação, lençóis de areia (*sandsheets*), áreas de lagos, pântanos e deltas. A partir daí, Dubiel *et al.* (1987) inferiram um ambiente de clima semiárido com oscilações sazonais de

umidade e temperatura, tomando ainda, a abundância dos supostos icnofósseis como indício de relativa estabilidade nas condições ambientais ao longo do tempo de deposição das unidades litoestratigráficas. A partir de uma óptica comparativa com *Protopterus* viventes, também ponderam que o paleoambiente das formações Chinle e Dolores, caracterizado por áreas de lagos e pântanos, teria também apresentado clima sazonalmente variado, consistentemente ainda com estudos anteriores citados pelos autores.

O trabalho de Hasiotis *et al.* (1993) reiterou que os achados relacionados ao Permiano e Triássico dos EUA se referem ao mesmo contexto deposicional e paleoambiental, de área continental com sistemas de rios e lagos, e períodos secos alternados com chuvas sazonais. Isto é sustentado por dados paleomagnéticos, estudos faciológicos, de arquitetura das tocas e do registro fóssil associado, que traz, além de peixes pulmonados, também lagostins. Hasiotis *et al.* (1993), observando aspectos da morfologia arquitetural e superficial de tocas de peixes pulmonados e lagostins extintos e modernos, demonstraram a estreita relação entre icnofósseis, seus produtores e o paleoambiente. Orsulak (1997), a partir da análise de fácies, constatou ambiente de clima com períodos alternados entre seco e úmido, reiterando tratar-se de registro típico de peixes pulmonados.

O registro de Hasiotis *et al.* (2002) refere-se a um contexto paleoambiental terrestre e de água doce, de topografia deprimida, com paleossolos mal drenados, distribuídos em uma sequência de transição entre um clima semiárido a monção, no Grupo Chase, Permiano do Kansas. Também, a ocorrência descrita por Wiest-Krull & Davatzes (2014) remete a um ambiente sedimentar de planície de inundação, com arranjo de arenitos e lamitos, característico de eventos periódicos de cheias. Huttenlocker *et al.* (2005), ao analisar as associações fósseis de jazigos do Permiano continental dos EUA, concluíram, a partir da predominância de espécies estivadoras, incluindo a ocorrência de tocas do gênero *Gnathorhiza*, ser aquele, um paleoambiente de clima sazonal, já afirmado anteriormente por meio de outras fontes. Huttenlocker *et al.* (2005) reafirmaram a ideia de que tais condições climáticas teriam influenciado a biota naquela localidade. Gobetz *et al.* (2006) observaram feições de oxirredução, características de ambiente com variações sazonais de umidade em tocas do Grupo Chinle, Permiano dos EUA. Surlyk *et al.* (2008) concluíram, a partir da integração entre a mineralogia, palinomorfos, estruturas sedimentares e arquitetura de seus icnofósseis, que seu registro constitui uma associação de tocas de peixes pulmonados e de lagostins, num ambiente de fundo de lago ou pântano, com períodos intermitentes de seca, no Membro Skyttegård, Cretáceo Inferior da Dinamarca. Jones (2008) considerou que a presença de *Hyperoethys teichonomos* na Formação Castkill, Permiano superior da Pensilvânia, constitui um importante elemento na reconstrução do paleoclima e paleobiota locais, dado seu elevado número, consideravelmente superior àquele de fósseis corpóreos de peixes pulmonados. Também Jones (2008), comparando tocas fósseis da Formação Castkill, do Triássico dos EUA, com aquelas de lepidossirenídeos modernos, apontou considerável similaridade entre a morfologia das estruturas e interpretou equivalente similaridade para o comportamento de estivação. Marshall & Rogers (2012) atribuíram às variações da seção transversal das tocas, entre circular, elíptica e em forma de “8”, somado à aglomeração de estruturas, ranhuras nas paredes e sinais de oxidação, como evidências de serem essas, estruturas de estivação. Marshall & Rogers (2012) reconheceram, ainda, que a elevada concentração de estruturas localizadas reforça o conhecimento tido até então, acerca do paleoambiente da Formação Maevarano, Cretáceo Superior de Madagascar, no sentido de ter sido aquele, paleoambiente de região seca, com clima de variações sazonais entre seco e úmido. Marshall & Rogers (2012) salientaram que a perda de massa corpórea e redução das taxas metabólicas influenciaram a saída da toca, no sentido de que o corpo do animal deveria deformar menos o sedimento adjacente à toca; e apontaram que a presença de aglomerações de mais de 100 tocas de peixes pulmonados constituía uma das mais conspícuas evidências do paleoambiente do Cretáceo Superior do nordeste de Madagascar, como um complexo pantanoso marcado por períodos de severas secas.

Já no Oligoceno do sudeste da França, Gaillard *et al.* (2013) interpretaram que a presença das tocas indicaria os períodos de seca na planície de inundação, ao longo do limite da bacia de mar raso, além de representar a confirmação de ideias prévias sobre as condições paleoambientais da localidade. Note-se, por fim, que as secas representadas pelas tocas estão ainda associadas à aridização crescente durante a chegada do Oligoceno.

McCahon & Miller (2015), por sua vez, comunicaram a ocorrência de vasta assembleia de tocas, com múltiplas sobreposições de camadas de bioturbações, indicando sucessivos períodos de seca ao longo dos anos. A grande quantidade de tocas com restos esqueléticos no interior sugere períodos prolongados de seca, de tal modo que a umidade não voltaria a tempo de reativar o metabolismo dos animais e, esses, frente ao severo estresse hídrico e nutricional, morreriam no interior dos abrigos. A assembleia encontra-se associada a rizólitos, em um contexto deposicional de sucessivos horizontes de paleossolos característicos de clima semiárido de chuvas de monção, em paleoambiente costeiro, do Permiano dos EUA.

Na Formação Rio do Rasto, Permiano médio da Região Sul do Brasil, Francischini *et al.* (2018) descreveram detalhadamente a segunda ocorrência de tocas de peixes pulmonados da América Latina (Figura 1F). Uma vez mais, a análise de fácies sedimentares e paleossolos remete a paleoambiente lacustre de clima quente e seco com variações sazonais, na então região sudoeste do Pangeia. Esse estudo é ainda suportado por datação absoluta e dados bioestratigráficos previamente produzidos. O cenário descrito pela análise de fácies é interpretado por Francischini *et al.* (2018) como evidência de um período do Paleozoico brasileiro marcado por crise biótica relacionada à escassez de água. No mesmo ano, Sennikov (2018) descreveu o segundo sítio de tocas de peixes pulmonados para o Triássico Médio da depressão Cis-Urais, dos Montes Urais, oeste da Rússia. O paleoambiente de fácies, de depósitos de canal em área costeira, é interpretado como evidência de clima de secas sazonais, característico da ocorrência dos peixes pulmonados estivadores. A partir da ausência de restos corpóreos nas tocas, Sennikov (2018) conclui que as secas periódicas provavelmente teriam tido curta duração, de modo que não incidiriam em mortandade das populações no interior das tocas. Sennikov (2018) interpreta ainda, que a conhecida riqueza biótica do Triássico região de dos Cis-Urais teria criado as condições apropriadas para abrigar numerosas populações de consumidores, assim como os peixes pulmonados.

#### *Peixes pulmonados paleozoicos estivaram à beira-mar: tolerância à salinidade*

Em se tratando de ambientes marinhos, Schultze (1985) discutiu as condições paleoambientais das localidades de seu registro, interpretando as tocas de peixes pulmonados (dentre outros vertebrados) ali encontradas, como um recurso para passar pelas mudanças ambientais, quando das oscilações de maré, o que foi questionado mais tarde, por Cunningham & Dickinson (1996), considerando o estudo citado, insuficiente em detalhes para tais conclusões. Esse trabalho de Schultze (1985) representou o primeiro achado de tocas de peixes pulmonados em ambiente marinho, nos depósitos costeiros do Megacicloma Wreford, Permiano inferior dos EUA.

A maioria dos peixes pulmonados do paleozoico, sobretudo do Devoniano, eram espécies marinhas (Schultze & Chorn, 1997), e, similarmente ao atual *Neoceratodus*, não apresentavam o comportamento de estivação, justificando o registro de tocas relativamente pobre. Cunningham & Dickinson (1996), correlacionando a exposição subaérea, formação de paleossolos, elementos de arquitetura sedimentar e as tocas da estivação de peixes pulmonados, apontam-nos como *proxies* de um padrão paleoclimático de sucessivos períodos de maior e menor umidade. Propuseram, a partir da hipótese de variações cíclicas da influência marinha, que a consequente mudança na salinidade implicaria que as populações de vertebrados variassem ao longo do ano, pois seriam, principalmente estenohalinas.

Cunningham & Dickinson (1996) apresentam variações sazonais de umidade, inseridas num contexto de maior e menor influência marinha, em planícies costeiras no Paleozoico dos EUA. Nesse mesmo sentido, Schultze & Chorn (1997) demonstram que seu registro se refere a tocas de espécie tolerante à salinidade, típica de ambiente de topografia deprimida. Entretanto, com capacidade para transitar entre áreas de planícies de maré, planícies costeiras e canais de rios de água doce.

Na Formação Ponta Grossa, Devoniano do Brasil, Fernandes & Carvalho (2002), tendo comunicado o primeiro caso de uma toca fóssil de peixe pulmonado na América Latina, trouxeram a interpretação de um paleoambiente de planície de maré, da supra-maré, com períodos intermitentes de estiagem. Os autores reforçam que a maior parte dos antecedentes se referia a áreas continentais de ambientes dulcícolas, enquanto seu registro dera-se em uma unidade geológica de origem marinha.

Ainda com respeito da tolerância dos peixes pulmonados paleozoicos à salinidade, Pardo *et al.* (2014) reafirmam sua presença em nichos marinhos, sobretudo em áreas de recifes de corais e estuários, mas também crescentemente em ecossistemas dulcícolas. Assim, a diminuição da biomineralização nos peixes pulmonados desde o Devoniano pode ser indício da migração desses organismos de ambientes marinhos a dulcícolas, em resposta ao baixo risco de predação por inimigos naturais dotados de mandíbulas suficientemente fortes para tal.

#### *Tocas de peixes pulmonados e o Mesozoico brasileiro*

Os dois registros mais recentes de que se tem notícia de tocas de peixes pulmonados se referem ao Mesozoico brasileiro, respectivamente Jurássico Superior da Bacia do Araripe (Barreto Junior & Fambrini, 2022) e Cretáceo Superior da Bacia Bauru (Rangel *et al.*, 2022). O primeiro caso (Barreto Junior & Fambrini, 2022), referente a um sistema fluvial da Floresta Petrificada Cariri (Formação Missão Velha), constitui testemunho paleoicnológico de que o paleoambiente dessa unidade litoestratigráfica apresentava umidade suficiente para formar canais e planícies de inundação durante



as chuvas, com pronunciados períodos de seca, que exigiam da biota, recursos homeostáticos, tais como a estivação. Note-se ainda, que essa é a primeira ocorrência de tocas de peixes pulmonados do Gondwana mesozoico, de modo que amplia o conhecimento de tal comportamento ao longo do tempo geológico. No outro registro, o paleoambiente de lagos e rios rasos de baixa energia, com clima semiárido do Cretáceo Superior da Bacia Bauru, é reafirmado por mais uma ocorrência de estivação (Rangel *et al.*, 2022), que se soma a evidências de escavação também para termorregulação de outros grupos, tais como crocodilos baurussuquídeos (Vasconcellos & Carvalho, 2006) e esfagossaurídeos (Martinelli *et al.*, 2019), lagostins (Nascimento *et al.*, 2017), e quelônios (Teofilo-Guedes *et al.*, 2022).

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

As publicações aqui discutidas, que trazem dados sobre o paleoambiente, apresentam padrão sedimentológico previsível. As ocorrências passam em áreas de topografia plana e deprimida, ora em planícies de inundação e fundos de rios e lagos em contexto continental, ora em áreas de lagunas e estuários de regiões costeiras. Predominam fácies areníticas e lamíticas intercaladas com perfis de paleossolos, indicando condições climáticas semiáridas com padrão sazonal de umidade (Figura 5).

A partir da revisão de literatura, conclui-se que (i) muitos dos trabalhos apresentados mostram abordagens distintas de descrição das tocas fósseis de peixes pulmonados, enquanto a abordagem icnotaxonômica traz parâmetros mais tangíveis. Conclui-se também que (ii) considerável parte dos registros apresentados não correspondem aos critérios icnotaxonômicos, o que sugere que devam ser revisados. Finalmente, a revisão da literatura no presente tema mostra que (iii) as tocas fósseis constituem seguros indicadores paleoambientais.

## AGRADECIMENTOS

Ao CNPq pela bolsa de mestrado a G.T.G. (processo nº 132617/2020-0) e bolsas de Produtividade em Pesquisa para A.B. (processo nº 310734/2020-7). Os autores agradecem ao IG/Unicamp, pelo suporte à execução do projeto do qual provém o presente manuscrito.

## REFERÊNCIAS

- Abdel-Gawad, A.M. & Kerr, P.F. 1963. Alteration of Chinle siltstone and uranium emplacement, Arizona and Utah. *Geological Society America Bulletin*, **74**:23–46.
- Amemiya, C.T.; Alföldi, J.; Lee A.P.; Fan, S.; Philippe, H.; MacCallum, I.; Braasch, I.; Manousaki, T.; Schneider, I.; Rohner, N.; Organ, C.; Chalopin, D.; Smith, J.J.; Robinson, M.; Dorrington, R.A.; Gerdol, M.; Aken, B.; Biscotti, M.A.; Barucca, M.; Baurain, D.; Berlin, A., M.; Blatch, G.L.; Buonocore, F.; Burmester, T.; Campbell, M.S.; Canapa, A.; Cannon, J.P.; Christoffels, A.; Moro, G.; Edkins, A.L.; Fan, L.; Fausto, A.M.; Feiner, N.; Forconi, M.; Gamielien, J.; Gnerre, S.; Gnirke, A.; Goldstone, J.V.; Haerty, W.; Hahn, M.E.; Hesse, U.; Hoffmann, S.; Johnson, J.; Karchner, S.I.; Kuraku, S.; Lara, M.; Levin, J.Z.; Litman, G.W.; Mauceli, E.; Miyake, T.; Mueller, M.G.; Nelson, D.R.; Nitsche, A.; Olmo, E.; Ota, T.; Pallavicini, A.; Panji, S.; Picone, B.; Ponting, C.P.; Prohaska, S.J.; Przybylski, D.; Saha, N.R.; Ravi, V.; Ribeiro, F.J.; Sauka-Spengler, T.; Scapigliati, G.; Searle, S.M.J.; Sharpe, T.; Simakov, O.; Stadler, P.F.; Stegeman, J.J.; Sumiyama, K.; Tabbaa, D.; Tafer, H.; Turner-Maier, J.; van Heusden, P.; White, S.; Williams, L.; Yandell, M.; Brinkmann, H.; Volff, J.N.; Tabin, C.J.; Shubin, N.; Scharl, M.; Jaffe, D.B.; Postlethwait, J.H.; Venkatesh, B.; Palma, F.; Lander, E.S.; Meyer, A. & Lindblad-Toh, K. 2013. The African coelacanth genome provides insights into tetrapod evolution. *Nature*, **496**:311–316. doi:10.1038/nature12027
- Andrews, J.E. 1991. Unusual nonmarine burrows from the Middle Jurassic of Scotland. *Ichnos*, **1**:247–253. doi:10.1080/10420949109386359
- Appudurai, A. 2016. The Lungfishes from a Historical Perspective: How Humans See the Other. *Otherness: Essays and Studies*, **5**:79–110.
- Barreto Junior, A.M. & Fambrini, G.L. 2022. First Mesozoic lungfish aestivation burrows of West Gondwana (Late Jurassic of Araripe Basin, northeastern Brazil). *Journal of South American Earth Sciences*, **119**:104028. doi:10.1016/j.jsames.2022.104028
- Berman, D.S. 1976. Occurrence of *Gnathorhiza* (Osteichthyes: Dipnoi) in aestivation burrows in the Lower Permian of New Mexico with description of a new species. *Journal of Paleontology*, **50**:1034–1039.
- Blodgett, R.H. 1983. Depositional environments of the Upper Triassic Dolores Formation, southwestern Colorado. *The Geological Society of America, Abstracts*, **15**:285.
- Blodgett, R.H. 1984. Nonmarine depositional environments and paleosol development in the Upper Triassic Dolores Formation, southwestern Colorado. In: ANNUAL MEETING ROCKY MOUNTAIN SEE., 37, 1984. *Field Trip Guidebook*, Durango, The Geological Society of America, p. 46–92.
- Bordy, E.M. & Krummeck, W.D. 2016. Enigmatic continental burrows from the Early Triassic transition of the Katberg and Burgersdorp formations in the main Karoo Basin, South Africa. *Palaios*, **31**:389–403. doi:10.2110/palo.2016.021
- Bouillon, J. 1961. The lungfish of Africa. *Natural History*, **70**:57–76.
- Bown, T.M. 1982. Ichnofossils and rhizoliths of the nearshore fluvial Jebel Qatrani Formation (Oligocene), Fayum Province, Egypt. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **40**:255–309. doi: 10.1016/0031-0182(82)90031-1

- Breder Jr., C.M. & Rosen, D.E. 1966. Modes of reproduction in fishes. Neptune, T.F.H. Publications, 941p.
- Bromley, R.G. 1996. Trace fossils: biology, taphonomy and applications. 2<sup>ed</sup>. Abingdon-on-Thames, Taylor & Francis. 378p.
- Buatois, L. & Mángano, M.G. 2011. *Ichnology: organism-substrate interactions in space and time*. 1<sup>ed</sup>. Cambridge, Cambridge University Press, 366 p.
- Carlson, K.J. 1968. The skull morphology and estivation burrows of the Permian lungfish *Gnathorhiza serrata*. *The Journal of Geology*, **76**:641–663.
- Carroll, R.L. 1965. Lungfish burrows from the Michigan coal basin. *Science*, **148**:963–964.
- Carter, G.S. & Beadle, L.C. 1930. Notes on the habits and development of *Lepidosiren paradoxa*. *Journal of the Linnean Society Zoology*, **37**:197–203.
- Cunningham, C.R. & Dickson, E.D. 1996. Distribution of Kansas Permo-Carboniferous vertebrate assemblages as a function of wet and dry seasons. *Transactions of the Kansas Academy of Science*, **99**:16-28.
- Daeschler, E.B. & Mullison, C.F. 2004. Using the latex peel method to collect and cast a Late Devonian lungfish from the Catskill Formation in Pennsylvania. *The Mosasaur*, **7**:1–8.
- Dalquest, W.W. & Carpenter, R.M. 1975. A new discovery of fossil lungfish burrows. *Texas Journal of Science*, **26**:611.
- Dalquest, W.W.; Kocurko, M.J. & Grimes, J.V. 1989. Aspects of the postcranial skeleton of the Lower Permian lungfish, *Gnathorhiza*. *Journal of Paleontology*, **63**:919–930.
- Dubiel, R.F., Blodgett, R.H. & Bown, T.M. 1987. Lungfish burrows in the Upper Triassic Chinle and Dolores formations, Colorado Plateau. *Journal of Sedimentary Petrology*, **57**:512–521.
- Dubiel, R.F., Blodgett, R.H. & Bown, T.M. 1988. Lungfish burrows in the Upper Triassic Chinle and Dolores formations, Colorado Plateau: Reply. *Journal of Sedimentary Petrology*, **58**:367–369.
- Fernandes, A.C.S. & Carvalho, I.S. 2002. Uma provável escavação de dipnoico na Formação Ponta Grossa, Devoniano da Bacia do Paraná. *Arquivos do Museu Nacional*, **60**:207–211.
- Fishman, A.P.; Galante, R.J.; Winokur, A. & Pack, A.I. 1992. Estivation in the African Lungfish. *Proceedings of the American Philosophical Society*, **136**:61–72.
- Fox, H. 1989. Tail skin of the dipnoan *Neoceratodus* larva: fine structure and differentiation. *Journal of Zoology*, **217**:213–226.
- Francischini, H.; Dentzien-Dias, P.; Guerra-Sommer, M.; Menegat, R.; Santos, J.O.S.; Manfroi, J. & Schultz, C.L. 2018. A middle Permian (Roadian) lungfish aestivation burrow from the Rio do Rastro Formation (Paraná Basin, Brazil) and associated U-Pb dating. *Palaios*, **33**:69-84. doi:10.2110/palo.2017.050
- Friedman, M. & Daeschler, E.B. 2006. Late Devonian (Famennian) lungfishes from the Catskill Formation of Pennsylvania, USA. *Paleontology*, **49**:1167–1183. doi:10.1111/j.1475-4983.2006.00594.x
- Gabelman, J.W. 1955. Cylindrical Structures in Permian(?) Siltstone, Eagle County, Colorado. *The Journal of Geology*, **63**. doi:10.2307/30080171
- Gaillard, C.; Olivero, D. & Chebanec, M. 2013. Probable aestivation burrows from the Eocene/Oligocene transition in south-eastern France and their palaeoenvironmental implications. *Palaeoworld*, **22**:52–67. doi:10.1016/j.palwor.2012.12.001
- Garcia, W.; Storrs, G. & Greb, S. 2006. Lungfish burrows from the Mississippian (Chesterian) of north-western Kentucky. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **26**:65A.
- Giles, J.M.; Soreghan, M.J.; Benison, K.C.; Soreghan, G.S. & Hasiotis, S.T. 2013. Lakes, loess, and paleosols in the Permian Wellington Formation of Oklahoma, U.S.A.: implications for paleoclimate and paleogeography of the midcontinent. *Journal of Sedimentary Research*, **83**:825–846. doi:10.2110/jsr.2013.59
- Gobetz, K.; Lucas, S.G. & Lerner, A.J. 2006. Lungfish burrows of varying morphology from the Upper Triassic Redonda Formation, Chinle Group, Eastern New Mexico. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, **37**:140–146.
- Greenwood, P.H. 1987. The natural history of African lungfishes. In: Bemis, W.E., Burggren, W.W. & Kemp, N.E. (eds.) The biology and evolution of lungfishes, *Journal of Morphology Supplement*, **1**:63–179.
- Hasiotis, S.T. & Michelle, C.E. 1989. Lungfish burrows in the Upper Triassic Chinle and Dolores formations, Colorado Plateau - discussion - new evidence suggests origin by a burrowing decapod crustacean. *Journal of Sedimentary Petrology*, **59**:871–875.
- Hasiotis, S.T. & Mitchell, C.E. 1993. A comparison of crayfish burrow morphologies: Triassic and Holocene fossil, paleo and neoichnological evidence, and the identification of their burrowing signatures. *Ichnos*, **2**:291–314. doi:10.1080/10420949309380104
- Hasiotis, S.T., Mitchell, C.E. & Dubiel, R.F. 1993. Application of morphologic burrow interpretations to discern continental burrow architects: Lungfish or crayfish? *Ichnos*, **2**:315–333. doi:10.1080/10420949309380105
- Hasiotis, S.T.; Miller, K.B. & McCahon, T.J. 2002. Burrows of the lungfish *Gnathorhiza* within paleosols of the lower Permian (Wolfcampian) of eastern Kansas: a unique paleoenvironmental setting and justification for a new ichnotaxon. *Geological Society of America Abstracts*, **34**:212.
- Hasiotis, S.T.; Platt, B.F.; Hembree, D.I. & Everheart, M.J. 2007. The trace-fossil record of vertebrates. In: Miller III, W. (ed.) Trace Fossils - Concepts, Problems. Prospects. Elsevier Press, p. 196–218.
- Helfman, G.S.; Collette, B.B.; Facey, D.E. & Bowen, B.W. 2009. The diversity of fishes - Biology, evolution and ecology. 2<sup>ed</sup>. Hoboken, John Wiley & sons, Inc., p.231–260.
- Hembree, D.I. 2010. Aestivation in the fossil record: evidence from ichnology. In: C.A. Navas, C.A. & J.E. Carvalho (eds.) Aestivation: Molecular and Physiological Aspects. Springer-Verlag, p. 245–262. doi:10.1007/978-3-642-02421-4\_12
- Hembree, D.I.; Martin, L.D. & Hasiotis, S.T. 2004. Amphibian burrows and ephemeral ponds of the Lower Permian Speiser Shale, Kansas: Evidence for seasonality in the midcontinent. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **203**:127–152. doi:10.1016/S0031-0182(03)00664-3
- Huttenlocker, A.K.; Pardo, J.D. & Small, B.J. 2005. An earliest Permian nonmarine vertebrate assemblage from the Eskridge Formation, Nebraska. In: S.G. Lucas & K.E. Zeigler K.E. (eds.) The nonmarine Permian. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin, p. 133-143.
- Johansen, K. 1968. Air-breathing fishes. *Scientific American*, **219**:102–111.
- Johnels, A.G. & Svensson, S.O. 1954. On the biology of *Protopterus annectens* (Owen). *Arkiv för Zoologi*, **7**:131–164.
- Jones, W.T. 2008. Ichnotaxonomy and paleoenvironmental analysis of trace fossils in the Late Devonian Catskill Formation, North-Central Pennsylvania, USA. Department of Geology of the University of Kansas, Dissertação de Mestrado, 251 p.







- Joss, J.M.P. 2006. Lungfish evolution and development. *General and Comparative Endocrinology*, **148**:285. doi:10.1016/j.ygcen.2005.10.010.
- Kemp, A.; Cavin, L. & Guinot, G. 2017. Evolutionary history of lungfishes with a new phylogeny of post-Devonian genera. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **471**:209–219. doi:10.1016/j.palaeo.2016.12.051
- Krapovickas, V.; Mancuso, A.C.; Marsicano, A.A.; Domnanovich, N.S. & Schultz, C.L. 2013. Large tetrapod burrows from the Middle Triassic of Argentina: a behavioural adaptation to seasonal semi-arid climate? *Lethaia*, **46**:155–169. doi:10.1111/j.1502-3931.2012.00329.x
- LaGarry-Guyon, H.E. & Wellstead, C. 1990. New Permian vertebrate localities in the Eskridge Formation, Richardson County, Nebraska. *Proceedings of the One-Hundredth Annual Meeting of the Nebraska Academy of Science*, 61–62.
- Langston, W.W. 1963. Fossil vertebrates and the Late Paleozoic red beds of Prince Edward Island. *Bulletin of the National Museum of Canada*, **187**:1–36.
- Lülling, K.H. Lungfish: fish. Encyclopædia Britannica. Available at <https://www.britannica.com/animal/lungfish> om February/28/2023.
- Marshall, M.S. & Rogers, R.R. 2012. Lungfish burrows from the Upper Cretaceous Maevarano Formation, Mahajanga Basin, northwestern Madagascar. *Palaio*, **27**:857–866. doi:10.2110/palo.2012.p12-018r
- McAllister, J.A. 1988. Lungfish burrows in the Upper Triassic Chinle and Dolores formations, Colorado Plateau—Comments on the recognition criteria of fossil lungfish burrows: Discussion. *Journal of Sedimentary Petrology*, **58**:365–367.
- McAllister, J.A. 1992. *Gnathorhiza* (Dipnoi) life aspects, and lungfish burrows. *Academia (Tallinn)*, **1**:91–105.
- McCahon, T.J. & Miller, K.B. 2015. Environmental significance of lungfish burrows (*Gnathorhiza*) within Lower Permian (Wolfcampian) paleosols of the US midcontinent. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **435**:1–12. doi:10.1016/j.palaeo.2015.05.032
- Miller, W. 2007. Trace Fossils - Concepts, Problems, Prospects. Amsterdam, Elsevier Press. p. 196–218.
- Minikh, A.V. & Minikh, M.G. 2011. Dipnoan burrows as an indicator of physiographic conditions of sedimentation conditions in the Middle and Late Permian of southeastern European Russia, *Izvestiya Vysshikh Uchebnykh Zavedenii Geologiya i Razvedka*, **2**:6–11.
- Nelson, J.S. 2006. *Fishes of the world*. 4<sup>th</sup>ed. Hoboken, John Wiley & Sons, Inc., p. 461–464.
- Olson, E.C. & Bolles, K. 1975. Permo-Carboniferous freshwater burrows. *Fieldiana Geology*, **33**:271–290.
- Orsulak, M. 1997. A lungfish burrow in Late Cretaceous Upper Capping Sandstone Member of the Wahweap Formation Cockscomb area, Grand Staircase-Escalante National Monument, Utah. *Geological Society of America Abstracts with Programs*, **39**:43.
- O'Sullivan, M.J.; Cooper, M.A.; MacCarthy, I.A.J. & Forbes, W.H. 1986. The paleoenvironment and deformation of *Beaconites*-like burrows in the Old Red Sandstone at Gortabinn, SW Ireland. *Journal of the Geological Society, London*, **143**:897–906.
- Pardo, J.D.; Huttenlocker, A.K. & Small, B.J. 2014. An Exceptionally Preserved Transitional Lungfish from the Lower Permian of Nebraska, USA, and the Origin of Modern Lungfishes. *PLOS ONE*, **9**:e108542. doi:10.1371/journal.pone.0108542
- Rangel, C.C.; Francischini, H.; Rodrigues, S.C.; Netto, R.G.; Buck, P.B. & Sedorko, D. 2022. A possible lungfish burrow in the Upper Cretaceous Adamantina Formation (Bauru Basin, Brazil) and its palaeoecological and paleoenvironmental significance. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **25**:167–179. doi:10.4072/rbp.2022.3.01
- Rodewald, K.; Stangl, A. & Braunitzer, G. 1984. Primary structure, biochemical and physiological aspects of hemoglobin from south american lungfish (*Lepidosiren paradoxus*, dipnoi). *Hoppe-Seyler's Zeitschrift für Physiologische Chemie*, **365**: 639–49. doi:10.1515/bchm2.1984.365.1.639.
- Romer, A.S. & Olson, E.C. 1954. Aestivation in a Permian lungfish. *Breviora - Museum of Comparative Zoology*, **30**:1–8.
- Sawaya, P. 1946. Sobre a biologia de alguns peixes de respiração aérea (*Lepidosiren paradoxae Arapaima gigas*). *Boletins da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras - Zoologia*, **11**:255–285.
- Schultze, H.P. 1985. Marine to onshore vertebrates in the Lower Permian of Kansas and their paleoenvironmental implications. *The University of Kansas Paleontological Contributions*, **113**:1–18.
- Sennikov, A.G. 2018. Lungfish (Dipnoi) Burrows from the Triassic of the Southern Cis-Urals. *Paleontological Journal*, **52**:1408–1411. doi:10.1134/S003103011812016X
- Shelton, J.W. 1971. Lungfish burrows in Dolomite of the Wellington Formation. *Oklahoma Geology Notes*, **31**:50.
- Shinomiya, N. 1970. Biologia de Tambaji-Mboya – *Lepidosiren paradoxus* (Fitz, 1836) - peixe dipnoico e metabolismo da glicose. Departamento de Fisiologia Geral, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, Tese de Doutorado.
- Smith H.W. 1930. Metabolism of the lungfish, *Protopterus aethiopicus*. *Journal of Biological Chemistry*, **88**:97–130.
- Sturla M., Paola, P.; Carlo, G.; Angela, M.M. & Maria, U.B. 2002. Effects of induced aestivation in *Protopterus annectens*: a histomorphological study. *Journal of Experimental Zoology*, **292**:26–31.
- Surlyk, F.; Milàn, J. & Noe-Nygaard, N. 2008. Dinosaur tracks and possible lungfish aestivation burrows in a shallow coastal lake; lowermost Cretaceous, Bornholm, Denmark. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **267**:292–304.
- Thomas, T.M. & Blodgett, R.H. 1986. Depositional environments of lungfish burrows, Pennsylvanian Breathitt Formation, northeastern Kentucky. *The Ohio Journal of Science*, **86**:9.
- Toledo, C.E.V. & Bertini, R.J. 2005. Occurrences of the fossil dipnoiformes in Brazil and its stratigraphic and chronological distributions. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **8**:47–56
- Vaughn, P.P. 1964. Evidence of aestivating lungfish from the Sangre de Cristo Formation, Lower Permian of northern New Mexico. *Contributions in Science Los Angeles*, **80**:2.
- Voorhies, M.R. 1975. Vertebrate Burrows. In: Frey R.W. (ed.) *The Study of Trace Fossils: A Synthesis of Principles, Problems, and Procedures in Ichnology*. Springer, p. 325–350.
- Wiest L.A. & Krull-Davatzes, A.E. 2014. Filled burrows fill gaps in the rock record: an example from a Late Devonian lungfish burrow and host rock, Catskill Formation, Lycoming County, Pennsylvania. In: *GSA NORTHEASTERN SECTION, 49, 2014. 49th Annual Meeting*, Lancaster.
- Woodrow, D.L. & Fletcher, F.W. 1969. Devonian dipnoan aestivation cylinders. *Geological Society of America Special Papers*, **121**:283–284.
- Xing, L.; Peng, G.; Klein, H.; Ye, Y.; Jiang, S.; Burns, M.E. & Ran, H. 2017. Middle Jurassic tetrapod burrows preserved in association with the large sauropod *Omeisaurus jiaoi* from the Sichuan Basin, China, *Historical Biology*, **29**:931–936. doi:10.1080/08912963.2016.1263627



# Paleodest

*Paleontologia em Destaque*, v. 37, n. 77, p. 138-155, 2022  
e-ISSN 1807-2550 – Sociedade Brasileira de Paleontologia

## QUINZE ANOS DO LABORATÓRIO DE PALEONTOLOGIA DE MACROINVERTEBRADOS (LAPALMA) DA UNESP/BAURU: PRINCÍPIO, ESTABILIDADE E CONTRIBUIÇÕES À PALEONTOLOGIA NACIONAL

RENATO PIRANI GHILARDI<sup>1</sup>   
DÉBORA ELIZA HENRIQUES BAUMANN-DI LÁBIO<sup>1</sup>   
HENRIQUE BAZZO MARTINS<sup>1</sup>   
FELIPE NASCIMENTO SOUSA<sup>1</sup>   
SILVIO CESAR MARQUI LIMEIRA JUNIOR<sup>1</sup>   
VICTOR RODRIGUES RIBEIRO<sup>1\*</sup> 

<sup>1</sup>Laboratório de Paleontologia de Macroinvertebrados – LAPALMA; Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, Faculdade de Ciências de Bauru, Departamento de Ciências Biológicas. Avenida Eng. Luiz Edmundo Carrijo Coube, 14-01; Vargem Limpa; 17033360 – Bauru, SP – Brasil.  
[renato.ghilardi@unesp.br](mailto:renato.ghilardi@unesp.br), [debora.baumann@unesp.br](mailto:debora.baumann@unesp.br), [bazzo.martins@unesp.br](mailto:bazzo.martins@unesp.br), [fn.sousa@unesp.br](mailto:fn.sousa@unesp.br), [silvio.limeira@unesp.br](mailto:silvio.limeira@unesp.br), [victor.ribeiro@unesp.br](mailto:victor.ribeiro@unesp.br)

\*Autor Correspondente: [victor.ribeiro@unesp.br](mailto:victor.ribeiro@unesp.br)

doi: 10.4072/paleodest.2022.37.77.07

Recebido em: 22 de setembro de 2022  
Aceito em: 24 de novembro de 2022



# QUINZE ANOS DO LABORATÓRIO DE PALEONTOLOGIA DE MACROINVERTEBRADOS (LAPALMA) DA UNESP/BAURU: PRINCÍPIO, ESTABILIDADE E CONTRIBUIÇÕES À PALEONTOLOGIA NACIONAL

RENATO PIRANI GHILARDI<sup>1</sup>   
DÉBORA ELIZA HENRIQUES BAUMANN-DI LÁBIO<sup>1</sup>   
HENRIQUE BAZZO MARTINS<sup>1</sup>   
FELIPE NASCIMENTO SOUSA<sup>1</sup>   
SILVIO CESAR MARQUI LIMEIRA JUNIOR<sup>1</sup>   
VICTOR RODRIGUES RIBEIRO<sup>1\*</sup> 

<sup>1</sup>Laboratório de Paleontologia de Macroinvertebrados – LAPALMA; Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, Faculdade de Ciências de Bauru, Departamento de Ciências Biológicas. Avenida Eng. Luiz Edmundo Carrijo Coube, 14-01; Vargem Limpa; 17033360 – Bauru, SP – Brasil.  
*renato.ghilardi@unesp.br, debora.baumann@unesp.br, bazzo.martins@unesp.br, fn.sousa@unesp.br, silvio.limeira@unesp.br, victor.ribeiro@unesp.br*

\*Autor Correspondente: *victor.ribeiro@unesp.br*

## RESUMO

O Laboratório de Paleontologia de Macroinvertebrados (LAPALMA) comemora 15 anos de criação no ano de 2022, e desde então vem contribuindo ativamente para o desenvolvimento da paleontologia brasileira. Fundado pelo Prof. Dr. Renato Pirani Ghilardi na Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” (UNESP) no campus de Bauru, sendo a Actuopaleontologia e o estudo de Paleoinvertebrados (Taxonomia, Tafonomia e Paleobiogeografia) como principais linhas de pesquisa. A produtividade do LAPALMA vem crescendo exponencialmente, bem como a participação em eventos científicos (PALEOs, Simpósios, Congressos, etc.). Por fim, desde 2007 o Laboratório vem desenvolvendo diversos trabalhos de campo, que possibilitam a construção de uma coleção científica de extrema importância para os estudos sobre paleoinvertebrados, principalmente os fósseis devonianos.

**Palavras-Chave:** Paleontologia histórica, cientometria, paleoinvertebrados, museologia

## ABSTRACT

**Fifteen years of the Macroinvertebrate Paleontology Laboratory (LAPALMA) at Unesp/Bauru: principle, stability, and contributions to national paleontology.** The Macroinvertebrate Paleontology Laboratory (LAPALMA) celebrates its 15th anniversary in 2022, and since then has been actively contributing to the development of Brazilian paleontology. Founded by Prof. Dr. Renato Pirani Ghilardi at Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” (UNESP) on the Bauru campus, with Actuopaleontology and the study of Paleoinvertebrates (Taxonomy, Taphonomy and Paleobiogeography) as the main lines of research. LAPALMA’s productivity has been growing exponentially, as well as participation in scientific events (PALEOs, Symposiums, Congresses, etc.). Finally, since 2007, the Laboratory has been developing several field works, which allow the construction of a scientific collection of extreme importance for the studies on paleoinvertebrates, mainly the Devonians.

**Keywords:** Historical paleontology, scientometry, paleoinvertebrates, museology

## INTRODUÇÃO

O Laboratório de Paleontologia de Macroinvertebrados (LAPALMA) está completando no ano de 2022, os seus 15 anos. Ao longo destes anos vem contribuindo com a paleontologia a partir de pesquisas, publicações de trabalhos, divulgações científicas na comunidade local e na formação de profissionais atuantes no cenário nacional. Estabelecido em 2007 pelo Prof. Dr. Renato Pirani Ghilardi, o LAPALMA está inserido no Departamento de Ciências Biológicas da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” (UNESP), campus de Bauru.

O primeiro ambiente físico se localizava na Central de Laboratórios (CASCA), na Alameda dos Faveiros – S/N, com área aproximada de 40 m<sup>2</sup>. Foi por meio do Prof. Renato, à época de sua fundação, que o LAPALMA obteve seu primeiro projeto financiado pela Fundação de Amparo à pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP – projeto n.º 2005/00506-5)

com tema Paleocologia e Tafonomia Comparada dos moluscos fósseis do Grupo Bauru (Cretáceo Superior, Bacia Bauru), Estado de São Paulo, Brasil. Concomitantemente, o primeiro aluno de iniciação científica filiou-se ao laboratório: Fernando César Paiva D'Agosta, hoje professor da Universidade Federal da Grande Dourados (UFGD). Também neste período, Rodolfo Nogueira, então aluno de Design Gráfico, juntou-se ao laboratório para desenvolver sua pesquisa de iniciação científica, sendo o responsável por desenvolver o logo do LAPALMA (Figura 1).

No ano de 2011, com a inauguração da nova central de laboratórios didáticos da Faculdade de Ciências da UNESP Bauru (CASCA IV), também localizado na Alameda dos Faveiros – S/N, o LAPALMA foi transferido para uma sala de 50 m<sup>2</sup> (Figura 2). Em 2014, com a aposentadoria da Profa. Elaine Oliveira do curso de Biologia da Faculdade de Ciências da UNESP Bauru, o LAPALMA foi remobilizado para o espaço físico do Laboratório de Citogenética, na Alameda dos Jatobás – S/N, em frente ao Centro de Psicologia Aplicada (CPA), aumentando sua área para 75 m<sup>2</sup>, onde encontra-se até os dias de hoje (Figura 3). Esta mudança foi de extrema importância, pois o aumento de espaço possibilitou que mais alunos iniciassem seus projetos e pudessem contribuir com o desenvolvimento da pesquisa paleontológica local.

No período de sua existência o LAPALMA recebeu diversos alunos em sua sede, entretanto, devido a questões burocráticas, somente em 2015 a pós-graduação foi de fato incluída ao laboratório. Antes disso, alunos como o agora Dr. Fábio Carbonaro, que desejavam manter relações acadêmicas com o laboratório, precisaram trabalhar em regime de coorientação, sendo incorporados por laboratórios parceiros em seus mestrados e doutorados. Atualmente, o LAPALMA conta com dois alunos de doutorado, quatro de mestrado, uma aluna de iniciação científica e doze alunos de graduação.

Desde a sua fundação, o laboratório trabalha continuamente para acrescentar conhecimento às áreas em que atua. O objetivo deste trabalho é reunir as contribuições do LAPALMA para a paleontologia, assim como listar suas linhas de pesquisa e os trabalhos desenvolvidos. Ademais, pretende-se apresentar os espécimes da coleção científica e discorrer sobre os avanços na paleontologia nacional e perspectivas futuras.

## LINHAS DE PESQUISAS

### Paleontologia de Macroinvertebrados

O estudo dos macroinvertebrados fósseis é uma área que agrega profissionais dos mais diversos ramos da Paleontologia, desde aqueles que buscam solucionar problemas taxonômicos até aqueles que trabalham com paleoecologia, tafonomia e filogenética. Os trabalhos contendo estas temáticas foram incorporados ao LAPALMA devido ao processo histórico ao qual o Prof. Ghilardi vivenciou ao longo de sua graduação e pós-graduação.

O contato com a paleontologia de invertebrados iniciou-se ainda na graduação, com a apresentação do trabalho de conclusão de curso intitulado “Paleoautoecologia dos pelecípodes da assembléia *Pinzonella illusa*, Formação Corumbataí (Permiano Superior), Bacia do Paraná, Brasil”, sob orientação do Prof. Dr. Marcello Guimarães Simões. Na pós-graduação, esse contato foi fortalecido, quando o Prof. Ghilardi obteve o título de Mestre em Geociências com a dissertação “Paleoautoecologia dos Bivalves do Grupo Passa Dois (Neopermiano), no estado de São Paulo: bivalves fósseis como indicadores da dinâmica sedimentar”. Por fim, com o doutorado essas relações se tornaram definitivas, quando a tese “Tafonomia comparada e paleoecologia dos macroinvertebrados (ênfase em trilobites), da Formação Ponta Grossa (Devoniano, Sub-bacia Apucarana), estado do Paraná, Brasil.” foi apresentada.



Figura 1. Logomarca do Laboratório de Paleontologia de Macroinvertebrados idealizada pelo Design Gráfico Rodolfo Nogueira.

Figure 1. Logo of the Laboratório de Paleontologia de Macroinvertebrados created by the graphic designer Rodolfo Nogueira.



**Figura 2.** Sede do LAPALMA entre os anos de 2011 a 2014, na Central de Laboratórios (CASCA) da Faculdade de Ciências da UNESP Bauru, localizado na Alameda dos Faveiros – S/N.

**Figure 2.** Headquarters of LAPALMA between the years 2011 to 2014, at the Central de Laboratórios (CASCA) in the Faculdade de Ciências of UNESP Bauru, located at Faveiros street – S/N.



**Figura 3.** Sede do LAPALMA desde 2014, prédio único na UNESP Bauru, localizado na Alameda dos Jatobás – S/N, em frente ao Centro de Psicologia Aplicada (CPA).

**Figure 3.** LAPALMA headquarters since 2014, unique building at UNESP Bauru, located at Jatobás street- S/N, in front of the Centro de Psicologia Aplicada (CPA).

O acumulado histórico propiciou que o LAPALMA fosse agraciado com alguns projetos de pesquisas fomentados pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP). O primeiro deles foi no ano de 2017, projeto este denominado “Paleobiogeografia e rotas migratórias de paleoinvertebrados devonianos do Brasil” (FAPESP 16/18275-4). Os trabalhos de campo nos estados de Goiás, Tocantins e no Uruguai possibilitaram uma melhor compreensão da paleobiogeografia, tafonomia e ecologia dos invertebrados marinhos durante o Devoniano, principalmente entre as bacias do Paraná e Parnaíba.

Deste projeto derivaram diversas publicações relevantes, que trouxeram mais informações sobre trilobitas (Carbonaro *et al.*, 2016; Carbonaro *et al.*, 2018a), braquiópodes (Carbonaro & Ghilardi, 2016; Carbonaro *et al.*, 2018b; Ribeiro *et al.*, 2021), tentaculites (Comniskey & Ghilardi, 2018; Comniskey *et al.*, 2021), conulariídeos (Sousa *et al.*, 2020), além da palinologia (Grahn *et al.*, 2016) de diversas localidades das bacias do Paraná e Parnaíba.

Após a finalização deste projeto, e com o objetivo de ampliar a compreensão das faunas devonianas do Brasil, um segundo projeto foi solicitado e aprovado pela FAPESP. Desta vez denominado “Paleobiogeografia e Rotas Migratórias de Paleoinvertebrados Devonianos das Bacias Intracratônicas Brasileiras do Paraná, Parecis, Parnaíba e Alto Tapajós” (2020/12409-4). Este projeto atualmente está em curso, trabalhos de campo foram realizados nas porções norte da bacia do Paraná e leste da bacia do Parnaíba, e brevemente informações relevantes da bacia do Parecis e do Alto Tapajós serão coletadas.

### Actuopaleontologia

A linha de pesquisa Actuopaleontológica foi incorporada ao LAPALMA a partir das experiências adquiridas pelo Prof. Ghilardi, resultado do contato com o Prof. Marcello Simões (UNESP-Botucatu) e a Profa. Sabrina Rodrigues (UFU-Pontal) durante sua pós-graduação. A pesquisa iniciou-se com moluscos bivalves do Complexo Estuarino Paranaguá, investigando a influência do aporte energético sobre as interpretações paleoambientais e paleoenergéticas. Este trabalho resultou na dissertação de mestrado de Marcondes (2015) apresentada ao Programa de Pós-graduação em Biologia Comparada da USP (Ribeirão Preto) em 2015, além de três resumos aprovados em eventos científicos (estadual, nacional e internacional) e um capítulo no livro “Tafonomia como Ferramenta para Interpretações Paleoambientais” editado pelo Prof. Ghilardi em 2016.

Com a vinculação ao Programa de Pós-graduação de Biodiversidade de organismos de ambientes aquáticos da UNESP (São Vicente) em 2015, a região de estudo foi deslocada para o litoral norte de São Paulo e sul do Rio de Janeiro. Buscou-se compreender o perfil tafonômico de moluscos gastrópodes nas enseadas de Ubatuba, Cananéia e Macaé, sendo este o primeiro estudo tafonômico com gastrópodes atuais no Brasil. O trabalho também gerou uma dissertação de mestrado, defendida por Pinto (2017), no programa ao qual acabara de se vincular, contando com quatro resumos aprovados em anais de eventos (local, estadual, nacional e internacional) e outro capítulo de livro, desta vez em “Topics in Geobiology” organizado por Sergio Martinez, Alejandra Rojas e Fernanda Cabrera em 2020.

Ao comparar a pesquisa de gastrópodes realizada por Pinto (2017) com os trabalhos sobre o braquiópode *Bouchardia rosea* da mesma região (e.g. Rodrigues, 2006; Rodrigues *et al.*, 2009; Simões *et al.*, 2009; Rodrigues & Simões, 2010) o LAPALMA debruçou-se sobre o questionamento: “O perfil tafonômico de gastrópodes difere do apresentado por braquiópodes?”. Dessa pergunta, surgiu um projeto de Iniciação Científica financiado pela FAPESP (2020/06646-3) em 2020 cujo foco foi defrontar os perfis tafonômicos de cada grupo. A pesquisa resultou em um TCC apresentado ao curso de Física de Materiais na UNESP (Bauru) por Limeira Jr. (2022), assim como cinco apresentações em eventos científicos (estadual, nacional e internacional), das quais uma foi laureada com prêmio de melhor apresentação (Limeira Jr, Ghilardi, 2021) no XXVII Encontro Brasileiro de Malacologia (EBRAM) realizado pela Universidade Federal de Ciências da Saúde de Porto Alegre (UFCSPA).

## PRODUTIVIDADE

Tratando-se da produtividade do LAPALMA, durante os anos iniciais, próximos à 2007, o número de orientações concluídas concentrou-se exclusivamente em alunos de Iniciação Científica (IC) e os Trabalho de Conclusão de Curso (TCC). Com a vinculação do Prof. Dr. Renato Pirani Ghilardi aos programas de pós-graduação da UNESP São Vicente em 2015 e UNESP Assis/Bauru em 2018, o número de orientações concluídas por ano aumentaram significativamente, desta vez, com alunos de mestrado (ME) e doutorado (DR) (Figura 4).

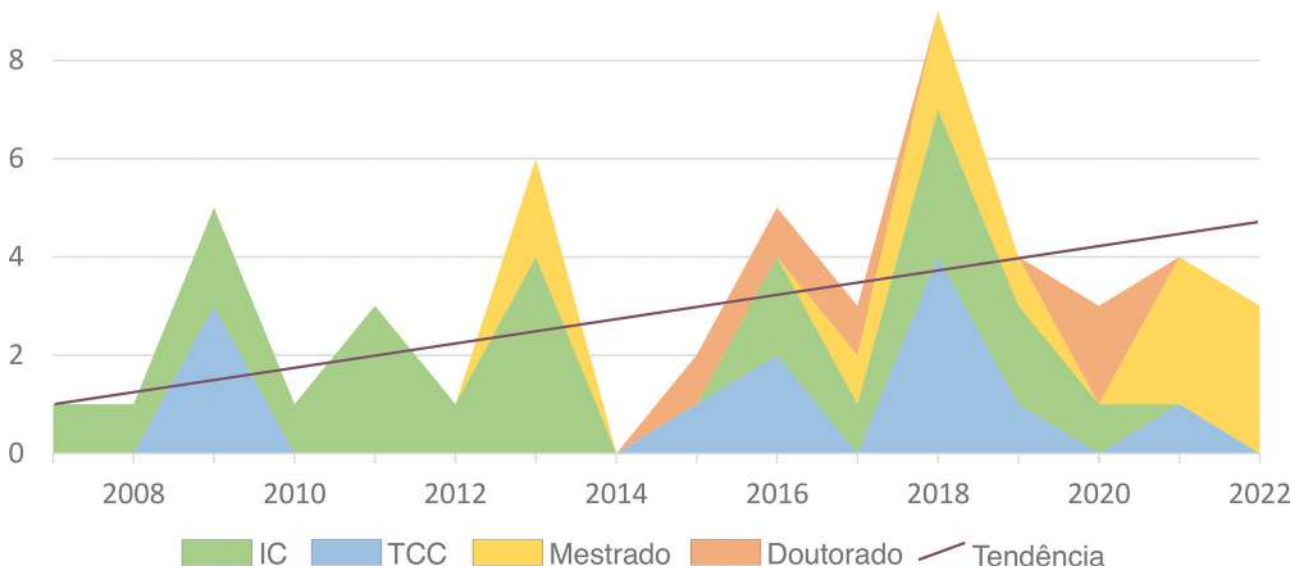


O número de resumos aceitos em anais de eventos científicos ao longo dos anos também mostrou aumento e a produção subiu de quatro resumos em 2007 para 16 em 2019 (Figura 5A). É interessante notar que no ano anterior ao pico máximo de resumos aprovados de 2019 houve um pico máximo de orientações concluídas em 2018 com nove orientações simultâneas (Figura 5B). Este fato, evidencia o papel dos resumos como uma forma de continuidade da pesquisa realizada e a importância da base discente para o seu desenvolvimento.

Em termos estatísticos, ao observar a curva de resumos por ano de 2010 a 2019 (Figura 5B), é obtido um valor médio de 9,6 resumos anuais. Entretanto, no ano de 2020, em decorrência da propagação do vírus SARS-CoV-2, diversos eventos optaram por cancelar ou adiar seus calendários como estratégia de prevenção. Essa medida teve importância indiscutível para a proteção da vida, porém acabou por reduzir o montante dos resumos aceitos naquele ano, deixando a média de 9,6 resumos por ano de 2010 a 2019, para nenhum em 2020.

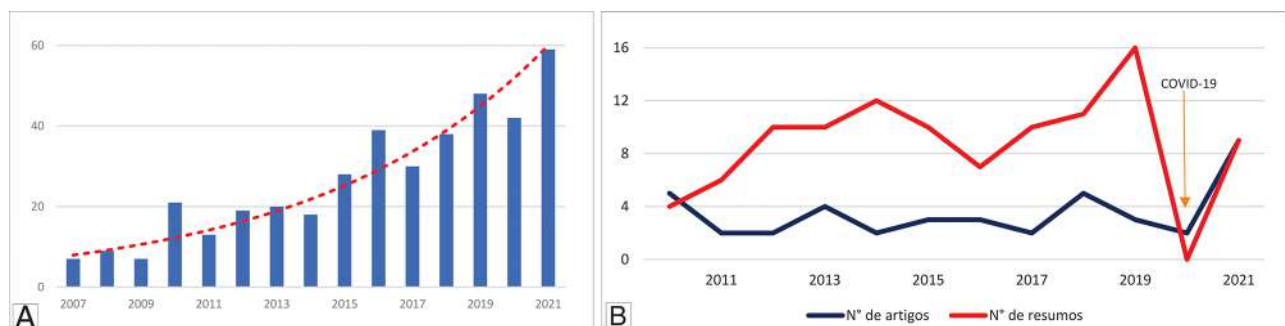
Em relação ao número de artigos científicos produzidos pelo LAPALMA ao longo dos três quinquênios tem-se como valor médio 2,80 artigos por ano (Figura 5A). No entanto, ao considerar o intervalo amostral partindo de 2015, ano no qual ocorreu a vinculação da chefia do laboratório à primeira pós-graduação, o número médio sobe para 3,86 artigos por ano.

A qualidade da produção científica, em termos do número de citações por ano, também mostrou avanço significativo. Ao comparar esta taxa de 2021 em relação à 2007, utilizando a base de dados do *Google Scholar* (Figura 5B), houve um aumento de 8,43 vezes no número de citações. Assim, o LAPALMA mostra-se não apenas atuante quantitativamente nas principais vias de produção científica ao longo dos últimos 15 anos, como também sua produção exibe ótimo status qualitativo.



**Figura 4.** Orientações concluídas no LAPALMA (TCC, IC, ME e DR) ao longo dos anos (Ghilardi, 2022a).

**Figure 4.** Orientations completed at LAPALMA (TCC, IC, Masters and Doctorates) over the years (Ghilardi, 2022a).



**Figura 5.** Gráficos quantitativos, sendo A, citações por ano; B, número de artigos e resumos científicos (Ghilardi, 2022a; 2022b).

**Figure 5.** Quantitative graphs, being A, citations per year; B, number of articles and scientific abstracts. (Ghilardi, 2022a; 2022b).

## PARTICIPAÇÃO EM EVENTOS

Desde sua fundação, o LAPALMA vem participando e auxiliando na organização de eventos, em escala regional, nacional e internacional. No estado de São Paulo ocorrem as reuniões regionais da Sociedade Brasileira de Paleontologia, conhecidas como PALEOs. Esses encontros anuais objetivam a integração da comunidade paleontológica do estado. O LAPALMA esteve nas PALEOs de 2007 em São Paulo, Guarulhos em 2009, Rio Claro em 2010, Ribeirão Preto em 2012, São Carlos em 2013 e em Diadema em 2015. Em 2016 a PALEO ocorreu pela primeira vez na cidade de Bauru. Em 2018, foi sediada em Campinas, Sorocaba, em 2019 e de forma *online*, promovida pelo LAPALMA no ano de 2021.

A PALEO de 2016, realizada em conjunto com a Profa. Dra. Mirian Pacheco da Universidade Federal de São Carlos (Sorocaba), foi de extrema importância pois proporcionou uma experiência imersiva para a comunidade local, focada principalmente nas pessoas que possuíam deficiências visuais. Usando como modelo o cientista Geerat Vermeij, paleontólogo e deficiente visual, uma série de bancadas foram expostas no Shopping Boulevard de Bauru, durante a exposição “Paleo para todos”, para uso e mobilidade para pessoas cegas. A ida de cerca de 50 internos do “Lar Escola Santa Luzia para Cegos de Bauru” no evento e a gratidão ao poderem tocar e conversar sobre fósseis marcou o evento (Figura 6).

Além das PALEOs no estado de São Paulo, o LAPALMA foi presente em outras localidades do Brasil, como a PALEO Rio de Janeiro/Espírito Santo em 2018, onde o Prof. Ghilardi ministrou a palestra sobre ordenamento jurídico para fósseis no Brasil, além das PALEOs Paraná/Santa Catarina nos anos de 2011 e 2012, PALEOMINAS em 2018, e PALEO Rio Grande do Sul em 2020.

O I Simpósio Brasileiro de Paleoinvertebrados foi outro marco para a paleontologia nacional. O evento foi realizado pela primeira vez na UNESP de Bauru entre os dias 11 e 14 de novembro de 2012. O objetivo desse evento foi congrega especialistas brasileiros em invertebrados fósseis pela primeira vez. O simpósio foi um sucesso com a apresentação de



**Figura 6.** Exposição paleontológica “Paleo para todos” no Shopping Boulevard de Bauru durante a PALEO 2016.

**Figure 6.** Paleontological exhibition “Paleo para todos” at Boulevard Shopping in Bauru during the PALEO 2016.

60 trabalhos durante os dias do evento e diversas palestras ministradas. Dentre os temas discutidos durante o evento ganham destaque: a formação de paleontólogos no Brasil, as primeiras pesquisas sobre paleoinvertebrados do Paleozoico, os invertebrados fósseis nas mais diversas regiões brasileiras e o uso de novas tecnologias na análise de invertebrados fósseis (Figura 7A).

Em uma escala nacional, a Sociedade Brasileira de Paleontologia promove diversos eventos, sendo eles os congressos nacionais e os simpósios temáticos, eventos que ocorrem bianualmente de forma intercalada entre si. Além da extrema importância paleontológica, esses eventos objetivam congrega estudantes e profissionais das mais diversas áreas de pesquisa. Desde a fundação do LAPALMA, a participação de alunos e professores derivados deste laboratório vem sendo marcante nos congressos brasileiros de paleontologia (CBPs) e nos simpósios.

Podemos relatar que foi no ano de 2007, em Armação de Búzios (RJ), que o LAPALMA esteve presente pela primeira vez em um evento nacional, contando com a presença do Prof. Ghilardi, juntamente com os alunos Rodolfo Nogueira e Samarina Bueno Fragoso no XX Congresso Brasileiro de Paleontologia (Figura 7B). Com o crescimento dos projetos de pesquisas, trabalhos de conclusão de curso, mestrados e doutorados no laboratório, a participação nos simpósios temáticos e CBPs vem evoluindo como em 2008, no XVI Simpósio Brasileiro sobre Pesquisa Antártica na cidade de São Paulo e VI Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados em Ribeirão Preto; em 2009, na cidade de Belém (PA), onde aconteceu o XXI Congresso Brasileiro de Paleontologia; e em 2011, em Natal (RN) no XXII CBP.



**Figura 7.** Eventos científicos onde o LAPALMA esteve presente, sendo: **A**, I Simpósio Brasileiro de Paleoinvertebrados em Bauru-SP; **B**, apresentação do Prof. Dr. Renato Ghilardi durante o XX Congresso Brasileiro de Paleontologia em Búzios-RJ; **C**, XXIII Congresso Brasileiro de Paleontologia em Gramado-RS; e **D**, XXVII Congresso Brasileiro de Paleontologia em Cuiabá-MT.

**Figure 7.** Scientific events where LAPALMA was present, being them: **A**, 1st Simpósio Brasileiro de Paleoinvertebrados in Bauru-SP; **B**, presentation made by Prof. Dr. Renato Ghilardi during the XX Congresso Brasileiro de Paleontologia in Búzios-RJ; **C**, XXIII Congresso Brasileiro de Paleontologia in Gramado-RS; and **D**, XXVII Congresso Brasileiro de Paleontologia in Cuiabá-MT.

No ano seguinte, em 2013 o LAPALMA esteve presente durante o XXIII Congresso Brasileiro de Paleontologia em Gramado (RS) (Figura 7C); em 2014 na cidade de Ponta Grossa (PR) para participar do II Simpósio Brasileiro de Paleoinvertebrados; na cidade de Crato (CE), no ano de 2015 para o XXIV Congresso Brasileiro de Paleontologia; e no ano seguinte para o III Simpósio Brasileiro de Paleoinvertebrados em Belém (PA). Já em 2017, na cidade de Ribeirão Preto (SP), tanto na participação quando na organização do XXV Congresso Brasileiro de Paleontologia; em 2018 o IV Simpósio Brasileiro de Paleoinvertebrados ocorreu na cidade do Rio de Janeiro-RJ; em 2019 na cidade de Uberlândia-MG para o XXVI Congresso Brasileiro de Paleontologia.

Recentemente, o LAPALMA esteve no XXVII Congresso Brasileiro de Paleontologia, que pela primeira vez ocorreu na cidade de Cuiabá-MT; paralelamente, esteve presente ativamente na organização do 1st Gondwana Devonian Symposium, este que contou com a participação de pesquisadores da Austrália, África do Sul, Argentina, Alemanha, Uruguai, Bolívia e Chile (Figura 7D).

Outros eventos que o LAPALMA esteve presente em escala internacional ao longo de sua história foram: o X Congresso Argentino de Paleontologia y Bioestratigrafía / VII Congresso Latinoamericano de Paleontología na Argentina em 2010, I Congresso Internacional Geociências na Comunidade dos Países de Língua Portuguesa no ano de 2012, o 4th International Congress of Paleontology na Argentina em 2014, I Workshop Actualistic Taphonomy in South America no Uruguai em 2017, 5th International Paleontological Congress na França em 2018, X Congresso Latino Americano de Paleontologia em El Salvador no ano de 2009 e, por fim, devido a pandemia no ano de 2021, as participações foram de forma remota no XXVII Encontro Brasileiro de Malacologia e o II Workshop Actualistic Taphonomy in South America.

## IMPORTÂNCIA PARA A PALEONTOLOGIA NACIONAL

### Trabalhos de Campo

As saídas de campo para a consumação do trabalho do paleontólogo são de extrema importância; assim, desde a fundação do LAPALMA, essas atividades foram priorizadas, objetivando angariar material fóssilífero das mais diversas localidades. Os fósseis coletados ao longo destes anos estão depositados na Coleção Científica do LAPALMA (CCLP) e foram utilizados para trabalhos de conclusão de curso, mestrados, doutorados, iniciação científica, dentre outros.

O primeiro campo realizado foi ainda no ano de inauguração, em 2007. Na ocasião, a cidade de Rio Claro (SP) foi visitada, buscando encontrar os bivalvíos permianos da Formação Corumbataí. No ano seguinte, os trabalhos de campo ocorreram na cidade de Marília (SP), onde foram encontrados escamas de peixes e icnofósseis do Cretáceo Superior.

A partir de 2009, os trabalhos de campo voltaram-se para as localidades onde historicamente fósseis de idade devoniana foram encontrados. Afloramentos em Jaguariaíva e Ponta Grossa (PR) foram visitados e fósseis de braquiópodes (*Australocoelia* sp., *Schuchertella* sp., *Orbiculoidea* sp. e lingulídeos), moluscos bivalves, tentaculites, icnofósseis e trilobitas foram coletadas na Formação Ponta Grossa (Membro Jaguariaíva) nos anos de 2009 e 2011. No estado de Goiás, os entornos das cidades de Caiapônia e Doverlândia foram visitados em 2014, onde fósseis de icnofósseis, tentaculites (incluindo *Homoctenus* sp.), braquiópodes (*Coelospira* sp., *Derbyina* sp., *Chonetes* sp., *Oboloidea* sp., *Australocoelia* sp., *Orbiculoidea baini*, *Orbiculoidea excentrica*, *Orbiculoidea* sp., *Schuchertella* sp.), trilobitas (incluindo *Metacryphaeus tuberculatus*), tubos vestimentíferos (incluindo *Serpulites* sp.) e fragmento de vegetais (incluindo *Haplostigma* sp. e *Spongiophyton* sp.) foram coletados em rochas das Unidades 2 e 4 do Grupo Chapada, datado do Devoniano Médio a Superior (Figura 8A).

Outras localidades devonianas desbravadas foram as cercanias de Chapada dos Guimarães, Jaciara, Juscimeira, Dom Aquino e Rondonópolis (MT) nos anos de 2015 e 2022, onde foram encontradas *Serpulites* sp., moluscos (bivalves e gastrópodes), braquiópodes (lingulídeos, discinídeos, *Schuchertella* sp., *Derbyina* sp., *Australocoelia* sp.) trilobitas e tentaculites. O Tocantins também foi visitado, onde conularídeos (*Conularia quichua*), fragmentos vegetais (*Spongiophyton* sp. e *Hostinella* sp.), crinóides (*Exaesiocrinus dimerocrinus*, *Acanthocrinus* sp., *Monstrocrinus* sp.), escamas de peixes, braquiópodes (*Lingula* sp., *Australospirifer* sp., *Tropidoleptus carinatus*, *Derbyina* sp., *Australocoelia palmata*, *Australocoelia tourteloti*, *Orbiculoidea* sp.), icnofósseis e bivalves (*Nuculites* sp., *Platyceras* sp., *Palaeoneilo* sp., *Sanguinolites* sp.) foram coletados nos arredores de Palmas, Novo Acordo, Aparecida do Rio Negro e Pedro Afonso nos anos de 2017 e 2019 (Figura 8B).



**Figura 8.** Campos realizados pelo LAPALMA, sendo **A**, afloramentos Devonianos de Caiapônia-GO; e **B**, fragmentos de crinóides coletados nos afloramentos devonianos no Tocantins.

**Figure 8.** Fields carried out by LAPALMA, being **A**, Devonian outcrops in Caiapônia-GO; and **B**, crinoid fragments collected in Devonian outcrops in Tocantins.

O Mato Grosso do Sul (cidade de Coxim, Sonora, Rio Verde do Mato Grosso, Rio Negro e Pedro Gomes) e o Uruguai (região de Durazno) foram visitados nos anos de 2015 e 2018, respectivamente. Adicionalmente, as pesquisas continuam, visto que ainda no ano de 2022 o LAPALMA irá visitar o Devoniano das cidades de São João do Piauí, Simplício Mendes, Picos e Pimenteiras no estado do Piauí.

Coletas no estado de São Paulo também ocorreram visando angariar fósseis, porém não focadas apenas em rochas do Devoniano. Como por exemplo as coletas realizadas em Marília em 2008, Presidente Prudente em 2011, 2012 e 2014, Neves Paulista em 2013, Oscar Bressane em 2014. Todas essas expedições objetivaram os fósseis do Cretáceo Superior e possibilitaram a adição de escamas de peixe, ostracodes, bivalvíos, dentes, fragmentos ósseos e icnofósseis à coleção do LAPALMA.

Por fim, explorações paleontológicas foram realizadas em Caetité na Bahia, na Ilha do Cajual no Maranhão, nas margens do Rio Purus no Acre, em Monte Dourado entre os estados do Pará e Amapá, em Uberaba, Frutal e Prata no estado de Minas Gerais, além de outras localidades do estado de São Paulo (Figura 9).

### Coleção Científica LAPALMA (CCLP)

É quase inevitável não pensar em museus quando o assunto é fóssil. De fato, as maiores coleções paleontológicas brasileiras estão alocadas em museus e são constituídas por materiais fósseis de diversos táxons provenientes de diversas bacias sedimentares brasileiras e estrangeiras (Pássaro *et al.*, 2004). No Brasil, uma das mais antigas coleções fossilíferas refere-se a materiais conchiliológicos neógenos advindos da região do Piemonte na Itália. Foi durante o século XIX, em 1836, que Giovanni Michelotti enviou ao Museu Nacional do Rio de Janeiro alguns exemplares de *Fasciolaria* Lamarck (1799), *Persististrombus nodosus* Borson (1820) e *Barbatia foliata* (Forsskål in Niebuhr, 1775), entre outros moluscos (Fernandes & Pane, 2007).

Os fósseis foram, em tempos pretéritos, organismos vivos com hábitos de vida e relações ecológicas muitas vezes semelhantes aos organismos atuais, indicando um contexto ambiental de deposição dos estratos rochosos que foram encontrados. O valor científico que será atribuído aos fósseis pode variar dependendo da raridade do material e das informações atribuídas a eles. Espécimes pertencentes a localidades não mais existentes ou inacessíveis são de grande importância para o registro da vida pretérita (Lima, 2019).

A catalogação do material fossilífero é imprescindível para um maior controle da coleção científica. Tal importância se justifica na necessidade futura em publicar o material em periódicos científicos e na facilidade de encontrar algum fóssil específico na coleção (Viana *et al.*, 2004). A catalogação é composta por alguns atributos: número de tombo, classificação taxonômica, região de coleta, coletores, unidade geológica e outras observações, como horizonte de coleta, informações tafonômicas coletadas no afloramento, coordenadas geográficas. Uma amostra sem identificação de localidade e unidade geológica possui valor científico reduzido (Donovan & Riley, 2013).

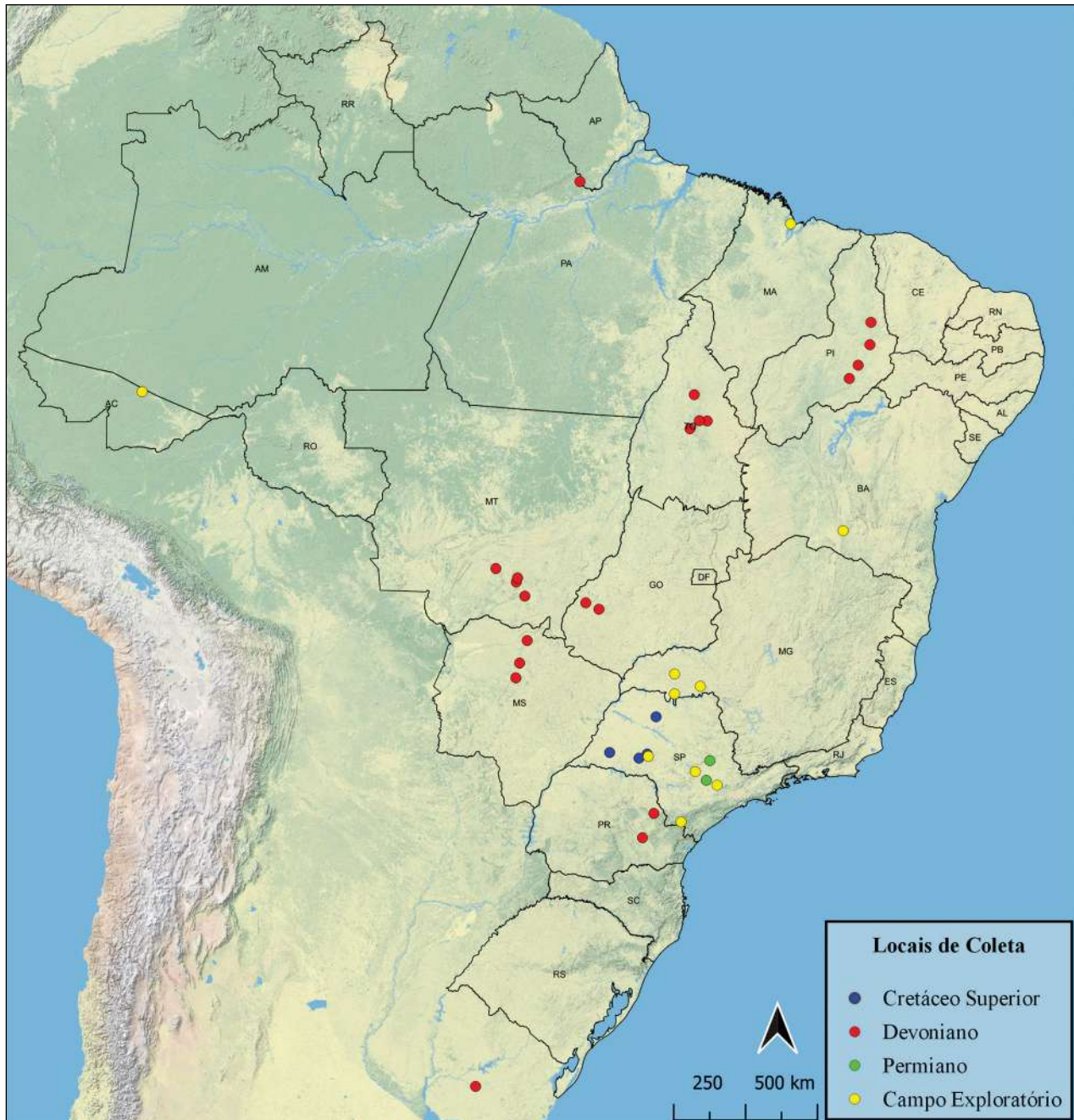


Figura 9. Mapa contendo as localidades onde o LAPALMA realizou trabalhos de campo nos últimos anos.

Figure 9. Map containing the locations where LAPALMA carried out field work in recent years.

À amostra fóssil depositada no LAPALMA é atribuído o acrônimo de CCLP (Coleção Científica LAPALMA) junto com um número, sendo os números organizados em ordem sequencial. Caso uma amostra se divida em duas ou mais durante o processo de catalogação em laboratório, cada parte recebe uma letra de identificação além do número já atribuído a ela (por exemplo, caso a amostra CCLP 860 se fragmente em duas, ao livro de tombo e à amostra seriam adicionadas as letras 'a' e 'b', resultando em CCLP 860a e CCLP 860b).

A maior parte das amostras depositadas no LAPALMA (37%) são de moluscos, sendo que 86% dessas pertencem à classe Bivalvia. Como dito anteriormente, muitos trabalhos de campo foram realizados em rochas do Cretáceo no estado de São Paulo, justificando a grande quantidade de fósseis desse táxon. O segundo grupo mais representativo é o dos Brachiopoda (24%). Esses exemplares são exclusivos do período Devoniano, o que reflete os trabalhos de campo

realizados mais recentemente com os auxílios dos projetos FAPESP. O terceiro grupo com maior número amostral é de vertebrados (14%), sendo majoritariamente representados por fragmentos de ossos que foram coletados em rochas do Cretáceo do estado de São Paulo. Os demais grupos da coleção são representados pelos Arthropoda, plantas e indeterminados (6% cada), icnofósseis (3%), Cnidaria e Echinodermata (2% cada) e Charophyta, *Serpulites* e Bryozoa com 1% ou menos cada (Figura 10A).

A maioria das amostras da CCLP (71%) são representadas por invertebrados (moluscos, braquiópodes, artrópodes, equinodermos, cnidários, briozoários e vermes), sendo os moluscos e braquiópodes os grupos mais representativos. Bivalvia é o grupo com maior proporção entre os invertebrados da coleção (45%), fato justificado pelos trabalhos de campo nos estados de São Paulo, Mato Grosso, Goiás, Paraná e Tocantins fomentados pelos projetos FAPESP. Gastropoda (3%) e Tentaculitoidea (4%) são menos expressivos em quantidade, mas são de grande importância paleoecológica. Os braquiópodes (34%) são exclusivos do período Devoniano, sendo quase igualmente representados por articulados (18%) e inarticulados (16%). Artrópodes (9%), equinodermos (2%) e cnidários (2%) perfazem o restante das amostras da coleção, que ainda possui exemplares singulares de Nautiloidea, Orthoptera e Bryozoa (Figura 10B).

O LAPALMA também dispõe de alguns exemplares fósseis de vertebrados (14%). Tais amostras são referentes a fragmentos de ossos, escamas, dentes, *Mesosaurus* e fragmentos de peixes. Os exemplares mais chamativos são o rádio de *Titanosaurus*, que foi estudado pelo paleontólogo e então aluno Prof. Caio Gerotto, e um *Mesosaurus* bem preservado doado pela Pedreira Calcário Diamante, localizada próximo do Arraial São Bento, município de Tietê, São Paulo. Os fragmentos ósseos são os mais numerosos entre os vertebrados da coleção (8%), que é composta ainda por fragmentos de peixes (2%) e escamas (2%) como mais representativos. O foco em fósseis invertebrados em trabalhos de campo do LAPALMA justifica o baixo número amostral de vertebrados na coleção, mas não diminui o valor científico que tais fragmentos e fósseis de vertebrados possuem em uma coleção de paleontologia. Todos esses exemplares já foram objetos de estudos ou ainda serão utilizados para trabalhos científicos, além de serem grandes atrativos aos visitantes de início de ano letivo do curso de Ciências Biológicas da UNESP/Bauru.

Ainda que em menor número, a CCLP conta com exemplares de plantas (6%), indeterminados (6%) e icnofósseis (3%). Dentre as plantas, os fragmentos vegetais são quase exclusivos do Devoniano, sendo que alguns destes foram identificados pelo então mestrando Geovane Gaia durante seus estudos no LAPALMA. Os fósseis indeterminados necessitam de um estudo mais aprofundado para uma classificação correta (Tabela 1).

Os fósseis da CCLP são advindos dos estados de São Paulo, Minas Gerais, Paraná, Goiás, Mato Grosso, Maranhão, Rio Grande do Norte, Ceará, Tocantins e Pará. Apenas os invertebrados são representados em todos os dez estados. São Paulo é o estado com o maior número de municípios representados na CCLP, enquanto Maranhão e Minas Gerais são os

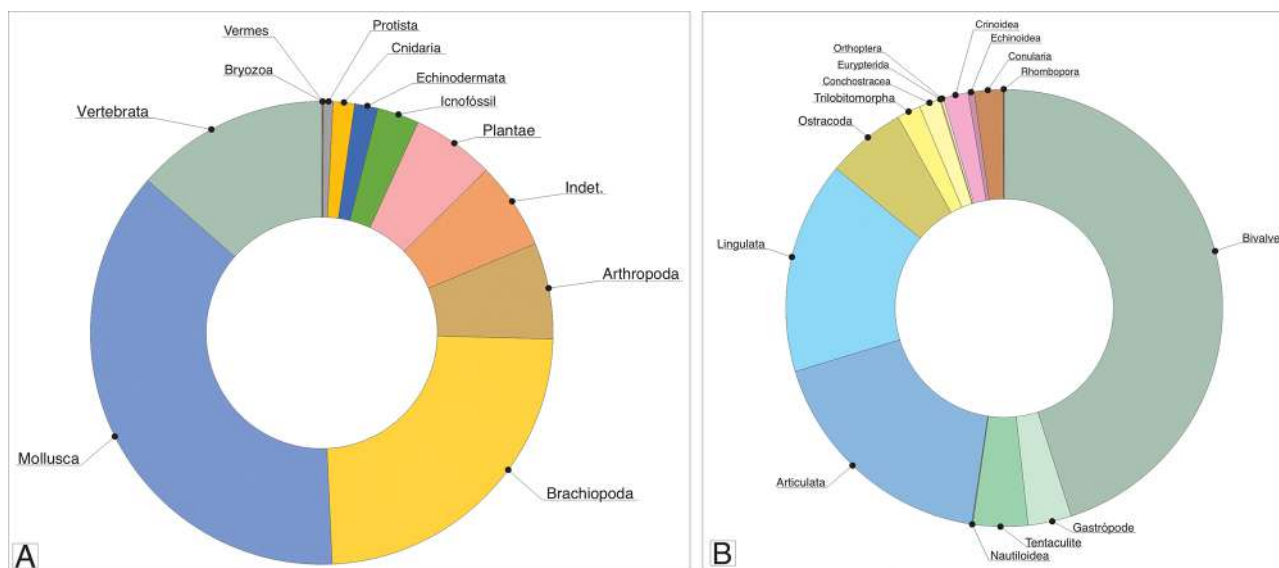


Figura 10. Quantificação dos fósseis depositados na coleção científica do LAPALMA, sendo: A, o montante geral; e B, os fósseis invertebrados.

Figure 10. Quantification of fossils deposited in the scientific collection of LAPALMA, being: A, the general amount; and B, the fossil invertebrates.

**Tabela 1.** Distribuição quantitativa dos fósseis da CCLP – Abreviações: GC, Grupo Chapada; PA, Pará; PR, Paraná; TO, Tocantins; MT, Mato Grosso; SP, São Paulo; RN, Rio Grande do Norte; GO, Goiás; MG, Minas Gerais; CE, Ceará.

**Table 1.** Quantitative distribution of CCLP fossils. GC: Chapada Group; PA: Pará; PR: Paraná; TO: Tocantins; MT: Mato Grosso; SP: São Paulo; RN: Rio Grande do Norte; GO: Goiás; MG: Minas Gerais; CE: Ceará.

<b>Táxon</b>	<b>Formação</b>	<b>Região de coleta</b>	<b>Total de amostras</b>
Bivalvia	Maecuru	Monte Dourado (PA)	1
	Ponta Grossa	Jaguariaíva (PR)	5
	Pimenteira	Palmas, Taquaruçu (TO)	5
	GC – Unidade 2	Juscimeira, Chapada dos Guimarães, Rondonópolis (MT)	18
	Corumbataí	Rio Claro (SP)	83
	Não identificada	Não identificada	4
	Itapecuru	Maranhão (Rio Itapecuru)	8
	Adamantina	Presidente Prudente, Pirapozinho, Tanabi, Catanduva, Monte Alto, Álvares Machado (SP)	136
	Pirabas	Pará	1
<i>Palaeoneilo</i>	Pimenteira	Palmas (TO)	1
<i>Sanguinolites</i>	Pimenteira	Novo Acordo (TO)	3
<i>Taxodontites paulistanensis</i>	Adamantina	Catanduva (SP)	14
Coquinas de Pectinidae	Polonez Cove	Ilha do Rei George – Antártica	68
Ostreoida	Jandaíra	Apodi (RN)	1
Pholadomya	Jandaíra	Apodi (RN)	3
Mytiloida	Jandaíra	Apodi (RN)	4
<i>Tambaquyra camargoi</i>	Serra Alta	Rio Claro (SP)	1
<i>Maackia contorta</i>			1
<i>Itatamba paraina</i>	Corumbataí		1
<i>Cowperesia anceps</i>			2
<i>Othonella araguaiana</i>			3

que possuem menos municípios retratados. Goiás e Tocantins são os com mais grupos fósseis representados na CCLP com sete táxons, seguidos por Mato Grosso, Pará e São Paulo com 6 táxons. O Paraná, por sua vez, é representado por cinco táxons na coleção, Ceará e Rio Grande do Norte, por dois táxons, e Maranhão e Minas Gerais encerram a lista de estados com um táxon cada.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

O Laboratório de Paleontologia de Macroinvertebrados (LAPALMA) completa em 2022 os seus 15 anos de existência, fundado pelo Prof. Dr. Renato Pirani Ghilardi na Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” (UNESP) no campus de Bauru. Desde a sua fundação, o LAPALMA vem contribuindo com a paleontologia nacional desenvolvendo projetos, gerando trabalhos, efetuando coletas em campo, promovendo e participando de eventos, bem como dispõe de uma vasta coleção científica relevante para as pesquisas referentes aos paleoinvertebrados.

Considerando a produtividade gerada pelo LAPALMA nestes anos, podemos afirmar que o número de resumos aceitos em anais de eventos científicos e artigos gerados cresceram significativamente, com um valor médio de 9,6 resumos/ano e 2,80 artigos/ano. Adicionalmente, o número de citações vem crescendo paralelamente, aumentando 8,43 vezes quando comparadas as citações de 2021 com aquelas de 2007.



Tabela 1. Cont.

Táxon	Formação	Região de coleta	Total de amostras
<i>Casterella gratioiosa</i>			4
<i>Terraiopsis aequilateralis</i>			8
<i>Tambaquyra camargoi</i>			10
<i>Haldhausiella elongata</i>			15
<i>Pinzonella illusa</i>			90
<i>Tentaculites</i>	Ponta Grossa	Jaguariaíva (PR)	24
	GC – Unidade 2	Chapada dos Guimarães, Rondonópolis (MT)	11
	GC – Unidade 4	Doverlândia (GO)	2
<i>Homoctenus</i>	GC – Unidade 4	Doverlândia (GO)	7
Gastropoda	Pimenteira	Aparecida do Rio Negro, Novo Acordo, Taquaruçu (TO)	5
	GC – Unidade 2	Juscimeira, Chapada dos Guimarães (MT)	6
	Jandaíra	Apodi (RN)	7
	Pirabas	Pará	15
<i>Tylostoma</i>	Jandaíra	Apodi (RN)	2
Nautiloidea	Santana	Sem identificação	1
Braquiópodes	Maecuru	Monte Dourado (PA)	2
	GC – Unidade 2	Chapada dos Guimarães, Rondonópolis (MT)	14
	GC – Unidade 4	Doverlândia (GO)	20
	Pimenteira	Palmas, Taquaruçu, Aparecida do Rio Negro (TO)	65
<i>Australocoelia</i>	GC – Unidade 4	Caiapônia (GO)	2
	Maecuru	Monte Dourado (PA)	3
	Pimenteira	Palmas (TO)	5
	GC – Unidade 2	Rondonópolis, Chapada dos Guimarães (MT)	7
	Ponta Grossa	Jaguariaíva, Tibagi (PR)	40
<i>Schurchetella</i>	Pimenteira	Novo Acordo (TO)	1
	GC – Unidade 2	Chapada dos Guimarães (MT)	1
	GC – Unidade 4	Caiapônia (GO)	1
	Ponta Grossa	Jaguariaíva (PR)	9
<i>Derbyina</i>	GC – Unidade 2	Chapada dos Guimarães (MT)	3
	GC – Unidade 4	Doverlândia (GO)	6
	Maecuru	Monte Dourado (PA)	10
<i>Australospirifer</i>	Pimenteira	Novo Acordo (TO)	1
	Ponta Grossa	Jaguariaíva (PR)	1
Chonetidina	GC – Unidade 2	Juscimeira (MT)	1
	GC – Unidade 4	Doverlândia (GO)	2
Stropomenata	GC – Unidade 4	Caiapônia (GO)	1

Tabela 1. Cont.

Táxon	Formação	Região de coleta	Total de amostras
Oboloidea	GC – Unidade 2	Rondonópolis (MT)	1
Lingulídeos infaunais	GC – Unidade 2	Juscimeira, Chapada dos Guimarães (MT)	2
	Pimenteira	Novo Acordo (TO)	4
	Ponta Grossa	Tibagi (PR)	4
Discinidae	Pimenteira	Pedro Afonso (TO)	5
	GC – Unidade 2	Chapada dos Guimarães, Juscimeira, Rondonópolis (MT)	14
<i>Orbiculoidea</i> sp.	Ponta Grossa	Jaguariaíva, Tibagi (PR)	5
	Pimenteira	Novo Acordo, Taquaruçu (TO)	7
	GC – Unidade 4	Caiapônia, Doverlândia (GO)	83
<i>Orbiculoidea bondeberi</i>		Caiapônia (GO)	1
<i>Orbiculoidea baini</i>			19
<i>Orbiculoidea excentrica</i>			26
Ostracoda	Araçatuba	Marília, Oscar Bressane (SP)	4
	Marília	Echaporã, Álvares Machado (SP)	4
	Adamantina	Oscar Bressane, Neves Paulista, Álvares Machado (SP)	56
Trilobitomorpha	Ponta Grossa	Jaguariaíva (PR)	2
Calmonia	Ponta Grossa	Jaguariaíva	3
<i>Metacryphaeus tuberculatus</i>	GC – Unidade 4	Doverlândia (GO)	1
Trilobita	Maecuru	Monte Dourado (PA)	1
	GC – Unidade 2	Chapada dos Guimarães (MT)	5
	GC – Unidade 4	Doverlândia (GO)	7
Conchostráceos	Pirambóia	Anhembi (SP)	1
	Não identificada	Não identificada	5
	Adamantina	Presidente Prudente (SP)	4
	Marília	Peirópolis (MG)	7
Eurypterida	GC – Unidade 2	Chapada dos Guimarães (MT)	1
Orthoptera	Santana	Crato (CE)	2
Crinoidea	GC – Unidade 4	Doverlândia (GO)	8
	Pimenteira	Palmas, Taquaruçu (TO)	12
Echinoidea	Jandaíra	Apodi (RN)	5
<i>Conularia quichua</i>	Maecuru	Monte Dourado (PA)	2
	Pimenteira	Pedro Afonso (TO)	21
<i>Rhombopora</i>	Jaguariaíva	Caiapônia (GO)	1
Fragmentos de peixes	Maecuru	Monte Dourado (PA)	1
	Pimenteira	Palmas, Novo Acordo (TO)	12
	Irati	Saltinho (SP)	1
	Corumbataí	Anhembi (SP)	8
	Santana	Crato (CE)	8
	Tremembé	Taubaté (SP)	4

Tabela 1. Cont.

Táxon	Formação	Região de coleta	Total de amostras
<i>Vinctifer</i>	Santana	Crato (CE)	1
<i>Paraelops</i>			1
<i>Tharrhias</i>			1
<i>Dastilbe</i>			8
<i>Mesosaurus</i>	Irati	Piracicaba (SP)	7
Fragmentos ósseos	Maecuru	Monte Dourado (PA)	1
	Alter do Chão	Monte Dourado (PA)	1
	Marília	Echaporã, Álvares Machado (SP)	3
	Adamantina	Álvares Machado, Atlântida, Pirapozinho, Catanduva, Marília, Tanabi, Presidente Prudente, Oscar Bressane, Mirassol, Flórida Paulista, Neves Paulista (SP)	117
Escamas	Marília	Álvares Machado (SP)	3
	Adamantina	Atlântida, Pirapozinho, Presidente Prudente, Álvares Machado (SP)	21
Dente (Crocodylomorpha)	Adamantina	Atlântida, Tanabi (SP)	3
Dente	Adamantina	Marília, Presidente Prudente, Oscar Bressane, Mirassol (SP)	7
Fragmentos vegetais	São Domingos	Tibagi (PR)	6
	Pimenteira	Palmas, Novo Acordo (TO)	17
	GC – Unidade 4	Doverlândia, Baliza (GO); Rondonópolis (MT)	50
	Adamantina	Oscar Bressane (SP)	3
<i>Hostinella</i>	Pimenteira	Palmas (TO)	1
<i>Spongiophyton</i>	São Domingos	Tibagi (PR)	3
	Pimenteira	Palmas (TO)	3
<i>Haplostigma</i> sp.	GC – Unidade 4	Caiapônia (GO)	1
	São Domingos	Tibagi (PR)	4
Charophyta	Não identificada	Anhembi (SP)	10
<i>Serpulites</i>	GC – Unidade 2	Chapada dos Guimarães (MT)	1
Icnofósseis	Pimenteira	Palmas (TO)	1
	Ponta Grossa	Jaguariaíva (PR)	1
	GC – Unidade 2	Amorinópolis, Palestina (GO); Juscimeira (MT)	10
	GC – Unidade 4	Doverlândia (GO)	11
	Maecuru	Monte Dourado (PA)	20
	Adamantina	Catanduva, Oscar Bressane (SP)	2
	Indeterminados	Jandaíra	Apodi (RN)
	GC – Unidade 4	Doverlândia (GO)	87
	Não identificada	Inglaterra (Devon Shire)	2
	Não identificada	Não identificada	4

O LAPALMA esteve presente em diversos eventos científicos, desde as PALEOs no estado de São Paulo, nos Congressos Brasileiros de Paleontologia (CBPs), os Simpósios Temáticos (e.g. Paleoinvertebrados, Paleontologia de Vertebrados e Tafonomia) e demais eventos em escala internacional (e.g. X Congresso Argentino de Paleontologia y Bioestratigrafia, VII Congresso Latinoamericano de Paleontología, I Congresso Internacional Geociências na Comunidade dos Países de Língua Portuguesa, 4th International Congress of Paleontology, I Workshop Actualistic Taphonomy in South America, 5th International Paleontological Congress, X Congresso Latino Americano de Paleontologia). Vale destacar que foi por meio do LAPALMA que o Simpósio Brasileiro de Paleoinvertebrados e o Gondwana Devonian Symposium ocorreram pela primeira vez, nas cidades de Bauru e Cuiabá, respectivamente.

Diversos trabalhos de campo ocorreram ao longo destes 15 anos, possibilitando a construção de um acervo fóssilífero exímio e auxiliando na concepção de projetos de iniciação científica, trabalhos de conclusão de curso, mestrados e doutorados. Hoje o LAPALMA conta com uma diversidade de fósseis coletados nos estados do Paraná (Jaguariaíva, Tibagi e Ponta Grossa), Goiás (Caiapônia e Doverlândia), Mato Grosso (Chapada dos Guimarães, Jaciara, Juscimeira, Dom Aquino e Rondonópolis), Tocantins (Palmas, Novo Acordo, Aparecida do Rio Negro e Pedro Afonso), São Paulo (Flórida Paulista, Pirapozinho, Marília, Presidente Prudente, Rio Claro, Neves Paulista, Oscar Bressane, Tanabi, etc.) e Pará (Monte Dourado).

Das amostras tombadas na coleção científica do LAPALMA, 71% é de invertebrados fósseis, sendo moluscos o grupo mais representativo (52%), seguido pelos braquiópodes (34%), artrópodes (9%), equinodermos (2%), cnidários (2%), briozoários e *Serpulites* (1%). Do restante, os demais 14% são exemplares fósseis de vertebrados (fragmentos de ossos, escamas de peixes, dentes, *Mesosaurus*), seguido por vegetais (6%), fósseis indeterminados (6%) e icnofósseis (3%).

O LAPALMA busca manter o nível de excelência em suas atividades e em suas linhas de pesquisa tornando-as bem consolidadas e passíveis de contribuir para a formação dos alunos de pós-graduação. O intuito futuro do laboratório é ainda gerar conhecimento com talvez novas linhas de pesquisa e trabalhar em conjunto com os mais diversos laboratórios de paleontologia do país para reforçar o trabalho realizado.

## AGRADECIMENTOS

Agradecemos à Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” (UNESP) por ceder o espaço físico para as instalações no campus de Bauru, bem como todas as agências de fomento de pesquisa (CAPES, CNPq e FAPESP) pelo auxílio durante esses anos.

## REFERÊNCIAS

- Carbonaro, F. A.; Meira, F. V. E.; Leme, J. D. M.; Bosetti, E. P. & Ghilardi, R. P. 2016. *Metacryphaeus tuberculatus* and *Metacryphaeus australis* (Trilobita, Phacopida) from the Devonian of the Paraná Basin: taxonomy and paleobiogeography. *Ameghiniana*, **53**: 552-564.
- Carbonaro, F. A. & Ghilardi, R. P. 2016. Fósseis do Devoniano de Goiás, Brasil (Sub-bacia Alto Garças, Bacia do Paraná). *Papéis Avulsos de Zoologia*, **56**: 135-149.
- Carbonaro, F. A.; Langer, M. C.; Nihei, S. S.; Ferreira, G. S. & Ghilardi, R. P. 2018a. Inferring ancestral range reconstruction based on trilobite records: A study-case on *Metacryphaeus* (Phacopida, Calmoniidae). *Scientific reports*, **8**: 1-12.
- Carbonaro, F. A.; Comniskey, J. C.; Corral, H. S. & Ghilardi, R. P. 2018b. *Orbiculoidea baimi* and *Orbiculoidea excentrica* (Brachiopoda, Discinidae) from the Middle Devonian (Alto Garças Sub-basin, Paraná Basin) of Caiapônia, Goiás (Brazil). *Geologia USP. Série Científica*, **18**: 11-20.
- Comniskey, J. C. & Ghilardi, R. P. 2018. Devonian tentaculitoidea of the Malvinokaffric Realm of Brazil, Paraná basin. *Palaeontologia Electronica*, **21**: 1-14.
- Comniskey, J.; Ghilardi, R.; Bosetti, E.; Sousa, F.; Ribeiro, V. & Borghi, L. 2021. Devonian Tentaculitoids from Brazil: extinction and stratigraphic distribution. *Terr@ Plural*, **15**: 1-15.
- Donovan, S. K. & Riley, M. 2013. The importance of labels to specimens: an example from the Sedgwick Museum. *GEOLOGICAL CURATORS' GROUP*, 509.
- Fernandes, A. C. S. & Pane, V. 2007. Giovanni Michelotti e sua contribuição às primeiras coleções científicas do Museu Nacional. *Filosofia e História da Biologia*, **2**: 75-84.
- Ghilardi, R. P. 2022a. Currículo Renato Pirani Ghilardi. *Plataforma Lattes*. Disponível em <<http://lattes.cnpq.br/3868502906886933>>. Acesso em: 10 de ago. de 2022.
- Ghilardi, R. P. 2022b. Currículo Renato Pirani Ghilardi. *Plataforma Google Acadêmico*. Disponível em: <[https://scholar.google.com.br/citations?hl=pt-BR&user=IFyL2NMAAAAJ&pagesize=80&view\\_op=list\\_works&sortby=pubdate](https://scholar.google.com.br/citations?hl=pt-BR&user=IFyL2NMAAAAJ&pagesize=80&view_op=list_works&sortby=pubdate)>. Acesso em: 10 de ago. de 2022.
- Grahn, Y.; Horodyski, R. S.; Mauller, P. M.; Bosetti, E. P.; Ghilardi, R. P. & Carbonaro, F. A. 2016. A marine connection between Parnaíba and Paraná basins during the Eifelian/Givetian transition: review and new data. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **19**: 357-366.
- Lima, J. D. C. D. 2019. A coleção de paleoinvertebrados do Museu Nacional (UFRJ): formação, trajetória e utilização em contexto museológico.
- Limeira Jr., S. C. M. 2022. Caracterização da estrutura lamelar cruzada de *Olivancillaria urceus* e seu padrão de dissolução. Trabalho de

- Conclusão de Curso (Bacharelado em Física de Materiais) – Universidade Estadual Paulista UNESP, Bauru, 42 p.
- Limeira Jr, S. C. M.; Ghilardi, R. P. 2021. Modelagem matemática biomimética de conchas de moluscos: métodos e aplicações. *XXVII Encontro Brasileiro de Malacologia (EBRAM)*, Porto Alegre.
- Marcondes, A. T. P. 2015. Actuopaleontologia em moluscos bivalves no complexo estuarino de Paranaguá: implicações paleoambientais e paleoecológicas em diferentes áreas de aporte energético. Dissertação (Mestrado em Biologia Comparada) – Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Pássaro, E. M.; Hessel, M. H. & Nogueira Neto, J. D. A. 2014. Principais acervos de paleontologia do Brasil. *Anuário do Instituto de Geociências*, **37**: 48-59.
- Pinto, M. C. S. 2017. Assinaturas tafonômicas de gastrópodes atuais do litoral de Rio de Janeiro e São Paulo: biodiversidade e implicações ambientais. Dissertação (Mestrado em Biodiversidade Aquática) – Universidade Estadual Paulista UNESP, São Vicente.
- Ribeiro, V. R.; Sousa, F. N.; Gaia, G. A.; Carbonaro, F. A.; Scheffler, S. M. & Ghilardi, R. P. 2021. Devonian macroinvertebrates from the State of Tocantins: occurrence history and new findings. *Terr@ Plural*, **15**: 1-16.
- Rodrigues, S. C. 2006. Tafonomia de moluscos bivalves e braquiópodes das enseadas de Ubatuba e Picinguaba, Norte do Estado de São Paulo: implicações do uso de assinaturas tafonômicas no reconhecimento de gradientes ambientais. Tese (Doutorado em Geologia Sedimentar e Ambiental) – Instituto de Geociências Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Rodrigues, S. C.; Simões, M. G. 2010. Taphonomy of *Bouchardia rosea* (Rhynchonelliformea, Brachiopoda) Shells from Ubatuba Bay, Brazil: Implications for the use of Taphonomic Signatures in (paleo)Environmental Analysis. *Ameghiniana*, **47**: 373–386.
- Rodrigues, S. C.; Simões, M. G. & Pires-Domingues, R. A. 2009. Viés analítico em tafonômicos com macroinvertebrados: implicações (paleo)ambientais e (paleo)ecológicas. *Geologia USP. Série Científica*, **9**: 101-114.
- Simões, M. G.; Rodrigues, S. C. & Kowalewski, M. 2009. *Bouchardia rosea*, a vanishing brachiopod species of the Brazilian platform: taphonomy, historical ecology and conservation paleobiology. *Historical Biology*, **21**:123-137.
- Sousa, F. N.; Rodrigues, S. C. & Ghilardi, R. P. 2020. Vidas marinhas pré-históricas. *Aprendendo Ciência (ISSN 2237-8766)*, **9**:31-35.
- Viana, M. S. S.; Girão, G. G. S. M.; Silva, S. W. V. & Rocha, A. R. 2005. O acervo fossilífero do Museu Dom José (Sobral-CE) e sua importância para a divulgação da Paleontologia no Estado do Ceará. *Revista de Geologia*, **18**: 53-59.

