



# NOVOS ESPINHOS DE NADADEIRAS DE CHONDRICHTHYES FÓSSEIS DA BACIA DO PARNAÍBA, FORMAÇÃO PEDRA DE FOGO (PERMIANO) NO ESTADO DO TOCANTINS, BRASIL

JHONATHAN G. S. COSTA , DANIEL C. FORTIER

Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Conservação, Universidade Federal do Piauí,  
Bairro Meladão, 64808-660, Floriano, PI, Brasil.

*biojohnathansousa@gmail.com* (Autor correspondente), *fortier@ufpi.edu.br*

JUAN C. CISNEROS & VICTOR F. S. DE MORAIS

Universidade Federal do Piauí, Bairro Ininga, 64049-550, Teresina, PI, Brasil.

*juan.cisneros@ufpi.edu.br*, *victorfontes@gmail.com*

**ABSTRACT** – New *Chondrichthyes* fin spines fossils from the Pedra de Fogo Formation (Permian) in State of Tocantins, Brazil. The Parnaíba Basin has a unique fossil record of *Chondrichthyes* that lived during the Permian period. Within this basin is the Pedra de Fogo Formation, dating from the Cisuralian, which is distributed in parts of the states of Pará, Tocantins, Piauí, Maranhão, Ceará, and Bahia. Due to their cartilaginous skeleton, *Chondrichthyes* skeletal remains are not prone to fossilization, with teeth, fin spines and dermal denticles being more commonly found. The main objective of this work is to describe new fins spines from the Parnaíba Basin, collected in the state of Tocantins and stored at the Museum of Archeology and Paleontology of the Federal University of Piauí. Six shark spines were identified as belonging to *Ctenacanthiformes*. A more specific classification at the genus and species level is still uncertain due to the difficulties with the definition of such taxa and incompleteness of the described remains. These occurrences contribute to future research in the area concerning about on fossil fin spines found in the Parnaíba Basin.

**Keywords:** *Ctenacanthus*, *Ctenacanthiformes*, paleohistology, Paleozoic.

**RESUMO** – A Bacia sedimentar do Parnaíba possui registros fossilíferos únicos de *Chondrichthyes* que viveram no período Permiano. Nela se encontra a Formação Pedra de Fogo datada como Cisuraliano e distribuída em parte dos estados do Pará, Tocantins, Piauí, Maranhão, Ceará e Bahia. Devido ao seu esqueleto de natureza cartilaginosa, os condrictes não são propensos à fossilização, sendo mais comumente encontrados dentes, espinhos de nadadeiras e dentículos dermais. O presente trabalho tem como principal objetivo descrever novos espinhos de tubarões fósseis da Bacia do Parnaíba, coletados no estado do Tocantins e armazenados no Museu de Arqueologia e Paleontologia da Universidade Federal do Piauí. Um total de seis espinhos de tubarão fóssil foram identificados como pertencentes aos *Ctenacanthiformes*. Uma classificação mais específica em nível de gênero e espécie ainda é incerta, por problemáticas na definição de tais táxons e ausência de partes mais completas. Esta ocorrência contribui para futuros trabalhos na área acerca dos fósseis de espinhos de nadadeiras de tubarões encontrados na Bacia do Parnaíba.

**Palavras-chave:** *Ctenacanthus*, *Ctenacanthiformes*, paleohistologia, Paleozoico.

## INTRODUÇÃO

O gênero *Ctenacanthus* foi descrito por Agassiz em 1837, utilizando características como ornamentações e vista transversal de um espinho isolado, designando *Ctenacanthus major* como espécie-tipo (Maisey, 1981). Desde então, foram adicionadas ao gênero várias espécies referentes a espinhos isolados, tornando a sistemática do grupo de difícil compreensão (Maisey, 1981; Figueroa & Machado, 2016). Segundo Benton (2008), o grupo dos *Ctenacanthus* também é pouco conhecido por espécimes completos, englobando

formas do Devoniano ao Triássico, e se equiparam a alguns *Chondrichthyes* modernos como as quimeras, no que diz respeito aos espinhos dorsais ornamentados e profundamente inseridos na musculatura.

A etimologia de *Ctenacanthus* deriva-se do grego “*ctenos*”, pente, e “*acanthos*”, espinho, uma referência aos espinhos ornamentados presentes em suas nadadeiras (Long, 2010). Segundo Ginter *et al.* (2010), o grupo possui dentição cladodonte, com a cúspide medial maior que as cúspides laterais e crânio com características plesiomórficas como uma longa região ótica e ampla região axial.

O primeiro espécime relativamente completo foi descrito por Traquair (1884) e nomeado *Ctenacanthus costellatus*. Posteriormente, a diagnose de *C. costellatus* foi modificada por Moy-Thomas (1936), sendo descrito como um tubarão de corpo alongado, com duas nadadeiras dorsais possuindo um espinho em cada uma delas, nadadeira anal, nadadeira peitoral tribal, cauda heterocerca e dentes cladodontes.

Uma revisão feita por Maisey (1981, 1982, 1984), incluiu no gênero apenas espinhos com ornamentação semelhante a espécie-tipo *Ctenacanthus major*. Segundo Maisey (1981, 1982) as características diagnósticas importantes são espinhos com a presença de costelas finas e pouco espaçadas, que se repetem sequencialmente no sentido longitudinal, da base para a parte apical do espinho, com pequenos tubérculos que se alternam em suas inserções nas costelas, originando um espaçamento entre cada tubérculo, dispostos intercaladamente, como “dentes de um zíper”.

Dean (1909) representou a família Ctenacanthidae, abrangendo *Ctenacanthus* e *Goodrichthys*, como sendo caracterizada pela presença de duas nadadeiras dorsais com espinhos, e fazendo parte da superordem Cladoseclachi. Posteriormente, Zangerl (1981) introduziu Ctenacanthidae na superfamília Ctenacanthoidea na infraclasse Euselachii Hay, 1902. Mais tarde, Ginter *et al.* (2010) estabeleceu Ctenacanthoidea e Ctenacanthida Glikman, 1964 como Ctenacanthiformes, sendo uma das quatro ordens dentro da superordem Cladodontomorphi.

Hodnett *et al.* (2021) descreveram um novo gênero e espécie de tubarão denominada *Dracopristsis hoffmanorum* para a Formação Atrasado, Pensilvaniano superior do estado do Novo México, Estados Unidos da América, baseado em um espécime completo com neurocrânio, esplanocrânio, espinhos dorsais e dentes preservados. Além disso, apresentaram uma análise filogenética na qual sugeriram que *D. hoffmanorum* pode ser um grupo-irmão de *Ctenacanthus*, ambos dentro da ordem Ctenacanthiformes.

No Brasil, fósseis de Chondrichthyes possuem uma maior ocorrência no Permiano das bacias do Parnaíba e Paraná (Pauliv *et al.*, 2014). Espinhos de *Ctenacanthus* foram registrados inicialmente por Silva-Santos (1946) na Formação Pedra de Fogo como *Ctenacanthus maranhensis*, posteriormente renomeado para *Sphenacanthus maranhensis* e *Ctenacanthus gondwanus* por Silva-Santos (1947). *Ctenacanthus* sp. foi registrado por Würdig-Maciel (1975) e posteriormente por Richter (2005) para a Formação Teresina. Alves (2010) realizou um levantamento dos vertebrados fósseis do Estado do Tocantins, informando a ocorrência de *Ctenacanthus* sp., Richter (2008) informou que os registros de *Ctenacanthus* encontrados na Formação Pedra de Fogo se assemelhavam a *C. amblyxiphias*. Figueroa & Machado (2016) fizeram uma descrição de um espinho fóssil atribuído a *C. kegeli* e outro a *Ctenacanthus* sp., ambos para a Formação Pimenteira.

O presente trabalho objetiva descrever a morfologia e histologia de fragmentos de espinhos de Chondrichthyes datados do Período Permiano, encontrados na Formação

Pedra de Fogo, Bacia do Parnaíba, no município de Guaraí, no Estado do Tocantins, Brasil.

## GEOLOGIA

### Bacia do Parnaíba

A Bacia do Parnaíba, anteriormente conhecida como Bacia do Maranhão ou Bacia do Meio Norte, ocupa uma área de aproximadamente 600 000 km<sup>2</sup> (Vaz *et al.*, 2007), incluindo os estados do Pará, Tocantins, Piauí, Maranhão, Ceará e Bahia.

Segundo Mesner & Wooldridge (1964), a sedimentação da Bacia do Parnaíba ocorreu durante três “megaciclos” em relação a atividades marítimas em processos de transgressão e regressão, sendo eles Siluriano Superior/Devoniano–Carbonífero Inferior, Carbonífero Superior–Permo/Triássico e Cretáceo. Por sua vez, Vaz *et al.* (2007) afirma que a Bacia do Parnaíba está subdividida em cinco Supersequências denominadas: Siluriana, Mesodevoniana, Eocarbonífera, Neocarbonífera–Eotriássica, Jurássica e Cretácea, com a Formação Pedra de Fogo pertencendo a sequência Neocarbonífera–Eotriássica, abrangendo o Período Carbonífero até o Mesotriássico.

Embora apresente uma diversidade na ictiofauna com registros de Chondrichthyes e Osteichthyes (Silva-Santos, 1990), segundo Alves *et al.* (2009) dentre as bacias sedimentares localizadas no Brasil, a Bacia do Parnaíba é a que mais necessita de estudos de vertebrados fósseis pelo conhecimento limitado da biodiversidade deste grupo. No entanto, nos últimos anos, trabalhos como os de Cisneros *et al.* (2015, 2020, 2021), Figueroa & Gallo (2017), Marsicano *et al.* (2021) e Richter *et al.* (2022) vêm contribuindo com estudos de vertebrados fósseis da Formação Pedra de Fogo, por conseguinte, com a Bacia do Parnaíba.

### Formação Pedra de Fogo

Proposta por Plummer *et al.* (1948) e adotada por Lima & Leite (1978), a Formação Pedra de Fogo se destaca pela presença de troncos silicificados encontrados desde a base até o topo da formação, pertencentes ao gênero *Psaronius*. Considerada de idade permiana, a formação levanta debates sobre uma maior precisão de sua datação. Através de dados palinológicos, Petri & Fulfaro (1983) sugerem idade Permiano inicial, ou seja, Cisuraliano, enquanto Dino *et al.* (2002) sugerem a idade permiana um pouco mais recente, guadalupiana. Cisneros *et al.* (2015) consideram a Formação Pedra de Fogo como Cisuraliano, como um paleoambiente continental lacustre, de aproximadamente 278 milhões de anos.

Caracterizada pela presença de siltitos, folhelhos e calcários, a Formação Pedra de Fogo aflora na porção centro-leste, com limite na cidade de Coelho Neto, Maranhão, oeste em direção da região de Araguaína até Pedro Afonso no Tocantins, e centro-sul paralelamente ao rio Parnaíba (Andrade, 2012).

De acordo com Faria & Truckenbrodt (1980a,b), a Formação Pedra de Fogo apresenta uma superfície com aproximadamente 100 m e abrange três membros, sendo eles Membro Sílex Basal, Médio e Superior, esse último também conhecido como Membro Trisidela, com variações geológicas em cada um. O Membro Sílex Basal é amplamente distribuído e constituído por folhelhos e siltitos que se alternam por bancos dolomíticos e concreções silicosas (Santos & Carvalho, 2009). No Membro Médio há a ocorrência de camadas de arenitos, com estratificações que se cruzam entre siltitos, folhelhos e bancos carbonáticos (Santos & Carvalho, 2009). Já o Membro Trisidela, tem ocorrência principalmente nas regiões central e oeste da bacia, constituído por arenito, siltitos e folhelhos carbonáticos, possuindo um vasto conteúdo de fósseis vegetais como os troncos de *Psaronius* (Coimbra & Mussa, 1984; Mussa & Coimbra, 1987; Martins, 2000). Caldas *et al.* (1989) descreveram uma nova espécie de pteridófito, *Teresinoxylon euzebioi*, em homenagem a cidade de Teresina, onde se encontra a floresta petrificada datada do Permiano, nas margens do rio Poti.

Além da ocorrência de troncos fósseis (Da Conceição *et al.*, 2016), a formação também possui registros de vertebrados fósseis como anfíbios e peixes (Cox & Hutchinson, 1991; Silva-Santos, 1990, 1994), este último se apresenta bem diversificado, embora não esteja totalmente descrito (Andrade *et al.*, 2014). Price (1948) descreveu o anfíbio *Prionosuchus* e Cox & Hutchinson (1991) descreveram novos exemplares deste anfíbio e também o gênero *Brazilichthys*, mais recentemente redescrito por Figueroa *et al.* (2019), sendo o primeiro osteíte parcialmente articulado e descrito para a Formação Pedra de Fogo. Cisneros *et al.* (2015) descreveram dois novos anfíbios, *Timonya annae* e *Procuhy nazarienses*, e registraram a presença do réptil *Captorhinus aguti*, que posteriormente foi redescrita como *Captorhinikos* sp. por Cisneros *et al.* (2020). Richter *et al.* (2022) descreveu escamas do peixe *Piratata rogersmithii*. Os condrictes são registrados principalmente por espinhos e dentes de “*Ctenacanthus*” sp. e *Xenacanthus* sp. (Cox & Hutchinson, 1991), bem como *Ctenacanthus maranhensis*, *Xenacanthus albuquerquei* renomeados para *Sphenacanthus maranhensis* e *Taquaralodus albuquerquei*, respectivamente, além de *Anisopleurodontis pricei* e *Itapyrodus punctatus* (Silva-Santos, 1946, 1990, 1994). Richter (2001, 2008) registrou dentes e espinhos encontrados associadamente, sugerindo uma possível sinonímia entre *Glikmanius occidentalis* Leidy, 1859 e *Ctenacanthus amblyxiphias* Cope, 1981, respectivamente. Alves (2010) realizou um levantamento preliminar dos vertebrados fósseis do estado do Tocantins, registrando a ocorrência de *Ctenacanthus* sp. para a Formação Pedra de Fogo. Chahud & Petri (2010) atribuíram *Pleuracanthus albuquerquei* Silva-Santos (1946) à *Taquaralodus albuquerquei*. Por fim, Figueroa & Gallo (2017) descreveram três novas espécies de Chondrichthyes, sendo elas *Sphenacanthus ignis*, *Bythiacanthus lopesi* e *Rubencanthus diplotuberculatus*.

## MATERIAL E MÉTODOS

### Área de coleta

Os fósseis aqui estudados foram coletados no ano de 2011 na Companhia de Mineração Mineratins, no município de Guaraí no Estado do Tocantins (Figura 1), e tombados no acervo da coleção científica do Museu de Arqueologia e Paleontologia (MAP) localizado na Universidade Federal do Piauí (UFPI), em Teresina, sob o código: Paleontologia de Vertebrados – PV, correspondendo aos números (MAP PV) 081-1 a 081-11 e 092-2. A etapa de preparação dos fósseis foi realizada no Laboratório de Paleontologia UFPI (Campus Ministro Petrônio Portella – CMPP).

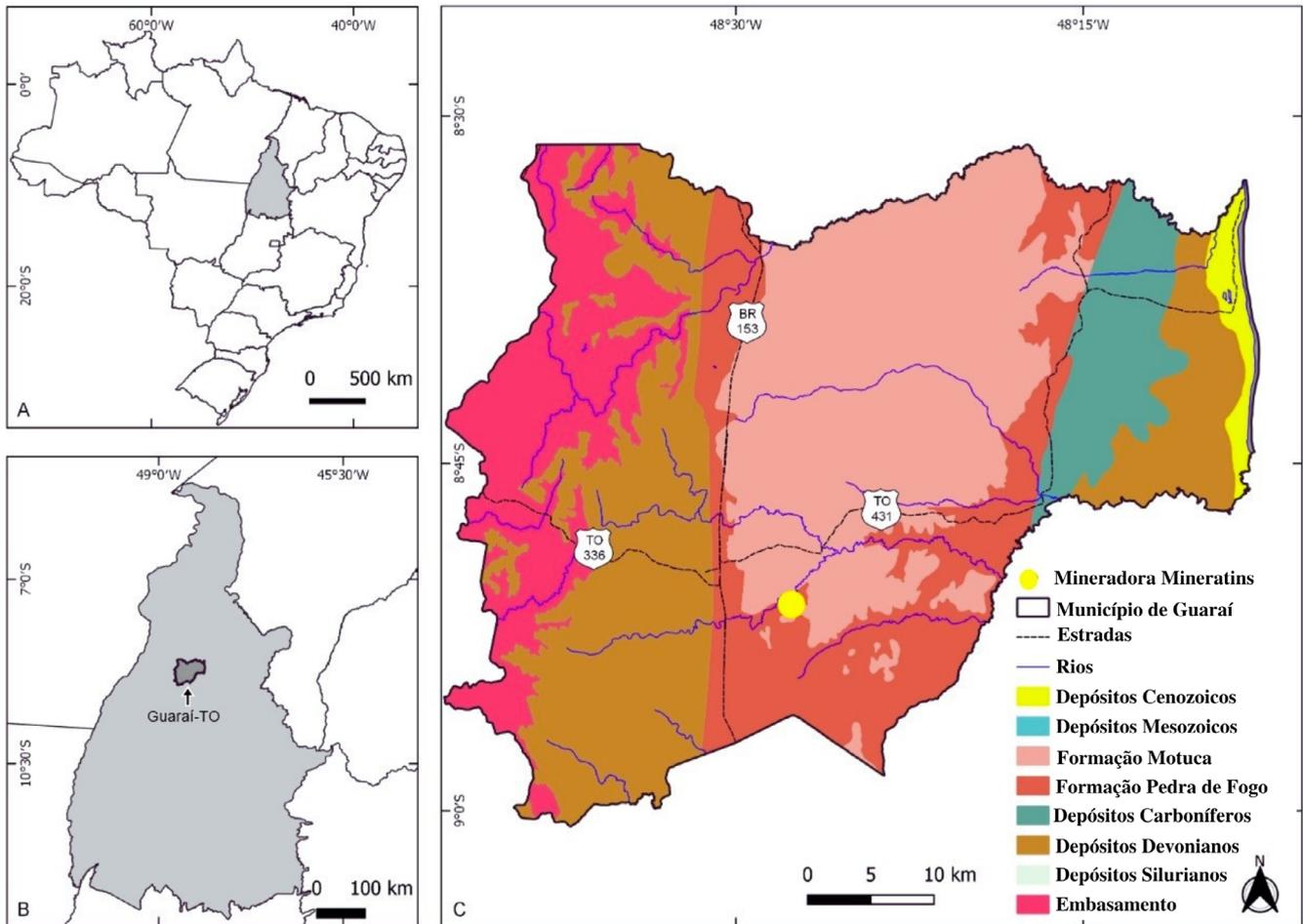
### Limpeza e identificação dos fósseis

Para a limpeza e preparação mecânica dos fósseis, foram utilizados martelos pneumáticos e agulhas, no intuito de reduzir a rocha consolidada excedente sobre os fósseis, e Paraloid B72 diluído em acetona para fortalecer os fragmentos estudados. Vale ressaltar que nem todas as amostras precisaram ser submetidas à limpeza e preparação, pois alguns exemplares como MAP PV 081-8 e -081-9 apresentam diretamente condições adequadas para realizar uma observação das estruturas necessárias para a identificação e classificação em determinado nível (Figura 2). A identificação dos espinhos fora realizada através da comparação com outras amostras já publicadas em estudos importantes referentes à condrictes fósseis (*e.g.*, Maisey, 1981, 1982, 1984). Para registro fotográfico do material foi utilizado uma câmera modelo Canon EOS Rebel T5i com lentes EFS 18-135mm 0.39m/1.3ft MACRO. Durante os trabalhos de campo foram coletados doze fragmentos de espinhos, no entanto, somente seis foram selecionados para análise (MAP PV 081.2, 081.4, 081.6 a 9) por apresentarem um melhor estado de preservação (Figura 2).

### Preparação das lâminas

O preparo das lâminas histológicas ocorreu no Laboratório de Geociências e Paleontologia da Universidade Federal do Piauí, Campus Amílcar Ferreira Sobral – LGP-UFPI-CAFS, seguindo a metodologia apresentada por Chinsamy (1997), Hill (2006), Lamm (2007), Cabreira (2009) e Krmpotic *et al.* (2009).

Dos seis fragmentos de espinhos analisados, três foram submetidos à análise histológica (MAP PV 081.2, 081.4 e 081.6) (Figura 3). Tendo em vista que materiais submetidos à procedimentos histológicos normalmente são totalmente ou parcialmente destruídos, todo o material aqui trabalhado foi previamente fotografado, medido e descrito baseado em sua morfologia externa. Cada espinho de nadadeira resultou em pelo menos uma lâmina histológica em corte transversal e o espécime MAP PV081.6 resultou também em uma lâmina com corte longitudinal (Figuras 3 e 4). Para essa etapa foram utilizadas folhas de acetato, resina epoxi, cola, lixas d’água, pregadores de roupa, recipientes, cortador de cerâmica



**Figura 1.** Mapa geológico do Município de Guaraí no Estado do Tocantins. Indicação para a Companhia de Mineração Mineratins, onde os fósseis foram coletados. Fonte: Qgis.

**Figure 1.** Geological map of the municipality of Guaraí in the State of Tocantins. Highlight for Mineratins Mining Company, where the fossils were collected.

elétrico, balança e microscópio para observação das lâminas. O material foi totalmente impregnado em resina epoxi dentro de um recipiente feito de acordo com o tamanho do fóssil com folha de acetato para garantir sua estabilidade e evitar que se quebrasse e em seguida foi inserido em uma máquina de câmara de vácuo para remover ou reduzir as bolhas de ar que se formaram entre a resina e o fóssil e, após ser retirado, permaneceu em repouso por 24h. A resina de epoxi foi preparada através da mistura do componente A (resina) e componente B (endurecedor) nas proporções recomendadas e pesadas em uma balança de precisão. Após isso, o material foi submetido a um primeiro lixamento com lixas d'água em uma de suas superfícies, para que a lâmina histológica fosse colada também com resina sob esta, e fixado com um pregador de roupa para manter a estabilidade do material na lâmina até que a resina estivesse endurecida por completo. Em seguida, o material foi submetido a um corte com uma serra de corte de granito, visando extrair uma menor espessura do fóssil na lâmina. Logo após, o material foi lixado novamente, mas dessa vez com lixas d'água de diferentes granulometrias (P80, P400, P600, P1200, P1500) de acordo com a espessura da lâmina, para possibilitar a visualização das estruturas do espinho de nadadeira em um microscópio petrográfico de luz polarizada.

As lâminas foram observadas e fotografadas em um microscópio petrográfico OPTON TNP-09NT com câmera acoplada. As imagens foram analisadas utilizando o *software* Tcapture (Figuras 3, 4 e 5). A nomenclatura seguida para as microestruturas são de acordo com Maisey (1975, 1981) e Stamberg (2001).

## SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

CHONDRICHTHYES Huxley, 1880  
 ELASMOBRANCHII Bonaparte, 1838  
 CTENACANTHIFORMES Glikman, 1964  
 CTENACANTHOIDEA Zangerl, 1981  
 CTENACANTHIDAE Dean, 1909

*Ctenacanthus* Agassiz, 1837

**Espécie-tipo.** *Ctenacanthus major* Agassiz, 1837.

**Comentários.** O espécime depositado no Bristol City Museum, sob o número C4152, é considerado como o tipo do gênero *Ctenacanthus* Agassiz, 1837 (Maisey, 1981). A espécie-tipo do gênero *Ctenacanthus major* é definida por

um espinho dorsal isolado datado do Carbonífero inferior, consistindo em numerosas costelas longitudinais com ornamentações pectinadas (Agassiz, 1837). Algumas outras espécies, como *Ctenacanthus compressus* Newberry, 1889 e *Ctenacanthus clarkii* Newberry, 1889, apresentam espinhos similares aos de *C. major*. Devido aos caracteres usados para definir o gênero serem muito abrangentes, Maisey (1981, 1982, 1984) revisou espécies referidas a *Ctenacanthus* e invalidou algumas delas alegando não serem próximas de *C. major*. As características analisadas aqui foram as mesmas utilizadas por Maisey (1981), Itano *et al.* (2003) Chahud *et al.* (2010), Pauliv *et al.* (2012), Figueroa & Machado (2016) e Figueroa & Gallo (2017). Estes autores classificam os espinhos de nadadeira fósseis do gênero *Ctenacanthus* baseando-se em caracteres como ornamentação e seção transversal, inicialmente utilizadas por Agassiz (1837), formato dos espinhos de nadadeira, presença ou ausência de tubérculos e denticulos, bem como a forma que estes se apresentam no espinho. Richter (2008) realizou estudos com fragmentos de espinhos similares aos deste trabalho, também provenientes da Formação Pedra de Fogo, sugerindo uma semelhança com espinhos da espécie *Ctenacanthus amblyxiphias* Cope, 1891, também encontrados no Permiano inferior do Kansas. No entanto, se faz necessário estudos mais precisos acerca do gênero e espécie para tal afirmação.

*Ctenacanthus* indet.  
(Figura 2)

**Material.** MAP PV 081.2, 081.4, 081.6 a 9.

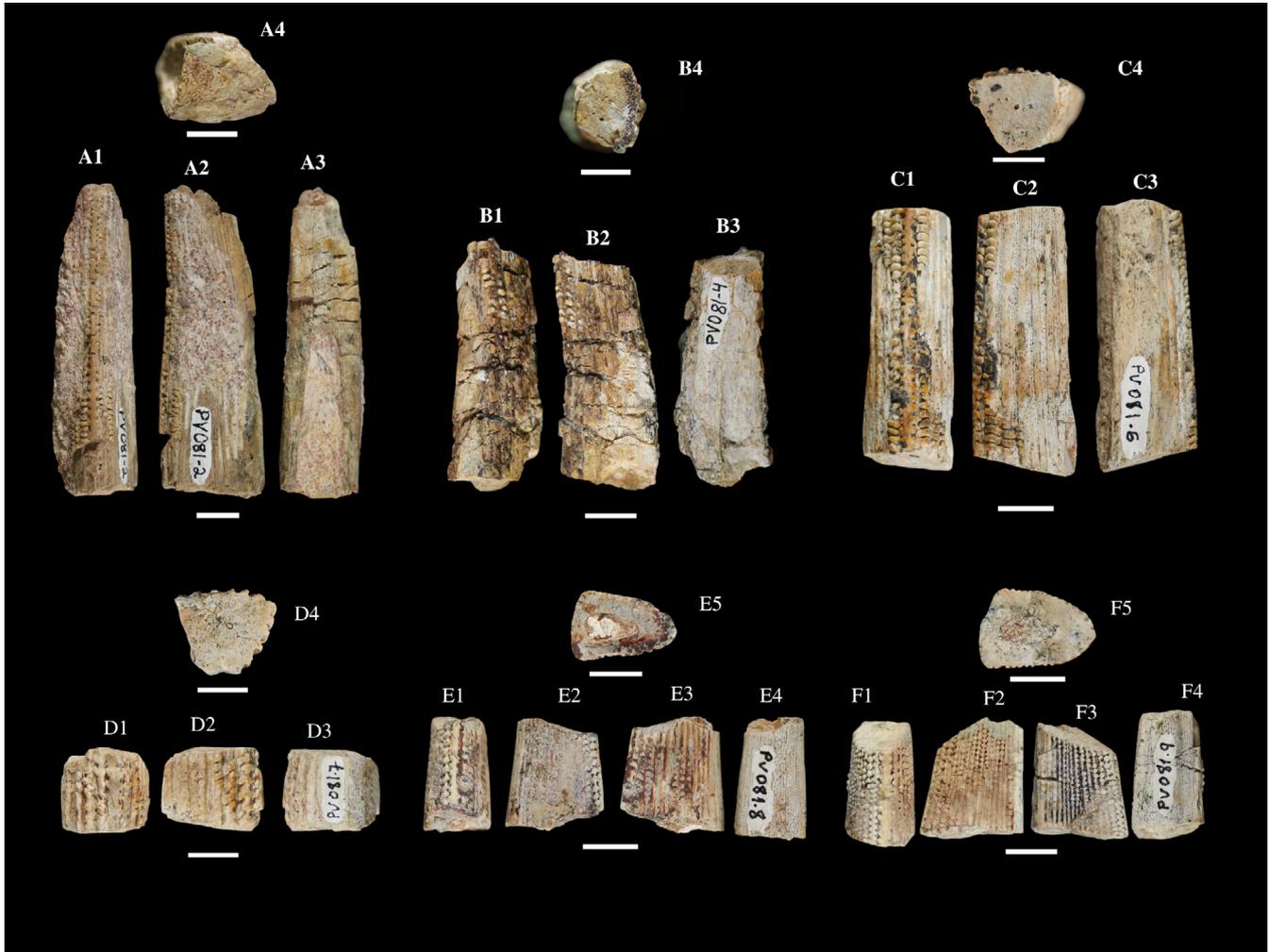
**Descrição.** As estruturas presentes nos espécimes aqui trabalhados estão incompletas, o que limita a descrição e consequentemente a identificação baseada na comparação com outros táxons. No entanto, alguns espécimes apresentam estruturas relevantes para serem identificados como *Ctenacanthus* indet. devido as semelhanças morfológicas encontradas, como inúmeras costelas finas e próximas, ornamentação pectinada com tubérculos justapostos e face anterior estreita e arredondada em corte transversal.

As características gerais são: fragmentos variando de 2 a 7 cm de comprimento com costelas lisas e/ou com ornamentação pectinada em um mesmo espécime ou presente em alguns e ausente em outros (Figura 2A–F), sendo arredondada, achatada e justaposta. Essa ornamentação pode se encontrar tanto na região anterior e nas faces laterais (Figura 2D–F) como em apenas uma dessas regiões (Figura 2A–C), sendo também mais abundante em alguns fragmentos do que em outros, seguindo um padrão de formato e disposição, mas não de frequência. A escassez de ornamentação em alguns fragmentos (Figura 2A–C) se dá devido ao fato dos fósseis estarem incompletos, ou por estarem muito fragmentados e desgastados, ou ainda por possuírem partes preenchidas por minerais consolidados, impossibilitando a observação de tais estruturas. Na região posterior, alguns fragmentos apresentam uma concavidade expressiva em sua porção basal, preenchida por minerais (Figura 2A3). Provavelmente essa região do espinho se inseria na musculatura do animal. Em

seção transversal essa concavidade é observada em formato de “<” (Figura 2A4). Os fragmentos que não apresentam essa concavidade (MAP PV 081-4, 081-6 e 081-7) devem corresponder a porções pertencentes a parte mais distal do espinho em seu estado natural. Em seção transversal, em alguns espécimes observa-se a cavidade central, também considerada como cavidade pulpar (*sensu* Beck *et al.*, 2016 e Figueroa & Gallo, 2017) onde a musculatura e os vasos se fariam presentes (Figura 2E–F). Em todos os fragmentos em que essa estrutura é observável, ela se encontra preenchida por sedimentos.

**Espécime MAP PV 081.2.** Fragmento de espinho medindo aproximadamente 70 mm da base até sua região apical e 22 mm anteroposteriormente, com afilamento da base ao ápice (Figura 2A). Em sua região anterior é possível observar seis costelas pouco espaçadas na porção basal do espinho, sendo possível identificar apenas três costelas na região distal (Figura 2A1). A quantidade de costelas observada no estado atual do fragmento não necessariamente reflete o número total de costelas que havia no espinho. Acredita-se que a quantidade de costelas atuais se dá pelo estado de preservação do espinho, bem como ao sedimento consolidado no fóssil. Cada costela apresenta ornamentação pectinada, com tubérculos arredondados e achatados, que se sobrepõem uns aos outros alternadamente, tomando um aspecto de zíper, ornamentação característica de *Ctenacanthus* segundo Maisey (1981). Possui uma costela central (bordo de ataque) mais proeminente em relação às demais na região anterior, onde apresenta tubérculos em ambos os lados que se encontram com os tubérculos das costelas laterais que compõem a ornamentação. Lateralmente, assim como na face anterior, o fragmento possui costelas pouco espaçadas na região basal e algumas na porção posterior da região apical (Figura 2A2), mas estas não apresentam tubérculos, provavelmente perdidos durante o processo de fossilização. Tais costelas também estão ainda recobertas por sedimentos em sua região medial e em partes da região apical. Em seção transversal (Figura 2A4) observa-se uma breve compressão lateral do fragmento, mostrando uma face anterior ligeiramente arredondada e que se estende para as laterais no sentido anteroposterior, apresentando um formato de “<”. Na região posterior (Figura 2A3), este fragmento de espinho apresenta uma cavidade central que vai da base até aproximadamente a sua metade. Essa região se encontra totalmente preenchida por sedimento. No entanto, acredita-se que essa concavidade faria parte da região inserida no corpo do animal, preenchida possivelmente por tecido cartilaginoso.

**Espécime MAP PV 081.4.** Fragmento de espinho com aproximadamente 45 mm de comprimento e 20 mm de largura (Figura 2B). É um fragmento incompleto, sendo possível observar apenas duas costelas pouco ornamentadas com tubérculos na região apical na face anterior (Figura 2B1) e resquícios do que poderiam ser costelas sem ornamentação pectinada na região basal e nas faces laterais (Figura 2B2). Não apresenta cavidade central, provavelmente pela não preservação dessa estrutura ou pelo fragmento de espinho pertencer a uma região completamente preenchida por



**Figura 2.** Fragmentos de espinhos de nadadeira de *Ctenacanthus* indet. (Ctenacantiformes) da Formação Pedra de Fogo, Permiano da Bacia do Parnaíba. **A**, MAP PV 081-2, frontal (A1), lateral (A2), posterior (A3), inferior (A4). **B**, MAP PV 081-4, frontal (B1), lateral (B2), posterior (B3), inferior (B4). **C**, MAP PV 081-6, l, frontal (C1), lateral (C2), posterior (C3), inferior (C4). **D**, MAP PV 081-7, frontal (D1), lateral (D2), posterior (D3), inferior (D4). **E**, espécime PV 081-8, frontal (E1), laterais (E2, E3), posterior (E4), e inferior (E5). **F**, MAP PV 081-9, frontal (F1), laterais (F2, F3), posterior (F4), inferior (F5). Escalas = 10 mm.

**Figure 2.** Fragments of fin spines from *Ctenacanthus* indet. (Ctenacanthiformes) from the Pedra de Fogo Formation, Permian of the Parnaíba Basin. **A**, MAP PV 081-2, frontal (A1), lateral (A2), posterior (A3), inferior (A4). **B**, MAP PV 081-4, frontal (B1), lateral (B2), posterior (B3), inferior (B4). **C**, MAP PV 081-6, l, frontal (C1), lateral (C2), posterior (C3), inferior (C4). **D**, MAP PV 081-7, frontal (D1), lateral (D2), posterior (D3), inferior (D4). **E**, MAP PV 081-8, frontal (E1), lateral (E2, E3), posterior (E4), inferior (E5). **F**, MAP PV 081-9, frontal (F1), lateral (F2, F3), posterior (F4), inferior (F5). Scale bars = 10 mm.

dentina (Figura 2B3). Apresenta um menor afilamento em seu corpo comparado ao espécime MAP PV 081.2 e uma breve inclinação no sentido anterior desde a região medial até o ápice (Figura 2B2). Tal inclinação pode se dar pelo formato natural do espinho, ou pelo fato do espinho apresentar pequenas fragmentações e desgastes visíveis, principalmente na região anterior, mas também nas faces laterais (Figura 2B). De todos os fragmentos aqui estudados, o espécime MAP PV 081.4 é o único que possui diferença na sua morfologia em seção transversal, não apresentando um formato padrão. No entanto, isso pode ser resultado do processo tafonômico. Em vista transversal é possível observar a região anterior que, comparado aos outros espécimes, é bem mais retilínea e não apresenta convexidade nas laterais (Figura 2B4). Também contrário aos demais espécimes em seção transversal, o

MAP PV 081.4 apresenta uma região anterior maior e seu corpo diminui no sentido anteroposterior, até se fechar em uma compacta região posterior (Figura 2B3). E devido a essa compactação, pela ausência de uma cavidade central, é possível observar pequenas cavidades com formatos diversos, correspondentes aos canais vasculares da dentina trabecular (*sensu* Stamberg, 2001).

**Espécime PV 081.6.** Fragmento de espinho medindo aproximadamente 40 mm de comprimento e 15 mm de largura (Figura 2C). Possui aproximadamente seis costelas em cada face lateral sem ornamentação pectinada (Figura 2C2), provavelmente perdidas durante o processo de fossilização, com exceção da face esquerda em sua porção basal, onde se encontram poucas costelas com ornamentação pectinada (Figura 2C2). As costelas são

pouco espaçadas e paralelas, apresentando uma única costela originada por bifurcação ao longo do fragmento (Figura 2C). Em sua região anterior (Figura 2C1), o espinho apresenta quatro costelas com tubérculos arredondados e achatados, caracterizando a ornamentação pectinada, mesmo que parcialmente desgastadas. A costela central da região anterior possui tubérculos que se alternam com os tubérculos das costelas laterais. Assim como o espécime MAP PV 081.4, este espécime também não possui cavidade central na porção preservada, sendo sua região posterior totalmente preenchida por dentina em toda sua extensão (Figura 2C3), e não possui afilamento considerável da sua base para a região apical. Por tais caracteres, existe a possibilidade de o espécime corresponder a um fragmento da região distal do espinho. Em seção transversal (Figura 2C4), o espécime apresenta uma região anterior mais afilada talvez pela presença dos tubérculos, por compressão durante o processo de fossilização ou pelo próprio formato do espinho. Apresenta uma extensão ligeiramente maior em direção às faces laterais em comparação ao espécime MAP PV 081.2, com sua parte posterior fechada com uma pequena convexidade devido à ausência de cavidade central (Figura 2C3). Apresenta uma pequena cavidade central em seção transversal e minúsculos sinais de desgaste por abrasão (Figura 2C4).

Espécime PV 081.7. Fragmento de espinho com 15 mm de comprimento e 15 mm de largura (Figura 2D), com aproximadamente seis costelas em cada face lateral (Figura 2D2). Comparando com os outros espécimes e dado pelo tamanho do fragmento, as costelas deste espécime parecem ser ligeiramente mais espaçadas umas das outras (Figura 2D1–2). Apesar da quantidade de costelas aparentes, a ornamentação pectinada está presente apenas nas costelas mais próximas à região central da porção anterior, aparecendo cada vez menos à medida que se aproximam da região posterior. No entanto, algumas costelas apresentam poucos tubérculos inteiros e alguns estão incompletos. Em seção transversal (Figura 2D4) o fragmento se assemelha ao espécime MAP PV 081.2, com uma região anterior ligeiramente arredondada e se expande nas faces laterais, e assim como o espécime MAP PV 081.6, apresenta uma pequena cavidade no centro do fóssil em seção transversal preenchida por sedimento. A natureza dessa cavidade ainda é incerta, podendo ser uma característica anatômica como uma cavidade central ou uma estrutura formada por processos tafonômico ao longo do processo de fossilização. De qualquer forma, trata-se de um fragmento pertencente a uma região apical do espinho.

Espécime PV 081.8. Fragmento de espinho com aproximadamente 20 mm de comprimento e 11 mm de largura (Figura 2E). Possui cerca de 10 costelas com ornamentação pectinada em cada face lateral (Figura 2E2–3). Na face lateral direita (Figura 2E2), a ornamentação é composta pelas costelas com tubérculos arredondados e achatados, justapostos formando o padrão de “zíper”, que, segundo Maisey (1981), é característico de *Ctenacanthus*. Já a face lateral esquerda (Figura 2E3), se encontra incompleta e

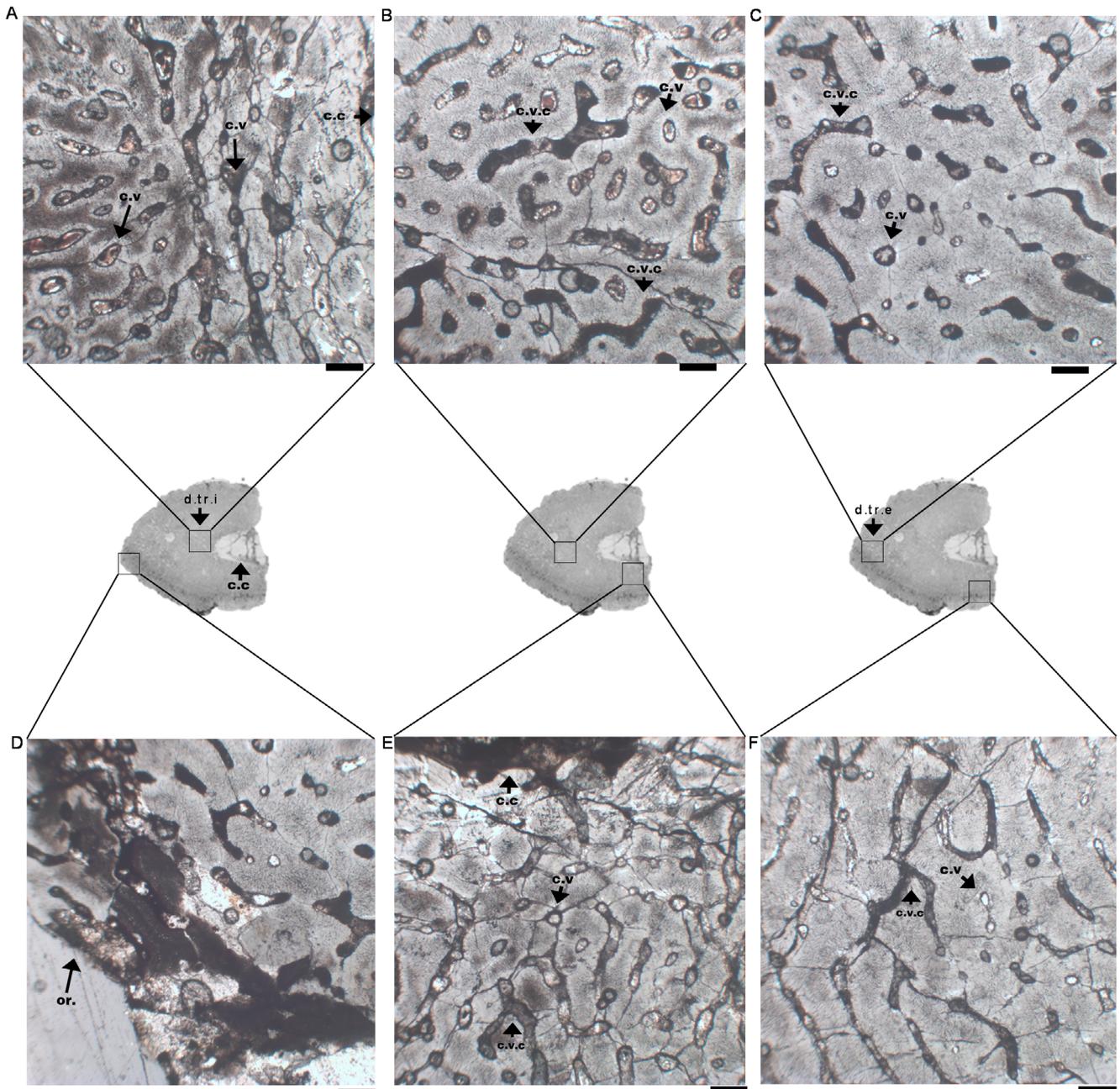
preenchida por sedimento, mas ainda assim é possível observar alguns tubérculos comprimidos e incompletos, quase formando um tipo de molde. A costela central da região anterior (Figura 2E1) é ligeiramente mais larga que as demais e apresenta ornamentação que se aproxima da ornamentação da costela lateral mais próxima. Também não apresenta cavidade central aberta em sua região posterior (Figura 2E4). No entanto, em seção transversal (Figura 2E5), é possível visualizar uma diferenciação que possivelmente seria uma cavidade central totalmente interna ao espinho. Esta estrutura apresenta praticamente o mesmo formato do espinho em seção transversal, estando localizada desde um pouco antes do meio do espinho e se fechando próximo à região posterior (Figura 2E5). Por apresentar essa pequena cavidade central, sugere-se que esse fragmento pertença a uma região média logo após o término da cavidade central da base que é mais ampla e aberta posteriormente. Em seção transversal (Figura 2E5), o espinho apresenta uma região anterior arredondada e se estende nas suas faces laterais, se fechando na região posterior.

Espécime PV 081.9. Fragmento de espinho com cerca de 21 mm de comprimento e 12 mm de largura (Figura 2F1–5). Possui aproximadamente de 10 a 12 costelas em cada face lateral (Figura 2F2–3), com uma costela central na região anterior mais proeminente (Figura 2F1), e apresentando tubérculos que se justapõem com os tubérculos das costelas laterais mais próximas. A ornamentação é pectinada com os tubérculos arredondados, achatados e justapostos nas costelas mais próximas à região anterior (Figura 2F1), e mais afastadas e menores nas faces laterais (Figura 2F2–3) e à medida que se aproximam da região posterior (Figura 2F4), até apresentarem costelas com pouquíssimos ou nenhum tubérculo. O espécime MAP PV 081.9 é bem semelhante ao MAP PV 081.8, apresentando o mesmo formato e, em seção transversal (Figura 2F5), apresenta forma central elíptica.

**Microestrutura interna.** Os fragmentos de espinhos analisados histologicamente foram MAP PV 081.2, 081.4 e 081.6 (Figura 3). Os cortes resultaram em duas lâminas histológicas para cada espécime. Após as análises no microscópio petrográfico foi possível identificar camadas de dentina trabecular interna, na região próxima a cavidade central (*sensu* Stamberg, 2001), sendo preenchida por diversos canais vasculares com diferentes formas. Também foi observado dentina trabecular externa na região mais periférica em relação à cavidade central (*sensu* Stamberg, 2001), apresentando uma maior compactação da dentina e uma menor quantidade de canais vasculares. Observa-se a cavidade central (c.c.) proeminente em MAP PV 081.2 e preenchida por sedimento consolidado (Figura 3). O tecido que circunda a cavidade central é composto por dentina trabecular que é caracterizada por vários canais vasculares (c.v.) distribuídos de forma irregular e de formato não padronizado. No entanto, a quantidade e o tamanho dos canais vasculares variam de acordo com a região do espinho (Figura 3A–F). Os canais vasculares podem ser encontrados isolados, próximos a outros canais ou conectados uns aos

outros. Alguns canais vasculares também estão preenchidos por minerais, assim como a cavidade central. Não é possível observar diferenciação na dentina trabecular em tronco e manto, como em Maisey (1978). Mas se distinguem duas

regiões da dentina trabecular de acordo com o tamanho e quantidade dos canais vasculares, a dentina trabecular interna (d.tr.i.), onde os canais vasculares se apresentam em grande quantidade e maior tamanho (Figuras 3A, 4E), e a dentina



**Figura 3.** Lâmina histológica em corte transversal do espécime MAPPV 081.2. **A**, seção anterior à cavidade central, evidenciando a dentina trabecular interna (d.tr.i.), bem como os diversos canais vasculares (c.v.) e a posição da cavidade central (c.c.). **B**, região medial da dentina trabecular, mostrando os canais vasculares (c.v.) e os canais vasculares conectados (c.v.c.), formando canais bem maiores. **C**, região distal referente à cavidade central (c.c.), evidenciando a dentina trabecular externa (d.tr.e.), onde é possível observar uma redução da quantidade de canais vasculares (c.v.) e uma maior compactação da dentina. **D**, poção anterior do fragmento de espinho fóssil, evidenciando possível tecido adaptado em ortodontina (or.). **E–F**, região proximal e distal da poção basal do fragmento de espinho, mostrando a posição da cavidade central (c.c.) e evidenciando a diferença na quantidade de canais vasculares (c.v.) e compactação da dentina. Escalas = 0.1 mm.

**Figure 3.** Histological cross-sectional slide of specimen MAPPV 081.2. **A**, section anterior to the central cavity, showing the internal trabecular dentin (d.tr.i.), as well as the various vascular channels (c.v.) and the position of the central cavity (c.c.). **B**, medial region of the trabecular dentin, showing the vascular channels (c.v.) and the connected vascular channels (c.v.c.), forming much larger channels. **C**, distal region referring to the central cavity (c.c.), showing the external trabecular dentin (d.tr.e.), where it is possible to observe a reduction in the number of vascular channels (c.v.) and greater compaction of the dentin. **D**, anterior portion of the fossil thorn fragment, showing the orthodontine (or.). **E–F**, proximal and distal region of the basal portion of the thorn fragment, showing the position of the central cavity (c.c.) and the difference in the number of vascular channels (c.v.) and compaction of the dentine. Scale bars = 0.1 mm.

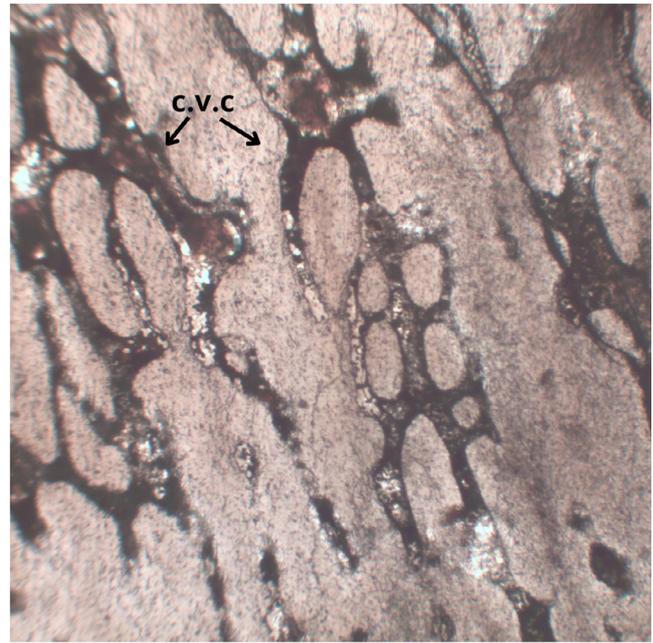
trabecular externa (d.t.r.e.), que comporta canais vasculares menores e em menor quantidade (Figuras 3C, 4F). O tamanho e quantidade dos canais vasculares mudam gradualmente em tamanho e frequência à medida que se afastam da cavidade central, no sentido posterior-anterior. Devido a isso, não é possível identificar uma linha ou uma região específica que separe a dentina trabecular interna e a dentina trabecular externa. Observa-se uma provável camada diferenciada que recobre o espinho em nível histológico, provavelmente dentina adaptada em ortodentina (or.), no entanto, ainda não é possível afirmar a estrutura de tal camada (Figura 3D). Lateralmente, observa-se uma padronização no tamanho e quantidade dos canais vasculares em comparação com a região anterior da cavidade central. São ligeiramente maiores e estão em maior quantidade na região próxima à cavidade central, e, à medida de que distanciam desta, vão se tornando menores e aparecem em menor quantidade (Figura 3A–C). Alguns canais vasculares se conectam uns aos outros (c.v.c.), formando canais maiores (Figura 3B–C, 3E–F). Os canais conectados são mais bem observados na lâmina da amostra MAP PV 081.6, na qual foi feito um corte sagital (Figura 4). O espécime MAP PV 081.4 não apresenta cavidade central (Figura 5) e o padrão de frequência e tamanho dos canais vasculares observados se assemelham àqueles da região mais distal da cavidade central do espécime MAP PV 081.2, ou seja, na região de dentina trabecular externa. Não foi possível observar tecido lamelar nos espécimes estudados.

## DISCUSSÃO

Segundo Maisey (1975), os seláquios possuem espinhos de nadadeiras muito semelhantes, podendo apresentar diferenças em sua ornamentação, formato e morfologia interna, mas no geral, formados pelas mesmas estruturas. Ainda de acordo com Maisey (1975), os espinhos compreendem dois componentes principais: o tronco, componente robusto que se encontrava inserido no corpo do animal, e o manto, região que recobre a superfície do tronco e forma a ornamentação que pode ser usada para identificação do táxon.

Os espinhos de nadadeira são compostos principalmente por dentina trabecular (Maisey, 1975, 1981), podendo variar em dentina trabecular externa na porção externa do espinho ou dentina trabecular interna na porção interna, que reveste a cavidade central (Stamberg, 2001) ou cavidade pulpar (*e.g.*, Figueroa & Gallo, 2017). A camada de dentina interna no tronco apresenta estruturação centrípeta, enquanto a camada de dentina externa é centrífuga, conformidade semelhante a dentes ou escamas placoides (Maisey, 1975). Apesar das variações de dentina presentes nos espinhos de nadadeiras, no material aqui analisado não é possível identificar uma linha limítrofe entre as camadas, a não ser pela diferença na quantidade e tamanho dos canais vasculares, provavelmente devido a ontogenia.

O material corresponde a fragmentos de espinhos dorsais de Chondrichthyes e sua incompletude dificulta a identificação de características morfológicas que poderiam ser utilizadas em classificações taxonômicas mais específicas, como



**Figura 4.** MAP PV 081.6, corte longitudinal evidenciando os canais vasculares conectados (c.v.c.). Escala = 0.1 mm.

**Figure 4.** MAP PV 081.6, longitudinal section showing the connected vascular channels (c.v.c.). Scale bar = 0.1 mm.



**Figura 5.** MAP PV 081.4, corte transversal evidenciando os canais vasculares (c.v.) e canais vasculares conectados (c.v.c.) dispostos na dentina trabecular compacta, e ausência de cavidade central (c.c.). Escala = 0.1 mm.

**Figure 5.** MAP PV 081.4, cross section showing the vascular canals (c.v.) and connected vascular canals (c.v.c.) arranged in compact trabecular dentin, and absence of central cavity (c.c.). Scale bar = 0.1 mm.

podem apresentar também possíveis características falsas, devido aos processos tafonômicos. Junto a essa adversidade, *Ctenacanthus* é um gênero muito abrangente que, devido à sua diagnose genérica feita por Agassiz (1837), possibilitou a inclusão de vários outros exemplares, que não necessariamente

possuíam semelhanças consideráveis para serem atribuídos à *Ctenacanthus*, e, por vezes, até deveriam ser considerados táxons novos. Devido a isso, ainda hoje as análises filogenéticas e taxonômicas do grupo são problemáticas. Maisey (1981, 1982, 1984) realizou uma revisão do gênero, sugerindo a permanência no gênero de apenas espécimes que se assemelhassem de fato à *Ctenacanthus major*, levando em consideração principalmente caracteres como espinhos que apresentam afilamento gradual da base até o ápice, curvatura no sentido anteroposterior, crista mediana na face posterior, leve convexidade nas faces laterais (podendo ser causada por compressão tafonômica), ornamentação composta por costelas finas e próximas umas às outras, com inúmeros tubérculos justapostos, que lembram um aspecto de “zíper” (caracterizada como ornamentação pectinada).

Os fragmentos de espinhos dorsais aqui estudados possuem ornamentação pectinada e convexidade em suas faces laterais, justificando a atribuição ao gênero *Ctenacanthus*, mas devido ao seu estado de preservação, algumas características que poderiam ser utilizadas para uma identificação ao nível de espécie estão danificadas ou ausentes.

A ocorrência de espinhos de Chondrichthyes paleozoicos no Brasil é conhecida desde Silva-Santos (1946), quando este descreveu *Ctenacanthus maranhensis*, agora renomeados *Sphenacanthus maranhensis* após revisão de Maisey (1984) e formalização de Pauliv *et al.* (2012). O material aqui estudado difere de *Sphenacanthus* Agassiz, 1837 por não apresentar uma estrutura esponjosa na região anterior do espinho, em seção transversal, ao nível microscópico indicado por Maisey (1984) e por apresentar ornamentação pectinada (zíper) típica de *Ctenacanthus* (Maisey, 1981). Silva-Santos (1961) mencionou a presença de *Ctenacanthus* e *Devocanthus*, sendo este último *nomen nudum*, pois desde a menção de Silva-Santos (1961), não mais foi descrito ou teve novos registros. Ford (1965) descreveu *Ctenacanthus kegei*, que, segundo Figueroa & Machado (2016), também era considerado inválido, até estes mesmos autores realizarem uma nova descrição e revalidarem a espécie.

O material se assemelha à *Ctenacanthus kegei* e *C. varians* St. John & Worthen, 1875 pela ornamentação pectinada, no entanto, difere pela ausência de denticulos nas bordas póstero-laterais e por não apresentar curvatura no sentido anteroposterior, respectivamente. Figueroa & Machado (2016) descreveram outros espinhos dorsais de *Ctenacanthus* sp., também provenientes do município de Guará, que, assim como os fragmentos deste trabalho, não apresentavam boas condições de preservação, o que acaba limitando a descrição taxonômica em um nível mais específico. No entanto, estes se assemelham aos espinhos do presente trabalho em sua ornamentação com costelas próximas e tubérculos intercalados, caracterizando a ornamentação pectinada, e forma arredondada da face anterior, corroborando a classificação do material de Guará no grupo dos *Ctenacanthus*. Richter (2008) também realizou estudos no município de Guará e sugeriu que os fragmentos de espinhos dorsais encontrados nessa localidade pertenceriam à espécie *Ctenacanthus amblyxiphias* Cope, 1981, também encontrado

no Permiano do Kansas, EUA, e descritos como espinhos longos, pouco curvados e moderadamente comprimidos, com concavidade na sua parte posterior indo da base até a metade do espinho, uma linha frontal lisa, e ornamentação caracterizada pela sobreposição dos tubérculos achatados e arredondados distribuídos de maneira transversal. A descrição de *C. amblyxiphias* se assemelha à de *Ctenacanthus* sp. de Alves (2010), Figueroa & Machado (2016) e a do material do presente trabalho, assim como o período geológico em que o material do Kansas foi encontrado, Permiano, que coincide com a idade da Formação Pedra de Fogo. No entanto, Maisey (1984), em sua revisão dos espécimes que faziam parte do gênero *Ctenacanthus*, sugere que *C. amblyxiphias* possui características diferentes o suficiente para ser excluído do gênero, como a presença de uma quilha pectinada contínua anteriormente. Itano *et al.* (2003) descreveram *Ctenacanthus buttersi* St. John & Worthen, 1883 para o Pensilvaniano Médio do Colorado. Embora os espécimes de *C. buttersi* apresentem ornamentação bem conservada, sendo possível observar breve diferenciação na posição dos tubérculos das costelas anteriores e laterais, o padrão pectinado ainda se assemelha com a ornamentação observada no material aqui descrito, diferindo principalmente na cavidade central, que em *C. buttersi* se estende desde a porção basal até a região apical, restando apenas uma pequena região apical sem a presença desta cavidade, enquanto a cavidade central do espécime MAP PV 081.2 está presente da porção basal até a região medial. Maisey (1984) considerou que *C. buttersi* seria um hybodontiforme. O material da Mineratins não apresenta mais caracteres em bom estado para se comparar com *C. buttersi*. Maisey (1975) distinguiu três ordens de tubarões, considerando também caracteres de seus espinhos dorsais, sendo elas Euselachiformes, Hybodontiformes e os Ctenacanthiformes. Os espécimes da Mineratins diferem de Euselachiformes e Hybodontiformes, principalmente pela ausência de uma superfície fortemente esmaltada e por possuir faces laterais menores, além da ausência de denticulos na região posterior, respectivamente.

Ao microscópico, os fragmentos de espinhos apresentam estrutura semelhante ao Ctenacanthoidea *Turnovichthys magnus* Stemberg, 2001, na disposição e tamanho dos canais vasculares, sendo canais grandes e numerosos na região proximal à cavidade central, e uma redução na sua quantidade e tamanho, à medida que se distanciam desta e se aproximam das extremidades externas do espinho, mas diferem consideravelmente em sua ornamentação. Porém, a ideia de que os espinhos dorsais de seláquios possuem uma estrutura interna similar em comum pode ser corroborada com esse exemplo. A grande quantidade de canais vasculares próximos à cavidade central, dando um aspecto esponjoso, pode indicar que essa região do espinho seria mais jovem, ao passo de que uma menor quantidade destes na região mais distante da cavidade central, mostrando um aspecto mais compacto, pode indicar que essa região seria uma região mais velha do espinho (Maisey, 1975; Stemberg, 2001). Deste modo, apesar de não ter sido identificado linhas de crescimento nas lâminas histológicas, possivelmente o espinho apresenta

um crescimento em volta da cavidade central no sentido proximal-distal. Maisey (1975) descreveu detalhadamente o crescimento do espinho dorsal de um Hybodontiformes, mas os fragmentos de espinhos aqui trabalhados não apresentam estruturas bem preservadas o suficiente para uma comparação mais precisa, com exceção da composição do espinho por dentina trabecular e pela presença dos canais vasculares de forma distinta na região interna e externa desta dentina. Curiosamente, na descrição microscópica do espinho de Hybodontiformes feita por Maisey (1975), é mostrado que os canais vasculares são menores em tamanho na região distal e maiores na região proximal referente à cavidade central, o que pode indicar uma diferença no padrão de crescimento entre Hybodontiformes e Ctenacantiformes.

### CONSIDERAÇÕES FINAIS

Estas análises preliminares permitem uma comparação com outros táxons, permitindo a realização de possíveis inferências taxonômicas. Estudos futuros ainda serão feitos com este material e espera-se que os resultados possam contribuir com os trabalhos referentes ao gênero *Ctenacanthus*. O gênero *Ctenacanthus* ainda apresenta problemáticas na sua sistemática e taxonomia e se faz necessário mais estudos e revisões acerca das espécies que o compõem, bem como táxons próximos. As descrições e análises microscópicas resultantes deste trabalho trazem novidades sobre a morfologia e estrutura interna dos espinhos de nadadeira de Ctenacantiformes. A presença das dentinas trabeculares e da disposição dos canais vasculares podem contribuir para futuros trabalhos por apresentarem ornamentação característica e, principalmente, pelas informações histológicas, uma vez que estudos histológicos de dentes de Chondrichthyes possuem uma vasta bibliografia, enquanto a histologia de espinhos aparece em menor escala. Este estudo também contribui para os estudos da Formação Pedra de Fogo acerca do conhecimento da diversidade de vertebrados fósseis. Tanto a ordem Ctenacantiformes como o gênero *Ctenacanthus* ainda são táxons não bem definidos. E visto que o material da Mineratins não apresenta caracteres suficientes para serem classificados em níveis taxonômicos mais específicos, estes foram tratados como *Ctenacanthus* indet.

### AGRADECIMENTOS

A Universidade Federal do Piauí por ter disponibilizado estrutura e materiais para a realização deste trabalho. Ao Museu de Arqueologia e Paleontologia da Universidade Federal do Piauí por ceder o material de estudo. Ao Laboratório de Paleontologia – CMPP UFPI, bem como o Laboratório de Geologia e Paleontologia – CAFS UFPI, que disponibilizaram espaço e material que possibilitaram a preparação dos fósseis e das lâminas histológicas. Agradecimentos à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Piauí – FAPEPI por ter financiado tal pesquisa.

### REFERÊNCIAS

- Agassiz, L. 1833–1843. *Recherches sur les Poissons Fossiles*. Neuchatel, Imprimerie Petitpierre, 5 volumes.
- Alves, Y.M. 2010. Los vertebrados fósseis del Paleozoico y Mesozoico del Estado de Tocantins (Brasil): a preliminar síntesis. *Caminhos de Geografia*, **11**:224–236.
- Alves, Y.M.; Matos-Da-Silva, W.; Marinho, T.S. & Candeiro, C.R.A. 2009. Espinhos e dentes isolados de tubarões fósseis do Permiano do Estado do Tocantins. In: JORNADAS ARGENTINAS DE PALAEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, 24, 2009. *Libro de Resúmenes*, San Rafael, APA, p. 12.
- Andrade, L.S. 2012. *Fácies e estratigrafia da parte superior da Formação Pedra de Fogo, Permiano da Bacia do Parnaíba, região de Filadélfia-TO*. Mestrado em Geologia e Geoquímica, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Pará, Dissertação de Mestrado.
- Andrade, L.S.; Nogueira, A.C.R. & Silva Junior, J.B.C. 2014. Evolução de um Sistema Lacustre Árido Permiano, parte superior da Formação Pedra de Fogo, Borda Oeste da Bacia do Parnaíba. *Geologia USP*, **14**:3–60.
- Beck, K.G.; Soler-Gijón, R.; Carlucci, J.R. & Willis, R.E. 2016. Morphology and histology of dorsal spines of the xenacanthid shark *Orthacanthus platypternus* from the Lower Permian of Texas, USA: palaeobiological and palaeoenvironmental implications. *Acta Palaeontologica Polonica*, **61**:97–117. doi:10.4202/app.00126.2014
- Benton, M.J. 2008. *Paleontologia dos Vertebrados*. São Paulo, Atheneu Editora, 446 p.
- Cabreira, S.F. 2009. *Anátomo-histologia ósteo-dentária básica do Triheledontidae Riograndia guaibensis Bonaparte et al. 2001 (Therapsida, Eucynodontia): implicações no estudo da emergência e integração dos caracteres mamalianos*. Programa de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Tese de Doutorado, 290 p.
- Caldas, E.B.; Mussa, D.; Lima Filho, F.P. & Rösler, O. 1989. Nota sobre a ocorrência de uma floresta petrificada de idade permiana em Teresina, Piauí. *Boletim IG-USP*, **7**:69–87.
- Chahud, A.; Fairchild, T.R. & Petri, S. 2010. Chondrichthyan from the base of the Irati Formation (Early Permian, Paraná Basin), São Paulo, Brazil. *Gondwana Research*, **18**:528–537. doi:10.1016/j.gr.2010.01.006
- Chahud, A. & Petri, S. 2010a. O tubarão *Taquarolodus albuquerquei* (Silva-Santos, 1946) do Membro Taquaral (Permiano, Formação Irati) no Estado de São Paulo. *Acta Biologica Paranaense*, **39**:1–17. doi:10.1016/j.gr.2010.01.006
- Chinsamy, A. 1997. Assessing the biology of fossil vertebrates through bone histology. *Paleontologia Africana*, **33**:29–35.
- Cisneros, J.C.; Angielczyk, K.; Kammerer, C.F.; Smith, R.M.; Fröbisch, J.; Mariscano, C.A. & Richter, M. 2020. Captorhinid reptiles from the lower Permian Pedra de Fogo Formation, Piauí, Brazil: the earliest herbivorous tetrapods in Gondwana. *PeerJ*, **8**:8719. doi:10.7717/peerj.8719
- Cisneros, J.C.; Kammerer, C.F.; Angielczyk, K.D.; Fröbisch, J.; Mariscano, C.; Smith, R.M. & Richter, M. 2021. A new reptile from the lower Permian of Brazil (*Karutia fortunata* gen. et sp. nov.) and the interrelationships of Parareptilia. *Journal of Systematic Palaeontology*, **18**:1939–1959. doi:10.1080/14772019.2020.1863487

- Cisneros, J.C.; Marsicano, C.; Angielczyk, K.D.; Smith, R.M.; Richter, M.; Fröbisch, J. & Sadleir, R.W. 2015. New Permian fauna from tropical Gondwana. *Nature Communications*, **6**:8676. doi:10.1038/ncomms9676
- Coimbra, A.M. & Mussa, D. 1984. Associação lignitaflorestal na Formação Pedra-de-Fogo, (Arenito Cacunda), Bacia do Maranhão–Piauí, Brasil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 33, 1984. *Anais*, Rio de Janeiro, p. 591–605.
- Cox, C.B. & Hutchinson, P. 1991. Fishes and amphibians from the Late Permian Pedra do Fogo Formation of northern of Brazil. *Palaeontology*, **34**:561–573.
- Da Conceição, D.M.; De Andrade, L.S.; Cisneros, J.C.; Ianuzzi, R.; Pereira, A.A. & Machado, F.C. 2016. New petrified forest in Maranhão, Permian (Cisuralian) of the Parnaíba Basin, Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, **70**:308–323. doi:10.1016/j.jsames.2016.05.015
- Dean, B. 1909. Studies on fossil fishes (sharks, chimaeroids, and arthrodires). *Memoirs of the American Museum of Natural History*, **9**:209–287.
- Dino, R.; Antonioli, L. & Braz, S.M.N. 2002. Palynological data from the Trisidela member of upper Pedra de Fogo Formation (“Upper Permian”) of the Parnaíba basin, northeastern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **3**:24–35.
- Faria Jr, L.E. & Truckenbrodt, W. 1980a. Estratigrafia e petrografia da Formação Pedra de Fogo, Permiano da Bacia do Maranhão. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 31, 1980. *Anais*, p. 740–754.
- Faria Jr, L.E. & Truckendrodt, W. 1980b. Estromatólitos na Formação Pedra de Fogo, Permiano, Bacia do Maranhão. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 31, 1980. *Anais*, p. 3056–3067.
- Figueroa, R.T.; Friedman, M. & Gallo, V. 2019. Cranial anatomy of the predatory actinopterygian *Brazilichthys macrognathus* from the Permian (Cisuralian) Pedra de Fogo formation, Parnaíba Basin, Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **39**:e1639722. doi:10.1080/02724634.2019.1639722
- Figueroa, R.T. & Gallo, V. 2017. New chondrichthyan fin spines from the Pedra de Fogo Formation, Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, **76**:389–396. doi:10.1016/j.jsames.2017.03.015
- Figueroa, R.T. & Machado, D.M.D.C. 2016. Paleoictiofauna da Formação Pimenteira (Devoniano), Bacia do Parnaíba, PI, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **19**:491–504. doi:10.4072/rbp.2016.3.13
- Ford, D. 1965. *Devonian fauna in the concretionary Picos Member, Pimenteira Formation (Lower Devonian) Piauí, Brazil*. B. S. Portland State College, Master’s Dissertation, 95 p.
- Ginter, M.; Hampe, O. & Duffin, C. 2010. *Handbook of Paleichthyology. Vol. 3D, Chondrichthyes. Paleozoic Elasmobranchii: Teeth*. Munich, Verlag Friedrich Pfeil, 168 p.
- Hill, R.V. 2006. Comparative anatomy and histology of xenarthran osteoderms. *Journal of Morphology*, **267**:1441–1460. doi:10.1002/jmor.10490
- Hodnett, J.P.; Grogan, E.D.; Lund, R.; Lucas, S.G.; Suazo, T.; Elliott, D.K. & Pruitt, J. 2021. Ctenacanthiform sharks from the Late Pennsylvanian (Missourian) Tinajas Member of the Atrasado Formation, central New Mexico. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, **84**:391–424.
- Itano, W.M.; Houck, K.J. & Lockley, M.G. 2003. *Ctenacanthus* and other chondrichthyan spines and denticles from the Minturn Formation (Pennsylvanian) of Colorado. *Journal of Paleontology*, **77**:524–535. doi:10.1017/S002233600004422X
- Krmpotic, C.M.; Ciancio, M.R.; Barbeito, C.; Mario, R.C. & Carlini, A.A. 2009. Osteoderm morphology in recent and fossil euphractine xenarthrans. *Acta Zoologica*, **90**:339–351. doi:10.1111/j.1463-6395.2008.00359.x
- Lamm, E.T. 2007. Paleohistology widens the field of view in Paleontology. *Microscopy and Microanalysis*, **13**:50–51. doi:10.1017/S1431927607075368
- Lima, E.A.M. & Leite, J.F. 1978. *Projeto estudo global dos recursos minerais da Bacia Sedimentar do Parnaíba. Integração Geológico-Metalogenética*. Relatório Final da Etapa III. Recife, Companhia de Pesquisa e Recursos Minerais, 212 p.
- Long, J.A. 2010. *The rise of fishes: 500 million years of evolution*. 2<sup>nd</sup> ed. Baltimore, John Hopkins University Press, 287 p.
- Maisey, J.G. 1975. The interrelationships of phalacanthous selachians. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, **9**:553–567.
- Maisey, J.G. 1978. Growth and form of finspines in hybodont sharks. *Palaeontology*, **21**:657–666.
- Maisey, J.G. 1981. Studies on the Paleozoic selachian genus *Ctenacanthus* Agassiz. No. 1, Historical review and revised diagnosis of *Ctenacanthus*, with a list of referred taxa. *American Museum Novitates*, **2718**:1–22.
- Maisey, J.G. 1982. Studies on the Paleozoic selachian genus *Ctenacanthus* Agassiz. No. 2, *Bythiacanthus* St. John and Worthen, *Amelacanthus*, new genus, *Eunemacanthus* St. John and Worthen, *Sphenacanthus* Agassiz, and *Wodnika* Münster. *American Museum Novitates*, **2722**:1–24.
- Maisey, J.G. 1984. Studies on the Paleozoic selachian genus *Ctenacanthus* Agassiz. No. 3. Nominal species referred to *Ctenacanthus*. *American Museum Novitates*, **2774**:1–20.
- Marsicano, C.; Angielczyk, K.D.; Cisneros, J.C.; Richter, M.; Kammerer, C.F.; Fröbisch, J. & Smith, R.M. 2021. Brazilian Permian dinosaurs (Amphibia, Temnospondyli): revised description and phylogeny. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **41**:e1893181. doi:10.1080/02724634.2021.1893181
- Martins, R.A. 2000. *Fósseis de vegetais da Formação Pedra de Fogo: aspectos taxonômicos, mineralogia e composição química*. Núcleo de Ciências Geofísicas e Geológica, Universidade Federal do Pará, Dissertação de Mestrado, 92 p.
- Mesner, J.C. & Wooldridge, L.C. 1964. Maranhão Paleozoic Basin and Cretaceous Coastal Basins, Northern Brazil. *Bulletin of the American Association Petroleum Geologists*, **48**:475–512.
- Moy-Thomas, J.A. 1936. The structure and affinities of the fossil elasmobranch fishes from the Lower Carboniferous rocks of Glencartholm, Eskdale. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **106**:761–788. doi:10.1111/j.1469-7998.1936.tb06287.x
- Mussa, D. & Coimbra, A. 1987. Novas perspectivas comparação entre as taflofloras permianas (de lenhos) das bacias do Parnaíba e do Paraná. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 10, 1987. *Anais*, SBP, p. 901–923.
- Pauliv, V.E.; Dias, E.V.; Sedor, F.A. & Ribeiro, A.M. 2014. A new Xenacanthiformes shark (Chondrichthyes, Elasmobranchii) from the Late Paleozoic Rio do Rasto Formation (Paraná Basin), Southern Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **86**:135–145. doi:10.1590/0001-37652014107612
- Pauliv, V.E.; Dias, E.V. & Sedor, F.A. 2012. A new species of sphenacanthid (Chondrichthyes, Elasmobranchii) from the Rio do Rasto Formation (Paraná Basin), southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **15**:243–250. doi:10.4072/rbp.2012.3.01

- Petri, S. & Fúlvaro, V.J. 1983. *Geologia do Brasil: Fanerozoico*. São Paulo, TA Queiroz Ed., Universidade de São Paulo, 631 p.
- Plummer, F.B.; Price, L.I. & Gomes, F.A. 1948. Estados do Maranhão e Piauí. Brasil, Conselho Nacional do Petróleo. *Relatório de 1946*, 87–134.
- Price, L.I. 1948. *Um anfíbio labirintodonte da Formação Pedra-de-Fogo, Estado do Maranhão*. Rio de Janeiro, Departamento Nacional de Produção Mineral, Divisão de Geologia e Mineralogia, 32 p. (Boletim 124).
- Richter, M. 2001. Fishes from the Permocarboniferous of the Parnaíba Basin in the State of Tocantins, North Brazil, and their paleoenvironment. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **2**:142.
- Richter, M. 2005. A new xenacanthid shark (Chondrichthyes) from the Terezina Formation, Permian of the Paraná Basin, Southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **8**:149–158.
- Richter, M. 2008. Ctenacanthid shark remains (Chondrichthyes) from the Lower Permian Pedra do Fogo Formation, State of Tocantins, Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **28**:131A.
- Richter, M.; Cisneros, J.; Kammerer, C.F.; Pardo, J.; Marsicano, C.A.; Fröbisch, J. & Angielczyk, K.D. 2022. Deep-scaled fish (Osteichthyes: Actinopterygii) from the lower Permian (Cisuralian) lacustrine deposits of the Parnaíba Basin, NE Brazil. *Journal of African Earth Sciences*, **194**:104639. doi:10.1016/j.jafrearsci.2022.104639
- Santos, M.E.C.M. & Carvalho, M.S.S. 2009. *Paleontologia das bacias do Parnaíba, Grajaú e São Luís*. Rio de Janeiro, Companhia de Pesquisa de Recursos Minerais, 211 p.
- Silva-Santos, R. 1946. Duas novas formas de elasmobrânquios do Paleozoico do Meio Norte, Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **28**:281–285.
- Silva Santos, R. 1947. Um *Ctenacanthus* do Gondwana brasileiro. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **19**:282–284.
- Silva-Santos, R. 1961. Peixes fósseis do Devoniano Inferior de Picos, Estado do Piauí. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **33**:32.
- Silva-Santos, R. 1990. Paleoictiofauna da Formação Pedra de Fogo, Bacia do Parnaíba, Nordeste do Brasil: Holocephali e Petalodontidae. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **62**:347–355.
- Silva-Santos, R. 1994. Paleoictiofauna da Formação Pedra de Fogo. Bacia do Parnaíba, Nordeste do Brasil: II Eugeneodontida – Agassizodontidae. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **66**:413–424.
- Stamberg, S. 2001. Fin spine of a ctenacanthoid shark (Elasmobranchii, Ctenacanthoidea) from the Upper Stephanian of the Krkonose Piedmont Basin (Bohemia). *Bulletin of the Czech Geological Survey*, **76**:141–148.
- Traquair, R.H. 1884. Description of a fossil shark (*Ctenacanthus costellatus*) from the lower Carboniferous rocks of Eskdale, Dumfriesshire. *Geological Magazine*, **1**:3–8. doi:10.1017/S0016756800164416
- Vaz, P.T.; Rezende, N.G.A.M.; Wanderley, F.J.R. & Travassos, W.A.S. 2007. Bacia do Parnaíba. *Boletim de Geociências da Petrobrás*, **15**:253–263.
- Würdig-Maciel, N.L. 1975. Ichtiodontes e ichtiodorulitos (Pisces) da Formação Estrada Nova e sua aplicação na estratigrafia do Grupo Passa Dois. *Pesquisas*, **5**:1–165. doi:10.22456/1807-9806.21830
- Zangerl, R. 1981. Chondrichthyes I: Paleozoic Elasmobranchii. Lubrecht & Cramer Limited. In: H.P. Schultze (ed.) *Handbook of Paleichthyology*, Gustav Fischer, p. 1–115.

Received: 28 April 2023. Accepted: 20 May 2024.

**Associated editor:** Ana Maria Ribeiro  
**Editor-in-chief:** Matias do Nascimento Ritter