



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO VALE DO SÃO FRANCISCO  
CURSO DE GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS**

**LARISSA DE SOUZA RIBEIRO**

**ESTUDO TAXONÔMICO DE LONCHIDIIDAE (HYBODONTIFORMES) DA  
FORMAÇÃO ALIANÇA (JURÁSSICO SUPERIOR, BACIA DE JATOBÁ)**

**PETROLINA**

**2022**

**LARISSA DE SOUZA RIBEIRO**

**ESTUDO TAXONÔMICO DE LONCHIDIIDAE (HYBODONTIFORMES) DA  
FORMAÇÃO ALIANÇA (JURÁSSICO SUPERIOR, BACIA DE JATOBÁ)**

Trabalho de conclusão de curso apresentado a Universidade Federal do Vale do São Francisco – UNIVASF, Campus Ciências Agrárias, como requisito para obtenção do título de Bacharela em Ciências Biológicas.

Orientador: Prof. Dr. Marco Aurélio Gallo de França  
Coorientadora: Ma. Ellen Cândida Ataíde Gomes

**PETROLINA**

**2022**



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO VALE DO SÃO FRANCISCO - UNIVASF**

**Gabinete da Reitoria**

**Sistema Integrado de Bibliotecas (SIBI)**

Av. José de Sá Maniçoba, s/n, Campus Universitário – Centro CEP 56304-917  
Caixa Postal 252, Petrolina-PE, Fone: (87) 2101- 6760, [biblioteca@univasf.edu.br](mailto:biblioteca@univasf.edu.br)

R484e Ribeiro, Larissa de Souza  
Estudo taxonômico de Lonchidiidae (Hybodontiformes) da Formação Aliança (Jurássico Superior, Bacia de Jatobá) / Larissa de Souza Ribeiro. – Petrolina-PE, 2022.  
xvi, 55 f.: il.; 29 cm.

Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação em Ciências Biológicas) - Universidade Federal do Vale do São Francisco, Campus Ciências Agrárias, Petrolina-PE, 2022.

Orientador: Prof.º Dr.º Marco Aurélio Gallo de França.

Inclui referências.

1. Paleontologia. 2. Paleontologia - Jatobá (Bacia). 3. Peixes – Classificação. 4. Taxonomia. 5. Chondrichthyes. I. Título. II. França, Marco Aurélio Gallo de. III. Universidade Federal do Vale do São Francisco.

CDD 560

Ficha catalográfica elaborada pelo Sistema Integrado de Bibliotecas - SIBI/UNIVASF.  
Bibliotecária: Andressa Laís Machado de Matos CRB – 4/2240.

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO VALE DO SÃO FRANCISCO**  
**CURSO DE GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS**

**FOLHA DE APROVAÇÃO**

**LARISSA DE SOUZA RIBEIRO**

**ESTUDO TAXONÔMICO DE LONCHIDIIDAE (HYBODONTIFORMES) DA  
FORMAÇÃO ALIANÇA (JURÁSSICO SUPERIOR, BACIA DE JATOBÁ)**

Trabalho de conclusão de curso apresentado como requisito parcial para obtenção do título de Bacharela em Ciências Biológicas, pela Universidade Federal do Vale do São Francisco.

Aprovado em: 01 de setembro de 2022.

**Banca Examinadora**

*Marco Aurélio Gallo de França*  
Marco Aurélio Gallo de França (Sep 6, 2022 09:56 ADT)

Prof. Dr. Marco Aurélio Gallo de França, UNIVASF

(Orientador)

*Felipe Lima Pinheiro*

(Prof. Dr. Felipe Lima Pinheiro, UNIPAMPA).

*Estevan Eltink Nogueira*

(Prof. Dr. Estevan Eltink Nogueira, UNIVASF).

A todo o início, meio e fim;

A toda caminhada, entrega e dedicação, são os passos que fazem os caminhos;

A todos que me guiaram e estão comigo em presença física ou no coração.

## **AGRADECIMENTOS**

A Deus pela força que me deu quando eu achava que não daria conta de tantas coisas acontecendo ao mesmo tempo na minha vida.

A minha casa. Minha mãe, Maria Fátima, meu pai, José Roberto e meu irmão, Robert. Eu agradeço a todos vocês pela paciência e compreensão nos momentos em que eu não estava bem, por sempre me apoiarem, me incentivarem e acreditarem em mim quando eu mesma não acreditava. Mãe, pai, obrigada por terem me ensinado várias coisas - inclusive o amor por livros - e por terem me criado de forma ímpar, exemplar e com todo o amor que vocês têm para dar, não somos perfeitos, mas somos AMOR. Quero levar vocês no coração para sempre por onde eu for. É por mim...e por vocês.

A Zeus, meu cachorrinho amado e levado, por me proporcionar momentos de respiro, autocuidado e risadas com suas danças.

A toda família Ribeiro pelo incentivo aos estudos que me deram desde que eu era uma menininha ruiva e descabelada que tropeçava pelos cantos (apesar que nada mudou – risos). Um agradecimento em especial à Higo, Dâmaris, Tia Lúcia e Tio Francisco por desde a infância terem me presenteado com livros e fábulas, me fazendo crescer com os olhinhos por trás de um livro. À minha prima, Yasmin, por todo amor, amizade e incentivos, pois foi também graças a ela que eu decidi cursar Ciências Biológicas. Amin, foi nossa conversa naquele dia em que eu vi a lista de aprovação no curso que me fez reunir coragem e arriscar cursar o que hoje eu finalizei. À Tia Vera, Tia Graça e Tia Rosirene por serem umas das melhores tias que eu poderia ter, obrigada por tanto acolhimento e amor.

A tia Lucidalva e tia Jaqueline por todo amor enviado de continentes diferentes, pois mesmo longe, sempre fazem questão de mostrar que se importam, que amam e que estão juntinhas da gente. À minha prima Luanna por ter me dado alguns conselhos mesmo de longe e frisado que sempre que precisasse conversar, ela estaria lá. À

minha prima Marília por sempre ter estado ao meu lado, por crescermos juntas como irmãs, por toda zoação em forma de amor e por vibrar com minhas conquistas.

A meus avós, ao qual passei também boa parte da infância nas suas companhias, debaixo de suas asas. À vovó Maria por todo amor que recebo até hoje, por ter cuidado de mim quando podia, me mimando e me enchendo de carinho; à vovó Terezinha pelos puxões de orelha, mas também por cada sorriso de orgulho pela neta; a meu vôzinho Joãozinho, que em terra, enchia meus ouvidos com suas histórias mirabolantes que jurava de pé juntinho que eram todas verdadeiras, fazendo meus olhinhos brilharem de empolgação, ‘e agora vô, o que aconteceu depois?’. Vô, obrigada por me ensinar tanto, sobre humildade, ter pouco e ao mesmo ter muito, pelos passeios em busca de lenha para a fogueira, por me chamar de ‘minha Larita’ e em 20 anos nunca ter conseguido acertar falar meu nome. Eu queria tanto que pudéssemos ter terminado nossas aulas em que eu te ensinava a ler, queria ter te mostrado o quanto aprendi desde que se foi. Então hoje eu mudo a pergunta: E agora Vô, o que acontece depois?; Hoje, Vô, eu te contaria histórias também. Te amo.

A João Rafael, meu companheiro calmo, paciente e amoroso. Obrigada por ter me amparado nos momentos de fraqueza, desânimo e ter me ajudado sem eu nunca precisar pedir, seja me ensinando a organizar aquela tabela que eu precisava, a editar minhas fotos e ler meus textos. Obrigada por vibrar com minhas conquistas e confiar no meu potencial. Obrigada por ser âncora e amor.

Aos amigos que me acompanham nessa jornada desde o Ensino Médio, Yanka, Elton, Tainara e Cícera. Obrigada por todo incentivo, pulos de alegria, choros de emoção, abraços e ouvidos à postos para ouvir reclamações. Vocês são maravilhosos! Obrigada por acreditarem em mim.

A turma de 2016.2 do Curso de Ciências Biológicas da UNIVASF, por ser simplesmente a melhor turma que existe. Vocês sempre foram apoio, empatia e carinho nos momentos mais difíceis que esse curso proporcionou. A única competitividade que ocorreu entre nós foi a de quem conseguia ‘aperriar’ mais o outro com abraços apertados e piadas.

Ao trio, Gutiele, Larissa e Léticia, que me acompanharam durante todos esses anos em cada sala de aula, laboratório e viagens de campo. Obrigada por terem permitido que dividíssemos esses momentos juntos. Ao lado de vocês, as coisas foram mais leves e o desânimo passageiro. Léticia, obrigada por ter sido meu chaveiro nisso tudo, por ser aquela amiga que chora, ri e pula comigo. Quero levar vocês comigo.

Agradeço ao meu Orientador Prof. Dr. Marco Aurélio Gallo de França, que é um ser humano benevolente, criativo e um profissional dedicado e competente. Obrigada por ter confiado no meu potencial durante esses 4 anos em que estive no LAPEP, e pela melhor orientação que eu pude ter, mostrando sempre empatia e paciência. Tenho certeza de que levarei comigo cada conselho e aprendizado proporcionado e que por onde eu andar, poderei falar que tiver o melhor orientador do mundo.

A minha Coorientadora Ma. Ellen Cândida Ataíde Gomes, uma pessoa incrível e profissional na mesma proporção. Ellen, obrigada por toda orientação ao longo desses anos, por todos os conselhos e prosas entre as várias pausas no dia que a gente dá quando estamos juntas no laboratório (risos). Obrigada pelas palavras de incentivo, apoio e mais sinceras possíveis. Você é muito especial para mim e sempre serei grata por toda ajuda nessa caminhada.

Agradeço ao CEMAFUNA e a toda equipe do LAPEP por terem me recebido da melhor maneira quando entrei lá há 4 anos atrás ao lado de Edvania, com os olhinhos brilhando ao ver um fóssil pela primeira vez. Vocês todos sempre foram muito prestativos, empáticos e pacientes; agradeço a Edvania por ter sido minha parceira de laboratório, por termos nos apoiados quando precisamos e pelos lanchinhos compartilhados no meio da tarde.

Agradeço à Universidade Federal do Vale do São Francisco, por poder proporcionar estrutura, aprendizado e conhecimento científico em tempos tão difíceis como esses. Agradeço também a todos os motoristas da UNIVASF por tornar mais fácil estar presente na universidade.

E por todos e tudo isso, minha eterna gratidão.

"O que são homens comparados a rochas e montanhas?". – Jane Austen

## RESUMO

A Formação Aliança (Bacia de Jatobá) compreende um conjunto de características litológicas que representam o pacote pelítico remanescente de sedimentação em ambiente lacustre. Tal sedimentação aponta que essa Formação tenha se depositado em águas rasas e oxigenadas que abrigou inúmeras espécies, dentre elas, alguns grupos de Chondrichthyes, tais como os Hybodontiformes, uma ordem que surgiu no Devoniano Superior e se extinguiu no Cretáceo Superior. Os tubarões dessa ordem tiveram sua origem no mar e posteriormente teriam adquirido linhagens especializadas para água doce. Dentre as famílias atribuídas a Hybodontiformes, a Lonchidiidae possui dez gêneros válidos, sendo reconhecida por seus representantes possuírem dimensões corpóreas reduzidas, morfologia dentária definida por dentes diminutos, moderadamente altos e bem desenvolvidos. Representantes dessa família são registrados como *Parvodus* sp. em três regiões brasileiras: em sedimentos cretácicos da Formação Missão Velha (Bacia do Araripe) no estado do Ceará e em rochas jurássicas tardias da Formação Aliança (Bacia de Jatobá), bem como Lonchidiidae Indet. na Formação Quiricó (Bacia Sanfranciscana) em Minas Gerais. O objetivo desse trabalho consistiu no estudo taxonômico dos materiais dentários identificados como Lonchidiidae e depositados no Laboratório de Paleontologia e Evolução de Petrolina – LAPEP, a fim de verificar a possível presença do gênero *Parvodus* dentre os materiais, além de elucidar os principais problemas taxonômicos que cercam esse gênero e sua família. Para o desenvolvimento desse trabalho, foi realizado um levantamento bibliográfico acerca do grupo estudado, houve a preparação dos materiais depositados no LAPEP e a comparação destes com os contidos na literatura consultada. Dez espécimes foram verificados e atribuídos ao Gênero *Parvodus*, utilizando-se a diagnose proposta na literatura. Os dentes analisados nesse trabalho possuem determinadas características que contrastam com algumas estabelecidas para as espécies de *Parvodus*, sugerindo a presença de uma nova espécie para o gênero. Uma vez que as identificações em nível genérico ocorrem, podem colaborar com a redescritção da história evolutiva do grupo envolvendo a paleobiogeografia dos táxons identificados e sua relevância no contexto paleoambiental. Os resultados obtidos contribuem para um melhor entendimento da paleoictiofauna da Formação Aliança (Bacia de Jatobá), para o Jurássico brasileiro e para a compreensão da linhagem evolutiva de Lonchidiidae em Gondwana.

**Palavras-chave:** Hybodontiformes. *Parvodus*. Jurássico. Formação Aliança. Taxonomia.

## ABSTRACT

The Aliança Formation (Jatobá Basin) comprises geological features that point to a fluvio-eolian depositional environment, providing a relatively shallow lacustrine environment that sheltered countless species, among them, some groups of Chondrichthyes, such as the Hybodontiformes, an order of Chondrichthyes which arose in the Upper Devonian and become extinct in the Upper Cretaceous. Sharks of Hybodontiformes order originated in the sea and later acquired specialized freshwater lineages. Among the families belonging to this order, the Lonchidiidae has ten genera, being recognized by their representatives for having reduced body dimensions, tiny and moderately tall dental morphology, and well-developed teeth. Representatives of this family are defined as *Parvodus* sp. and they can be found in three Brazilian regions: cretaceous sediments of the Missão Velha Formation (Araripe Basin) in the state of Ceará, Late Jurassic rocks of the Aliança Formation (Jatobá Basin), and Lonchidiidae Indet. in the Quiricó Formation (Sanfranciscana Basin) in Minas Gerais. A taxonomic study was performed on the dental material, and we identified it as Lonchidiidae. The dental material was deposited in the Laboratory of Paleontology and Evolution of Petrolina (LAPEP). This study was conducted to verify the possible presence of the genus *Parvodus* among the materials, as well as to elucidate the main taxonomic questions surrounding its genus and family. In this work, we conducted a literature review on the group followed by the taxonomic study of the materials deposited at LAPEP. Thereafter we compared our findings from the taxonomic study to the literature review. Ten specimens were verified and assigned to the genus *Parvodus* following the diagnosis proposed in the literature. In addition, the material showed some characteristics that contrast with some of the species of the genus, suggesting the presence of a new species. Throughout the identification of at the generic level, new findings collaborate with the redescription of the evolutionary history of the group involving the paleobiogeography of the identified taxa and their relevance in the paleoenvironmental context. The findings obtained in this work contribute to a better understanding of the paleoichthyofauna of the Aliança Formation (Jatobá Basin) and the Brazilian Jurassic, as well as to the understanding of the evolutionary lineage of Lonchidiidae in Gondwana.

**Keywords:** Hybodontiformes. *Parvodus*. Jurassic. Aliança Formation. Taxonomy.

## LISTAS DE FIGURAS

Figura 1 -	Síntese da Geologia de Pernambuco	9
Figura 2 -	Coluna estratigráfica da Bacia de Jatobá	10
Figura 3 -	Comparação entre os dentes de <i>P. rugianus</i> e <i>P. pattersoni</i>	16
Figura 4 -	Comparação entre os dentes de <i>P. pattersoni</i> , <i>P. celsucuspus</i> e <i>P. rugianus</i>	17
Figura 5 -	Comparação entre os dentes de <i>P. rugianus</i> , <i>P. celsucuspus</i> , <i>P. pattersoni</i> e <i>P. curvidens</i>	18
Figura 6 –	Comparação entre os dentes de <i>P. rugianus</i> e <i>P. lusitanicus</i>	19
Figura 7 –	Comparação entre os dentes de <i>P. celsucuspus</i> , <i>P. rugianus</i> , <i>P. pattersoni</i> , <i>P. lusitanicus</i> e <i>P. curvidens</i>	20
Figura 8 –	Pontos de coleta	23
Figura 9 –	Dentes de <i>Parvodus</i> (LAPEP-0532A; LAPEP-0540B; LAPEP-0575B)	27
Figura 10 -	Dente de <i>Parvodus</i> (LAPEP-0532A)	28
Figura 11 -	Dentes de <i>Parvodus</i> (LAPEP-0576C; LAPEP-0556A; LAPEP-0556B)	31
Figura 12 -	Dentes de <i>Parvodus</i> (LAPEP-0575D; LAPEP-0575C; LAPEP-0582E; LAPEP-0582C)	33

## LISTAS DE TABELAS

Tabela 1 - Listagem dos espécimes analisados e seu respectivo local de coleta	23
---	----

## **LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS**

**LAPEP**      Laboratório de Paleontologia e Evolução de Petrolina

## SUMÁRIO

<b>1 INTRODUÇÃO</b> .....	7
<b>2 REFERENCIAL TEÓRICO</b> .....	8
2.1 CONFIGURAÇÃO GEOLÓGICA E CONTEXTO PALEOAMBIENTAL DA BACIA DE JATOBÁ E FORMAÇÃO ALIANÇA .....	8
2.2 ORDEM HYBODONTIFORMES MAISEY, 1975 .....	11
<b>2.2.1 Família Lonchidiidae Herman, 1977</b> .....	13
2.2.1.1 Gênero <i>Parvodus</i> Rees e Underwood, 2002 .....	15
<b>3 OBJETIVOS</b> .....	21
3.1 OBJETIVOS ESPECÍFICOS .....	21
<b>4 MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	22
4.1 LOCAL DE COLETA .....	22
4.2 MATERIAIS ANALISADOS .....	23
4.3 IDENTIFICAÇÃO DOS ESPÉCIMES .....	25
<b>5 RESULTADOS E DISCUSSÃO</b> .....	26
5.1 SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA .....	26
5.2 DESCRIÇÃO DOS ESPÉCIMES .....	27
<b>5.2.1 LAPEP-0532A</b> .....	28
<b>5.2.2 LAPEP-0540B</b> .....	29
<b>5.2.3 LAPEP-0575B</b> .....	30
<b>5.2.4 LAPEP-0576C</b> .....	31
<b>5.2.5 LAPEP-0556A</b> .....	32
<b>5.2.6 LAPEP-0556B</b> .....	32
<b>5.2.7 LAPEP-0575D</b> .....	33
<b>5.2.8 LAPEP-0575C</b> .....	34
<b>5.2.9 LAPEP-0582E</b> .....	35

<b>5.2.10 LAPEP-0582C</b> .....	35
5.3 AFINIDADE À <i>Parvodus</i> .....	36
<b>6 CONSIDERAÇÕES FINAIS</b> .....	40
REFERÊNCIAS.....	42

## 1 INTRODUÇÃO

Os Hybodontiformes são representados por vestígios fósseis distribuídos em diversos horizontes ao redor do mundo, entretanto, com ocorrências bastante raras da Ásia, África e América do Sul (STUMPF; MENG; KRIWET, 2022). Mesmo sendo um grupo que é estudado há mais de dois séculos, ainda segundo Stumpf, Meng e Kriwet (2022), o conhecimento sobre os Hybodontiformes datados para o Jurássico Superior ainda são insuficientes, ocasionando ambiguidade e pouca compreensão quando o assunto se trata dos padrões de distribuição e diversidade desses organismos.

Dentre as famílias que essa ordem abrange, existe a Lonchidiidae, na qual tem a sua taxonomia há muito tempo sendo discutida e revisada, visto que as análises evolutivas e sistemáticas para este grupo são variantes, controversas e com muitas lacunas. Uma vez que são animais com esqueletos cartilagosos, os registros fósseis para Chondrichthyes extintos são, em sua maioria, representados por dentes, já que estes são mais rígidos, compostos por tecido mineralizado e, portanto, mais suscetíveis ao processo de fossilização. Dessa forma, as análises realizadas para identificação, atribuições a grupos e compreensão da filogenia de Lonchidiidae são baseadas – em quase sua totalidade – na análise morfológica comparada de dentes fossilizados, como relatam Rees e Underwood (2002).

Apesar da sua ocorrência em estratos brasileiros, os materiais referentes a Lonchidiidae são raros, havendo apenas uma pequena quantidade de estudos que envolvem essa família no Brasil. Adicionalmente, materiais fósseis advindos de ambientes continentais são escassos, sobretudo envolvendo o Jurássico brasileiro (SILVA, 2012). Buscando auxiliar no entendimento ecológico, biogeográfico e cronológico desse grupo na região Sul-americana, destaca-se a importância de um aprofundamento sobre as relações taxonômicas existentes entre os gêneros dessa família.

Tratando-se da taxonomia de dentes pertencentes a tubarões do grupo Hybodontiformes, coletados na região de Ibimirim/PE (Bacia de Jatobá - Formação Aliança), e de forma a contribuir com os estudos envolvendo os Lonchidiidae, o presente trabalho utilizou-se da análise morfológica de dentes isolados depositados no Laboratório de paleontologia e evolução de Petrolina (LAPEP) para chegar a um menor nível taxonômico possível.

Os vestígios de Hybodontiformes aqui descritos são referidos ao gênero *Parvodus* Rees e Underwood (2002), confirmando os registros desse táxon para o Brasil conforme também apontado nos trabalhos de Cupello *et al.* (2012) e Silva *et al.* (2013), validando a presença destes para o Jurássico Superior da Formação Aliança.

## 2 REFERENCIAL TEÓRICO

### 2.1 CONFIGURAÇÃO GEOLÓGICA E CONTEXTO PALEOAMBIENTAL DA BACIA DE JATOBÁ E FORMAÇÃO ALIANÇA

No Estado de Pernambuco, em meio aos seus 184 municípios, ao menos em 64 há registros de ocorrência fossilífera, sendo a sua presença relacionada às bacias sedimentares do Araripe, Pernambuco, Paraíba, Cabo e, por fim, Jatobá (BARRETO; POLCK, 2021).

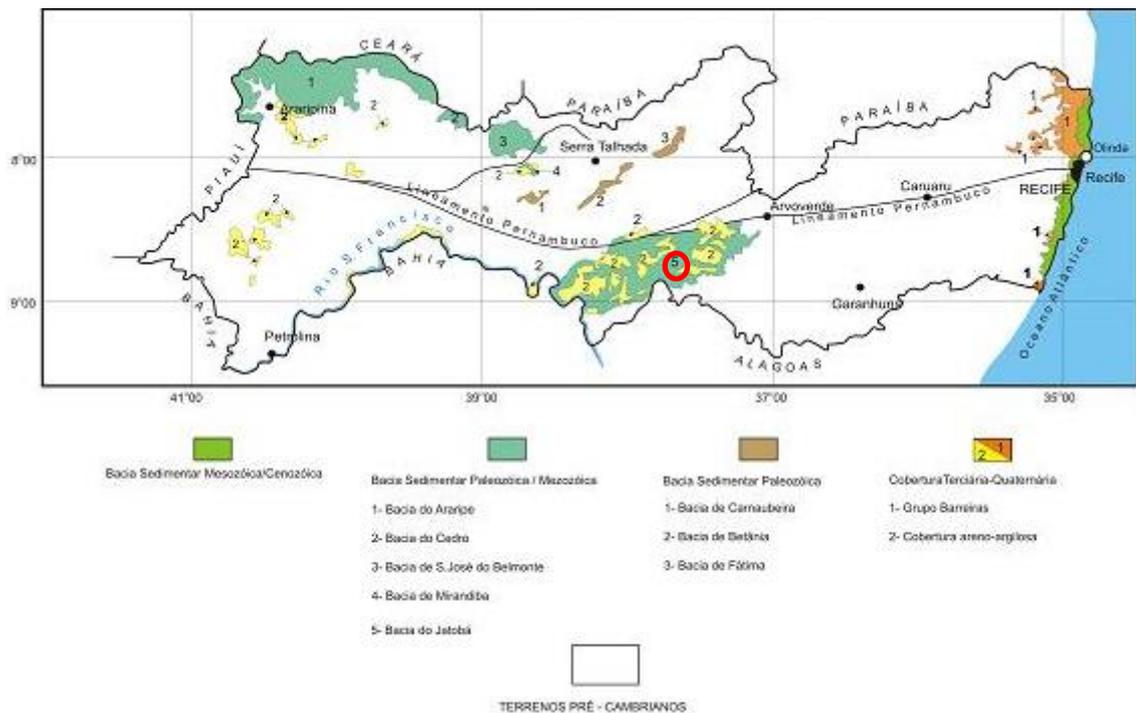
A Bacia de Jatobá ocupa uma área de aproximadamente 5.000 km<sup>2</sup>, no que se refere a uma orientação NE-SW, estando localizada no Nordeste, na zona fisiográfica do Sertão do São Francisco, no Terreno de Pernambuco (porção centro-sul) e Alagoas (pequena porção norte) da Província da Borborema, e limitando-se a norte através do Lineamento de Pernambuco (**Figura 1**). A estruturação da Bacia de Jatobá encontra-se controlada pela Zona de Cisalhamento Pernambuco, bem como demais zonas associadas com idades neoproterozoicas e reativadas na Era Mesozoica, assim como a Falha de Ibimirim (DE MELO MENDES *et al.*, 2020; ROCHA, 2011; SILVA *et al.*, 2011).

A falha de Ibimirim, que controlou a subsidência da Bacia de Jatobá, faz parte do Sistema de Rifte Recôncavo-Tucano-Jatobá (RTJ), que vai desde Salvador/BA até Buíque/PE. Dessa forma, é importante salientar que a sedimentação dessa Bacia – que é estratigraficamente associada a outras Bacias do RTJ –, aponta a evolução desse Sistema que, abortado no Eoaptiano, está ligado ao desmembramento da América do Sul e África, ocorrência que promoveu a origem do Oceano Atlântico Sul (DE MELO MENDES *et al.*, 2020; SILVA *et al.*, 2011).

A estratigrafia da Bacia de Jatobá vem sendo tratada de forma individual devido às distinções que esta obteve ao longo do seu registro sedimentar e estrutural, como por exemplo, o Paleozoico ter sido mais amplo nessa Bacia quando comparada com a Bacia do Recôncavo, além de possuir uma fase de rifte menor. A Bacia de

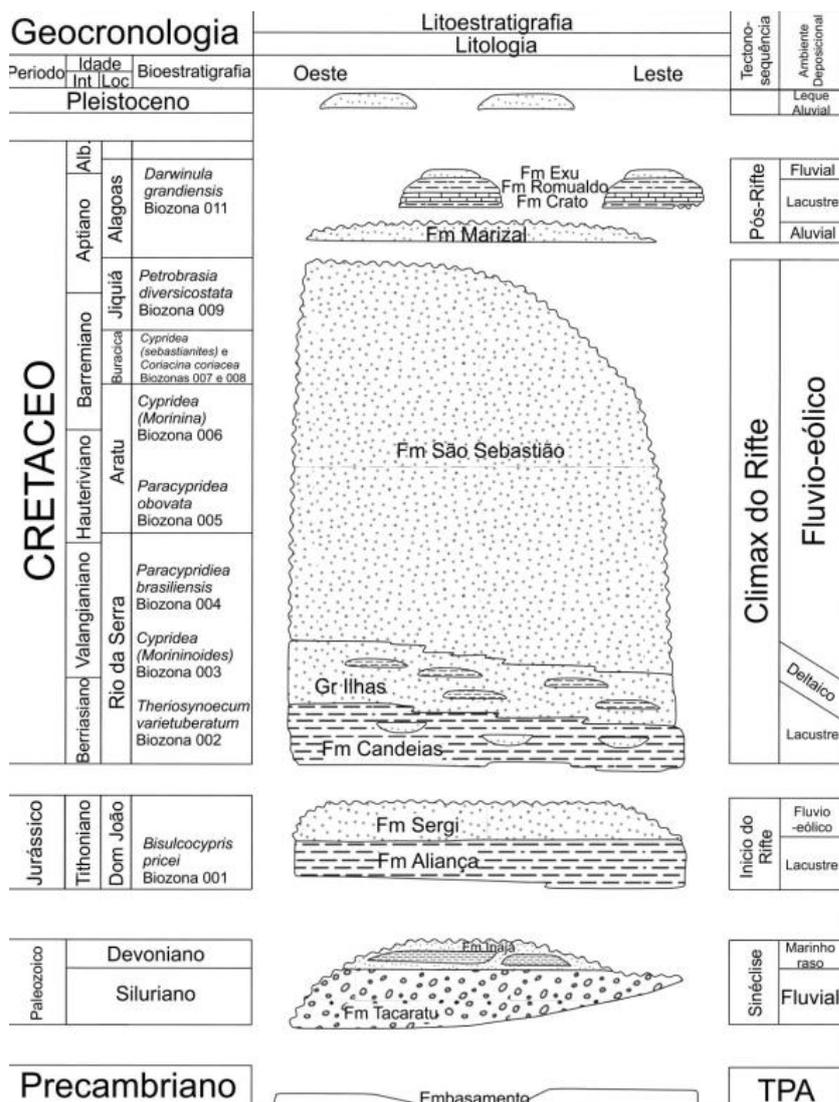
Jatobá possui cinco Tecnosequências: Beta, Pré-rifte, Rifte, Pós-rifte e Zeta (GUZMÁN *et al.*, 2015; ROCHA, 2011). A Tecnosequência de Pré-rifte é retratada pelos sedimentos constituintes do Grupo Brotas, que engloba a Formação Aliança e Formação Sergi (**Figura 2**), marcando a fase inicial ou antecessora da ocorrência de rifteamento que originou a Margem Continental Brasileira, designado por sistemas fluvio-éolicos e lacustres (ROCHA, 2011).

**Figura 1.** Síntese da Geologia de Pernambuco. Em (5) encontra-se a Bacia de Jatobá.



Fonte: DNPM, 2007.

Figura 2. Coluna estratigráfica da Bacia de Jatobá.



Fonte: Guzmán *et al.* 2015.

A Formação Aliança, ocorrendo também na região de Ibimirim, aflora pela porção oriental interna da Bacia de Jatobá, indo de NNE até o extremo WSW e sendo atribuída como de idade Neojurássica (Tithoniana). Ela representa a primeira fase lacustre da Bacia, geralmente tendo ocorrência em áreas relativamente planas, o que se deve ao caráter pelítico com a baixa densidade de vegetação. As características geoquímicas, geológicas e litológicas – como a presença de argilitos calcíferos esbranquiçados, verdes e vermelho-esbranquiçado, além de conter siltitos com níveis de gipsita - bem como os registros fossilíferos dessa Formação, apontam para um ambiente pretérito de caráter lacustre de águas relativamente rasas e oxigenadas (DE MELO MENDES *et al.*, 2020; GUZMÁN *et al.*, 2015; SILVA, 2012).

Viana *et al.* (1971 apud GUZMÁN *et al.*, 2015) havia dividido a Formação Aliança em três membros: Afligidos, Boipeba e Capianga. Anos depois, Aguiar e Melo (1990 apud GUZMÁN *et al.*, 2015) elevaram à categoria de Formação o Membro Afligidos, de idade permiana, nas Bacias do Recôncavo, Tucano Sul e Camamu, propondo a exclusão do Membro Afligidos como uma unidade da Formação Aliança. Rocha e Amaral (2007 apud GUZMÁN *et al.*, 2015), concluíram que os afloramentos presentes na Bacia de Jatobá representariam os litótipos do Membro Capianga, que atingem suas maiores espessuras na Sub-Bacia de Tucano Norte e Bacia de Jatobá. Kuchle *et al.* (2011) associa o Membro Capianga ao evento de máxima inundação registrado no Sistema Rife RTJ (GUZMÁN *et al.*, 2015).

Com uma fauna jurássica, a Formação Aliança atua como um marcador bioestratigráfico dos eventos Mesozoicos. Sendo assim, o seu conteúdo fóssilífero é conhecido por ser representado por fragmentos de Icnofósseis – como vestígios de cascas de ovos e coprólitos -, ostracodes não marinhos, fragmentos ósseos de répteis, dentes isolados de crocodilomorfos, escamas e dentes isolados de peixes Lepisosteiformes, fragmentos ósseos de celacantos, espinhos de nadadeira dorsal e dentes de tubarões Hybodontiformes (SILVA, 2011, 2012), proporcionando muitos estudos envolvendo o Jurássico superior no nordeste do Brasil.

## 2.2 ORDEM HYBODONTIFORMES MAISEY, 1975

Surgindo há aproximadamente 420 M.a no Siluriano, Chondrichthyes, uma das linhagens de vertebrados mais antigas e ecologicamente diversas, refere-se a uma Classe que compreende os peixes cartilaginosos, abrangendo dois grandes grupos: Holocephali, incluindo as Quimeras, e Elasmobranchii, que compreende os Tubarões e as Raias (FOLESSA *et al.*, 2019).

A transição que ocorreu entre os vertebrados sem mandíbulas para a configuração corpórea dos Gnatostomados acarretou a dominância e divergência desse grupo dentro dos vertebrados. A monofilia de Chondrichthyes é apoiada fortemente por dados morfológicos e moleculares (SCHNETZ *et al.*, 2019), além de várias linhagens desse grupo terem conseguido resistir à extinção Permo-triássica, mesmo com a maioria delas tendo seu fim no Triássico Superior (SILVA, 2012).

Considerados como grupo-irmão dos tubarões atuais (Neoselachii), os Hybodontiformes correspondem a um dos grupos mais bem sucedidos dentro de

Chondrichthyes, tendo sido dominante no Triássico e Jurássico Inferior. São classificado como uma ordem de tubarões extintos que teve sua origem no mar, no Devoniano Superior (~ 382,7 M.a), adquirindo linhagens especializadas para água doce (eurialinos) e sendo os elasmobrânquios mais diversificados durante o Paleozoico e início do Mesozoico, mais especificamente com uma elevada diversidade no Triássico (~251,902 M.a). O declínio de abundância desse grupo aconteceu a partir do Cretáceo Inferior (~145 M.a), precedendo sua ocorrência predominante em ambientes continentais marginais e marinhos, seguida então de sua extinção no fim do Cretáceo (~72,1 M.a) (REES; UNDERWOOD, 2005, 2008)

Os Hybodontiformes são caracterizados por terem sido tubarões de pequeno porte, dispendo de dois espinhos grandes e ornamentados na nadadeira dorsal, espinhos cefálicos emparelhados dorsal e posterior às órbitas nos machos, e dentes muito diminutos (com menos de 10mm de altura da coroa). Representantes fósseis desse grupo são amplamente encontrados na Ásia, Europa, África, América do Norte, América do Sul – incluindo o Brasil -, e Austrália. Tal distribuição é uma das razões para que vestígios desses tubarões de água doce sejam encontrados em diversos horizontes do Paleozoico tardio e Mesozoico, onde diversas espécies já foram identificadas (BHAT; RAY; DATTA, 2018; EVERHART, 2011; REES *et al.*, 2013; SILVA, 2012). No Brasil, os tubarões Hybodontiformes são conhecidos desde a descrição de “*Acrodus nitidus woodward* (1888) para o Cretáceo Inferior da Bahia (CUPELLO, 2012).

A julgar pelo leque de morfologias dentárias e amplitude corpórea substancialmente variável nesse grupo, eles aparentemente estavam adaptados para muitas estratégias de vida, havendo desde tubarões durófagos, até espécies com dentes perfurantes que poderiam estar adaptados para a vida em águas abertas (REES; UNDERWOOD, 2008), e até tubarões com dentição cortante, que consumiam então presas maiores (REES *et al.*, 2013)

As faunas de Hybodontiformes do Jurássico Médio e Superior são menos conhecidas quando comparadas com as datadas para o Triássico Superior, Jurássico Inferior e Cretáceo Inferior (REES; UNDERWOOD, 2005). Desse modo, há apenas um pequeno número de espécies conhecidas a partir de vestígios de esqueletos mais completos e bem preservados, sendo que a maioria dos registros fósseis referentes aos Hybodontiformes, bem como a sistemática e inter-relações para o grupo, são baseados em espinhos e dentes isolados, levando em consideração a histologia e

morfologia dentária. Diante disso, e adicionalmente à diferentes graus de significância atribuídos à morfologia dentária e à anatomia esquelética desses animais, o trabalho de classificação envolvendo esse grupo se torna muitas vezes delicado, confuso e difícil. Entretanto, quatro famílias são reconhecidas para essa ordem: Acrodontidae, Hybodontidae, Lonchidiidae e Polyacrodontidae (EVERHART, 2011; REES; UNDERWOOD, 2002; REES, 2008).

### 2.2.1 Família Lonchidiidae Herman, 1977

De acordo com Ginter, Hampe, e Duffin (2010), Klug *et al.* (2010) e Rees e Underwood (2002), a família Lonchidiidae é representada por tubarões de pequeno porte que podiam chegar até cerca de 25 cm de comprimento, que possuem dentes sem cavidade pulpar, finos, pequenos (geralmente com menos de 5 mm de comprimento), mais largos que altos, mas com uma dentição do tipo esmagadora mais reduzida, raiz baixa e com uma única fileira de forames circulares, que se encontram ao longo da face labial da raiz. Ademais, possuem número variável de cúspides moderadamente baixas e mal definidas, sendo a presença da protuberância labial conhecida por ser bem robusta e desenvolvida nos táxons homodontes ou nos dentes anteriores de táxons heterodontes.

Lonchidiidae, é composta por dez gêneros válidos: *Jiaodontus*, *Gansuselache*, *Vectiselachos*, *Hylaeobatis*, *Parvodus*, *Pristrisodus*, *Lonchidion*, *Lissodus*, *Dabasacanthus* e *Isanodus*. Todos esses gêneros são caracterizados pela forma da coroa em vistas labial e lingual, altura da cúspide principal, número e altura das cúspides laterais e ornamentação da coroa e da raiz (BHAT; RAY; DATTA, 2018).

Essa família foi estabelecida tendo como base o gênero mesozoico *Lonchidion* – já realocado diversas vezes –, tendo sido revisada e se mostrado aceita atualmente (GINTER; HAMPE; DUFFIN, 2010). Alguns anos após ser erigida, Duffin (1985) havia alocado uma gama de espécies pertencentes a *Lonchidion* para o gênero *Lissodus*, que por muito tempo permaneceu monotípico. As alocações levaram em consideração uma gama de caracteres, principalmente a protuberância labial, o que resultou na sinonimização de ambos os gêneros. Ainda mais adiante, Cappetta (1987 apud GINTER; HAMPE; DUFFIN, 2010) colocou *Polyacrodus* juntamente com *Lissodus* como recém-estabelecido na família Polyacrodontidae, apesar da ausência de cavidade pulpar em *Lissodus*, sugerindo então que Lonchidiidae fosse sinônimo

júnior de Polyacrodontidae. Com novos materiais descobertos ao longo dos anos, Antunes *et al.* (1990 apud REES; UNDERWOOD, 2002) defendeu a permanência da família Lonchidiidae e distinção dos gêneros *Lonchidion* e *Lissodus*, tratando-os como justificados, mas intimamente relacionados. Rees e Underwood (2002) seguiram Antunes *et al.* (1990) e ainda ressaltaram que *Lissodus* poderia conter muitas espécies que deveriam ser atribuídas em outros gêneros, dando surgimento então a *Parvodus* e *Vectiselachos*, por exemplo (GINTER; HAMPE; DUFFIN, 2010; REES; UNDERWOOD, 2002).

Adentrando nos gêneros, pode-se dizer que os dentes de *Lissodus* são naturalmente separáveis dos de *Parvodus* e *Lonchidion*, quando considerado que *Lissodus* possui dentes largos e baixos, enquanto os dois últimos gêneros dispõem de dentes mais altos e gráceis. Entretanto, os dentes de *Lissodus* se assemelham aos dentes de *Hylaeobatis* e *Vectiselachos*, mas também diferem destes por ter uma cúspide principal e cúspides laterais bem mais demarcadas, distinguindo-se dos dentes sem cúspides laterais de *Hylaeobatis* e *Vectiselachos*. Caracteres de ornamentação da coroa, como as dobras, também consistem numa característica que diferencia esses gêneros uns dos outros (REES; UNDERWOOD, 2002). Dessa forma, pode-se destacar que apesar dos gêneros aceitos, algumas espécies dessa família se mantêm em revisão, pois apesar do afinco aos estudos relacionados a esses táxons, ainda há muito a ser analisado e preenchido (BHAT; RAY; DATTA, 2018; FRAGOSO *et al.*, 2019).

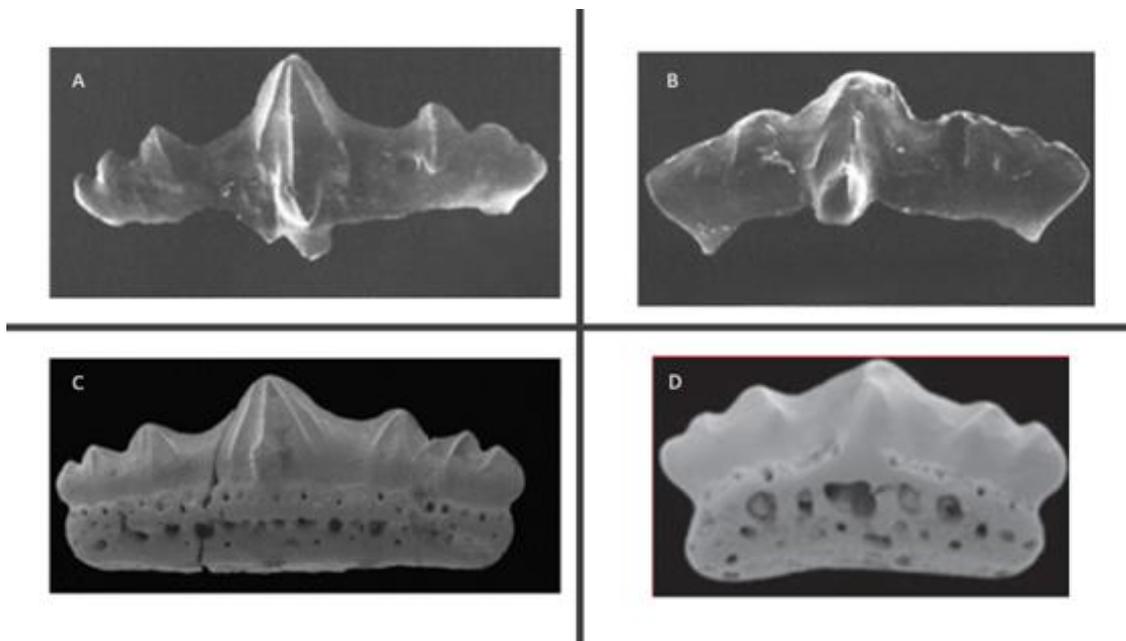
Registros dessa família no Brasil são confirmados para três regiões, sendo todos com certa indefinição taxonômica: (i) em sedimentos do Cretáceo Inferior da Formação Missão Velha (Bacia do Araripe) no estado do Ceará no trabalho de Cupello *et al.* (2012), sendo representada por *Parvodus* sp., isto é, como espécie indeterminada; (ii) em rochas Jurássicas tardias da Formação Aliança (Bacia de Jatobá) na região de Ibimirim/PE, identificados também como *Parvodus* sp. em Silva *et al.* (2013) e (iii) no trabalho de Fragoso *et al.* (2019) no Cretáceo Inferior da Formação Quiricó (Bacia Sanfranciscana) em Minas Gerais identificados como possivelmente pertencentes à Lonchidiidae, sem atribuição em nível de gênero dado seu estado preservacional.

### 2.2.1.1 Gênero *Parvodus* Rees e Underwood, 2002

O gênero *Parvodus* foi erguido sobre os espécimes de *Lissodus rugianus* Ansorge (1990), do Cretáceo Inferior de Rügen (Alemanha) e é constituído por cinco espécies válidas: *P. rugianus* Ansorge, 1990 do Berriasiano-Valanginiano (Cretáceo Inferior) da Alemanha, Inglaterra e Dinamarca; *P. pattersoni* Duffin, 1985 do Bathoniano (Jurássico Médio) da Inglaterra e Escócia; *P. curvidens* Duffin e Thies, 1997 do Kimmeridgiano (Jurássico Superior) do norte da Alemanha; *P. lusitanicus* Kriwet, 2004 do Kimmeridgiano (Jurássico Superior) de Portugal; e *P. celsucuspus* Rees *et al.* 2013 do Berriasiano inferior a médio (Cretáceo Inferior) da França (ANSORGE, 1990; DUFFIN, 1985; DUFFIN; THIES, 1997; KRIWET, 2004; PATTERSON, 1966; REES; UNDERWOOD, 2002, 2005, 2008; UNDERWOOD; REES, 2002).

Assume-se que é possível que dentro desse gênero haja algumas variações interespecíficas entre suas diferentes espécies, como por exemplo, *P. rugianus* foi erguido por Ansorge (1990) como *Lissodus rugianus*, com a seguinte diagnose para a espécie: Dentição marcada por heterodontia monognática; protuberância labial claramente desenvolvida nos dentes posteriores; forte cúspide principal nos dentes anteriores e presença de 2-3 pares de cúspides laterais. Porém, Underwood e Rees (2002) ainda chegaram a estudar essa espécie como *Polyacrodus rugianus*, alegando que esta se encontrava dentro do respectivo gênero devido a combinação de uma protuberância labial que na verdade era fraca e da presença de dobras grossas e fortes na coroa. Além disso, não atribuíram todos os dentes estudados por Ansorge (1990) a essa espécie, mas consideraram os dentes de *Lonchidion heterodon*, descritos por Patterson (1966). Num outro estudo feito pelos mesmos autores ainda no mesmo ano, a conclusão foi de que as características dentárias dessas espécies na verdade se enquadravam dentro do gênero *Parvodus* (REES; UNDERWOOD, 2002). Ademais, *P. rugianus* pode ser separada de *P. pattersoni* por sua ornamentação mais forte da coroa, o que não é encontrado nessa última (**Figura 3**) (ANSORGE, 1990).

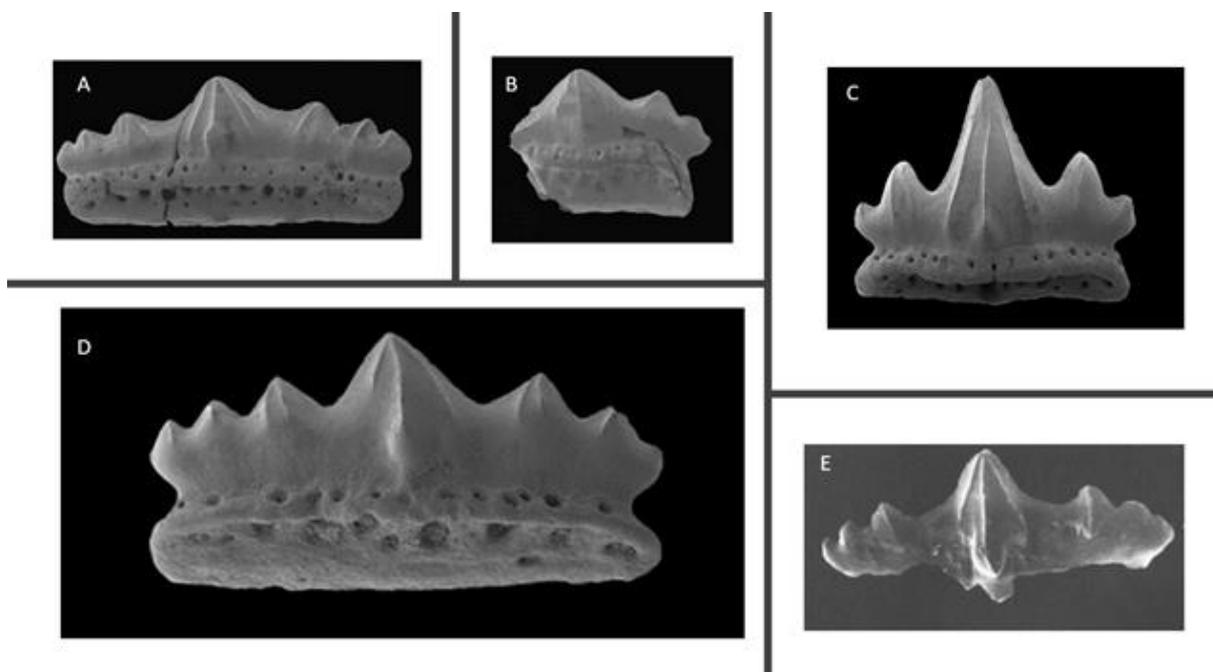
**Figura 3.** Comparação entre os dentes em vista labial de *P. rugianus*, (A-B) e *P. pattersoni*, (C) dente lateral e (D) dente anterior.



Fonte: Ansorge (1990, p.138); Rees e Underwood (2005, p.360; 2008, p.141).

A espécie *P. pattersoni* foi erigida por Duffin (1985) como *Lissodus pattersoni*. Entretanto, Rees e Underwood (2005) além de descreverem dois dentes - um anterior fragmentado (NHM P. 66461) e um lateral completo (NHM P. 66462) -, confirmaram que a combinação do seu tamanho diminuto, sua aparência grácil, a presença de uma pequena protuberância labial e cúspides laterais desenvolvidas, fazem com que claramente os dentes descritos em seus trabalhos e o táxon *Lissodus pattersoni* pertencessem à *Parvodus* (**Figura 4. A-B**). Em 2008, esses autores descreveram novos dentes como pertencentes a essa espécie (REES; UNDERWOOD, 2008). Os dentes anteriores dessa espécie são mais baixos e estreitos que os *P. celsucuspus* (**Figura 4. A-B, C-D**), e possuem uma protuberância labial sustentada por um forte suporte da raiz. Já *P. pattersoni* distingue-se de *P. rugianus* (**Figura 4. A-B, E**) por este último possuir cúspides laterais mais altas e dentes mais robustos e mais largos mesiodistalmente (REES; UNDERWOOD, 2008; REES *et al.*, 2013). Destaca-se ainda que, *P. pattersoni* possui uma forte heterodontia que não é totalmente compreendida, não sabendo ao certo até que ponto as variações observadas em seus dentes estão dentro da faixa natural ou não (REES; UNDERWOOD, 2002, 2008).

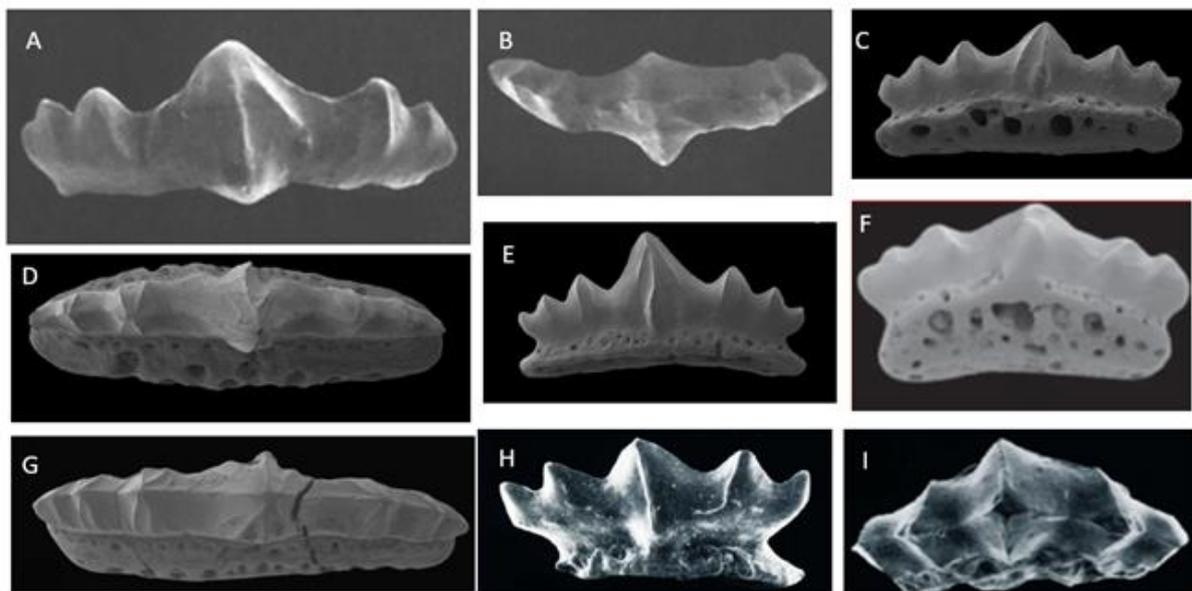
**Figura 4.** Comparação entre os dentes em vista labial de *P. pattersoni*, (A) dente lateral e (B) dente anterior; *P. celsucuspus*, (C) dente anterior e (D) dente lateral; *P. rugianus*, (E).



Fonte: Ansorge (1990, p.138); Rees e Underwood (2005, p.360); Rees *et al.* (2013, p.125).

*P. curvidens* foi proposto por Duffin e Thies (1997) como *Lissodus curvidens*, mas no trabalho de Rees e Underwood (2002), esta espécie foi considerada como pertencente ao gênero *Parvodus*. A presença de cristas longitudinais na face labial e lingual da coroa é uma característica persistente nos dentes de *P. curvidens*, e os seus dentes anteriores são curvos em vista oclusal, com uma proeminente crista oclusal que segue um trajeto curvilíneo através do ápice das cúspides (**Figura 5. H-I**), além de possuir a cúspide principal e as laterais mais pronunciadas, enquanto os dentes de *P. rugianus* não possuem a crista oclusal tão curva quanto, todavia são mais ornamentados do que os dentes das outras espécies do gênero (**Figura 5. A-B, H-I**) (DUFFIN; THIES, 1997; REES; UNDERWOOD, 2002, 2008). Já os dentes de *P. pattersoni* podem ser diferenciados dos de *P. curvidens* pela falta da curvatura vestibulo-lingual nos dentes anteriores e de cúspides laterais menos desenvolvidas na primeira espécie (**Figura 5. F-G, H-I**). Os dentes laterais e posteriores de *P. celsucuspus* sempre são mais largos que os de *P. curvidens* (**Figura 5. C-E, H-I**), independentemente da posição do dente (REES; UNDERWOOD, 2008; REES *et al.*, 2013).

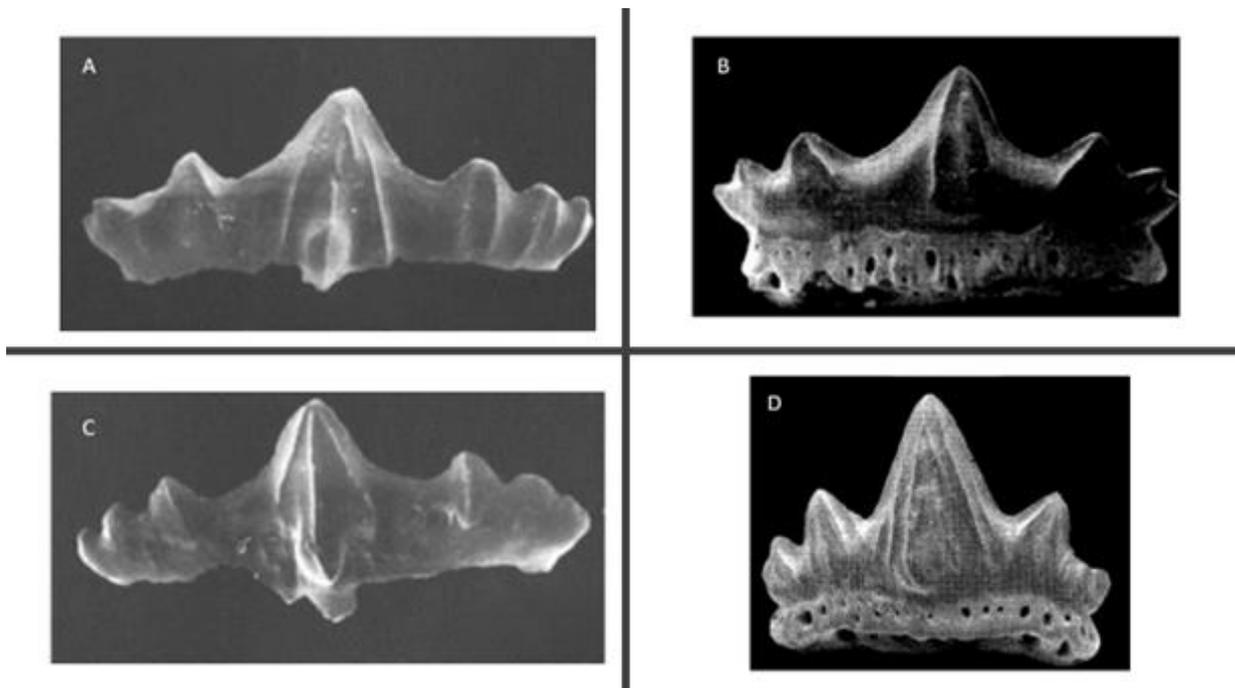
**Figura 5.** Comparação entre os dentes de *P. rugianus*, (A) vista labial e (B) vista oclusal; *P. celsucuspus*, (C) dente posterior em vista labial, (D) dente lateral em vista oclusal e (E) dente lateral em vista labial; *P. pattersoni*, (F) dente anterior em vista labial e (G) dente lateral em vista oclusal; *P. curvidens*, (H) dente em vista labial e (I) dente em vista oclusal.



Fonte: Ansorge (1990, p.138); Duffin e Thies (1997, p.250); Rees e Underwood (2005, p.360; 2008, p.141); Rees *et al.* (2013, p.125).

*P. lusitanicus* foi originalmente atribuído a *Hybodus* por Kriwet (2004) de acordo com o conhecimento taxonômico que se tinha sobre esse gênero na época. Num estudo posterior, Rees *et al.* (2013) consideraram que essa espécie pertence ao gênero *Parvodus*, possuindo a dentição típica do gênero, incluindo todos os caracteres do diagnóstico original (REES; UNDERWOOD, 2002), mas apresentando cúspide principal mais alta nos dentes anteriores, protuberância labial menor e dentes bastante robustos mais do que os de qualquer outra espécie do gênero, entretanto, possui os dentes laterais próximos ao da espécie-tipo (*P. rugianus*) (**Figura 6**). Essa espécie portuguesa ainda possui uma dentição perfurante mais desenvolvida do que em todas as espécies conhecidas e descritas para *Parvodus* até agora, apresentando também uma variação intraespecífica maior até agora encontrada devido à natureza alta da cúspide principal nos dentes anteriores (KRIWET, 2004; REES *et al.*, 2013; STUMPF *et al.*, 2021).

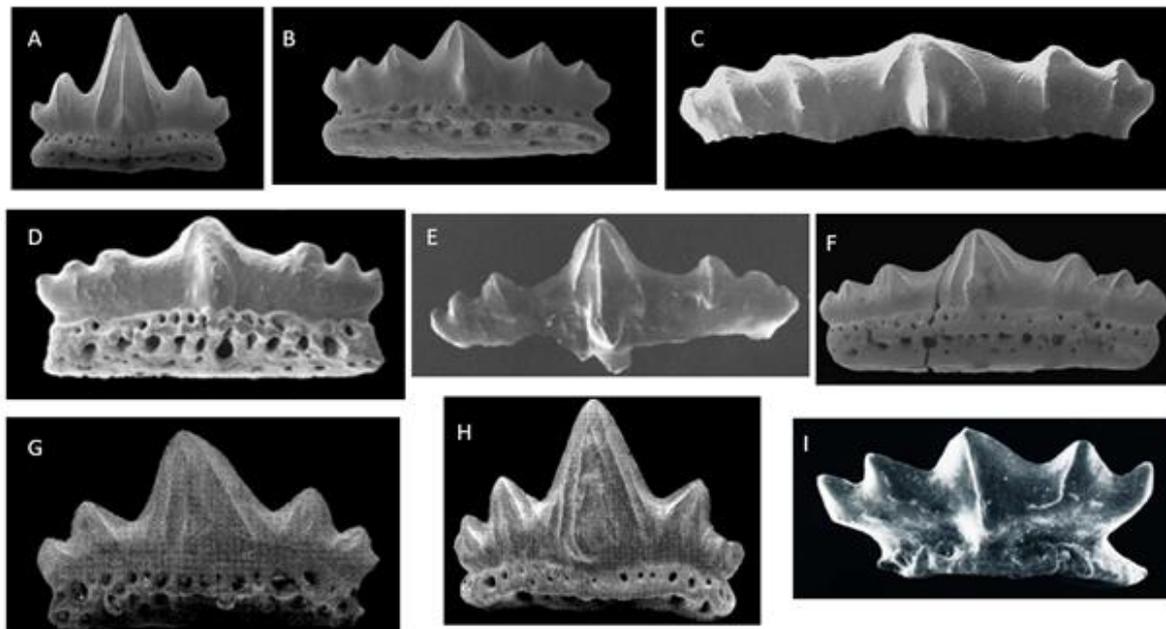
**Figura 6.** Comparação entre os dentes em vista labial de *P. rugianus*, (A) e (C) e *P. lusitanicus*, (B) e (D).



Fonte: Ansorge (1990, p.138); Kriwet (2004, p.237).

Por último, a espécie *P. celsucuspus* foi erguida por Rees *et al.* (2013), sendo a derivação do seu nome em referência a cúspide principal notavelmente alta nos dentes anteriores dessa espécie, e com uma forte heterodontia monognática. Por esse caráter descrito acima, uma dentição reconstruída de *P. celsucuspus* seria naturalmente separada das espécies mais próximas a esta, incluindo *P. rugianus*, *P. curvidens* e *P. pattersoni* (**Figura 7. A-F, I**). Os dentes laterais de *P. rugianus* quando comparados com os de *P. celsucuspus*, são muito mais baixos (**Figura 7. B-D**), já os dentes anteriores da primeira espécie podem ser semelhantes aos dentes laterais da última (**Figura 7. A, C-D**). Além disso, o primeiro par de cúspides encontra-se situado mais distante da cúspide principal em *P. rugianus*, enquanto em *P. celsucuspus* esse par está mais próximo da cúspide central (**Figura 7. A-E**). Embora os dentes anteriores de *P. lusitanicus* e *P. celsucuspus* sejam semelhantes, compartilhando o caráter da cúspide principal alta, os dentes da primeira espécie são consideravelmente mais desenvolvidos e robustos, com uma ornamentação extensa (KRIWET, 2004), além disso, são mais expandidos mesiodistalmente com cúspides laterais mais altas e espaçadas. Os dentes posteriores de *P. lusitanicus* também são mais largos que os de *P. celsucuspus* (**Figura 7. A-B, G-H**) (KRIWET, 2004; REES; UNDERWOOD, 2002; REES *et al.*, 2013).

**Figura 7.** Comparação entre os dentes em vista labial de *P. celsucuspus*, (A) dente anterior e (B) dente lateral; *P. rugianus*, (C) dente látero-posterior, (D) dente ântero-lateral e (E); *P. pattersoni*, (F) dente lateral; *P. lusitanicus* (G) e (H); *P. curvidens* (I).



Fonte: Ansorge (1990, p.138); Duffin e Thies (1997, p.250); Kriwet (2004, p.237); Rees e Underwood (2002, p.474; 2005, p.360); Rees *et al.* (2013, p.125).

O fato dos dentes anteriores de *P. lusitanicus* e *P. celsucuspus* serem altos e com uma cúspide principal também alta e bem pronunciada, indicam que esses tubarões habitavam um nicho ecológico que provavelmente era diferente das outras espécies do gênero. Esse tipo de dentição seria de natureza penetrante, podendo-se inferir uma dieta direcionada a presas mais macias, como Actinopterígios menores, ao invés de invertebrados com carapaça (REES *et al.*, 2013).

Rees e Underwood (2002) alegaram que os dentes de *Lonchidion*, *Vectiselachos*, *Hylaeobatis* e *Lissodus* são, em geral, facilmente distinguíveis dos de *Parvodus*, já que este último possui dentes mais gráceis e cúspide principal e laterais mais altas e desenvolvidas. Entretanto, de acordo com Bhat, Ray e Datta (2018) e Klug *et al.* (2010), as morfologias dentárias – até um certo ponto – de *Jiaodontus*, *Vectiselachos* e *Pristrisodus* sugerem que há uma relação próxima desses gêneros com *Parvodus*, resultando num grupo taxonômico mais intimamente conectados entre si do que outros gêneros de Lonchidiidae. Embora possuam tais discussões sobre as relações de parentesco entre os gêneros, nenhuma análise numérica/Cladística foi publicada na literatura.

Acredita-se que muitos dentes referentes a esse gênero tenham sido negligenciados no passado em razão do tamanho diminuto e semelhanças superficiais com dentes juvenis pertencentes a outros táxons dentro de Hybodontiformes. Em adicional, o estudo de Bhat, Ray e Datta (2018), demonstrou que o novo gênero, *Pristrisodus tikiensis*, descrito com bases em vários dentes isolados e bem preservados, resultou na sinonimização de *Parvodus tikiensis*, que havia sido descrito por Prasad *et al.* (2008), e *Lissodus duffini* – conhecidos do mesmo horizonte e muito semelhantes entre si -, resultando neste novo táxon que foi confirmado por análises multivariadas. Tal realocação exemplifica o fato de que atribuir espécies ou gêneros a família Lonchidiidae é um tanto instável taxonomicamente (BHAT; RAY; DATTA, 2018; KLUG *et al.*, 2010; PRASAD *et al.*, 2008; REES *et al.*, 2013).

*Parvodus* possui uma distribuição estratigráfica que se estende desde o Bathoniano (Jurássico Médio) até o Valanginiano (Cretáceo Inferior), caracterizado por ser um gênero com ampla distribuição geográfica no Jurássico e Cretáceo, havendo altos níveis de endemismo entre suas espécies, retratando inúmeras preferências ecológicas, indo de águas marinhas, passando por estuários, águas salobras e por fim, água doce. Estudos envolvendo restos isolados de dentes desses animais, se demonstraram importantes para reconstruções faunísticas e paleoambientais, sendo o Jurássico um período chave para a compreensão das inter-relações entre os Hybodontiformes (KLUG *et al.*, 2010; LEUZINGER *et al.*, 2017; STUMPF *et al.*, 2021).

### 3 OBJETIVOS

Esse trabalho teve como objetivo geral realizar uma análise morfológica e taxonômica dos dentes isolados de Lonchidiidae (Hybodontiformes) coletados nos afloramentos da Formação Aliança (Bacia de Jatobá, Ibimirim – PE) e depositados no LAPEP - Laboratório de Paleontologia e Evolução de Petrolina (CEMAFAUNA/UNIVASF).

#### 3.1 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

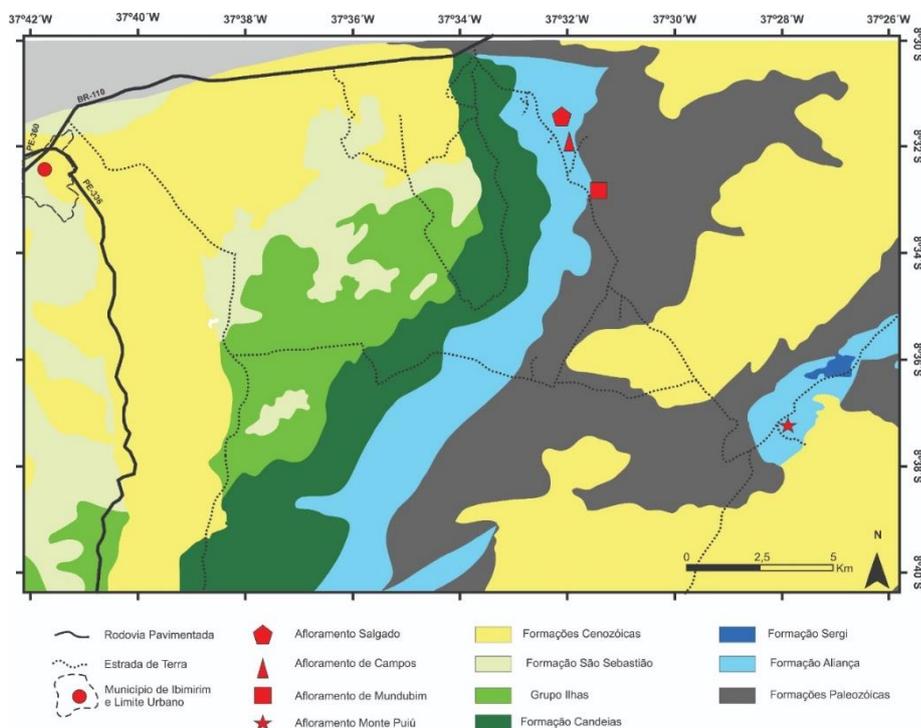
- Realizar um levantamento/triagem de materiais dentários pertencentes à Lonchidiidae das amostras coletadas pelo LAPEP na Formação Aliança (Bacia de Jatobá);
- Executar a preparação dos materiais que foram submetidos às análises;
- Realizar levantamento bibliográfico acerca da morfologia dos táxons de Lonchidiidae;
- Verificar a presença do gênero *Parvodus* no acervo selecionado para análise;
- Indicar as principais questões taxonômicas relacionadas ao gênero *Parvodus* e suas respectivas espécies;
- Descrever a morfologia dos dentes depositados no LAPEP;
- Comparar morfologicamente os materiais depositados no LAPEP com os outros táxons de *Parvodus*;
- Discutir se os espécimes coletados pertencem a uma espécie já descrita de *Parvodus* ou representam uma nova entidade taxonômica;

## 4 MATERIAL E MÉTODOS

### 4.1 LOCAL DE COLETA

Os dentes isolados de Hybodontiformes, objetos de análise taxonômica neste trabalho, foram coletados nos estratos da Formação Aliança (Bacia de Jatobá) cuja localidade fossilífera é denominada Mudubim, localizada no município de Ibimirim, Pernambuco (**Figura 8**). Tal coleta foi realizada nas expedições da equipe do LAPEP entre os anos de 2017 e 2018, sendo esses materiais georreferenciados e posteriormente tombados na coleção.

**Figura 8** – Áreas de coleta dos dentes de Hybodontiformes na região de Ibirimir/PE, Formação Aliança (Bacia de Jatobá).



Fonte: Acervo LAPEP (2019).

## 4.2 MATERIAIS ANALISADOS

No total, dez espécimes foram analisados e identificados neste trabalho como pertencentes ao gênero *Parvodus* (Lonchidiidae), apresentando seus respectivos números de tombo descritos na Tabela 1.

**Tabela 1** – Listagem dos espécimes analisados e seu respectivo local de coleta sob a coordenada '24L 0661592/9056388'.

Espécimes (nº de tombo)	Local de coleta (afloramento)
LAPEP - 0532A	Mudubim
LAPEP - 0540B	Mudubim
LAPEP - 0556A	Mudubim
LAPEP - 0556B	Mudubim
LAPEP - 0575B	Mudubim
LAPEP - 0575C	Mudubim
LAPEP - 0575D	Mudubim
LAPEP - 0576C	Mudubim
LAPEP - 0582C	Mudubim

Fonte: Autoria própria

Devido vários espécimes se encontrarem no mesmo bloco de sedimento (*Bone-bed*) as análises tornaram-se relativamente mais difíceis e conseqüentemente, para que as identificações fossem realizadas, alguns materiais precisaram passar por uma preparação eficiente a fim de se obter ao máximo a exposição dos caracteres morfológicos diagnósticos, como por exemplo, o número de cúspides laterais em sua totalidade, já que alguns espécimes tendem a ter algumas de suas cúspides mergulhadas parcialmente ou completamente na matriz rochosa, dificultando uma análise mais consistente.

A preparação dos materiais se deu de forma mecânica com o intuito de desagregar, de forma minuciosa e cuidadosa, o sedimento que se encontrava sob o material, tendo cuidado em evitar a fragmentação ou quaisquer danos que pudessem inviabilizar a verificação. Como os dentes de Lonchidiidae são de tamanhos muito reduzidos e delicados, o uso de uma lupa binocular foi necessário não só para a etapa da preparação, mas também para a análise do material. Fez-se também o uso de agulhas e pinças odontológicas que auxiliaram na retirada do sedimento, pequenos pinceis com cerdas finas para afastar os vestígios destes que vão se acumulando durante o processo de exposição do fóssil e um paquímetro digital para auxiliar no processo de medição dos espécimes que foram possíveis de realizar tal prática. Foi importante que durante esses procedimentos houvesse uma cola de fixação instantânea para auxiliar na colagem do material que foi danificado acidentalmente.

Todos os dentes de Lonchidiidae preservados no LAPEP possuem somente a coroa preservada, estando ausente em todos os espécimes a região da raiz.

### 4.3 IDENTIFICAÇÃO DOS ESPÉCIMES

Segundo a literatura consultada, os dentes carregam caracteres que são pertinentes para uma análise taxonômica, e dessa maneira, o levantamento bibliográfico sempre auxiliou nas análises. Em nível de família, para uma averiguação mais completa, foi consultado a literatura disponível para Lonchidiidae, considerando-se principalmente a diagnose proposta por Rees e Underwood (2002) e abordada também nos trabalhos de Ginter, Hampe, e Duffin (2010), Klug *et al.* (2010), Bhat, Ray e Datta (2018) e Fragoso *et al.* (2019). Diferenças morfológicas dos dentes referentes aos gêneros pertencentes a Lonchidiidae, foram consideradas no decorrer de todo o trabalho, destacando o gênero previamente registrado na Formação Aliança.

Para a averiguação da presença de *Parvodus*, foram examinados os trabalhos de Rees e Underwood (2002), visto que estes descreveram o gênero, e Ansorge (1990), Bhat, Ray e Datta (2018), Cupello *et al.* (2012), Duffin (1985), Duffin e Thies (1997), Kriwet (2004), Prasad *et al.* (2008), Patterson (1966), Rees *et al.* (2013), Rees e Underwood (2005, 2008) e Underwood e Rees, (2002).

A busca por bibliografias que abordasse sobre a família Lonchidiidae e seus respectivos gêneros foi realizada até o fim da execução deste trabalho, visto que, a análise taxonômica é um trabalho minucioso, envolvendo a compreensão da sistemática e taxonomia dos grupos, além do fato de que novos trabalhos, durante a execução desse projeto, poderiam vir a ser publicados.

Para a análise morfológica, foi realizado um estudo de anatomia comparada entre os táxons da família Lonchidiidae a partir dos dados encontrados para esses grupos na literatura consultada, bem como dos caracteres morfológicos presentes nos espécimes que aqui foram analisados. Tal tarefa foi realizada com o intuito de observar as diferenças ou semelhanças morfológicas entre os táxons dessa família e de averiguar a presença do gênero *Parvodus* em meio aos materiais. A dentição desses animais é constituída de uma heterodontia monognática gradual, e por isso foi necessário buscar conhecer como as diferentes morfologias poderiam ser reconhecidas. Tais variações podem ser observadas com relação ao: Grau de ornamentação que a coroa irá possuir; o número das cúspides laterais, bem como a altura destas e da cúspide principal, levando em consideração sua forma e inclinação em relação a base da coroa; forma e grau de desenvolvimento da protuberância labial,

assim como a inclinação desta em direção à margem basal da coroa; direção, delimitação e quantidade de cristas labiais na face da coroa e ondulações na face da coroa.

Posteriormente, os materiais foram registrados por meio de fotografias como forma a auxiliar na etapa da análise morfológica, facilitando o acesso à observação constante das características dos espécimes. Ao fim, foi gerada a escala para os espécimes que foram possíveis realizar tal prática

## 5 RESULTADOS E DISCUSSÃO

Os materiais estudados passaram por três triagens que foram realizadas previamente às etapas de análises e estudo dos espécimes selecionados. Na primeira triagem, 38 rochas passaram pela etapa de verificação inicial, no qual foi estabelecido o critério de presença e/ou ausência de dentes. Como resultado, foi obtido um número de 15 espécimes que passaram a ser estudados e avaliados com base na morfologia dentária para Lonchidiidae, mas ao final, na terceira e última triagem, apenas 10 dispunham de características robustas o suficiente para as averiguações e foram submetidos para as análises subsequentes, sendo identificados como pertencentes ao gênero *Parvodus* (Lonchidiidae), ou seja, correspondendo com a diagnose proposta para o gênero.

### 5.1 SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

Classe Chondrichthyes Huxley, 1880

Subclasse Elasmobranchii Bonaparte, 1838

Ordem Hybodontiformes Maisey, 1975

Família Lonchidiidae Herman, 1977

Gênero *Parvodus* Rees e Underwood, 2002

Espécie-tipo: *Parvodus rugianus* (Ansorge, 1990)

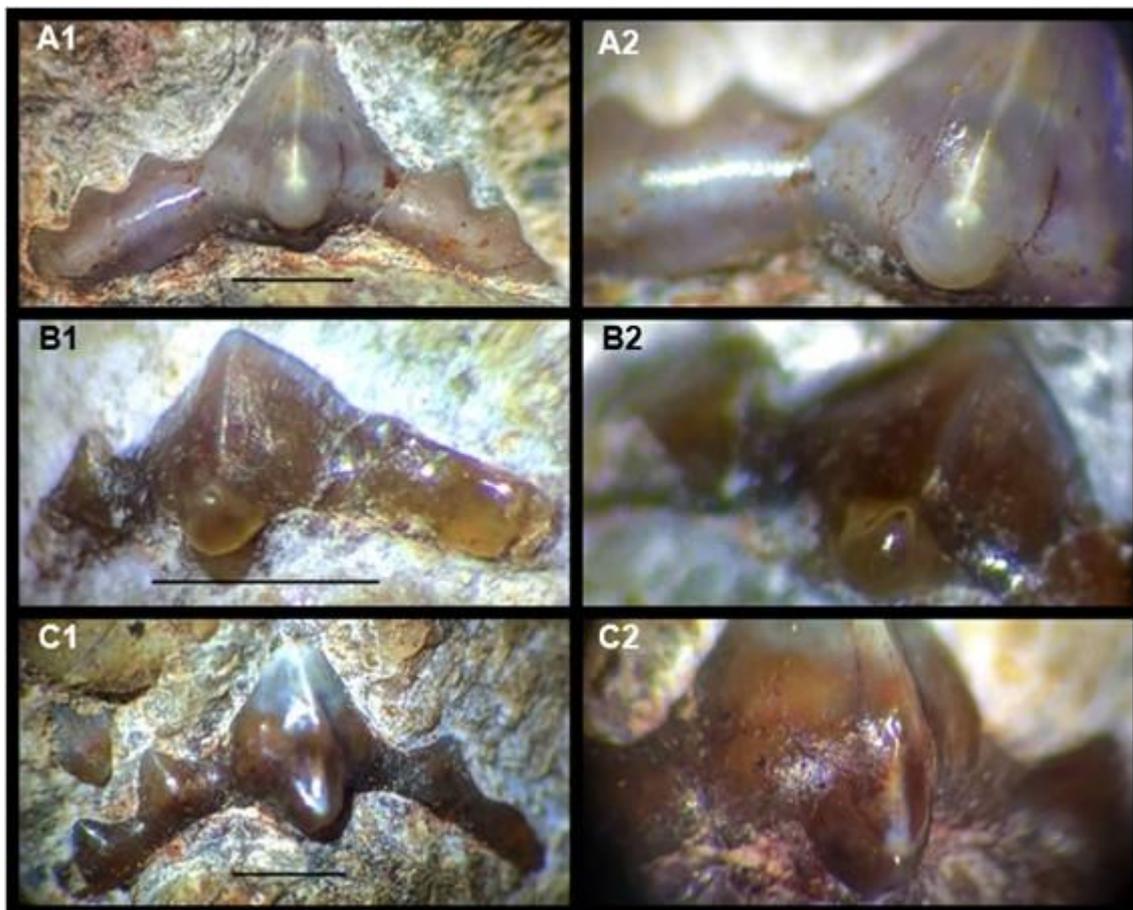
**Diagnose:** Segundo Rees e Underwood (2002), o gênero *Parvodus* é reconhecido por seus dentes gráteis com tamanho extremamente reduzido. Presença de dois a três pares de cúspides laterais, dentes anteriores bilateralmente simétricos

e providos de cúspide principal e cúspides laterais moderadamente altas e bem desenvolvidas; entretanto, nos dentes laterais, essas cúspides encontram-se mais baixas, mas bem demarcadas, além de haver a presença de uma protuberância labial na cúspide principal; essa protuberância, muitas vezes, apresenta-se arredondada e proeminente, sendo bem desenvolvida e apoiada muitas vezes por um suporte fraco da raiz.

## 5.2 DESCRIÇÃO DOS ESPÉCIMES

Ainda que os espécimes descritos possuam um grau de fragmentação mais elevado, dificultando as análises e sendo representados apenas pela presença da coroa parcialmente preservada em vista labial ou apico-labial, todos os dentes são diminutos e dispõem de uma cúspide principal forte que pode ser alta ou moderadamente baixa, além da presença de uma protuberância labial arredondada e bem desenvolvida (**Figura 9**). Tais caracteres são indispensáveis e robustos o suficiente para se chegar à identificação do gênero *Parvodus*.

**Figura 9** – Dentes de *Parvodus* em vista labial. (A), LAPEP-0532A, possivelmente um dente anterior; (B), LAPEP-0540B; (C), LAPEP-0575B, possivelmente um dente anterior. Escala: 1 mm.



Fonte: Autoria própria (2022).

### 5.2.1 LAPEP-0532A

Espécime com o melhor grau de preservação, moderadamente alto (1,90 mm de altura) com cúspides laterais também altas, indicando que esse dente possivelmente ocupava uma posição anterior (**Figura 9. A1-A2**). Com apenas a face labial da coroa exposta e preservada, é possível notar dois pares evidentes de cúspides laterais moderadamente altas, mas que não chegam nem na metade da altura da cúspide principal, além do primeiro par de cúspides ser distante desta. Entretanto, também se nota uma terceira cúspide constituindo a extremidade lateral da coroa em um dos lados, enquanto do outro lado, provavelmente o seu par está inserido sobre a matriz rochosa, cuja preparação é dificultada pelas pequenas dimensões do dente. As cúspides laterais são triangulares com altura semelhantes e bem delimitadas entre si. A cúspide principal é a mais alta, sendo robusta quando

comparada com a cúspide central dos outros espécimes aqui descritos, e sua forma triangular se assemelha à cúspide do LAPEP-0575B (**Figura 9. C1-C2**) e LAPEP-0575C (**Figura 12. H1**). As carenas laterais da cúspide principal formam um ângulo de aproximadamente 30° entre si, com o ápice não tão pontiagudo.

A ornamentação da coroa é fraca contando com a presença de uma única crista labial vertical bem demarcada, disposta em orientação apico-basal, alcançando a região central da protuberância labial. Essa protuberância é moderadamente volumosa, bem desenvolvida e com uma aparência arredondada, tendo adicionalmente uma estrutura pouco desenvolvida, mas em forma de gancho na borda apico-labial dessa protuberância (**Figura 10**). Em vista labial, a base da coroa é significativamente subtriangular, sendo as extremidades terminais posicionadas mais basalmente que a região central. Isto faz com que a protuberância labial se torne ainda mais evidente.

**Figura 10** – LAPEP-0532A. Estrutura em forma de ‘gancho’ na borda apico-labial da protuberância labial.



Fonte: Aatoria própria (2022).

### 5.2.2 LAPEP-0540B

Dente moderadamente baixo (0,83 mm de altura) representado por uma cúspide lateral esquerda, pois o restante das suas cúspides encontra-se bastante intemperizada (**Figura 9. B1-B2**). A cúspide principal é moderadamente baixa, triangular e com uma crista labial vertical forte, assim como observado no LAPEP-

0532A (**Figura 9. A1-A2**). No entanto, em LAPEP-0540B ela não chega a atingir a porção central da protuberância labial como ocorrem em LAPEP-0532A. Além disso, existe uma diferença entre esse dente e o LAPEP-0532A: a protuberância labial desse espécime detém um contraste que é representado por uma maior proeminência subcircular, enquanto a protuberância labial do LAPEP-0532A possui uma proeminência circular, mas é menos desenvolvida. Todavia, o LAPEP-0532A possui cúspides laterais mais simétricas e coroa mais alta, enquanto a cúspide principal do LAPEP-0540 B é mais larga e robusta, e sua única cúspide lateral evidente possui a face distal maior que a central. A característica marcante em LAPEP-0540B é a presença da projeção em formato de gancho na borda apico-labial da protuberância labial, também presente no LAPEP-0532A de forma menor.

Devido a preservação deste espécime, houve uma certa dificuldade na análise da ornamentação da coroa, porém, esta é constituída de dobras moderadas do lado direito que atingem o ombro da coroa. A margem basal da coroa é levemente subtriangular e em um ângulo bem menor que o do LAPEP-0532A.

### 5.2.3 LAPEP-0575B

Possivelmente um dente anterior com 1,61 mm de altura, as cúspides nesse espécime são relativamente altas, apesar das cúspides laterais serem notavelmente menores que a cúspide principal (**Figura 9. C1-C2**). Esse espécime detém dois pares de cúspides laterais, e adicionalmente uma terceira cúspide lateral que não possui seu par, tendo este sido fragmentado devido aos processos de intemperismo. As cúspides laterais desse exemplar são bem desenvolvidas e contendo maior afastamento entre uma cúspide e outra, mantendo também uma distância da cúspide principal, que se caracteriza por ser triangular e se assemelha a cúspide principal de LAPEP-0532A (**Figura 9. A1-A2**). No entanto, a protuberância labial - apesar de arredonda, bastante desenvolvida e sendo bem projetada basalmente à margem da coroa em ambos os dentes -, é distinta entre esses dois espécimes: em LAPEP-0575B é maior, mais proeminente, mais alongada labialmente, com uma leve escavação oval em seu centro na superfície apical, que pode ter ocorrido por desgaste do dente no animal em vida.

A crista vertical na cúspide principal é bastante marcante e atinge a porção final da protuberância labial. Diferentemente do LAPEP-0532A e LAPEP-0540B, as

cúspides laterais de LAPEP-0575B possuem também cristas verticais mais fracas começando no ápice dessas cúspides e atingindo o ombro da coroa. Para além disto, dobras relativamente fracas se desenvolvem na cúspide principal de LAPEP-0575B. A base da coroa é subtriangular e alongada, lembrando a do LAPEP-0532A, só que ainda é caracterizada por ter um maior grau desse arqueamento.

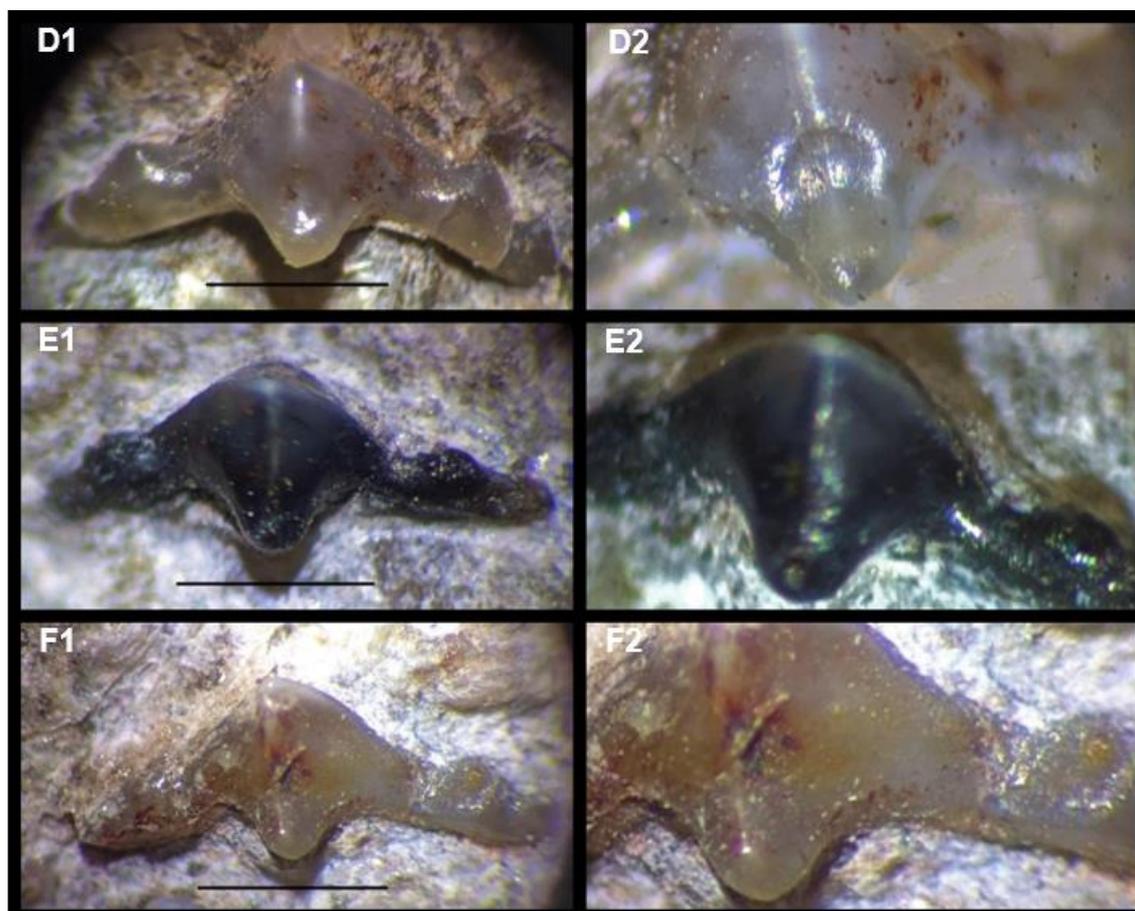
#### 5.2.4 LAPEP-0576C

Espécime moderadamente baixo, em vista labial, sendo representado por apenas uma coroa robusta com dois pares de cúspides laterais baixas, estando a segunda cúspide em um dos lados fragmentada, mas ainda perceptível (**Figura 11. D1-D2**). Essas cúspides se encontram amplamente distantes da cúspide principal, que por sua vez, é relativamente baixa, tem um formato triangular, é bem desenvolvida e robusta, assim como a do LAPEP-0556A e B (**Figura 11. E1-E2; F1-F2**). As faces laterais da cúspide principal são lineares na porção mais basal, sendo mais convergentes no seu ápice, formando um dente com cúspide mais arredondada nessa porção e diferindo de um ápice agudo presente em LAPEP-0532A.

A protuberância labial é arredondada e ultrapassa os limites da base da coroa, possuindo ainda uma escavação oval na porção central da superfície apical, bem como visto no LAPEP-0575B. Apesar da semelhança da protuberância labial, o LAPEP-0575B (**Figura 9. C1-C2**) é um dente alto, com cúspides laterais também altas, e ainda que o LAPEP-0576C possua essas cúspides também delimitadas, elas diferem do espécime anterior por serem baixas e mais robustas. Entretanto, a forma e incidência da protuberância labial nesse espécime é bastante semelhante à protuberância labial dos espécimes LAPEP-0556A e B e de LAPEP-0582C (**Figura 12. J1-J2**), além das cúspides laterais também serem semelhantes quando comparadas com as cúspides desse último. Tais pontuações colocam esses espécimes em posições muito próximas em quesitos de semelhança.

A ornamentação da coroa é fraca, com apenas uma crista vertical que tem origem no ápice da cúspide principal e que alcança a protuberância labial. A margem basal da coroa é levemente subtriangular, assim como a base do LAPEP-0540B (**Figura 9. B1-B2**).

**Figura 11** – Dentes de *Parvodus* em vistas labial e apico-labial. (D), LAPEP-0576C; (E), LAPEP-0556A; (F), LAPEP-0556B. Escala: 1 mm.



Fonte: Autoria própria (2022).

### 5.2.5 LAPEP-0556A

Dente com coroa em vista apico-labial apresentando apenas um par de cúspides laterais mal preservadas (**Figura 11. E1-E2**). As demais cúspides laterais encontram-se fragmentadas ou inseridas sob a matriz rochosa. A Cúspide principal é bastante robusta, dispendo de uma protuberância labial bem desenvolvida e arredondada, ultrapassando a porção basal da coroa e apresentando uma pequena e circular escavação na porção central da superfície apical dessa protuberância.

A ornamentação da coroa foi difícil de ser analisada devido ao grau de intemperismo, mas é possível visualizar uma crista vertical na cúspide principal, bem como ocorre em todos os espécimes descritos nesse trabalho.

### 5.2.6 LAPEP-0556B

Espécime moderadamente baixo em vista apico-labial, com a face labial da coroa preservada (**Figura 11. F1-F2**). Esse dente dispõe do mesmo grau de características que o LAPEP-0556A (**Figura 11. E1-E2**), e podem ser considerados como extremamente semelhantes entre si. A cúspide principal é bastante robusta e subtriangular, assim como a do LAPEP-0556A, além disso, a forma e robustez da cúspide desses espécimes se assemelha a cúspide principal do LAPEP-0576C (**Figura 11. D1-D2**). Duas cúspides laterais estão preservadas apenas em um dos lados da coroa, enquanto o outro lado está fragmentado. A protuberância labial é desenvolvida e arredondada, sendo igual à do LAPEP-0556A.

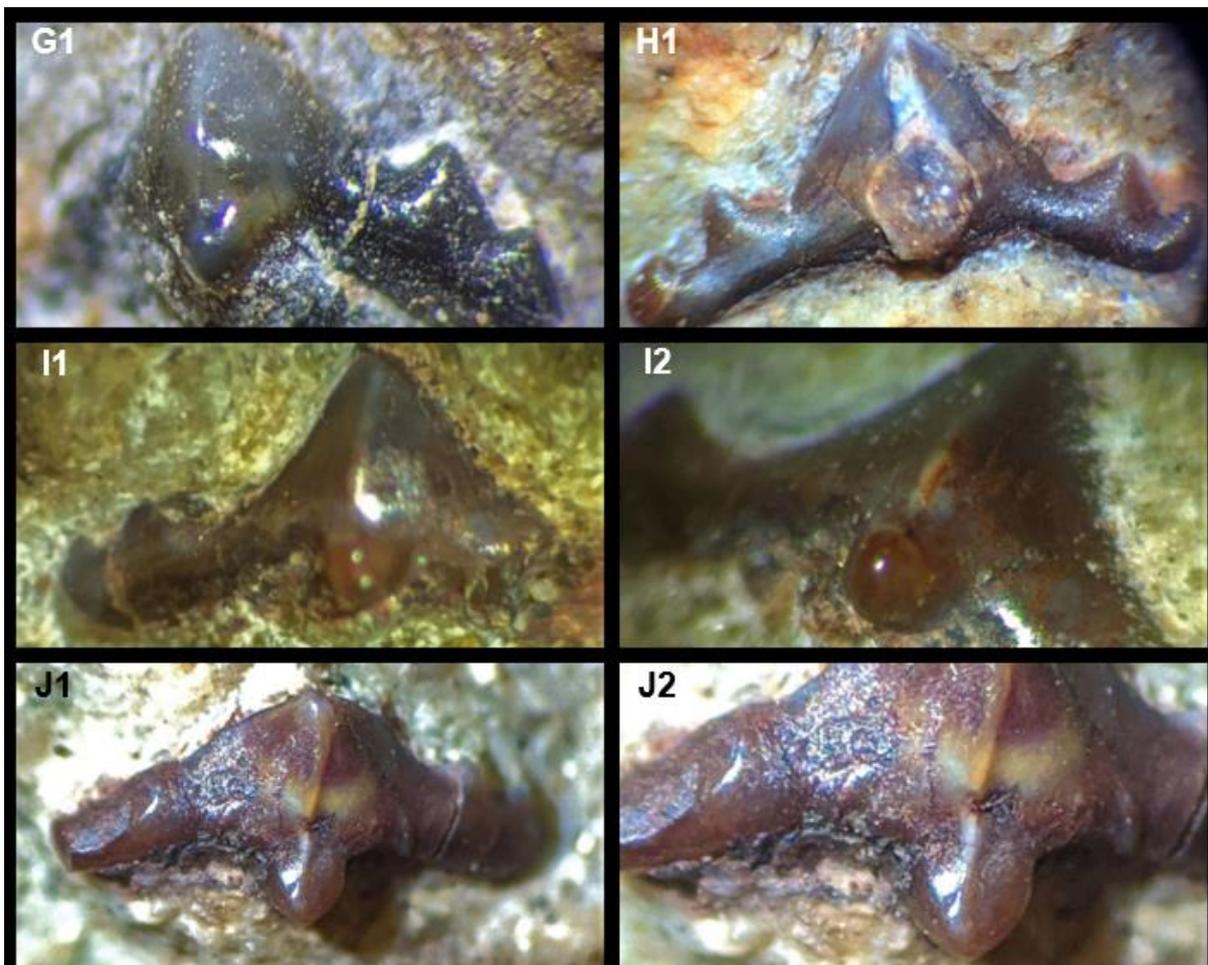
A fragmentação desse espécime dificultou mais comparações entre os outros dentes desse trabalho, principalmente com relação a comparação entre as cúspides laterais. Entretanto, a base da coroa nesse espécime e no LAPEP-0556A é levemente côncava, e ambos vão possuir uma crista vertical proeminente descendo do ápice da cúspide principal e atingindo a protuberância labial.

### 5.2.7 LAPEP-0575D

Dente pequeno, fragmentado e com apenas a cúspide principal e duas cúspides laterais do mesmo lado visíveis (**Figura 12. G1**). Em vista labial, este espécime apresenta a forma da cúspide principal e das laterais semelhantes ao LAPEP-0575B (**Figura 9. C1-C2**), contando com a robustez destas. Entretanto, o presente espécime é um dente mais baixo, com cúspides mais baixas que o LAPEP-0575B, que é um dente alto com cúspides altas e possivelmente um dente que se encontrava numa posição mais anterior. Além disso, a protuberância labial entre esses dois espécimes também tem suas diferenças, pois enquanto a do LAPEP-0575B é mais desenvolvida, maior e com uma leve escavação oval na porção central, o LAPEP-0575D tem esse caráter se apresentando de forma menor, mas ainda assim sendo arredondada e proeminente.

Com relação à ornamentação da coroa, a face da cúspide principal conta com uma única crista vertical fraca que desce do ápice da cúspide principal e acompanha a protuberância labial. A base da coroa também é mais arqueada, assim como em LAPEP-0575B.

**Figura 12** – Dentes de *Parvodus* em vista labial. (G), LAPEP-0575D; (H), LAPEP-0575C, possivelmente um dente anterior; (I), LAPEP-0582E; (J), LAPEP-0582C. Escala: 1 mm.



Fonte: Autoria própria (2022).

### 5.2.8 LAPEP-0575C

Dente em vista labial e com maior grau de intemperismo na cúspide principal (**Figura 12. H1**). O material apresenta dois pares de cúspides laterais moderadamente baixas quando comparadas com a altura da cúspide principal de 1,86 mm de altura. O formato triangular da cúspide principal se aproxima mais do formato da cúspide do LAPEP-0532A (**Figura 9. A1-A2**), entretanto, essa cúspide parece ser ainda um pouco mais larga que em LAPEP-0575C. Além disso, a primeira cúspide lateral possui a margem proximal mais escavada, enquanto a margem mais distal é mais reta. Isso proporciona uma angulação do ápice da cúspide lateral de forma arqueada em direção à cúspide central.

A protuberância labial se encontra muito intemperizada nesse exemplar. Entretanto, mesmo nessas condições é possível notar evidências que sugerem que

essa protuberância era grande e ultrapassava a margem basal da coroa, sendo proeminente. Ademais, a base da coroa nesse espécime é levemente subtriangular, assemelhando-se apenas ligeiramente a do espécime LAPEP-0540B (**Figura 9. B1-B2**).

O fato desse dente possuir uma cúspide principal bem desenvolvida, alta e com formato triangular, adicionalmente com cúspides laterais bem delimitadas e fortes e vestígios de uma protuberância labial que poderia ser bem desenvolvida, colocam esse espécime dentro do gênero *Parvodus*, mesmo tendo a protuberância labial fragmentada.

#### 5.2.9 LAPEP-0582E

Dente em vista labial com apenas a cúspide principal e um dos lados da coroa preservado (**Figura 12. I1-I2**). Esse dente se assemelha ao LAPEP-0540B (**Figura 9. B1-B2**) pelo formato da cúspide principal que é triangular, larga e com altura próxima. Na base da cúspide principal, estende-se uma protuberância labial que também pode ser considerada semelhante à de LAPEP-0540B, sendo nesse último apenas um pouco maior. De qualquer forma, essas duas protuberâncias possuem inclinação e formato arredondado similares, além de conter também a projeção em formato de gancho na borda apico-labial, sendo tal estrutura também presente no LAPEP-0532A. As cúspides laterais em LAPEP-0582E são delimitadas e relativamente robustas. O primeiro par é bem afastado da cúspide principal, o que pode ser visto no LAPEP-0540B e em demais espécimes aqui descritos.

Em termos de ornamentação da coroa, há a presença de uma crista vertical moderadamente forte que desce da região apical da cúspide e atinge o centro da protuberância labial. A base da coroa é semelhante a base do LAPEP-0540B, sendo levemente subtriangular.

#### 5.2.10 LAPEP-0582C

Espécime em vista labial apresentando uma coroa fragmentada, moderadamente robusta e cúspides definidas (**Figura 12. J1-J2**). Esse dente parece ter tido 3 pares de cúspides laterais, entretanto, somente é visível a primeira e segunda cúspide lateral em um dos lados, sendo que apenas um indício da terceira

cúspide é visível, estando provavelmente está inserida sobre a matriz rochosa. No outro lado, tais estruturas aparentam estar fragmentadas.

Esse dente é mais semelhante ao LAPEP-0576C (**Figura 11. D1-D2**) e aos espécimes LAPEP-0556A e B (**Figura 11. E1-E2; F1-F2**), havendo em todos esses a presença de uma cúspide principal mais baixa e bastante robusta. Na base da cúspide desses três espécimes, incide uma protuberância labial arredondada e mais delgada, que ultrapassa bastante a margem basal da coroa. Além disso, as cúspides laterais do LAPEP-0576C são baixas, delimitadas e volumosas, assim como é visto nas cúspides do presente espécime descrito.

É possível notar que a crista vertical bastante proeminente e marcada, assim como a crista do LAPEP-0556B. A base da coroa não é tão arqueada, lembrando a base da coroa do LAPEP-0576C, LAPEP-0556A e B.

### 5.3 AFINIDADE A *Parvodus*

Os espécimes estudados nesse trabalho foram atribuídos ao gênero *Parvodus* seguindo uma ordem de caracteres bem definidos e pré-estabelecidos na literatura que os incluem nesse grupo, como a forma e delimitação das cúspides, desenvolvimento e forma da protuberância labial e presença de cristas verticais e dobras.

Em todos os dentes analisados nesse trabalho pode ser observado uma cúspide principal bastante demarcada, robusta, sendo alta, moderadamente alta ou, por vezes, moderadamente baixa, se encaixando na heterodontia monognática que se tem estabelecida para o gênero de acordo com Rees e Underwood (2002). As cúspides laterais seguem uma individualização evidente, sendo desenvolvidas e acompanhando o grau de heterodontia, podendo variar de 2 a 3 pares de cúspides, o que condiz com as observações feitas nesse trabalho que demonstram que todos os espécimes analisados estão dentro dessa variação; a crista vertical ocorre em todas as cúspides principais, com exceção de LAPEP-0575C (**Figura 12. H1**), no qual a observação da presença desse caráter foi dificultada pelo grau de intemperismo do dente. Em suma, essa crista se apresenta forte ou relativamente desenvolvida nos espécimes, sendo muito mais evidente, por exemplo, em LAPEP-0575B e LAPEP-0582C (**Figura 9. C1-C2; e Figura 12. J1-J2**).

O arqueamento da base da coroa é visto em alguns espécimes de *Parvodus*, sendo levemente subtriangular ou mais reta. A protuberância labial possui grande relevância na identificação taxonômica desse grupo, pois ocorre de forma amplamente desenvolvida, arredondada e proeminente. As maiores e mais desenvolvidas protuberâncias labiais podem ser vista nos dentes de LAPEP-0540B, 0575B, 0576C e LAPEP-0582C (**Figura 9. B1-B2, C1-C2; Figura 11. D1-D2; e Figura 12. J1-J2**).

Quando se observa espécimes pertencentes a outros gêneros de Lonchidiidae, nota-se que dentre eles *Parvodus* possui uma maior delimitação das cúspides laterais, sendo essas mais simétricas entre si, podendo essa simetria se mostrar mais fraca ou mais forte. Além disto, todas as espécies de *Parvodus* apresentam em seus dentes uma crista vertical principal que desce do ápice da cúspide central e alcança o ombro da coroa, ou ao menos a metade da cúspide. Ademais, a protuberância labial vista nos espécimes desse trabalho confere com a protuberância labial observada entre as espécies desse gênero, bem como o formato da cúspide principal e demais cúspides, apoiando a classificação taxonômica apresentada nesse trabalho para esses espécimes.

Detalhes morfológicos permitem também diferenciar os dentes do LAPEP das espécies já descritas para o gênero, sendo o conjunto de caracteres que possuem maior peso nesse contraste os que constam na ornamentação da coroa. Todas as espécies de *Parvodus* descritas até o momento possuem uma ornamentação muito forte da coroa na face labial, mesmo que quando comparadas entre si algumas tenham essas características mais pronunciadas que outras. De fato, a maioria dessas espécies possuem mais de uma crista vertical na face labial da coroa, inclusive, algumas vão tê-las também nas cúspides laterais, havendo até mesmo a presença de algumas cristas horizontais no ombro da coroa, dobras fortes e nódulos labiais. Tal condição não é encontrada em nenhum dos espécimes estudados aqui, que somente apresentam uma única crista vertical na cúspide principal. Há até um espécime, o LAPEP-0575B (**Figura 9. C1-C2**), que apresenta uma crista vertical na primeira cúspide lateral e o indício de outra na segunda cúspide do mesmo lado, mas não possui outras cristas na face da coroa e nem cristas bifurcadas na cúspide principal.

Para cada espécie de *Parvodus*, pode-se dizer que existem diferenças ainda mais particulares entre os mesmos e os espécimes averiguados aqui. Como mencionado anteriormente, a ornamentação nos dentes deste gênero são amplas,

sendo que *P. curvidens*, é a única espécie em que há ocorrência de somente uma crista vertical isolada na cúspide principal (DUFFIN; THIES, 1997). Apesar dessa característica em comum, essa espécie difere dos dentes desse trabalho por conter também uma crista vertical em cada cúspide lateral dos seus dentes, que também dispõe de nódulos labiais fortes na base dessas, contrapondo-se com a inexistência dessa crista nas cúspides laterais dos materiais aqui analisados, com exceção de LAPEP-0575B. Além disso, a crista oclusal curva é uma característica marcante em *P. curvidens*, o que não está presente nos espécimes nos quais podem ser observados tal região anatômica (**Figura 11. E1, F1**). Ainda contrastando, a coroa dos dentes de *P. curvidens* é mais robusta e baixa, com cúspide principal também mais baixa, possuindo adicionalmente cristas longitudinais no ombro da coroa e uma protuberância labial mais fraca que a dos espécimes aqui estudados.

Apesar dos dentes juvenis de *P. pattersoni* vistos no trabalho de Rees e Underwood (2008) terem apenas uma crista vertical isolada na cúspide principal, há também a ocorrência de nódulos labiais e cristas verticais menores nas cúspides laterais. Em geral, os dentes de *P. pattersoni* são mais baixos e, mesmo que os dentes dessa espécie tenham cúspides laterais delimitadas, os espécimes do LAPEP possuem um grau de delimitação e evidência ainda maior das cúspides, além destas serem maiores em tamanho, acompanhando a altura da coroa que também é maior em si. A protuberância labial dessa espécie também é consideravelmente menor, ultrapassando apenas minimamente a coroa, assim como elucidado em Duffin (1985).

Mesmo que os dentes desse estudo, quando comparados com *P. rugianus*, sejam também altos, com cúspides altas ou moderadamente baixas, bem delimitadas e com uma protuberância labial arredondada e bastante proeminente, como observado no trabalho de Ansorge (1990) e Rees e Underwood (2002), os espécimes aqui descritos apresentam diferenças bastante consideráveis com relação a ornamentação da coroa. *Parvodus rugianus* possui em sua cúspide principal uma estria vertical que se ramifica em mais cristas, o que não é observado em nenhum dos dentes pertencentes a esse estudo, além do mais, a coroa dos dentes dessa espécie é provida de algumas dobras fortes e alguns nódulos labiais fracos ou moderados nas cúspides laterais, o que não é encontrado aqui, sendo que destas características apenas dobras na cúspide principal são observadas em LAPEP-0575B, que são bem fracas.

*P. lusitanicus* é conhecido por seus dentes serem altos e robustos, seguindo uma heterodontia gradual assim como todas as espécies do gênero, como pode ser visto nos espécimes analisados por Kriwet (2004). Os dentes desse trabalho se diferenciam dessa espécie por terem a base da coroa mais arqueada, cúspide principal mais robusta, ornamentação da coroa mais fraca e uma protuberância labial mais desenvolvida, já que esse caráter nessa espécie é muito pequeno, contando com uma leve proeminência desta.

Os dentes descritos também são facilmente diferenciáveis daqueles atribuídos a *P. celsucuspus*, diferindo por esta última espécie ter dentes com uma cúspide principal mais alta e delgada nos dentes anteriores e baixas nos dentes posteriores e laterais, mas menos robustas que a dos dentes observados aqui. Adicionalmente, a coroa acompanha inúmeras cristas na sua face labial, como pode ser observado nos dentes estudados por Rees *et al.* (2013) e a protuberância é menor que a dos espécimes desse trabalho. As cúspides laterais nessa espécie ocorrem de forma mais delgada e afiada em seu ápice, o que não é visualizado de forma marcante aqui.

Em termos de comparação dos dentes estudados nesse trabalho com os dentes de *Parvodus* já registrados na América do Sul, estes se assemelham aos 'UERJ-PMB 148 a, c' (Ver CUPELLO *et al.*, 2012; **Figura 2. E-F e H-J**) atribuídos a *Parvodus* sp. por Cupello *et al.* (2012) (Formação Missão Velha) tanto em altura quanto no formato da cúspide principal, na forma, número e delimitação das cúspides laterais, ornamentação da coroa e protuberância labial. O 'UERJ-PMB 148 a' se aproxima dos espécimes do LAPEP pelo formato arredondado e desenvolvido da protuberância labial, ultrapassando a margem basal da coroa, assim como é visualizado em LAPEP-0575D (**Figura 12. G1**), mas também possui semelhanças com LAPEP-0576C (**Figura 11. D1-D2**) com relação ao formato triangular robusto da cúspide principal e das cúspides laterais, bem como a presença de uma única crista vertical bastante fraca na cúspide principal. Essa crista vertical fraca ocorre da mesma maneira no LAPEP-0575D, além disso, nesse exemplar de Cupello *et al.* (2012), apesar de estar com a metade da coroa fragmentada, percebe-se que a margem basal da coroa possuía um certo arqueamento que poderia ser subtriangular, assim como os dos espécimes analisados aqui.

Já o 'UERJ-PMB 148 c' é um dente estreitamente semelhante ao LAPEP-0540B, LAPEP-0556A e B e LAPEP-0582C e E (**Figura 9. B1-B2; Figura 11. E1-E2;**

**F1-F2; e Figura 12. I1-I2, J1-J2**), pois a base da coroa desses espécimes é mais reta, assim como ocorre neste descrito por Cupello *et al.* (2012). Suas cúspides principais são triangulares e moderadamente robustas, sendo providas de uma protuberância labial arredondada e bem desenvolvida, com inclinação em direção à cúspide principal. A ornamentação da coroa nesses espécimes é fraca, contando apenas com algumas dobras e uma crista vertical isolada e bem demarcada que desce do ápice da cúspide principal e atinge a protuberância labial, assim como ocorre no 'UERJ-PMB 148 c'. Há também o espécime LAPEP-0532A (**Figura 9. A1-A2**) que é similar em partes com esse exemplar da Cupello *et al.* (2012), mas o que os diferenciam é a base da coroa desse espécime do LAPEP ser mais subtriangular e possuir cúspides laterais mais delimitadas entre si e mais simétricas, além da cúspide principal ser alta e estreita.

## 6 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Este trabalho descreveu os dentes de Lonchidiidae depositados no LAPEP, provenientes da Formação Aliança (Bacia de Jatobá), de idade Neojurássica. Durante esse trabalho, foi elucidado as características importantes para uma classificação mais confiável, destacando as principais questões taxonômicas para a família em questão, que até os dias atuais tem sua taxonomia sendo revisada.

Quanto as identificações, deve-se salientar que são mais difíceis em Chondrichthyes quando realizadas até níveis taxonômicos mais específicos, principalmente quando os materiais para estudo consistem apenas em dentes isolados (REES, 2008), entretanto, é possível quando se utiliza combinações de caracteres que são usadas em alguns trabalhos como características sistemáticas (LAURINI, 2010).

Considerando o conjunto de caracteres avaliados nesse trabalho e apresentados pelos dentes que foram descritos aqui, tais como altura da coroa, formato e robustez das cúspides e cúspide principal, protuberância labial e ornamentação da coroa, foi possível atribuir os materiais em questão ao gênero *Parvodus*. Adicionalmente, as diferenças entre os dentes descritos nesse trabalho com os dentes das espécies deste gênero descritos na literatura apontam que os dentes de LAPEP podem se referir a uma nova espécie para o gênero. Tal resultado seria algo inédito em termos de registros para o Brasil, inclusive para a Formação

Aliança e Jurássico brasileiro, no qual exposição de rochas que datam esse período são escassas e conseqüentemente importantes para a geologia e paleontologia do país.

Registro de *Parvodus* ocorre na Europa (Dinamarca, França, Espanha, Suécia, Bélgica, Portugal, Alemanha, Escócia e Reino Unido/Inglaterra), América do Norte (Estados Unidos), Ásia (Tailândia e China) e América do Sul (Brasil), e a afinidade taxonômica dos dentes desse gênero nesse estudo teve como base trabalhos anteriores que abordaram características diagnósticas consistentes e robustas para a identificação, inclusive contando também com o apoio de trabalhos que abordassem registros para o grupo no Brasil e em Bacias sedimentares do Nordeste (ALLAIN *et al.*, 2021; ANSORGE, 1990; BERMUDÉZ-ROCHAS, 2009; CHEN; CUNY; WANG, 2007; CUNY *et al.*, 2006; CUPELLO *et al.*, 2012; DUFFIN; THIES, 1997; DUFFIN, 1985; KRIWET, 2004; ORESKA; CARRANO; DZIKIEWICZ, 2013; REES; UNDERWOOD, 2002, 2005, 2008; REES *et al.*, 2013; SHANG; CUNY; CHEN, 2008; SILVA *et al.*, 2013).

Cupello *et al.* (2012) mostra que *Parvodus* também ocorre na Formação Missão Velha (Bacia do Araripe) datando o Cretáceo Inferior, sendo o material analisado muito próximo - em termos de características diagnósticas - aos dentes de *Parvodus* desse trabalho. Além disso, esse gênero também já foi registrado na Formação Aliança como *Parvodus* sp. por Silva *et al.* (2013). Durante a realização dessa pesquisa, não foi possível estudar pessoalmente os materiais descritos Silva *et al.* (2013) e compará-los com os dentes do LAPEP. Entretanto, não se exclui a possibilidade de que isso ocorra em estudos futuros.

Em termos paleoecológicos, é importante abordar que o declínio gradual dos Hybodontiformes nos ambientes marinhos coincide com a radiação dos tubarões Neoseláquios e raias, bem como dos Actinoptérígios teleósteos no Jurássico Médio e Superior. Estudos vem mostrando uma diversidade específica e de cunho ecológico entre os Hybodontiformes. Apesar da redução gradual nos ambientes marinhos, possivelmente devido ao aumento da competição nesses ambientes, os indivíduos dessa ordem ascenderam em paleoambientes não-marinhos ao longo do Mesozoico, parecendo ter atingido uma maior diversidade nesses ambientes no Cretáceo Inferior (BHAT; RAY; DATTA, 2018; REES; UNDERWOOD, 2005, 2008; SILVA, 2012). Todavia, até os dias atuais, os fatores que controlam a dinâmica da biodiversidade de

Hybodontiformes pós-jurássicos permanece sem uma resposta (STUMPF; MENG; KRIWET, 2022).

A presença de um gênero de Lonchidiidae na Formação Aliança apoia e pode acrescentar mais informações de cunho paleoecológicos conhecidas para esse ambiente, já que esses animais eram eurialinos e podem ter se distribuído lentamente em lagos rasos e arejados, como é caso do Paleoambiente da Formação Aliança. Além disso, *Parvodus* era muito comum na Laurásia e o presente registro contribui com informações acerca da linhagem evolutiva de Lonchidiidae e desse gênero no Supercontinente Gondwana com esta ocorrência na América do Sul.

## REFERÊNCIAS

AGUIAR, G. A.; MATO, L. F. Definição e relações estratigráficas da formação Afligidos nas bacias do Recôncavo, Tucano Sul e Camamu, Bahia, Brasil. In: **Congresso Brasileiro de Geologia**. 1990. p. 157-170.

ALLAIN, R. *et al.* Vertebrate paleobiodiversity of the Early Cretaceous (Berriasian) Angeac-Charente Lagerstätte (southwestern France): implications for continental faunal turnover at the J/K boundary. **Geodiversitas**, v. 44, n. 25, p. 683-752, 2022.

ANSORGE, J. Fischreste (Selachii, Actinopterygii) aus der Wealdentonscholle von Lobber Ort (Mönchgut/Rügen/DDR). **Paläontologische Zeitschrift**, v. 64, n. 1, p. 133-144, 1990.

ANTUNES, M. T. *et al.* Triassic fishes from the Cassange Depression (RP de Angola). **Ciências da Terra (UNL), Número Especial**, v. 1990, p. 1-64, 1990.

BARRETO, A. M. F.; POLCK, M. R. Fósseis de Pernambuco: Desafios na Busca de Conexões para Integrar Sociedade a seus Acervos. **Anuário do Instituto de Geociências**, v. 44, 2021.

BERMÚDEZ-ROCHAS, D. D. New hybodont shark assemblage from the Early Cretaceous of the Basque-Cantabrian Basin. **Geobios**, v. 42, n. 6, p. 675-686, 2009.

BHAT, M. S.; RAY, S.; DATTA, P. M. A new hybodont shark (Chondrichthyes, Elasmobranchii) from the Upper Triassic Tiki Formation of India with remarks on its dental histology and biostratigraphy. **Journal of Paleontology**, v. 92, n. 2, p. 221-239, 2018.

CAPPETTA, H. **Chondrichthyes II, Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii**. In: Schultze, H.-P. (ed.), *Handbook of Paleoichthyology*, 3B, v. 19, p. 193, 1987.

CHEN, L.; CUNY, G.; WANG, X. the chondrichthyan fauna from the Middle-Late triassic of Guanling (Guizhou province, sW China). **Historical Biology**, v. 19, n. 4, p. 291-300, 2007.

CUNY, G. *et al.* A new hybodont shark assemblage from the Lower Cretaceous of Thailand. **Historical Biology**, v. 18, n. 1, p. 21-31, 2006.

CUPELLO, C. D. *et al.* The Hybodontiformes (Chondrichthyes: Elasmobranchii) from the Missão Velha Formation (? Lower Cretaceous) of the Araripe Basin, North-East Brazil. **Comptes Rendus Palevol**, v. 11, n. 1, p. 41-47, 2012.

DANTAS, J. R. A.; FILHO, C. A. L. **Síntese da Geologia de Pernambuco**. Recife, 2007. Disponível em: [https://www.dnpm-pe.gov.br/Sint\\_PE/SintesePE\\_01.htm](https://www.dnpm-pe.gov.br/Sint_PE/SintesePE_01.htm). Acesso em: 03 set. 2022.

DE MELO MENDES, D. *et al.* Caracterização geológica e estratigráfica da região a norte de Inajá (PE), Bacia de Jatobá, nordeste do Brasil. **Revista de Geociências do Nordeste**, v. 6, n. 2, p. 32-44, 2020.

DUFFIN, C. J. Revision of the hybodont selachian genus *Lissodus* Brough (1935). **Palaeontographica. Abteilung A, Paläozoologie, Stratigraphie**, v. 188, n. 4-6, p. 105-152, 1985.

- DUFFIN, C. J.; THIES, D. Hybodont shark teeth from the Kimmeridgian (Late Jurassic) of northwest Germany. **Geologica et Palaeontologica**, v. 31, p. 235-256, 1997.
- EVERHART, M. J. Occurrence of the hybodont shark genus *Meristodonoides* (Chondrichthyes; Hybodontiformes) in the Cretaceous of Kansas. **Transactions of the Kansas Academy of Science**, v. 114, n. 2, p. 33-46, 2011.
- FOLLESA, M. C. *et al.* Spatial variability of Chondrichthyes in the northern Mediterranean. **Scientia Marina**, v. 83, n. S1, p. 81-100, 2019.
- FRAGOSO, L. G. C. *et al.* Shark (Chondrichthyes) microremains from the Lower Cretaceous Quiricó Formation, Sanfranciscana Basin, Southeast Brazil. **Historical Biology**, p. 1-9, 2019.
- GINTER, M.; HAMPE, O.; DUFFIN, C. **Chondrichthyes Paleozoic Elasmobranchii Teeth**. In: Schultze, H.-P (Ed), Handbook of Paleoichthyology, v. 3D. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 168 p. 2010.
- GUZMÁN, J. *et al.* Estratigrafia da Bacia de Jatobá: estado da arte. **Estudos Geológicos**, v. 25, n. 1, p. 53-76, 2015.
- KLUG, S. *et al.* A Late Jurassic freshwater shark assemblage (Chondrichthyes, Hybodontiformes) from the southern Junggar Basin, Xinjiang, Northwest China. **Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments**, v. 90, n. 3, p. 241-257, 2010.
- KRIWET, J. Late Jurassic selachians (Chondrichthyes: Hybodontiformes, Neoselachii) from Central Portugal. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Monatshefte**, p. 233-256, 2004.
- KUCHLE, J. *et al.* A contribution to regional stratigraphic correlations of the Afro-Brazilian depression—The Dom João Stage (Brotas Group and equivalent units—Late Jurassic) in Northeastern Brazilian sedimentary basins. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 31, n. 4, p. 358-371, 2011.
- LAURINI, C. R. **Elasmobrânquios fósseis da Serra do Cadeado, Estado do Paraná (formação Rio do Rasto, permiano superior)**. 2010. 79 f. Dissertação (Mestrado em Biologia comparada) - Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto – SP, 2010.
- LEUZINGER, L. *et al.* A new chondrichthyan fauna from the Late Jurassic of the Swiss Jura (Kimmeridgian) dominated by hybodonts, chimaeroids and guitarfishes. **Papers in Palaeontology**, v. 3, n. 4, p. 471-511, 2017.
- ORESKA, M. P. J.; CARRANO, M. T.; DZIKIEWICZ, K. M. Vertebrate paleontology of the Cloverly Formation (Lower Cretaceous), I: faunal composition, biogeographic relationships, and sampling. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 33, n. 2, p. 264-292, 2013.
- PATTERSON, C. British wealden sharks. **Bulletin of the British Museum (Natural History.) Geology**, v. 11, n. 7, p. 283-350, 1966.

PRASAD, G. V. *et al.* Hybodont shark teeth from the continental Upper Triassic deposits of India. **Mesozoic fishes**, v. 4, p. 413-432, 2008.

REES, J. Interrelationships of Mesozoic hybodont sharks as indicated by dental morphology—preliminary results. **Acta geologica polonica**, v. 58, n. 2, p. 217-221, 2008.

REES, J.; UNDERWOOD, C. J. The status of the shark genus *Lissodus* Brough, 1935, and the position of nominal *Lissodus* species within the Hybodontoida (Selachii). **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 22, n. 3, p. 471-479, 2002.

REES, J.; UNDERWOOD, C. J. Hybodont sharks from the Middle Jurassic of the Inner Hebrides, Scotland. **Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh**, v. 96, n. 4, p. 351-363, 2005.

REES, J.; UNDERWOOD, C. J. Hybodont sharks of the English Bathonian and Callovian (middle Jurassic). **Palaeontology**, v. 51, n. 1, p. 117-147, 2008.

REES, J. *et al.* Non-marine selachians from the basal Cretaceous of Charente, SW France. **Cretaceous Research**, v. 44, p. 122-131, 2013.

ROCHA, D. E. G. A.; AMARAL, C. A. Caracterização Geológica e Geométrica dos Aquíferos (Meta B). Hidrogeologia da Bacia Sedimentar do Jatobá: Sistema Aquífero Tacaratu/Inajá. **Ministério de Minas e Energia-Ministério da Ciência e Tecnologia**, 2007.

ROCHA, D. E. G. A. **Caracterização do intervalo carbonático do sistema lacustre aptiano da Bacia do Jatobá, NE do Brasil**. 2011. 128 f. Tese (Doutorado em Geologia sedimentar e ambiental) – Universidade Federal de Pernambuco, Recife - PE, 2011.

SCHNETZ, L. *et al.* Morphology and evolutionary significance of phosphatic otoliths within the inner ears of cartilaginous fishes (Chondrichthyes). **BMC evolutionary biology**, v. 19, n. 1, p. 1-13, 2019.

SHANG, Q.; CUNY, G.; CHEN, L. Early Middle Jurassic vertebrate microremains from the Three Gorges area, southern China. **Historical Biology**, v. 20, n. 2, p. 87-99, 2008.

SILVA, M. C. *et al.* Paleoictiofauna da Formação Aliança (Jurássico Superior), Bacia de Jatobá, Nordeste do Brasil. **Paleontologia: Cenários de Vida. Editora Interciência, Rio de Janeiro**, p. 595-608, 2011.

SILVA, M. C. **Paleovertebrados da Formação Aliança, Jurássico Superior da Bacia de Jatobá, Nordeste do Brasil**. 2012. 163 f. Tese (Doutorado em Geologia sedimentar e ambiental) – Universidade Federal de Pernambuco, Recife - PE, 2012.

SILVA, M. C. *et al.* *Planohybodus marki* e *Parvodus* sp. na Formação Aliança, Jurássico Superior da Bacia de Jatobá, nordeste do Brasil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 23., 2013, Gramado. **Anais [...]** Gramado: Paleontologia em Destaque: boletim informativo da Sociedade Brasileira de Paleontologia, 2013. v. 1, p. 282.

STUMPF, S.; MENG, S.; KRIWET, J. Diversity Patterns of Late Jurassic Chondrichthyans: new insights from a historically collected hybodontiform tooth assemblage from Poland. **Diversity**, v. 14, n. 2, p. 85, 2022.

UNDERWOOD, C. J.; REES, J. Selachian faunas from the lowermost Cretaceous Purbeck Group of Dorset, southern England. In: **Life and Environments in Purbeck Times (Special Papers in Palaeontology)**. Paleontological Association, 2002. p. 83-101.

VIANA, C. F. *et al.* Revisão estratigráfica da bacia Recôncavo/Tucano. **Boletim técnico da Petrobrás**, v. 14, n. 3-4, p. 157-192, 1971.