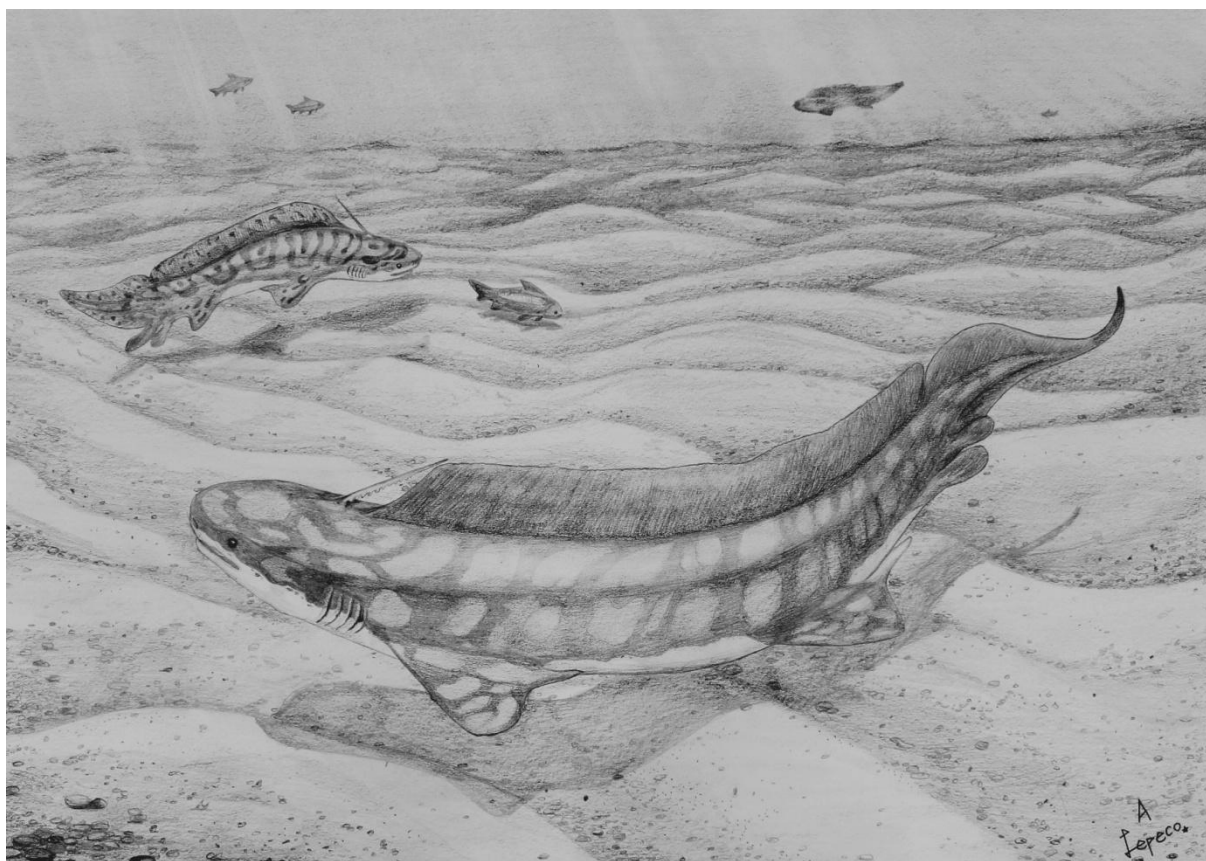


**CONTRIBUIÇÕES AO CONHECIMENTO SOBRE OS
CHONDRICHTHYES PERMIANOS DA BACIA DO PARANÁ
NO BRASIL**



VICTOR EDUARDO PAULIV CARDENES DA COSTA

ORIENTADOR – Prof^ª. Dra. Ana Maria Ribeiro

CO-ORIENTADOR – Prof. Dr. Eliseu Vieira Dias

Porto Alegre - 2017

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS**

**CONTRIBUIÇÕES AO CONHECIMENTO SOBRE OS
CHONDRICHTHYES PERMIANOS DA BACIA DO PARANÁ
NO BRASIL**

VICTOR EDUARDO PAULIV CARDENES DA COSTA

ORIENTADOR – Dra. Ana Maria Ribeiro

CO-ORIENTADOR – Dr. Eliseu Vieira Dias

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Ernesto Luiz Correa Lavina – Universidade do Vale do Rio dos Sinos, Brasil

Prof. Dr. Felipe Lima Pinheiro – Universidade Federal do Pampa, Brasil

Prof^a. Dra. Valéria Gallo – Universidade Estadual do Estado do Rio de Janeiro, Brasil

Tese de doutoramento apresentada como
requisito parcial para a obtenção do título de
Doutor em Ciências.

Porto Alegre - 2017

CIP - Catalogação na Publicação

Costa, Victor Eduardo Pauliv Cardenes da
Contribuições ao conhecimento sobre os
Chondrichthyes permianos da Bacia do Paraná / Victor
Eduardo Pauliv Cardenes da Costa. -- 2017.

187 f.

Orientadora: Ana Maria Ribeiro.

Coorientador: Eliseu Vieira Dias.

Tese (Doutorado) -- Universidade Federal do Rio
Grande do Sul, Instituto de Geociências, Programa de
Pós-Graduação em Geociências, Porto Alegre, BR-RS,
2017.

1. Elasmobranchii. 2. Euchondrocephali. 3.
Taxonomia. I. Ribeiro, Ana Maria, orient. II. Dias,
Eliseu Vieira, coorient. III. Título.

“Queremos buscar a verdade, não importa aonde ela nos leve. Mas para encontrá-la, precisaremos tanto de imaginação quanto de ceticismo. Não teremos medo de fazer especulações, mas teremos o cuidado de distinguir a especulação do fato.”

Carl Sagan

Agradecimentos

Inicialmente gostaria de agradecer ao Programa de Pós-Graduação em Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (PPGGEO – UFRGS) pela oportunidade a mim ofertada de realizar o meu mestrado e este doutorado, me permitindo crescer tanto profissionalmente quanto pessoalmente.

Aos professores do PPGGEO – UFRGS em especial aos doutores Marina B. Soares, Paulo A. Souza, Roberto Iannuzzi, João C. Coimbra e principalmente Cesar L. Schultz.

A equipe da secretaria do PPGGEO - UFRGS: Roberto M. Pereira e Letícia M. Barbosa bem como aos seus auxiliares.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo financiamento desta pesquisa por meio da bolsa de doutorado número 141235/2013-6.

Ao Dr. Eliseu Vieira Dias, meu professor na Universidade Positivo, me orientou na Universidade Federal do Paraná e me co-orientou no mestrado e doutorado na UFRGS. Agradeço pela amizade e companheirismo, sendo não só um professor e orientador, mas principalmente um grande amigo.

À minha orientadora, a Dra. Ana Maria Ribeiro por aceitar me orientar, confiar na minha capacidade, pelas responsabilidades assumidas e por muito colaborar com este trabalho.

Aos membros da banca examinadora desta tese por aceitar o convite e avaliar este trabalho, bem como aos suplentes desta banca.

Ao Museu de Ciências Naturais do Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná (MCN-SCB-UFPR), ao Laboratório de Paleontologia da Universidade Estadual do Oeste do Paraná (UNIOESTE) e a Sessão de Paleontologia da Fundação Zoobotânica do Estado do Rio Grande do Sul (FZB-RS) pelo fornecimento de infraestrutura necessária para a preparação e estudo dos espécimes, assim como pelo apoio oferecido.

Ao meu grande amigo e mestre vice-diretor do MCN-SBC-UFPR, o prof. MSc. Fernando Antonio Sedor pelo fornecimento material de estudo, pelas inúmeras horas de discussões técnicas pela amizade durante todos esses anos de convívio e por sempre ter acreditado em meu potencial.

A Jorge Ferigolo pelas discussões técnicas e filosóficas.

À Universidade Positivo, Laboratório de Foraminíferos e Micropaleontologia Ambiental (LaFMA-UFPR) (em especial à Sibelle T. Dissaró), e ao Laboratório de Paleontologia de Vertebrados por cederem laboratórios para analisar e fotografar os exemplares. Ao Centro de Microscopia Eletrônica do Sul (CEME-SUL), Universidade Federal do Rio Grande (FURG) por disponibilizar um microscópio eletrônico de varredura para tirar micrografias de parte do material estudado nessa tese.

Ao Sci-hub por ajudar a conseguir diversas bibliografias difíceis de serem conseguidas.

Aos curadores de coleções paleontológicas por me permitirem a consulta a espécimes: Rodrigo Machado (DNPM), Maria Cláudia Malabarba e Marco Brandalise de Andrade (MCT-PUC-RS), João C. Coimbra (UFRGS) e Oliver Hampe (Museu für Naturkunde – Berlim).

A Rafael Costa e Manoela Voitovicz Cardoso pela acolhida no Rio de Janeiro.

A todos os meus colegas doutorandos, mestrandos e bolsistas de IC da Seção de Paleontologia da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul em especial ao meu amigo Leonardo Kerber.

A todos os meus colegas e amigos da UFRGS em especial a Marcos André F. Sales, Felipe L. Pinheiro, David D. da Silva, Fábio H. Veiga, Matias Ritter, Paulo Martinez, Agustín Martinelli, Heitor Francischini.

Ao meus amigos do grupo “Age da Paleonto” pelas discussões paleontológicas.

Aos meus amigos de MCN-SCB-UFPR, Thiago Carlisbino, Luciana Carvalho Santa Rosa pela parceria e amizade desde o final da minha graduação.

A todos os meus amigos de Curitiba que contribuíram direta ou indiretamente para que eu obtivesse este êxito profissional, incluindo-se aqui amigos de colégio, Universidade Positivo, Universidade Federal do Paraná, amigos de aventuras do grupo Friends Trilhas e Aventuras.

Ao Departamento de Geologia da Universidade Federal do Paraná pela oportunidade de ministrar a disciplina de Paleontologia, experiência que muito me fez crescer profissionalmente. Da mesma forma, agradeço aos meus colegas de departamento em especial ao professor Róbson Bolzon pela oportunidade e aos professores Cristina Vega e Eduardo C. Hindi por toda a ajuda.

A Anderson Lepeco e a Júnyor Nadaline pelas belas ilustrações que muito agregaram aos meus trabalhos.

A todos os meus ex-alunos da disciplina de Paleontologia ministrada na Universidade Federal do Paraná no segundo semestre de 2016. Ser professor não é só ter a dívida de ensinar. Também é a dívida de aprender com os seus alunos. Muito obrigado por todo o aprendizado que eu tive com vocês.

A todos os professores que muito me ensinaram para que eu chegasse até aqui.

A todos os membros da família Rasbold Zorzi, por me darem todo o apoio no momento mais difícil dessa jornada, sempre me fazendo acreditar que eu conseguiria. Vocês foram decisivos para eu concluir esse objetivo. A gratidão e a amizade que eu tenho por vocês é para a vida inteira!

Ao meu pai, meus irmãos, meus primos, tios e tias e em especial ao meu tio Valter Pauliv pela companhia e apoio.

A Benvinda Zampieri por todo o carinho.

Por fim, gostaria de fazer um agradecimento especial a minha mãe Neide Pauliv pela educação, incentivo, por todo o carinho e amor incondicional. Muito obrigado por estar sempre ao meu lado, acreditar no meu potencial!

APRESENTAÇÃO DA ESTRUTURA DA TESE

A presente tese é um dos requisitos parciais para a obtenção do Título de Doutor em Ciências pelo Programa de Pós-Graduação de Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Este trabalho objetiva realizar a descrição e a determinação taxonômica de novos espécimes de Chondrichthyes procedentes de rochas permianas da Bacia do Paraná. Esta tese foi elaborada de acordo com as orientações da “Norma 103 – Submissão de teses e dissertações na forma de artigos”, em vigência no Programa de Pós-Graduação em Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul¹.

De acordo com esta norma, **o corpo principal desta tese é composto por um mínimo de três artigos científicos publicados ou submetidos a periódicos** com corpo editorial permanente e revisores independentes e classificados nos estratos Qualis da CAPES A1, A2, B1 ou B2, podendo até ser B3 somente para o caso de periódico internacional. Ainda segundo a mesma norma, estes artigos devem ser precedidos de uma **breve introdução sobre o tema e descrição do objeto de pesquisa, na qual estão sumarizados os objetivos e a filosofia de pesquisa desenvolvidos, contendo o estado da arte sobre o objeto de pesquisa.**

Desta forma, para facilitar a compreensão do leitor, a tese foi dividida em dois capítulos. O capítulo I abrange os seguintes tópicos: uma breve introdução que estabelece o tema e descreve o objeto da pesquisa, resumindo o atual estado do conhecimento do assunto abordado; os objetivos da pesquisa; o Material estudado e a metodologia utilizada, abordando quais e quantos são os espécimes utilizados, a procedência, local onde os espécimes encontram-se tombados, técnicas de coleta e preparação dos fósseis e por fim a análise integradora dos artigos da tese, na qual são apresentados e sintetizados as principais conclusões obtidas com estes artigos. O capítulo II corresponde ao corpo principal da tese, incluindo um artigo publicado e outros dois submetidos a periódicos científicos com corpo editorial permanente e revisores externos.

As citações e referências seguem as normas da ABNT.

¹Norma 103 do Programa de Pós-graduação em Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (aprovada em 1º de março de 2012). Disponível em <https://www.ufrgs.br/ppggeo/ppggeo/wp-content/uploads/2016/12/norma-103.pdf>

Sumário

CAPÍTULO I – INTRODUÇÃO	16
Resumo.....	17
Abstract.....	18
1. Introdução	19
2. Principais Grupos de Elasmobrânquios do final da Era Paleozoica	24
2.1. Xenacanthiformes	24
2.2. Symmoriiformes	27
2.3. Ctenacanthiformes	29
2.4. Sphenacanthidae	31
2.5. Hybodontiformes	32
2.6. Orodontiformes.....	34
2.7. Eugeneodontiformes	35
2.8. Petalodontiformes	36
3. Chondrichthyes do Paleozoico Brasileiro	39
4. Contexto geológico.....	41
4.1. Bacia do Paraná.....	41
4.1.1. Grupo Itararé	41
4.1.2. Grupo Guatá.....	45
4.1.3. Grupo Passa Dois	46
4.1.3.2. Formação Teresina	47
4.1.3.3. Formação Rio do Rasto.....	48
6. Elasmobrânquios permianos da Bacia do Paraná no Brasil.....	51
6.1. Chondrichthyes do Grupo Itararé	51
6.1.2. Cladodontomorphi indet. Membro Budó, Formação Rio do Sul	52
6.2. Chondrichthyes do Grupo Guatá, Formação Rio Bonito	53
6.2.1. <i>Sphenacanthus gondwanus</i> (Silva-Santos, 1947).....	54
6.3. Chondrichthyes do Grupo Passa Dois	55
6.3.1. Chondrichthyes da Formação Irati	55
6.3.1.1. <i>Xenacanthus pricei</i> Würdig-Maciel, 1975	56
6.3.1.2. <i>Sphenacanthus sanpauloensis</i> Chahud, Fairchild e Petri, 2010	57
6.3.1.3. <i>Orodus ipeunaensis</i> Chahud, Fairchild e Petri, 2010	58
6.3.1.4. <i>Taquaralodus albuquerquei</i> (Silva-Santos, 1946)	59
6.1.3.2. <i>Itapyrodus punctatus</i> (Silva-Santos, 1990).....	61

6.1.3.4. <i>Amelacanthus</i> sp.....	62
6.1.3.5. Elasmobranchii <i>incertae sedis</i>	63
6.4. Elasmobrânquios da Formação Teresina.....	63
6.4.1. <i>Xenacanthus santosi</i> Würdig-Maciel, 1975	63
6.4.2. <i>Orodus milleri</i> Würdig-Maciel, 1975	65
6.4.3. <i>Wurdigneria obliterated</i> Richter, 2005	66
6.4.4. <i>Tiaraju tenuis</i> Richter, 2007.....	68
6.4.5. <i>Ctenacanthus</i> sp.	69
6.5. Elasmobrânquios da Formação Corumbataí	69
6.6. Elasmobrânquios da Formação Rio do Rasto	70
6.6.1. <i>Sphenacanthus riorastoensis</i> Pauliv, Dias e Sedor (2012).....	71
6.6.2. <i>Xenacanthus ragonhai</i> Pauliv et al., 2014.....	72
6.6.3. Hybodontiformes indet.....	74
7. Objetivos	74
7.1. Objetivo geral	74
7.2. Objetivos específicos	74
8. Justificativa.....	75
9. Material e Métodos.....	75
9.1. Material.....	75
9.2. Métodos.....	76
9.3 Terminologia anatômica	77
10. Análise integradora dos artigos da tese	78
11. Considerações Finais.....	82
10. Referências	84
CAPÍTULO II – ARTIGOS	101
ARTIGO 1: The first Western Gondwanan species of <i>Triodus</i> Jordan 1849: A new <i>Xenacanthiformes</i> (Chondrichthyes) from the late Paleozoic of Southern Brazil.....	102
ARTIGO 2: Implications of new occurrences of xenacanthiform sharks in the Guadalupian of the Paraná Basin, southern Brazil.....	114
PAULIV, V.E.; Francischini, H.; Martinelli, A.G.; Dias, E.V.; Dentzien-Dias, P.C.; Schultz, C.L.; Soares, M.B; Ribeiro, A.M. Implications of new occurrences of xenacanthiform sharks in the Guadalupian of the Paraná Basin, southern Brazil. <i>Journal of South American Earth Sciences</i> : Submetido.	
ARTIGO 3: A new <i>Symmoriformes</i> shark and other chondrichthyan teeth from the earliest Permian of Brazil.....	156

PAULIV, V.E.; Dias, E.V.; Sedor, F.A.; Weinschütz, L.C.; Ribeiro, A.M. A new Symmoriformes shark and other chondrichthyan teeth from the earliest Permian of Brazil. Revista Brasileira de Paleontologia: Submetido.....	156
ANEXOS	185
HISTÓRICO ESCOLAR	186

Índice de Figuras

Figura 1. Carta Cronoestratigráfica Internacional de 2015 do Cambriano ao Recente (traduzida e modificada de COHEN <i>et al.</i> , 2015).	20
Figura 2. Dentes de Chondrichthyes do Devoniano Inferior atribuídos ao gênero <i>Leonodus carlsi</i> (extraído de BOTELLA; DONOGHUE; MARTÍNEZ-PÉREZ, 2009). Escala: A = 0,5 mm, B = 0,2 mm, C = 5 mm.	21
Figura 3. Vista lateral do tubarão <i>Isurus oxyrinchus</i> Rafinesque, 1810, onde se notam as características básicas do grupo: corpo fusiforme, aberturas branquiais posicionadas lateralmente e boca posicionada anteroventralmente. Foto: Conlin, 2011.	21
Figura 4. Vista ventral da raia <i>Manta</i> Bancroft, 1829, onde é possível notar as características básicas do grupo: corpo achatado, aberturas branquiais posicionadas ventralmente à cabeça e nadadeira peitoral expandida e conectada ao corpo. Foto: Schmahl, 2010.	22
Figura 5. A quimera <i>Hydrolagus colliei</i> (Lay e Benett, 1839) em vista lateral. Foto: Snook, 2014.	23
Figura 6. Reconstituição corporal de um Xenacanthiformes (SCHAEFFER; WILLIAMS, 1977).	25
Figura 7. Três espécimes de <i>Lebachacanthus senckenbergianus</i> (Fritsch, 1889) do Cisuraliano (Permiano Inferior) da Alemanha em exposição no Naturhistorisches Museum Schloss Bertholdsburg, Schleusingen, Alemanha. Foto: Victor E. Pauliv. ...	25
Figura 8. Dentes de <i>Reginaselache morrissi</i> Turner e Burrow, 2011 do Viseano médio (Mississipiano, Carbonífero) da Austrália em vista lateral/coronal (A), lateral (B) e labiolateral (C) (TURNER; BURROW, 2011). Escala: 1 mm.	26
Figura 9. Dente de <i>Orthacanthus kounoviensis</i> Fritsch, 1889 em vista lingual do Cisuraliano (Permiano inferior) da República Tcheca (GINTER; HAMPE; DUFFIN, 2010).	26
Figura 10. Fóssil de <i>Akmonistium zangerli</i> Coates e Sequeira, 2001 (provável sinônimo de <i>Stethacanthus altonensis</i> St. John e Worthen, 1875 <i>sensu</i> GINTER; HAMPE; DUFFIN, 2010) do Carbonífero da Escócia e reconstituições do esqueleto e da aparência externa. Escala: 5 cm (COATES; SEQUEIRA, 2001). Notar a presença de cláspers associados à nadadeira pélvica indicando se tratar de um macho.	28
Figura 11. Fóssil de <i>Falcatus falcatus</i> Lund, 1985, do fóssil <i>lagerstätten</i> de Bear Gulch, Montana, EUA, da coleção do Staatliches Museum für Naturkunde, Karlsruhe,	

Alemanha. Notar a presença de cláspers associados à nadadeira pélvica indicando se tratar de um macho. Foto: Zell, 2010.....	28
Figura 12. Reconstituição do esqueleto <i>Falcatus falcatus</i> , do fóssil <i>lagerstätten</i> de Bear Gulch, Montana, EUA, mostrando seu longo espinho dorsal, incluindo a reconstrução do órgão sexual masculino (cláspers).. Escala: 10 cm (LUND, 1985)...	29
Figura 13. Dentes de <i>Symmorium reniforme</i> Cope, 1893, Pensilvaniano dos Estados Unidos da América, evidenciando o padrão "cladodonte", no qual a cúspide mediana é maior e flanqueada por cúspides laterais menores e base com porção oral pronunciada. A-C: dente extraído do holótipo em vistas labial (A), aboral (B) e lingual oblíqua (C); D-E: um dente de tamanho mediano em vistas labial/aboral (D) e labial (E). Escala: 5 mm (GINTER; HAMPE; DUFFIN, 2010).	29
Figura 14. Vista lateral de um espinho de nadadeira de <i>Ctenacanthus compressus</i> Newberry, 1889 (MAISEY, 1981). Escala: 10 mm.....	30
Figura 15. Três dentes do Ctenacanthiformes <i>Glikmanius occidentalis</i> (Leidy, 1859), incluindo o holótipo (A, B e C em vistas lingual, aboral e labial/aboral, respectivamente) e outros dois espécimes (D e E em vista labial e lateral, respectivamente), do Pensilvaniano dos EUA (A-D) e da Rússia (E) (GINTER; IVANOV; LEBEDEV, 2005). Escala: 1 cm.....	31
Figura 16. Reconstituição corporal de um <i>Ctenacanthus</i> . Escala: 10 cm (ZANGERL, 1981).....	31
Figura 17. Diferentes dentes de <i>Sphenacanthus carbonarius</i> (Giebel, 1848) do Pensilvaniano (Carbonífero) da Bacia de Puertollano (Espanha) nas vistas labial (A), coronal-lingual (B), labial (C), labial (D) e coronal (E-F) (GINTER; HAMPE; DUFFIN, 2010).....	32
Figura 18. Reconstituição corporal do Hybodontiformes <i>Hybodus</i> sp. (MAISEY, 1982b).....	33
Figura 19. Dentes de <i>Lissodus sardiniensis</i> Fischer <i>et al.</i> , 2010 (Hybodontiformes) do Gzheliano-Asseliano (limite Carbonífero/Permiano) da Itália. Holótipo em vista labial (A), oclusal (B) e lingual (C) e um dos parátipos em vista labial (D), oclusal (E) e lingual (F), (FISCHER; SCHNEIDER; RONCHI, 2010). Escala: 0,1 mm.....	34
Figura 20. Dente de <i>Orodus ramosus</i> Agassiz, 1838, Viseano (Mississippiano, Carbonífero) da Inglaterra. Foto: Victor E. Pauliv.....	35
Figura 21. Dentes de <i>Helicoprion jigmenense</i> Chen, Cheng e Yin, 2007, do Permiano inferior da China, formando uma espiral, o que é comum a muitos Eugeneodontiformes (CHEN; CHENG; YIN, 2007). Escala: 5 cm.....	36

Figura 22. <i>Belantsea montana</i> Lund, 1989, do calcáreo Bear Gulch, Montana, E.U.A., um raro espécime completo de Petalodontiformes (LUND, 1989)	37
Figura 23. Reconstrução de <i>Belantsea montana</i> calcáreo Bear Gulch, Montana, E.U.A. (LUND, 1989). Escala em centímetros.....	38
Figura 24. Localização da Bacia Sedimentar do Paraná no território brasileiro (baseado em MILANI et al., 2007a).....	42
Figura 25. Carta cronoestratigráfica traduzida de Holz et al. (2010) da Bacia do Paraná.....	44
Figura 26. Esquema simplificado representando as diferentes subdivisões do Grupo Itararé de acordo com Schneider et al. (1974), França e Potter (1988) e Holz et al. (2010), dando destaque a posição do "Folhelho Lontras" e a posição da Formação Rio do Sul segundo Holz et al. (2010), e a sua subdivisão nos membros Budó e Suspiro.	45
Figura 27. Mapa paleogeográfico apresentado por Dias (2012), representando o Sudoeste do Gondwana entre o Permiano Médio e Permiano Superior, evidenciando os sistemas lacustres, fluviais e deltaicos responsáveis pela deposição das formações Rio do Rasto (Brasil), Gai-As (Namíbia) e porção inferior do Grupo Beaufort (África do Sul).....	50
Figura 28. Termos morfológicos de dentes de tubarões, dentes com "base primitiva" (<i>aulacorhize</i>) (A-E); dentes com "base euselachiana" (<i>anaulacorhize</i>) (F-G). <i>Denaea</i> em vistas lateral (A), labial (B) e lingual (C); <i>Diplodoselache</i> em vistas oral (D) e aboral (E); Euselachii gen. e sp. indet. em vistas labial (F) e lingual (G) (modificado de GINTER; HAMPE; DUFFIN, 2010).....	52
Figura 29. Dente de Chondrichthyes (MP-M-16) do tipo cladodonte coletado na fácies Budó, Estado do Rio Grande do Sul (extraído de BARCELLOS, 1975)	53
Figura 30. Foto da amostra (DGM 73-P) que contém a impressão do holótipo de <i>Sphenacanthus gondwanus</i> e uma impressão de <i>Heteropecten catharinae</i> coletada no Arenito Taió, Formação Rio Bonito de Santa Catarina (foto: Victor Pauliv).	55
Figura 31. Holótipo (MP-UFRGS-MP-M-3) de <i>Xenacanthus pricei</i> em vistas labial (A), lateral (B) e coronal (C) (WÜRDIG-MACIEL, 1975). Foto tirada sem legenda pela autora.	57
Figura 32. Espinho de <i>Sphenacanthus sanpauloensis</i> (GP/2T-204) (CHAHUD; FAIRCHILD; PETRI, 2010). Escala: 10 mm.	57

Figura 33. Detalhe das costelas e tubérculos (A-D) do holótipo (CP/2T-204) de <i>Sphenacanthus sanpauloensis</i> (CHAHUD; FAIRCHILD; PETRI, 2010). Escala: 5 mm.	58
Figura 34. Dente de <i>Orodus ipeunaensis</i> (GP/2T-205) em vista labial (A), lingual (B), coronal (C) e aboral (D) (CHAHUD; FAIRCHILD; PETRI, 2010).....	59
Figura 35. Um dos dentes descritos e atribuídos a <i>Taquaralodus albuquerquei</i> (GP/2E-3754) por Chahud e Petri (2010) em vista lateral (A), coronal (B), lingual (C) e labial (D). Escala: 2 mm.	61
Figura 36. Dois fragmentos de espinhos atribuídos por Chahud e Petri (2014) ao gênero <i>Amelacanthus</i> , um corresponde a porção distal (A-B, em vistas lateral direita e esquerda, respectivamente) e outro correspondente a porção proximal (C-D, em vistas lateral direita e esquerda, respectivamente). Escala: 1 cm.	62
Figura 37. Holótipo de <i>Xenacanthus santosi</i> (MP-UFRGS-MP-M-80) em vista labial (A), lateral (B) e lingual (C) (WÜRDIG-MACIEL, 1975). Foto tirada sem legenda pela autora.	65
Figura 38. Holótipo de <i>Orodus milleri</i> (MP-UFRGS-MP-M-92) em vista coronal (A), aboral (B), lateral (C), labial (D) e lingual (E) (WÜRDIG-MACIEL, 1975). Foto tirada sem legenda pela autora.....	66
Figura 39. Um dos parátipos de <i>Wurdigneria obliterata</i> (MCP-3891-PV) em vista lingual (A) e labial (B), coronal (C), laterais (D-E) e aboral (F) (RICHTER, 2005). Escala: 1 mm.....	67
Figura 40. Dente de <i>Tiaraju tenuis</i> MCP-33905-PV em vista possivelmente labial (A), possivelmente lingual (B), labial-coronal (C) e coronal (D) Extraído de Ginter, Hampe e Duffin (2010). Escala: 1 mm.	68
Figura 41. Espinho de nadadeira (MP-UFRGS-MP-M-10) coletado nas proximidades do Município de Dom Pedrito, Rio Grande do Sul, Brasil (WÜRDIG-MACIEL, 1975). Foto tirada sem legenda pela autora.	69
Figura 42. Fragmentos de espinhos de nadadeira (MP-UFRGS-MP-M-98) coletados nas proximidades do Município de Dom Pedrito, Rio Grande do Sul, Brasil (WÜRDIG-MACIEL, 1975). Foto tirada sem legenda pela autora.	70
Figura 43. Holótipo de <i>Sphenacanthus riorastoensis</i> (MCN.P.440) em vistas lateral direita (A), secção transversal da porção proximal (B), detalhe da bifurcação das costelas e tubérculos da porção proximal (C), (PAULIV; DIAS; SEDOR, 2012). Escalas A e C: 10 mm, B: 5mm.....	72

Figura 44. Holótipo de <i>Xenacanthus ragonhai</i> (MCN.P.1088) nas vistas: labial (A), lingual (B), laterais (C e D), coronal (E) e aboral (F) (PAULIV et al., 2014b). Escala: 1 mm.	73
Figura 45. Espinho de um Hybodontiformes indet. (MCP 4274-PV) coletado nas proximidades do Município de São Gabriel, Estado do Rio Grande do Sul (MALABARBA et al., 2003). Escala: 10 mm.....	74

CAPÍTULO I – INTRODUÇÃO



Resumo

Os Chondrichthyes correspondem aos peixes cartilaginosos, representados atualmente pelos tubarões, raias e quimeras. A origem hipotética deste grupo remonta ao Ordoviciano, entretanto, o elasmobrânquio mais antigo é conhecido somente para o início do Siluriano (Llandovery), sendo este representado por escamas isoladas, enquanto que o primeiro registro de dentes isolados só é registrado cerca de 20 milhões de anos depois, no início do Devoniano. No Permiano da Bacia do Paraná no Brasil, os Chondrichthyes são representados pelos Xenacanthiformes, Symmoriiformes, Ctenacanthiformes, Hybodontiformes, Sphenacanthidae, Orodontiformes, Eugeneodontiformes e Petalodontiformes, com onze espécies formalmente descritas para este período, até o momento. Esse volume apresenta uma revisão dos Chondrichthyes permianos brasileiros da Bacia do Paraná em sua primeira parte, bem como, três artigos na segunda parte, incluindo a descrição de duas espécies novas e novas ocorrências deste clado. Ainda assim, essa diversidade é relativamente baixa ao comparar com a diversidade de outros grupos de vertebrados, invertebrados e plantas de mesma idade encontrados na Bacia do Paraná, bem como ao comparar com a diversidade de Chondrichthyes conhecidos para o mesmo período em locais do mundo onde o grupo é mais estudado (*e.g.* Alemanha, E.U.A., Grã-Bretanha). Isso indica que ainda há muito a ser descoberto sobre os Chondrichthyes nas unidades litoestratigráficas brasileiras.

Palavras-chave: Elasmobranchii, Euchondrocephali, taxonomia.



Abstract

The Chondrichthyes are represented by the cartilaginous fishes, which are currently represented by sharks, rays and rabbitfishes. The hypothetical origin of this group dates back to the Ordovician, however, the oldest elasmobranch is known only to the beginning of the Silurian (Llandovery), and this are represented by isolated scales, while the oldest elasmobranch teeth is recorded only 20 million years later, at the Early Devonian. In the Permian of the Paraná Basin in Brazil, the Chondrichthyes are represented by the Xenacanthiformes, Symmoriiformes, Ctenacanthiformes, Hybodontiformes, Sphenacanthidae, Orodontiformes, Eugeneodontiformes e Petalodontiformes, with by twelve formally described taxa during this period at the moment. A revision of the Brazilian Permian Chondrichthyes found in the Paraná Basin is presented in the first part of this volume, as well as three articles in the second part, including the description of two new species and some new occurrences of this clade are presented. Even so, this diversity is relatively low when comparing with the other vertebrate, invertebrate and plant diversity of the same age found in the Paraná Basin, as well as comparing it with the Chondrichthes diversity known from the same period from another places of the world where this clade is better studied (*e.g.* Germany, U.S.A. and Great Britain). This indicates that there is still much to be discovered about the Chondrichthyes in the Brazilian lithostratigraphic units.

Key words: Elasmobranchii, Euchondrocephali, taxonomy.



1. Introdução

Os Chondrichthyes são um grupo de peixes mandibulados que abrange os peixes cartilagosos. Apesar dos Chondrichthyes serem vertebrados com registro que remonta ao início do Siluriano (Llandovery), a história evolutiva deste grupo é cercada de dúvidas. A falta de informações é gerada principalmente devido a natureza cartilaginosa do esqueleto destes organismos, o que dificulta a fossilização de espécimes mais completos, tornando-os raros. Desta forma, fósseis de partes mais mineralizadas isoladas são mais frequentemente encontrados, tais como espinhos cefálicos e de nadadeira, dentes e escamas (PAULIV et al., 2014b).

Os registros mais antigos indubitáveis de Chondrichthyes não fogem ao padrão mencionado acima, sendo estes representados por escamas isoladas encontradas no Canadá e Rússia (e.g. KARATAJŪTĒ-TALIMAA, 1973). Como estas escamas são similares a dentes, indicam que estas de fato faziam parte do corpo de algum tipo de tubarão (MARTIN, 2003). Entretanto, escamas com características similares às dos Chondrichthyes são registradas desde o Ordoviciano, para o Colorado dos EUA (e.g. SANSOM; SMITH; SMITH, 1996) e para a Austrália (e.g. SANSOM et al., 2012; YOUNG, 1997). Tais ocorrências indicam que hipoteticamente pode-se prever que os condrictes devem ter tido sua origem no Ordoviciano, entretanto, essa hipótese carece de confirmação por meio de novas descobertas. Apesar de escassos, outros registros de escamas de tubarões e similares às de tubarões como os mencionados acima ocorrem durante todo o Siluriano, sendo que até o momento não há nenhum registro de dentes de Chondrichthyes para este período. Desta forma, considera-se que os Chondrichthyes são registrados desde o início do Siluriano (Llandovery) até o Recente (Figura 1).

Os primeiros dentes atribuídos a tubarões só começam a ser registrados a partir do início do Devoniano (início do Lockhoviano), 418 milhões de anos atrás (Figura 1), caracterizando a espécie *Leonodus carlsi* Mader, 1986. Estes dentes possuem menos de quatro milímetros e um padrão morfológico diplodonte, de base alongada e estreita, com superfícies coronal convexa e aboral fortemente côncava (Figura 2), onde se implantam duas cúspides principais cobertas por uma única camada de esmaltoide (GINTER; HAMPE; DUFFIN, 2010). Este é considerado o mais antigo tubarão possuidor de dentes conhecido até o momento (GINTER, 2004).

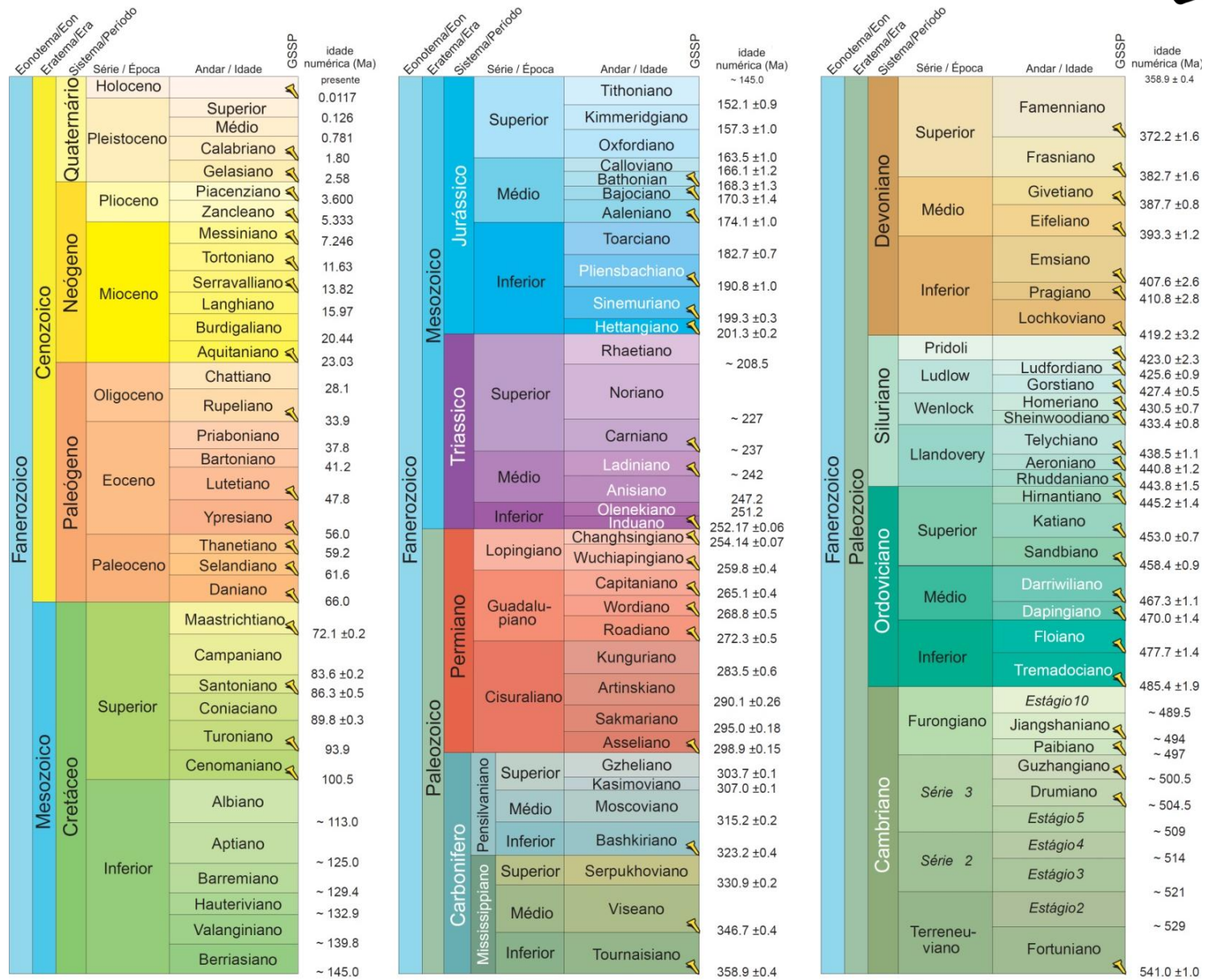


Figura 1. Carta Cronoestratigráfica Internacional de 2015 do Cambriano ao Recente (traduzida e modificada de COHEN et al., 2015).

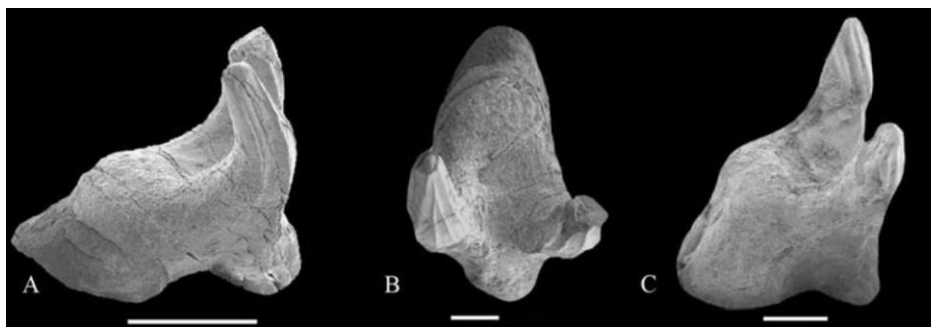


Figura 2. Dentes de Chondrichthyes do Devoniano Inferior atribuídos ao gênero *Leonodus carlsi* (extraído de BOTELLA; DONOGHUE; MARTÍNEZ-PÉREZ, 2009). Escala: A = 0,5 mm, B = 0,2 mm, C = 5 mm.

Este grupo de peixes é subdividido em dois grandes subgrupos: os “Elasmobranchii”, que constitui um grupo parafilético; e os Euchondrocephali, que constituem um grupo monofilético (*sensu* GINTER; HAMPE; DUFFIN, 2010).

Os elasmobrânquios incluem os tubarões e raias, os quais são reconhecidos por apresentarem aberturas branquiais múltiplas, variando em número de cinco a sete de cada lado da cabeça. Os tubarões se diferenciam das raias por apresentarem um corpo fusiforme, aberturas branquiais posicionadas lateralmente e boca anteroventralmente (Figura 3), enquanto as raias apresentam um corpo achatado com a boca, aberturas branquiais posicionadas ventralmente à cabeça e nadadeira peitoral expandida e conectada ao corpo (Figura 4).

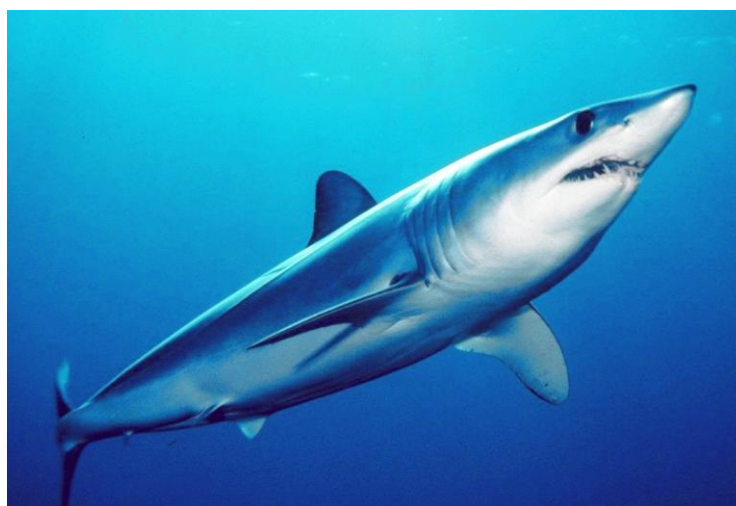


Figura 3. Vista lateral do tubarão *Isurus oxyrinchus* Rafinesque, 1810, onde se notam as características básicas do grupo: corpo fusiforme, aberturas branquiais posicionadas lateralmente e boca posicionada anteroventralmente. Foto: Conlin, 2011.



Já os Euchondrocephali apresentam como único representante vivente os Holocephali, conhecidos como quimeras (Figura 5), que por sua vez apresentam os arcos branquiais cobertos por uma aba opercular. Além dos Holocephali, também são eucondrocefálios os grupos extintos Orodontiformes, Eugeneodontiformes e Petalodontiformes (GINTER; HAMPE; DUFFIN, 2010).



Figura 4. Vista ventral da raia *Manta* Bancroft, 1829, onde é possível notar as características básicas do grupo: corpo achatado, aberturas branquiais posicionadas ventralmente à cabeça e nadadeira peitoral expandida e conectada ao corpo. Foto: Schmahl, 2010.

Os Chondrichthyes são organismos que apresentam um endoesqueleto composto por tecido cartilaginoso, porém, o tegumento é composto por pequenas escamas (placoides), às vezes alargadas (ou fusionadas?) e, desta forma, modificadas em espinhos cefálicos ou de nadadeiras e menos frequentemente em placas dérmicas (MOY-THOMAS; MILLES, 1971). Estas estruturas tegumentares, juntamente com os dentes são os tecidos esqueléticos mais rígidos dos Chondrichthyes (LONG, 2011). O desenvolvimento do esqueleto cartilaginoso foi considerado durante muitos anos como uma característica primitiva, precursora do tecido ósseo verdadeiro. Entretanto, apresentar este tipo de esqueleto é atualmente reconhecido como uma característica derivada que permitiu aos Chondrichthyes competir de forma eficaz frente a outros organismos que apresentam esqueleto



ósseo. A cartilagem dos Chondrichthyes pode ser reforçada por cristais aciculares (agulhas) do mineral calcita que fornecem um alto grau de resistência sem que, para tanto, aumente desnecessariamente o peso do organismo (LONG, 2011).

Além do esqueleto cartilaginoso, outras estruturas como, por exemplo, as Ampolas de Lorenzini e o fígado, proporcionalmente grande e rico em gordura de baixa densidade, evidenciam o quanto estes organismos se tornaram altamente especializados durante os seus mais de 440 milhões de anos de evolução.



Figura 5. A quimera *Hydrolagus colliei* (Lay e Benett, 1839) em vista lateral. Foto: Snook, 2014.

Atualmente, são conhecidas quase 1000 espécies extintas e viventes de Chondrichthyes (LONG, 2011), abarcando desde formas com menos de 10 centímetros a até 18 metros de comprimento.

No decorrer desse texto será apresentado um breve histórico sobre as ocorrências de Chondrichthyes para o Paleozoico brasileiro, para depois aprofundar nos registros do grupo para o Permiano da Bacia do Paraná. Durante o final da Era Paleozoica, os clados mais representativos de Chondrichthyes eram os Xenacanthiformes, Symmoriiformes, Ctenacanthiformes, Sphenacanthidae, Hybodontiformes, Euchondrocephali, Petalodontiformes e Orodontiformes. Todos esses grupos ocorrem no Permiano da Bacia do Paraná e para contextualizar o leitor, cada um deles será apresentado de forma breve no tópico a seguir.



2. Principais Grupos de Elasmobrânquios do final da Era Paleozoica

2.1. Xenacanthiformes

Os Xenacanthiformes foram bem sucedidos desde o início do Tourmasiano (Carbonífero, Mississippiano) até o Noriano médio (Triássico Superior) (GINTER; HAMPE; DUFFIN, 2010) (Figura 1). Estes tubarões são representados principalmente por espinhos cefálicos e/ou por dentes diplodontes característicos, com raros esqueletos completos (GINTER, 2004). Segundo Ginter, Hampe e Duffin (2010) são aceitas duas famílias de Xenacanthiformes: Xenacanthidae, representada pelos gêneros *Xenacanthus* Beyrich, 1848, *Triodus* Jordan, 1849, *Plicatodus* Hampe, 1995, *Wurdigneria* Richter, 2005 e *Mooreodontus* Hampe e Schneider, 2010; e Diplodoselachidae, representada pelos gêneros *Diplodoselache* Dick, 1981, *Dicentroodus* Traquair, 1881, *Lebachacanthus* Soler-Gijón, 1997, *Orthacanthus* Agassiz, 1843, *Hagenoselache* Hampe e Heidtke, 1997 e *Reginaselache* Turner e Burrow, 2011. De todos estes gêneros mencionados acima, *Mooreodontus* é o único Xenacanthiformes mesozoico, apresentando distribuição restrita do Anisiano ao Noriano Médio (Triássico Médio ao Triássico Superior) (GINTER; HAMPE; DUFFIN, 2010). Desta forma, *Mooreodontus* pode ser considerado um táxon lázaro de Xenacanthiformes devido à ausência de registros do grupo no Triássico Inferior.

Esse clado é caracterizado por apresentar as seguintes características: um corpo fusiforme (Figura 6 e Figura 7); uma nadadeira dorsal única e alongada, separada da nadadeira caudal por um entalhe; nadadeiras peitorais pares do tipo arquipterígio; um único espinho dorsal denticulado, o qual pode ser associado com a porção anterior da nadadeira dorsal, articulado com a porção posterior do neurocrânio ou com a cintura peitoral e pelos seus dentes distintivos. A boca possuía inúmeras séries (famílias) de dentes com coroa tricúspide, os quais se caracterizam por apresentar uma ampla base com duas cúspides usualmente maiores do que a cúspide central (mediana) implantadas na porção coronal labial, e um botão coronal na porção orolingual da base (Figura 8 e Figura 9) (GINTER; HAMPE; DUFFIN, 2010).

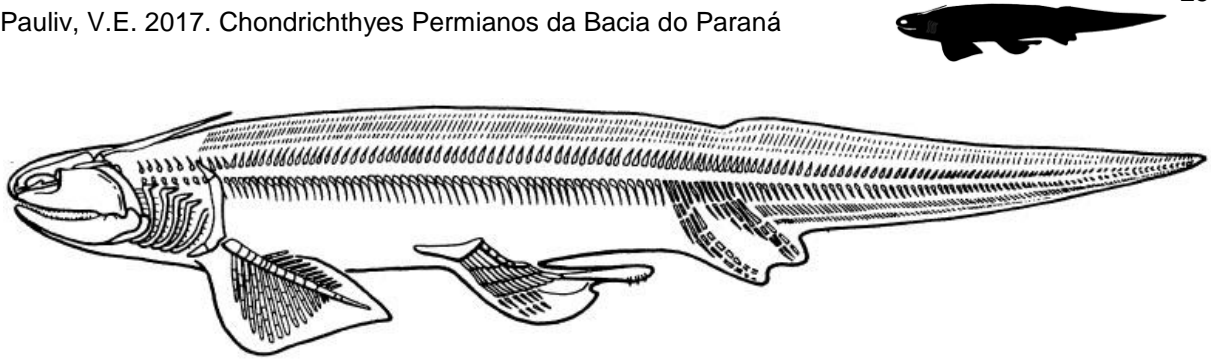


Figura 6. Reconstituição corporal de um Xenacanthiformes (SCHAEFFER; WILLIAMS, 1977).



Figura 7. Três espécimes de *Lebachacanthus senckenbergianus* (Fritsch, 1889) do Cisuraliano (Permiano Inferior) da Alemanha em exposição no Naturhistorisches Museum Schloss Bertholdsburg, Schleusingen, Alemanha. Foto: Victor E. Pauliv.

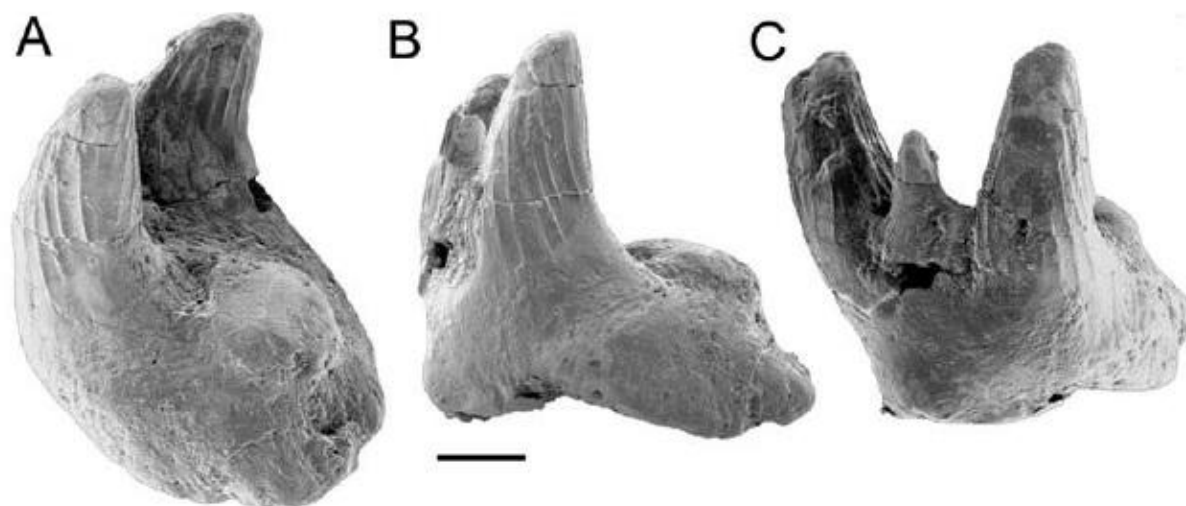


Figura 8. Dentes de *Reginaselache morrissi* Turner e Burrow, 2011 do Viseano médio (Mississippiano, Carbonífero) da Austrália em vista lateral/coronal (A), lateral (B) e labiolateral (C) (TURNER; BURROW, 2011). Escala: 1 mm.

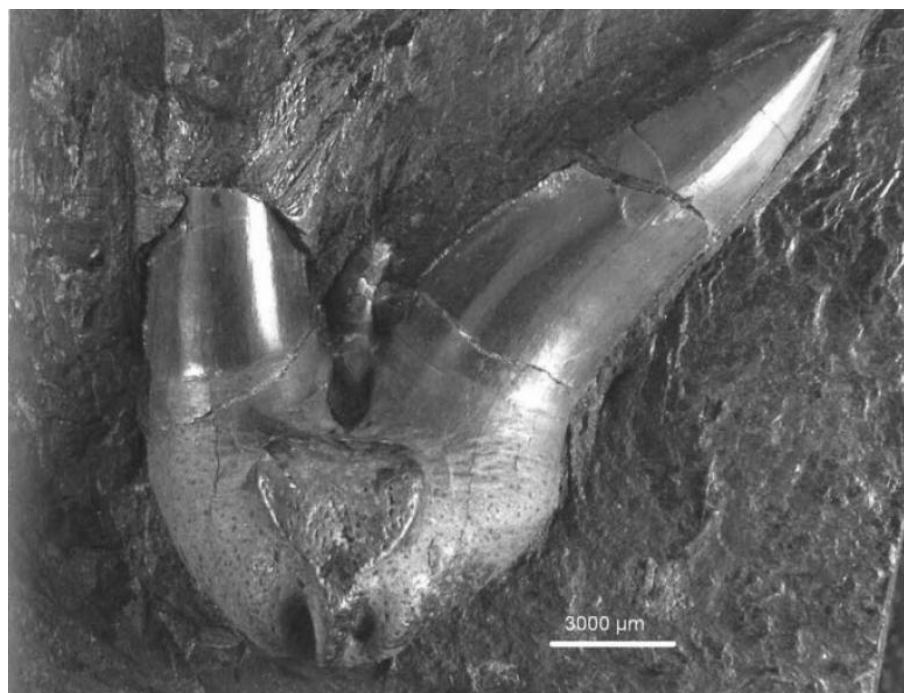


Figura 9. Dente de *Orthacanthus kounoviensis* Fritsch, 1889 em vista lingual do Cisuraliano (Permiano inferior) da República Tcheca (GINTER; HAMPE; DUFFIN, 2010).

Apesar dos fósseis destes tubarões serem encontrados predominantemente em depósitos de origem dulcícola, estes também são encontrados associados com fauna marinha e de ambientes salobros (e.g. HAMPE, 2003; SCHULTZE, 1985, 1996; SCHULTZE; SOLER-GIJÓN, 2004; SOLER-GIJÓN, 1999; SOLER-GIJÓN; MORATALLA, 2001; TURNER; BURROW, 2011), sugerindo que esses tubarões talvez fossem eurialinos (BECK et al., 2014; CARPENTER et al., 2011; SCHULTZE; SOLER-GIJÓN, 2004).



2.2. Symmoriiformes

Segundo Ginter, Hampe e Duffin (2010) os Symmoriiformes formam um grupo coerente em contraposição a alguns autores anteriores como Coates e Sequeira (2001) que defendem que se trata de um grupo parafilético. Interpreta-se aqui como monofilético o termo “coerente” usado por Ginter, Hampe e Duffin (2010).

Os Symmoriiformes são encontrados do Devoniano Superior (Famneniano) ao Permiano inferior (Cisuraliano, Sakmariiano) (Figura 1) e são conhecidos por apresentar estruturas peculiares nas nadadeiras dorsais anteriores (Figura 10, Figura 11 e Figura 12) (LONG, 2011).

Segundo Ginter, Hampe e Duffin (2010) esta ordem apresenta duas famílias, cada uma com quatro gêneros válidos: Symmoriidae, que conta com os gêneros *Symmorium* Cope, 1893, *Cobelodus* Zangerl, 1973, *Stethacanthus* Newberry, 1889 e *Orestiacanthus* Lund, 1984; e Falcatidae que é representada pelos gêneros *Falcatus* Lund, 1985, *Damocles* Lund, 1986, *Deanea* Pruvost, 1922 e *Stethacanthulus* Zangerl, 1990.

As estruturas peculiares nas nadadeiras dorsais principais nada mais são do que espinhos repletos de pequenos dentículos dérmicos, que possuem dois padrões morfológicos distintos como evidenciado nas Figura 10, Figura 11 e Figura 12. O primeiro apresenta um aspecto similar a uma “escova”, e encontra-se presente em *Stethacanthus* e *Akmonistium* Coates e Sequeira, 2001 (Figura 10), sendo que este segundo provavelmente seria um juvenil de *Stethacanthus*, portanto, um sinônimo júnior desse gênero. O segundo se assemelha a um “anzol” ou “gancho”, estando presente em *Damocles* e *Falcatus* (Figura 11 e Figura 12). É importante salientar que em pelo menos um gênero dos Symmoriiformes (*Falcatus*) foi comprovado que estes espinhos estão presentes somente em machos maduros, estando esta estrutura relacionada ao dimorfismo sexual, à coorte e cópula com a fêmea (LUND, 1985). Isso pode ser evidenciado pela presença do cláspere (órgão masculino para cópula) nas Figura 10 e Figura 11. A dentição destes tubarões apresenta um padrão morfológico cladodonte típico (Figura 13).

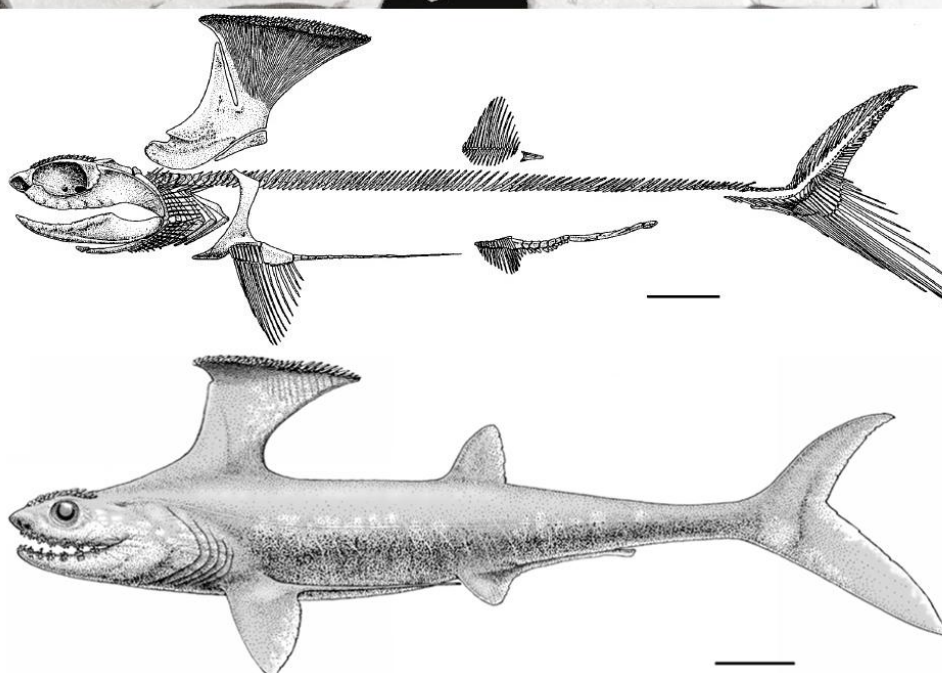
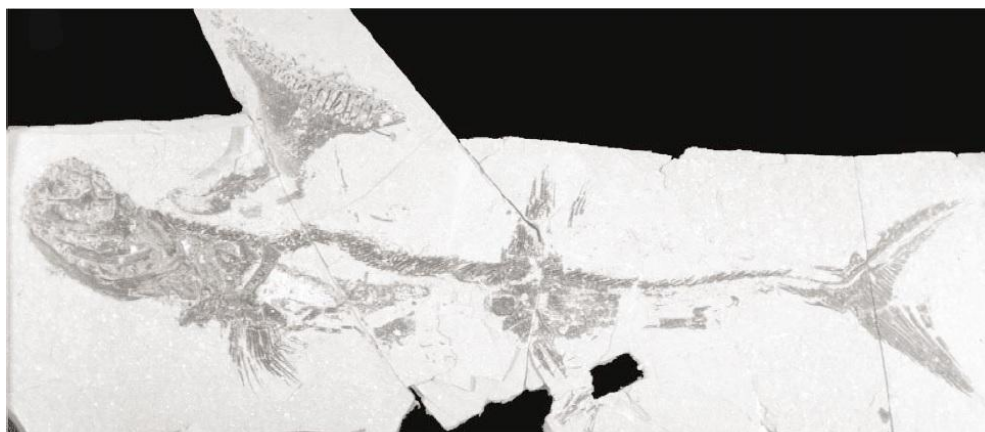


Figura 10. Fóssil de *Akmonistium zangerli* Coates e Sequeira, 2001 (provável sinônimo de *Stethacanthus altonensis* St. John e Worthen, 1875 *sensu* GINTER; HAMPE; DUFFIN, 2010) do Carbonífero da Escócia e reconstituições do esqueleto e da aparência externa. Escala: 5 cm (COATES; SEQUEIRA, 2001). Notar a presença de cláspers associados à nadadeira pélvica indicando se tratar de um macho.



Figura 11. Fóssil de *Falcatus falcatus* Lund, 1985, do fóssil *lagerstätten* de Bear Gulch, Montana, EUA, da coleção do Staatliches Museum für Naturkunde, Karlsruhe, Alemanha. Notar a presença de cláspers associados à nadadeira pélvica indicando se tratar de um macho. Foto: Zell, 2010.

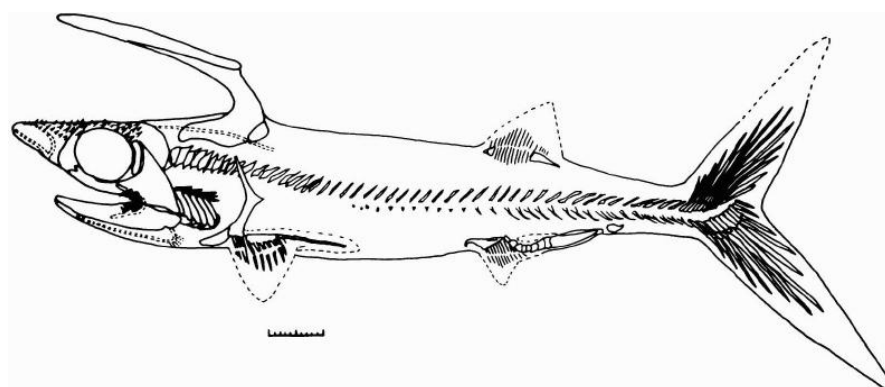


Figura 12. Reconstituição do esqueleto *Falcatus falcatus*, do fóssil *lagerstätten* de Bear Gulch, Montana, EUA, mostrando seu longo espinho dorsal, incluindo a reconstrução do órgão sexual masculino (clásper).. Escala: 10 cm (LUND, 1985).

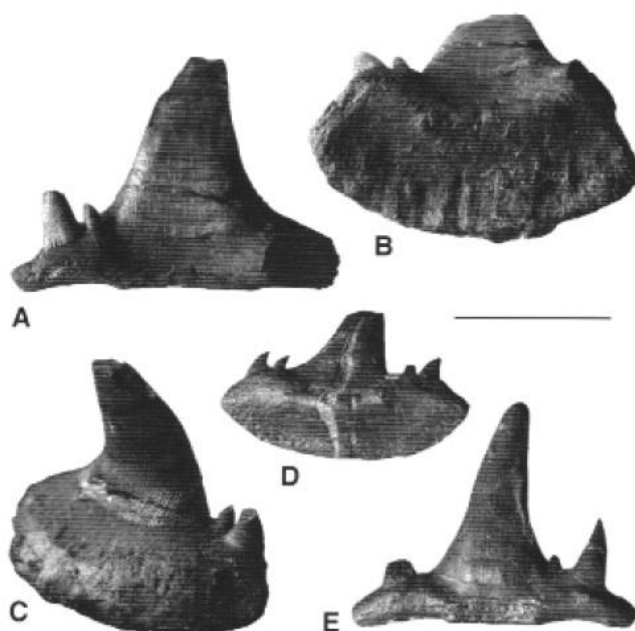


Figura 13. Dentes de *Symmorium reniforme* Cope, 1893, Pensilvaniano dos Estados Unidos da América, evidenciando o padrão "cladodonte", no qual a cúspide mediana é maior e flanqueada por cúspides laterais menores e base com porção oral pronunciada. A-C: dente extraído do holótipo em vistas labial (A), aboral (B) e lingual oblíqua (C); D-E: um dente de tamanho mediano em vistas labial/aboral (D) e labial (E). Escala: 5 mm (GINTER; HAMPE; DUFFIN, 2010).

2.3. Ctenacanthiformes

Os Ctenacanthiformes são registrados do final do Frasniano (Devoniano Superior) ao Triássico Médio (*sensu* GINTER *et al.*, 2010 e CAPPETTA 2012) (Figura 1), sendo mais comumente encontrados do Carbonífero ao Permiano. Este grupo é tipificado pelo gênero *Ctenacanthus* Agassiz, 1837, do grego *ctenos* que significa "pente" e *acanthos* que significa "espinho", ou seja, espinho pectinado em



grego, visto que apresentam espinhos de nadadeira elaborados e com finas sequências de nodos (LONG, 2011) (Figura 14). Estes tubarões também apresentam dentes do tipo cladodonte com cúspide mediana maior, face labial plana e a base dos dentes apresentam uma depressão basolabial claramente desenvolvida (Figura 15), além de um crânio com características plesiomórficas, como região ótica alongada e ampla porção axial (GINTER; HAMPE; DUFFIN, 2010) (Figura 16).

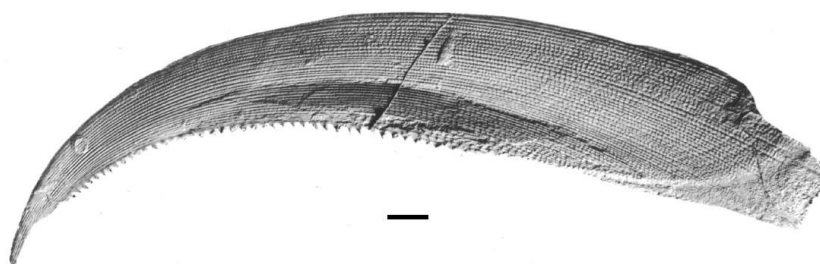


Figura 14. Vista lateral de um espinho de nadadeira de *Ctenacanthus compressus* Newberry, 1889 (MAISEY, 1981). Escala: 10 mm.

Ginter, Hampe e Duffin (2010) atribuem duas famílias para os Ctenacanthiformes paleozoicos com oito gêneros válidos: Ctenacanthidae, com as espécies *Ctenacanthus* Agassiz, 1837, *Cladodoides* Maisey, 2001, *Tamiobatis* Eastman, 1897, *Cladodus* Agassiz, 1843, *Glikmanius* Ginter et al., 2005 e *Acronemus* Rieppel 1982; e Heslerodidae (*sensu* MAISEY, 2010), com os gêneros *Heslerodus* Ginter, 2002, "*Ctenacanthus*" *costellatus* Traquair, 1884, *Goodrichthys* Moy-Thomas, 1951 e *Saivodus* Duffin e Ginter, 2006. Cappetta (2012) ainda inclui nos Ctenacanthiformes o gênero *Pkynotylacanthus* Mutter e Rieber, 2005, porém (assim como os autores deste gênero), sem atribuir a nenhuma dessas duas famílias. É importante mencionar que dentre todos os gêneros acima mencionados, somente dois, *Acronemus* e *Pkynotylacanthus* são mesozoicos, que são conhecidos para o Triássico Inferior dos EUA e Triássico Médio da Itália.

Recentemente, foram descritos três novos gêneros de Ctenacanthiformes para o Permiano do Arizona, EUA, *Kaibabvenator* Hodnett et al., 2012, *Nanoskalme* Hodnett et al., 2012 e *Neosaivodus* Hodnett et al., 2012. Esta descoberta levou Hodnett et al. (2012), a realizar uma revisão taxonômica de todos os gêneros de Ctenacanthiformes mencionados até aqui, e de acordo com a análise filogenética dos caracteres dentários realizada por estes autores, os Ctenacanthiformes como definido por Ginter, Hampe e Duffin (2010) correspondem a um grupo parafilético e



recomendam que a atribuição dos gêneros a somente duas famílias, Ctenacanthidae e Heslerodidae, deve ser revista.

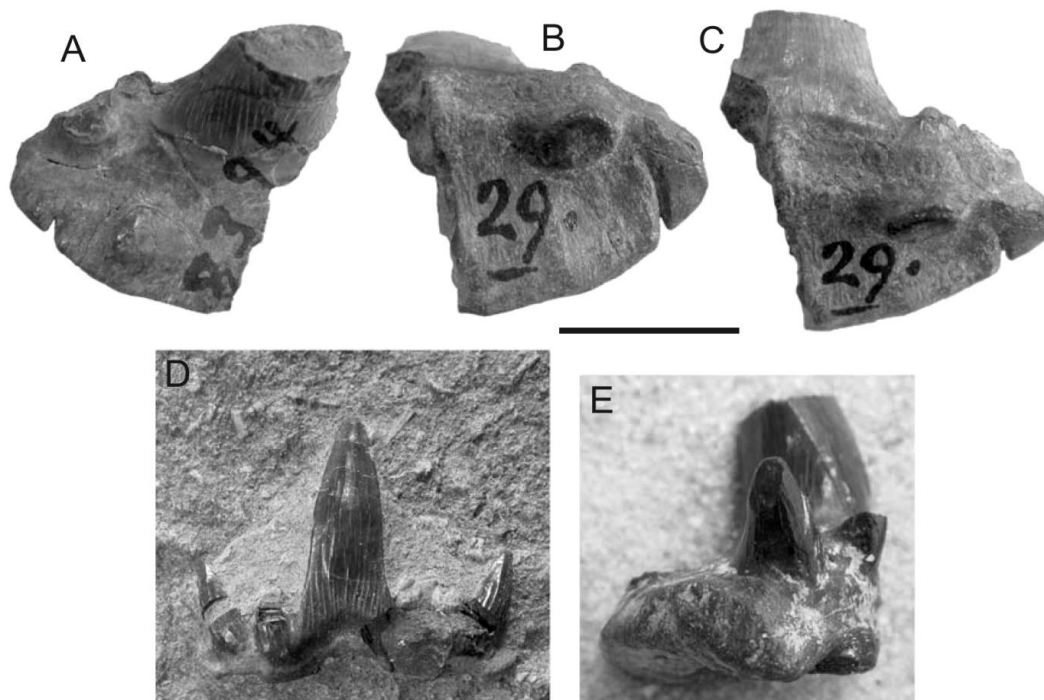


Figura 15. Três dentes do Ctenacanthiformes *Glikmanius occidentalis* (Leidy, 1859), incluindo o holótipo (A, B e C em vistas lingual, aboral e labial/aboral, respectivamente) e outros dois espécimes (D e E em vista labial e lateral, respectivamente), do Pensilvaniano dos EUA (A-D) e da Rússia (E) (GINTER; IVANOV; LEBEDEV, 2005). Escala: 1 cm.

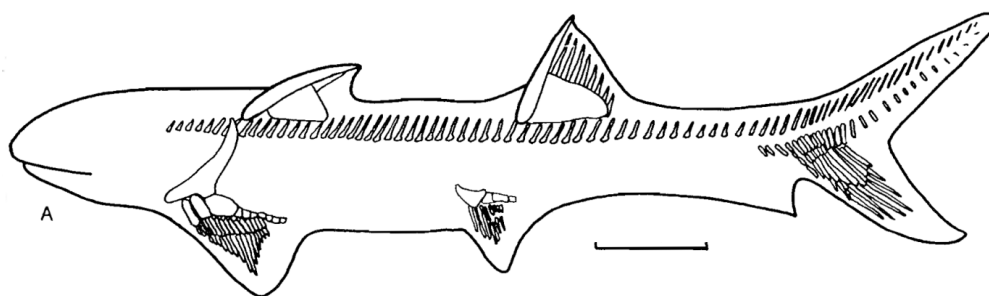


Figura 16. Reconstituição corporal de um *Ctenacanthus*. Escala: 10 cm (ZANGERL, 1981).

2.4. Sphenacanthidae

Durante muitos anos, devido à similaridade entre os espinhos de nadadeira de *Sphenacanthus* Agassiz, 1837 e *Ctenacanthus*, esses gêneros eram considerados como sinônimos (MAISEY, 1982a) e *Sphenacanthus* era atribuído aos Ctenacanthiformes (e.g. ZANGERL, 1981). Entretanto, a descoberta de espécimes mais completos de *Sphenacanthus* com a associação de espinhos e dentes (e.g. DICK, 1998; KRÄTSCHMER; FORST, 2005; SOLER-GIJÓN, 1997) permitiu



mudanças na determinação sistemática da família Sphenacanthidae (PAULIV; DIAS; SEDOR, 2012). Soler-Gijón (1997b) e Ginter, Hampe e Duffin (2010) realocaram essa família como grupo *incertae sedis* dentro do clado Euselachii baseados na similaridade entre os dentes de Sphenacanthidae (Figura 17) e do hybodontiforme basal *Tristichyus* Agassiz, 1837, também demonstrando que eles divergem profundamente dos Ctenacanthiformes na morfologia dentária. Desta forma, baseado na morfologia dentária, *Sphenacanthus* é atribuído aos Euselachii, enquanto que os Ctenacanthiformes aos Cladodontomorphi (e.g. GINTER; HAMPE; DUFFIN, 2010; PAULIV; DIAS; SEDOR, 2012).

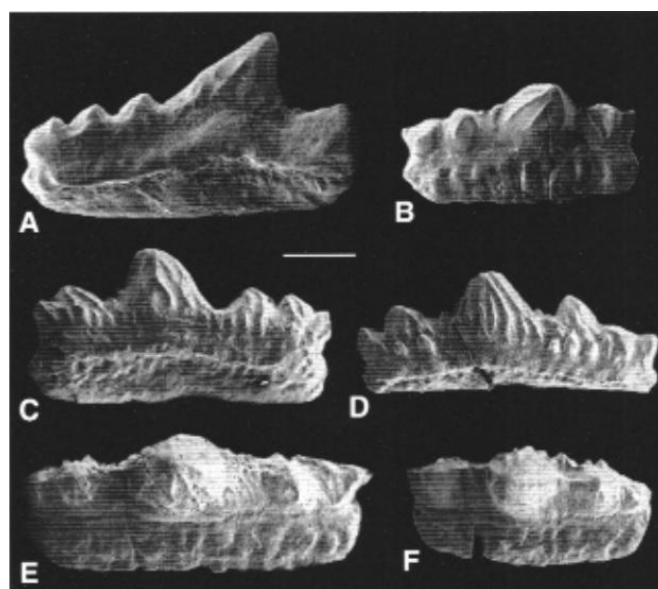


Figura 17. Diferentes dentes de *Sphenacanthus carbonarius* (Giebel, 1848) do Pensilvaniano (Carbonífero) da Bacia de Puertollano (Espanha) nas vistas labial (A), coronal-lingual (B), labial (C), labial (D) e coronal (E-F) (GINTER; HAMPE; DUFFIN, 2010).

A distribuição do grupo era considerada do Mississípiano ao Pensilvaniano (Carbonífero) (GINTER; HAMPE; DUFFIN, 2010). Entretanto, recentemente foi descrita a ocorrência global mais recente desse gênero, a qual foi reportada para o Wordiano da Bacia do Paraná (PAULIV; DIAS; SEDOR, 2012), a qual será detalhada mais adiante nesse texto.

2.5. Hybodontiformes

Já os Hybodontiformes apresentam seus registros mais antigos para o Devoniano Superior (Famenniano) (GINTER; HAMPE; DUFFIN, 2010), sendo que



este grupo ultrapassou o limite Permo-Triássico e se tornou o grupo de tubarões mais comum e diversificado da Era Mesozoica (LONG, 2011). Os Hybodontiformes só se extinguiram ao final do Maastrichtiano (Figura 1 **Erro! Fonte de referência não encontrada.**), praticamente no limite entre Cretáceo/Paleógeno (CAPPETTA, 2012), quando muitas das famílias atuais de tubarões já dominavam os oceanos.

O grupo é caracterizado pela presença de mais de dois pares de espinhos cefálicos, um situado anteriormente à região supratemporal e o outro par, usualmente maior, situado na região supra-ótica da cabeça, além de outros dois grandes espinhos de nadadeira suportando anteriormente as nadadeiras dorsais (Figura 18). A morfologia dentária é diversa, variando de dentes com coroa bastante baixa em formas durófagas (Figura 19) a coroas altas e multicuspidadas em dentes do tipo cortante (GINTER; HAMPE; DUFFIN, 2010).

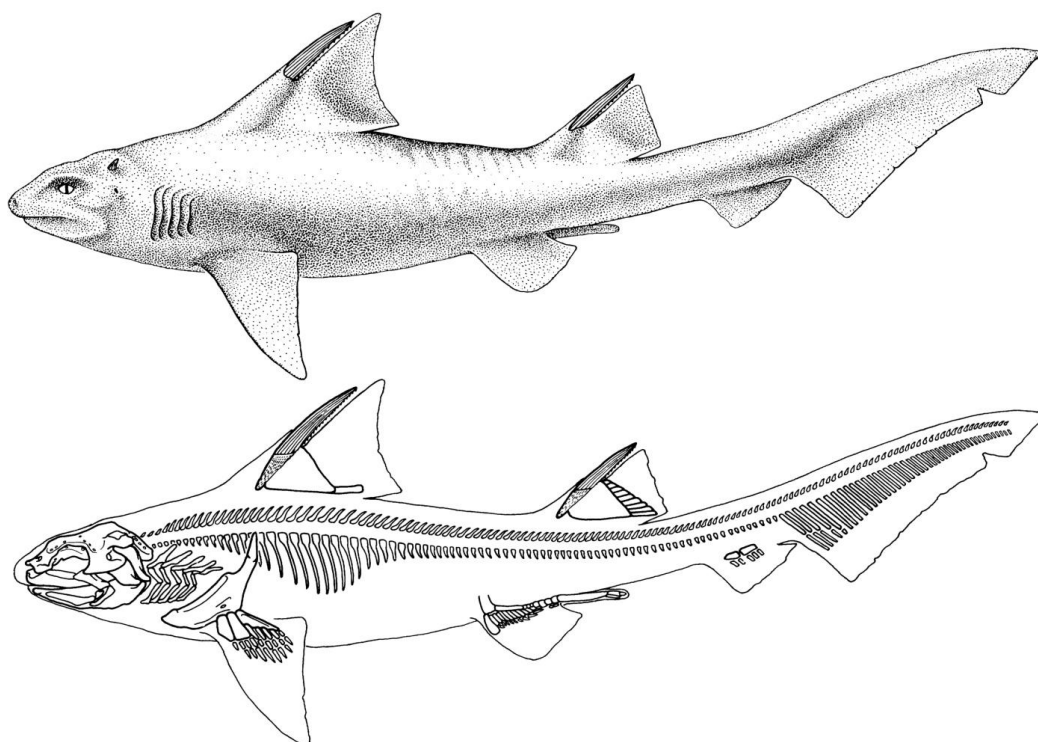


Figura 18. Reconstituição corporal do Hybodontiformes *Hybodus* sp. (MAISEY, 1982b).

Os Hybodontiformes são tipificados pela espécie *Hybodus reticulatus* Agassiz, 1837, do Jurássico Inferior da Inglaterra, entretanto, esse gênero viveu durante todo o Mesozoico. Segundo Ginter, Hampe e Duffin (2010), para o Paleozoico são conhecidas quatro famílias e 12 gêneros: Família Acrodontidae, representada pelo gênero *Acrodus* Agassiz, 1838; Família Polyacrodontidae, representada pelos gêneros *Polyacrodus* Jaekel, 1889, e *Roongodus* Harapetian e Ginter, 2009; Família



Lonchidiidae, representada pelos gêneros *Lissodus* Brough, 1935, *Dabasacanthus* Zangerl, 1979 e *Gansuselache* Wang *et al.*, 2009; Família Tristychiidae, representada pelo gênero *Tristychius* Agassiz, 1837. Mais cinco gêneros paleozoicos são considerados Hybodontiformes *incertae sedis*: *Hamiltonichthys* Maisey, 1989, *Mesodmodus* St. John e Worthen, 1875, *Onychoselache* Dick, 1978 e *Cassiodus* Ginter e Sun, 2007 (GINTER; HAMPE; DUFFIN, 2010).

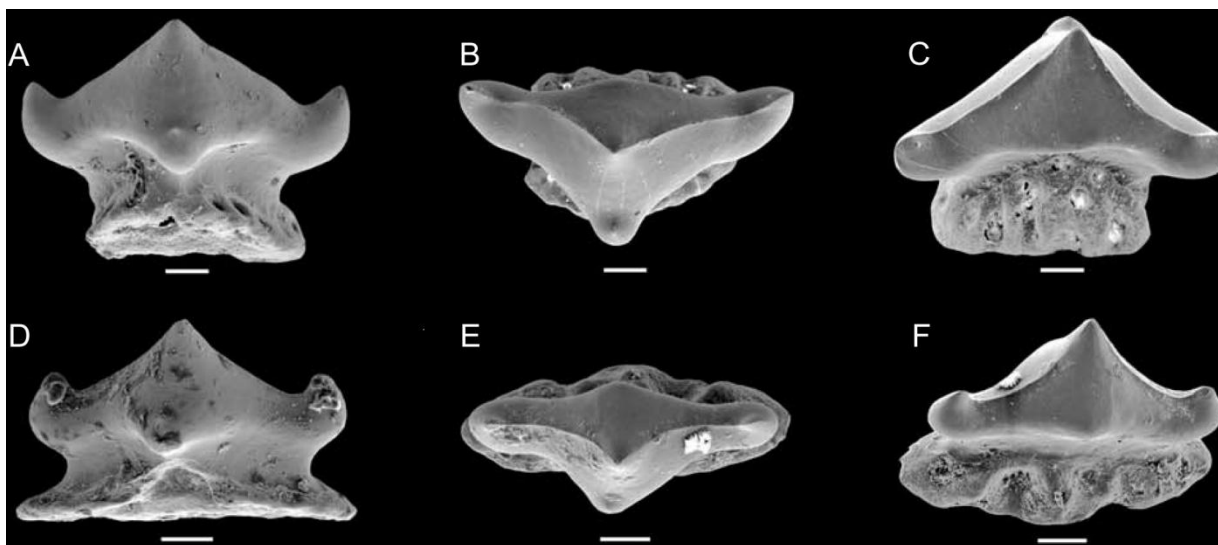


Figura 19. Dentes de *Lissodus sardiniensis* Fischer *et al.*, 2010 (Hybodontiformes) do Gzheliano-Asseliano (limite Carbonífero/Permiano) da Itália. Holótipo em vista labial (A), oclusal (B) e lingual (C) e um dos parátipos em vista labial (D), oclusal (E) e lingual (F), (FISCHER; SCHNEIDER; RONCHI, 2010). Escala: 0,1 mm.

2.6. Orodontiformes

Os Orodontiformes, juntamente com os Eugeneodontiformes e Petalodontiformes, são grupos extintos de Euchondrocephali, o qual apresenta como único grupo vivente os Holocephali.

Os Orodontiformes são caracterizados por apresentarem um corpo alongado sem espinhos de nadadeira ou cefálicos e por seus dentes peculiares (LONG, 2011), os quais são diferenciados dos outros Chondrichthyes por apresentarem uma base alongada mesiodistalmente com coroa baixa e crenulada (Figura 20) (GINTER; HAMPE; DUFFIN, 2010). Esse grupo apresenta uma distribuição do Fammeniano (Devoniano Superior) até o Moscoviano (Pennsylvaniano, Carbonífero) (Figura 1), apresentando duas famílias: Orodontidae De Koninck, 1878, com somente um gênero, *Orodus* Agassiz, 1838, e Leiodontidae Ginter, Hampe e Duffin, 2010, com



dois gêneros, *Leiodus* St. John e Worthen, 1875 e *Cristatodens* Ginter e Sun, 2007 (*sensu* GINTER; HAMPE; DUFFIN, 2010). Entretanto, duas ocorrências para o Permiano da Bacia do Paraná, as quais serão abordadas mais adiante nesse texto, se confirmadas, aumentariam a distribuição estratigráfica do grupo.



Figura 20. Dente de *Orodus ramosus* Agassiz, 1838, Viseano (Mississípiano, Carbonífero) da Inglaterra. Foto: Victor E. Pauliv.

2.7. Eugeneodontiformes

Os Eugeneodontiformes são conhecidos principalmente pelas sequências planispirais de dentes, as quais formam uma estrutura similar a uma serra espiralada na sínfise da cartilagem de Meckel (Figura 21). Estas ocorrem em vários gêneros desse grupo, incluindo *Helicoprion* Karpinsky, 1899, o seu representante mais famoso. Entretanto, devido à natureza do esqueleto dos Eugeneodontiformes tenderem a ser pouco calcificado ou completamente não calcificado no adulto (GINTER; HAMPE; DUFFIN, 2010), poucos espécimes mais completos são conhecidos. Segundo Ginter, Hampe e Duffin (2010) os dentes sinfiseais dos representantes deste grupo podem ser túmidos ou cristados ou lateralmente comprimidos e equipados com bordas cortantes serrilhadas e afiadas, enquanto que os dentes laterais e distais são geralmente baixos e formam pavimentos que são funcionalmente similares aos das raías.

O grupo é distribuído do Bashkiriano (Pennsylvaniano, Carbonífero) ao Triássico Inferior (GINTER; HAMPE; DUFFIN, 2010). Segundo esses últimos



autores, esse clado apresenta duas superfamílias: Caseodontoidea e Edestoidea. Os Caseodontoidea, além de apresentarem três gêneros com posição sistemática indefinida (*Campodus* De Konick, 1844, *Chiastodus* Trautschold, 1879 e *Tiaraju* Richter, 2007) são subdivididos em duas famílias: Caseodontidae, abrangendo os gêneros *Caseodus* Zangerl, 1981, *Ornithoprion* Zangerl, 1966, *Pirodus* Lebedev, 2001, *Romerodus* Zangerl, 1981, *Fadenia* Nielsen, 1932 e *Erikodus* Nielsen, 1952; e Eugeneodontidae com os gêneros *Eugenodus* Zangerl, 1981, *Gilliodus* Zangerl, 1981 e *Bobbodus* Zangerl, 1981. Já os Edestoidea, além de apresentar um gênero de posição sistemática incerta (*Paredestus* Mutter e Neuman, 2008), abrange duas famílias: Agassizodontidae, a qual é representada por *Agassizodus* St. John e Worthen, 1875, *Toxoprion* Hay, 1909, *Campyloprion* Eastman, 1902, *Arpagodus* Trautschold, 1879, *Helicoprion* Karpinsky, 1899, *Parahelicoprion* Karpinsky, 1924 e *Sarcoprion* Nielsen, 1952; e Edestidae, sendo composta por *Edestus* Leidy, 1855, *Lestrodus* Obruchev, 1953, *Syntomodus* Obruchev, 1964, *Helicampodus* Branson, 1935 e *Parahelicampodus* Nielsen, 1952 (*sensu* GINTER; HAMPE; DUFFIN, 2010).

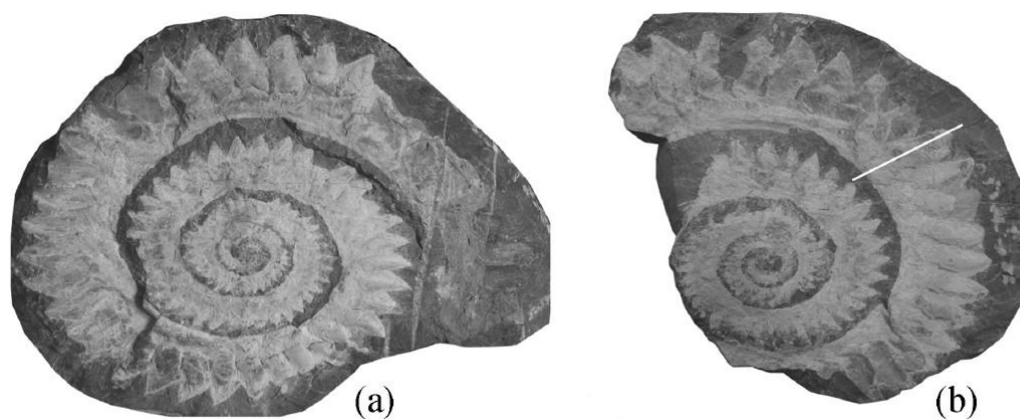


Figura 21. Dentes de *Helicoprion jigmenense* Chen, Cheng e Yin, 2007, do Permiano inferior da China, formando uma espiral, o que é comum a muitos Eugeneodontiformes (CHEN; CHENG; YIN, 2007). Escala: 5 cm.

2.8. Petalodontiformes

Os Petalodontiformes correspondem a um grupo abundante, diverso e cosmopolita de Chondrichthyes que provavelmente foram quase completamente, senão totalmente marinhos e confinados a depósitos do Carbonífero ao Permiano, porém, poucos registros são representados por espécimes completos (GINTER;



HAMPE; DUFFIN, 2010). Desta forma, muito da diversidade do grupo é conhecida somente por dentes isolados (LONG, 2011). Os espécimes mais completos são, sem dúvida, aqueles reportados para o calcário Bear Gulch de Montana, E.U.A. (e.g. LUND, 1989) (Figura 22 e Figura 23).

Esse clado apresenta, além de um gênero de posição sistemática incerta (*Paracymatodus* Bogoliubov, 1914), quatro famílias: Janassidae, abarcando *Janassa* Münster, 1839 e *Fissodus* St. John e Worthen, 1875; Pristodontidae, composta de *Pristodus* Davis, 1883, *Petalorhynchus* Newberry e Worthen, 1866, *Davodus* Hansen 1985, *Siksika* Lund, 1989, *Peripristis* St. John, 1870, *Calopodus* St. John e Worthen, 1875, *Megactenopetalus* David, 1944; Petalodontidae, com *Petalodus* Owen, 1840, *Lisgodus* St. John e Worthen, 1875, *Glyphanodus* Davis, 1883, *Harpacodus* Davis, 1881, *Tanaodus* St. John e Worthen, 1875, *Chomatodus* Agassiz, 1838, *Antliodus* Newberry e Worthen, 1866 e *Polyrhizodus* McCoy, 1848; e por fim, Belantseidae, abrangendo *Belantsea* Lund, 1989 (Figura 22 e Figura 23), *Ctenoptychius* Agassiz, 1838 e *Netsepoye* Lund, 1989.



Figura 22. *Belantsea montana* Lund, 1989, do calcário Bear Gulch, Montana, E.U.A., um raro espécime completo de Petalodontiformes (LUND, 1989)

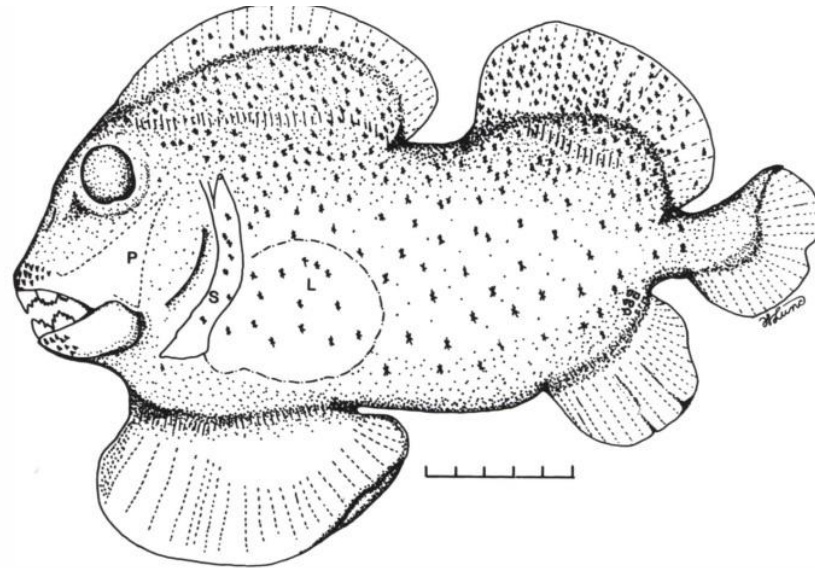


Figura 23. Reconstrução de *Belantsea montana* calcáreo Bear Gulch, Montana, E.U.A. (LUND, 1989). Escala em centímetros.



3. Chondrichthyes do Paleozoico Brasileiro

Apesar das primeiras ocorrências de Chondrichthyes remontarem ao Siluriano, e de serem registrados em abundância no Devoniano de várias regiões do mundo, no território brasileiro as ocorrências do grupo são relativamente escassas para o Devoniano das bacias do Amazonas e do Paraná (e.g. FIGUEROA; MACHADO, 2017; JANVIER; MAISEY, 2010; JANVIER; MELO, 1992; MAISEY; MELO, 2005; RICHTER, 1985; RICHTER; BOSSETTI; HORODYSKI, 2017), assim como para o Carbonífero das bacias do Amazonas e Parnaíba (e.g. DUFFIN; RICHTER; NEIS, 1996; SILVA-SANTOS; SALGADO, 1970). Exceto pelo material apresentado por Richter; Bossetti e Horodyski (2017), o qual é composto pela impressão de raios articulados de uma nadadeira, todos os outros registros correspondem a dentes e/ou espinhos de nadadeira/cefálicos isolados completos ou fragmentados. A propósito, até o momento, essa ocorrência mencionada por Richter; Bossetti e Horodyski (2017) é a única referente à restos articulados de Chondrichthyes para todo o Paleozoico brasileiro. Como estes registros não fazem parte do enfoque do presente trabalho, não serão detalhados no decorrer desse capítulo.

Nas bacias paleozoicas brasileiras, os Chondrichthyes só se tornam mais abundantes e diversos em rochas do Permiano. Unidades deste período são encontradas nas bacias intracratônicas do Acre, Amazonas, Solimões, Paraná e Parnaíba (MILANI et al., 2007a). Apenas nas bacias do Paraná e Parnaíba há ocorrências de elasmobrânquios permianos.

Para a Bacia do Parnaíba, as ocorrências são restritas à Formação Pedra de Fogo a qual é considerada como depositada do Asseliano até o Changhsingiano (VAZ et al., 2007), ou seja, abrangendo praticamente todo o Permiano. Até o momento já foram formalmente descritos sete táxons de Chondrichthyes para essa unidade: *Taquarolodus albuquerquei* (Silva-Santos, 1946), *Sphenacanthus maranhensis* (Silva-Santos, 1946), *Itapyrodus punctatus* Silva-Santos, 1990, *Anisopleurodontis pricei* Silva-Santos, 1994, *Sphenacanthus ignis* Figueroa e Gallo, 2017, *Bythiacanthus lopesi* Figueroa e Gallo, 2017 e *Rubencanthus diplotuberculatus* Figueroa e Gallo, 2017. Além desses táxons, Ctenacanthiformes indeterminados também são reportados para essa formação (e.g. ALVES, 2010a,



2010b, ALVES et al., 2008, 2009a, 2009b, RICHTER, 2001, 2008; SOUZA et al., 2008; SOUZA; PIRES; ALVES, 2010).

Como o enfoque desse trabalho se restringe aos Chondrichthyes para o Permiano da Bacia do Paraná no Brasil, os demais registros não serão detalhados aqui.



4. Contexto geológico

4.1. Bacia do Paraná

A Bacia Sedimentar do Paraná abrange uma ampla área do continente sul-americano incluindo porções territoriais do Brasil meridional (Figura 24), Paraguai oriental, nordeste da Argentina e norte do Uruguai, ocupando uma área total de 1,7 milhão de km², apresentando espessura máxima de 7.000 metros (MILANI et al., 2007b). Segundo Milani et al. (2007) são reconhecidas seis supersequências nessa bacia: Rio Ivaí (Ordoviciano-Siluriano), Paraná (Devoniano), Gondwana I (Carbonífero-Eotriássico), Gondwana II (Meso a Neotriássico), Gondwana III (Neojurássico-Eocretáceo) e Bauru (Neocretáceo). Nesta bacia no território brasileiro, os Chondrichthyes permianos são registrados na Supersequência Gondwana I, que por sua vez, corresponde a um ciclo transgressivo-regressivo no qual o intervalo transgressivo corresponde aos grupos Itararé (glacial à periglacial) e Guatá (marinho), enquanto que as camadas regressivas são representadas pelo Grupo Passa Dois (MILANI et al., 2007b). Nesses grupos, o clado ocorre no “Folhelho Lontras” e Membro Budó do Grupo Itararé (Carbonífero-Permiano), na Formação Rio Bonito do Grupo Guatá e em praticamente em todas as formações do grupo Passa Dois: Irati, Teresina, Corumbataí e Rio do Rasto. Cada uma dessas unidades será abordada a seguir.

4.1.1. Grupo Itararé

O Grupo Itararé compreende uma associação de fácies glaciais-continentais e glaciais-marinhas com mais de 1500 metros de espessura, compostas principalmente por litologias clásticas que incluem arenitos, diamictitos, ritmitos, argilitos, folhelhos betuminosos, conglomerados e níveis de carvão (HOLZ; SOUZA; IANNUZZI, 2008). Segundo Holz et al. (2010) o Grupo Itararé foi depositado do Carbonífero superior ao Permiano inferior, expandindo-se do ao Sakmariano inicial (Figura 25).

Baseado principalmente em geologia de superfície, Schneider et al. (1974) dividiu o Grupo Itararé no flanco leste da Bacia do Paraná em três formações, da base para o topo: Campo do Tenente, Mafra e Rio do Sul (Figura 26). Para a base



da Formação Rio do Sul, Schneider et al. (1974) ainda propuseram uma unidade informal, o “Folhelho Lontras”, que por sua vez é composto por folhelhos cinza escuros e pelitos escuros, com aspecto localmente várvido com rico conteúdo fossilífero excepcionalmente bem preservado.

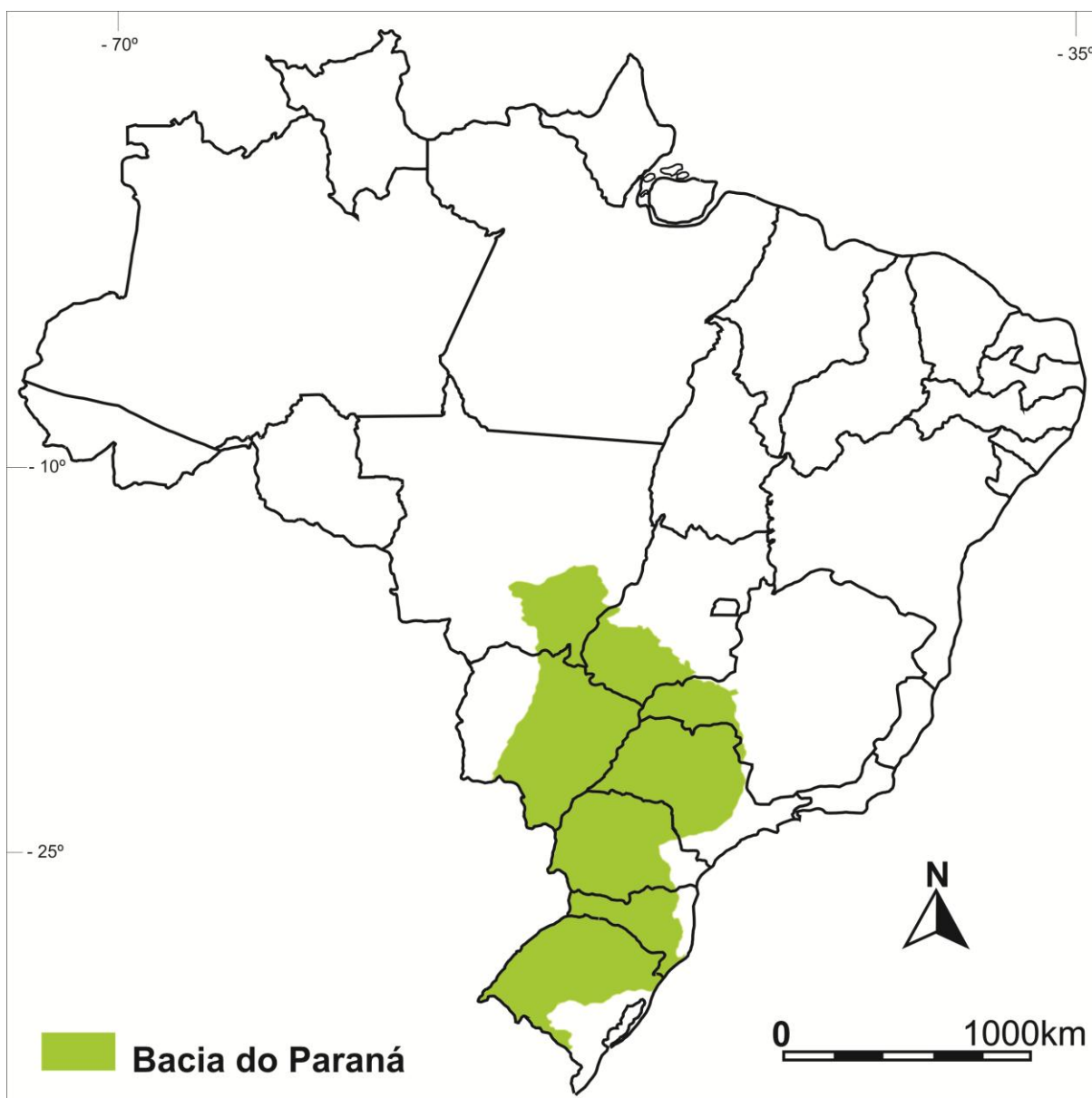


Figura 24. Localização da Bacia Sedimentar do Paraná no território brasileiro (baseado em MILANI et al., 2007a).

Com outro enfoque, França e Potter (1988) baseados em geologia de subsuperfície, reconheceram três ciclos de granodecrescência ascendente, formalizando-os como as formações Lagoa Azul, Campo Mourão e Taciba, respectivamente (Figura 26).



Segundo Weinschütz e Castro (2005) estas duas propostas formais de subdivisão do Grupo Itararé são praticamente correspondentes, diferenciando somente a posição do “Folhelho Lontras”, que na proposta de Schneider et al. (1974) encontra-se na porção inferior da Formação Rio do Sul, e na proposta de França e Potter (1988) no topo da Formação Campo Mourão (Figura 26).

Anos mais tarde, Holz et al. (2010) propuseram uma nova tabela cronoestratigráfica para a sucessão Carbonífero/Permiano da Bacia do Paraná (Figura 25), e nesta consideraram a proposta de França e Potter (1988) como válida. Entretanto, diferentemente de França e Potter (1988), Holz et al. (2010) posicionaram o “Folhelho Lontras” na porção média da Formação Taciba (Figura 25). Além disso, Holz et al. (2010) mencionam que a porção superior do Grupo Itararé apresenta algumas diferenças regionais: nos estados do Rio Grande do Sul e Santa Catarina a porção mais superior do Grupo Itararé é predominantemente marinha e conhecida como Formação Rio do Sul, com dois membros: Membro Budó (argilito marinho rico em esponjas) e Membro Suspiro (caracterizado por tilitos) (Figura 25). Para não confundir o leitor, no presente trabalho adotamos Holz et al. (2010).

Vale aqui destacar o “Folhelho Lontras” da Formação Taciba (*sensu* HOLZ et al., 2010), visto que o material estudado em um dos artigos constantes na parte II desta tese de doutoramento (artigos) provém dessa unidade informal. O “Folhelho Lontras” é interpretado como a fácies marinha transgressiva do Grupo Itararé, relacionada com o processo de degelo (WEINSCHÜTZ; CASTRO, 2005), correspondendo à máxima transgressão de toda a sequência desse grupo (HOLZ; SOUZA; IANNUZZI, 2008), ocorrendo somente no Estado de Santa Catarina (SCHNEIDER et al., 1974). Os fósseis encontrados nesse folhelho muitas vezes apresentam uma preservação excepcional, incluindo em alguns casos a preservação de tecidos moles e frequentemente espécimes articulados completos, o que permite atribuir à essa unidade informal o *status* de “*fossil-lagerstätten*”. Isso se deve principalmente a dois fatores: durante a deposição do “Folhelho Lontras”, às condições ambientais calmas e anóxicas, aliadas às baixas temperaturas do paleoclima glacial, provavelmente diminuíram a atividade bacteriana (HAMEL, 2005), dificultando a degradação das partes moles dos organismos; e também à hipótese de que os longos períodos de anoxia teriam resultado na exclusão de organismos detritívoros e bioturbadores na zona tafonomicamente ativa (MOURO et al., 2017)..

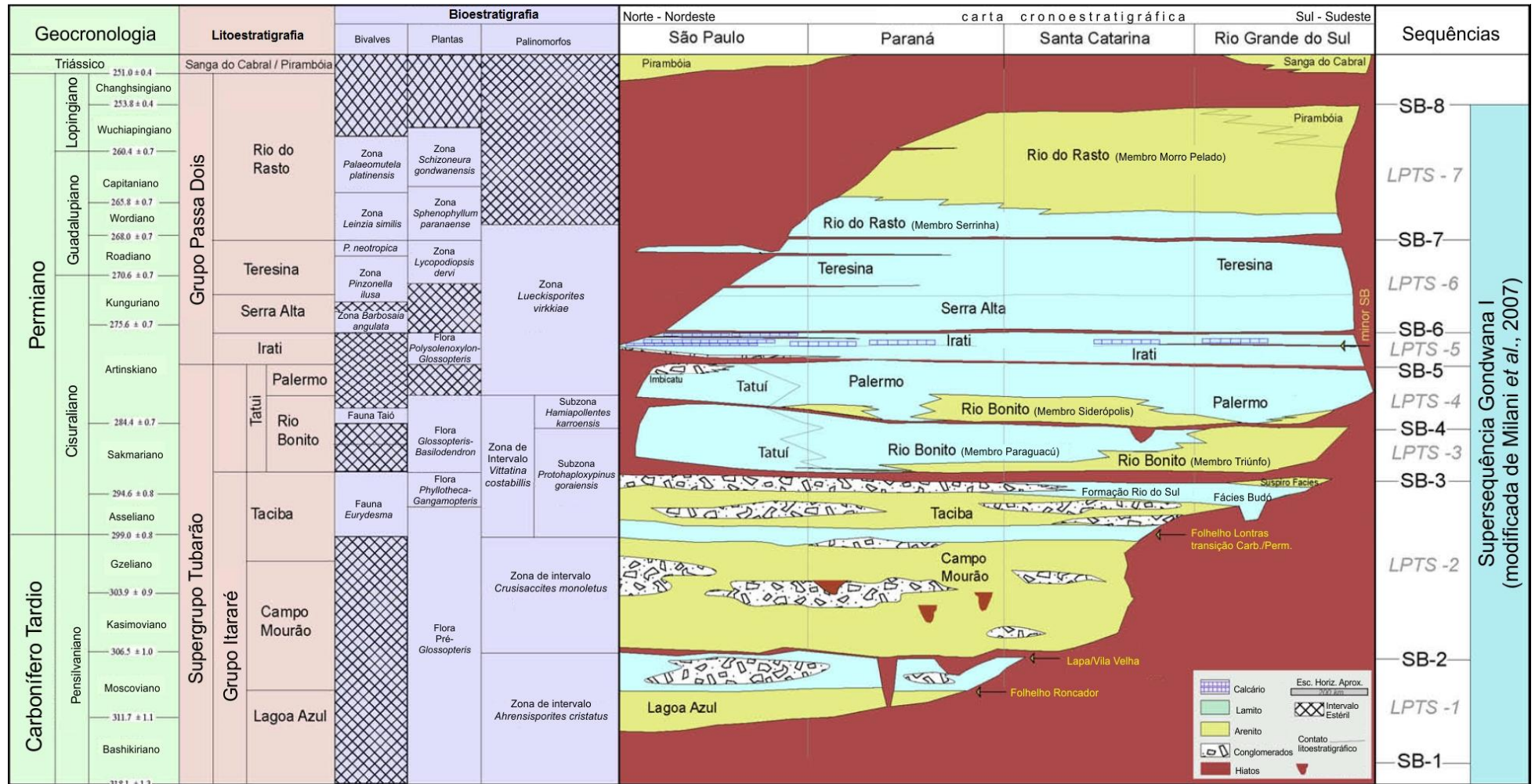


Figura 25. Carta cronoestratigráfica traduzida de Holz et al. (2010) da Bacia do Paraná.



Uma outra ocorrência de Chondrichthyes para o Grupo Itararé é reportada para o Membro Budó da Formação Rio do Sul. Essa unidade foi originalmente proposta como fácies Budó por Delaney e Goñi (1963) para designar siltitos amarelados, arenitos finos e um conglomerado basal depositados em ambiente marinho, os quais ocorrem somente no Estado do Rio Grande do Sul.

4.1.2. Grupo Guatá

O Grupo Guatá corresponde ao intervalo transgressivo marinho da Supersequência Gondwana I de Milani et al. (2007b), sendo composto da base para o topo pelas formações Rio Bonito e Palermo, as quais são cronocorrelatas à Formação Tatuí no Estado de São Paulo (HOLZ et al., 2010). Esse grupo é constituído de siltitos acinzentados, esverdeados e de arenitos com intercalações de camadas de carvão e folhelhos carbonosos que se distribuem verticalmente desde o topo do Grupo Itararé até a Base da Formação Irati (SCHNEIDER et al., 1974)

	Schneider <i>et al.</i> (1974)	França & Potter (1988)	Holz <i>et al.</i> (2010)
Grupo Itararé	Formação Rio do Sul	Formação Taciba	Formação Taciba <div style="display: inline-block; vertical-align: middle;"> <div style="background-color: #0070C0; color: white; padding: 2px; font-size: 8px;">Fm. Rio do Sul Mb. Suspiro</div> <div style="background-color: #008000; color: white; padding: 2px; font-size: 8px;">Fm. Rio do Sul Mb. Budó</div> </div>
	Folhelho Lontras	Folhelho Lontras	Folhelho Lontras
	Formação Mafra	Formação Campo Mourão	Formação Campo Mourão
	Formação Campo do Tenente	Formação Lagoa Azul	Formação Lagoa Azul

Figura 26. Esquema simplificado representando as diferentes subdivisões do Grupo Itararé de acordo com Schneider et al. (1974), França e Potter (1988) e Holz et al. (2010), dando destaque a posição do "Folhelho Lontras" e a posição da Formação Rio do Sul segundo Holz et al. (2010), e a sua subdivisão nos membros Budó e Suspiro.

4.1.2.1. Formação Rio Bonito

A Formação Rio Bonito corresponde à unidade mais basal do Grupo Guatá, foi depositada do Sakmiano inferior a Artinskiano médio (Permiano inferior) por



Holz et al. (2010) (Figura 25). Segundo Schneider et al. (1974) é composta por uma seção arenosa em sua base, uma porção média essencialmente argilosa e uma superior areno-argilosa que contém leitos de carvão bastante explorados economicamente. Ainda segundo Schneider et al. (1974), cada uma destas porções recebe uma denominação própria, sendo a basal chamada de Membro Triunfo, a intermediária Membro Paraguaçu e a superior Membro Siderópolis. De acordo com Holz et al. (2010) estes níveis correspondem à sucessão de depósitos flúvio-deltáicos e marinhos, sendo o basal considerado costal e fluvial, o intermediário essencialmente marinho raso e o superior costal e fluvial.

4.1.3. Grupo Passa Dois

O Grupo Passa Dois corresponde ao intervalo regressivo da Supersequência Gondwana I sendo composto da base para o topo pelas formações Irati, Serra Alta, Teresina e Rio do Rasto (MILANI et al., 2007b). Esse grupo é interpretado como depositado em um grande corpo d'água epicontinental sem conexões com o Oceano Pantalassa (ou muito limitadas) desde a sua porção mais basal (ALESSANDRETTI et al., 2015)

É importante salientar que, segundo Schneider et al. (1974), Rohn (2001) e Holz et al. (2010), na porção norte e nordeste da Bacia do Paraná, incluindo os estados de São Paulo, Mato Grosso do Sul e Goiás, o intervalo correspondente às formações Serra Alta e Teresina, é usualmente denominado de Formação Corumbataí. Segundo Holz et al. (2010), essa designação diferenciada na porção norte/nordeste da bacia leva em consideração principalmente a coloração avermelhada que a Formação Corumbataí possui, sendo que em subsuperfície isso não é facilmente observado, não havendo assim razões claras para essa diferenciação nessa porção da bacia. Desta forma, seguindo Rohn (2001) e Holz et al. (2010), a Formação Corumbataí nada mais é do que litoestratigraficamente e croestratigraficamente correlacionável às formações Serra Alta e Teresina no restante da bacia e não será tratada separadamente neste item.



4.1.3.1. Formação Irati

A Formação Irati por sua vez foi depositada durante o Artinskiano superior segundo Holz et al. (2010) (Figura 25) sendo a unidade mais basal do Grupo Passa Dois. Segundo Schneider et al. (1974) de argilitos, folhelhos cinza escuro a cinza claro e siltitos cinza claro; e de folhelhos cinza escuro e pretos pirobetuminosos associados a calcários por vezes dolomíticos, correspondendo formalmente e respectivamente ao Membro Taquaral (inferior) e ao Membro Assistência (superior). Segundo Holz et al. (2010) o membro Taquaral foi depositado em um ambiente marinho raso de um mar epicontinental com uma restrita conexão com o Pantalassa (oceano aberto) e com uma relativamente boa circulação de água em comparação com o ambiente deposicional do Membro Assistência, que por sua vez foi formado em um enorme mar epicontinental raso e influenciado por ondas de tempestades.

4.1.3.2. Formação Teresina

Segundo Holz et al. (2010), a fácies principal da Formação Teresina é composta por pelitos acinzentados usualmente interlaminados por arenitos muito finos, apresentando acamamento *linsen* e *flaser*, estratificação cruzada *hummocky*, as vezes com camadas contendo pequenas gretas de contração. Essa unidade é interpretada como depositada em um grande corpo d'água epicontinental e porções de suas planícies costeiras com salinidade que variava do hipersalino ao dulcícola e sem conexões ou conexões limitadas com o Pantalassa (HOLZ et al., 2010; SIMÕES et al., 2015). A salinidade dependia principalmente da sazonalidade e das variações ambientais que esse corpo d'água sofria durante a deposição dessa formação. De acordo com Lavina (1991), a deposição da Formação Teresina foi fortemente influenciada por ondas de tempestade, formando níveis de estratificação cruzada *hummocky* que às vezes estão amalgamadas e que esses níveis de *hummocky* tendem a diminuir na transição com a Formação Rio do Rasto e a desaparecer nesta última unidade litoestratigráfica. Segundo Holz et al. (2010), a idade de deposição da Formação Teresina ocorreu do Kunguriano superior ao final do Roadiano (Figura 25). Entretanto, Simões et al. (2015, 2017) sugerem que essa unidade se estenderia até o Wordiano inferior.



4.1.2.3. Formação Rio do Rasto

A Formação Rio do Rasto é dividida em dois membros, o Membro Serrinha (inferior) e o Membro Morro Pelado (superior) segundo a proposição de Gordon Jr. (1947) (Figura 25). A litologia dessa unidade constitui-se de siltitos e argilitos intercalados de arenitos finos arroxeados, esverdeados e avermelhados, com eventuais níveis de sílex e calcário sendo que o Membro Serrinha possui 150 a 250 m de espessura, enquanto que o Membro Morro Pelado 250 a 300 m de espessura (HOLZ et al., 2010).

Sobre a deposição do Membro Serrinha são muitas as interpretações, entretanto, a maioria delas propõe um ambiente lacustre raso (e.g. LAVINA, 1991; MENDES, 1967; RAGONHA, 1989). Seguindo este ponto de vista, de acordo com Lavina (1991), as rochas sedimentares do Membro Serrinha foram depositadas em ambientes lacustres e deltaicos, com predominância de grandes lagos, influenciados por ondas de tempestade e avanço de sistemas deltaicos e fluviais para dentro destes lagos. Já Holz et al. (2010) consideraram o Membro Serrinha como lagos rasos, algumas vezes influenciados por ondas de tempestade e incursões fluviais. Recentemente, Simões et al. (2015) propuseram que esse membro teria sido depositado em um grande mar epicontinental fortemente influenciado por água doce e com conexões hidrológicas com a Bacia Huab da Namíbia, sendo isso evidenciado pela ocorrência das mesmas espécies de bivalves tanto no Membro Serrinha quanto na Namíbia, como relatado por David et al. (2011). Com base em todas essas interpretações, consideramos o Membro Serrinha como tendo sido depositado em um ambiente lacustrino raso grande o bastante para ser considerado como um mar epicontinental de água doce (PAULIV et al., 2017).

Já o Membro Morro Pelado, em comparação ao Membro Serrinha, em decorrência do aumento da aridização no Gondwana ocidental, foi depositado em inúmeros lagos menores, planícies aluviais, canais fluviais meandrantos, planícies de inundação, sistemas deltaicos com bacias interdistributárias, assim como pequenos corpos temporários de água e dunas eólicas (HOLZ et al., 2010; LAVINA, 1991). Em outra interpretação, o Membro Morro Pelado corresponderia a leques aluviais distais e planícies de inundação, podendo apresentar ambientes lacustrinos, deltaicos e eólicos associados (ROHN; ASSINE; MEGLHIORATTI, 2005). Dias (2012) apresenta um mapa paleogeográfico para a Formação Rio do Rasto,



mostrando esquematicamente este sistema de lagos, rios e deltas dos membros Serrinha e Morro Pelado (Figura 27).

As interpretações paleoambientais acima mencionadas, são suportadas tanto pela fauna e flora fóssil encontrada nos membros Serrinha e Morro Pelado, bem como pela presença maciva de conchostráceos (FERREIRA-OLIVEIRA; ROHN, 2008, 2010) indicando uma condição de água doce para o ambiente deposicional (HOLZ et al., 2010).

No Estado do Paraná e demais áreas a nordeste do Arco de Ponta Grossa, a porção superior da Formação Rio do Rasto muitas vezes apresenta camadas de arenitos de origem eólica intercaladas à siltitos e arenitos, sendo ao final da sequência recoberta por arenitos que indicam a presença de dunas e níveis fluviais avermelhados da Formação Pirambóia (FERREIRA-OLIVEIRA; ROHN, 2010; SILVA; SEDOR; FERNANDES, 2012). Já no centro e sul do Estado de Santa Catarina e parte do Estado do Rio Grande do Sul a Formação Rio do Rasto apresenta contato discordante com a Formação Botucatu (Cretáceo Inferior) ou Sanga do Cabral (Triássico) respectivamente (HOLZ et al., 2010) (Figura 25). Porém, segundo Lavina e Scherer (2003), no Estado do Rio Grande do Sul a Formação Rio do Rasto também pode apresentar-se localmente recoberta por arenitos eólicos da Formação Pirambóia, que por sua vez é recoberta por arenitos fluviais da Formação Sanga do Cabral. Desta forma, de acordo com Lavina e Scherer (2003) a Formação Pirambóia teria idade correspondente ao final do Permiano. O recobrimento gradual do Membro Morro Pelado pelas dunas da Formação Pirambóia indicam uma tendência de desertificação da Bacia do Paraná durante o final do Permiano.

Correlações bioestratigráficas de palinomorfos (e.g. NEREGATO; SOUZA; ROHN, 2008), plantas (e.g. ROHN; RÖSLER, 2000), invertebrados (e.g. FERREIRA-OLIVEIRA; ROHN, 2008, 2010; ROHN; RÖSLER, 1990) e vertebrados (DIAS-DASILVA, 2012) indicam que a Formação Rio do Rasto teria sido depositada durante o intervalo Wordiano-Wuchiapingiano (HOLZ et al., 2010) (Figura 25).



Figura 27. Mapa paleogeográfico apresentado por Dias (2012), representando o Sudoeste do Gondwana entre o Permiano Médio e Permiano Superior, evidenciando os sistemas lacustres, fluviais e deltaicos responsáveis pela deposição das formações Rio do Rasto (Brasil), Gai-As (Namíbia) e porção inferior do Grupo Beaufort (África do Sul).



6. Elasmobrânquios permianos da Bacia do Paraná no Brasil

Nesta bacia, os elasmobrânquios permianos são registrados na Supersequência Gondwana I de Milani et al. (2007b), no Grupo Itararé (Carbonífero/Permiano) e em praticamente em todas as formações permianas: Rio Bonito, Irati, Teresina, Corumbataí e Rio do Rasto. Uma breve descrição de cada uma dessas ocorrências será abordada a seguir, juntamente com breves comentários sobre a identificação taxonômica de cada uma.

Para a descrição de dentes isolados foram utilizadas a terminologia anatômica proposta por Ginter, Hampe e Duffin (2010) (Figura 28) e Hampe (2003), enquanto que para a descrição de espinhos de nadadeiras, a terminologia apresentada por (MAISEY, 1981, 1982a).

6.1. Chondrichthyes do Grupo Itararé

Para o Grupo Itararé (Bashkiriano/Moscoviano a início do Sakmario segundo HOLZ et al., 2010) as ocorrências se restringem a dentes isolados, os quais ocorrem nas seguintes unidades: “Folhelho Lontras”, Formação Taciba, Estado de Santa Catarina (SEDOR; DIAS; WEINSCHÜTZ, 2009) e Membro Budó da Formação Rio do Sul, Estado do Rio Grande do Sul (BARCELLOS, 1975), ambas para o começo do Asseliano (Cisuraliano, Permiano) (HOLZ *et al.*, 2010).

6.1.1. Cladodontomorphi indet. “Folhelho Lontras”, Formação Taciba

Material preliminarmente descritos por Sedor, Dias e Weinschütz (2009) e posteriormente por Pauliv et al. (2014a) foram coletados em um afloramento conhecido como Campaleo, situado próximo às margens da BR-280, nas proximidades do Município de Mafra, Estado de Santa Catarina. O estudo aprofundado destes dentes é apresentado no artigo intitulado “**A new Symmoriformes shark and other chondrichthyan teeth from the earliest Permian of Brazil**” o qual faz parte do corpo principal desta tese.

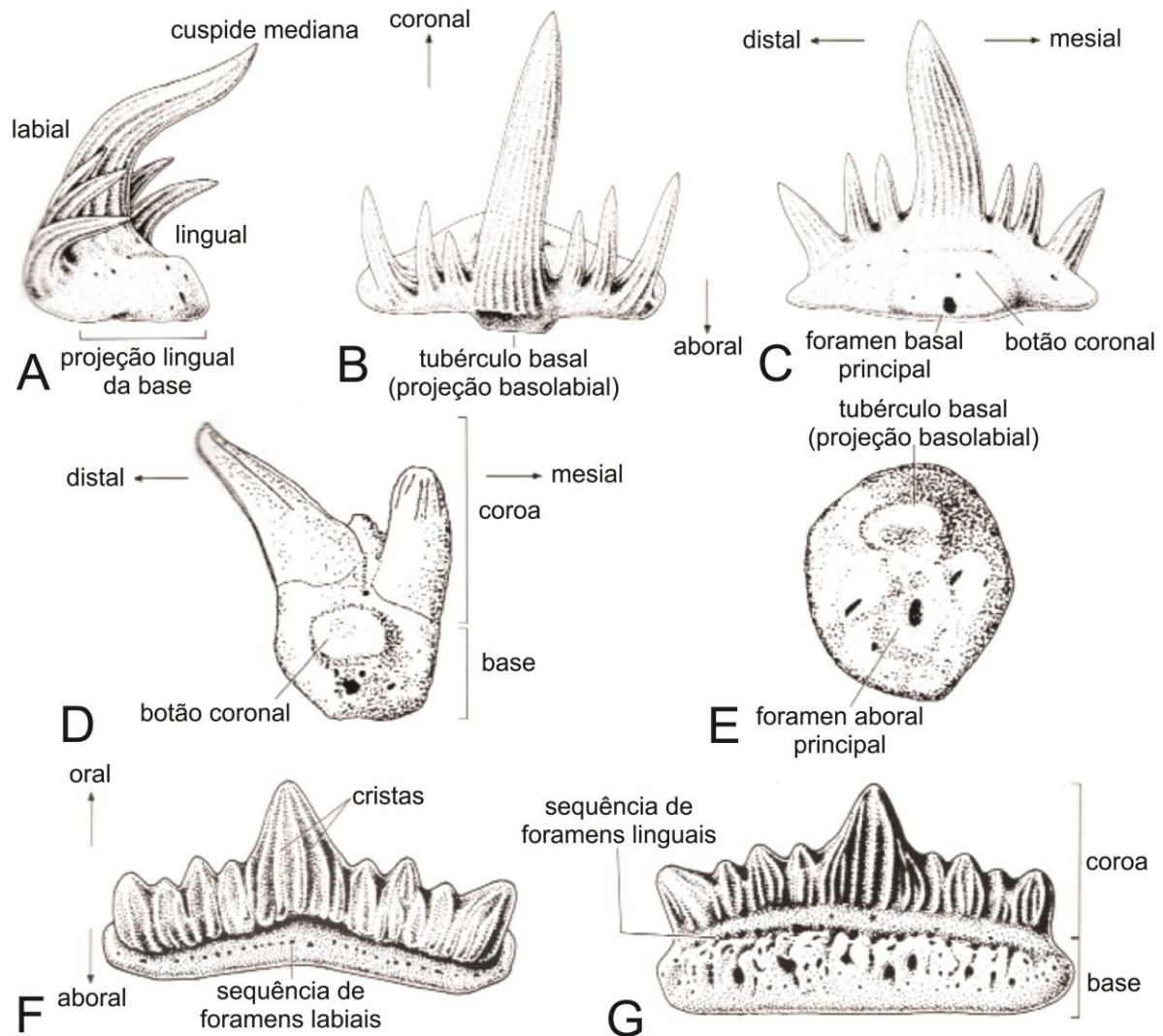


Figura 28. Termos morfológicos de dentes de tubarões, dentes com “base primitiva” (*aulacorhize*) (A-E); dentes com “base euselachiana” (*anaulacorhize*) (F-G). *Denaea* em vistas lateral (A), labial (B) e lingual (C); *Diplodoselache* em vistas oral (D) e aboral (E); Euselachii gen. e sp. indet. em vistas labial (F) e lingual (G) (modificado de GINTER; HAMPE; DUFFIN, 2010).

6.1.2. Cladodontomorphi indet. Membro Budó, Formação Rio do Sul

O material apresentado por Barcellos (1975) é composto por uma impressão de um dente completo em vista labial (Figura 29), coletado segundo a autora nas proximidades da Fazenda Bagé, rodovia Bagé-Lavras do Sul, a cerca de 51,5 km da cidade de Bagé. O espécime encontra-se tombado na coleção miscelânea do Museu de Paleontologia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS) com o número MP-M-16.



Figura 29. Dente de Chondrichthyes (MP-M-16) do tipo cladodonte coletado na fácies Budó, Estado do Rio Grande do Sul (extraído de BARCELLOS, 1975)

O espécime apresenta uma base delgada com uma projeção basolabial evidente e uma coroa com cinco cúspides alongadas e delgadas, sendo que a cúspide mediana é maior e flanqueada lateralmente por outros dois pares de cúspides laterais. As cúspides laterais aparentam ter metade ou pouco menos da metade da altura da cúspide mediana, sendo que as duas cúspides mais externas são cerca de duas vezes mais altas que as duas mais internas. Segundo Barcellos (1975), a cúspide mediana apresenta cristas longitudinais marcadas, principalmente em sua porção mais proximal.

Embora Barcellos (1975) tenha mencionado uma semelhança do espécime MP-M-16 aos dentes do Stethacanthiformes *Deanea* Pruvost, 1922, manteve como Chondrichthyes *incertae sedis*. Na verdade, tanto a foto do material quanto a descrição apresentada por ela, realmente batem com as descrições feitas para dentes de *Deanea*. Entretanto, o espécime MP-M-16 aparentemente foi perdido, impossibilitando um refinamento taxonômico e que novas fotos sejam tiradas.

6.2. Chondrichthyes do Grupo Guatá, Formação Rio Bonito

Para a Formação Rio Bonito (Grupo Guatá), somente uma ocorrência é conhecida, sendo esta para o arenito Taió, Membro Paraguaçu, localizado no Município de Taió, Santa Catarina. Refere-se à descrição da espécie *Sphenacanthus gondwanus* (Silva-Santos, 1947) baseada em uma impressão de espinho de nadadeira preservada em arenito de coloração cinza-claro. O fóssil encontra-se depositado na coleção do antigo Departamento de Geologia e Mineralogia (DGM), atualmente incorporada ao CPRM-RJ, com o número (DGM 73-P).



6.2.1. *Sphenacanthus gondwanus* (Silva-Santos, 1947)

A impressão do espinho de nadadeira que tipifica *S. gondwanus* encontra-se praticamente completa (Figura 30), com exceção da porção mais apical. A face lateral do espinho preservada é convexa e percorrida por costelas orientadas no sentido proximal distal. As costelas apresentam um espaçamento entre si, chamado de espaço intercostal, o qual nessa espécie é menor do que a largura das costelas. Cada uma das costelas apresenta pequenos tubérculos espaçados entre si, sendo que nas duas costelas mais anteriores se dispõem por toda a sua extensão (desde a porção proximal até a mais distal), enquanto que nas demais os tubérculos aparecem somente da porção mais proximal até a medial, tornando-se lisas até o ápice. Cada um dos tubérculos se assemelha, segundo o Silva-Santos (1947), a brotos de um caule vegetal em sua fase inicial de germinação, o que pode se entender com sendo gemas axilares.

Originalmente esta *S. gondwanus* foi descrito por Silva-Santos (1947) como *Ctenacanthus gondwanus*. Entretanto, com a reavaliação de muitas espécies atribuídas a *Ctenacanthus*, Maisey (1981) limitou as espécies deste gênero as que se assemelhavam a espécie-tipo, *Ctenacanthus major* Agassiz, 1837. Posteriormente, Maisey (1984) reatribuiu as inúmeras espécies excluídas de *Ctenacanthus*, apontando que o espécime-tipo de *C. gondwanus* (DGM 73-P) não apresentava o padrão típico de ornamentação de *Ctenacanthus* e que provavelmente seja pertencente ao gênero *Sphenacanthus*. E de fato, as características encontradas no espinho (DGM 73-P) condizem com a diagnose genérica de *Sphenacanthus*. Isso resultou na combinação *Sphenacanthus gondwanus* (Silva-Santos, 1947) sugerida primeiro por Pauliv, Dias e Sedor (2012) e posteriormente por Chahud e Petri (2014).

No mesmo arenito da Formação Rio Bonito abundam moluscos bivalves, principalmente da espécie *Heteropecten catharinae* Kegel e Costa, 1951, a qual caracteriza a Assembleia Taió, sendo que há uma impressão de um espécime de *H. catharinae* que está associada ao holótipo de *Sphenacanthus gondwanus* (Figura 30). Segundo Rocha-Campos e Rösler (1978), a assembleia de bivalves do Arenito Taió é muito similar aquela do Artinskiano de diferentes unidades litoestratigráficas da Austrália. A partir disso, Rocha-Campos e Rösler (1978) indicam uma possível



correlação entre essas unidades, atribuindo então uma provável idade Artinskiana (Cisuraliano, Permiano) ao arenito Taió.



Figura 30. Foto da amostra (DGM 73-P) que contém a impressão do holótipo de *Sphenacanthus gondwanus* e uma impressão de *Heteropecten catharinae* coletada no Arenito Taió, Formação Rio Bonito de Santa Catarina (foto: Victor Pauliv).

6.3. Chondrichthyes do Grupo Passa Dois

6.3.1. Chondrichthyes da Formação Irati

A Formação Irati, apresenta três espécies de elasmobrânquios formalmente descritas e exclusivas para essa unidade: o Xenacanthiformes *Xenacanthus pricei* Würdig-Maciel, 1975, o Sphenacanthidae *Sphenacanthus sanpauloensis* Chahud, Fairchild e Petri, 2010 e o Orodontiformes *Orodus ipeunaensis* Chahud, Fairchild e Petri, 2010. Também são registradas as ocorrências do Xenacanthiformes *Taquaralodus albuquerquei* (Silva-Santos, 1946), do Petalodontiformes *Itapyrodus punctatus* Silva-Santos, 1990 de *Amelacanthus* Maisey, 1982 (CHAHUD; PETRI, 2014), de Xenacanthiformes indet. (CHAHUD; PETRI, 2009), e dentes e espinhos de nadadeira de elasmobrânquios indeterminados (CHAHUD; PETRI, 2012, 2014,



respectivamente). Somente para não repetir algumas informações nos próximos tópicos, saliento aqui que todos os espécimes descritos por Chahud e Petri (2008, 2009, 2010a, 2010b, 2012, 2014) e por Chahud, Fairchild e Petri (2010) são para um mesmo afloramento do Membro Taquaral da Formação Irati, localizado nas proximidades de uma estrada que liga os municípios de Rio Claro e Ipeúna, Município de Rio Claro, Estado de São Paulo. Além disso, todos esses espécimes encontram-se depositados na Coleção de Vertebrados do Laboratório de Paleontologia Sistemática do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo sempre começando com a sigla GP/2T.

6.3.1.1. *Xenacanthus pricei* Würdig-Maciel, 1975

Esta espécie é baseada em três dentes coletados através de furos de sondagem feitos no Município de Minas do Leão, Estado do Rio Grande do Sul. Os espécimes encontram-se depositados na coleção Miscelânea do Museu de Paleontologia da UFRGS sob os números MP-UFRGS-MP-M-3 (holótipo) e MP-UFRGS-MP-M-90 e 91 (parátipos).

A base apresenta um formato subtriangular za ovalada (Figura 31) com um tubérculo basal arredondado próximo ao limite labial-aboral, ocupando cerca de 1/6 da porção aboral da base. Na superfície coronal da base, os espécimes apresentam um botão coronal ovalado ocupando 1/6 da porção coronal da base e duas cúspides na porção coronal labial da base, não havendo, segundo Würdig-Maciel (1975), espaço para a cúspide mesial. Entretanto, consultando os espécimes, é nítido que o holótipo de *X. pricei* (MP-UFRGS-MP-M-3) se trata de um dente da extremidade distal da arcada, não apresentando cúspide mesial por esse motivo, enquanto que o espécime UFRGS-MP-M-91, que seria um dente mais mesial, nota-se facilmente a superfície de fratura na qual a cúspide central (mediana) quebrou entre as duas cúspides laterais principais. Ou seja, a espécie apresentava sim uma coroa tricúspide. Já quanto às cúspides laterais, somente o holótipo apresenta uma única cúspide lateral preservada, a qual apresenta suaves carenas lisas em suas faces laterais e pelo menos duas cristas verticais na superfície lingual e pelo menos mais uma na superfície labial.

Diferentemente do proposto por Würdig-Maciel (1975), as características morfológicas encontradas na série tipo de *X. pricei* não condizem com a atribuição



ao gênero *Xenacanthus* Beyrich, 1848. Desta forma, uma revisão detalhada desses espécimes é necessária para um refinamento da atribuição genérica dessa espécie.

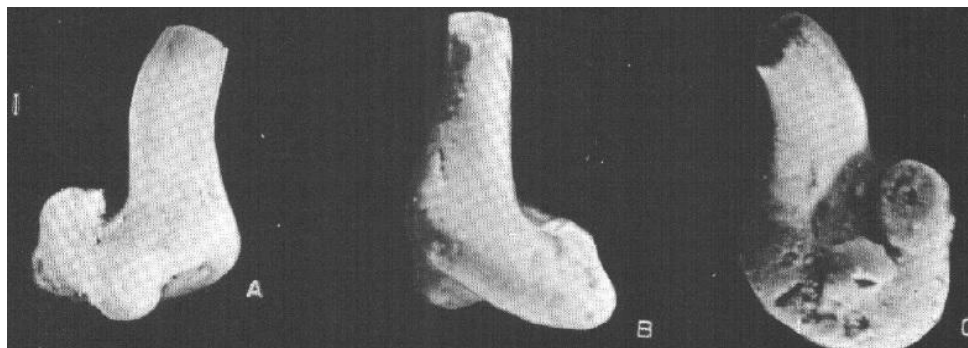


Figura 31. Holótipo (MP-UFRGS-MP-M-3) de *Xenacanthus pricei* em vistas labial (A), lateral (B) e coronal (C) (WÜRDIG-MACIEL, 1975). Foto tirada sem legenda pela autora.

6.3.1.2. *Sphenacanthus sanpauloensis* Chahud, Fairchild e Petri, 2010

Espécie baseada em um espinho de nadadeira praticamente completo (Figura 32). *Sphenacanthus sanpauloensis* apresenta espinhos muito similares aos de *S. gondwanus*, diferindo no padrão de distribuição das costelas: as quais nunca são lisas, no espaçamento entre as costelas, que é equivalente a metade ou pouco mais que a metade da largura das costelas e no formato dos tubérculos, que são geralmente cilíndricos e com secção circular a oval (CHAHUD; FAIRCHILD; PETRI, 2010) (Figura 33). É importante mencionar que um espécime similar ao holótipo dessa espécie foi previamente descrito por Ragonha (1978) em sua dissertação de mestrado.



Figura 32. Espinho de *Sphenacanthus sanpauloensis* (GP/2T-204) (CHAHUD; FAIRCHILD; PETRI, 2010). Escala: 10 mm.

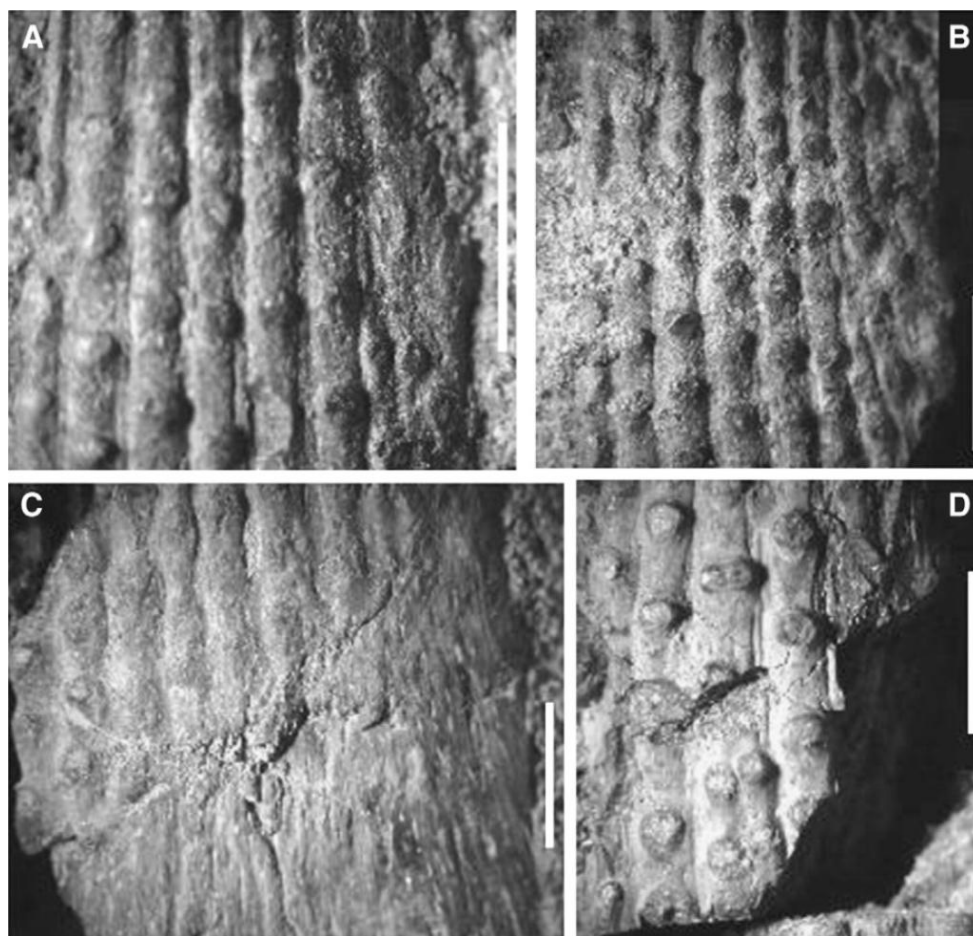


Figura 33. Detalhe das costelas e tubérculos (A-D) do holótipo (CP/2T-204) de *Sphenacanthus sanpauloensis* (CHAHUD; FAIRCHILD; PETRI, 2010). Escala: 5 mm.

6.3.1.3. *Orodus ipeunaensis* Chahud, Fairchild e Petri, 2010

Espécie baseada em um único dente isolado (GP/2T-205) composto por uma base alongada mesiodistalmente, e expandida lingualmente, possuindo uma coroa baixa implantada na porção labial coronal da base, a qual possui uma cúspide principal flanqueada por duas cúspides laterais (Figura 34). Cada uma dessas cúspides apresenta uma grande quantidade de cristas verticais, tanto em sua face labial quanto lingual, as quais são interrompidas por um sulco horizontal, que delimita a base do dente da porção proximal das cúspides.

Algumas características, incluindo principalmente o padrão de ornamentação das cristas presentes nesse dente, se assemelhar a algumas encontradas em outras espécies atribuídas ao gênero (e.g. *O. cinctus*, *O. greggi* e *O. ornatus*). Entretanto, a projeção lingual da base mencionada acima, é considerada como uma característica “primitiva” por alguns autores (e.g. GINTER; HAMPE; DUFFIN, 2010) não sendo



encontrada em Chondrichthyes mais derivados como os Euchondrocephali, grupo o qual os Orodontiformes fazem parte. Portanto, uma revisão da atribuição de *Orodus ipeunaensis* ao grupo dos Orodontiformes e conseqüentemente a esse gênero seria importante.

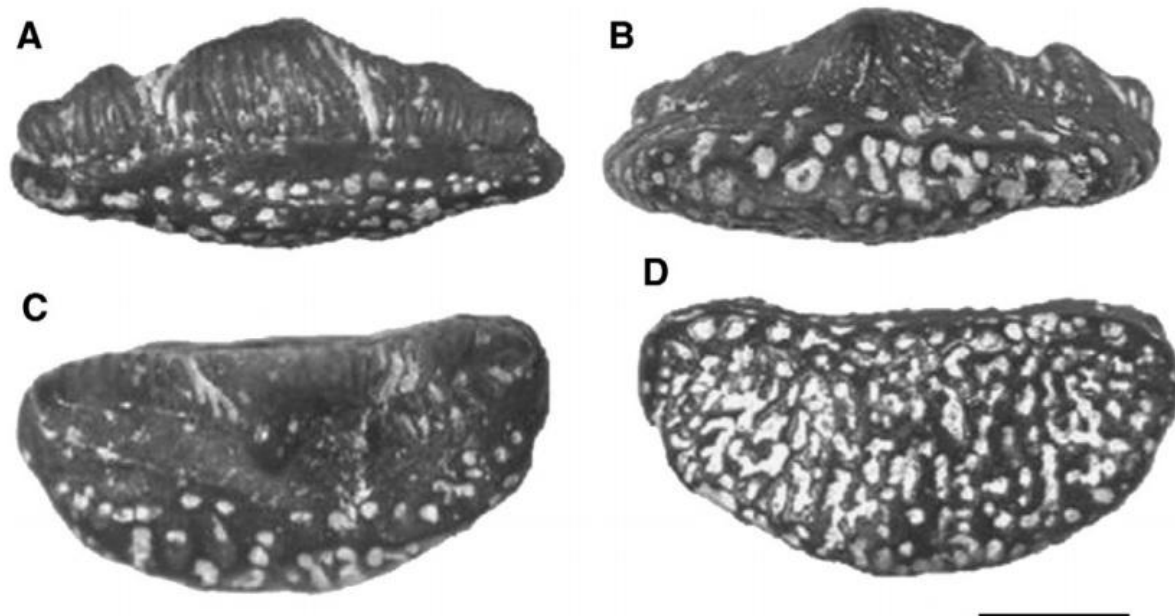


Figura 34. Dente de *Orodus ipeunaensis* (GP/2T-205) em vista labial (A), lingual (B), coronal (C) e aboral (D) (CHAHUD; FAIRCHILD; PETRI, 2010).

6.3.1.4. *Taquaralodus albuquerquei* (Silva-Santos, 1946)

Essa espécie foi originalmente descrita por Silva-Santos (1946) como *Pleuracanthus albuquerquei* com base em dentes coletados na Formação Pedra de Fogo, Permiano da Bacia do Parnaíba. Entretanto, essa espécie foi atribuída a um gênero inválido, visto que quando Agassiz 1837 propôs o gênero, este já estava preocupado por um grupo de coleópteros.

Anos mais tarde, Ragonha (1978) descreveu em sua dissertação de mestrado dentes muito similares aos descritos por Silva-Santos (1946), os quais foram coletados no município de Itapetininga, Estado de São Paulo, Formação Irati. Em virtude da atribuição ao gênero *Pleuracanthus* ser inválida, Ragonha (1978) erigiu o gênero *Taquarantus* em substituição. Contudo, como o trabalho não foi publicado posteriormente, acabou tornando-se um *nomen nudum*.



Alguns anos depois, Richter (1985) sinonimizou *P. albuquerquei* ao gênero *Xenacanthus*, criando a combinação *Xenacanthus albuquerquei*, a qual também não se aplica, visto que, os dentes atribuídos a essa espécie não possuem as características diagnósticas encontradas em *Xenacanthus*. Ao descrever novos espécimes que, da mesma forma que os descritos por Ragonha (1978), também foram coletados no Membro Taquaral da Formação Irati, Chahud e Petri (2008) também os atribuíram a *Xenacanthus albuquerquei*. Esses novos espécimes foram coletados na mesma localidade onde *Sphenacanthus sanpauloensis* e *Orodus ipeunaensis* foram coletados e encontram-se tombados na mesma coleção onde esses outros dois táxons foram depositados com os números GP/E-3754, 5931, 5932 e 6306.

Motivados por todos esses equívocos mencionados acima, Chahud e Petri (2010a) redescreveram esse táxon e propuseram o gênero *Taquaralodus*, resultando na nova combinação: *Taquaralodus albuquerquei*. Segundo a diagnose emendada de Chahud e Petri (2010a) os dentes de *T. albuquerquei* possuem coroa tricuspidada, bicuspíada ou unicuspidada (Figura 35) dispostas no mesmo plano labial da base e sempre inclinadas lingualmente. A maior cúspide ocupa cerca de metade da borda labial e se eleva perpendicularmente à base, enquanto que a segunda se dispõe lateralmente a anterior, e a intermediária (quando presente) sempre menor que a segunda e se dispõe obliquamente entre as duas cúspides. A base apresenta um formato ovalado ou circular e um botão coronal elíptico na sua porção coronal, enquanto que a porção aboral da base é sempre plana.

A ocorrência de *T. albuquerquei* na Formação Irati no Estado de São Paulo permitiu a Chahud e Petri (2010a) correlacionarem-na com a Formação Pedra de Fogo e sugerir uma possível conexão entre as bacias do Paraná e Parnaíba durante o Permiano.

Entretanto, é importante ressaltar aqui que, além da elevada abrasão sofrida pelos espécimes descritos por Chahud e Petri (2010a), estes não apresentam muita similaridade com os espécimes descritos por Silva-Santos (1946) como *Pleuracanthus albuquerquei*, tampouco aos estudados por Ragonha (1978). Desta forma, a atribuição dos espécimes descritos por Chahud e Petri (2010a) ao mesmo táxon proposto por Silva-Santos (1946) e por Ragonha (1978) fica comprometida, necessitando de espécimes melhor preservados para confirmação. Sendo assim, a correlação entre as formações Pedra de Fogo e Irati pela co-ocorrência de



Taquarolodus albuquerquei conforme proposto por Chahud e Petri (2010a), deve ser tomada com cautela, necessitando de confirmação por meio de estudos paleontológicos mais abrangentes.

Vale aqui ressaltar também que os espécimes descritos por Ragonha (1978) possuem várias características não compatíveis à descrição feita por Silva-Santos (1946). Portanto, também podem se tratar de táxons diferentes.

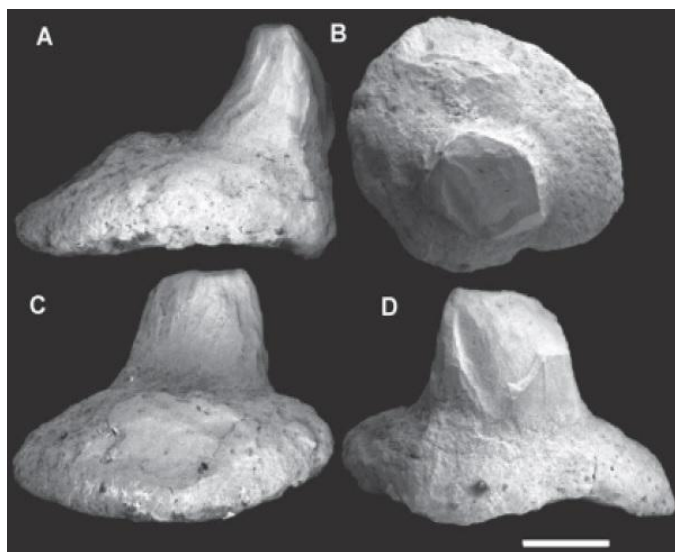


Figura 35. Um dos dentes descritos e atribuídos a *Taquarolodus albuquerquei* (GP/2E-3754) por Chahud e Petri (2010) em vista lateral (A), coronal (B), lingual (C) e labial (D). Escala: 2 mm.

6.1.3.2. *Itapyrodus punctatus* (Silva-Santos, 1990)

Da mesma forma que a espécie anterior, *Itapyrodus punctatus* também é conhecida originalmente para a Formação Pedra de Fogo, Permiano da Bacia do Parnaíba, porém, dessa vez, descrita por Silva-Santos (1990). Outras ocorrências atribuídas a essa espécie foram descritos por Ragonha (1978) (os quais não serão tratados aqui por não terem sido formalmente publicados), Chahud e Petri (2008), Chahud, Fairchild e Petri (2010) e Chahud e Petri (2010b), todas para a Formação Irati no Estado de São Paulo. *I. punctatus* é diagnosticado por dentes com uma coroa lisa, apresentando uma nítida heterodontia entre dentes sinfisiais e posterolaterais (SILVA-SANTOS, 1990). Neste caso, os dentes sinfisiais são alongados, labiolingualmente comprimidos, apresentam uma leve curvatura lingual, a coroa alta, enquanto que dentes posterolaterais possuem a superfície aboral da base lisa e côncava, com bordas laterais apresentando ranhuras e protuberâncias,



com coroa baixa e com superfície convexa a praticamente plana (SILVA-SANTOS, 1990). Diferentemente do relatado acima para *Taquarolodus albuquerquei*, os espécimes estudados por Chahud e Petri (2008), Chahud, Fairchild e Petri (2010) e Chahud e Petri (2010b) realmente se assemelham muito aos descritos por Silva-Santos (1990), indicando que de fato podem se tratar da mesma espécie.

6.1.3.4. *Amelacanthus* sp.

Chahud e Petri (2014) descreveram três fragmentos de espinho de nadadeira (GP/2E-6461, 6579 e 6584A e B), sendo que dois destes fragmentos, segundo Chahud e Petri (2014) seriam diferentes porções do mesmo espinho de nadadeira: um correspondendo a uma porção mais proximal e o outro a uma porção mais distal (Figura 36). Por outro lado, os autores não ofereceram detalhes sobre a coleta para a confirmação se, de fato, pertenciam a diferentes porções de um mesmo espinho.

Apesar da preservação precária dos fósseis, Chahud e Petri (2014) os atribuíram ao gênero *Amelacanthus* sp., principalmente por apresentarem costelas lisas (sem tubérculos) separadas uma das outras por espaços intercostais estreitos. Entretanto, ressalta-se que, devido a estes fragmentos de espinhos de nadadeira não aparentarem um bom estado de preservação, espécimes melhor preservados auxiliaria uma atribuição taxonômica mais precisa.

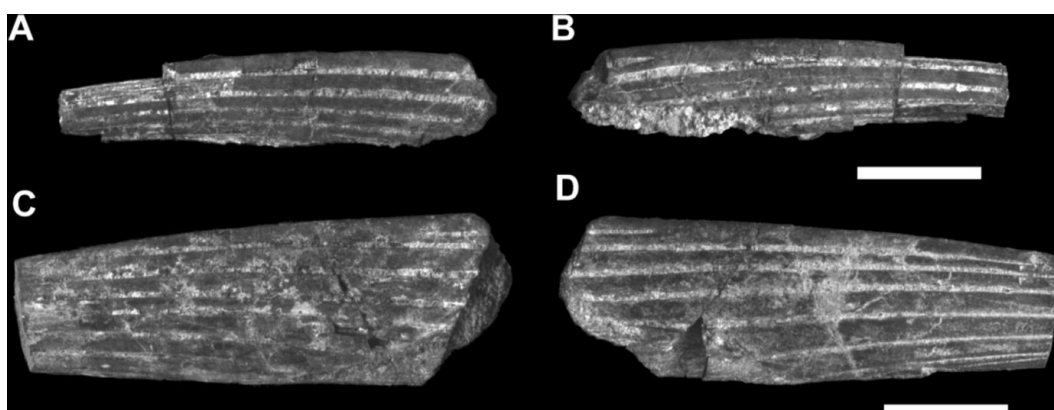


Figura 36. Dois fragmentos de espinhos atribuídos por Chahud e Petri (2014) ao gênero *Amelacanthus*, um corresponde a porção distal (A-B, em vistas lateral direita e esquerda, respectivamente) e outro correspondente a porção proximal (C-D, em vistas lateral direita e esquerda, respectivamente). Escala: 1 cm.



6.1.3.5. Elasmobranchii *incertae sedis*

Chahud e Petri (2012) descreveram um dente completo e outros dois fragmentos de dentes. Esses dentes foram atribuídos a Elasmobranchii *incertae sedis*, entretanto, os autores mencionam uma afinidade com a morfologia cladodonte, o que de fato confere com a descrição e com as fotos desses espécimes. Porém, o estado preservacional dos espécimes descritos por Chahud e Petri (2012) não permite um refinamento taxonômico mais preciso do que esse.

Em um trabalho posterior, Chahud e Petri (2014) descrevem um fragmento de espinho de nadadeira também atribuído a Elasmobranchii *incertae sedis* mas que não apresentam as principais características diagnósticas principalmente devido às condições de preservação desse material.

6.4. Elasmobrânquios da Formação Teresina

A Formação Teresina apresenta quatro espécies de elasmobrânquios formalmente descritas (todas representadas por dentes isolados), os Xenacanthiformes *Xenacanthus santosi* Würdig-Maciel, 1975 e *Wurdigneria obliterata* Richter, 2005 e os seguintes Euchondrocephali: o Orodontiformes *Orodus milleri* Würdig-Maciel, 1975 e o Eugeneodontiformes *Tiaraju tenuis* Richter, 2007. Para esta mesma unidade estratigráfica ainda é mencionada a ocorrência de *Ctenacanthus* indet. (WÜRDIG-MACIEL, 1975), Sphenacanthidae indet. e Hybodontiformes indet. (RICHTER, 2004).

6.4.1. *Xenacanthus santosi* Würdig-Maciel, 1975

Os dentes de *X. santosi* apresentam o padrão tricúspide típico dos Xenacanthiformes, no qual as duas cúspides laterais são maiores e flanqueiam a cúspide central (mediana) menor. Os dentes que diagnosticam a espécie encontram-se depositados na coleção Miscelânea do Museu de Paleontologia da UFRGS sob os números MP-UFRGS-MP-M-80 (holótipo), MP-UFRGS-MP-M-81 a 89 e 95 a 97 (parátipos). Toda a série tipo da espécie foi coletada nas proximidades dos municípios de Dom Pedrito e Rosário do Sul, Estado do Rio Grande do Sul, em



estratos que durante muitos anos eram chamados de fácies Caveiras da Formação Estrada Nova, que atualmente corresponderiam à Formação Teresina.

Entretanto, Würdig-Maciel (1975, p. 32 e 76) menciona que *X. santosi* também foi encontrado no km 27 da BR-153, no trecho entre Bagé e Aceguá, e que teria sido encontrado associado a um espécime de anfíbio, que anos mais tarde, seria descrito como *Bageherpeton longignathus* Dias e Barberena, 2001. Na descrição original de Würdig-Maciel (1975) essas camadas seriam atribuídas à fácies Armada da Formação Estrada Nova. Por outro lado, Dias e Barberena (2001) atribuíram aos níveis superiores da Formação Rio do Rasto, ou seja, Membro Morro Pelado da Formação Rio do Rasto. Entretanto, Dias e Barberena (2001) mencionam que *Bageherpeton longignathus* foi encontrado no km 176 da referida rodovia. Para tentar conferir esses dados, o autor dessa tese foi *in loco* verificar as plaquetas de quilometragem desta rodovia no trecho entre Bagé e Aceguá, verificando que todas elas foram trocadas e que atualmente nenhuma delas corresponde com a quilometragem referida por Würdig-Maciel (1975), nem por Dias e Barberena (2001). A marcação da quilometragem dessa rodovia já havia sido alterada em algum momento entre as décadas de 1980 e 1990, foi alterada novamente por volta de 2004 (Eliseu V. Dias, comm. pess.), não restando nenhuma evidência clara do local exato onde as plaquetas anteriores ficavam na década de 1970. Ao ser questionada sobre esse problema, a professora Norma Würdig (comm. pess.) mencionou que não participou da atividade de campo da coleta dos espécimes de *X. santosi*, e que não se lembra de ter visto qualquer crânio de anfíbio associado aos dentes estudados por ela. Portanto, as únicas pessoas que poderiam de fato confirmar a co-ocorrência de *Bageherpeton longignathus* com *Xenacanthus santosi* seriam os coletores desse fóssil, porém, todos já faleceram. Desta forma, a menos que novos dentes de *Xenacanthus santosi* sejam encontrados juntos com um novo espécime de *Bageherpeton longignathus*, é completamente inseguro ou arriscado afirmar essa co-ocorrência.

Xenacanthus santosi é diagnosticado por dentes com base arredondada a ovalada, na qual implantam-se na superfície coronal as duas cúspides laterais e de tamanhos desiguais e uma cúspide intermediária, todas ligeiramente comprimidas lábio-lingualmente, o que forma uma carena lisa e simples em toda a borda lateral (Figura 37). Estas cúspides apresentam também costelas verticais na superfície lingual ou também na superfície labial que podem se bifurcar. Além disso, na



superfície aboral há um tubérculo basal que é mais largo do que a base das cúspides e com o sua borda inferior reta (WÜRDIG-MACIEL, 1975).

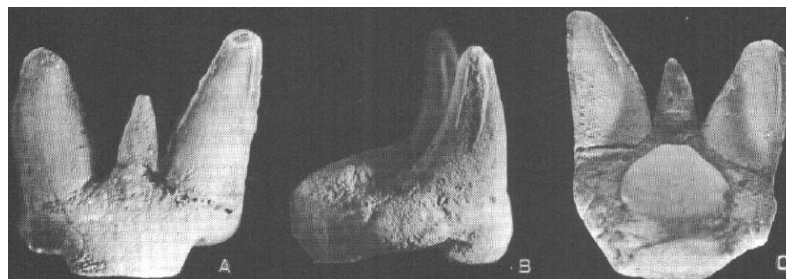


Figura 37. Holótipo de *Xenacanthus santosi* (MP-UFRGS-MP-M-80) em vista labial (A), lateral (B) e lingual (C) (WÜRDIG-MACIEL, 1975). Foto tirada sem legenda pela autora.

É importante ressaltar que boa parte destas características diagnósticas mencionadas acima, como por exemplo, cúspides com tamanhos diferentes, não são consideradas confiáveis por diversos autores (e.g. PAULIV et al., 2014b; RAGONHA, 1984; RICHTER, 2005). Esses autores salientam que a morfologia dentária pode variar de acordo com a posição dos dentes na arcada e, além disso, que o desgaste oclusal e a abrasão tafonômica podem desgastar as cúspides.

As características morfológicas encontradas em *X. santosi* não condizem com a diagnose do gênero *Xenacanthus*, assemelhando-se muito às características encontradas em um táxon que será abordado mais adiante nesse texto, *Wurdigneria obliterata* Richter, 2005. Inclusive, nesse sentido, Ginter, Hampe e Duffin (2010) mencionam com ressalvas a nova combinação ?*Wurdigneria santosi*, porém, sem dar muitos detalhes. Isso sugere que uma revisão desse táxon é necessária.

6.4.2. *Orodus milleri* Würdig-Maciel, 1975

Táxon baseado em um único dente isolado (Figura 38), depositado na coleção Miscelânea do Museu de Paleontologia da UFRGS com o número MP-UFRGS-MP-M-92. O espécime foi coletado no mesmo afloramento no qual a série tipo de *Xenacanthus santosi* foi encontrada, localizado nas proximidades dos municípios de Dom Pedrito e Rosário do Sul, Estado do Rio Grande do Sul. O dente MP-UFRGS-MP-M-92 apresenta uma base ampla mesiodistalmente e estreita labiolingualmente, com uma coroa baixa, a qual possui inúmeras cristas verticais tanto na cúspide mediana quanto nas laterais, apresentando em sua face lingual um



sulco horizontal (o qual também é chamado de cintura), separando a base do dente das cúspides (Figura 38-D).

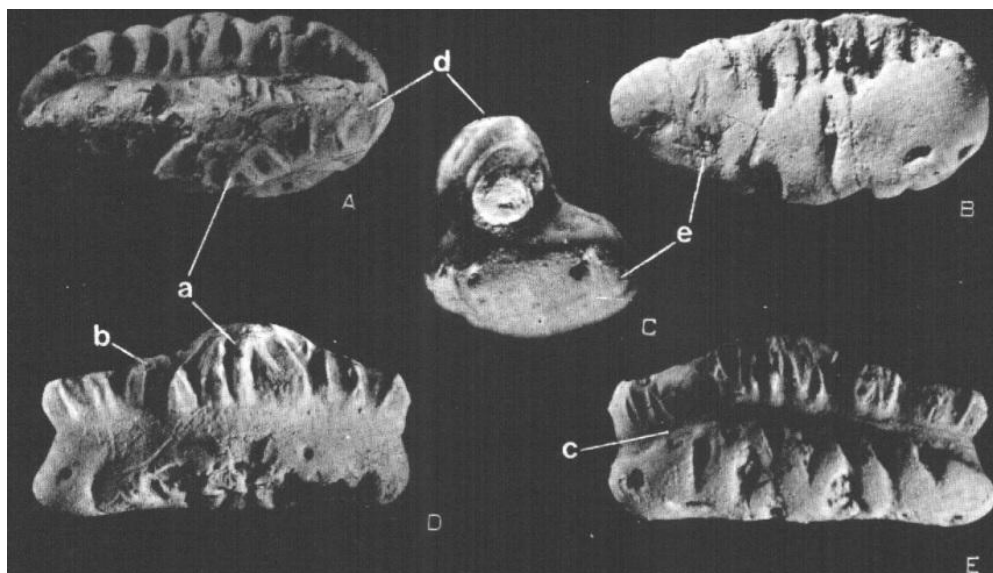


Figura 38. Holótipo de *Orodus milleri* (MP-UFRGS-MP-M-92) em vista coronal (A), aboral (B), lateral (C), labial (D) e lingual (E) (WÜRDIG-MACIEL, 1975). Foto tirada sem legenda pela autora.

As características morfológicas encontradas em *O. milleri* se encaixam perfeitamente na descrição de dentes de Orodonthiformes sumarizados por Ginter, Hampe e Duffin (2010), as quais incluem: dentes com padrão triturador mesiodistalmente alongados, base euselaquiana (sem projeção lingual), cúspide mediana baixa usualmente piramidal ou cônica, e cúspides laterais completamente fusionadas ou com ápices separados. Entretanto, esses mesmos autores mencionam que essa espécie seria atribuída ao gênero *Tristichyus* Agassiz, 1837, um Hybodontiformes conhecido para do Viseano ao Serpukhoviano (Mississippiano) da Escócia. De fato, *Orodus milleri* realmente se assemelha aos dentes multicuspidados das espécies referidas a esse gênero, principalmente *Tristichyus arcuatus* Agassiz, 1837, sugerindo que uma revisão detalhada dessa espécie se faz necessária.

6.4.3. *Wurdigneria obliterata* Richter, 2005

Xenacantiforme caracterizado por apresentar, dentes com as seguintes características: coroa tricuspíada, onde a cúspide central (mediana) apresenta



menos de um terço da largura e menos da metade da altura das cúspides laterais; cúspides laterais lanceoladas em secção longitudinal e em secção transversal arredondada na base, sem bordas serrilhadas, porém com um par de carenas laterais (Figura 39). A base dos dentes é composta por osteodentina, enquanto que as cúspides por ortodentina, sendo que o canal pulpar é preenchido (obliterado) por osteodentina (RICHTER, 2005), característica que originou o nome da espécie. A série tipo dessa espécie encontra-se depositada no Museu de Ciências e Tecnologia da PUC-RS em Porto Alegre.

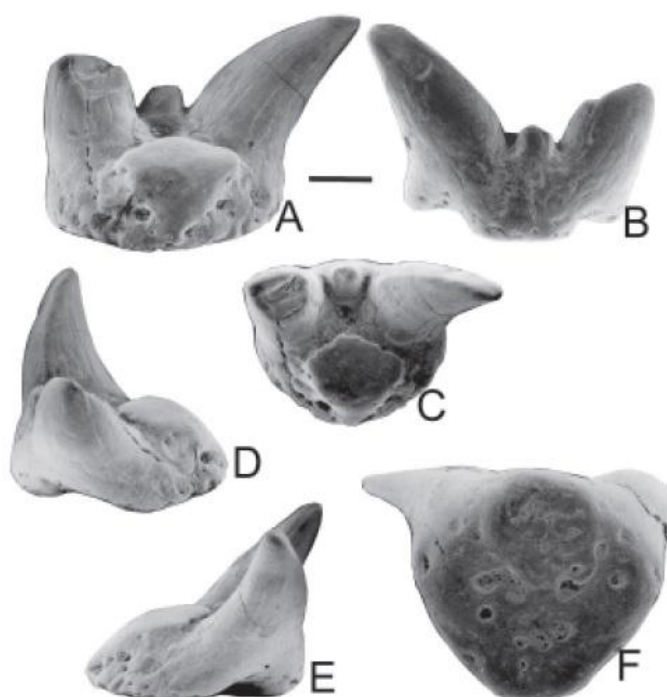


Figura 39. Um dos parátipos de *Wurdigneria obliterata* (MCP-3891-PV) em vista lingual (A) e labial (B), coronal (C), laterais (D-E) e aboral (F) (RICHTER, 2005). Escala: 1 mm.

Os dentes atribuídos a *W. obliterata* são procedentes do distrito de Tiaraju, Município de São Gabriel, Estado do Rio Grande do Sul, coletados no afloramento A6 de Klein, Leipnitz e Nowatzki (1999). Uma nova ocorrência de *Wurdigneria obliterata* para outro afloramento, conhecido como Barro Alto, também da mesma região de Tiarajú, Município de São Gabriel é detalhada no manuscrito intitulado “**Implications of Xenacanthiformes sharks new occurrences in the Guadalupian of the Paraná Basin, southern Brazil**”, o qual faz parte do corpo principal desta tese.



6.4.4. *Tiaraju tenuis* Richter, 2007

Espécie baseada em um único dente isolado, que também foi encontrado no mesmo nível onde a série tipo de *Wurdigneria obliterata* foi encontrada, ou seja, afloramento A6 de Klein, Leipnitz e Nowatzki (1999), distrito de Tiarajú, Município de São Gabriel, Estado do Rio Grande do Sul. Esse espécime também encontra-se depositado no Museu de Ciências e Tecnologia da PUC-RS, com o número de registro MCP-3305-PV.

Tiaraju tenuis é caracterizado por apresentar: base com formato retangular em vista coronal (Figura 40-D) e aboral, sendo quase cinco vezes maior mesiodistalmente do que labiolingualmente; base com face aboral praticamente plana e com uma das outras faces praticamente lisas (possivelmente labial, Figura 40-A), enquanto que a outra é perfurada por inúmeros forâmens (possivelmente lingual, Figura 40-B); e por possuir uma coroa com pelo menos seis cristas pontiagudas e em forma de "V" em vista oclusal, as quais formam um bordo cortante longitudinal ao longo da porção média do comprimento do dente (Figura 40-D) e associadas a contrafortes laterais (RICHTER, 2007)

Essa espécie foi atribuída por Richter (2007) ao clado dos Eugeneodontiformes, com ressalvas à família Agassizodontidae. Já Ginter, Hampe e Duffin (2010), a atribui a Caseodontoidea *incertae sedis*, uma superfamília de Eugeneodontiformes da qual os Agassizodontidae não fazem parte. Possivelmente, esse impasse taxonômico só será resolvido com a descoberta de mais espécimes.

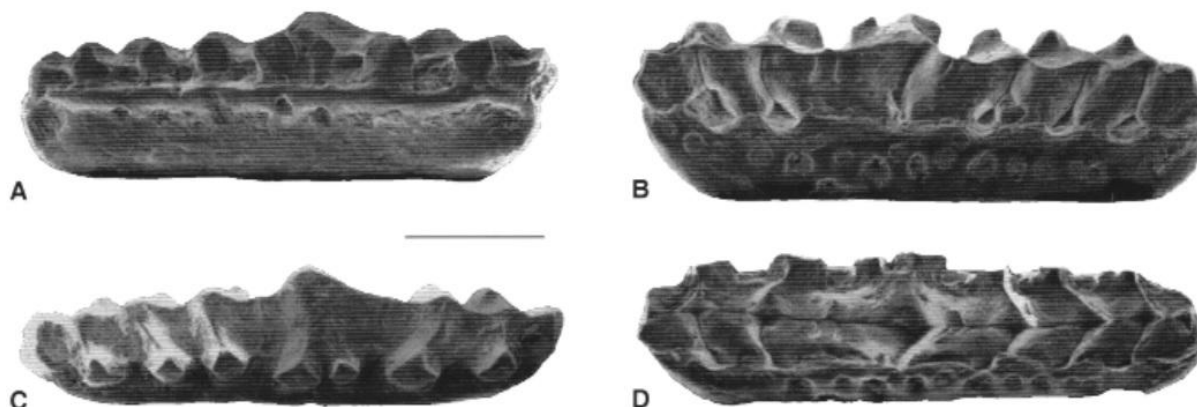


Figura 40. Dente de *Tiaraju tenuis* MCP-33905-PV em vista possivelmente labial (A), possivelmente lingual (B), labial-coronal (C) e coronal (D) Extraído de Ginter, Hampe e Duffin (2010). Escala: 1 mm.



6.4.5. *Ctenacanthus* sp.

Würdig-Maciel (1975) ainda descreveu um fragmento de espinho de nadadeira atribuído a *Ctenacanthus* sp. Esse fragmento apresenta suaves costelas lisas intercaladas por sulcos, enquanto que a porção proximal é praticamente lisa, com somente algumas finas estriações (Figura 41). O estado fragmentário e o desgaste sofrido pelo espécime dificulta uma atribuição taxonômica mais precisa.

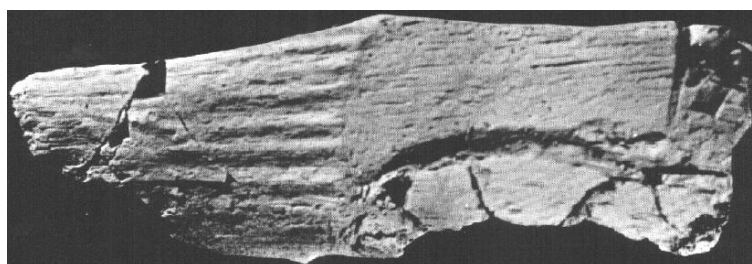


Figura 41. Espinho de nadadeira (MP-UFRGS-MP-M-10) coletado nas proximidades do Município de Dom Pedrito, Rio Grande do Sul, Brasil (WÜRDIG-MACIEL, 1975). Foto tirada sem legenda pela autora.

Würdig-Maciel (1975) também descreveu dois pequenos fragmentos de espinhos de nadadeira (Figura 42). Cada um apresenta uma costela e dois tubérculos, sendo estes espécimes atribuídos a um Acanthodii indeterminado. Entretanto, apesar do estado fragmentário, os espécimes apresentam tubérculos que se assemelham muito aos de *Sphenacanthus gondwanus*, *S. sanpauloensis*, *S. riorastoensis* Pauliv *et al.*, 2012, e de *S. maranhensis* (Silva-Santos, 1946). Isso sugere que os dois espécimes descritos por Würdig-Maciel (1975), não teriam pertencido a acantódios, e sim a tubarões taxonomicamente próximos às quatro espécies mencionadas acima.

6.5. Elasmobrânquios da Formação Corumbataí

Atualmente, a Formação Corumbataí é considerada por alguns autores, incluindo Rohn (2001) e Holz *et al.* (2010) como equivalente as formações Serra Alta e Teresina, como mencionado anteriormente. Para a Formação Corumbataí, Ragonha (1984) propôs, em sua tese de doutorado, cinco espécies de Xenacanthiformes: *Xenacanthus angatubensis*, *X. camaquensis*, *X. ferrazensis*, *X.*



santaritensis e *X. taquaritubensis*, entretanto, estas não foram publicadas formalmente, permanecendo como nomes inválidos (*nomina nuda*). Ragonha (1984) também reconheceu a ocorrência de *Xenacanthus moorei*, espécie atualmente definida como *Mooreodontus moorei* (Woodward 1889). Assim, caso confirmada esta seria a ocorrência mais antiga de *Mooreodontus moorei*, espécie registrada apenas no Triássico do Hemisfério Norte.

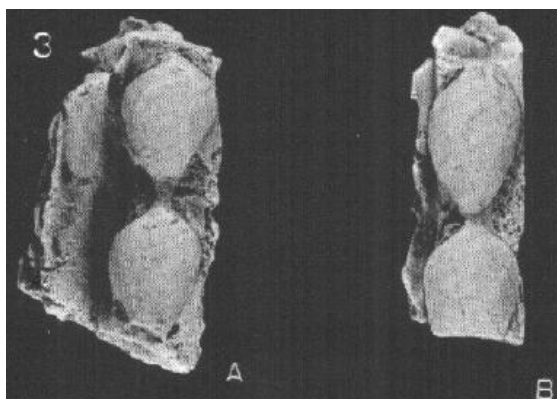


Figura 42. Fragmentos de espinhos de nadadeira (MP-UFRGS-MP-M-98) coletados nas proximidades do Município de Dom Pedrito, Rio Grande do Sul, Brasil (WÜRDIG-MACIEL, 1975).

Foto tirada sem legenda pela autora.

Posteriormente, para a mesma unidade, Ragonha e Silva-Santos (1987) verificaram que o molusco *Dentalium florencei* Moraes-Rego, 1936, na verdade se tratava de um molde de espinho de nadadeira de Chondrichthyes atribuído ao gênero *Hybodus* Agassiz, 1837. Outras ocorrências de Xenacanthiformes para a Formação Corumbataí foram brevemente mencionadas por Ragonha (1989b) ao descrever um espinho de base bulbosa indeterminado; Toledo, Bertini e Santucci (2005) que mencionam a ocorrência de um espinho cefálico, enquanto que Campanelli e Fernandes (2008) a ocorrência de dentes. Além dessas ocorrências, Petalodontiformes indeterminados são reportados por Toledo, Brito e Bertini (1997) e Toledo e Bertini (2005).

Como todas as ocorrências mencionadas aqui para a Formação Corumbataí não foram formalmente publicadas, não serão detalhadas neste trabalho.

6.6. Elasmobrânquios da Formação Rio do Rasto

Para a Formação Rio do Rasto são descritas formalmente duas espécies de tubarão, uma de *Sphenacanthus* (PAULIV; DIAS; SEDOR, 2012) e uma de



Xenacanthus (PAULIV et al., 2014b), juntamente com uma forma indeterminada de Hybodontiformes (MALABARBA et al., 2003).

Também há diversas citações de Xenacanthiformes indet. (DIAS, 1996; FIGUEIREDO et al., 2008; FIGUEIREDO; SCHULTZ; DENTZIEN-DIAS, 2012; HORN et al., 2009; RAGONHA, 1989a, 1990), Hybodontiformes indet. (LAURINI, 2010; LAURINI et al., 2011; LAURINI; LANGER; RICHTER, 2009, 2010; RICHTER; LANGER, 1998) e Euselachii indet. (PAULIV; DIAS, 2013). Como nenhuma das ocorrências de Xenacanthiformes indet. foram publicadas em detalhes, não serão abordadas no presente estudo.

Há ainda o relato de coprólitos atribuídos a tubarões indeterminados (DENTZIEN-DIAS et al., 2012), sendo que em um deles foram encontrados uma série de 93 pequenas estruturas ovais a elípticas com uma fina casca, interpretada como ovos de Cestoda (DENTZIEN-DIAS et al., 2013).

Recentemente, Pauliv et al. (2016) reportaram a ocorrência de dentes isolados possivelmente atribuíveis à *Triodus* sp. para ao afloramento Barro Alto, o qual era atribuído ao Membro Morro Pelado da Formação Rio do Rasto. O estudo aprofundado destes dentes é apresentado no artigo intitulado “**The first Western Gondwanan species of *Triodus* Jordan 1849: A new Xenacanthiformes (Chondrichthyes) from the late Paleozoic of Southern Brazil**”, o qual faz parte do corpo principal desta tese. Entretanto, como apresentado no segundo artigo que também compõe o corpo principal da tese, intitulado “**Implications of Xenacanthiformes sharks new occurrences in the Guadalupian of the Paraná Basin, southern Brazil**” o nível em que esses espécimes foram coletados pode corresponder à porção superior da Formação Teresina.

6.6.1. *Sphenacanthus riorastoensis* Pauliv, Dias e Sedor (2012)

Pauliv, Dias e Sedor (2012) descreveram uma nova espécie do gênero *Sphenacanthus*, denominando-a como *Sphenacanthus riorastoensis*. A descrição da espécie foi baseada em dois espinhos de nadadeira, depositados na coleção de Paleontologia do Museu de Ciências Naturais do Setor de Ciências Biológicas da UFPR (MCN-SCB-UFPR) sob os números MCN.P.440 e 703. O material foi coletado em um afloramento do Membro Serrinha da Formação Rio do Rasto no Município de



Jacarezinho, Estado do Paraná. Os espinhos de *Sphenacanthus riorastoensis* afilam distalmente e apresentam as faces, anterior e lateral, convexas. A face posterior proximal é fortemente côncava formando um sulco; a face distal posterior não apresenta uma crista mediana pronunciada, faces laterais com costelas não pectinadas, separadas por sulcos intercostais, sendo algumas delas bifurcadas, com tubérculos pequenos e pouco espaçados (Figura 43).



Figura 43. Holótipo de *Sphenacanthus riorastoensis* (MCN.P.440) em vistas lateral direita (A), secção transversal da porção proximal (B), detalhe da bifurcação das costelas e tubérculos da porção proximal (C), (PAULIV; DIAS; SEDOR, 2012). Escalas A e C: 10 mm, B: 5mm.

O padrão de ornamentação dos espinhos de *S. riorastoensis* são bastante similares aos de *S. gondwanus* e de *S. sanpauloensis* (já mencionados nesse texto), e também aos de *S. maranhensis* (Silva-Santos, 1946). A grande similaridade entre essas espécies indica um possível endemismo desses tubarões no Gondwana Ocidental durante o Permiano.

6.6.2. *Xenacanthus ragonhai* Pauliv et al., 2014 Pauliv et al., 2014

Espécie baseada em dentes isolados tricúspides ou menos frequentemente bicúspides tombados na coleção de Paleontologia do Museu de Ciências Naturais



do Setor de Ciências Biológicas da UFPR com os números MCN.P.1088 (holótipo) e MCN.P. 453, 1089 a 1091, 1125 a 1127 (parátipos) e coletados no mesmo afloramento que a espécie mencionada acima. Segundo a diagnose, os dentes apresentam cúspides centrais (quando presentes) com cerca de um quinto da altura das cúspides laterais; cúspides laterais lanceoladas sem carenas e arredondadas em corte transversal (Figura 44), e com uma fina camada externa de enamelóide e com suaves cristas de enamelóide.

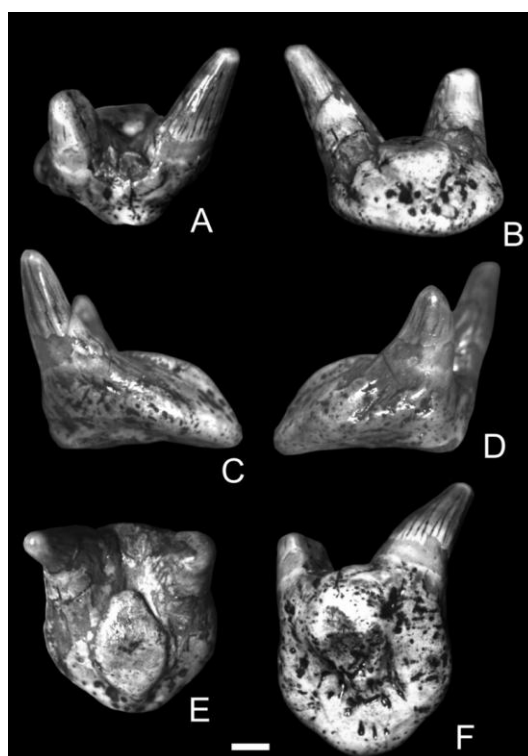


Figura 44. Holótipo de *Xenacanthus ragonhai* (MCN.P.1088) nas vistas: labial (A), lingual (B), laterais (C e D), coronal (E) e aboral (F) (PAULIV et al., 2014b). Escala: 1 mm.

A base do dente apresenta um botão coronal subcircular e semiesférico que pode se estender por entre as cúspides laterais e um tubérculo basal arredondado na superfície aboral (Figura 44). Histologicamente, os dentes apresentam uma base composta por osteodentina, enquanto que as cúspides são compostas por ortodentina, sem a obliteração dos canais pulpares por osteodentina. Entretanto, as características morfológicas encontradas nessa espécie não correspondem com as características dentárias do gênero *Xenacanthus*, sendo isso observado pelo autor dessa tese posteriormente. Portanto, estudos futuros são necessários para um refinamento taxonômico dessa espécie.



6.6.3. Hybodontiformes indet.

Um Hybodontiformes indeterminado foi descrito por Malabarba et al. (2003), sendo que esta ocorrência corresponde a um espinho de nadadeira (Figura 45) coletado nas proximidades do Município de São Gabriel, Estado do Rio Grande do Sul e depositados na coleção do Museu de Ciências e Tecnologia da PUC-RS sob número MCP.4274-PV. Esse espinho apresenta faces laterais levemente comprimidas e as faces anterior e posterior convexas, resultando assim em uma secção transversal oval. As faces laterais apresentam também costelas longitudinais que se estreitam e anastomosam próximo ao ápice do espinho. Já a face posterior apresenta pequenos dentículos com formato de gancho, arranjados aos pares em sequências longitudinais, o que permitiu a atribuição desse espécime a um Hybodontiformes indet.

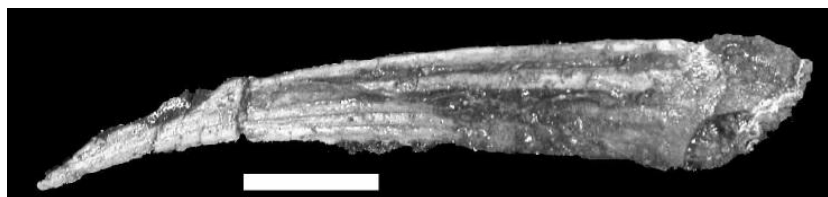


Figura 45. Espinho de um Hybodontiformes indet. (MCP 4274-PV) coletado nas proximidades do Município de São Gabriel, Estado do Rio Grande do Sul (MALABARBA *et al.*, 2003). Escala: 10 mm.

7. Objetivos

7.1. Objetivo geral

O presente projeto de tese tem, como objetivo geral, contribuir com o conhecimento sobre os elasmobrânquios da Bacia do Paraná no território brasileiro.

7.2. Objetivos específicos

- Descrever e determinar taxonomicamente novos espécimes de elasmobrânquios coletados em sedimentos permianos da Bacia do Paraná;



- Tecer inferências sobre aspectos relacionados ao paleoambiente e prováveis relações paleoecológicas entre os elasmobrânquios estudados com os demais organismos registrados nas formações em que foram encontrados;
- Verificar possíveis implicações bioestratigráficas relacionadas às ocorrências de elasmobrânquios.

8. Justificativa

As bacias sedimentares intracratônicas brasileiras abrigam uma vasta exposição de rochas paleozoicas que apresentam amplo registro fossilífero, sendo que o Período Permiano é um dos melhores representados, na Bacia do Paraná. Entretanto, mesmo com esse vasto registro fossilífero, pouco se conhece sobre os elasmobrânquios permianos brasileiros quando se compara a diversidade de táxons já conhecida para o grupo em rochas da América do Norte e Europa. Desta forma, a execução deste projeto de doutoramento se justifica pelo potencial de contribuir de forma significativa com novas informações sobre os elasmobrânquios permianos brasileiros, suas possíveis implicações evolutivas, paleoecológicas e bioestratigráficas.

9. Material e Métodos

9.1. Material

Os espécimes estudados correspondem a fósseis de elasmobrânquios, tombados nas seguintes instituições: Museu de Ciências Naturais do Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná (MCN-SCB-UFPR); Centro de Paleontologia da Universidade do Contestado (CENPALEO-UNC), Laboratório de Paleovertebrados do Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS-PV).

O material provém de duas localidades. Uma delas é o afloramento, denominado Campáleo, “Folhelho Lontras” da Formação Taciba do Grupo Itararé, situado nas proximidades da BR-280, coordenadas 26° 9'29.01" S e 49°48'52.32" O, Estado de Santa Catarina, Município de Mafra, Estado de Santa Catarina. Já a outra



é o afloramento Barro Alto, provavelmente da Formação Teresina, distrito de Tiarajú, Município de São Gabriel, Estado do Rio Grande do Sul, coordenadas 30° 8'15.68"S e 54°22'55.77"O.

O mapa de localização de coleta e os números tombo dos espécimes estudados encontram-se detalhados nos três artigos científicos que compõe o corpo principal dessa tese (**capítulo 2** da tese).

9.2. Métodos

Todas as amostras coletadas foram transportadas para laboratório. No caso das amostras coletadas no Barro Alto, para auxiliar na desagregação dos conglomerados técnicas de *screen-washing* foram realizadas sob água corrente usando um conjunto de peneiras com aberturas entre 1 mm e 1,25 μ m.

A preparação de todos os espécimes foi feita mecanicamente com agulhas de aço, agulhas entomológicas, agulhas de aço Videa e pincéis, seguindo a metodologia usual para pequenos vertebrados fósseis (e.g. CAMP; HANNA, 1937; LEIGGI; MAY, 1994; SANTOS, 1985). Para que os exemplares não sofram grandes danos pela preparação, estes são impregnados com polipropileno dissolvido em xilol e em Etilmetacrilato e metilacrilato Paraloid B-72[®] dissolvido em acetona para aumentar a resistência.

Para a avaliação da microestrutura de alguns dos espécimes estudados, alguns foram seccionados para a confecção de lâminas, usando o protocolo proposto por Chinsamy e Raath (1992). Para tanto, foi utilizada a resina epóxi Araudur[®] HY 951 e Araldite[®] GY279 para incluir os fósseis e materiais abrasivos para desgastá-los. A infraestrutura necessária para a preparação dos espécimes e das lâminas histológicas foi fornecida pelo Laboratório de Paleovertebrados da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (PV-UFRGS) e pelo Museu de Ciências Naturais da Universidade Federal do Paraná (MCN-SBC-UFPR).

Os espécimes foram fotografados sob o estereomicroscópio Zeiss Discovery V20 usando o software AxioVision[®] 4.8.2 cedido pelo Laboratório de Foraminíferos e Micropaleontologia Ambiental da Universidade Federal do Paraná (LaFMA-UFPR).

Alguns espécimes foram banhados a ouro e analisados sob microscópio eletrônico de varredura JEOL JSN-6610LV no Centro de Microscopia Eletrônica do Sul (CEME-SUL), Universidade Federal do Rio Grande (FURG). Já outros foram



submetidos à microtomografias de raios-X (CT-Scan). Para a realização destas microtomografias, foi utilizado um microtomógrafo da marca Skyscan, modelo 1172; e “clusters” de computadores para o processamento, análise e tratamento das imagens. Estes equipamentos são fornecidos pelo Laboratório de Análise de Minerais e Rochas da Universidade Federal do Paraná (LAMIR-UFPR).

A elaboração de textos, bem como algumas discussões foram feitas na Seção de Paleontologia do Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica RS (FZB-RS), no laboratório de Paleontologia da Universidade Estadual do Oeste do Paraná (UNIOESTE) e no Museu de Ciências Naturais do Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná (MCN-SCB-UFPR).

9.3 Terminologia anatômica

Para a descrição de dentes, foram utilizados os termos anatômicos mencionados em Hampe (2003) e Ginter, Hampe e Duffin (2010), sumarizados na Figura 28.



10. Análise integradora dos artigos da tese

Nesta seção serão apresentados brevemente os conteúdos dos artigos desenvolvidos durante a tese, salientando as principais conclusões e problemáticas trabalhadas. Os três artigos da tese se referem a ocorrências de Chondrichthyes da Bacia Sedimentar do Paraná no Brasil, assim sendo, inserem-se na temática apresentada no texto introdutório. Os artigos completos (publicados e/ou submetidos) encontram-se no **capítulo 2** da tese.

ARTIGO 1: PAULIV, V.E.; Martinelli, A.G.; Francischini, H.; Dentzien-Dias, P.C.; Soares, M.B; Schultz, C.L.; Ribeiro, A.M. 2017. **The first Western Gondwanan species of *Triodus* Jordan 1849: A new Xenacanthiformes (Chondrichthyes) from the late Paleozoic of Southern Brazil.** *Journal of South American Earth Sciences*, v. 79: 1-12. DOI: 10.1016/j.jsames.2017.09.007 (PUBLICADO)

Neste trabalho descrevemos a primeira ocorrência de *Triodus* para todo o Gondwana Ocidental, o qual foi identificado como uma nova espécie desse gênero com base nas suas características morfológica externas e de sua microestrutura: *Triodus richterae* Pauliv et al., 2017. A espécie foi baseada em dentes isolados coletados em níveis de lentes conglomeráticas da porção basal do afloramento Barro Alto, Distrito de Tiarajú, Município de São Gabriel, Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. Nessas lentes conglomeráticas *Triodus richterae* foi encontrado associado a dentes e escamas isoladas de Palaeonisciformes, dentes labirintodontes, restos de ossos de tetrápodes (incluindo o fêmur de arcossauriforme mais antigo da América do Sul), carvão vegetal fossilizado, fragmentos de folhas e associado a dentes isolados de outros tubarões, incluindo um possível Euselachii e outros Xenacanthiformes (os quais foram descritos no **artigo 2** da tese). O gênero *Triodus* era originalmente encontrado principalmente em depósitos laurasianos (Europa e América do Norte), com somente uma única ocorrência externa ao Laurásia, para o Permiano médio/superior de Bihar, na Índia, que corresponde ao Gondwana Oriental. Além disso, *Triodus* era originalmente conhecido do Bashkiriano ao Artinskiano médio (Pennsylvaniano ao Permiano inferior). Na época de submissão e aceite desse artigo, o afloramento Barro Alto foi atribuído ao Membro Morro Pelado da Formação Rio do Rasto e o ambiente de deposição era interpretado como um



ambiente de planície de inundação drenado por pequenos canais de rios e, portanto, *T. richterae* teria vivido neste ambiente, durante o Capitaniano (Guadalupiano, Permiano médio). A idade de deposição dos sedimentos do afloramento Barro Alto havia sido inferida pela ocorrência do anomocefalídeo *Tiarajudens eccentricus* Cisneros *et al.* 2011, que permitiu a correlação do Barro Alto com a Zona de Assembleia de *Tapinocephalus* do Grupo Beaufort, África do Sul, onde foi coletado o táxon irmão de *Tiarajudens*, o *Anomocephalus africanus* Modesto, Rubidge e Welman, (1999). Apesar de *Triodus richterae* ter sido encontrado em níveis que estão abaixo dos níveis onde *Tiarajudens eccentricus* foi encontrado, essas evidências demonstravam que *T. richterae* seria pelo menos 15 milhões de anos mais recente do que a última ocorrência desse gênero (*T. kraetschmeri*, Artinskiano médio da Alemanha). Além disso, apontamos uma possível cadeia trófica para a associação fossilífera encontrada junto à esse táxon, na qual *T. richterae* poderia se alimentar de palaeoniscídeos e estágios larvais de labirintodontes e ser predado por adultos de anfíbios e tubarões maiores, como os descritos no **artigo 2** da tese. Entretanto, novos estudos realizados no Barro Alto e detalhados no **artigo 2** da tese mudaram um pouco esse panorama.

ARTIGO 2: PAULIV, V.E.; Francischini, H.; Martinelli, A.G.; Dias, E.V.; Dentzien-Dias, P.C.; Schultz, C.L.; Soares, M.B; Ribeiro, A.M. **Implications of new occurrences of xenacanthiform sharks in the Guadalupian of the Paraná Basin, southern Brazil.** *Journal of South American Earth Sciences*: Submetido.

No presente estudo, repercutimos as implicações sobre as ocorrências de outros Xenacanthiformes, que, foram encontrados associados à *Triodus richterae* nos mesmos níveis de conglomerados da porção basal do afloramento Barro Alto, Distrito de Tiarajú, Município de São Gabriel, Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. Os outros xenacantídeos encontrados foram identificados como *Wurdigneria obliterata* Richter, 2005 enquanto que outros dois dentes, foram atribuídos à Xenacanthidae indet. porém, com características morfológicas similares às que diagnosticam o gênero *Mooreodontus*.

O interessante é que a espécie *W. obliterata* era conhecida somente para um outra localidade, denominada na literatura como A6, a qual dista do afloramento Barro Alto em pouco mais de 4 km em linha reta. No afloramento A6, os dentes de



W. obliterata foram encontrados em níveis de estratificação cruzada *hummocky* os quais são atribuídos à Formação Teresina. Além disso, cerca de dez metros acima desse nível, encontra-se uma camada que contém uma fauna de bivalves atribuída à Formação Teresina. Entretanto, essa fauna de bivalves é composta por uma mistura de táxons comumente encontrados nas assembleias de bivalves da Formação Teresina e da porção basal do Membro Serrinha da Formação Rio do Rasto, indicando uma característica transicional a essa fauna de bivalves encontrada no afloramento A6 e uma idade Wordiana a essa associação.

Por outro lado, como mencionado na análise integradora do **artigo 1**, o afloramento Barro Alto vinha sendo atribuído ao Membro Morro Pelado da Formação Rio do Rasto e o ambiente de deposição interpretado como um ambiente de planície de inundação drenado por pequenos canais de rios, durante o Capitânico (Guadalupeano, Permiano médio). É importante lembrar aqui que essa idade era inferida pela ocorrência de *Tiarajudens eccentricus* e a sua correlação com a Zona de Assembleia de *Tapinocephalus* do Grupo Beaufort, África do Sul, onde foi coletado o táxon irmão de *Tiarajudens*, *Anomocephalus africanus*.

Baseado nas discrepâncias mencionadas acima, a ocorrência de *Wurdigneria obliterata* nos afloramentos Barro Alto e A6 motivou a uma reavaliação das características faciológicas das lentes conglomeráticas do afloramento Barro Alto onde os dentes de Chondrichthyes foram encontrados. Nessa reavaliação, foi verificado que as lentes conglomeráticas apresentam estratificação cruzada interna e se tratam de estruturas sedimentares do tipo *hummocky* intercaladas à níveis dominados por *wavy-ripples*. Essa nova interpretação considera que os níveis de *hummocky* teriam sido formados por ondas de tempestades em um grande corpo d'água e os níveis de *wavy-ripples* corresponderiam aos períodos de ondas de tempo bom nesse corpo d'água. Essas características faciológicas não são compatíveis com a definição do Membro Morro Pelado da Formação Rio do Rasto como vinha sendo interpretado. Considera-se ser mais plausível que esses níveis sejam atribuídos à Formação Teresina, visto que *hummocky* (influência de ondas de tempestades) são comuns nesta formação. Além disso, a Formação Teresina representa o último estágio da sequência sedimentar Permiana da Bacia do Paraná a qual *hummocky* ocorrem de forma generalizada.

Com base nessas interpretações, os níveis de *hummocky* da porção basal do afloramento Barro Alto e os níveis de *hummocky* do afloramento A6 são



provavelmente litologicamente (Formação Teresina) e bioestratigraficamente correlacionados, por possuírem características faciológicas similares, a ocorrência do mesmo táxon, serem muito próximos um do outro e praticamente a mesma altitude na topografia. Portanto, esses níveis dos afloramentos A6 e Barro Alto provavelmente possuem uma idade de deposição muito similar, entre o final do Roadiano e o início do Wordiano. Conseqüentemente, toda a associação fossilífera que ocorre nesses níveis do Barro Alto, que inclui *Wurdigneria obliterata*, Xenacanthidae indet., *Triodus richterae*, um úmero de arcosauriforme basal, carvão vegetal fossilizado e fragmentos de folhas, seria mais antiga do que se imaginava. Além disso, com base em todos esses dados, a idade Capitaniana atribuída ao anomocefalídeo *Tiarajudens eccentricus* deve ser checada.

Com relação ao paleoambiente, os Chondrichthyes encontrados nesses níveis de *hummocky* viveram em um grande corpo d'água influenciado por tempestades e com salinidade variável entre o hipersalino ao dulcícola, uma vez que essa é a interpretação do ambiente deposicional da Formação Teresina.

O presente estudo demonstra que a descoberta de dentes de xenacantídeos em diferentes localidades e a compreensão do seu posicionamento estratigráfico preciso, pode colaborar com estudos bioestratigráficos.

ARTIGO 3: PAULIV, V.E.; Dias, E.V.; Sedor, F.A.; Weinschütz, L.C.; Ribeiro, A.M. **A new Symmoriformes shark and other chondrichthyan teeth from the earliest Permian of Brazil.** *Revista Brasileira de Paleontologia*: Submetido.

Na terceira contribuição descrevemos três dentes isolados de Chondrichthyes encontrados no “Folhelho Lontras”, Grupo Itararé, Bacia do Paraná, uma unidade estratigráfica informal internacionalmente reconhecida como um importante “Fóssil-Lagerstätten” do Período Permiano, pela grande diversidade de fósseis encontrada nessa unidade, incluindo espécimes excepcionalmente bem preservados. Apesar dessa grande diversidade, até o momento a ocorrência de Chondrichthyes para o “Folhelho Lontras” só é representada por três dentes isolados, os quais são descritos nesse artigo. Um dos dentes descritos foi identificado como um novo gênero e espécie, *Crioseleche wittigi* gen. et sp. nov., a primeira espécie brasileira descrita de tubarões Symmoriformes, clado conhecido do Devoniano Superior ao Cretáceo Inferior de diversos lugares do mundo. Os outros dois dentes foram



atribuídos a Chondrichthyes indeterminados. Esses Chondrichthyes viveram junto com braquiópodes, poríferos, conodontes e peixes crossopterígios e diversos actinopterígios em águas frias de um ambiente periglacial durante o início do Asseliano (Cisuraliano, Permiano) que representa a fase final da Glaciação Gondwanica.

11. Considerações Finais

Apesar dos Chondrichthyes serem registrados desde o Siluriano, as ocorrências do grupo no território brasileiro são relativamente escassas para o Devoniano e Carbonífero, só se tornando um grupo diverso e mais abundante em rochas do Período Permiano.

No Permiano da Bacia do Paraná no Brasil, os Chondrichthyes são representados pelos Xenacanthiformes, Symmoriiformes, Ctenacanthiformes, Hybodontiformes, Sphenacanthidae, Orodontiformes, Eugeneodontiformes e Petalodontiformes, com onze espécies formalmente descritas para este período até o momento, sendo elas: *Taquaralodus albuquerquei* (Silva-Santos, 1946); *Sphenacanthus gondwanus* (Silva-Santos, 1947); *Orodus milleri* Würdig-Maciel, 1975; *Xenacanthus santosi* Würdig-Maciel, 1975; *Xenacanthus pricei* Würdig-Maciel, 1975; *Itapiroodus punctatus* Silva-Santos, 1990; *Wurdigneria obliterated* Richter, 2005; *Tiaraju tenuis* Richter, 2007; *Orodus ipeunaensis*, Chuahud *et al.* 2010 *Sphenacanthus sanpauloensis* Chahud *et al.*, 2010; *Sphenacanthus riorastoensis* Pauliv *et al.*, 2012 e *Xenacanthus ragonhai* Pauliv *et al.*, 2014. Além dessas espécies, também são reportadas outras ocorrências de posicionamento taxonômico incerto. Somente nos artigos apresentados na presente tese são descritos dois novos táxons de Chondrichthyes, aumentando para treze o número de espécies conhecidas para a Bacia do Paraná, sugerindo que se os fósseis de Chondrichthyes forem melhor estudados não só na Bacia do Paraná, mas no território brasileiro como um todo, possivelmente esse número de espécies aumentaria substancialmente. Além disso, a presente tese também apresenta novas ocorrências de espécies conhecidas de Chondrichthyes e outras indeterminadas, sendo que uma dessas novas ocorrências tem uma importante implicação bioestratigráfica local, indicando o potencial que o grupo tem para auxiliar em estudos bioestratigráficos.



Isso sugere que o grupo ainda precisa ser mais bem conhecido em rochas paleozoicas brasileiras.

Como perspectiva de continuidade de trabalho com o tema da presente tese, o autor apresenta alguns trabalhos em andamento exatamente com alguns dos táxons que necessitam de revisão taxonômica mencionados no decorrer desse capítulo.



10. Referências

- ALESSANDRETTI, L. et al. Septarian carbonate concretions in the Permian Rio do Rasto Formation: Birth , growth and implications for the early diagenetic history of southwestern Gondwana succession. **Sedimentary Geology**, v. 326, p. 1–15, 2015.
- ALVES, Y. M. et al. **Um Ctenacanthidae (Chondrichthyes, Elasmobranchii) da Bacia do Parnaíba, Estado do Tocantins, Brasil**. Libro de Resúmenes del III Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados. Neuquén: 2008. p. 10.
- ALVES, Y. M. et al. Espinhos e dentes isolados de tubarões do Permiano do Estado do Tocantins. **Ameghiniana**, v. 46, n. 4, p. 7R, 2009a.
- ALVES, Y. M. et al. La diversidad de la paleoictiofauna de La Formación Pedra de Fogo (Pérmico superior) de la Cuenca Parnaíba em Brasil. **Ameghiniana**, v. 46, n. 4, p. 7R, 2009b.
- ALVES, Y. M. Report on the Upper Permian and Lower Cretaceous fossiliferous localities vertebrates-bearing in the centralnorth of Tocantins State, Brazil. **Brazilian Geographical Journal: Geosciences and Humanities research medium**, v. 1, n. 2, p. 372–386, 2010a.
- ALVES, Y. M. Los vertebrados fósiles del Paleozoico y Mesozoico del Estado de Tocantins (Brasil): A preliminar síntesis. **Caminhos de Geografia**, v. 11, n. 36, p. 224–236, 2010b.
- BARCELLOS, M. T. Estudo de escamas e dentes de peixes da Fácies Budó, Subgrupo Itararé - R.G.S. **Boletim Paranaense de Geociências**, v. 32, p. 3–65, 1975.
- BECK, K. et al. Morphology and histology of dorsal spines of the xenacanthid shark *Orthacanthus platypternus* from the Lower Permian of Texas, USA: palaeobiological and palaeoenvironmental implications. **Acta Palaeontologica Polonica**, v. 61, n. 1, p. 97–117, 2014.
- BERG, L. S. A classification of fish-like vertebrates. **Bulletin de l'Academie des Sciences de l'URSS, Classe des Sciences Mathematiques et Naturelles**, v. 4, p. 1277–1280, 1937.
- BEYRICH, E. Über *Xenacanthus decheni* und *Holacanthus gracilis*, zwei Fische aus der Formation des Rothliegenden in Norddeutschland. **Berichte der Königlich-**



- Preussischen Akademie der Wissenschaften**, v. 1848, p. 24–33, 1848.
- BONAPARTE, C. L. J. L. **Iconografia della fauna italica per le quattro classi degli animali vertebrati, Tomo III: Pesci**. Roma: Salviucci, 1838.
- BOTELLA, H.; DONOGHUE, P. C. J.; MARTÍNEZ-PÉREZ, C. Enameloid microstructure in the oldest known chondrichthyan teeth. **Acta Zoologica**, v. 90, n. 1, p. 103–108, maio 2009.
- CAMP, C. L.; HANNA, D. G. **Methods in Paleontology**. Berkeley: University California Press, 1937.
- CAMPANELLI, L. C.; FERNANDES, M. A. Análise da eficiência de diferentes ácidos no processo de remoção dos restos fossilíferos de peixes, em rochas permianas da Formação Corumbataí. **Paleontologia em Destaque**, v. Ed. especi, p. 59, 2008.
- CAPPETTA, H. Chondrichthyes. Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii: Teeth. In: SCHULTZE, H.-P. (Ed.). **Handbook of Paleoichthyology**. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 2012. p. 512.
- CARPENTER, D. K. et al. Fishes and tetrapods in the Upper Pennsylvanian (Kasimovian) Cohn Coal Member of the Matton Formation of Illinois, United States: Systematics, Paleoecology, and Paleoenvironments. **PALAIOS**, v. 26, n. 10, p. 639–657, 1 out. 2011.
- CHAHUD, A.; FAIRCHILD, T. R.; PETRI, S. Chondrichthyans from the base of the Irati Formation (Early Permian, Paraná Basin), São Paulo, Brazil. **Gondwana Research**, v. 18, n. 2–3, p. 528–537, set. 2010.
- CHAHUD, A.; PETRI, S. Chondrichthyes no Membro Taquaral, base da Formação Irati, no centro leste do Estado de São Paulo, Brasil. **Revista de Geologia**, v. 21, n. 2, p. 169–179, 2008.
- CHAHUD, A.; PETRI, S. Novos Xenacanthidae (Chondrichthyes, Elasmobranchii) da base do Membro Taquaral, Formação Irati, Permiano da Bacia do Paraná. **Revista do Instituto Geológico**, v. 30, n. 1/2, p. 19–24, 2009.
- CHAHUD, A.; PETRI, S. O tubarão Taquaralodus albuquerquei (Silva Santos, 1946) do Membro Taquaral (Permiano, Formação Irati) no Estado de São Paulo. **Acta Biologica Paranaense**, v. 39, n. 1–2, p. 1–17, 2010a.
- CHAHUD, A.; PETRI, S. Contribuição ao estudo do Petalodonte Itapyrodus punctatus Silva Santos, 1990. **Revista de Biologia e Ciências da Terra**, v. 10, n. 2, p. 67–75, 2010b.



- CHAHUD, A.; PETRI, S. Cladodontes do Membro Taquaral (Formação Irati, Permiano), Bacia do Paraná. **Boletim Paranaense de Geociências**, v. 66–67, p. 23–29, 2012.
- CHAHUD, A.; PETRI, S. New chondrichthyans from the Irati Formation (Early Permian, Paraná Basin), Brazil: origin, paleoenvironmental and paleogeographical considerations. **Proceedings of the Geologists' Association**, v. 125, n. 4, p. 437–445, set. 2014.
- CHEN, X.; CHENG, L.; YIN, K. The first record of *Helicoprion* Karpinsky (*Helicoprionidae*) from China. **Chinese Science Bulletin**, v. 52, n. 16, p. 2246–2251, ago. 2007.
- CHINSAMY, A.; RAATH, M. A. Preparation of fossil bone for histological examination. **Palaeontologia Africana**, v. 29, p. 3–44, 1992.
- CISNEROS, J. C. et al. Dental occlusion in a 260-million-year-old therapsid with saber canines from the Permian of Brazil. **Science**, v. 331, n. 6024, p. 1603–1605, 25 mar. 2011.
- CISNEROS, J. C. et al. *Tiarajudens eccentricus* and *Anomocephalus africanus*, two bizarre anomodonts (Synapsida, Therapsida) with dental occlusion from the Permian of Gondwana. **Royal Society Open Science**, v. 2, n. 7, p. 150090, 15 jul. 2015.
- COATES, M. I.; SEQUEIRA, S. E. K. A new stethacanthid chondrichthyan from the lower Carboniferous of Bearsden, Scotland. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 21, n. 3, p. 438–459, 22 ago. 2001.
- COHEN, K. M. et al. The ICS International Chronostratigraphic Chart. **Episodes**, v. 36, n. 3, p. 199–204, 2013.
- CPRM. **Mapa Geológico do Estado do Rio Grande do Sul. Escala 1:750.000.** Rio de Janeiro CPRM, , 2005.
- DAVID, J. M. et al. Permian bivalve molluscs from the Gai-As Formation, northern Namibia: systematics, taphonomy and biostratigraphy. **Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology**, v. 35, n. 4, p. 497–516, 2011.
- DELANEY, P. J. V.; GOÑI, J. C. Correlação preliminar entre as formações gondwânicas do Uruguai e do Rio Grande do Sul. **Boletim Paranaense de Geografia**, v. 10, p. 161–171, 1963.
- DENTZIEN-DIAS, P. C. et al. Paleobiology of a unique vertebrate coprolites concentration from Rio do Rasto Formation (Middle/Upper Permian), Paraná



- Basin, Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 40, p. 53–62, dez. 2012.
- DENTZIEN-DIAS, P. C. et al. Tapeworm Eggs in a 270 Million-Year-Old Shark Coprolite. **PLoS ONE**, v. 8, n. 1, p. e55007, 30 jan. 2013.
- DIAS-DA-SILVA, S. Middle-Late Permian tetrapods from the Rio do Rasto Formation, Southern Brazil: a biostratigraphic reassessment. **Lethaia**, v. 45, n. 1, p. 109–120, jan. 2012.
- DIAS, E. V. New fish (Actinopterygii, Platysomidae) from the Upper Permian of Paraná Basin, Brazil. **Ameghiniana**, v. 33, p. 463, 1996.
- DIAS, E. V. A new deep-bodied fossil fish (Actinopterygii) from the Rio do Rasto Formation, Paraná Basin, Brazil. **Zootaxa**, v. 3192, n. 3192, p. 1–23, 2012.
- DIAS, E. V.; BARBERENA, M. C. A Temnospondyl Amphibian from the Rio do Rasto Formation, Upper Permian of Southern Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 73, n. 1, p. 135–143, 2001.
- DICK, J. R. F. Sphenacanthus, a Palaeozoic freshwater shark. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 122, n. 1–2, p. 9–25, 28 jan. 1998.
- DUFFIN, C. J.; RICHTER, M.; NEIS, P. A. Shark remains from the Late Carboniferous of the Amazon Basin, Brazil. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte**, v. 4, p. 232–256, 1996.
- FERREIRA-OLIVEIRA, L. G.; ROHN, R. Conchostráceos com linhas de crescimento recurvadas junto à margem dorsal (famílias Palaeolimnadiopseidae e Perilimnadiidae) da Formação Rio do Rasto, Permiano Superior, Bacia do Paraná, Brasil. **Geologia Série Científica USP**, v. 8, n. 1, p. 41–52, 2008.
- FERREIRA-OLIVEIRA, L. G.; ROHN, R. Leaiid conchostracans from the uppermost Permian strata of the Paraná Basin, Brazil: Chronostratigraphic and paleobiogeographic implications. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 29, n. 2, p. 371–380, 2010.
- FIGUEIREDO-FILHO, P. M. DE. A Faciologia do Grupo Passa Dois no Rio Grande do Sul. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 2, n. 4, p. 216–235, 1972.
- FIGUEIREDO, A. E. Q. DE et al. **Una nueva localidad con peces fósiles en La Formación Rio do Rasto (Pérmico: Guadalupiano), Rio Grande del Sur, Brasil**. Libro de Resúmenes del III Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados. 2008. p. 93.
- FIGUEIREDO, A. E. Q. DE; SCHULTZ, C. L.; DENTZIEN-DIAS, P. C. Considerações



- sobre a paleoictiofauna da Formação Rio do Rasto, Bacia do Paraná, Permiano Superior, Rio Grande do Sul. **Paleontologia em Destaque**, v. Ed. Especi, p. 124, 2012.
- FIGUEROA, R. T.; MACHADO, D. M. DA C. Paleoictiofauna da Formação Pimenteira (Devoniano), Bacia do Parnaíba, Pi, Brasil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 19, n. 3, p. 491–504, 19 jan. 2017.
- FISCHER, J.; SCHNEIDER, J. W.; RONCHI, A. New hybondontoid shark from the Permocarboneous (Gzhelian—Asselian) of Guardia Pisano (Sardinia, Italy). **Acta Palaeontologica Polonica**, v. 55, n. 2, p. 241–264, jun. 2010.
- FRANÇA, A. B.; POTTER, P. E. Estratigrafia, ambiente deposicional e análise de reservatório do Grupo Itararé (Permocarboneífero), Bacia do Paraná (Parte 1). **Boletim de Geociências da Petrobrás**, v. 2, n. 2–4, p. 147–191, 1988.
- FRITSCH, A. **Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens**. Prague: Řivnáč, 1889. v. 2
- GINTER, M. Devonian sharks and the origin of Xenacanthiformes. In: ARRATIA, G.; WILSON, M. V. H.; CLOUTIER, R. (Eds.). **Recent Advances in the Origin and Early Radiation of Vertebrates**. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 2004. p. 473–486.
- GINTER, M.; HAMPE, O.; DUFFIN, C. J. Chondrichthyes. Paleozoic Elasmobranchii: Teeth. In: SCHULTZE, H.-P. (Ed.). **Handbook of Paleichthyology**. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 2010. v. 3Dp. 168.
- GINTER, M.; IVANOV, A. O.; LEBEDEV, O. A. The revision of “Cladodus” occidentalis, a late Palaeozoic ctenacanthiform shark Systematic palaeontology. **Acta Palaeontologica Polonica**, v. 50, n. 3, p. 623–631, 2005.
- GOLDBERG, K. **The Paleoclimatic evolution of the Permian in the Paraná Basin in southern Brazil**. [s.l.] The University of Chicago, 2001.
- GORDON JR, O. Classificação das formações gonduânicas do Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul. **Boletim DNPM-DGM**, v. 1, p. 374–385, 1947.
- HAMEL, M.-H. A new lower actinopterygian from the Early Permian of the Paraná Basin, Brazil. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 25, n. 1, p. 19–26, 11 mar. 2005.
- HAMPE, O. Revision der Triodus-Arten (Chondrichthyes: Xenacanthida) aus dem saarpfälzischen Rotliegenden (Oberkarbon - Perm, SW-Deutschland) aufgrund ihrer Bezahnung. **Paläontologische Zeitschrift**, v. 63, n. 1/2, p. 79–101, 1989.



- HAMPE, O. Histological investigations on fossil teeth of the shark-order Xenacanthida (Chondrichthyes: Elasmobranchii) as revealed by fluorescence microscopy. **Leica Scientific and Technical Information**, v. X, n. 1, p. 17–27, 1991.
- HAMPE, O. Neue Erkenntnisse zur permokarbonischen Xenacanthiden-Fauna (Chondrichthyes: Elasmobranchii) und deren Verbreitung im südwestdeutschen Saar-Nahe-Becken. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen**, v. 192, n. 1, p. 53–87, 1994.
- HAMPE, O. Dental growth anomalies and morphological changes in teeth of the Xenacanthida (Lower Permian; Saar-Nahe basin, SW-Germany). **Modern Geology**, v. 21, n. 1/2, p. 121–135, 1997.
- HAMPE, O. Revision of the Xenacanthida (Chondrichthyes: Elasmobranchii) from the Carboniferous of the British Isles. **Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh**, v. 93, n. 3, p. 191, 26 set. 2003.
- HAMPE, O.; SCHNEIDER, J. W. Mooreodontus Hampe & Schneider gen. nov. In: GINTER, M.; HAMPE, O.; DUFFIN, C. J. (Eds.). . **Chondrichthyes. Paleozoic Elasmobranchii: teeth**. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 2010. p. 54–57.
- HECKERT, A. B.; LUCAS, S. Micro- and small vertebrate biostratigraphy and biochronology of the Upper Triassic Chinle Group, southwestern USA. **New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin**, v. 37, p. 94–104, 2006.
- HEIDTKE, U. H. J. Neue Rekonstruktionen xenacanthider Haie aus dem Permokarbon des Saar-Nahe-Beckens (SW-Deutschland). **Mitteilungen der POLLICHIA**, v. 90, p. 19–28, 2003.
- HODNETT, J.-P. M. et al. Ctenacanthiform sharks from the Permian Kaibab Formation, northern Arizona. **Historical Biology**, v. 24, n. 4, p. 381–395, ago. 2012.
- HOLDHAUS, K. Sobre alguns lamelibrânquios fósseis do sul do Brasil. **Serviço Geológico Mineralógico**, v. 2, p. 1–24, 1918.
- HOLZ, M. et al. A stratigraphic chart of the Late Carboniferous/Permian succession of the eastern border of the Paraná Basin, Brazil, South America. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 29, n. 2, p. 381–399, mar. 2010.
- HOLZ, M.; SOUZA, P. A. DE; IANNUZZI, R. Sequence stratigraphy and biostratigraphy of the Late Carboniferous to Early Permian glacial succession



- (Itararé subgroup) at the eastern-southeastern margin of the Paraná Basin, Brazil. In: FIELDING, C. R.; FRANK, T. D.; ISBELL, J. L. (Eds.). . **Resolving the Late Paleozoic Ice Age in Time and Space: Geological Society of America Special Paper**. [s.l: s.n.]. v. 441p. 115–129.
- HOLZFÖRSTER, F. Sedimentology, stratigraphy and synsedimentary tectonics of the Karoo supergroup in the Huab and Waterberg-Erongo areas, N-Namibia. **Beringeria**, v. 30, p. 1–144, 2002.
- HORN, B. L. D. et al. Preparação química de restos fossilíferos de peixes e anfíbios, em conglomerados da Formação Rio do Rasto (Permiano: Guadalupiano), Estado do Rio Grande do Sul. **Paleontologia em Destaque**, v. 62, p. 43, 2009.
- HUXLEY, T. H. **A manual of the anatomy of vertebrated animals**. New York: D. Appleton & Co., 1880.
- JAIN, S. L. Freshwater xenacanthid (=pleuracanth) shark fossils from the Upper Triassic Maleri Formation, India. **Journal of the Geological Society of India**, v. 21, p. 39–47, 1980.
- JANVIER, P.; MAISEY, J. G. The Devonian vertebrates of South America and their biogeographical relationships. In: ELLIOTT, D. K. et al. (Eds.). . **Morphology, Phylogeny and Palaeobiogeography of Fossil Fishes**. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 2010. p. 431–459.
- JANVIER, P.; MELO, J. H. G. DE. New acanthodian and chondrichthyan remains from the Lower and Middle Devonain of Brazil. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte**2, v. 4, p. 193–206, 1992.
- JOHNSON, G. D. Xenacanthodii (Chondrichthyes) from the Tecovas Formation (Late Triassic) of West Texas. **Journal of Paleontology**, v. 54, n. 5, p. 923–932, 1980.
- JOHNSON, G. D. **Chondrichthyan biostratigraphy of the North American Permian System**. (A. E. M. Nairn, V. Koroteev, Eds.)Contributions to Eurasian Geology. Papers presented at the International Congress on the Permian System of the World. **Anais...Perm**, Russia: 1992
- JOHNSON, G. D.; RICHTER, M.; RAGONHA, E. W. **Global distribution of Permian-Triassic genera of xenacanthiform chondrichthyans**. Journal of Vertebrate Palaeontology, Program and Abstracts, 2002. **Anais...2002**
- JOHNSON, G. D.; THAYER, D. W. Early Pennsylvanian xenacanth chondrichthyans from the Swisshelm Mountains, Arizona, USA. **Acta Palaeontologica Polonica**, v. 54, n. 4, p. 649–668, dez. 2009.



JORDAN, H. *Triodus sessilis*, ein neuer Fisch der Kohlenformation von Lebach.

Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, v. 1849, p. 843, 1849.

KARATAJŪTĒ-TALIMAA, V. *Elegestolepis grossi* gen. et sp. nov., ein neuer Typ der Placoidschuppe aus dem Oberen Silur der Tuwa. **Palaeontographica Abt. A**, v. 143, p. 35–50, 1973.

KLEIN, C. **Contribuição ao estudo das concentrações fossilíferas do Grupo Passa Dois na região de Tiaraju, RS e suas implicações paleoambientais**. São Leopoldo: Universidade do Vale do Rio dos Sinos, 1997.

KLEIN, C.; LEIPNITZ, I. I.; NOWATZKI, C. H. Fácies sedimentares e observações bioestratinômicas das concentrações fossilíferas da Formação Teresina na Região de Tiaraju, RS, Brasil.pdf. **Acta Geologica Leopoldensia**, v. XXIII, n. 49, p. 75–92, 1999.

KLEIN, C.; SIMÕES, M. G. Tafonomia de pelecípodes da Formação Teresina (Permiano), Tiaraju, RS, Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 70, n. 3, p. 617–625, 1998.

KRÄTSCHMER, K.; FORST, M. H. Ein Neufund von assoziierten skelettelementen von *Sphenacanthus* cf. *carbonarius* (Giebel 1848) aus dem Top Oberkarbon (Breitenbach-Fm., Stefan C) des Saar–Nahe Beckens (SW-Deutschland) mit Anmerkungen zur Paläoökologie der Vertebraten-Lokalitäten von Alten. **Geowissenschaftliche Beiträge zum Saarpfälzischen Rotliegenden**, v. 3, p. 29–37, 2005.

LAURINI, C. R. **Elasmobrânquios fósseis da Serra do Cadeado, estado do Paraná (Formação Rio do Rasto, Permiano Superior)**. Ribeirão Preto: Universidade de São Paulo, 2010.

LAURINI, C. R. et al. The largest known chondrichthyan cephalic spine plate (Upper Permian of Brazil). **Ameghiniana**, v. 48, n. 4, p. R.235, 2011.

LAURINI, C. R.; LANGER, M. C.; RICHTER, M. **Chondrichthyan teeth from the Rio do Rasto Formation, Permian of Brasil**. 69th Annual Meeting Society of Vertebrate Paleontology, Program & Abstracts. 2009. p. 133A.

LAURINI, C. R.; LANGER, M. C.; RICHTER, M. Morfologia e ultra-estrutura de dentes associados a um euseláquio da Formação Rio do Rasto (Permiano Superior, Bacia do Paraná), estado do Paraná. **Paleontologia em Destaque**, v. Ed. especi, p. 21, 2010.



- LAVINA, E. L. **Geologia sedimentar e paleogeográfica do Neopermiano e Eotriássico (intervalo Kazaniano-Scithiano) da Pacia do Paraná**. Porto Alegre: Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 1991.
- LAVINA, E. L.; SCHERER, C. **Evolução estratigráfica e paleoambiental da sedimentação Neopermiana e Mesozóica do Rio Grande do Sul: implicações na construção do arcabouço estratigráfico da Bacia do Paraná**. Anais do I Encontro sobre a Estratigrafia do Rio Grande do Sul: escudos e bacias. **Anais...2003**
- LEIGGI, P.; MAY, P. **Vertebrate Paleontological Techniques**. Cambridge: Cambridge University Press, 1994.
- LIMARINO, C. O. et al. A paleoclimatic review of southern South America during the late Paleozoic: A record from icehouse to extreme greenhouse conditions. **Gondwana Research**, v. 25, n. 4, p. 1396–1421, maio 2014.
- LONG, J. A. **The Rise of Fishes: 500 million years of evolution**. Second ed. [s.l.] John Hopkins University Press, 2011.
- LUND, R. The morphology of *Falcatus falcatus* (St. John and Worthen), a Mississippian stethacanthid chondrichthyan from the Bear Gulch Limestone of Montana. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 5, n. 1, p. 1–19, 1985.
- LUND, R. New petalodonts (Chondrichthyes) from the Upper Mississippian Bear Gulch Limestone (Namurian E 2 b) of Montana. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 9, n. 3, p. 350–368, 28 set. 1989.
- MAISEY, J. G. Studies on the Paleozoic Selachian Genus *Ctenacanthus* Agassiz No. 1. Historical Review and Revised Diagnosis of *Ctenacanthus*, With a List of Referred Taxa. **American Museum Novitates**, v. 2718, p. 1–22, 1981.
- MAISEY, J. G. Studies on the Paleozoic Selachian Genus *Ctenacanthus* Agassiz: No. 2. *Bythiacanthus* St. John and Worthen, *Amelacanthus*, New Genus, *Eunemacanthus* St. John and Worthen, *Sphenacanthus* Agassiz, and *Wodnika* Münster. **American Museum Novitates**, v. 2722, p. 1–24, 1982a.
- MAISEY, J. G. The Anatomy and Interrelationships of Mesozoic Hybodont Sharks. **American Museum Novitates**, v. 2724, p. 1–48, 1982b.
- MAISEY, J. G. Studies on the Paleozoic selachian genus *Ctenacanthus* Agassiz. No. 3, Nominal species referred to *Ctenacanthus*. **American Museum novitates**, v. 2774, p. 1–20, 1984.
- MAISEY, J. G. *Heslerodidae* (Chondrichthyes, Elasmobranchii), a new family of



- Paleozoic phalacanthous sharks. **Kirtlandia**, v. 37, p. 13–21, 2010.
- MAISEY, J. G.; MELO, J. H. G. DE. Some middle Devonian (Eifelian-givetian) fossil fish remains from the Pimenteira Formation of the Parnaíba Basin, Northeast Brazil. **Arquivos do Museu Nacional**, v. 63, n. 3, p. 495–505, 2005.
- MALABARBA, M. C. et al. New data on the Late Permian Vertebrate Fauna of Posto Queimado, Rio do Rasto Formation, Southern Brazil. **REVISTA BRASILEIRA DE PALEONTOLOGIA**, v. 6, p. 49–54, 2003.
- MANFROI, J. et al. Extending the database of Permian palaeo-wildfire on Gondwana: Charcoal remains from the Rio do Rasto Formation (Paraná Basin), Middle Permian, Rio Grande do Sul State, Brazil. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 436, p. 77–84, out. 2015.
- MARTIN, R. A. **Earliest sharks**. Disponível em: <<http://www.elasmo-research.org/education/evolution/earliest.htm>>. Acesso em: 10 jun. 2014.
- MARTINELLI, A. G. et al. The oldest archosauromorph from South America: postcranial remains from the Guadalupian (mid-Permian) Rio do Rasto Formation (Paraná Basin), southern Brazil. **Historical Biology**, v. 29, n. 1, p. 76–84, 2 jan. 2017.
- MENDES, J. C. The Passa Dois Group (The Brazilian Portion of the Paraná Basin). In: BIGARELLA, J. J.; BECKER, R. D.; PINTO, J. D. (Eds.). . **Problems in Brazilian Gondwana Geology**. Curitiba: [s.n.]. p. 119–166.
- MILANI, E. J. et al. Bacias Sedimentares Brasileiras - Cartas Estratigráficas - Introdução. **Boletim de Geociências da Petrobrás**, v. 15, n. 2, p. 183–205, 2007a.
- MILANI, E. J. et al. Bacia do Paraná. **Boletim de Geociências da Petrobrás**, v. 15, n. 2, p. 265–287, 2007b.
- MODESTO, S.; RUBIDGE, B.; WELMAN, J. The most basal anomodont therapsid and the primacy of Gondwana in the evolution of the anomodonts. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 266, n. 1417, p. 331–337, 22 fev. 1999.
- MOURO, L. D. et al. Benthic anoxia, intermittent photic zone euxinia and elevated productivity during deposition of the Lower Permian, post-glacial fossiliferous black shales of the Paraná Basin, Brazil. **Global and Planetary Change**, v. 158, n. September, p. 155–172, 2017.
- MOY-THOMAS, J. A.; MILLES, R. **Paleozoic Fishes**. Second ed. London: Chapman



- and Hall Ltd., 1971.
- NELSON, J. S. **Fishes of the World**. New York: Wiley & Sons, 1976.
- NEREGATO, R.; SOUZA, P. A. DE; ROHN, R. Registros palinológicos inéditos nas formações Teresina e Rio do Rasto (Permiano , Grupo Passa Dois , Bacia do Paraná) Implicações biocronoestratigráficas e paleoambientais. **Pesquisas em Geociências**, v. 35, n. 2, p. 9–21, 2008.
- OLROYD, S. L.; SIDOR, C. A. A review of the Guadalupian (middle Permian) global tetrapod fossil record. **Earth-Science Reviews**, v. 171, p. 583–597, ago. 2017.
- PAULIV, V. E. et al. **Elasmobranchii teeth from the late Carboniferous-early Permian Itararé Group (Paraná Basin), Southern Brazil**. Journal of Vertebrate Paleontology, Program and abstracts. 2014a. p. 202.
- PAULIV, V. E. et al. A new Xenacanthiformes shark (Chondrichthyes, Elasmobranchii) from the Late Paleozoic Rio do Rasto Formation (Paraná Basin), Southern Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 86, n. 1, p. 135–145, mar. 2014b.
- PAULIV, V. E. et al. **A possible occurrence of Triodus (Chondrichthyes, Xenacanthiformes) in the late Paleozoic of Southern Brazil**. (O. N. Grillo, P. S. Romano, G. R. de Oliveira, Eds.) Boletim de Resumos X Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados. **Anais...** Rio de Janeiro: 2016
- PAULIV, V. E. et al. The first Western Gondwanan species of Triodus Jordan 1849: A new Xenacanthiformes (Chondrichthyes) from the late Paleozoic of Southern Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, set. 2017.
- PAULIV, V. E.; DIAS, E. V. Chondrichthyes da Formação Rio do Rasto (Permiano) em São Jerônimo da Serra, Estado do Paraná. **Paleontologia em Destaque**, v. Ed. Especi, p. 261, 2013.
- PAULIV, V. E.; DIAS, E. V.; SEDOR, F. A. A new species of Sphenacanthid (Chondrichthyes, Elasmobranchii) from the Rio do Rasto Formation (Paraná Basin), southern Brazil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 15, n. 3, p. 243–250, 31 dez. 2012.
- RAGONHA, E. W. **Chondrichthyes do Membro Taquaral (Formação Irati) no Estado de São paulo**. São Paulo: Universidade de São Paulo, 1978.
- RAGONHA, E. W. **Taxionomia de dentes e espinhos isolados de Xenacanthodii (Chondrichthyes, Elasmobranchii) da Formação Corumbataí. Considerações Cronológicas e Paleoambientais**. São Paulo: Universidade de São Paulo,



1984a.

RAGONHA, E. W. Taxionomia de dentes e espinhos isolados de Xenacanthodii (Chondrichthyes, Elasmobranchii) da Formação Corumbataí. Considerações Cronológicas e Paleográficas. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 14, n. 3, p. 179, 1984b.

RAGONHA, E. W. **Placas dentárias de Dipnoi no Grupo Passa-Dois (P-Tr) da Bacia do Paraná. Apreciações Ambientais, climáticas, cronológicas e estratigráficas.** Anais do XI Congresso Brasileiro de Paleontologia. Curitiba: 1989a. p. 195-206.

RAGONHA, E. W. **Ictiodorielite de Base Bulbosa. Evidências de um possível processo articulatório.** Anais do XI CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA. 1989b. p. 177-181.

RAGONHA, E. W. Presença de Xenacanthus na Formação Rio do Rasto, Estado do Paraná. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 62, n. 1, p. 104, 1990.

RAGONHA, E. W.; SILVA-SANTOS, R. DA. **Nova classificação Dentalium florencei Moraes Rego, 1936 (Mollusca, Scaphopoda) para Hybodus (Chondrichthyes, Elasmobranchii).** Anais do X CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA. 1987. p. 1-6.

REED, F. R. C. Faunas Triássicas do Brasil. **Serviço Geológico Mineralógico**, v. 9, p. 1–83, 1929.

RICHTER, M. Situação da pesquisa Paleoictiológica no Paleozoico Brasileiro. **MME – DNPM, Série Geologia**, v. 27, p. 105–110, 1985.

RICHTER, M. Fishes from the Permian of the Parnaíba Basin in the State of Tocantins, North Brazil, and their Palaeoenvironment. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 2, p. 142, 2001.

RICHTER, M. **Distribution of Permian Fishes of Brazil and their palaeoenvironments.** Palaeontological Association Newsletter - Abstracts of the Palaeontological Association 48th Annual Meeting. 2004. p. 178-179.

RICHTER, M. A new xenacanthid shark (Chondrichthyes) from the Teresina Formation, Permian of the Paraná Basin, Southern Brazil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 8, n. 2, p. 149–158, 2005.

RICHTER, M. First record of Eugeneodontiformes (Chondrichthyes: Elasmobranchii) from the Paraná Basin, Late Permian of Brazil. In: CARVALHO, I. S. et al. (Eds.). **Paleontologia: cenários de vida.** Rio de Janeiro: [s.n.]. p. 149–156.



- RICHTER, M. **Ctenacanthid shark remains (Chondrichthyes) from the Lower Permian Pedra do Fogo Formation, State of Tocantins, Brazil.** *Journal of Vertebrate Paleontology*, Program and abstracts, 2008a. 131A.
- RICHTER, M. **Comparative study of Permian shark (Chondrichthyes) faunas of North and South America.** Symposium of Vertebrate Palaeontology and Comparative Anatomy Annual Meeting - Programme & Abstracts. **Anais...Dublin: 2008b**
- RICHTER, M.; BOSSETTI, E. P.; HORODYSKI, R. S. Early Devonian (Late Emsian) shark fin remains (Chondrichthyes) from the Paraná Basin, southern Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 89, n. 1, p. 103–118, mar. 2017.
- RICHTER, M.; LANGER, M. C. Fish remains from the Upper Permian Rio do Rasto Formation (Paraná Basin) of southern Brazil. **Journal of African Earth Sciences**, v. 27, n. 1, p. 158–159, 1998.
- ROCHA-CAMPOS, A. C.; RÖSLER, O. Late Paleozoic faunal and floral successions in the Paraná Basin, Southeastern Brazil. **Boletim IG. Instituto de Geociências**, v. 9, n. 1, p. 1–16, 1978.
- ROHN, R. A estratigrafia da Formação Teresina (Permiano, Bacia do Paraná) de acordo com furos de sondagem entre Anhenbi (SP) e Ortigueira (PR). **Ciência-Técnica-Petróleo, Petrobrás, Seção Exploração de Petróleo**, v. 20, p. 209–218, 2001.
- ROHN, R.; ASSINE, M. L.; MEGLHIORATTI, T. **A new insight on the Late Permian environmental changes in the Paraná Basin, South Brazil.** Abstracts of Gondwana 12. Mendoza: 2005. p. 316.
- ROHN, R.; RÖSLER, O. Conchostráceos da Formação Rio do Rasto (Bacia do Paraná, Permiano Superior): Bioestratigrafia e implicações paleoambientais. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 9, n. 4, p. 486–493, 1990.
- ROHN, R.; RÖSLER, O. Middle to Upper Permian Phyt stratigraphy of the Eastern Paraná Basin. **Revista Universidade de Guarulhos**, v. 5, p. 69–73, 2000.
- SANSOM, I. J. et al. Chondrichthyan-like scales from the Middle Ordovician of Australia. **Palaeontology**, v. 55, n. 2, p. 243–247, mar. 2012.
- SANSOM, I. J.; SMITH, M. M.; SMITH, M. P. Scales of thelodont and shark-like fishes from the Ordovician of Colorado. **Nature**, v. 379, p. 628–630, 1996.
- SANTOS, O. S. **Técnicas de Preparação de Fósseis.** Brasília: DNPM, 1985.
- SCHAEFFER, B.; WILLIAMS, M. E. Relationships of Fossil and Living



- Elasmobranchs. **American Zoologist**, v. 17, n. 2, p. 293–302, 1977.
- SCHNEIDER, J. W. Grundlagen der Morphogenie, Taxonomie und Biostratigraphie isolierter Xenacanthodier-Zähne (Elasmobranchii). **Freiberger Forschungshefte**, v. C 419, p. 71–80, 1988.
- SCHNEIDER, J. W. Xenacanth teeth – A key for Taxonomy and Biostratigraphy. **Modern Geology**, v. 20, p. 321–340, 1996.
- SCHNEIDER, R. L. et al. **Revisão Estratigráfica da Bacia do Paraná**. Anais do XXVIII Congresso Brasileiro de Geologia. **Anais...**Porto Alegre: 1974
- SCHULTZE, H.-P. Marine to onshore vertebrates in the Lower Permian of Kansas and their paleoenvironmental implications. **University of Kansas Paleontological Contributions**, v. 113, p. 1–18, 1985.
- SCHULTZE, H.-P. Terrestrial biota in coastal marine deposits: fossil-Lagerstätten in the Pennsylvanian of Kansas, USA. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 119, n. 3–4, p. 255–273, jan. 1996.
- SCHULTZE, H.-P.; SOLER-GIJÓN, R. A xenacanth clasper from the ?uppermost Carboniferous - Lower Permian of Buxières-les-Mines (Massif Central, France) and the palaeoecology of the European Permo-Carboniferous basins. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen**, v. 232, n. 2/3, p. 325–363, 2004.
- SEADOR, F. A.; DIAS, E. V.; WEINSCHÜTZ, L. C. Chondrichthyes na Formação Rio do Sul (Carbonífero Superior/Permiano Inferior) de Santa Catarina, Brasil. **Paleontologia em Destaque**, v. 62, p. 19, 2009.
- SEILACHER, A. Elasmobranchier-Reste aus dem oberen Muschelkalk und dem Keuper Württembergs. **Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie Monatshefte**, v. 1943, p. 256–292, 1943.
- SILVA-SANTOS, R. DA. Duas novas formas de elasmobrânquios do Paleozoico do meio do Norte, Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 18, p. 281–287, 1946.
- SILVA-SANTOS, R. DA. Um Ctenacanthus do Gondwana Brasileiro. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. XIX, n. 3, p. 247–248, 1947.
- SILVA-SANTOS, R. DA. Paleoictiofáunula da Formação Pedra do Fogo, Bacia do Parnaíba, Nordeste do Brasil: Holocephali - Petalodontidae. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 62, n. 4, p. 347–355, 1990.
- SILVA-SANTOS, R. DA; SALGADO, M. S. Um espinho de Xenacanthus do



- Carbonífero do Estado do Maranhão. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 42, n. 2, p. 223–227, 1970.
- SILVA, R. C. DA; SEDOR, F. A.; FERNANDES, A. C. S. Fossil footprints from the Late Permian of Brazil: An example of hidden biodiversity. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 38, p. 31–43, out. 2012.
- SIMÕES, M. G. et al. A new Permian bivalve-dominated assemblage in the Rio do Rasto Formation, Paraná Basin, Brazil: Faunal turnover driven by regional-scale environmental changes in a vast epeiric sea. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 64, p. 14–26, dez. 2015.
- SIMÕES, M. G. et al. The Permian Tiaraju bivalve assemblage, Passa Dois Group, southern Brazil: biostratigraphic and paleobiogeographic significance. **Brazilian Journal of Geology**, v. 47, n. 2, p. 209–224, abr. 2017.
- SIMÕES, M. G.; ROCHA-CAMPOS, A. C.; ANELLI, L. E. Paleoecology and evolution of Permian pelecypod assemblages (Paraná Basin) from Brazil. In: JOHNSTON, P. A.; HAGGART, J. W. (Eds.). . **Bivalves - an Eon of Evolution: Paleobiological Studies Honoring Norman D. Newell**. Calgary: University of Calgary Press, 1998. p. 443–452.
- SOLER-GIJÓN, R. New discoveries of xenacanth sharks from the Late Carboniferous of Spain (Puertollano Basin) and Early Permian of Germany (Saar-Nahe Basin): Implications for the phylogeny of xenacanthiform and anacanthous sharks. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen**, v. 205, n. 1, p. 1–31, 1997a.
- SOLER-GIJÓN, R. Euselachian sharks from the Late Carboniferous of the Puertollano Basin, Spain: Biostratigraphic and palaeoenvironmental implications. **Modern Geology**, v. 21, p. 137–169, 1997b.
- SOLER-GIJÓN, R. Occipital spine of Orthacanthus (Xenacanthidae, Elasmobranchii): Structure and growth. **Journal of Morphology**, v. 242, n. 1, p. 1–45, out. 1999.
- SOLER-GIJÓN, R.; MORATALLA, J. J. Fish and tetrapod trace fossils from the Upper Carboniferous of Puertollano, Spain. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 171, n. 1–2, p. 1–28, jul. 2001.
- SOUZA, F. E. F. DE et al. **Diversidade de Chondrichthyes da Formação Pedra de Fogo (Permiano Inferior) Bacia do Parnaíba**. Paleontologia em Destaque. 2008. p. 192.
- SOUZA, F. E. F. DE; PIRES, E. F.; ALVES, Y. M. **A utilização de ácido fórmico na**



- preparação química de rochas da Formação Pedra de Fogo, Permiano Superior, Bacia do Parnaíba, Estado do Tocantins, Brasil.** Paleontologia em Destaque. 2010. p. 192.
- TOLEDO, C. E. V.; BERTINI, R. Occurrences of the fossil Dipnoiformes in Brazil and its stratigraphic and chronological distributions. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 8, p. 47–56, 2005.
- TOLEDO, C. E. V.; BERTINI, R.; SANTUCCI, R. M. **Nota preliminar sobre uma nova ocorrência de Xenacanthiformes na Formação Irati do Estado de São Paulo, Grupo Passa Dois, Permiano da Bacia do Paraná.** Boletim de Resumos do XIX Congresso Brasileiro de Paleontologia. Aracaju: 2005
- TOLEDO, C. E. V.; BRITO, P. M.; BERTINI, R. **Chronological meaning about the presence of petalodonts (Holocephali incertae sedis) in the Corumbataí Formation of São Paulo State (Brazil).** Boletim de Resumos do XV Congresso Brasileiro de Paleontologia. **Anais...**São Pedro: 1997
- TURNER, S. The survivors: Triassic xenacanthiform sharks in Australia. **Ichthyolith Issues Special Publication**, v. 12, p. 49–50, 2011.
- TURNER, S.; BURROW, C. J. A Lower Carboniferous xenacanthiform shark from Australia. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 31, n. 2, p. 241–257, 17 mar. 2011.
- VAZ, P. T. et al. Bacia do Parnaíba. **Boletim de Geociências da Petrobrás**, v. 15, n. 2, p. 253–263, 2007.
- VEIGA, F. H.; SOARES, M. B.; SAYÃO, J. M. Osteohistology of hyperodapedontine rhynchosaurs from the Upper Triassic of Southern Brazil. **Acta Palaeontologica Polonica**, v. 60, n. 4, p. 829–836, 2015.
- WANKE, A. **Karoo- Etendeka Uncoformites in NW Namibia and Their Tectonic Implications.** [s.l.] Würzburg University, 2000.
- WEINSCHÜTZ, L. C.; CASTRO, J. C. DE. A Sequência Mafra Superior/Rio do Sul Inferior (Grupo Itararé, Permocarbonífero) em sondagens testemunhadas da região de Mafra (SC), margem Leste da Bacia do Paraná. **Geociências**, v. 24, n. 2, p. 131–141, 2005.
- WOODWARD, A. S. Palaeichthyological notes. 2. On *Diplodus moorei*, sp. nov., from the Keuper of Somersetshire. **The Annals and Magazine of Natural History**, v. 3, n. 6, p. 297–302, 1889.
- WOODWARD, A. S. The fossil fishes of the Hawkesbury series at St. Peters.



- Memoirs of the Geological Survey of New South Wales: Palaeontology**, v. 10, p. 1–352, 1908.
- WÜRDIG-MACIEL, N. L. Ichthyodontes e Ichthyodorulitos (Pisces) da Formação Estrada Nova e sua Aplicação na Estratigrafia do Grupo Passa-Dois. **Pesquisas**, v. 5, p. 7–85, 1975.
- YOUNG, G. C. Ordovician microvertebrate remains from the Amadeus Basin, central Australia. **Journal of Vertebrate Palaeontology**, v. 17, n. 1, p. 1–25, 1997.
- ZANGERL, R. Chondrichthyes I. Paleozoic Elasmobranchii. In: SCHULTZE, H.-P. (Ed.). . **Handbook of Paleoichthyology**. Stuttgart - New York: Gustav Fisher, 1981. v. 3Ap. 115.



CAPÍTULO II – ARTIGOS



ARTIGO 1: The first Western Gondwanan species of Triodus Jordan 1849: A new Xenacanthiformes (Chondrichthyes) from the late Paleozoic of Southern Brazil.

Referência completa:

PAULIV, V.E.; Martinelli, A.G.; Francischini, H.; Dentzien-Dias, P.C.; Soares, M.B; Schultz, C.L.; Ribeiro, A.M. 2017. The first Western Gondwanan species of Triodus Jordan 1849: A new Xenacanthiformes (Chondrichthyes) from the late Paleozoic of Southern Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, v. 79: 1-12. DOI: 10.1016/j.jsames.2017.09.007 (PUBLICADO)



The first Western Gondwanan species of *Triodus* Jordan 1849: A new Xenacanthiformes (Chondrichthyes) from the late Paleozoic of Southern Brazil



Victor E. Pauliv^{a,*}, Agustín G. Martinelli^b, Heitor Francischini^a, Paula Dentzien-Dias^c, Marina B. Soares^{a,b}, Cesar L. Schultz^{a,b}, Ana M. Ribeiro^{a,d}

^a Programa de Pós-Graduação em Geociências (PPGGEO), Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Avenida Bento Gonçalves 9500, 91501-970, Porto Alegre, RS, Brazil

^b Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Avenida Bento Gonçalves 9500, 91501-970, Porto Alegre, RS, Brazil

^c Laboratório de Geologia e Paleontologia, Instituto de Oceanografia, Universidade Federal do Rio Grande (FURG), Avenida Itália km 8, 96201-900, Rio Grande, RS, Brazil

^d Museu de Ciências Naturais (MCN), Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul (FZB), R. Dr. Salvador França, 90690-000, Porto Alegre, RS, Brazil

ARTICLE INFO

Article history:

Received 29 June 2017

Received in revised form

8 September 2017

Accepted 8 September 2017

Available online 12 September 2017

Keywords:

Permian

Guadalupian

Capitanian

Paraná Basin

Rio do Rasto Formation

Morro Pelado Member

Xenacanthiformes

Xenacanthidae

ABSTRACT

Triodus is a well-known genus of Xenacanthiformes, previously recorded from the late Bashkirian (Lower Pennsylvanian, Carboniferous) to the middle Artinskian (Cisuralian, Permian), mainly from Laurasian deposits (Europe and USA). For the first time, this genus is recorded from the Western Gondwana, based on isolated teeth that are referred to *Triodus richterae* sp. nov. The new species were found associated with other shark teeth (another xenacanthiforms and a possible euselachian), palaeoniscoid teeth and scales, labyrinthodont teeth, tetrapod bony remains, macroscopic charcoal and leaf fragments. This fossil assemblage was collected in a conglomerate layer from the Barro Alto site (São Gabriel municipality, Rio Grande do Sul State, Brazil), with an estimated Capitanian age, from the Morro Pelado Member, Rio do Rasto Formation, Paraná Basin. The new species has teeth with an almost oval base and the aboral surface has a smooth concavity and a rounded to horseshoe-shaped basal tubercle. The coronal surface of these teeth has a tricuspid crown, a rhomboid-shaped coronal button with rounded edges with a lingually directed shaft and some oral foramina predominantly situated at the lingual margin of the base and flanking the lingual shaft. The lateral cusps bear a variable number of non-branching vertical cristae, distributed from the apex to their proximal portion, making the transversal section of these cusps asterisk-shaped. Microstructurally, these teeth have both base and cusps composed of orthodontine with an opened pulp cavity. *T. richterae* sp. nov. represents the youngest species of *Triodus*, considering it comes from Capitanian (late Guadalupian) beds, which are at least 15 Ma younger than *T. kraetschmeri*, the previously youngest species of this genus. The depositional interpretation, as well as the fossil assemblage in the type locality of the new species and of the Rio do Rasto Formation as a whole, indicates another freshwater record for xenacanthid sharks.

© 2017 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

The Xenacanthiformes is a well-known clade of sharks

commonly found in freshwater, marginal and shallow marine deposits worldwide (Hampe, 2003; Turner and Burrow, 2011) from the Tournaisian of the Mississippian (early Carboniferous) to the Norian of the Upper Triassic (Ginter et al., 2010). Of the broad distribution aforementioned, only one genus, *Mooreodontus* Hampe and Schneider, 2010, lived during the Triassic, hence, these sharks were predominantly diverse during the late Paleozoic. In spite of the large fossiliferous record during this time, xenacanthiform sharks are mainly known by isolated teeth and cephalic/dorsal

* Corresponding author.

E-mail addresses: vpauliv@gmail.com (V.E. Pauliv), agustin_martinelli@yahoo.com (A.G. Martinelli), heitorfrancischini@hotmail.com (H. Francischini), pauladentzien@gmail.com (P. Dentzien-Dias), marina.soares@ufrgs.br (M.B. Soares), cesar.schultz@ufrgs.br (C.L. Schultz), ana-ribeiro@fzb.rs.gov.br (A.M. Ribeiro).

spines, with extremely rare known complete specimens, mainly due to the cartilaginous nature of their skeleton (Ginter, 2004).

The clade Xenacanthiformes is characterized by a fusiform-shaped body, an elongated single dorsal fin separated from the caudal fin by a notch, paired ventral fins of archipterygium-type, peculiar single dorsal denticulated spine of varied proportions (which is associated with the anterior portion of the dorsal fin or articulated with the posterior portion of the neurocranium or with the shoulder girdle), and its distinctive teeth (Ginter et al., 2010; Hampe, 2003, 1995; Zangerl, 1981). These teeth are distinguished from other chondrichthyans by having a tricuspid crown with two prominent lateral cusps flanking an often reduced median cusp that are inserted labially in the base, lingually expanded base bearing a basal tubercle (basolabial projection) on the aboral surface and a coronal button on the oral surface (Ginter et al., 2010; Hampe, 2003; Turner and Burrow, 2011).

Despite of the worldwide fossiliferous record of the xenacanthiforms, they are better represented in Laurasian deposits, with only a few Gondwanan occurrences. Especially in Western Gondwana, these sharks are restricted to the Asselian to Wuchiapingian deposits of the Brazilian territory, in the Pedra de Fogo Formation of the Parnaíba Basin (e.g. Alves, 2010a, 2010b; Silva-Santos, 1946; Silva-Santos and Salgado, 1970) and the Irati, Teresina and Rio do Rasto formations of the Paraná Basin (e.g. Chahud and Petri, 2010, 2009, 2008; Pauliv et al., 2014; Ragonha, 1990, 1989, 1984a, 1984b; Richter, 2005; Würdig-Maciel, 1975), with only six published species so far: *Taquaralodus albuquerquei* (Silva-Santos, 1946), *Xenacanthus tocantinsensis* Silva-Santos and Salgado (1970), *Xenacanthus pricei* Würdig-Maciel, 1975, *Xenacanthus santosi* Würdig-Maciel, 1975, *Wurdigneria obliterated* Richter, 2005 and *Xenacanthus ragonhai* Pauliv et al., 2014. Another five new species of Xenacanthiformes were presented by Ragonha (1984a), and, as these taxa were not formally published, they remain as *nomina nuda* (Pauliv et al., 2014).

In this paper, we describe six isolated xenacanthiform teeth that represent the youngest record of a new species of *Triodus* Jordan,

1849, and the first occurrence of the genus in Western Gondwana. These remains were found at the Barro Alto site, Tiarajú District, São Gabriel municipality, Rio Grande do Sul State (Brazil) (Fig. 1), associated with other xenacanthiforms (Pauliv et al., 2016), among other fossils (a possible euselachian, palaeoniscoids, labyrinthodonts, archosauromorphs, and macroscopic charcoal and leaves; see below). The fossiliferous level belongs to rocks of the Morro Pelado Member (Guadalupian–Lopingian), Rio do Rasto Formation, Paraná Basin (Cisneros et al., 2011), as described below.

Institutional abbreviations. – **CEME-SUL**, Centro de Microscopia Eletrônica do Sul, Universidade Federal do Rio Grande, Rio Grande, RS, Brazil; **LaFMA-UFPR**, Laboratório de Foraminíferos e Micropaleontologia Ambiental, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, PR, Brazil; **IGeo-UFRGS**, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, Brazil; **UFRGS-PV-P**, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (PV, Paleovertebrate Collection; P, Permian Collection), Porto Alegre, RS, Brazil.

2. Geological setting

The Paraná Basin is an intracratonic basin (1,700,000 km²), with an NE–SW elongated shape, on the South American platform, covering part of Brazil, Uruguay, Argentina and Paraguay (Holz et al., 2010, Fig. 1). According to Milani et al. (2007), six supersequences have been identified within the Basin, from base to top: Rio Ivaí (Ordovician/Silurian), Paraná (Devonian), Gondwana I (Carboniferous/Lower Triassic), Gondwana II (Middle to Upper Triassic), Gondwana III (Upper Jurassic/Lower Cretaceous), and Bauru (Upper Cretaceous).

The Gondwana I Supersequence is a transgressive–regressive cycle, in which the transgressive interval corresponds to the Itararé (glacial to periglacial) and Guatá (marine) groups, while the regressive beds represent the Passa Dois Group (Milani et al., 2007). The Passa Dois Group is interpreted as deposited in a huge, regressive, inland water body, with limited or no connections to the Panthalassa Ocean since its basal portion (Alessandretti et al.,

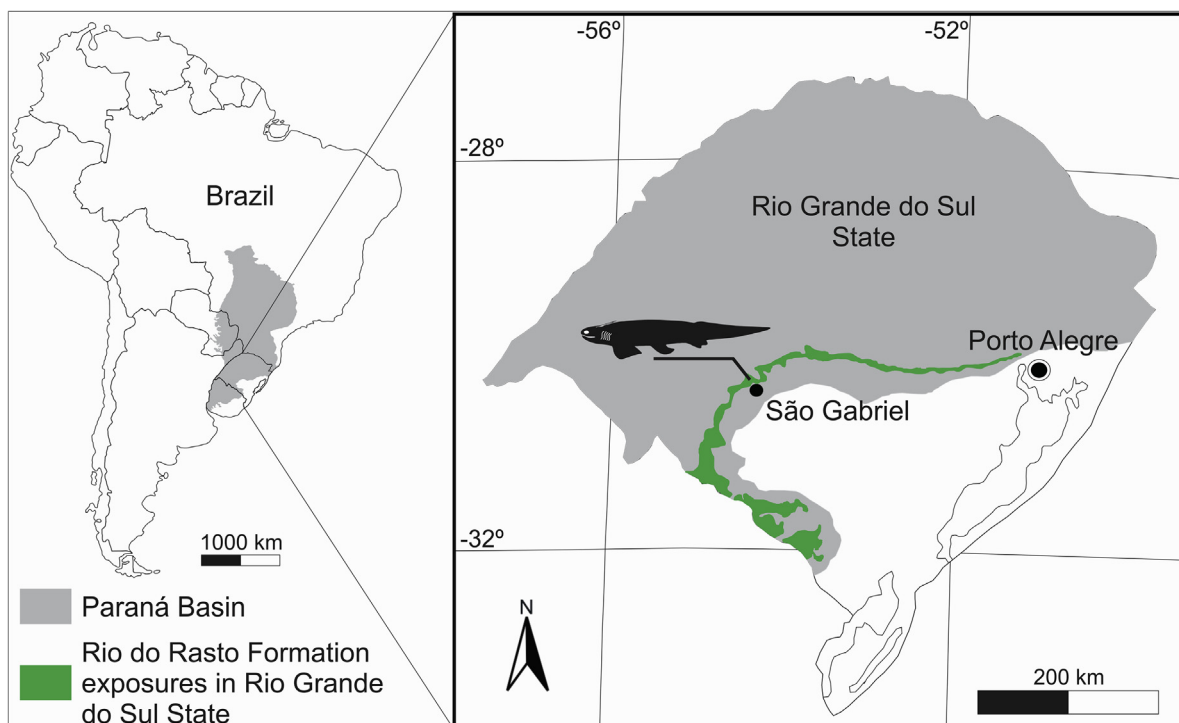


Fig. 1. Location of the Barro Alto site, São Gabriel municipality, Rio Grande do Sul State, southern Brazil. Modified from CPRM (2005).

2015). The Passa Dois Group is formed from the base to the top by the Irati, Serra Alta, Teresina and Rio do Rasto formations (Milani et al., 2007).

The Rio do Rasto Formation is characterized by a succession of 250–300 m of purplish, greenish and reddish mudstones, siltstones and sandstones, that crop out along the eastern border of the Paraná Basin of Southern Brazil (Alessandretti et al., 2015; Schneider et al., 1974), being divided into two members, the lower Serrinha and the upper Morro Pelado (Gordon JR, 1947) with a gradational contact between them (Schneider et al., 1974).

The Serrinha Member is interpreted as a large and shallow lacustrine environment (e.g. Lavina, 1991; Mendes, 1967; Ragonha, 1989) sometimes influenced by storm waves and fluvial incursions (Dias, 2012, Fig. 13; Holz et al., 2010) or as deposited in a marginal portion of a large confined epeiric sea strongly influenced by freshwater and with hydrological connections with the Huab Basin of Namibia (Simões et al., 2015). So, we interpret the Serrinha Member as deposited in a shallow lacustrine environment wide enough to be considered as an Epeiric Freshwater Sea. On the other hand, as a consequence of the increasing aridization in Western Gondwana during the late Permian, the Morro Pelado Member is considered as sedimentary deposits of smaller lakes, alluvial plains, fluvial meandering streams, delta systems with interdistributary bays, as well as small temporary water bodies (Holz et al., 2010; Lavina, 1991). The rocks of the Morro Pelado Member was gradually covered by eolian sandstones, as indicated by the presence of dunes of the overlying Pirambóia Formation, representing a desertification trend in the basin during the end of the Permian. The paleoenvironmental interpretations aforementioned are supported by both floral and faunal evidence, and the massive presence of conchostracans (Ferreira-Oliveira and Rohn, 2010, 2008) indicates a freshwater condition for the depositional environment (Holz et al., 2010).

Based on biostratigraphical correlations of palynomorphs (e.g. Neregato et al., 2008), plants (e.g. Rohn and Rösler, 2000), invertebrates (e.g. Ferreira-Oliveira and Rohn, 2010, 2008; Rohn and Rösler, 1990) and vertebrates (e.g. Dias-da-Silva, 2012), the depositional age of the Rio do Rasto Formation was inferred as Wordian–Wuchiapingian (Holz et al., 2010).

The collecting site consists of a sequence of massive and plane-parallel stratified mudstones intercalated with festoon cross-bedded sandstones and conglomerate lenses (Fig. 2) that crops out in the Tiarajú district of the São Gabriel municipality, Rio Grande do Sul State, southern Brazil. The depositional settings of the Barro Alto are interpreted as a flood plain drained by small river channels (Cisneros et al., 2015, 2011). Because the cross-bedded sandstone layer that produced the anomocephaloid anomodont *Tiarajudens eccentricus* Cisneros et al., 2011, the age of the Barro Alto site is inferred as being Capitanian (late Guadalupian), based on biostratigraphical correlations with the *Tapinocephalus* Assemblage Zone of the South African Beaufort Group, which produced the *Tiarajudens*' sister-taxon *Anomocephalus africanus* (Cisneros et al., 2015, 2011).

Recently, new efforts in prospecting at this locality provided the discovery of vertebrate micro-remains in, at least, three levels. As a result, several vertebrate remains such as chondrichthyans, osteichthyan and tetrapod fragmented bones, scales and teeth (Martinelli et al., 2017), besides carbonized leaves and charcoal fragments (Manfroi et al., 2015) were recognized. As part of the Barro Alto fauna, Martinelli et al. (2017) described the presence of an indeterminate archosauromorph, with tanystropheid affinities, based on the occurrence of an isolated distal part of a left humerus. The chondrichthyan remains mentioned above include, besides this study, other xenacanthiform teeth (Pauliv et al., 2016) and a possible euselachian shark tooth.

3. Material and methods

The specimens here studied include six isolated teeth housed at the Vertebrate Paleontology Collection (PV) of the Laboratório de Paleovertebrados of the Instituto de Geociências of the Universidade Federal do Rio Grande do Sul (Porto Alegre, Brazil), under the numbers UFRGS-PV-578-P to UFRGS-PV-583-P. All these specimens were found in a loosely consolidated conglomeratic bone bed from the lower level of the site presented in Fig. 2, which was the same level where the materials described by Manfroi et al. (2015) and Martinelli et al. (2017) were found.

Screen-washing techniques were used to isolate the fossils from the conglomeratic bone bed, using mesh sieve sets having openings between 1 mm and 1.25 µm. All residues were then examined under a stereomicroscope to identify and pick out the fossils. Each tooth received detailed mechanical preparation using steel tips under a stereomicroscope. The teeth were photographed with Zeiss Discovery V20 stereomicroscope using the software AxioVision® 4.8.2 at the LaFMA-UFPR laboratory. Specimens UFRGS-PV-580-P and UFRGS-PV-581-P were coated with gold and analyzed under a JEOL JSM-6610LV Scanning Electron Microscope (SEM), in the CEME-SUL laboratory. Also, two specimens (UFRGS-PV-578-P and UFRGS-PV-579-P) were sectioned following the standard protocol proposed by Chinsamy and Raath (1992), using an epoxy resin (Aradur® HY 951 and Araldite® GY279) to include the specimens and abrasive materials for polish them. The produced thin sections were analyzed and photographed with a Zeiss Axio Scope A1® optic microscope and the software AxioVision® LE 64 of the IGeo-UFRGS.

The anatomical nomenclature used here follows the proposed by Hampe (2003).

4. Systematic paleontology

Chondrichthyes Huxley, 1880
 Elasmobranchii Bonaparte, 1838
 Xenacanthimorpha Nelson, 1976
 Xenacanthiformes Berg, 1937
 Xenacanthidae Fritsch, 1889.
Triodus Jordan, 1849

Type species: *Triodus sessilis* Jordan, 1849.

Type locality and horizon: Lebach, Southwest Germany; upper Odernheim Subformation, Saar-Nahe Basin, Permian, Asselian, early Cisuralian (following Ginter et al., 2010).

Diagnosis (following Hampe, 2003) – Tooth features: tricuspid teeth with cusps of rounded to polygonal cross-section; long median cusp in some species reaching almost the same length as the laterals; surface of the cusps equipped with variable number of always straight vertical cristae; cristae can split dichotomously below the apex of a cusp or in a more proximal position; both crown and base constructed of orthodentine (except the coronal button which is composed of trabecular dentine).

Remarks – Although *Triodus* had been erected in the 19th century, many years after, during the 20th century, some species currently attributed to the genus received other generic names. The first one, *Expleuracanthus* Heyler, 1969, was erected in substitution to the preoccupied *Pleuracanthus* Agassiz, 1837, which was the first generic name used to designate xenacanthiform sharks. Several species that presently are attributed to *Xenacanthus* Beyrich, 1848, such as: *X. oelbergensis* Fritsch, 1890, *X. parallelus* (Fritsch, 1890) (and its synonym "*Pleuracanthus*" *ovalis* Fritsch, 1890; following Ginter et al., 2010) and possibly "*Expleuracanthus*" *gaudry* (Brongniart and Sauvage, 1888); and *Triodus*, such as *T. carinatus* (Fritsch, 1890) and *T. sessilis* Jordan, 1849, were erroneously included in *Expleuracanthus* by many French authors (see Hampe,

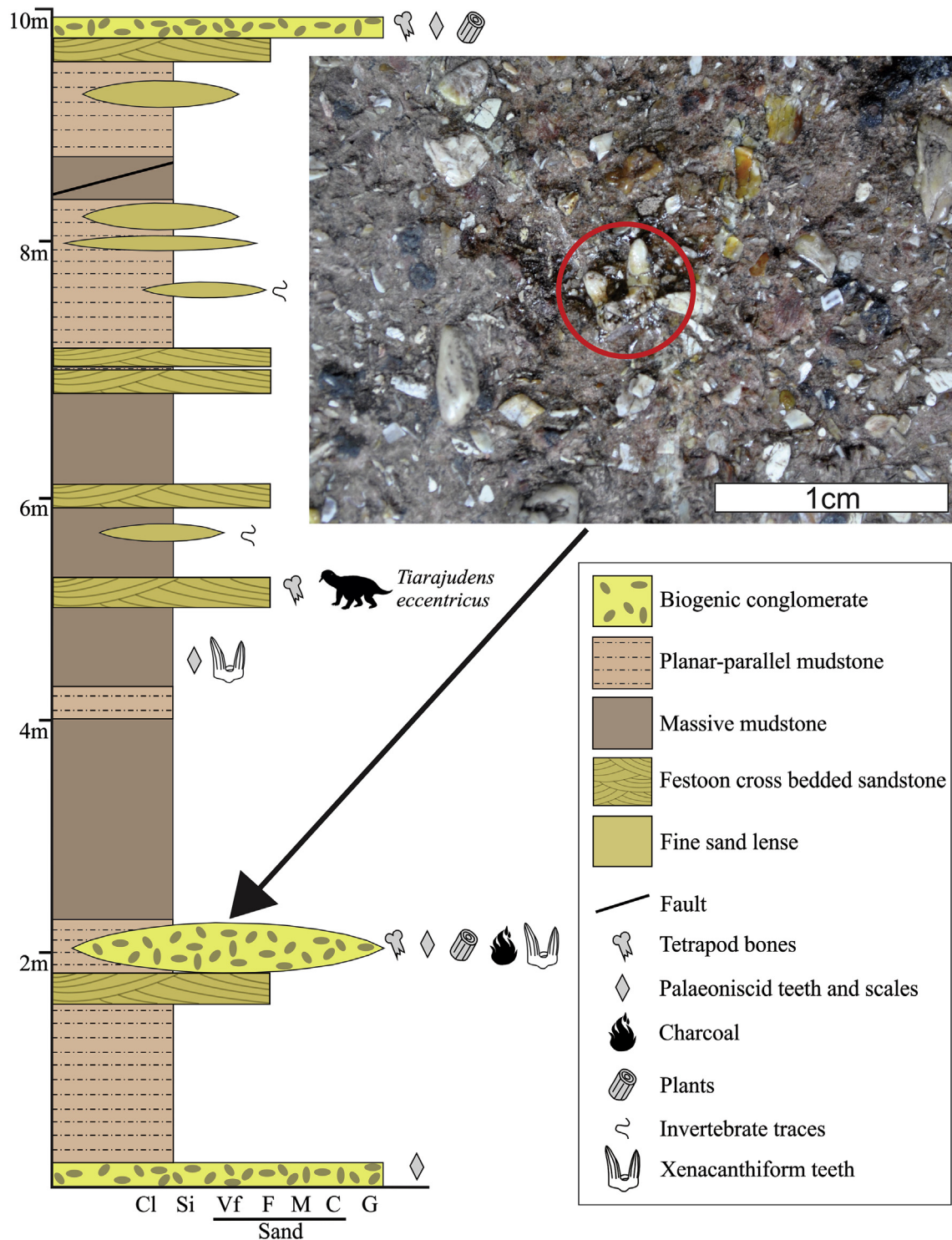


Fig. 2. Stratigraphic section of the Barro Alto site with detail of the bioclast-supported conglomerate (at the centre of the conglomerate a xenacanthiform tooth can be observed) where *Triodus richterae* sp. nov. was found. Modified from Martinelli et al. (2017).

2003, 1994). Nevertheless, this was an unjustified emendation, since there is no evident features to diagnose and sustain this genus as valid (Hampe, 2003) and consequently, “*Expleuracanthus*” becomes a junior synonym of both *Xenacanthus* and *Triodus* genera. The second one, *Bohemiacanthus* Schneider, 1996, was proposed to diagnose, among other features (see Schneider and Zajic, 1994; Schneider, 1996), xenacanthids with teeth presenting straight cristae in both labial and lingual surfaces of the lateral cusps. On the

other hand, *Triodus* was limited to xenacanthids with teeth having cristae only on the labial surface of the lateral cusps and these cristae possessing an inverted “Y”-shaped bifurcation pattern below the cusps’ apex (Schneider and Zajic, 1994). In this concept, *Bohemiacanthus* would include its type species *T. carinatus* (Fritsch, 1890) (that would be the type species of *Bohemiacanthus*) and *T. lauterensis* Hampe, 1989, *T. palatinus* Hampe, 1989, and *T. obscurus* Hampe, 1989, while *Triodus* with only its original type species

T. sessilis Jordan, 1849 and *T. kraetschmeri* Hampe, 1989 (Johnson and Thayer, 2009; Schneider, 1996). However, the almost complete type specimen of *Bohemiacanthus* has no significant skeletal differences in comparison with the *Triodus* species described from Germany (Ginter et al., 2010; Hampe, 2003; Johnson and Thayer, 2009). Furthermore, both cristae distribution patterns used by Schneider and Zajic (1994) and by Schneider (1996) to distinguish *Bohemiacanthus* and *Triodus* were found in the teeth of a single almost complete specimen of *T. ?frossardi* (Soler-Gijón and Hampe, 1998) and, as pointed by Johnson and Thayer (2009) apparently appear in *T. obscurus* (Hampe, 1989, Fig. 5d), *T. serratus* (Hampe, 2003, Fig. 20), and “*Bohemiacanthus*” *carinatus* (Schneider and Zajic, 1994, Figs. 21.1, 5a and 9, 12). Moreover, other tooth features are not significantly different between these two genera (Johnson and Thayer, 2009), suggesting that to maintain this segregation becomes unconvincing. Based on these arguments, we adopt *Bohemiacanthus* as a junior synonym for *Triodus*, along with Soler-Gijón and Hampe (1998, 2003), Johnson and Thayer (2009) and Ginter et al. (2010). Nevertheless, some authors continue to use *Bohemiacanthus* as valid (e.g. Fischer et al., 2010; Opluštil et al., 2013; Zajíc, 2014) or, as Fischer et al. (2013) using the term “*Triodus sensu stricto*” referring to *Bohemiacanthus* as valid and separated from *Triodus* and “*Triodus sensu lato*”, including *Bohemiacanthus* within *Triodus*.

Triodus richterae sp. nov.

Figs. 3–5.

Etymology: in honor of the Brazilian paleoichthyologist Dr. Martha Richter, who has described several fishes from Brazil.

Type material: Holotype: UFRGS-PV-580-P, an isolated tooth. Paratypes: UFRGS-PV-581-P, UFRGS-PV-582-P, UFRGS-PV-583-P, isolated teeth; UFRGS-PV-578-P and UFRGS-PV-579-P, thin sections of isolated teeth.

Type locality: Barro Alto locality, Tiarajú district, São Gabriel municipality, southwestern region of the Rio Grande do Sul State, Brazil.

Type horizon: Morro Pelado Member, Rio do Rasto Formation, Passa Dois Group, Paraná Basin, Capitanian, late Guadalupian

(following Cisneros et al., 2011).

Diagnosis – Xenacanthiform only known by isolated teeth distinguished from remaining species of the *Triodus* genus by the following unique combination of characters (autapomorphy marked with an asterisk*): oval base; surface of lateral cusps equipped with variable number of pronounced and non-branching vertical cristae distributed from the cusps’ apex to their most proximal portion; transversal cross-section of lateral cusps rounded proximally and asterisk shaped distally (owing to the presence of the pronounced vertical cristae)*; crown-base angle from 105° to 113°; lingual portion of the coronal surface of the base with a prominent and flat coronal button, always with a rhomboid format with rounded edges and accompanied by a lingually directed shaft; oral foramina predominantly situated at the lingual margin of the coronal button and flanking the lingual shaft; lack of a median foramen situated labially behind of the coronal button; rounded or horseshoe shaped basal tubercle; base and cusps made up of orthodentine with an open pulp cavity.

Description – The average size of the teeth of *Triodus richterae* sp. nov. is 1.4 mm labiolingually, 1.1 mm laterally, and 1.8 mm in height, showing an almost oval base with a labiolingually elongation (Figs. 3D; 3E; 4A; 4C). The aboral surface of the base is smoothly concave and has a concave rounded or horseshoe-shaped basal tubercle situated on its labio-aboral margin. One or two large nutrient foramina are arranged predominantly surrounding this tubercle. Other one or at most two smaller nutrient foramina can also occur on the aboral surface of the base (Fig. 3E).

On the coronal portion of the base, there is a prominent coronal button, always rhomboid-shaped with rounded edges, flat at the top and with a lingual shaft. Some nutrient foramina are situated around the coronal button, with larger foramina flanking the lingual shaft and a single one on its lingual margin (Fig. 4A and 4C). However, some of these cusps (including all the mesial cusps) are only indicated by their broken surface (Fig. 4A and 4C), because none of the teeth have all the cusps preserved. The absence of these cusps probably was caused by sediment abrasion before the final burial of the teeth or during the screen-washing processes of recovering of

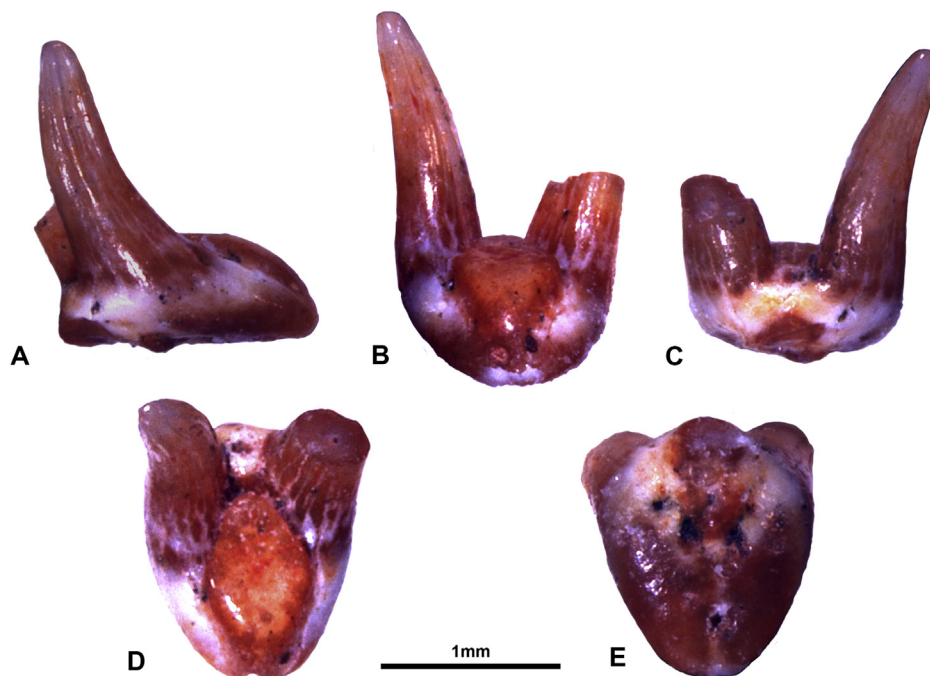


Fig. 3. *Triodus richterae* sp. nov., holotype (UFRGS-PV-580-P) from the Rio do Rasto Formation, Brazil in A: lateral (distal), B: lingual, C: labial, D: coronal and E: aboral views.

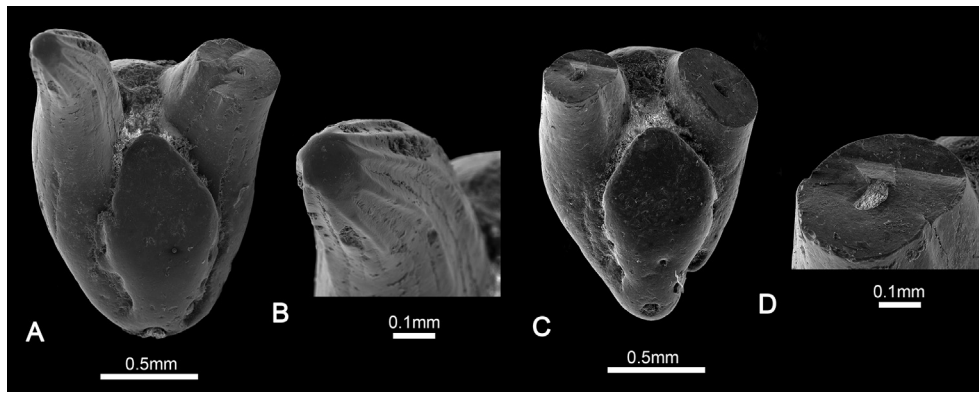


Fig. 4. SEM images of the holotype (UFRGS-PV-580-P): A: tooth in coronal view, B: detail of the asterisk-shaped apical portion of the cusps; and from the paratype (UFRGS-PV-581-P): C: tooth in coronal view, D: detail of the proximal portion of the cusp cross-section.

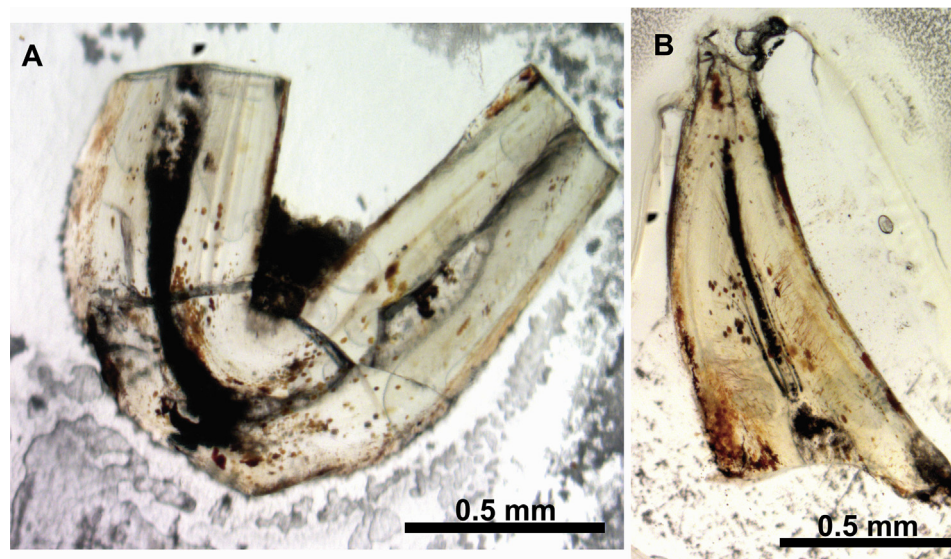


Fig. 5. *T. richterae* sp. nov. tooth microstructure. A: UFRGS-PV-578-P, longitudinal section through the lateral cusps; B: UFRGS-PV-579-P, longitudinal cross section of a cusp.

the specimens. Contiguous with the coronal button, on the labial coronal portion of the base, there is a tricuspid crown with two lateral cusps and one mesial cusp. The lateral cusps of *T. richterae* sp. nov. have a variable number of pronounced and non-branching vertical cristae, distributed vertically throughout the cusps' surface. From the most proximal portion (almost reaching the base) to the most distal portion, these cusps are rounded proximally and asterisk-shaped distally in transverse cross-section, respectively (Fig. 4A–D). A median foramen between the median cusp and the coronal button is not found in any specimen. The teeth of *Triodus richterae* sp. nov. have both base and cusps composed of orthodentine and always with an open pulp cavity (Fig. 5A–B). Growth lines (Owen's lines) are seen around this pulp cavity, evidencing a circumpulpar development and the dentinal tubules are perpendicular to these growth lines (Fig. 5A–B). The presence of reticular orthodentine was not diagnosed in both sectioned specimens.

5. Discussion

Although one of the most conspicuous diagnostic feature of the genus *Triodus* (i.e., the presence of a long median cusp that in some species reaches almost the same length as the lateral cusps) is not preserved in the specimens here described, the new species here proposed, *Triodus richterae* sp. nov., shares all the other typical

characteristics of the genus, as summarized by Hampe (2003, 1989) and Ginter et al. (2010). These features include, for example, the presence of a variable number of always straight vertical cristae on the surface of the cusps, the rhomboid-shaped coronal button, the distribution pattern of the nutrient foramina around the coronal button, and both crown and base made up of orthodentine, ensuring this generic attribution. In addition to the aforementioned shared features, the holotype and referred specimens of *Triodus richterae* sp. nov. were included in the data matrix originally proposed by Hampe (2003) and later revised by Turner and Burrow (2011) (see Appendices A–C) in order to test its phylogenetic placement. The strict consensus tree (Fig. 6) places *T. richterae* sp. nov. as sister taxon of *Triodus* (as used by Turner and Burrow, 2011). This clade is supported by two ambiguous character-states: 6(1) coronal button close to/contiguous with the cusps and 9(0) one or two large nutrient foramina on the aboral face. This result shows that in the selected data matrix *Triodus richterae* sp. nov. is more closely positioned to *Triodus* than to other xenacantiform sharks. Consequently, it adds support to the inclusion of the Brazilian species into the genus *Triodus*.

5.1. Comparison with other species

Currently, the *Triodus* genus is known by its type species,

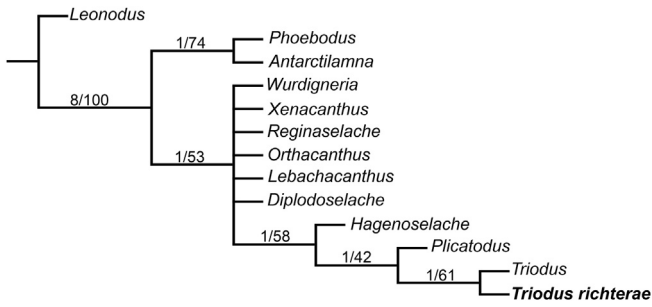


Fig. 6. Phylogenetic analysis (see Appendices A–C) based on the data matrix of Turner and Burrow (2011). Strict consensus tree of six most parsimonious trees positioning *Triodus richterae* sp. nov. as sister taxon of *Triodus* (sensu Turner and Burrow, 2011). The numbers at nodes indicate Bremer support (Bremer, 1994) and Bootstrap values (Felsenstein, 1985), respectively. All taxa (except *Wurdigneria*) were analyzed as defined by Turner and Burrow (2011).

T. sessilis Jordan, 1849, and by ten other valid species (sensu Ginter et al., 2010; Hampe, 2003; Johnson and Thayer, 2009), as follows: *T. frossardi* (Gaudry, 1883); *T. carinatus* (Fritsch, 1890); *T. serratus* (Davis, 1892); *T. kraetschmeri* Hampe, 1989; *T. lauterensis* Hampe 1989; *T. obscurus* Hampe, 1989; *T. palatinus* Hampe, 1989; *T. pulchellus* (Davis, 1880); *T. teberdaensis* Hampe and Ivanov, 2007 and by *T. elpia* Johnson and Thayer, 2009. *Triodus richterae* sp. nov. differs from all these species by the presence of a rounded proximally and asterisk-shaped distally (due to the presence of these pronounced vertical cristae) transversal cross-section of the lateral cusps, which is a conspicuous feature of the new species. The comparisons among the teeth of *Triodus richterae* sp. nov. and the aforementioned species, in which teeth are known, are presented below, including their stratigraphical distribution in Fig. 7.

T. sessilis is based on several isolated and articulated teeth and articulated specimens. The teeth of this species (see Hampe, 1989: Fig. 1), as *T. richterae* sp. nov., also have similar a size, rhomboid

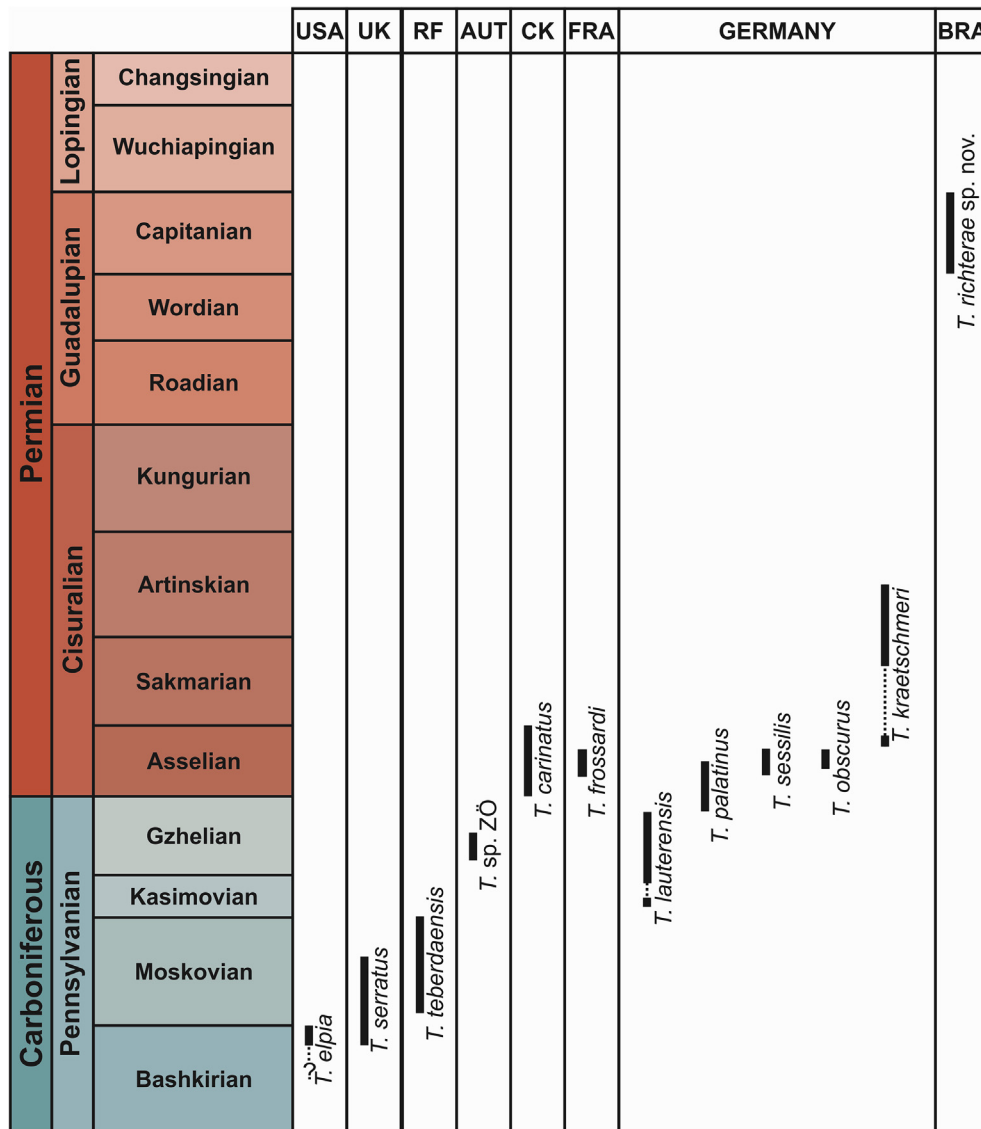


Fig. 7. Stratigraphic distribution of the *Triodus* species, modified from Hampe and Ivanov (2007). Data from Hampe and Ivanov (2007) and references therein and Johnson and Thayer (2009). Country abbreviations as follows: USA – United States of America, UK – United Kingdom, RF – Russian Federation, AUT – Austria, CK – Czech Republic, FRA – France, BRA – Brazil.

prominent coronal button accompanied by a lingual shaft, large nutrient foramina surrounding the lingual shaft of the coronal button and the lingual portion of the basal tubercle and non-splitting vertical cristae. Nevertheless, it differs from the new species mainly by having polygonal (hexagonal) cross-section of the lateral cusps, lower average number of cristae (six) on the lateral cusps and angle between base and cusps nearly constantly 90°.

T. frossardi was originally known by an isolated denticulated spine from the Asselian of the Autun Basin, France. However, 115 years after its original description, an almost complete anterior half of an individual with preserved teeth, collected in the same basin and attributed to this species, was described by Soler-Gijón and Hampe (1998). However, the fragmentary condition of the spine did not allow a secure allocation of this specimen in this species. Consequently, these authors opted to consider this specimen as *T. ? frossardi*. Thus, the comparison will be made with the teeth described by Soler-Gijón and Hampe (1998). The teeth of *T. ? frossardi* share with *T. richterae* sp. nov. similar tooth sizes and some foramina around the coronal button and its lingual shaft, but it differs by having a rounded shaped coronal button, a lower number of vertical cristae, and lower angle between base and crown (90–95°).

T. carinatus is known from the Asselian of the Podkrkonoše Basin of the Czech Republic, including a complete specimen described by Fritsch (1890) and revised by Schneider and Zajic (1994). The teeth of this species (see Schneider and Zajic, 1994: Fig. 21) are similar with *T. richterae* sp. nov. in: size, shape of the coronal button (that can be rhomboid) with a lingual shaft, the distribution pattern of nutrient foramina surrounding the lingual portion of the coronal button and the shaft; and also having a compatible angle between the base and crown (100°–130°). However, it differs from the new species in the polygonal cusp cross-section, absence of a coronal button lingual shaft, and by the lower number of vertical cristae (six on average) than *T. richterae* sp. nov.

T. serratus is another species of this genus originally recognized only by cranial spines (Davis, 1892) but, posteriorly, teeth of this species were described by Hampe (2003). *T. serratus* teeth are only known from the late Bashkirian–Moskavian of the Great Britain (England and Scotland) and probably represent the largest *Triodus*, as the teeth of this genus can reach up to 5 mm (2–3 mm on average) in height. These teeth (see Hampe, 2003: Fig. 19:d–h) have almost nothing in common with the Brazilian species, except by having a similar crown/base angle (100° to 115° against 105° to 113°, respectively).

As well as *T. sessilis*, other four species are known from Saar-Nahe Basin (Germany): *T. kraetschmeri* (middle Asselian–lower Artinskian), *T. lauterensis* (middle Kasimovian–late Gzhelian), *T. obscurus* (Asselian) and *T. palatinus* (latest Gzhelian–Asselian). As *T. richterae* sp. nov., all of these species have similar foramina distribution patterns around the coronal button and its lingual shaft and do not have a median foramen in between the mesial cusp and the coronal button. In comparison with the teeth of *T. kraetschmeri* (see Hampe, 1989: Fig. 6), *T. richterae* sp. nov. shares non-splitting cristae. However, *T. kraetschmeri* has a median cusp moved labially, short cristae, polygonal cross-section of the cusps, crown/base angle constantly around 100° and by having small tooth size (less than 1 mm). Comparing the new species with the teeth of *T. lauterensis* (see Hampe, 1989: Fig. 3), the latter also has lateral cusps with non-branching vertical cristae, which can reach the base, a rhomboid coronal button and similar angle between the base and crown (100° to 110°), but differs by having cusps with round to semielliptical cross-section. *Triodus obscurus* shares with *T. richterae* sp. nov. similar tooth sizes and crown/base angle (100° to 110° on average) and a rhomboid coronal button. However,

T. obscurus differs from the new species by lacking lingual cristae, possessing shorter vertical cristae and cusps with rounded cross-section. Finally, when comparing the Brazilian species with the teeth of *T. palatinus* (see Hampe, 1989, Figs. 4 and 5), both have a rhomboid coronal button and similar crown/base angle and total cristae number, differing by the relatively round cross-section of the cusps and by the short vertical cristae of *T. palatinus*. Some anomalous teeth of *T. kraetschmeri* and *T. palatinus* with deformities or abnormalities were presented by Hampe (1997), but they are clearly distinctive from the Brazilian specimens.

The Moskavian *Triodus teberdaensis* is the only species known so far from the Russian Federation territory (Northern Caucasus), represented by two isolated teeth and one tooth fragment. These teeth (see Hampe and Ivanov, 2007: Fig. 3) are very different from those of *T. richterae* sp. nov., because they have a circular coronal button and are much smaller (700 µm on average), have a low number of cusp vertical cristae, have shorter vertical cristae and lower crown/base angle (90° to 100°) than the new species. On the other hand, some similarities are noted, as the presence of a lingual shaft on the coronal button, cristae occupying almost the entire length of the cusps, as well as the absence of bifurcations or split-offs on these vertical cristae.

Triodus elpia shares with *T. serratus* the status of most ancient species (upper Bashkirian) described for this genus and is the only *Triodus* species known from the USA, collected in the Swisshelm Mountains in Arizona. The teeth of this species (see Johnson and Thayer, 2009, Figs. 12, 14–17) have almost nothing in common with *T. richterae* sp. nov., except for the pattern of the cristae, which converges on the cusps' apex in both species. The divergences include the shape of the base, the cordiform-shaped coronal button, the presence of a median foramen and in the angle between crown and base in *T. elpia*.

Additional teeth attributed to *Triodus* were collected in the Gzhelian of Zöbing, Austria and ascribed by Schindler and Hampe (1996) to *T. sp. ZÖ* (abbreviation based on the locality name). The morphotype of these teeth (see Schindler and Hampe, 1996, Fig. 2) is clearly different from those of *T. richterae* sp. nov., having nothing in common between them.

Some occurrences of Triassic xenacanthiforms (e.g. Heckert and Lucas, 2006; Jain, 1980; Johnson, 1980; Seilacher, 1943; Woodward, 1908, 1889) were previously attributed to many genera, including *Xenacanthus* and *Triodus*. In this last case, these specimens were ascribed to *Triodus* by sharing a similar ornamentation pattern of the cusps with this genus. These occurrences, also called by some authors (e.g. Hampe, 2003; Schneider, 1996) as the 'moorei'-Group, were revised and ascribed as a new genus exclusive to Middle–Upper Triassic deposits: *Mooreodontus* Hampe and Schneider, 2010, differing from all other xenacanthiforms mainly by the presence of a drop-shaped, lingually pointed base. Consequently, the species attributed to the 'moorei'-Group received new combinations: the type species, *Mooreodontus moorei* (Woodward, 1889) from Great Britain, Germany and USA (Texas and Arizona) (e.g. Ginter et al., 2010; Heckert and Lucas, 2006; Johnson, 1980; Seilacher, 1943; Woodward, 1889), *M. parvidens* (Woodward, 1908) from Australia (Turner, 2011; Woodward, 1908) and *M. indicus* (Jain, 1980) from India (Jain, 1980). In comparison with this genus, *T. richterae* sp. nov. does not have a drop-shaped tooth base, one of the major diagnostic features of *Mooreodontus*, refuting a possible attribution to this genus.

5.1.1. Microstructural comparison

The microstructural aspects of *Triodus* are well known in at least five of the species mentioned above. Four of these were described and figured by Hampe (1991, pls. 5–8): *T. sessilis*, *T. kraetschmeri*, *T. palatinus* and *T. lauterensis*, with the fifth one by Hampe (2003,

Fig. 21): *T. serratus*. All these species share almost the same microstructural aspects in relation with *T. richterae* sp. nov., except for the lack of a reticular orthodontine in the new species (Fig. 5).

5.2. Age, distribution and paleoecological remarks

Triodus is a widespread xenacanthiform previously known from Bashkirian to middle Artinskian (Pennsylvanian to lower Permian) deposits mainly from Laurasia (Europe and North America), including Austria (e.g. Schindler and Hampe, 1996), the Czech Republic (e.g. Fritsch, 1889; Opluštil et al., 2013; Schneider and Zajíc, 1994; Schneider, 1996; Zajíc, 2014), France (e.g. Gaudry, 1883; Soler-Gijón and Hampe, 1998; Steyer et al., 2000), Germany (e.g. Boy, 1976; Boy and Schindler, 2000; Hampe, 1997, 1991, 1989; Heidtke, 2003; Heidtke et al., 2004; Heidtke and Raisch, 2004; Jordan, 1849; Schneider, 1985, 1996; Schneider et al., 2000), Great Britain (e.g. Davis, 1892; Hampe, 2003), Italy (e.g. Fischer et al., 2010; Freytet et al., 2002), Spain (e.g. Schneider et al., 2000; Soler-Gijón, 1997, 1995), Russia (Hampe and Ivanov, 2007), and the USA (e.g. Carpenter et al., 2011; Johnson and Thayer, 2009). Only one occurrence, in the middle/upper Permian of Bihar, India, outside Laurasia, is mentioned without further information by Ginter et al. (2010).

For Brazil, the occurrence of “?Triodus” sp. is reported from the uppermost Bashkirian–Moskovan (following Cunha et al., 2007) Itaituba Formation in the Amazon Basin (northern Brazil) (Duffin et al., 1996). Nevertheless, the fragmentary tooth described by these authors lacks the typical features of this genus and not allow any conclusion about the identification of this specimen. Notwithstanding, Hampe (2003) and Johnson and Thayer (2009) mentions that it probably belongs to *Bransonella* Harlton, 1933, another xenacanthimorph taxon.

Also for Brazil, the presence of *Triodus* was briefly mentioned by some authors (e.g. Johnson et al., 2002; Johnson and Thayer, 2009; Richter, 2008), probably referring to the occurrence of a tooth series described in an unpublished thesis and in an abstract by Ragonha (1984a, 1984b) for the Corumbataí Formation (Paraná Basin) in São Paulo State (chrono- and lithostratigraphically correlated to the Serra Alta and Teresina formations in the southern states of Brazil, Kungurian–Rodian age; see Holz et al., 2010), and to another occurrence briefly reported by Ragonha (1990) to the Rio do Rasto Formation, Paraná State. These two occurrences were attributed by Ragonha (1990, 1984a, 1984b) to ‘*Xenacanthus*’ *moorei*. As previously mentioned, ‘*X. moorei*’ was renamed as the type species of *Mooreodontus* Hampe and Schneider, 2010, receiving a new combination, *Mooreodontus moorei* (Woodward, 1889). Based on this, the specimens of ‘*X. moorei*’ described by Ragonha (1990, 1984a, 1984b) can also be attributed to *Mooreodontus* instead of *Triodus*. The taxonomical impasse of these unpublished specimens can only be solved after detailed study.

This evidence presented above suggests that *T. richterae* sp. nov. represents the youngest species of *Triodus*, because *T. kraetschmeri* Hampe, 1989 (previously considered the youngest *Triodus* species) is recorded from the Asselian to middle Artinskian (Cisuralian, Permian) of Germany (*sensu* Ginter et al., 2010) while *T. richterae* sp. nov. occurs in Capitanian (late Guadalupian) beds (*sensu* Cisneros et al., 2015, 2011), being at least 15 Ma younger than *T. kraetschmeri* (Fig. 5). Moreover, this suggests that this is the first *Triodus* species known so far from Western Gondwana. Their absence from other late Paleozoic basins in this large region can be interpreted as a result of collector bias, because the typical small teeth of this genus may have been simply overlooked in some localities, as pointed out Hampe (2003) and Carpenter et al. (2011). This hypothesis is

corroborated by the Rio do Rasto paleoenvironmental interpretations previously mentioned: the Serrinha Member is here interpreted as a large shallow confined lacustrine environment (see Dias, 2012, Fig. 13; Alessandretti et al., 2015, Fig. 10) influenced by fluvial and deltaic incursions, with hydrological connections with the Huab Basin of Namibia (Simões et al., 2015) which was connected with the Panthalassa Ocean by the early/middle Permian (Alessandretti et al., 2015; Lavina, 1991; Milani et al., 2007); while the overlying Morro Pelado Member as sedimentary deposits of smaller lakes, alluvial plains, fluvial meandering streams, delta systems with interdistributary bays, as well as small temporary water bodies (Holz et al., 2010; Lavina, 1991). The ancestors of *Triodus richterae* sp. nov. would have had to enter these epeiric freshwater bodies before their confinement by a marine migration from the Laurasian stock, probably through nearshore waters. Consequently, they should have been present in older units of the Passa Dois Group in the Paraná Basin which are older than the Rio do Rasto Formation, such as the Irati, Serra Alta and Teresina (from the oldest to youngest) formations. Another possibility of their absence in other older Western Gondwanan units than the Rio do Rasto Formation is that *Triodus* were stenothermic organisms incapable of living in temperate or cold waters of South America during the Carboniferous–Permian periods, because the paleoclimatic history of this continent includes a glacial (late Visean–early Bashkirian), terminal glacial (Bashkirian–earliest Cisuralian) and postglacial (Cisuralian–early Guadalupian) paleoclimatic stages (see Limarino et al., 2014).

The Xenacanthiformes was a historically recognized clade of freshwater sharks (e.g. Zangerl, 1981). Nevertheless, fossils of this group have been discovered associated with brackish and marine fauna (e.g. Schultze, 1996, 1985; Schultze and Soler-Gijón, 2004; Soler-Gijón, 1999; Soler-Gijón and Moratalla, 2001), becoming commonly found in freshwater, brackish and shallow marine deposits (Hampe, 2003; Turner and Burrow, 2011), raising the possibility that these sharks were euryaline (e.g. Beck et al., 2014; Carpenter et al., 2011; Schultze and Soler-Gijón, 2004). This also includes *Triodus*, in spite of a large number of records in freshwater deposits (e.g. most of the European occurrences mentioned above), has been discovered in marine sediments (e.g. Hampe and Ivanov, 2007), as *T. teberdaensis*. The same marine habitat is suggested for *T. elpia*, but, the co-occurrence with a lepospondyl amphibian (Thayer, 1985) keeps its habitat uncertain (Johnson and Thayer, 2009). However, the hypothesis that the teeth of *T. teberdaensis* and *T. elpia* could have been transported *post mortem* to the marine environment from a freshwater environment was not suggested by these authors. In the case of *T. richterae*, as previously mentioned, the local depositional interpretation of the Barro Alto site indicates a fluvial setting (see Cisneros et al., 2015, 2011) and its fossil record composed of a parautochthonous continental flora and a mixed terrestrial and aquatic fauna (see Manfroi et al., 2015; Martinelli et al., 2017), reinforced by the previously mentioned geological setting and paleontological record of the Rio do Rasto Formation (see Holz et al., 2010; Simões et al., 2015), endorse the proposition of a freshwater habitat for *T. richterae* sp. nov.

Triodus is considered to be a small chondrichthyan, with an average size of 50 cm in length (based on a complete specimen from the Saar-Nahe Basin, Germany), interpreted as an ambush predator, because it would not have been a vigorous swimmer (Hampe, 2003). In the Barro Alto site, *Triodus richterae* sp. nov. teeth occur in association with other shark teeth, including xenacanthiforms larger than the new species (Pauliv et al., 2016) and a possible euselachian, in addition to palaeoniscoid teeth and scales, labyrinthodont teeth, tetrapod bony remains, macroscopic charcoal and leaf fragments (Martinelli et al., 2017). Consequently, based on the

possible trophic-chain proposed by some authors (see [Boy and Schindler, 2000](#); [Fischer et al., 2010](#); [Kriwet et al., 2008](#)), *Triodus richterae* sp. nov. possibly could have eaten palaeoniscids and larval stages of the labyrinthodonts and could be eaten by adults of these amphibians or larger sharks, because *Triodus* remains have been found in the abdominal cavity of other larger xenacanthiforms (e.g. [Kriwet et al., 2008](#); [Soler-Gijón, 1995](#)). Further studies in the type locality and other sites could help with better trophic-chain structure inferences.

6. Conclusions

A new xenacanthiform shark, *Triodus richterae* sp. nov. is described from the Morro Pelado Member (with an estimated Capitanian age) of the Rio do Rasto Formation (Paraná Basin), southern Brazil. *Triodus* is a widespread xenacanthiform previously known from Bashkirian to middle Artinskian (Pennsylvanian to lower Permian) deposits mainly from Laurasia (Europe and North America). *Triodus richterae* sp. nov. represents the youngest species known so far of *Triodus* as well as the first record of this genus in Western Gondwana. The fossil record and depositional interpretation from both type locality and the Rio do Rasto Formation indicate that the new species probably lived in a freshwater environment, following the same habitat suggested for the majority of species of *Triodus*. However, the ancestors of *Triodus richterae* sp. nov. probably entered the confined epeiric freshwater bodies of the Rio do Rasto Formation before its confinement following a marine migration from the Laurasian stock, probably through nearshore waters.

Acknowledgements

We thank Bernardo S. Henkin, Paula G. Pazinato, Pedro L. Xavier, Morgan L. Guignard and Fábio H. Veiga (UFRGS) for fieldwork and laboratory assistance. We are grateful to Museu de Ciências Naturais (MCN-SCB-UFPR) for providing most of the necessary infrastructure and equipment needed for the execution of this work and to LaFMA-UFPR and CEME-SUL (FURG) for helping with microscopic analyses. We also thank: Oliver Hampe by endorsing the generic identification of the specimens and for providing access to the specimens under his care in Museum für Naturkunde, Humboldt-Universität Berlin; Thiago Carlisbino, Artur Chahud, Bianca de Souza Rangel, Ulrich H. J. Heidtke and Rodrigo Soler-Gijón for helping to obtain some references, and, Eliseu V. Dias, Thiago Carlisbino and Letícia Rasbold for providing valuable comments and contributions on drafts of this manuscript. This research was supported by the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) grants aided to V.E.P. (process 141235/2013-6), M.B.S. (process 304143/2012-0), C.L.S. (process 458187/2014-3), A.M.R. (process 312085/2013-3) and by Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio Grande do Sul (FAPERGS) which aided M.B.S. (process 11/1535-7). We also thank Gary D. Johnson, Artur Chahud and Paulo M. M. Brito for their helpful suggestions and the reginal editor of the JSAES, Francisco J. Vega.

Appendix A

Phylogenetic analysis.

The holotype and referred specimens of *Triodus richterae* sp. nov. were included in the data matrix (19 characters) of [Turner and Burrow \(2011\)](#) as a terminal unit. It was analyzed under equally-weighted parsimony using TNT 1.5 ([Goloboff and Catalano, 2016](#)). We perform a heuristic search of 500 replications of Wagner trees, followed by TBR branch-swapping algorithm (holding 10 trees per

replication), and with all characters treated as non-additive. Bremer support ([Bremer, 1994](#)) and a bootstrap resampling analysis ([Felsenstein, 1985](#)) were conducted. The analysis resulted in six most parsimonious trees of 41 steps (Ci = 0.75, Ri = 0.76).

Appendix B

List of character as defined by of [Turner and Burrow \(2011\)](#).

- (1) Number of tooth cusps: two (0); more than three (1); three (2).
- (2) Relative length of lateral versus median cusps: no median cusps (0); median cusp(s) <half height of lateral cusps (1); median cusps shorter but > half height of lateral cusps (2); median and lateral cusps equal height (3); median cusp higher than lateral cusps (cladodont) (4).
- (3) Cusp cutting edges (carinae): absent (0); smooth (1); serrated (2).
- (4) Cusp cristae: cristae straight (0); wavy vertically oriented cristae (1); absent (2).
- (5) Labial nutrient foramina: present (0); absent (1).
- (6) Coronal button: separated from cusps (0); close to/contiguous with cusps (1).
- (7) Outline of tooth base: subcircular or labiolingually elongate (0); mesiodistally elongate (1).
- (8) Prominent basal tubercle: absent (0); present, horseshoe-shaped (1); present, circular with concave depression (2); present, circular without depression (3).
- (9) Nutrient foramina on basal surface: large, 1 or 2(0); large, >2 (1); small and few (2).
- (10) Enameloid layer on teeth: present on upper half of cusp (0); present on whole cusp (1); absent (2).
- (11) Composition of tooth cusps: trabecular dentine basal core plus orthodentine (0); orthodentine (1); trabecular dentine (2).
- (12) Composition of tooth base: trabecular dentine (0); orthodentine (1).
- (13) Composition of coronal button: trabecular dentine (0); trabecular dentine dome with orthodentine cap (1); orthodentine (2).
- (14) Dorsal spine: present, posterior to neurocranium (0); present, articulates with neurocranium (1).
- (15) Spine cross-section: nodose ridged, triangular or laterally compressed (0); circular cross-section, double row of denticles ventrally (i.e., along trailing edge); (1) dorsoventrally compressed distally, lateral rows of denticles (2).
- (16) Spine composition: trabecular dentine with orthodentine outer layer forming ridges (0); trabecular dentine, rough surface texture (1); trabecular dentine, smooth surface texture (2).
- (17) Adult spine width/length ratio: robust, <1:12(0); slender, >1:12 (1).
- (18) Meckel's cartilage prearticular protuberance: absent (0); present (1).
- (19) Dermal denticles: polyodontode (0); monodontode (1).

Appendix C

Data matrix of [Turner and Burrow \(2011\)](#) plus *Triodus richterae* sp. nov. and the Brazilian taxon *Wurdigneria Richter 2005*. As proposed by [Turner and Burrow \(2011\)](#), all taxa were analyzed at the generic level, except *T. richterae* sp. nov.

<i>Leonodus</i>	0000100200000?000?0
<i>Antarctilamna</i>	110[02]00102[12]00?00000
<i>Phoebodus</i>	131[01][01]0100[12]200?????0
<i>Diplodoseleche</i>	211[02]100222001011010
<i>Hagenoseleche</i>	22001?0212110?????1
<i>Lebachacanthus</i>	21221?02?210?011011
<i>Orthacanthus</i>	212210031210011211?
<i>Plicatodus</i>	220110021211212211?
<i>Reginaselache</i>	2101100102001?11?1?
<i>Triodus</i>	220011020211212211
<i>Xenacanthus</i>	221[02]110212[02]0012211?
<i>Wurdigneria</i>	21121[01]0[12][01]2000?????
<i>Triodus richterae</i> sp. nov.	2?00110[12]0211???????

References

- Agassiz, L.J.R., 1837–1843. *Recherches sur les poissons fossiles*, vol. 5. Petitpierre, Neuchâtel, p. 1420.
- Alessandretti, L., Warren, L.V., Machado, R., Novello, V.F., Sayeg, I.J., 2015. Septarian carbonate concretions in the Permian Rio do Rasto formation: birth, growth and implications for the early diagenetic history of southwestern Gondwana succession. *Sediment. Geol.* 326, 1–15. <http://dx.doi.org/10.1016/j.sedgeo.2015.06.007>.
- Alves, Y.M., 2010a. Report on the upper Permian and lower Cretaceous fossiliferous localities vertebrates-bearing in the centralnorth of Tocantins State, Brazil. *Braz. Geogr. J. Geosci. Humanit. Res. Mediu.* 1, 372–386.
- Alves, Y.M., 2010b. Los vertebrados fósiles del Paleozoico y Mesozoico del Estado de Tocantins (Brasil): a preliminar síntesis. *Caminhos Geogr.* 11, 224–236.
- Beck, K., Soler-Gijón, R., Carlucci, J., Willis, R., 2014. Morphology and histology of dorsal spines of the xenacanthid shark *Orthacanthus platypternus* from the lower Permian of Texas, USA: palaeobiological and palaeoenvironmental implications. *Acta Palaeontol. Pol.* 61, 97–117. <http://dx.doi.org/10.4202/app.00126.2014>.
- Berg, L.S., 1937. A classification of fish-like vertebrates. *Bull. Acad. Sci. URSS, Cl. Sci. Math. Nat.* 4, 1277–1280.
- Beyrich, E., 1848. Über *Xenacanthus decheni* und *Holacanthus gracilis*, zwei Fische aus der Formation des Rothliegenden in Norddeutschland. *Berichte der Königlich-Preussischen Akad. der Wissenschaften*, pp. 24–33.
- Bonaparte, C.L.J.L., 1838. *Iconografia della fauna italice per le quattro classi degli animali vertebrati*, Tomo III: Pesci. Salviucci, Roma, p. 266.
- Boy, J.A., 1976. Überblick über die fauna des saarpfälzischen Rotliegenden (unter-Perm). *Mainz. Geowiss. Mittl.* 5, 13–85.
- Boy, J.A., Schindler, T., 2000. Ökostratigraphische bioevents im grenzbereich stephanium/autunium (höchstes Karbon) des Saar-Nahe-Beckens (SW-Deutschland) und benachbarter gebiete. *Neues Jahrb. für Geol. Paläontologie Abh.* 216, 89–152.
- Bremer, K., 1994. Branch support and tree stability. *Cladistics* 10, 295–304.
- Brongniart, C., Sauvage, E., 1888. *Faunes ichthyologique et entomologique*. *Bull. la Société l'Industrie Minérale* 2, 1–120.
- Carpenter, D.K., Falcon-Lang, H.J., Benton, M.J., Nelson, W.J., 2011. Fishes and tetrapods in the upper Pennsylvanian (kasimovian) Cohn Coal Member of the Matton Formation of Illinois, United States: systematics, paleoecology, and paleoenvironments. *Palaios* 26, 639–657. <http://dx.doi.org/10.2110/palo.2010.p10-121r>.
- Chahud, A., Petri, S., 2010. O tubarão *Taquaralodus albuquerquei* (Silva Santos, 1946) do Membro Taquaral (Permiano, Formação Irati) no Estado de São Paulo. *Acta Biol. Parana.* 39, 1–17.
- Chahud, A., Petri, S., 2009. Novos xenacanthidae (chondrichthyes, elasmobranchii) da base do Membro Taquaral, formação irati, permiano da bacia do paraná. *Rev. do Inst. Geol.* 30, 19–24.
- Chahud, A., Petri, S., 2008. Chondrichthyes no Membro Taquaral, base da Formação Irati, no centro Leste do Estado de São Paulo. *Bras. Rev. Geol.* 21, 169–179.
- Chinsamy, A., Raath, M.A., 1992. Preparation of fossil bone for histological examination. *Palaeontol. Afr.* 29, 3–44.
- Cisneros, J.C., Abdala, F., Jashashvili, T., de Oliveira Bueno, A., Dentzien-Dias, P., 2015. *Tiarajudens eccentricus* and *Anomocephalus africanus*, two bizarre anomodonts (synapsida, therapsida) with dental occlusion from the Permian of Gondwana. *R. Soc. Open Sci.* 2, 150090. <http://dx.doi.org/10.1098/rsos.150090>.
- Cisneros, J.C., Abdala, F., Rubidge, B.S., Dentzien-Dias, P.C., Bueno, A.D.O., 2011. Dental occlusion in a 260-million-year-old therapsid with saber canines from the Permian of Brazil. *Sci. (80-)* 331, 1603–1605. <http://dx.doi.org/10.1126/science.1200305>.
- CPRM, 2005. Mapa geológico do Estado do Rio Grande do Sul. Escala 1, 750.000.
- Cunha, P.R. da C., Melo, J.H.G. de, Silva, O.B. da, 2007. Bacia do amazonas. *Bol. Geociências Petrobras* 15, 227–251.
- Davis, J.W., 1880. On the genus *Pleuracanthus*, Agass., including the genera *Orthacanthus*, Agass., and *Goldf.*, *Diplodus*, Agass., and *Xenacanthus*. *Beyr. Q. J. Geol. Soc. Lond.* 36, 321–336.
- Davis, J.W., 1892. On the fossil fish-remains of the coal measures of the British Islands. *Sci. Trans. R. Dublin Soc.* 4, 703–748.
- Dias-da-Silva, S., 2012. Middle-late Permian tetrapods from the Rio do Rasto Formation, southern Brazil: a biostratigraphic reassessment. *Lethaia* 45, 109–120. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1502-3931.2011.00263.x>.
- Dias, E.V., 2012. A new deep-bodied fossil fish (actinopterygii) from the Rio do Rasto Formation, Paraná Basin, Brazil. *Zootaxa* 3192, 1–23.
- Duffin, C.J., Richter, M., Neis, P.A., 1996. Shark remains from the late Carboniferous of the Amazon Basin, Brazil. *Neues Jahrb. für Geol. Paläontologie Monatsh.* 4, 232–256.
- Felsestein, J., 1985. Phylogenies and the comparative methods. *Am. Nat.* 125, 1–15.
- Ferreira-Oliveira, L.G., Rohn, R., 2010. Leiadi conchostracans from the uppermost Permian strata of the Paraná Basin, Brazil: chronostratigraphic and paleobiogeographic implications. *J. South Am. Earth Sci.* 29, 371–380. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jsames.2009.03.006>.
- Ferreira-Oliveira, L.G., Rohn, R., 2008. Conchostráceos com linhas de crescimento recurvadas junto à margem dorsal (famílias Palaeolimnadiopseidae e Perilimnadiidae) da Formação Rio do Rasto, Permiano superior, Bacia do Paraná. *Bras. Geol. Série Científica USP* 8, 41–52.
- Fischer, J., Schneider, J.W., Ronchi, A., 2010. New hybondontoid shark from the Permian carboniferous (Gzhelian—Asselian) of Guardia Pisano (Sardinia, Italy). *Acta Palaeontol. Pol.* 55, 241–264. <http://dx.doi.org/10.4202/app.2009.0019>.
- Fischer, J., Schneider, J.W., Voigt, S., Joachimski, M.M., Tichomirowa, M., Tütken, T., Götze, J., Berner, U., 2013. Oxygen and Strontium isotopes from fossil shark teeth: environmental and ecological implications for late Palaeozoic European basins. *Chem. Geol.* 342, 44–62. <http://dx.doi.org/10.1016/j.chemgeo.2013.01.022>.
- Freytet, P., Galtier, J., Ronchi, A., Schneider, J.W., Tintori, A., Werneburg, R., 2002. Early Permian continental biota from southeastern Sardinia (ogliastra and gerrei). *Boll. della Soc. Paleontol. Ital.* 41, 169–176.
- Fritsch, A., 1890. *Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens*. Rivnác, Prague.
- Fritsch, A., 1889. *Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens*. Rivnác, Prague.
- Gaudry, A., 1883. *Les enchainements du monde animal dans les temps géologiques*. In: *Fossiles Primaires*. Librairie F. Savy, Paris, p. 317.
- Ginter, M., 2004. Devonian sharks and the origin of Xenacanthiformes. In: Arratia, G., Wilson, M.V.H., Cloutier, R. (Eds.), *Recent Advances in the Origin and Early Radiation of Vertebrates*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, pp. 473–486.
- Ginter, M., Hampe, O., Duffin, C.J., 2010. Chondrichthyes. Paleozoic Elasmobranchii: teeth. In: Schultz, H.-P. (Ed.), *Handbook of Paleochthyology*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, p. 168.
- Goloboff, P.A., Catalano, S.A., 2016. TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics* 32, 221–238. <http://dx.doi.org/10.1111/cla.12160>.
- Gordon JR, O., 1947. *Classificação das formações gonduânicas do Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul*. *Bol. vol. 1. DNPM-DGM*, pp. 374–385.
- Hampe, O., 2003. Revision of the Xenacanthida (Chondrichthyes: Elasmobranchii) from the Carboniferous of the British isles. *Earth Environ. Sci. Trans. R. Soc. Edimb.* 93, 191. <http://dx.doi.org/10.1017/S0263593302000135>.
- Hampe, O., 1997. Dental growth anomalies and morphological changes in teeth of the Xenacanthida (lower Permian; Saar-Nahe Basin, SW-Germany). *Mod. Geol.* 21, 121–135.
- Hampe, O., 1995. *Plicatodus jordani* n. g., n. sp., a new xenacanthid shark from the lower Permian of Europe (Saar-Nahe Basin, Germany). *Bull. Du. Muséum Natl. d'histoire Nat.* 17, 209–226.
- Hampe, O., 1994. Neue Erkenntnisse zur Permokarbonischen xenacanthiden-fauna (Chondrichthyes: Elasmobranchii) und deren verbreitung im südwestdeutschen Saar-Nahe-Becken. *Neues Jahrb. für Geol. Paläontologie Abh.* 192, 53–87.
- Hampe, O., 1991. Histological investigations on fossil teeth of the shark-order Xenacanthida (Chondrichthyes: Elasmobranchii) as revealed by fluorescence microscopy. *Leica Sci. Tec. Inf. X*, 17–27.
- Hampe, O., 1989. Revision der *Triodus*-Arten (Chondrichthyes: Xenacanthida) aus dem saarpfälzischen Rotliegenden (Oberkarbon - Perm, SW-Deutschland) aufgrund ihrer bezahnung. *Paläontologische Z.* 63, 79–101.
- Hampe, O., Ivanov, A.O., 2007. First xenacanthid shark from the pennsylvanian (Moscovian) of the northern Caucasus (Russia). *Foss. Rec. – Mittl. aus dem Mus. für Naturkd* 10, 179–189. <http://dx.doi.org/10.1002/mmng.200700004>.
- Hampe, O., Schneider, J.W., 2010. *Mooreodontus* Hampe & Schneider gen. nov. In: Ginter, M., Hampe, O., Duffin, C.J. (Eds.), *Chondrichthyes. Paleozoic Elasmobranchii: teeth*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, p. 168.
- Harlton, B.H., 1933. Micropaleontology of the Pennsylvanian Johns Valley Shale of the Ouachita Mountains, Oklahoma, and its relationship to the Mississippian Caney Shale. *J. Paleontol.* 7 (1), 3–29.
- Heckert, A.B., Lucas, S., 2006. Micro- and small vertebrate biostratigraphy and biochronology of the Upper Triassic Chinle Group, southwestern USA. *New Mex. Mus. Nat. Hist. Sci. Bull.* 37, 94–104.
- Heidtke, U.H.J., 2003. Neue rekonstruktionen xenacanthider haie aus dem Permokarbon des Saar-Nahe-beckens (SW-Deutschland). *Mittl. POLLICHIA* 90, 19–28.
- Heidtke, U.H.J., Raisch, M., 2004. Ein früh-juveniler Xenacanthide (Chondrichthyes: Xenacanthida) aus dem Unteren Rotliegend (Autunium, Unterperm) des südwestdeutschen Saar-Nahe-Beckens. *Neues Jahrb. für Geol. Paläontologie Monatsh.* 2004, 1–8.
- Heidtke, U.H.J., Schwind, C., Krätschmer, K., 2004. Über die Organisation des Skelettes und die verwandtschaftlichen Beziehungen der Gattung *Triodus* JORDAN 1849 (Elasmobranchii: Xenacanthida). *Mainz. Geowiss. Mittl.* 32, 9–54.
- Heyler, D., 1969. Vertébrés de l'Autunien de France. In: Lehman, J.P. (Ed.), *Cahiers de Paléontologie*. CNRS, Paris, p. 259.

- Holz, M., França, A.B., Souza, P.A. de, Iannuzzi, R., Rohn, R., 2010. A stratigraphic chart of the Late Carboniferous/Permian succession of the eastern border of the Paraná Basin, Brazil, South America. *J. South Am. Earth Sci.* vol. 29, 381–399. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jsames.2009.04.004>.
- Huxley, T., 1880. *A Manual of the Anatomy of Vertebrated Animals*. D. Appleton & Co., New York, p. 431.
- Jain, S.L., 1980. Freshwater xenacanthid (=pleuracanth) shark fossils from the Upper Triassic Maleri Formation, India. *J. Geol. Soc. India* 21, 39–47.
- Johnson, G.D., 1980. Xenacanthoidii (Chondrichthyes) from the Tecovas Formation (late Triassic) of west Texas. *J. Paleontol.* 54, 923–932.
- Johnson, G.D., Richter, M., Ragonha, E.W., 2002. Global distribution of permotriassic genera of xenacanthiform chondrichthyan, in: *Journal of Vertebrate Paleontology*. Program Abstr. 2002, 72A.
- Johnson, G.D., Thayer, D.W., 2009. Early pennsylvanian xenacanth chondrichthyan from the Swisshelm mountains, Arizona, USA. *Acta Palaeontol. Pol.* 54, 649–668. <http://dx.doi.org/10.4202/app.2008.0051>.
- Jordan, H., 1849. *Triodus sessilis*, ein neuer Fisch der Kohlenformation von Lebach. *Neues Jahrb. für Miner. Geol. Paläontologie* 1849, 843.
- Kriwet, J., Witzmann, F., Klug, S., Heidtke, U.H.J., 2008. First direct evidence of a vertebrate three-level trophic chain in the fossil record. *Proc. Biol. Sci.* 275, 181–186. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2007.1170>.
- Lavina, E.L., 1991. Geologia sedimentar e paleogeográfica do Neopermiano e Eotriássico (intervalo Kazaniano-Scythiano) da Bacia do Paraná. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- Limarino, C.O., Césari, S.N., Spalletti, L.A., Taboada, A.C., Isbell, J.L., Geuna, S., Gulbranson, E.L., 2014. A paleoclimatic review of southern South America during the late Paleozoic: a record from icehouse to extreme greenhouse conditions. *Gondwana Res.* 25, 1396–1421. <http://dx.doi.org/10.1016/j.gr.2012.12.022>.
- Manfroi, J., Uhl, D., Guerra-Sommer, M., Franciscini, H., Martinelli, A.G., Soares, M. B., Jasper, A., 2015. Extending the database of permian palaeo-wildfire on Gondwana: charcoal remains from the Rio do Rasto formation (Paraná Basin), middle Permian, Rio Grande do Sul state, Brazil. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 436, 77–84. <http://dx.doi.org/10.1016/j.palaeo.2015.07.003>.
- Martinelli, A.G., Franciscini, H., Dentzien-Dias, P.C., Soares, M.B., Schultz, C.L., 2017. The oldest archosauromorph from South America: postcranial remains from the Guadalupean (mid-Permian) Rio do Rasto Formation (Paraná Basin), southern Brazil. *Hist. Biol.* 29, 76–84. <http://dx.doi.org/10.1080/08912963.2015.1125897>.
- Mendes, J.C., 1967. The Passa Dois group (the Brazilian portion of the Paraná Basin). In: Bigarella, J.J., Becker, R.D., Pinto, J.D. (Eds.), *Problems in Brazilian Gondwana Geology*. Curitiba, pp. 119–166.
- Milani, E.J., Henrique, J.G. de M., Souza, P.A. de, Fernandes, L.A., França, A.B., 2007. Bacia do Paraná. *Bo. Geociências Petrobras* 15, 265–287.
- Nelson, J.S., 1976. *Fishes of the World*. Wiley & Sons, New York, p. 416.
- Neregato, R., Souza, P.A. de, Rohn, R., 2008. Registros palinológicos inéditos nas formações Teresina e Rio do Rasto (Permiano, Grupo Passa Dois, Bacia do Paraná) implicações bioestratigráficas e paleoambientais. *Pesqui. em Geociências* 35, 9–21.
- Opluštil, S., Šimůnek, Z., Zajíč, J., Mencl, V., 2013. Climatic and biotic changes around the Carboniferous/Permian boundary recorded in the continental basins of the Czech Republic. *Int. J. Coal Geol.* 119, 114–151. <http://dx.doi.org/10.1016/j.coal.2013.07.014>.
- Pauliv, V.E., Dias, E.V., Sedor, F.A., Ribeiro, A.M., 2014. A new Xenacanthiformes shark (Chondrichthyes, Elasmobranchii) from the late Paleozoic Rio do Rasto Formation (Paraná Basin), southern Brazil. *An. Acad. Bras. Cienc.* 86, 135–145. <http://dx.doi.org/10.1590/0001-37652014107612>.
- Pauliv, V.E., Franciscini, H., Martinelli, A.G., Soares, M.B., Schultz, C.L., 2016. New Xenacanthiformes specimens (Chondrichthyes: Elasmobranchii) from the Rio do Rasto Formation, Rio Grande do Sul State, southern Brazil. *Paleontol. em Destaque* 69, 103–104.
- Ragonha, E.W., 1990. Presença de *Xenacanthus* na Formação Rio do Rasto, Estado do Paraná. *An. Acad. Bras. Cienc.* 62, 104.
- Ragonha, E.W., 1989. Placas dentárias de dipnoi no Grupo Passa Dois (P-Tr) da Bacia do Paraná. apreciações ambientais, climáticas, cronológicas e estratigráficas. In: *Anais Do XI Congresso Brasileiro de Paleontologia*. Curitiba, pp. 195–206.
- Ragonha, E.W., 1984a. Taxionomia de dentes e espinhos isolados de Xenacanthoidii (Chondrichthyes, Elasmobranchii) da Formação Corumbataí. Considerações Cronológicas e Paleoambientais. Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Ragonha, E.W., 1984b. Taxionomia de dentes e espinhos isolados de Xenacanthoidii (Chondrichthyes, Elasmobranchii) da formação corumbataí. considerações cronológicas e paleogeográficas. *Rev. Bras. Geociências* 14, 179.
- Richter, M., 2008. Comparative study of Permian shark (Chondrichthyes) faunas of North and South America. In: *Symposium of Vertebrate Paleontology and Comparative Anatomy Annual Meeting - Programme & Abstracts*. Dublin, p. 47.
- Richter, M., 2005. A new xenacanthid shark (Chondrichthyes) from the Teresina Formation, Permian of the Paraná Basin. *South. Braz. Rev. Bras. Paleontol.* 8, 149–158. <http://dx.doi.org/10.4072/rbp.2005.2.07>.
- Rohn, R., Rösler, O., 2000. Middle to upper Permian phytostratigraphy of the eastern Paraná Basin. *Rev. Univ. Guarulhos* 5, 69–73.
- Rohn, R., Rösler, O., 1990. Conchostráceos da Formação Rio do Rasto (Bacia do Paraná, Permiano Superior): bioestratigrafia e implicações paleoambientais. *Rev. Bras. Geociências* 9, 486–493.
- Schindler, T., Hampe, O., 1996. Eine erste fischfauna (Chondrichthyes, Acanthodii, Osteichthyes) aus dem Permokarbon Niederösterreichs (Zöbing, NE Krems) mit paläoökologischen und biostratigraphischen anmerkungen. *Beiträge zur Paläontologie* 21, 93–103.
- Schneider, J.W., 1996. Xenacanth teeth – a key for taxonomy and biostratigraphy. *Mod. Geol.* 20, 321–340.
- Schneider, J.W., 1985. Elasmobranchier-zahntypen (Pisces, Chondrichthyes) und ihre stratigraphische verbreitung im Karbon und Perm der Saale-Senke (DDR). *Freib. Forschungsh.* C400, 90–100.
- Schneider, J.W., Hampe, O., Soler-Gijón, R., 2000. The late Carboniferous and Permian: aquatic vertebrate zonation in southern Spain and German basins. *CFS cour. Forschungsinstitut Senckenb* 223, 543–561.
- Schneider, J.W., Zajíc, J., 1994. Xenacanthiden (Pisces, Chondrichthyes) des mitteleuropäischen Oberkarbon und Permiden der originale zu Goldfuss 1847, Beyrich 1848, Kner 1867 und Fritsch 1879–1890. *Freib. Forschungsh. - Geowiss. Paläontologie* C452, 101–151.
- Schneider, R.L., Mühlmann, H., Tommasi, E., Medeiros, R.A., Daemon, R.F., Nogueira, A.A., 1974. Revisão estratigráfica da Bacia do Paraná. In: *Anais Do XXVIII Congresso Brasileiro de Geologia*. Porto Alegre, pp. 41–65.
- Schultze, H.-P., 1996. Terrestrial biota in coastal marine deposits: fossil-lagerstätten in the Pennsylvanian of Kansas, USA. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 119, 255–273. [http://dx.doi.org/10.1016/0031-0182\(95\)00011-9](http://dx.doi.org/10.1016/0031-0182(95)00011-9).
- Schultze, H.-P., 1985. Marine to Onshore Vertebrates in the Lower Permian of Kansas and Their Paleoenvironmental Implications, vol. 113. *Univ. Kansas Paleontol. Contrib.*, pp. 1–18.
- Schultze, H.-P., Soler-Gijón, R., 2004. A xenacanth clasper from the?uppermost Carboniferous - lower Permian of Buxières-les-mines (Massif Central, France) and the palaeoecology of the European Permo-Carboniferous basins. *Neues Jahrb. für Geol. Paläontologie Abh.* 232, 325–363.
- Seilacher, A., 1943. Elasmobranchier-reste aus dem oberen muschelkalk und dem keuper württembergs. *Neues Jahrb. für Miner. Geol. Paläontologie Monatsh.* 1943, 256–292.
- Silva-Santos, R. da, 1946. Duas novas formas de elasmobrânquios do Paleozóico do meio do Norte. *Brasil. An. Acad. Bras. Cienc.* 18, 281–287.
- Silva-Santos, R. da, Salgado, M.S., 1970. Um espinho de *Xenacanthus* do Carbonífero do Estado do Maranhão. *An. Acad. Bras. Cienc.* 42, 223–227.
- Simões, M.G., Matos, S.A., Anelli, L.E., Rohn, R., Warren, L.V., David, J.M., 2015. A new Permian bivalve-dominated assemblage in the Rio do Rasto Formation, Paraná Basin, Brazil: faunal turnover driven by regional-scale environmental changes in a vast epeiric sea. *J. South Am. Earth Sci.* 64, 14–26. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jsames.2015.09.009>.
- Soler-Gijón, R., 1999. Occipital spine of *Orthacanthus* (Xenacanthidae, Elasmobranchii): structure and growth. *J. Morphol.* 242, 1–45. [http://dx.doi.org/10.1002/\(SICI\)1097-4687\(199910\)242:1<1::AID-JMOR2>3.0.CO;2-9](http://dx.doi.org/10.1002/(SICI)1097-4687(199910)242:1<1::AID-JMOR2>3.0.CO;2-9).
- Soler-Gijón, R., 1997. New discoveries of xenacanth sharks from the late Carboniferous of Spain (Puertollano Basin) and early Permian of Germany (Saar-Nahe Basin): implications for the phylogeny of xenacanthiform and anaacanthous sharks. *Neues Jahrb. für Geol. Paläontologie Abh.* 205, 1–31.
- Soler-Gijón, R., 1995. Evidence of predator-prey relationship in xenacanth sharks of the upper Carboniferous (Stephanian C) from Puertollano; Spain. *Geobios* 28, 151–156. [http://dx.doi.org/10.1016/S0016-6995\(95\)80104-9](http://dx.doi.org/10.1016/S0016-6995(95)80104-9).
- Soler-Gijón, R., Hampe, O., 1998. Evidence of *Triodus* Jordan 1849 (Elasmobranchii: Xenacanthidae) in the lower Permian of the Autun Basin (Muse, France). *Neues Jahrb. für Geol. Paläontologie Monatsh.* 1998, 335–348.
- Soler-Gijón, R., Moratalla, J.J., 2001. Fish and tetrapod trace fossils from the upper Carboniferous of Puertollano, Spain. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 171, 1–28. [http://dx.doi.org/10.1016/S0031-0182\(01\)00257-7](http://dx.doi.org/10.1016/S0031-0182(01)00257-7).
- Steyer, J.S., Escuillie, F., Pouillon, J.-M., Broutin, J., Debriette, P., Freyret, P., Gand, G., Poplin, C., Rage, J.-C., Rival, J., Schneider, J.W., Stamberg, S., Werneburg, R., Cuny, G., 2000. New data on the flora and fauna from the?uppermost Carboniferous-lower Permian of Buxières-les-mines, Bourbon L'archambault Basin (Allier, France); a preliminary report. *Bull. la Soc. Geol. Fr.* 171, 239–249. <http://dx.doi.org/10.2113/171.2.239>.
- Thayer, D.W., 1985. New Pennsylvanian lepospondyl amphibians from the Swisshelm mountains, Arizona. *J. Paleontol.* 59, 684–700.
- Turner, S., 2011. The survivors: Triassic xenacanthiform sharks in Australia. *Ichthyolith Issues Spec. Publ.* 12, 49–50.
- Turner, S., Burrow, C.J., 2011. A Lower Carboniferous xenacanthiform shark from Australia. *J. Vertebr. Paleontol.* 31, 241–257. <http://dx.doi.org/10.1080/02724634.2011.550359>.
- Woodward, A.S., 1908. The fossil fishes of the Hawkesbury series at St. Peters. *Mem. Geol. Surv. N. S. W. Palaeontol.* 10, 1–352.
- Woodward, A.S., 1889. Palaeichthyological notes. 2. on *Diplodus moorei*, sp. nov., from the keuper of somersetshire. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 3, 297–302.
- Würidg-Maciell, N.L., 1975. Ichthyodontes e ichthyodorulitos (pisces) da Formação Estrada Nova e sua aplicação na estratigrafia do Grupo Passa Dois. *Pesquisas* 5, 7–85.
- Zajíč, J., 2014. Permian fauna of the Krkonoše Piedmont Basin (Bohemian Massif, central Europe). *Acta Musei Natl. Pragae, Ser. B, Hist. Nat./Sborník Národního Muz. řada B, přírodní vědy* 131–142. <http://dx.doi.org/10.14446/AMNP.2014.131>.
- Zangerl, R., 1981. Chondrichthyes I. Paleozoic Elasmobranchii. In: *Schultze, H.-P. (Ed.), Handbook of Paleichthyology*. Gustav Fisher, Stuttgart - New York, p. 115.






ARTIGO 2: Implications of new occurrences of xenacanthiform sharks in the Guadalupian of the Paraná Basin, southern Brazil

Referência completa:

PAULIV, V.E.; Francischini, H.; Martinelli, A.G.; Dias, E.V.; Dentzien-Dias, P.C.; Schultz, C.L.; Soares, M.B; Ribeiro, A.M. **Implications of new occurrences of xenacanthiform sharks in the Guadalupian of the Paraná Basin, southern Brazil.** *Journal of South American Earth Sciences*: Submetido.



Successfully received: submission Implications of new occurrences of xenacanthiform sharks in the Guadalupian of the Paraná Basin, southern Brazil for Journal of South American Earth Sciences   Entrada x

 **Journal of South American Earth Sciences** <EvisSupport@elsevier.com>
para mim ▾

00:51 (Há 40 minutos) ☆



 inglês ▾ > português ▾ Traduzir mensagem

Desativar para: inglês x

This message was sent automatically. Please do not reply.

Ref: SAMES_2017_322

Title: Implications of new occurrences of xenacanthiform sharks in the Guadalupian of the Paraná Basin, southern Brazil

Journal: Journal of South American Earth Sciences

Dear Ms. Pauliv,

Thank you for submitting your manuscript for consideration for publication in Journal of South American Earth Sciences. Your submission was received in good order.

To track the status of your manuscript, please log into EVISE® at: http://www.evise.com/evise/faces/pages/navigation/NavController.jspx?JRNL_ACR=SAMES and locate your submission under the header 'My Submissions with Journal' on your 'My Author Tasks' view.

Thank you for submitting your work to this journal.

Kind regards,

Journal of South American Earth Sciences

Manuscript Details

Manuscript number	SAMES_2017_322
Title	Implications of new occurrences of xenacanthiform sharks in the Guadalupian of the Paraná Basin, southern Brazil
Article type	Research Paper

Abstract

New occurrences of Xenacanthidae sharks from the Permian of southern Brazil are here reported. The study includes 22 isolated teeth found in two hummocky cross-bedded levels at Barro Alto site, Tiarajú District, São Gabriel Municipality, Rio Grande do Sul State, south Brazil. The isolated xenacanthid teeth occur associated with macroscopic charcoal, leaf fragments, labyrinthodont teeth, palaeoniscoid scales and teeth, other chondrichthyans and a basal archosauriform humerus. The teeth here described are attributed to *Wurdigneria obliterata* and other two indeterminate xenacanthids. The occurrence of *W. obliterata* together with a new interpretation of the basal portion of the Barro Alto site which includes the presence of hummocky cross-bedding suggest a correlation between the basal portion of this site with the type locality and horizon of *W. obliterata* (A6 site). This implicates that at least the base of Barro Alto site and all its fossiliferous content has to be assigned to Teresina Formation with an age between latest Roadian and earliest Wordian, which can be extended to the hummocky levels of A6 site where *W. obliterata* was originally described. Therefore, the Capitanian age previously attributed to *Tiarajudens eccentricus* must be checked. Concerning the paleoenvironment, the chondrichthyans found in both Barro Alto (*W. obliterata*, *Triodus richterae*, two indeterminate xenacanthids and a probable euselachian) and A6 site (*W. obliterata* and *Tiaraju tenuis*) lived in a very stressful conditions, once the Teresina formation is interpreted as deposited under a storm-influenced settings of a large epeiric water body with variable salinity from hipersaline to freshwater.

Keywords	Permian, Passa Dois Group, Teresina Formation, Xenacanthidae
Taxonomy	Biostratigraphy, Fossil Taxonomy, Chondrichthyes
Corresponding Author	Victor Eduardo Pauliv
Corresponding Author's Institution	Programa de Pós-Graduação em Geociências (PPGGEO), Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS)
Order of Authors	Victor Eduardo Pauliv, Heitor Francischini, Agustin Martinelli, Eliseu Dias, Paula Dentzien Dias, Cesar Schultz, Marina Soares, Ana Maria Ribeiro
Suggested reviewers	Martha Richter, Gary Johnson, Marcello Simoes, Carla Klein, Ernesto Lavina

Submission Files Included in this PDF

File Name [File Type]

Cover Letter to Journal of South American Earth Sciences.docx [Cover Letter]

Pauliv et al Implications of Xenacanthiformes sharks new occurrences.pdf [Manuscript File]

To view all the submission files, including those not included in the PDF, click on the manuscript title on your EVISE Homepage, then click 'Download zip file'.

October, 30th, 2017

Dear Chief Editor of **Journal of South American Earth Sciences**,

Please find enclosed the manuscript titled “Implications of new occurrences of Xenacanthiformes sharks in the Guadalupian of the Paraná Basin, southern Brazil” by Victor E. Pauliv, Heitor Francischini, Agustín G. Martinelli, Eliseu V. Dias, Paula Dentzien-Dias, Cesar L. Schultz, Marina Bentos Soares and Ana M. Ribeiro to be considered for publication in *Journal of South American Earth Sciences*. In our manuscript we describe the occurrence of xenacanthiform sharks, collected in Permian rocks of the Barro Alto outcrop, Paraná Basin, southern Brazil.

The occurrence of *Wurdigneria obliterata* encouraged a revaluation of this outcrop which was historically attributed to the Rio do Rasto Formation and in this paper is attributed to the Teresina Formation that is older. Consequently, the associated fauna found in the same levels the anomocephalid *Tiarajudens eccentricus* Cisneros et al., 2011 and recently, *Triodus richterae* Pauliv et al., 2017 and several other fossil occurrences (*e.g.* Manfroi et al., 2015; Martinelli et al., 2017), has to be older than previously thought.

I declare that the manuscript was not submitted to or is under review in other journals. We expect the topics we discuss in the manuscript adjust to the interest of your journal and our article could be considered for publication.

Sincerely,

Victor E. Pauliv
Programa de Pós-Graduação em Geociências
Departamento de Paleontologia e Estratigrafia
Instituto de Geociências, Universidade Federal
do Rio Grande do Sul (UFRGS), Ave. Bento Gonçalves, 9500
Agronomia, 91501-970, Porto Alegre, RS, BRAZIL

E-mail: vpauliv@gmail.com

IMPLICATIONS OF NEW OCCURRENCES OF XENACANTHIFORM SHARKS IN THE GUADALUPIAN OF THE PARANÁ BASIN, SOUTHERN BRAZIL

V. E. PAULIV^{a*}; H. FRANCISCHINI^a; A. G. MARTINELLI^b; E. V. DIAS^c; P. DENTZIEN-
DIAS^d; C. L. SCHULTZ^{a,b}; M. B. SOARES^{a,b}; ANA M. RIBEIRO^{a,c}

^a Programa de Pós-Graduação em Geociências (PPGGeo), Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Avenida Bento Gonçalves 9500, 91501-970, Porto Alegre, RS, Brazil.

^b Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Avenida Bento Gonçalves 9500, 91501-970, Porto Alegre, RS, Brazil.

^c Laboratório de Geologia e Paleontologia, Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Estadual do Oeste do Paraná (UNIOESTE), Rua Universitária 2069, 85819-110 Cascavel, PR, Brazil.

^d Laboratório de Geologia e Paleontologia. Instituto de Oceanografia, Universidade Federal do Rio Grande (FURG), Avenida Itália km 8, 96201-900, Rio Grande, RS, Brazil.

^e Museu de Ciências Naturais (MCN), Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul (FZB), Rua Dr. Salvador França, 90690-000, Porto Alegre, RS, Brazil.

*Corresponding author

E-mail addresses: vpauliv@gmail.com (V. E. Pauliv), heitorfrancischini@hotmail.com (H. Francischini), agustin_martinelli@yahoo.com.ar (A.G. Martinelli), eliseu.dias@unioeste.br (E. V. Dias), pauladentzien@gmail.com (P. Dentzien-Dias), cesar.schultz@ufrgs.br (C. L. Schultz), marina.soares@ufrgs.br (M. B. Soares), ana-ribeiro@fzb.gov.br (A. M. Ribeiro)

ABSTRACT

New occurrences of xenacanthid sharks from the Permian of southern Brazil are here reported. The study includes 22 isolated teeth found in two hummocky cross-bedded levels at the Barro Alto site, Tiarajú District, São Gabriel Municipality, Rio Grande do Sul State, South Brazil. The isolated xenacanthid teeth occur associated with macroscopic charcoal, leaf fragments, labyrinthodont teeth, palaeoniscoid scales and teeth, other chondrichthyans, and a basal archosauriform humerus. The teeth here described are attributed to *Wurdigneria obliterated* and another two indeterminate xenacanthids. The occurrence of *W. obliterated* together with a new interpretation of the basal portion of the Barro Alto site that includes the presence of hummocky cross-bedding suggests a correlation between the basal portion of this site with the type locality and horizon of *W. obliterated* (A6 site). This indicates that at least the base of the Barro Alto site and all its fossiliferous content should be assigned to the Teresina Formation with an age of between latest Roadian and earliest Wordian, which can be extended to the hummocky levels of the A6 site where *W. obliterated* was originally described. Therefore, the Capitanian age previously attributed to *Tiarajudens eccentricus* must be reviewed. Concerning the paleoenvironment, the chondrichthyans found in both Barro Alto (*W. obliterated*, *Triodus richterae*, two indeterminate xenacanthids and a probable euselachian) and A6 site (*W. obliterated* and *Tiaraju tenuis*) lived in a very stressful conditions, once the Teresina formation is interpreted as deposited under a storm-influenced settings of a large epeiric water body with variable salinity from hipersaline to freshwater.

Keywords: Permian, Passa Dois Group, Teresina Formation, Xenacanthidae.

1. Introduction

One of the most important fossiliferous basins in Gondwana is the Paraná Basin. This large South American intracratonic basin has a NE–SW elongated shape, roughly 1,700,000 km² in extent, of which about 75% is located in Brazil, the rest extending into territories of Uruguay, Argentina, and Paraguay (Milani et al., 2007). The Paraná Basin preserves strata spanning from the Upper Ordovician to Upper Cretaceous (Holz et al., 2010). During the late Carboniferous to late Permian interval the Gondwana I Supersequence was deposited (Milani et al., 2007). It began with the melting of large glaciers that covered this region throughout the Pennsylvanian followed by an early Permian marine transgression (Holz et al., 2010) that formed a huge inland water body with limited or no connections to the Panthalassa Ocean (Alessandretti et al., 2015); this changed to a main regressive succession throughout the middle Permian interval (middle Artinskian to Wordian, *sensu* Holz et al., 2010). As a result of an aridization trend throughout the late Permian (Limarino et al., 2014), this large inland water body progressively suffered a reduction in its volume, becoming smaller lakes, fluvial meandering streams, alluvial plains, delta systems with interdistributary bays, as well as small temporary water bodies (Holz et al., 2010; Lavina, 1991) that were gradually covered by eolian dunes (Capitanian to Wuchiapingian, *sensu* Holz et al., 2010). This middle to upper Permian interval of dominantly regressive deposition in the Paraná Basin is represented by the Passa Dois Group, which is composed, from the base to the top, by the Irati, Serra Alta, Teresina, Rio do Rasto and “Pirambóia” formations (Milani et al., 2007). During the deposition of the Passa Dois Group, these water bodies were the habitat of a rich aquatic fauna, including among other groups, the xenacanthiform sharks.

The Xenacanthiformes was a successful clade of sharks that ranged from the Tournaisian of the Mississippian (early Carboniferous) to the Norian of the late Triassic. They are known from several sites around the world, including North America (Canada and USA), Europe (Austria,

Czech Republic, France, Germany, Ireland, Italy, Norway, Russia, Spain and the United Kingdom), Asia (India), Oceania (Australia), and South America (Brazil) (Ginter et al., 2010 and references therein). These sharks are known from few complete specimens and the majority of the occurrences of this group are isolated remains, such as isolated dorsal spines and more frequently isolated teeth (Ginter, 2004). These teeth are distinguished from the other chondrichthyans in having a tricuspid crown with two prominent lateral cusps flanking an often reduced median cusp that are inserted labially in the base, a lingually expanded base bearing a basal tubercle (basolabial projection) on the aboral surface, and a coronal button on the oral surface (Ginter et al., 2010; Hampe, 2003; Turner and Burrow, 2011).

From the Passa Dois Group, the Xenacanthiformes is known from isolated teeth found in the rocks of the Irati, Teresina and Rio do Rasto formations, with six taxa known so far: *Taquaralodus albuquerquei* (Silva-Santos, 1946) and *Xenacanthus pricei* Würdig-Maciel, 1975 from the Irati Formation; *X. santosi* Würdig-Maciel, 1975 and *Wurdigneria obliterated* Richter, 2005 from the Teresina Formation; and *X. ragonhai* Pauliv et al., 2014 and a new species of *Triodus* Pauliv et al., 2017 from the Rio do Rasto Formation. Another five new species of Xenacanthiformes were presented by Ragonha (1984a), but as these taxa were not formally published, they remain as *nomina nuda* (Pauliv et al., 2014). This group of sharks is the most abundant and diversified in the Permian of Brazil.

In this contribution, we describe isolated xenacanthiform teeth found at the Barro Alto locality, Tiarajú District, São Gabriel Municipality, Rio Grande do Sul State, Brazil (Fig. 1). These teeth represent a new occurrence of *Wurdigneria obliterated*, a well-known Brazilian xenacanthiform, as well as another two indeterminate xenacanthiforms. Moreover, geological and biostratigraphical inferences are discussed, pointing out different interpretations of the Barro Alto outcrop with implications for the whole fauna described from this locality.

2. Geological setting

Following Klein (1997) and Klein et al. (1999), three lithostratigraphic units crop out in the studied area (between 54°18' to 54°25'W and 30°06' to 30°10'S): the Serra Alta, Teresina and Rio do Rasto formations.

The Serra Alta Formation is mainly formed by dark gray mudstones and black shales, deposited in a marine environment below the storm wave-base under predominantly anoxic or dysoxic conditions (*e.g.* Holz et al., 2010; Schneider et al., 1974). The age of the Serra Alta Formation was inferred as Kungurian (Cisuralian, Permian) by Holz et al. (2010).

Following Holz et al. (2010), the main facies of the Teresina Formation are gray mudstones usually interlaminated with very fine sandstones, showing linsen (lenticular) and flaser bedding, hummocky cross-stratification and wavy bedding, sometimes with small mud cracks. This unit is interpreted as having been deposited in a storm-influenced offshore to coastal plain setting of a large epeiric water body with varying salinity from hypersaline to freshwater (Holz et al., 2010; Simões et al., 2015), depending on the seasonality and the environmental variations that placed stress on this body of water during the time of deposition of this formation. According to Lavina (1991), the deposition of the Teresina Formation was strongly influenced by storm waves forming levels of hummocky cross-stratification that are sometimes amalgamated, and these hummocky levels tend to decrease in the transition to, and even disappear toward, the Rio do Rasto Formation. Following Holz et al. (2010), the age of the Teresina Formation age is currently late Kungurian to latest Roadian, and Simões et al. (2017, 2015) suggested that this unit extends into the lower Wordian.

The Rio do Rasto Formation is characterized by a succession of purplish, greenish and reddish mudstones, siltstones and sandstones that crop out along the eastern border of the Paraná Basin of southern Brazil (Alessandretti et al., 2015; Schneider et al., 1974); it is divided into two

members, the Serrinha and the Morro Pelado (Gordon JR, 1947), with a gradational contact between them (Schneider et al., 1974).

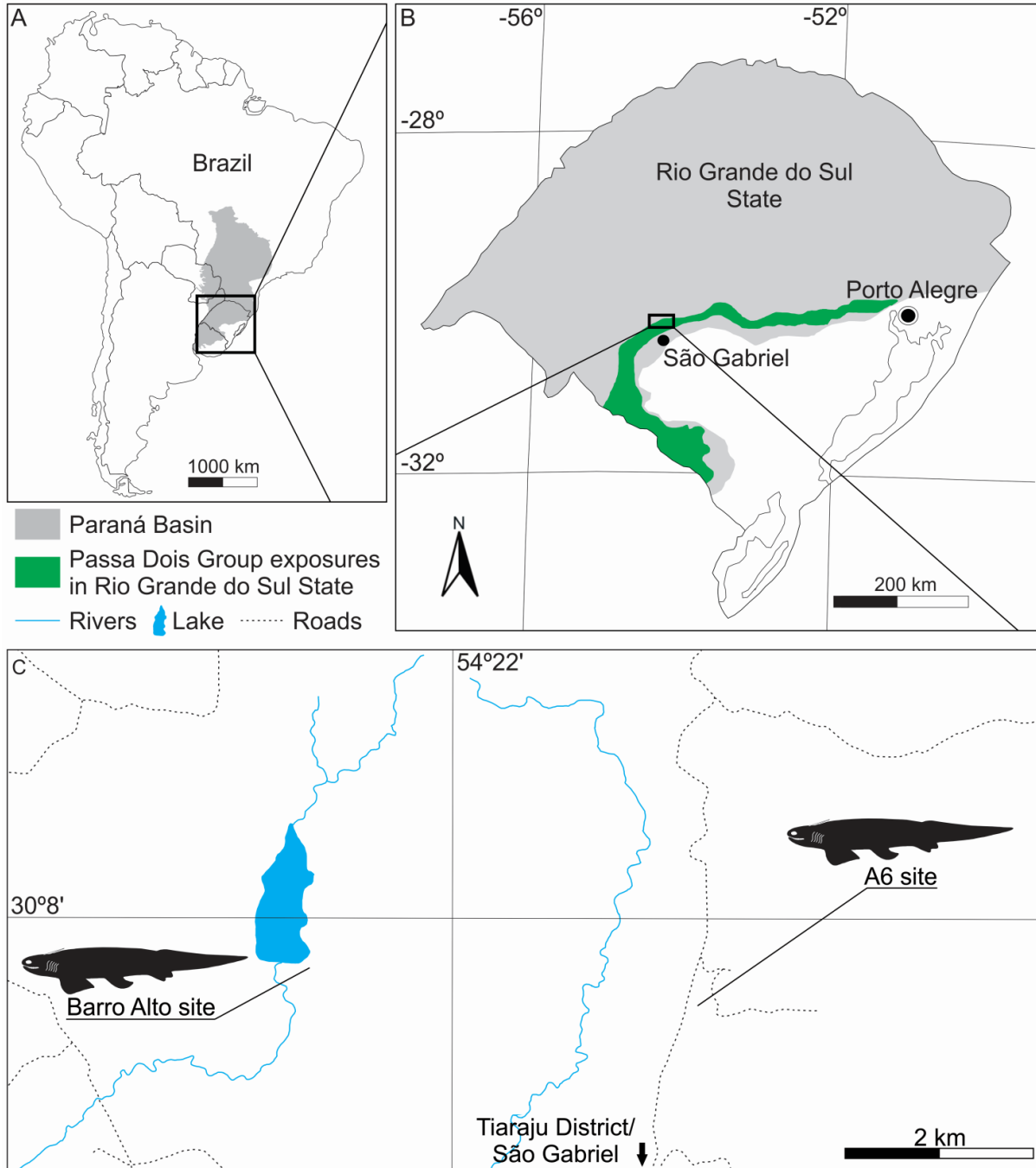


Fig. 1. Location map. **A:** Paraná Basin area in South America and Rio Grande do Sul State, Brazil. **B:** Paraná Basin and Passa Dois Group distribution in Rio Grande do Sul State. **C:** Location of the Barro Alto site and A6 site, Tiarajú District, São Gabriel Municipality.

The Serrinha Member is interpreted as having been deposited in a large and shallow lacustrine environment with fluvial incursions (*e.g.* Holz et al., 2010; Lavina, 1991; Mendes, 1967; Ragonha, 1989) or as having been deposited in a large confined epeiric sea strongly influenced by freshwater and with hydrological connections with the Huab Basin of Namibia (Simões et al., 2015). Therefore, we interpret the Serrinha Member as having been deposited in a shallow lacustrine environment wide enough to be considered an epeiric freshwater sea. On the other hand, as a consequence of drier climates in Western Gondwana during the late Permian, the Morro Pelado Member is considered to be the sedimentary deposits of smaller lakes, alluvial plains, fluvial meandering streams, delta systems with interdistributary bays, small eolian dunes, as well as small temporary water bodies (*e.g.* Holz et al., 2010; Lavina, 1991). The rocks of the Morro Pelado Member were gradually covered by eolian sandstones, as indicated by the presence of large dunes of the overlying “Pirambóia” Formation, representing an aridization trend in the basin during the end of the Permian. The age of the Rio do Rasto Formation was inferred as Wordian–Wuchiapingian (Holz et al., 2010).

Institutional abbreviations. – **CEME-SUL**, Centro de Microscopia Eletrônica do Sul, Universidade Federal do Rio Grande, Rio Grande, RS, Brazil; **LaFMA-UFPR**, Laboratório de Foraminíferos e Micropaleontologia Ambiental, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, PR, Brazil; **IGeo-UFRGS**, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, Brazil; **UFRGS-PV-P**, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (PV, Paleovertebrate Collection; P, Permian Collection), Porto Alegre, RS, Brazil.

3. Material and methods

The specimens here studied include 22 isolated teeth housed at UFRGS-PV-P. All these specimens were collected at the Barro Alto site (Fig. 1) from two levels: the specimens UFRGS-PV-555-P to UFRGS-PV-557-P and UFRGS-PV-559-P are from the upper level, while UFRGS-

PV-560-P to UFRGS-PV-573-P and UFRGS-PV-575-P to UFRGS-PV-577-P and UFRGS-PV-584-P are from the lower level. Screen-washing techniques were used to isolate these fossils from the conglomeratic bone beds, using mesh sieve sets with openings of between 1 mm and 1.25 µm. All residues were then examined under a stereomicroscope to identify and pick out the specimens. Each tooth received detailed mechanical preparation using steel tips under a stereomicroscope. The teeth were photographed with a Zeiss Discovery V20 stereomicroscope using the software AxioVision® 4.8.2 at the LaFMA-UFPR, Curitiba, Brazil.

Seven specimens (UFRGS-PV-558-P, UFRGS-PV-559-P, UFRGS-PV-570-P, UFRGS-PV-571-P, UFRGS-PV-572-P, UFRGS-PV-580-P and UFRGS-PV-581-P) were coated with gold (Au) and analyzed under a JEOL JSN-6610LV Scanning Electron Microscope (SEM) in the CEME-SUL laboratory. Also, three specimens were sectioned (UFRGS-PV-575-P to UFRGS-PV-577-P) following the standard protocol proposed by Chinsamy and Raath (1992), using the same materials used by Veiga et al. (2015): an epoxy resin (Aradur® HY 951 and Araldite® GY279) to mount the specimens and abrasive materials to polish them. The thin-sections were analyzed and photographed with a Zeiss Axio Scope A1® optical microscope using the software AxioVision® LE 64 of IGeo-UFRGS.

The anatomical nomenclature used here follows that proposed by Ginter et al. (2010).

4. Systematic paleontology

Chondrichthyes Huxley, 1880

Elasmobranchii Bonaparte, 1838

Xenacanthimorpha Nelson, 1976

Xenacanthiformes Berg, 1937

Xenacanthidae Fritsch, 1889 (*sensu* Ginter et al., 2010)

Xenacanthidae indet. 1 (Fig. 2)

Referred specimen: UFRGS-PV-557-P (Fig. 2), isolated tooth.

Locality and horizon: Barro Alto site, coordinates 30°8'15.68"S and 54°22'55.77"W (Fig. 1), Tiarajú District, São Gabriel Municipality, southwestern region of Rio Grande do Sul State, South Brazil. Teresina Formation, Passa Dois Group, Paraná Basin, late Roadian to early Wordian (see Discussion).

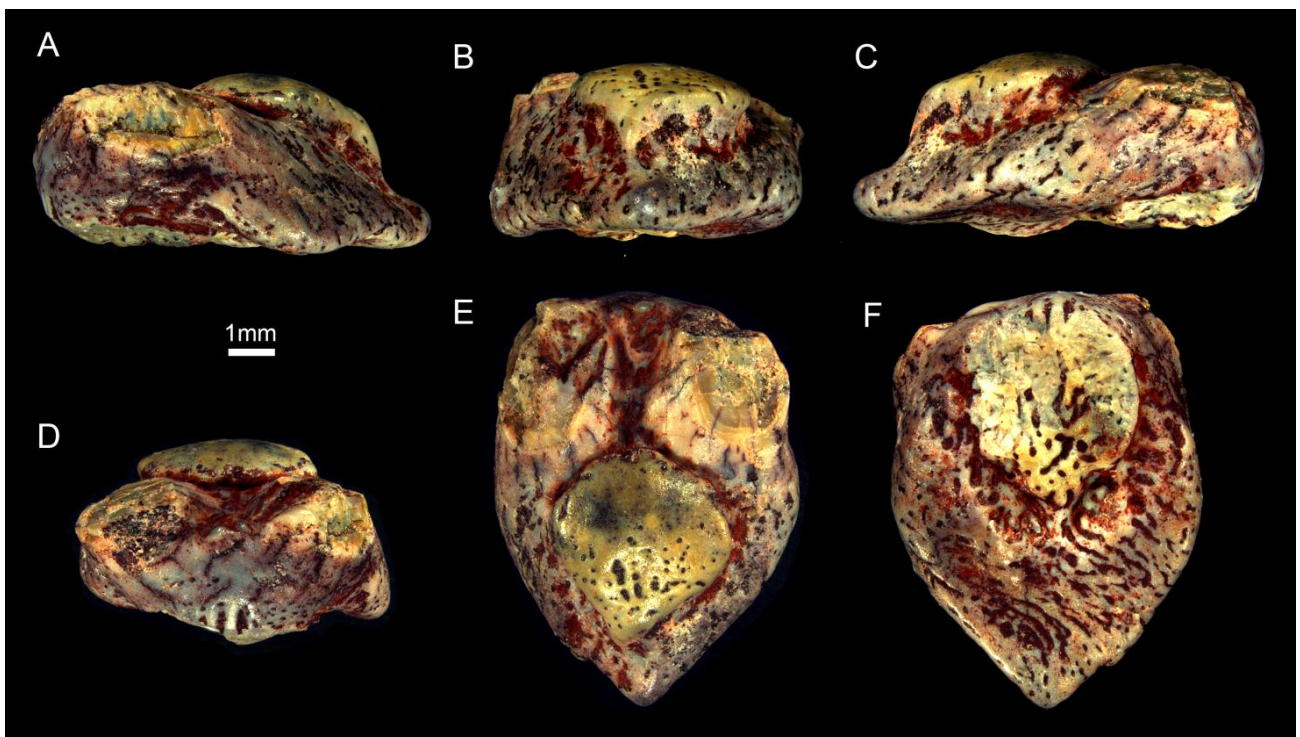


Fig. 2. Xenacanthidae indet. (UFRGS-PV-557-P) in **A:** lateral, **B:** lingual, **C:** lateral, **D:** labial, **E:** coronal and **F:** aboral views.

Description: The specimen UFRGS-PV-557-P is 9.5 mm wide labiolingually, 7 mm wide laterally, and an estimated 10 mm in height. It shows a pentagonoid base outline (almost drop-shaped) in coronal and aboral view, pointed lingually, forming an almost right-angled point, while the other edges have obtuse angles (Fig. 2E and F). The coronal surface of the base has on its lingual portion an almost drop-shaped coronal button that also points lingually, with a prominent edge around

(notch) the connection with the base and with some nutrient foramina around this structure, which are larger flanking its lingual portion (Fig. 2A–C, E). Contiguous with the coronal button, on the labial-coronal portion of the base, there is a tricuspid crown with two lateral cusps and one smaller mesial cusp, the presence of which are only indicated by their broken surfaces (Fig. 2E). Possibly, these cusps were destroyed before the final burial of the tooth or during the screen-washing process used in the recovery of the specimens. The proximal transversal cross-section of these cusps is elliptical with an elongated labio-lingual axis. A median foramen between the median cusp and the coronal button is absent. The aboral surface of the base is almost flat, presenting a very smooth concavity in its lingual half and a basal tubercle in its labial half (Fig. 2F). The basal tubercle is partially preserved, with part of its lateral portion missing, being almost flat and nearly rounded with a small lingual projection. Some nutrient foramina are present in this surface with the larger ones surrounding the basal tubercle (Fig. 2F). The cusps' pulp cavities appear to be filled by osteodentine (trabecular dentine), as seen in the broken surface of the cusps (Fig. 2E).

Remarks. The presence of a drop-shaped base pointed lingually is one of the major diagnostic features of *Mooreodontus* Hampe and Schneider, 2010 used by these authors to distinguish this genus from other Xenacanthiformes. Other occurrences of *Mooreodontus* (e.g. Heckert and Lucas, 2006; Jain, 1980; Johnson, 1980; Seilacher, 1943; Woodward, 1908, 1889) were previously ascribed to many genera, including, among others, *Xenacanthus* Beyrich, 1848 and *Triodus* Jordan, 1849. Some authors (e.g. Hampe, 2003; Schneider, 1996), named these occurrences the 'moorei'-group, principally based on the morphological divergences between them and the latter two genera. This genus is the only known xenacanthiform that lived after the Permian/Triassic (P/T) mass extinction, being distributed throughout Middle to Upper Triassic deposits (Ginter et al., 2010). Currently, following Ginter et al. (2010), three species are ascribed to this genus: the type species, *M. moorei* (Woodward, 1889) from Great Britain, Germany and the USA (Texas and Arizona) (e.g. Ginter et al., 2010; Heckert and Lucas, 2006; Johnson, 1980; Seilacher, 1943; Woodward, 1889);

M. parvidens (Woodward, 1908) from Australia (Turner, 2011; Woodward, 1908), and *M. indicus* (Jain, 1980) from India (Jain, 1980). Besides these, for the Brazilian territory, a tooth series described in an unpublished thesis by Ragonha (1984a, 1984b) from the Corumbataí Formation (Paraná Basin) of São Paulo State (chrono- and lithostratigraphically correlated with the Serra Alta and Teresina formations of the south Brazilian states following Holz et al., 2010), and another briefly reported by Ragonha (1990) from the Rio do Rasto Formation, Paraná State, were both attributed by Ragonha (1990, 1984a, 1984b) to the ‘*moorei*’-group. In spite of the estimated age of these formations being between early and late Permian (Kungurian–Rodian and Wordian–Wuchiapingian, respectively, *sensu* Holz et al., 2010), the specimens described by Ragonha (1990, 1984a, 1984b) can probably be attributed to *Mooreodontus* instead of *Triodus* as briefly mentioned by some authors (*e.g.* Johnson et al., 2002; Johnson and Thayer, 2009; Richter, 2008). Consequently, if it is correctly proved, the genus *Mooreodontus* has records before the P/T extinction. Nonetheless, the taxonomic uncertainty of these unpublished specimens can only be resolved by their detailed study.

Therefore, the presence of a drop-shaped base in UFRGS-PV-557-P (Xenacanthidae indet. 1) approximates its generic assignment to this genus. Nevertheless, because of the fragmentary state of the specimen, more material is needed to address its taxonomic status. If confirmed that this specimen belongs to *Mooreodontus*, it would be the oldest record of this genus and, consequently, the first from the Permian Period. Furthermore, the possible occurrence of the ‘*moorei*’-group at the Barro Alto site is coherent, given, as previously mentioned, unpublished specimens of the ‘*moorei*’-group were reported from the Corumbataí Formation (Ragonha, 1990, 1984a, 1984b), which is chronostratigraphically correlated with the levels of the present study locality.

Xenacanthidae indet. 2 (Fig. 3)

Referred specimen: UFRGS-PV-584-P (Fig. 3), isolated tooth.

Locality and horizon: as for Xenacanthidae indet. 1.

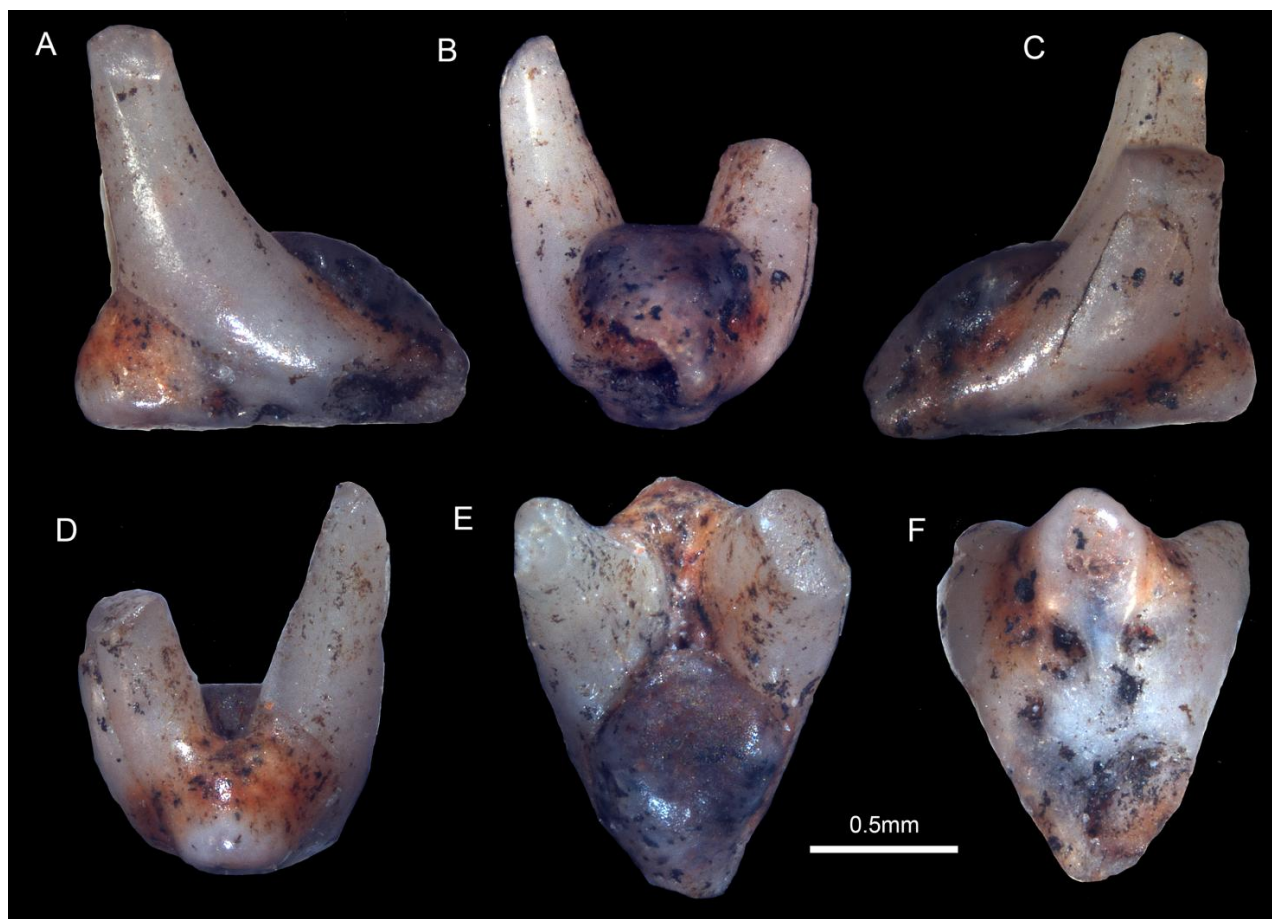


Fig. 3. Xenacanthidae indet. 2 (UFRGS-PV-584-P) in **A**: lateral, **B**: lingual, **C**: lateral, **D**: labial, **E**: coronal, and **F**: aboral views.

Description: The specimen UFRGS-PV-584-P is 1.24 mm wide labiolingually, 0.77 mm wide laterally, and is 0.85 mm in height, with an estimated 1.4 mm labiolingually width (given its most lingual portion is missing), and 1 mm height (because the lateral cusp apices are also missing) (Fig. 3A–E). The tooth base has a rhomboid base outline (almost drop-shaped) in coronal and aboral views, being pointed lingually, with an acute angle in its lingual portion, while the labial portion is almost a right-angle. Laterally, the tooth base has obtuse angled corner (Fig. 3E and F). The aboral

surface of the base is almost flat, having a hexagonal-shaped basal tubercle with a lingually directed shaft on its labio-aboral side and three large nutrient foramina arranged predominantly surrounding this tubercle (Fig. 3A–C). On the coronal portion of the base, there is a prominent rhomboid-shaped coronal button with rounded edges and with small nutrient foramina surrounding this structure. The tricuspid crown has only two preserved lateral cusps, while the mesial cusp is only indicated by its broken surface. The mesial cusp is shifted labially in relation to the lateral cusps on a small labial projection of the base, resulting in a triangular tooth crown pattern (Fig. 3E). Both lateral cusps have their most apical portions broken off, having almost rounded cross-sections, without any apparent vertical cristae, and the crown-base angle is 120°. A median foramen between the median cusp and the coronal button is contiguous with the most labial portion of the coronal button (Fig. 3E).

Remarks. The specimen UFRGS-PV-584-P (Xenacanthidae indet. 2) has similarities with two known species of *Triodus*: *T. kraetschmeri* Hampe, 1989 known from the middle Asselian–lower Artinskian (Cisuralian, Permian) from the Saar-Nahe Basin, Southwest Germany, and *Triodus richterae* Pauliv et al., 2017, described from the same hummocky levels of the Barro Alto site. In comparison with *T. richterae*, they have a similar prominent rhomboid-shaped coronal button with rounded edges, with small nutrient foramina surrounding this structure. On the other hand, UFRGS-PV-584-P differs from *T. richterae* by having a median foramen between the median cusp and the coronal button, a greater crown-base angle, a hexagonal-shaped basal tubercle, and lacks any apparent vertical cristae on the lateral cusps. Nonetheless, one of the most conspicuous features found in UFRGS-PV-584-P is the presence of the labiolingual elongation of the base, resulting in a labially moved mesial cusp in relation to the lateral cusps, a feature only seen in *Triodus kraetschmeri*. Other features shared between UFRGS-PV-584-P and *T. kraetschmeri* are: similar size and a similar number and distribution pattern of nutrient foramina on the aboral surface of the base. Nevertheless, UFRGS-PV-584-P differs from *T. kraetschmeri* in some other important

features, including the absence of cristae on the lateral cusps, the crown/base angle, the proportion of the coronal button in relation to tooth base, and in the shape of the base and coronal button.

On the other hand, as for Xenacanthidae indet. 1 (UFRGS-PV-557-P), the presence of a drop-shaped base pointed lingually in Xenacanthidae indet. 2 (UFRGS-PV-584-P) approximates their generic assignment to *Mooreodontus* Hampe and Schneider, 2010, but it needs confirmation.

Xenacanthidae Fritsch, 1889 (*sensu* Ginter et al., 2010)

Wurdigneria Richter, 2005

Type species: Wurdigneria obliterated Richter, 2005

Type locality and horizon: The A6 site of Klein et al. (1999), coordinates 30°8'27.47"S and 54°20'21.29"W (Fig. 1), Tiarajú District, São Gabriel Municipality, southwestern region of Rio Grande do Sul State, southern Brazil. Teresina Formation, Passa Dois Group, Paraná Basin. Late Kungurian–Roadian, Cisuralian–Guadalupian (following Holz et al., 2010).

Diagnosis (following Richter, 2005): Chondrichthyans with the following combination of characters: Heterodont dentition. Three-cusped teeth reaching up to 6 mm in length, 8 mm in width and an estimated 6 mm in height, where the central cusp is less than a third of the width and less than half of the height of the lateral cusps. Lateral cusps lanceolate in cross-section, round proximally, devoid of any serrations, straight up in relation to the base. Lateral cusps may bear a pair of non-branching vertical cristae. Tooth base round or sub-triangular made up of osteodentine. Coronal button inflated, usually round or, rarely, slightly flat at the top, which connects to the base of the tooth through a narrow shaft. Minimum of three large basal and lingual foramina; smaller foramina concentrated around the coronal button and the basal tubercle. Coronal button and basal tubercle bearing very small foramina. Basal tubercle either larger, smaller or the same length as the

base of the lateral cusps. Cusps made up of orthodontine peripherally, with their pulp canals filled (obliterated) with osteodontine.

Wurdigneria obliterata Richter, 2005

Diagnosis: The same as for the genus, by monotypy.

New occurrence locality and horizon: Barro Alto locality, coordinates 30°8'15.68"S and 54°22'55.77"W (Fig. 1), Tiarajú District, São Gabriel Municipality, southwestern region of Rio Grande do Sul State, South Brazil. Teresina Formation, Passa Dois Group, Paraná Basin, late Roadian to early Wordian (see Discussion).

Referred specimens: Isolated teeth UFRGS-PV-555-P, UFRGS-PV-556-P, UFRGS-PV-559-P, UFRGS-PV-560-P, UFRGS-PV-561-P, UFRGS-PV-562-P, UFRGS-PV-563-P, UFRGS-PV-564-P, UFRGS-PV-565-P, UFRGS-PV-566-P, UFRGS-PV-567-P, UFRGS-PV-568-P, UFRGS-PV-569-P, UFRGS-PV-570-P, UFRGS-PV-571-P, UFRGS-PV-572-P, UFRGS-PV-573-P and, thin-sections of isolated teeth, UFRGS-PV-575-P, UFRGS-PV-576-P and UFRGS-PV-577-P (Figs. 4–7).

Description: These new teeth of *Wurdigneria obliterata* vary between 2 and 7.3 mm in labiolingual width, 2.1 and 7.4 mm in lateral width, and 1.9 and 10 mm in height. They present oval to almost round-shaped bases (Figs. 4E, F, K, L, Q, R; 5E, F, K, L, Q, R; 6C, E, H). The aboral surface of the base is slightly concave, having a crescent moon to round-shaped basal tubercle which is on this labio-aboral margin. Several nutrient foramina are randomly distributed on the aboral surface. The coronal portion presents a coronal button on its lingual portion and cusps on the labial portion. The coronal button is usually elliptical-shaped (sometimes almost rounded), frequently flattened at the top, and has a prominent edge (notch) around the connection with the base, except in its lingual

portion that has a wide shaft (Figs. 4E and 4K; 5E, K, Q; 6C, E, H). Some nutrient foramina flank the coronal button, mainly in its lingual portion.

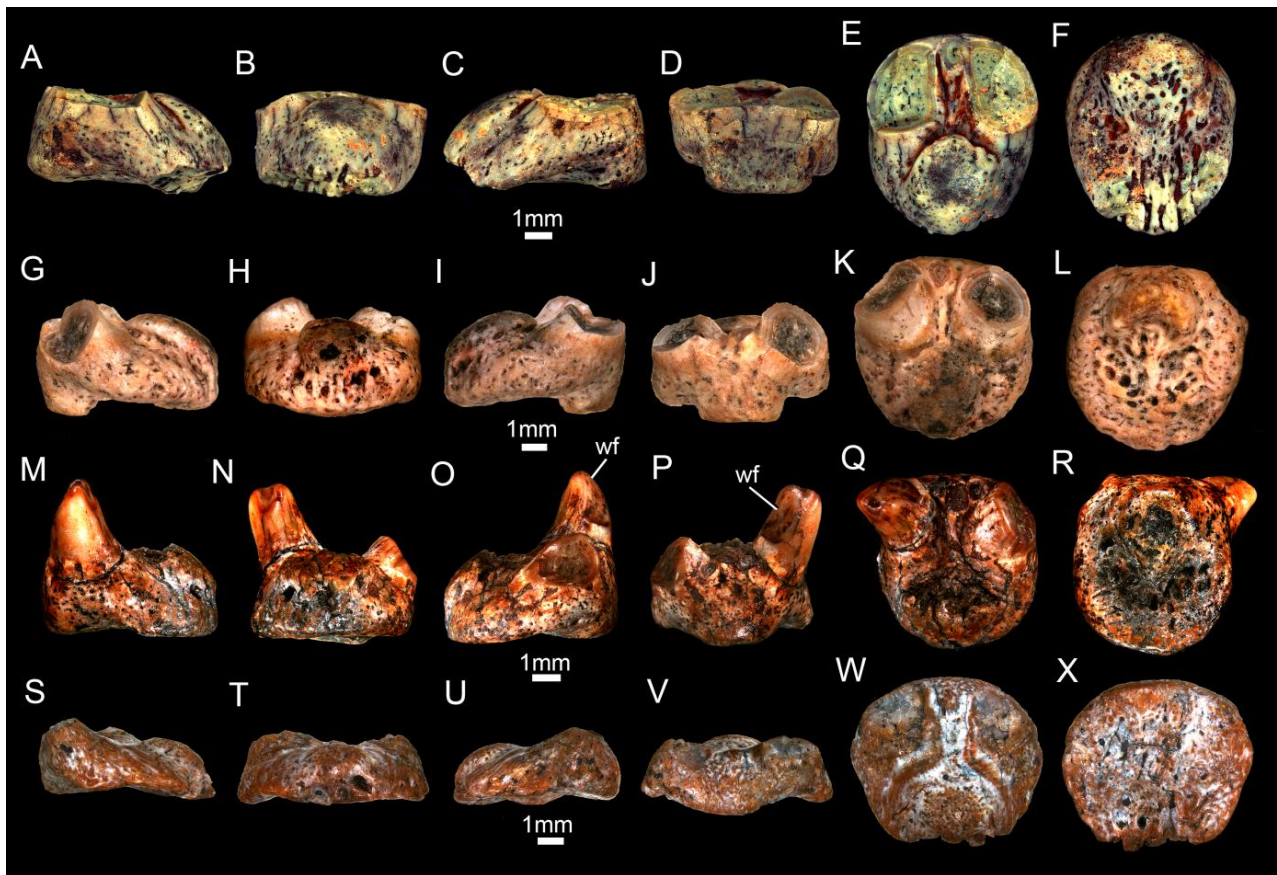


Fig. 4. *Wurdigneria obliterata* specimens from the Barro Alto site. **A–F:** UFRGS-PV-555-P; **G–L:** UFRGS-PV-561-P; **M–R:** UFRGS-PV-562-P; **S–X:** UFRGS-PV-563-P. From the left to right: in lateral, lingual, lateral, labial, coronal, and aboral views. Abbreviation: wf – occlusal wear facet.

The lateral cusp surfaces are predominately smooth and slightly labiolingually compressed, having evidence of lateral carinae in some specimens, which lack bifurcations or serrations. Although only preserved in some specimens, there is a median cusp between the lateral cusps, which is less than a third of the lateral cusps in height and is usually single. One exception is UFRGS-PV-562-P, an anomalous tooth which has evidence of three median cusps (Fig. 4P and Q), similar to the condition found in some specimens of *Triodus kraetschmeri* Hampe, 1989, *T. sessilis* Jordan, 1849, *T. palatinus* Hampe, 1989 and *Xenacanthus meisenheimensis* Hampe, 1994 described

by Hampe (1997). Behind the median cusp and in front of the coronal button there is a small crest just between the lateral cusps (Figs. 4E, K, Q and 6A, B, D–F). A median foramen between the median cusp and the coronal button is absent in all specimens.

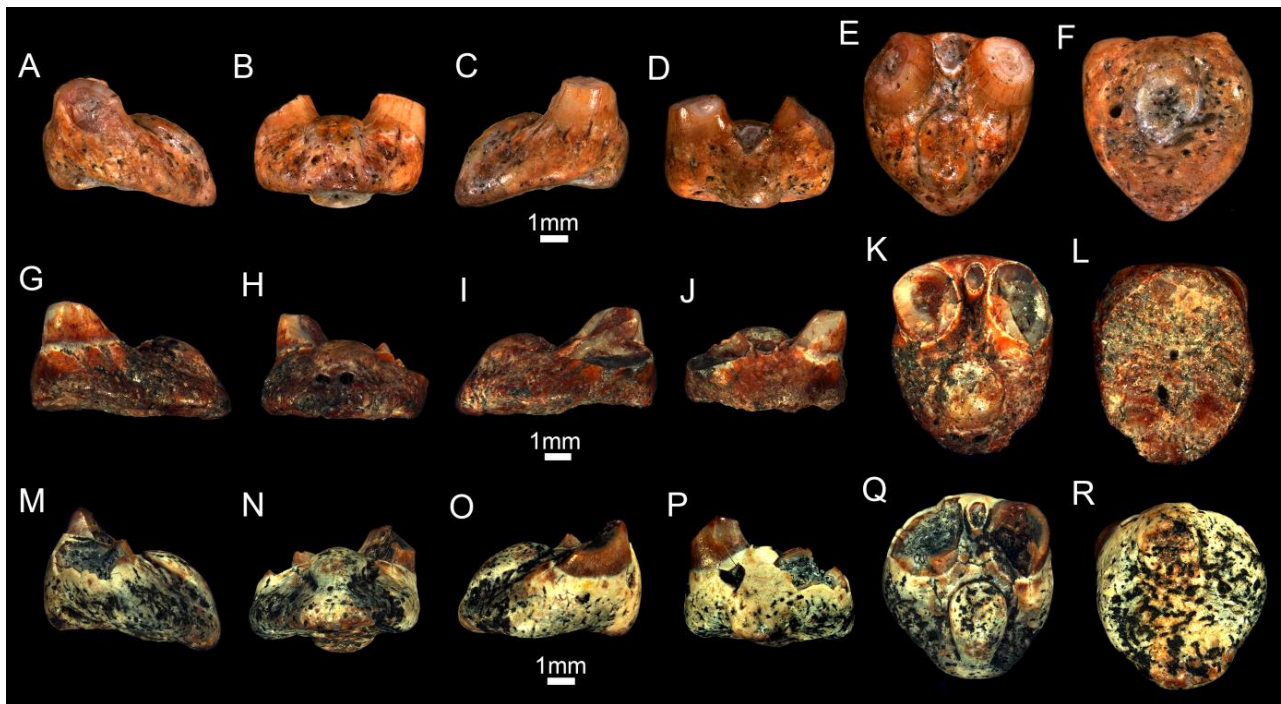


Fig. 5. *Wurdigneria obliterata* specimens from the Barro Alto site. **A–F:** UFRGS-PV-564-P; **G–L:** UFRGS-PV-567-P; **M–R:** UFRGS-PV-569-P. From the left to right: in lateral, lingual, lateral, labial, coronal, and aboral views.

None of the new *Wurdigneria obliterata* specimens here described has all the cusps preserved, which were probably destroyed before the final burial of the teeth, as will be discussed in more detail later, or due to the screen-washing processes. Furthermore, some specimens have other taphonomic alterations, such as polished fracture surfaces, as well as other evidence, including the flattened aboral and coronal surfaces of the base, as seen in the specimen UFRGS-PV-563-P (Fig. 4S–X), while some other specimens are well preserved, without evidence of reworking, such as UFRGS-PV-572-P (Fig. 6G–J). In this case, the lateral cusp was probably broken during the screen-washing processes of the preparation of the specimens.

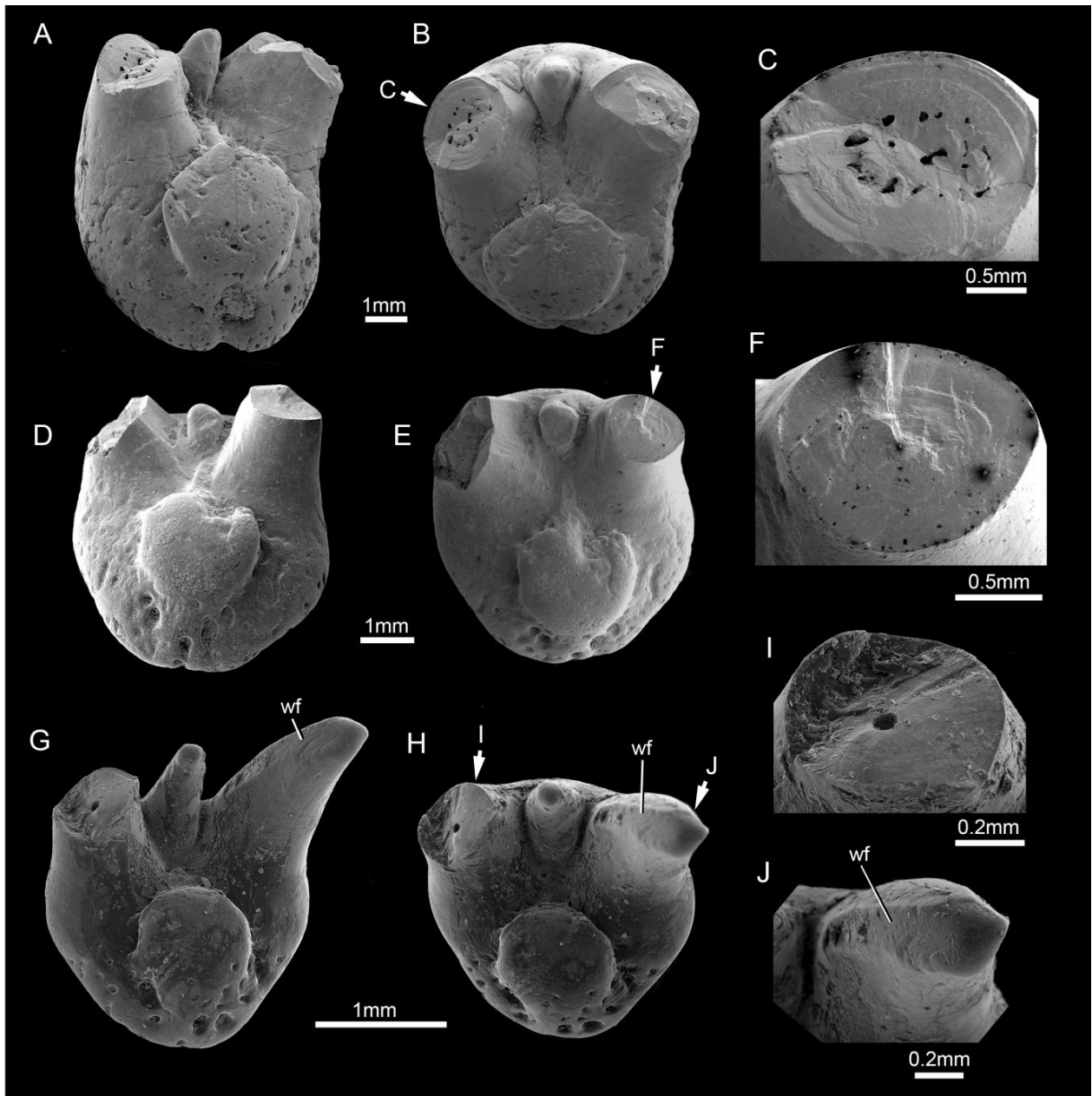


Fig. 6. SEM images from *Wurdigneria obliterata* specimens from the Barro Alto site. **A–C:** UFRGS-PV-570-P in coronal oblique (A) and coronal (B) views, respectively, and detail of the cusp's broken surface showing osteodentine (C) filling the pulp cavity; **D–F:** UFRGS-PV-561-P in lingual-coronal (D) and coronal (E) views, respectively, and detail of the cusp's broken surface (F); **G–J:** UFRGS-PV-572-P in coronal oblique (G) and coronal (H) views, respectively, and details of the latero-mesial cusp's broken surface (I) and of the occlusal wear facet (wf) of the latero-distal cusp (J).

However, occlusal wear (*i.e.* wear caused by contact with the teeth of the opposite jaw) can also be observed in some specimens, principally by chamfers on the medial surface of the lateral cusps, as seen in specimens UFRGS-PV-562-P (Fig. 4O–Q) and UFRGS-PV-572-P (Fig. 6G–J), similar to that seen by Pauliv et al. (2014) in *Xenacanthus ragonhai*.

Microstructural aspects. The tooth base of the specimens is composed of osteodentine (Fig. 7), including the coronal button. The osteodentine of the base overlaps externally with the basal portion of the lateral cusps (similar to that seen in *Lebachacanthus senckenbergianus* Fritsch, 1889, described by Hampe, 1991 and *Xenacanthus ragonhai* Pauliv et al., 2014), which are composed of orthodentine (Fig. 7A). The pulp cavity of the lateral cusps is obliterated (Figs. 4E, K; 5E, K, Q; 6A–F; 7A) or sub-obliterated by small projections of osteodentine (Fig. 7A). Growth lines are seen around the pulp cavity in a concentric pattern with almost perpendicular dentine tubules (Fig. 7A).

Remarks. *Wurdigneria* is a monospecific genus originally described from an outcrop (A6 site) in the same Tiarajú District, in São Gabriel Municipality of Rio Grande do Sul State (Fig. 1), where the specimens described in the present work came from. Despite of being discovered in very close localities (almost 4.2 km distance from each other), based on the present knowledge, the type series of *W. obliterated* and the specimens here described seem to come from different lithostratigraphic units: the Teresina Formation (Klein, 1997; Klein et al., 1999; Richter, 2005) and the Morro Pelado Member of the Rio do Rasto Formation (Cisneros et al., 2015, 2011; Manfroi et al., 2015; Martinelli et al., 2017; Pauliv et al., 2017), respectively. Nevertheless, a new interpretation of the Barro Alto site is provided below, affecting the original stratigraphic positioning of this site.

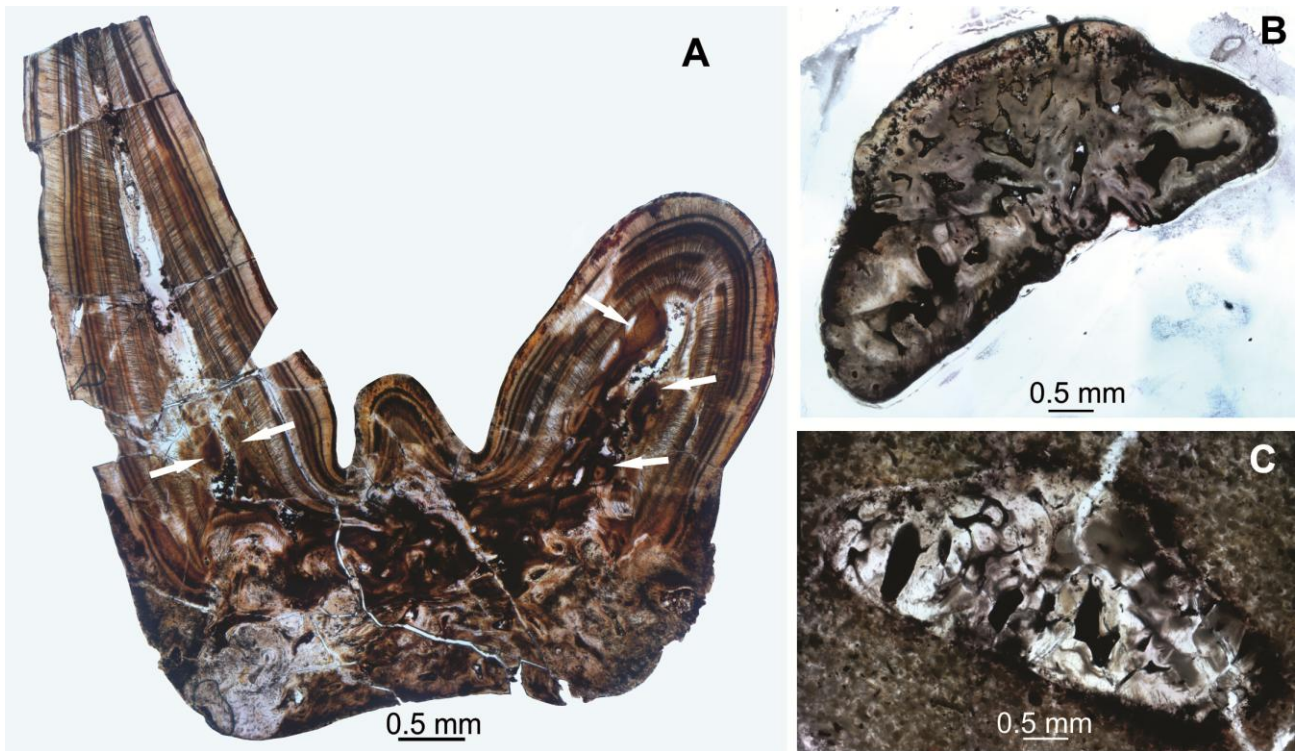


Fig. 7. Microstructural aspects of the specimens here studied of *Wurdigneria obliterata* from the Barro Alto site. A: transversal cross-section of a tooth (arrows points to projections of osteodentine partially filling the pulp cavity) (UFRGS-PV-575-P); B–C: transversal cross-section through the base and the coronal button (UFRGS-PV-576-P and UFRGS-PV-577-P, respectively).

5. Discussion

5.1 Current knowledge of the *Wurdigneria obliterata* type locality

The type series described by Richter (2005) was collected at the A6 site of Klein et al. (1999) (Fig. 1), from within two hummocky cross-stratified deposits of reddish fine sandstones, separated from each other by 12 meters of mudstone layers containing trace fossils (see Klein et al., 1999, fig. 3). These isolated teeth were found associated with the Eugeneodontiformes chondrichthyan *Tiaraju tenuis* Richter, 2007, other isolated teeth, dermal scales, fin spines, coprolites and more rarely, fragmented bones, without fossil plants (Richter, 2005). These two

hummocky levels were attributed by Klein (1997), Klein et al. (1999), and Richter (2005) to the Teresina Formation of the Passa Dois Group.

Approximately 10 meters above the upper hummocky level where specimens of the type series of *Wurdigneria obliterata* were collected, there is a 15 centimeter thick layer of rich bivalve-bearing mudstone (Klein and Simões, 1998) composed of a time-averaged parautochthonous–allochthonous assemblage (Simões et al., 2017). In spite of being a low-diversity bivalve fauna, only composed of four identified taxa (Simões et al., 2017), three of them have important biostratigraphical implications: *Holdhausiella elongata* (Holdhaus, 1918), *Terraia altissima* (Holdhaus, 1918), and *Cowperesia emerita* (Reed, 1929).

Holdhausiella elongata is restricted to the Brazilian portion of the Paraná Basin (Simões et al., 2017) being a component of the *Pinzonella illusa* and *Pinzonella neotropica* assemblages as proposed by Simões et al. (1998) and reviewed by Simões et al. (2015), which together are distributed from the top of the Serra Alta Formation to the top of the Teresina Formation (Fig. 8), dating from the middle Kungurian to lower Wordian (Simões et al., 2017, 2015).

Terraia altissima was originally described from the Serrinha Member of the Rio do Rasto Formation, being commonly found in this unit. In addition, *T. altissima* has also been reported from the Teresina Formation (*e.g.* Goldberg, 2001; Simões et al., 1998) and from the upper levels of the Gai-As Formation of Namibia (David et al., 2011), which are dated by zircon grains from tuff beds, providing a U/Pb age of 265 ± 2.5 Ma (Holzförster, 2002; Wanke, 2000), which corresponds to a Wordian/Capitanian age following the latest International Chronostratigraphic Chart (Cohen et al., 2013, updated). Moreover, *T. altissima* to be considered as a component of the *Pinzonella neotropica* Assemblage (Simões et al., 1998) and *Leinzia similis* Assemblage (Simões et al., 2015, 1998), which are distributed from the top of the Teresina Formation to the middle portion of the Serrinha Member of the Rio do Rasto Formation (Fig. 8), which is late Roadian to early Capitanian in age, following Simões et al. (2015).

Cowperesia emerita is found in the Serrinha Member of the Rio do Rasto Formation, composing the *Terraia curvata* Assemblage (Simões et al., 2015), which corresponds to the middle Wordian (Fig. 8). In addition, *C. emerita* is also known from the same levels of the Gai-As Formation of Namibia where *Terraia altissima* was found (David et al., 2011).

Therefore, despite Simões et al. (2017) attributing an age of no younger than the mid Permian (Wordian–Capitanian) for the Tiarajú bivalve fauna, according to Simões et al. (2017, 2015, 1998), the known concurrent-range of all the bivalve biozones which include *Holdhausiella elongata*, *Terraia altissima*, and *Cowperesia emerita* is restricted to the Wordian (Fig. 8).

On the other hand, in lithostratigraphic terms, Klein et al. (1999) mentioned that the levels of the Teresina Formation have a discordant contact with the Morro Pelado Member in several outcrops of the Tiarajú region, indicating that the Serrinha Member of the Rio do Rasto Formation seems to be missing according to these authors. Indeed, all the current geological maps of the region omit the Serrinha Member (e.g. CPRM, 2005; Klein et al., 1999).

However, despite the assignation of the Tiarajú bivalve fauna to the Teresina Formation, Simões et al. (2017) mentioned that the presence of *Cowperesia emerita* together with *Terraia altissima*, the absence of pinzonellids and the abundant occurrence of terrainids bivalves in this fauna strongly suggests faunal affinities with those bivalve assemblages of the Serrinha Member of the Rio do Rasto Formation. Actually, the mixture of taxa commonly found in assemblages of the Teresina Formation and the basal portion of the Serrinha Member of the Rio do Rasto Formation reinforces the hypothesis of a transitional character for the Tiarajú bivalve fauna (Simões et al., 2017), and once the limits between the Teresina and Rio do Rasto formations are considered as transitional, the occurrence of transitional taxa (or biota) is expected. Therefore, Simões et al. (2017) concluded that further studies are needed to better understand the boundary between the Teresina and Rio do Rasto formations in the Tiarajú area.

On the other hand, Klein (pers. comm.) mentioned that the hummocky levels of the A6 site (which are more than 10 meters below the bivalve level), where the type series of *Wurdigneria obliterata* was found, must be maintained in the Teresina Formation based on its faciological features, which is compatible with the current faciological interpretation of this lithostratigraphic unit *sensu* Lavina (1991) and Holz et al. (2010).

5.2 Current knowledge of the Barro Alto site

Based on the literature, the Barro Alto site has been interpreted as a sequence of massive and plane-parallel stratified mudstones intercalated with festoon cross-bedded sandstones and conglomerate lenses. The depositional setting of the Barro Alto site is interpreted as a flood plain drained by small river channels (Cisneros et al., 2015, 2011). Since the cross-bedded sandstone layer produced the anomocephaloid anomodont *Tiarajudens eccentricus* Cisneros et al., 2011, the age of the Barro Alto site was inferred by Cisneros et al. (2015, 2011) to be Capitanian (late Guadalupian), based on biostratigraphical correlations with the *Tapinocephalus* Assemblage Zone of the South African Beaufort Group, which yielded the sister-taxon of *Tiarajudens*' sister-taxon *Anomocephalus africanus* Modesto et al. (1999).

The specimens here studied of *Wurdigneria obliterata* came from two levels of this site, both below the level where *Tiarajudens eccentricus* was collected, one being almost 3 meters below this level, while the second just below it. The first level also produced charcoal and leaf fragments (Manfroi et al., 2015), an indeterminate archosauromorph humerus (Martinelli et al., 2017), and *Triodus richterae* teeth (Pauliv et al., 2017). This level was previously interpreted as a “conglomerate lenses” level by Cisneros et al. (2015), Martinelli et al. (2017), and Pauliv et al.

(2017), while the second level was previously interpreted as massive mudstone by Martinelli et al. (2017) and Pauliv et al. (2017). Nevertheless, a new interpretation of the lower portion of the Barro Alto site is provided below, affecting the original stratigraphic positioning of at least part of this site.

5.3 The new interpretation of the Barro Alto site

The structures previously interpreted as “conglomerate lenses”, from the lower portion of the Barro Alto site, are here reinterpreted as hummocky cross-bedding. At least four levels containing large sedimentary structures produced by waves are recognized (Fig. 9A and B). The cross-stratification can be identified inside those structures (Fig. 9C and D) confirming their identification as hummocky cross-bedding. Levels of wavy-ripples are very common below and above these hummocky layers (Fig. 9C–F). The Teresina Formation represents the last stage of the Permian sedimentary sequence of the Paraná Basin in which hummocky cross-bedding structures are widespread (Lavina, 1991), thus diverging from the upper Rio do Rasto Formation, in which hummocky cross-stratification is rare.

Furthermore, the Teresina Formation is widely known by its gray color in the northern portion of the basin but, in the southern portion it is known to be very reddish due to oxidation (Klein, pers. comm.). Based simply on rock color, it seems to be easy to misidentify some Teresina Formation sites as Rio do Rasto Formation. A similar observation was made by Figueiredo-Filho (1972) for sedimentary rocks of the Passa Dois Group in Rio Grande do Sul State.

Geocronology			Lithostratigraphy	Bivalvian assemblages	Tiaraju region	
					Bivalves	Chondrich.
Permian	Lopingian	Changhsingian	Rio do Rasto Formation Morro Pelado Member		<i>Holdhausiella elongata</i> <i>Terraia altissima</i> <i>Cowperesia emerita</i>	<i>Wurdigneria oblitterata</i> <i>Triodus richterae</i> <i>Tiaraju tenuis</i>
		Wuchiapingian		" <i>Paleomutella</i> " <i>platinensis</i>		
	Guadalupian	Capitanian	Rio do Rasto Formation Serrinha Member			
		Wordian		<i>Lenzia similis</i> <i>Terraia curvata</i>		
		Roadian		<i>Pinzonella neotropica</i>		
	Cisuralian	Kungurian	Teresina Formation	<i>Pinzonella ilusa</i>		
			Serra Alta Formation	<i>Anhembia froesi</i>		

Fig. 8. Biostratigraphical distribution of the chondrichthyans and bivalves (compiled from Simões et al., 2017, 2015, 1998) found in the Tiarajú region related to bivalve assemblages of the Paraná Basin (*sensu* Simões et al., 2015) and their lithostratigraphic and geochronological position. The horizontal bar represents the probable age for the Tiarajú bivalve assemblage described by Simões et al. (2017).

The new interpretation of the Barro Alto site includes the presence of several levels of hummocky cross-bedding formed during storms in a huge water body. During these storms, the waves eroded and suspended a large amount of sediment together with previously deposited fish remains, mixing it with younger bioclasts, which was followed by the deposition of this suspended material, concentrating the fossil remains inside hummocky structures and resulting in time-averaged concentrations. The time averaging of this concentration is evidenced in some teeth by the wear of prominent anatomical features, as occurs in the specimen UFRGS-PV-563-P (Figs. 5S-X)

and by the degree of rounding on the fracture surfaces of the cusps, as observed in the specimen UFRGS-PV-567-P (Figs. 6G-L). The same faciological and taphonomic features mentioned above are found inside the hummocky levels of the type locality of *W. obliterata*.

In addition, the occurrence of *Triodus richterae* at the Barro Alto site indicates an older age for the level where this species were found (the same lower level of the present specimens described herein), because *Triodus* was previously known from the Bashkirian to middle Artinskian (Pennsylvanian to lower Permian) following Ginter et al. (2010). Moreover, according to Manfroi et al. (2015) records of macroscopic charcoal are common for the Cisuralian and decrease globally in the Guadalupian, with only one occurrence for the Roadian (North America) and a single meso-charcoal fragment for the Wordian (Australia). Since the occurrence of charcoal younger than Cisuralian is rare, the occurrence of charcoal in the basal portion of the Barro Alto site also indicates an older age for these levels.

Therefore, based on all biostratigraphical, faciological and lithostratigraphic data aforementioned, the identification of the hummocky cross-stratification levels at the Barro Alto site is not compatible with the definition of the Morro Pelado Member of the Rio do Rasto Formation to which the levels were previously attributed by Cisneros et al. (2015, 2011) and followed by Manfroi et al. (2015), Martinelli et al. (2017) and Pauliv et al. (2017). Besides, the attribution of the lower levels of the Barro Alto site and the hummocky levels of the *Wurdigneria obliterata* type locality to the Teresina Formation is more plausible, since Lavina (1991) considered that hummocky cross-stratification structures are common in this formation and almost absent in the Rio do Rasto Formation. Following this new interpretation, all the fossils collected inside these levels, including the charcoal and leaf fragments (Manfroi et al., 2015), the indeterminate archosauromorph humerus (Martinelli et al., 2017), and the *Triodus richterae* teeth (Pauliv et al., 2017) should be attributed to the Teresina Formation and considered older than previously thought, with an age between late Roadian to early Wordian. As a further consequence, since the indeterminate archosauromorph humerus described by Martinelli et al. (2017) was already considered the oldest record of this group

in South America, this new age interpretation for these levels, increase the importance of this record.

In conclusion, the hummocky levels of the A6 site of Klein (1997), Klein et al. (1999), and Richter (2005) (the type locality of *Wurdigneria obliterata*) and the hummocky levels of the lower portion of the Barro Alto site are probably lithologically (Teresina Formation) and biostratigraphically correlated, because both have similar faciological features and the same taxon occurrence, and they are very close to each other and are at almost the same topographic altitude, thus, are likely of a similar age. Nevertheless, as also proposed by Simões et al. (2017), further studies are needed for a better comprehension of the contact relationships between the Teresina and Rio do Rasto formations in the Tiarajú District region. In the same way, the attribution of a Capitanian age to *Tiarajudens eccentricus* as proposed by Cisneros et al. (2015, 2011) and Olroyd and Sidor (2017) needs confirmation, since the level where this fossil was collected is exactly above the levels where *Wurdigneria obliterata* was found at the Barro Alto site. Unless a marked unconformity between these levels is found, *T. eccentricus* should be also older than previously interpreted.

5.4. *Paleoecological remarks*

Even though the Xenacanthiformes has been a historically recognized as a clade of freshwater sharks (*e.g.* Zangerl, 1981), fossils of this group have been discovered associated with brackish and marine faunas (*e.g.* Schultze, 1996, 1985; Schultze and Soler-Gijón, 2004; Soler-Gijón, 1999; Soler-Gijón and Moratalla, 2001). Based on this, some authors have considered that these sharks lived in freshwater, brackish and shallow marine environments (*e.g.* Hampe, 2003; Turner and Burrow, 2011), raising the possibility that these sharks were euryhaline (*e.g.* Beck et al., 2014; Carpenter et al., 2011; Schultze and Soler-Gijón, 2004).

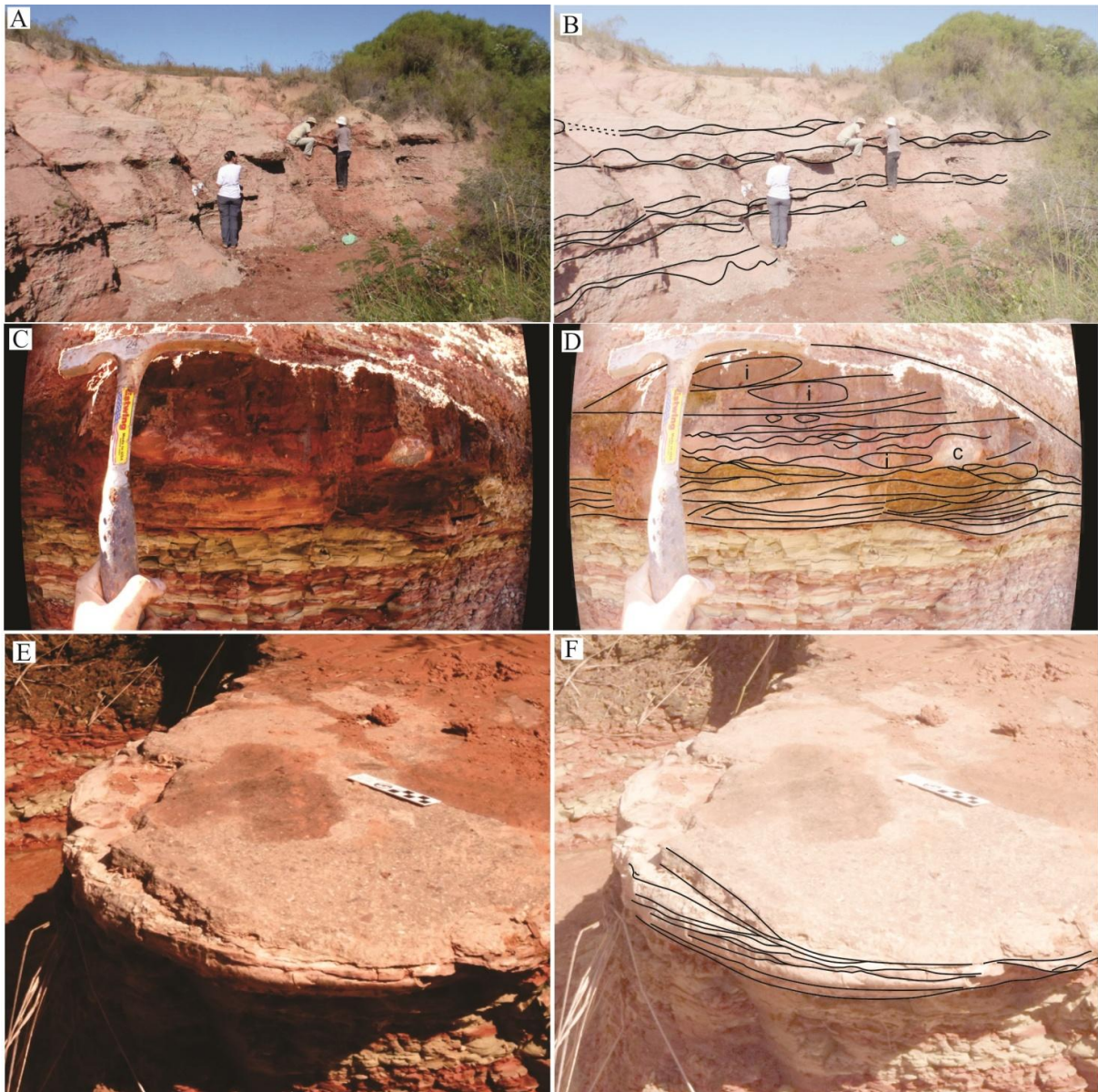


Fig. 9. Images from the Barro Alto site ($30^{\circ}8'15.99''\text{S}$; $54^{\circ}22'55.34''\text{W}$). **A:** Overview of the basal portion of the site showing levels of hummocky cross-stratification where the specimens were collected interbedded with levels of mudstones and sandstones dominated by wavy-ripples; **B:** sketch interpretation showing levels influenced by storm waves (hummocky). **C:** Detail of the hummocky level; **D:** interpretation showing cross-stratification, ripple marks, intraclasts (i), and carbonate concretion (c). **E:** Hummocky structures with conglomerate and bioclasts; **F:** interpretation showing hummocky cross-stratification. Photos **C–F** taken with fish-eye effect.

The new interpretation of the Barro Alto site lower levels and their attribution to the Teresina Formation reinforces the possibility of xenacanthiforms being euryhaline, since this unit is interpreted as having been deposited in an environment with a variable salinity from hypersaline to freshwater (Holz et al., 2010; Simões et al., 2015), depending on the seasonality and the environmental variations during the time of deposition of this formation. Besides that, the Teresina Formation was deposited under a storm-influenced offshore to coastal plain setting of a large epeiric water body with limited or no connections to the Panthalassa Ocean (Holz et al., 2010; Simões et al., 2015). Therefore, the xenacanthiform sharks here described as well as *Triodus richterae* and a possible euselachian (Pauliv et al., 2017) found in the Barro Alto outcrop as well as the euchondrocephalian *Tiaraju tenuis*, probably lived in these highly stressful environmental conditions (Fig. 10). These conditions diverges from the freshwater habitat suggested by Pauliv et al. (2017) for *T. richterae* and consequently the Barro Alto site. Notwithstanding, since all these fossils were collected inside hummocky cross-bedded levels, and, consequently include a mixture of autochthonous and allochthonous material together with material reworked during storms, the possible trophic-chain proposed by Pauliv et al. (2017) is in doubt.

6. Conclusions

Several specimens of *Wurdigneria obliterated* are described in addition to two Xenacanthidae indet. from the Barro Alto site. The occurrence of *Wurdigneria obliterated* associated with hummocky cross-bedding permits the correlation of the Barro Alto site with the A6 site, which is the type locality and horizon of *W. obliterated*. Based on our observations, we conclude as an alternative hypothesis that the Barro Alto site is older than previously thought, and at least its basal portion belongs to the Teresina Formation with an age between latest Roadian and earliest Wordian. Consequently, the other fossils found inside these levels, such as *Triodus richterae*, the charcoal and leaf fragments, and the humerus of the indeterminate archosauromorph are a little older than

previously thought. Nonetheless, new fieldwork at this locality and the surrounding areas is needed to address the litho- and biostratigraphical problems, and the attribution of a Capitanian age to *Tiarajudens eccentricus* should also be checked.

The discovery of xenacanthids at different localities and knowledge of their precise stratigraphic position can help with biostratigraphical studies, as presented here, and in several others (e.g. Hampe, 1994; Johnson, 1992; Schneider, 1996, 1988).

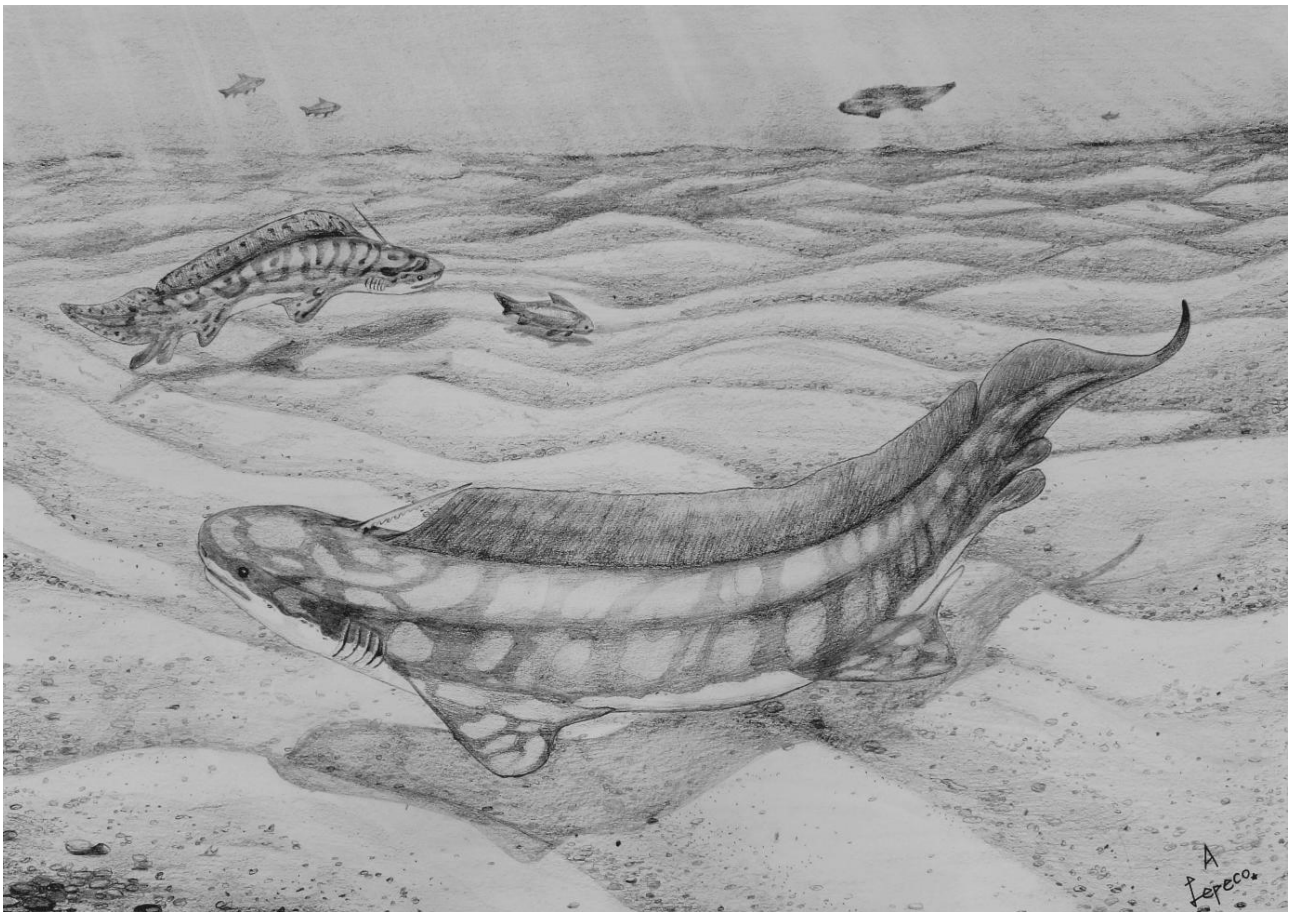


Figure 10. Artistic paleoenvironmental reconstruction of the Barro Alto site lower levels which is interpreted here as deposited in a large water body influenced by storm waves. *Wurdigneria obliterata* is represented in the center, *Triodus richterae* in the left and the Xenacanthidae indet. in the background. Outline of the sharks based on Heidtke (2003). Author: Anderson Lepeco.

Acknowledgments

We thank Bernardo S. Henkin, Paula G. Pazinato, Pedro L. Xavier, Morgan L. Guignard and Fábio H. Veiga (UFRGS), for fieldwork and laboratory assistance. We are grateful to Museu de Ciências Naturais (MCN-SCB-UFPR) and Laboratório de Análise de Minerais (LAMIR-UFPR) for providing most of the necessary infrastructure and equipment needed for the execution of this work and to LaFMA-UFPR, Luciana C. Carvalho Santa Rosa (LaFMA-UFPR) and CEME-SUL (FURG) for helping with microscopic analyses. We also thank Thiago Carlisbino for providing valuable comments and contributions on drafts of this manuscript. This research was supported by the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) grants awarded to V.E.P. (process 141235/2013-6), M.B.S. (process 304143/2012-0) and C.L.S. (process 458187/2014-3) and by Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio Grande do Sul (FAPERGS) which aided M.B.S. (process 11/1535-7).

References

- Alessandretti, L., Warren, L.V., Machado, R., Novello, V.F., Sayeg, I.J., 2015. Septarian carbonate concretions in the Permian Rio do Rasto Formation: Birth, growth and implications for the early diagenetic history of southwestern Gondwana succession. *Sediment. Geol.* 326, 1–15.
doi:10.1016/j.sedgeo.2015.06.007
- Beck, K., Soler-Gijón, R., Carlucci, J., Willis, R., 2014. Morphology and histology of dorsal spines of the xenacanthid shark *Orthacanthus platypternus* from the Lower Permian of Texas, USA: palaeobiological and palaeoenvironmental implications. *Acta Palaeontol. Pol.* 61, 97–117.
doi:10.4202/app.00126.2014
- Berg, L.S., 1937. A classification of fish-like vertebrates. *Bull. l'Academie des Sci. l'URSS, Cl. des Sci. Math. Nat.* 4, 1277–1280.

- Beyrich, E., 1848. Über *Xenacanthus decheni* und *Holacanthus gracilis*, zwei Fische aus der Formation des Rothliegenden in Norddeutschland. Berichte der Königlich-Preussischen Akad. der Wissenschaften 1848, 24–33.
- Bonaparte, C.L.J.L., 1838. Iconografia della fauna italica per le quattro classi degli animali vertebrati, Tomo III: Pesci. Salviucci, Roma.
- Carpenter, D.K., Falcon-Lang, H.J., Benton, M.J., Nelson, W.J., 2011. Fishes and tetrapods in the Upper Pennsylvanian (Kasimovian) Cohn Coal Member of the Matton Formation of Illinois, United States: Systematics, Paleoecology, and Paleoenvironments. *Palaios* 26, 639–657. doi:10.2110/palo.2010.p10-121r
- Chinsamy, A., Raath, M.A., 1992. Preparation of fossil bone for histological examination. *Palaeontol. Africana* 29, 3–44.
- Cisneros, J.C., Abdala, F., Jashashvili, T., de Oliveira Bueno, A., Dentzien-Dias, P., 2015. *Tiarajudens eccentricus* and *Anomocephalus africanus*, two bizarre anomodonts (Synapsida, Therapsida) with dental occlusion from the Permian of Gondwana. *R. Soc. Open Sci.* 2, 150090. doi:10.1098/rsos.150090
- Cisneros, J.C., Abdala, F., Rubidge, B.S., Dentzien-Dias, P.C., Bueno, A.D.O., 2011. Dental occlusion in a 260-million-year-old therapsid with saber canines from the Permian of Brazil. *Science* (80-.). 331, 1603–1605. doi:10.1126/science.1200305
- Cohen, K.M., Finney, S.C., Gibbard, P.L., Fan, J.-X., 2013. The ICS International Chronostratigraphic Chart. *Episodes* 36, 199–204.
- CPRM, 2005. Mapa Geológico do Estado do Rio Grande do Sul. Escala 1:750.000.
- David, J.M., Simões, M.G., Anelli, L.E., Rohn, R., Holzfoerster, F., 2011. Permian bivalve molluscs from the Gai-As Formation, northern Namibia: systematics, taphonomy and biostratigraphy. *Alcheringa An Australas. J. Palaeontol.* 35, 497–516. doi:10.1080/03115518.2011.538908
- Figueiredo-Filho, P.M. de, 1972. A Faciologia do Grupo Passa Dois no Rio Grande do Sul. *Rev.*

Bras. Geociências 2, 216–235.

Fritsch, A., 1889. Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens. Řivnáč, Prague.

Ginter, M., 2004. Devonian sharks and the origin of Xenacanthiformes, in: Arratia, G., Wilson, M.V.H., Cloutier, R. (Eds.), Recent Advances in the Origin and Early Radiation of Vertebrates. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, pp. 473–486.

Ginter, M., Hampe, O., Duffin, C.J., 2010. Chondrichthyes. Paleozoic Elasmobranchii: Teeth, in: Schultze, H.-P. (Ed.), Handbook of Paleoichthyology. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, p. 168.

Goldberg, K., 2001. The Paleoclimatic evolution of the Permian in the Paraná Basin in southern Brazil. The University of Chicago.

Gordon JR, O., 1947. Classificação das formações gonduânicas do Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul. Bol. DNPM-DGM 1, 374–385.

Hampe, O., 2003. Revision of the Xenacanthida (Chondrichthyes: Elasmobranchii) from the Carboniferous of the British Isles. Earth Environ. Sci. Trans. R. Soc. Edinburgh 93, 191. doi:10.1017/S0263593302000135

Hampe, O., 1997. Dental growth anomalies and morphological changes in teeth of the Xenacanthida (Lower Permian; Saar-Nahe basin, SW-Germany). Mod. Geol. 21, 121–135.

Hampe, O., 1994. Neue Erkenntnisse zur permokarbonischen Xenacanthiden-Fauna (Chondrichthyes: Elasmobranchii) und deren Verbreitung im südwestdeutschen Saar-Nahe-Becken. Neues Jahrb. für Geol. und Paläontologie Abhandlungen 192, 53–87.

Hampe, O., 1991. Histological investigations on fossil teeth of the shark-order Xenacanthida (Chondrichthyes: Elasmobranchii) as revealed by fluorescence microscopy. Leica Sci. Tec. Inf. X, 17–27.

Hampe, O., 1989. Revision der *Triodus*-Arten (Chondrichthyes: Xenacanthida) aus dem saarpfälzischen Rotliegenden (Oberkarbon - Perm, SW-Deutschland) aufgrund ihrer

Bezahlung. Paläontologische Zeitschrift 63, 79–101.

Hampe, O., Schneider, J.W., 2010. *Mooreodontus* Hampe & Schneider gen. nov., in: Ginter, M., Hampe, O., Duffin, C.J. (Eds.), Chondrichthyes. Paleozoic Elasmobranchii: Teeth. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, pp. 54–57.

Heckert, A.B., Lucas, S., 2006. Micro- and small vertebrate biostratigraphy and biochronology of the Upper Triassic Chinle Group, southwestern USA. New Mex. Museum Nat. Hist. Sci. Bull. 37, 94–104.

Heidtke, U.H.J., 2003. Neue Rekonstruktionen xenacanthider Haie aus dem Permokarbon des Saar-Nahe-Beckens (SW-Deutschland). Mitteilungen der POLLICHIA 90, 19–28.

Holdhaus, K., 1918. Sobre alguns lamelibrânquios fósseis do sul do Brasil. Serviço Geológico Miner. 2, 1–24.

Holz, M., França, A.B., Souza, P.A. de, Iannuzzi, R., Rohn, R., 2010. A stratigraphic chart of the Late Carboniferous/Permian succession of the eastern border of the Paraná Basin, Brazil, South America. J. South Am. Earth Sci. 29, 381–399. doi:10.1016/j.jsames.2009.04.004

Holzförster, F., 2002. Sedimentology, stratigraphy and synsedimentary tectonics of the Karoo supergroup in the Huab and Waterberg-Erongo areas, N-Namibia. Beringeria 30, 1–144.

Huxley, T.H., 1880. A manual of the anatomy of vertebrated animals. D. Appleton & Co., New York.

Jain, S.L., 1980. Freshwater xenacanthid (=pleuracanth) shark fossils from the Upper Triassic Maleri Formation, India. J. Geol. Soc. India 21, 39–47.

Johnson, G.D., 1992. Chondrichthyan biostratigraphy of the North American Permian System, in: Nairn, A.E.M., Koroteyev, V. (Eds.), Contributions to Eurasian Geology. Papers Presented at the International Congress on the Permian System of the World. Perm, Russia, pp. 41–50.

Johnson, G.D., 1980. Xenacanthodii (Chondrichthyes) from the Tecovas Formation (Late Triassic) of West Texas. J. Paleontol. 54, 923–932.

Johnson, G.D., Richter, M., Ragonha, E.W., 2002. Global distribution of Permo-Triassic genera of

xenacanthiform chondrichthyans, in: *Journal of Vertebrate Palaeontology, Program and Abstracts*, 2002. p. 72A.

Johnson, G.D., Thayer, D.W., 2009. Early Pennsylvanian xenacanth chondrichthyans from the Swisshelm Mountains, Arizona, USA. *Acta Palaeontol. Pol.* 54, 649–668.

doi:10.4202/app.2008.0051

Jordan, H., 1849. *Triodus sessilis*, ein neuer Fisch der Kohlenformation von Lebach. *Neues Jahrb. für Mineral. Geol. und Paläontologie* 1849, 843.

Klein, C., 1997. Contribuição ao estudo das concentrações fossilíferas do Grupo Passa Dois na região de Tiaraju, RS e suas implicações paleoambientais. Universidade do Vale do Rio dos Sinos, São Leopoldo.

Klein, C., Leipnitz, I.I., Nowatzki, C.H., 1999. Fácies sedimentares e observações bioestratinômicas das concentrações fossilíferas da Formação Teresina na Região de Tiaraju, RS, Brasil.pdf. *Acta Geol. Leopoldensia* XXIII, 75–92.

Klein, C., Simões, M.G., 1998. Tafonomia de pelecípodes da Formação Teresina (Permiano), Tiaraju, RS, Brasil. *An. Acad. Bras. Cienc.* 70, 617–625.

Lavina, E.L., 1991. Geologia sedimentar e paleogeográfica do Neopermiano e Eotriássico (intervalo Kazaniano-Scithiano) da Pacia do Paraná. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.

Limarino, C.O., Césari, S.N., Spalletti, L.A., Taboada, A.C., Isbell, J.L., Geuna, S., Gulbranson, E.L., 2014. A paleoclimatic review of southern South America during the late Paleozoic: A record from icehouse to extreme greenhouse conditions. *Gondwana Res.* 25, 1396–1421. doi:10.1016/j.gr.2012.12.022

Manfroi, J., Uhl, D., Guerra-Sommer, M., Francischini, H., Martinelli, A.G., Soares, M.B., Jasper, A., 2015. Extending the database of Permian palaeo-wildfire on Gondwana: Charcoal remains from the Rio do Rasto Formation (Paraná Basin), Middle Permian, Rio Grande do Sul State, Brazil. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 436, 77–84. doi:10.1016/j.palaeo.2015.07.003

- Martinelli, A.G., Francischini, H., Dentzien-Dias, P.C., Soares, M.B., Schultz, C.L., 2017. The oldest archosauromorph from South America: postcranial remains from the Guadalupian (mid-Permian) Rio do Rasto Formation (Paraná Basin), southern Brazil. *Hist. Biol.* 29, 76–84. doi:10.1080/08912963.2015.1125897
- Mendes, J.C., 1967. The Passa Dois Group (The Brazilian Portion of the Paraná Basin), in: Bigarella, J.J., Becker, R.D., Pinto, J.D. (Eds.), *Problems in Brazilian Gondwana Geology*. Curitiba, pp. 119–166.
- Milani, E.J., Henrique, J.G. de M., Souza, P.A. de, Fernandes, L.A., França, A.B., 2007. Bacia do Paraná. *Bol. Geociências da Petrobrás* 15, 265–287.
- Modesto, S., Rubidge, B., Welman, J., 1999. The most basal anomodont therapsid and the primacy of Gondwana in the evolution of the anomodonts. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 266, 331–337. doi:10.1098/rspb.1999.0642
- Nelson, J.S., 1976. *Fishes of the World*. Wiley & Sons, New York.
- Olroyd, S.L., Sidor, C.A., 2017. A review of the Guadalupian (middle Permian) global tetrapod fossil record. *Earth-Science Rev.* 171, 583–597. doi:10.1016/j.earscirev.2017.07.001
- Pauliv, V.E., Dias, E. V., Sedor, F.A., Ribeiro, A.M., 2014. A new Xenacanthiformes shark (Chondrichthyes, Elasmobranchii) from the Late Paleozoic Rio do Rasto Formation (Paraná Basin), Southern Brazil. *An. Acad. Bras. Cienc.* 86, 135–145. doi:10.1590/0001-37652014107612
- Pauliv, V.E., Martinelli, A.G., Francischini, H., Dentzien-Dias, P., Soares, M.B., Schultz, C.L., Ribeiro, A.M., 2017. The first Western Gondwanan species of *Triodus* Jordan 1849: A new Xenacanthiformes (Chondrichthyes) from the late Paleozoic of Southern Brazil. *J. South Am. Earth Sci.* doi:10.1016/j.jsames.2017.09.007
- Ragonha, E.W., 1990. Presença de *Xenacanthus* na Formação Rio do Rasto, Estado do Paraná. *An. Acad. Bras. Cienc.* 62, 104.
- Ragonha, E.W., 1989. Placas dentárias de Dipnoi no Grupo Passa-Dois (P-Tr) da Bacia do Paraná.

Apreciações Ambientais, climáticas, cronológicas e estratigráficas, in: Anais Do XI Congresso Brasileiro de Paleontologia. Curitiba, pp. 195–206.

Ragonha, E.W., 1984a. Taxionomia de dentes e espinhos isolados de *Xenacanthodii* (Chondrichthyes, Elasmobranchii) da Formação Corumbataí. Considerações Cronológicas e Paleoambientais. Universidade de São Paulo, São Paulo.

Ragonha, E.W., 1984b. Taxionomia de dentes e espinhos isolados de *Xenacanthodii* (Chondrichthyes, Elasmobranchii) da Formação Corumbataí. Considerações Cronológicas e Paleográficas. Rev. Bras. Geociências 14, 179.

Reed, F.R.C., 1929. Faunas Triássicas do Brasil. Serviço Geológico Miner. 9, 1–83.

Richter, M., 2008. Comparative study of Permian shark (Chondrichthyes) faunas of North and South America, in: Symposium of Vertebrate Palaeontology and Comparative Anatomy Annual Meeting - Programme & Abstracts. Dublin, p. 47.

Richter, M., 2007. First record of Eugeneodontiformes (Chondrichthyes: Elasmobranchii) from the Paraná Basin, Late Permian of Brazil, in: Carvalho, I.S., Cassab, R.C.T., Schwanke, C., Carvalho, M.A., Fernandes, A.C.S., Rodrigues, M.A.C., Carvalho, M.S.S., Arai, M., Oliveira, M.E.Q. (Eds.), Paleontologia: Cenários de Vida. Rio de Janeiro, pp. 149–156.

Richter, M., 2005. A new xenacanthid shark (Chondrichthyes) from the Teresina Formation, Permian of the Paraná Basin, Southern Brazil. Rev. Bras. Paleontol. 8, 149–158.
doi:10.4072/rbp.2005.2.07

Schneider, J.W., 1996. Xenacanth teeth – A key for Taxonomy and Biostratigraphy. Mod. Geol. 20, 321–340.

Schneider, J.W., 1988. Grundlagen der Morphogenie, Taxonomie und Biostratigraphie isolierter Xenacanthodier-Zähne (Elasmobranchii). Freib. Forschungshefte C 419, 71–80.

Schneider, R.L., Mühlmann, H., Tommasi, E., Medeiros, R.A., Daemon, R.F., Nogueira, A.A., 1974. Revisão Estratigráfica da Bacia do Paraná, in: Anais Do XXVIII Congresso Brasileiro de Geologia. Porto Alegre, pp. 41–65.

- Schultze, H.-P., 1996. Terrestrial biota in coastal marine deposits: fossil-Lagerstätten in the Pennsylvanian of Kansas, USA. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 119, 255–273.
doi:10.1016/0031-0182(95)00011-9
- Schultze, H.-P., 1985. Marine to onshore vertebrates in the Lower Permian of Kansas and their paleoenvironmental implications. *Univ. Kansas Paleontol. Contrib.* 113, 1–18.
- Schultze, H.-P., Soler-Gijón, R., 2004. A xenacanth clasper from the ?uppermost Carboniferous - Lower Permian of Buxières-les-Mines (Massif Central, France) and the palaeoecology of the European Permo-Carboniferous basins. *Neues Jahrb. für Geol. und Paläontologie Abhandlungen* 232, 325–363.
- Seilacher, A., 1943. Elasmobranchier-Reste aus dem oberen Muschelkalk und dem Keuper Württembergs. *Neues Jahrb. für Mineral. Geol. und Paläontologie Monatshefte* 1943, 256–292.
- Silva-Santos, R. da, 1946. Duas novas formas de elasmobrânquios do Paleozoico do meio do Norte, Brasil. *An. Acad. Bras. Cienc.* 18, 281–287.
- Simões, M.G., David, J.M., Anelli, L.E., Klein, C., Matos, S.A., Guerrini, V.B., Warren, L.V., 2017. The Permian Tiaraju bivalve assemblage, Passa Dois Group, southern Brazil: biostratigraphic and paleobiogeographic significance. *Brazilian J. Geol.* 47, 209–224.
doi:10.1590/2317-4889201720170013
- Simões, M.G., Matos, S.A., Anelli, L.E., Rohn, R., Warren, L.V., David, J.M., 2015. A new Permian bivalve-dominated assemblage in the Rio do Rasto Formation, Paraná Basin, Brazil: Faunal turnover driven by regional-scale environmental changes in a vast epeiric sea. *J. South Am. Earth Sci.* 64, 14–26. doi:10.1016/j.jsames.2015.09.009
- Simões, M.G., Rocha-Campos, A.C., Anelli, L.E., 1998. Paleoecology and evolution of Permian pelecypod assemblages (Paraná Basin) from Brazil, in: Johnston, P.A., Haggart, J.W. (Eds.), *Bivalves - an Eon of Evolution: Paleobiological Studies Honoring Norman D. Newell*. University of Calgary Press, Calgary, pp. 443–452.
- Soler-Gijón, R., 1999. Occipital spine of *Orthacanthus* (Xenacanthidae, Elasmobranchii): Structure

and growth. *J. Morphol.* 242, 1–45. doi:10.1002/(SICI)1097-4687(199910)242:1<1::AID-JMOR2>3.0.CO;2-9

Soler-Gijón, R., Moratalla, J.J., 2001. Fish and tetrapod trace fossils from the Upper Carboniferous of Puertollano, Spain. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 171, 1–28.

doi:10.1016/S0031-0182(01)00257-7

Turner, S., 2011. The survivors: Triassic xenacanthiform sharks in Australia. *Ichthyolith Issues Spec. Publ.* 12, 49–50.

Turner, S., Burrow, C.J., 2011. A Lower Carboniferous xenacanthiform shark from Australia. *J. Vertebr. Paleontol.* 31, 241–257. doi:10.1080/02724634.2011.550359

Veiga, F.H., Soares, M.B., Sayão, J.M., 2015. Osteohistology of hyperodapedontine rhynchosaurs from the Upper Triassic of Southern Brazil. *Acta Palaeontol. Pol.* 60, 829–836.

doi:10.4202/app.00074.2014

Wanke, A., 2000. Karoo- Etendeka Uncoformites in NW Namibia and Their Tectonic Implications. Würzburg University.

Woodward, A.S., 1908. The fossil fishes of the Hawkesbury series at St. Peters. *Mem. Geol. Surv. New South Wales Palaeontol.* 10, 1–352.

Woodward, A.S., 1889. Palaeichthyological notes. 2. On *Diplodus moorei*, sp. nov., from the Keuper of Somersetshire. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 3, 297–302.

Würdig-Maciel, N.L., 1975. Ichthyodontes e Ichthyodorulitos (Pisces) da Formação Estrada Nova e sua Aplicação na Estratigrafia do Grupo Passa-Dois. *Pesquisas* 5, 7–85.

Zangerl, R., 1981. Chondrichthyes I. Paleozoic Elasmobranchii, in: Schultze, H.-P. (Ed.), *Handbook of Paleichthyology*. Gustav Fisher, Stuttgart - New York, p. 115.



ARTIGO 3: A new Symmoriformes shark and other chondrichthyan teeth from the earliest Permian of Brazil

Referência completa:

PAULIV, V.E.; Dias, E.V.; Sedor, F.A.; Weinschütz, L.C.; Ribeiro, A.M. **A new Symmoriformes shark and other chondrichthyan teeth from the earliest Permian of Brazil.** *Revista Brasileira de Paleontologia*: Submetido.



REVISTA BRASILEIRA DE PALEONTOLOGIA

Mossoró, 31 de outubro de 2017

Ilmo. Sr.
Victor Eduardo Pauliv
Porto Alegre, RS
Prezado senhor

Informamos que o manuscrito intitulado “A new Symmoriformes shark and other chondrichthyan teeth from the earliest Permian of Brazil”, de autoria de Victor Eduardo Pauliv, Eliseu V. Dias, Fernando A. Sedor, Luiz C. Weinschütz e Ana M. Ribeiro, foi submetido ao processo de avaliação editorial para publicação na Revista Brasileira de Paleontologia.

Atenciosamente,

Kleberson de Oliveira Porpino
Editor-Adjunto
Revista Brasileira de Paleontologia

A NEW SYMMORIFORMES SHARK AND OTHER CHONDRICHTHYAN
TEETH FROM THE EARLIEST PERMIAN OF BRAZIL

VICTOR EDUARDO PAULIV

Programa de Pós-Graduação em Geociências, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul,
Campus do Vale, 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil. *vpauliv@gmail.com*

ELISEU VIEIRA DIAS

Laboratório de Geologia e Paleontologia, Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Estadual do Oeste
do Paraná, Rua Universitária 2069, 85819-110, Cascavel, PR, Brasil. *eliseu.dias@unioeste.br*

FERNANDO ANTONIO SEDOR

Museu de Ciências Naturais, Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, Centro Politécnico,
Jardim das Américas, 81531-990, Curitiba, PR, Brasil. *sedor@ufpr.br*

LUIZ CARLOS WEINSCHÜTZ

Centro de Pesquisas Paleontológicas, CENPALEO, Universidade do Contestado, Av. Pres. Nereu Ramos, 1071,
89300-000, Mafra, SC, Brasil. *luizcw@unc.br*

ANA MARIA RIBEIRO

Museu de Ciências Naturais, Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Av. Salvador França, 1427, 90690-000
Porto Alegre, RS, Brasil. *ana-ribeiro@fzb.gov.br*

ABSTRACT – One of the most important late Paleozoic fossiliferous bearing strata in western Gondwana is the “Lontras Shale” of the (Itararé Group, Paraná Basin), known as a fossil-Lagerstätten unit by its great fossil diversity that includes plants, invertebrates, ichnofossils and a rich ichthyological fauna, mainly composed by exceptionally well preserved actinopterygians. The chondrichthyan remains reported to this shale are represented by three isolated teeth, collected in dark gray shales from an outcrop known as Campaleo, located in Mafra municipality, northeastern region of the Santa Catarina State, south Brazil. One of these teeth is referred here as *Crioselache wittigi* gen. et sp. nov., the first Brazilian species of Symmoriformes shark known so far, while the other two are attributed to undetermined Chondrichthyes. These chondrichthyans lived together with brachiopods, poriferans, conodonts, actinopterygians and crossopterygian fishes in cold waters of a periglacial environment during the earliest Asselian (Cisuralian, Permian) that represents the terminal stage/fase of the Gondwanan Glaciation.

Key-words: Cisuralian, Asselian, Paraná Basin, Taciba Formation, Lontras Shale, Chondrichthyes.

RESUMO – Um dos mais importantes estratos fossilíferos do final do Paleozoico no Gondwana ocidental é o “Folhelho Lontras”, Grupo Itararé, Bacia do Paraná, conhecido como uma unidade “Fóssil-Lagerstätten” pela sua grande diversidade fóssil, que inclui plantas, invertebrados, icnofósseis e uma rica fauna ictiológica, composta principalmente por actinopterígios excepcionalmente bem preservados. Restos de condrictes reportados para esse folhelho são representados por três dentes isolados, coletados em folhelhos cinza-escuros de um afloramento conhecido como Campaleo, localizado no Município de Mafra, região nordeste do Estado de Santa Catarina, Sul do Brasil. Um desses dentes é referido aqui como *Crioselache wittigi* gen. et

sp. nov., a primeira espécie brasileira conhecida de tubarões Symmoriformes, enquanto que os outros dois são atribuídos a Chondrichthyes indeterminados. Estes condrictes viveram junto com braquiópodes, poríferos, conodontes e peixes actinoptérgios e crossoptérgios em águas frias de um ambiente periglacial durante o início do Asseliano (Cisuraliano, Permiano) que representa a fase terminal da Glaciação Gondwânica.

Palavras-chave: Cisuraliano, Asseliano, Bacia do Paraná, Formação Taciba, Folhelho Lontras, Chondrichthyes.

INTRODUCTION

At the end of the last century the chondrichthyan knowledge in the upper Paleozoic strata of the Western Gondwana, especially in the Paraná Basin, was reduced to a few records (*e.g.* Silva-Santos, 1947; Barcellos, 1975; Würdig-Maciel, 1975; Ragonha, 1989a,b, 1990; Richter & Langer, 1998) with only three formally described species: *Sphenacanthus gondwanus* (Silva-Santos, 1947), *Xenacanthus pricei* Würdig-Maciel, 1975 and *Xenacanthus santosi* Würdig-Maciel, 1975.

Lately, many new studies were carried out at the beginning of 21th century, increasing the occurrences of fossil sharks in the Paraná Basin substantially. These occurrences are reported to the following geological formations: Taciba (Sedor *et al.*, 2009; Pauliv *et al.*, 2014b), Irati (Chahud & Petri, 2009, 2010a, b, 2012, 2014; Chahud *et al.*, 2010), Teresina (Richter, 2004, 2005), Corumbataí (Campanelli & Fernandes, 2008; Bertini & Toledo, 2008) and Rio do Rasto (Malabarba *et al.*, 2003; Horn *et al.*, 2009; Laurini *et al.*, 2009; Laurini *et al.*, 2010, 2011, 2012; Pauliv *et al.*, 2012, 2013, 2014a,b, 2017). As consequence, currently, the occurrence of at least four different orders are known and eight species were described: *Wurdigneria obliterated* Richter,

2005; *Tiaraju tenuis* Richter, 2007; *Orodus ipeunaensis* Chahud *et al.*, 2010; *Sphenacanthus sanpauloensis* Chahud *et al.*, 2010; *Sphenacanthus riorastoensis* Pauliv *et al.*, 2012; *Xenacanthus ragonhai* Pauliv *et al.*, 2014; *Triodus richterae* Pauliv *et al.* 2017 and the xenacanthiform *Taquaralodus albuquerquei* (Silva-Santos, 1946) redescribed by Chahud & Petri (2010b). Finally, shark coprolites were described by Ragonha (1987) and by Dentzien-Dias *et al.* (2013), being that these last authors found worm eggs inside these coprolites.

The aim of the present work is the description of a new genus of a Symmoriformes shark as well as other two undetermined chondrichthyan teeth, all collected in the “Lontras Shale” of the Taciba Formation, Itararé Group, Paraná Basin, which were briefly presented by Sedor *et al.* (2009) and Pauliv *et al.* (2014b). These are the only three chondrichthyan specimens known so far found in the “Lontras Shale”, as well as the first identified species of this clade from the whole Itararé Group and the first Symmoriformes.

GEOLOGICAL SETTING

The Paraná Basin is an intracratonic basin with almost 1,700,000 km² deposited on the South American platform, covering part of Brazil, Argentina, Paraguay and Uruguay (Holz *et al.* 2010). This basin deposits was divided by Milani *et al.* (2007) into six supersequences, from base to top: Rio Ivaí (Ordovician/Silurian), Paraná (Devonian), Gondwana I (Carboniferous/Lower Triassic), Gondwana II (Middle to Upper Triassic), Gondwana III (Upper Jurassic/Lower Cretaceous), and Bauru (Upper Cretaceous).

The Gondwana I Supersequence was deposited under a transgressive-regressive cycle, being is subdivided into three groups, the Itararé (glacial/transgressive beds), Guatá (transgressive beds) and Passa Dois Group (regressive beds) following Milani *et al.* (2007). The

Itararé Group comprises an association of glacial-continental and glacial-marine facies, mainly composed by clastic lithologies that includes sandstones, diamictites and other conglomerates, rhythmites, mudstones, shales, and minor coal seams (Holz *et al.*, 2008), considered as deposited during the terminal glacial paleoclimatic stage of the Gondwanic Glaciation (Limarino *et al.*, 2014). This unit is considered by Holz *et al.* (2010) to be of late Carboniferous to early Permian age, spanning from the Bashkirian/Moscovian to the early Sakmarian. Historically, the Itararé Group were lithostratigraphically subdivided by many authors, such as Schneider *et al.* (1974), França & Potter (1988) and Holz *et al.* (2010) with some differences between them, synthesized in the Figure 1. Following Holz *et al.* (2010), four formations divides the Itararé Group: Lagoa Azul, Campo Mourão, Taciba and Rio do Sul (from the base to the top, respectively).

	Schneider <i>et al.</i> (1974)	França & Potter (1988)	Holz <i>et al.</i> (2010)
Itararé Group	Rio do Sul Formation	Taciba Formation	Taciba Formation Rio do Sul Fm. Suspiro Mb. Rio do Sul Fm. Budó Mb.
	"Lontras Shale"	"Folhelho Lontras"	"Folhelho Lontras"
	Mafra Formation	Campo Mourão Formation	Campo Mourão Formation
	Campo do Tenente Formation	Lagoa Azul Formation	Lagoa Azul Formation

Figure 1. Simplified scheme representing the different proposals of subdivisions of the Itararé Group following Schneider *et al.* (1974), França & Potter (1988) and Holz *et al.* (2010), detaching the position of the "Lontras Shale".

The shark materials here described were collected from an outcrop known as Campaleo site (Ricetti et al 2016; Mouro et al. 2016; 2017), which was deposited in the basal portion of the Taciba Formation (following the stratigraphic framework of Holz *et al.*, 2010), located in the northeastern region of the Santa Catarina State, Municipality of Mafra, near the margin of the BR-280 federal highway, coordinates 26°09'29.29"S, 49°48'51.95"W (Figure 2). The fossiliferous beds of this outcrop are composed by dark gray shales which are attributed to the "Lontras Shale", an informal lithostratigraphic unit proposed by Schneider *et al.* (1974). For a detailed lithological profile of the Campaleo site, see Ricetti *et al.* (2016).

The "Lontras Shale" is interpreted as a marine transgressive facies of the Itararé Group related to the deglaciation process (Weinschütz & Castro, 2005), corresponding to the maximum flooding surface of the entire glacial sequence of this group (Holz *et al.*, 2008). This shale was deposited mainly in very quiet and dysoxic environmental conditions, respectively evidenced by the absence of current-driven preferential disposition of skeletons and by a very high total organic matter content (Hamel, 2005), which has mixed, marine and terrestrial origin, but with a marine predominance (Mouro *et al.*, 2017). The dysoxic sea-floor conditions were probably related with the increased productivity in the ocean caused by the increased temperature during deglaciation, marine transgression and the increased input of nutrients from the land and the long-lasting periods of anoxia resulted in the exclusion of potential scavengers and bioturbators (Mouro *et al.* 2017). These conditions allied with the cold temperatures of the glacial paleoclimate, probably slow down the local bacterial activity during the sediment deposition of this shale (Hamel, 2005) and permitted the fossilization of specimens with an exceptional preservation (including soft tissues and whole articulated specimens) that allow to attribute a Konservat-Lagerstätten status to the Campaleo site of "Lontras Shale". In spite of these particular conditions, some fossils of this shale are founded isolated and desarticulated (*e.g.* the

shark specimens described here). Following Hamel (2005) and Mouro *et al.* (2017), this disarticulation could be caused by episodic turbiditic currents (evidenced by diamictites and rithmytes) that mechanically dispersed the some skeletal elements and rapidly burried them together with more complete specimens. This turbiditic currents may also caused a mass mortality of the organisms by the abrupt saturation of sediments on the water collum (Richter, 1991) and by the liberation of the sulfidric acid (resultant of the bacterial decomposition proces) accumulated in sea floor (Hamel, 2005). These dysoxic conditions could favor provide pyrite formation which is comom on the fossils (Hamel, 2005).

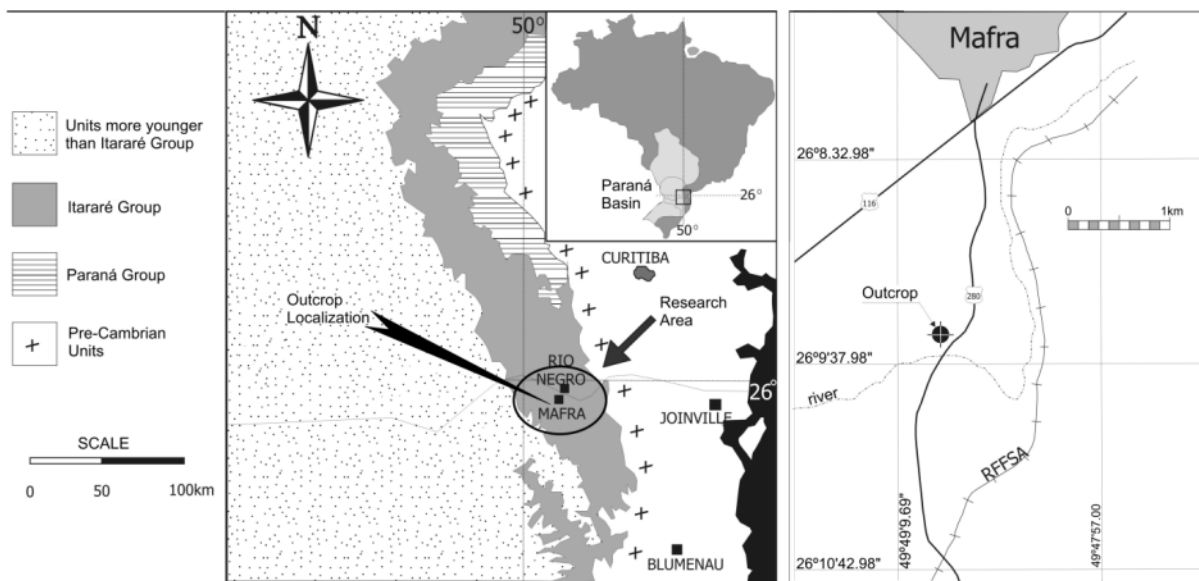


Figure 2. Distribution of the Itararé Group and localization of the Campaleo outcrop in the Municipality of Mafra.

FOSSIL DIVERSITY OF THE “LONTRAS SHALE”

The diversity of the “Lontras Shale” includes: palynomorphs (*e.g.* Dino & Rösler, 2001; Holz *et al.*, 2008); wood fragments (*e.g.* Gnaedinger *et al.*, 2012; Urban *et al.*, 2012); ichnofossils (*e.g.* Balistieri *et al.*, 2002); exceptionally preserved invertebrates such as complete sponges, scolecodonts, brachiopods, bivalves, crustaceans and insects (*e.g.* Ruedemann, 1929; Oliveira 1930; Pinto & Sedor, 2000; Adami-Rodrigues *et al.*, 2011; Mouro *et al.*, 2011; Ricetti *et al.*, 2012; Simões *et al.*, 2012; Mouro *et al.*, 2014; Mouro *et al.*, 2016; Ricetti *et al.*, 2016) and vertebrates, mostly represented by Actinopterygii, but also Crossopterygii, Conodonta and Chondrichthyes. The actinopterygian fauna includes *Santosichthys mafrensis* Malabarba, 1988, *Roslerichthys riomafrensis* Hamel, 2005, *Irajapintoseidon uruguayensis* Beltan, 1975, *Daphnaechelus* sp. and other new genus and species of actinopterygian fishes was reported by Richter (1991, 2004). The crossopterygian isolated scales reported by Richter (1991) were identified as *Coelacanthus* sp. by Richter (2004). The conodonts are represented by several associated mandibular apparatus arranged in parallel and perpendicular planes that were preliminarily attributed to *Mesogondolella* spp. (Wilner *et al.*, 2016). The chondrichthyan remains were briefly reported by Sedor *et al.* (2009) and Pauliv *et al.* (2014) that are detailed in the present contribution.

The biostratigraphic data of the “Lontras Shale” indicate the transition from Carboniferous to Permian systems (Holz *et al.*, 2008), while the age of the Campaleo site is considered to be earliest Permian, just above the Carboniferous-Permian boundary (Holz *et al.*, 2010).

Institutional abbreviations. – **CENPALEO-UNC**, Centro de Paleontológico da Universidade do Contestado, Mafra, Santa Catarina State; **CP**, Coleção Paleontológica, Universidade do Contestado, Mafra, Santa Catarina State; **LaFMA-UFPR**, Laboratorio de Foraminiferos e

Micropaleontologia Ambiental, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Paraná State, Brazil; **LAMIR-UFPR**, Laboratório de Análise de Minerais da Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Paraná State, Brazil; **MCN.P.**, Coleção de Paleontologia do Museu de Ciências Naturais do Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Paraná State, Brazil; **MCN-SCB-UFPR**, Museu de Ciências Naturais do Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná; **LM-UP**, Laboratório de Microtécnica da Universidade Positivo, Curitiba, Brazil.

MATERIAL AND METHODS

The studied material corresponds to three isolated teeth that are housed in the collection of CENPALEO-UNC with the numbers CP-142 (a-b) and CP/E-2995, and in MCN-SCB-UFPR with the number MCN.P.1077 (a-b).

These specimens were prepared under stereomicroscope using mechanical techniques with steel tips, and impregnated with polystyrene dissolved in xylol to increase the fossil resistance. Because of the difficulty in preparing and extracting the fossils from the rocky matrix by its fragility and rareness, to avoid damages on the specimens they were also submitted to a CT-microscan analysis at the LAMIR-UFPR using Skyscan 1172 microscan. Nevertheless, this analysis was inconclusive, because both matrix and fossil presents similar x-ray opacity.

All specimens were photographed with Olympus SZX9 stereomicroscope of LM-UP and with Zeiss Discovery V20 stereomicroscope of LaFMA-UFPR.

The anatomical terminology used follows Ginter *et al.* (2010, fig. 1B-C).

SYSTEMATIC PALEONTOLOGY

Class CHONDRICHTHYES Huxley, 1880

Subclass ELASMOBRANCHII Bonaparte, 1838

Superorder CLADODONTOMORPHI Ginter, Hampe & Duffin, 2010

Order SYMMORIFORMES Zangerl, 1981

Family ?SYMMORIIDAE

Crioselache gen. nov.

Etymology. from Gr. *krýos* = cold, ice + *sélakhos* = cartilaginous fish, in reference to the cold waters that this shark lived due to the Carboniferous–Permian glaciation/deglaciation during the deposition of the Itararé Group.

Holotype. CP-142 (a–b), part and counterpart of an isolated tooth.

Type locality and horizon. Campaleo site, Mafra municipality, northeastern region of Santa Catarina State, Brazil (Figure 2), “Lontras Shale”, Rio do Sul Formation, Itararé Group, Paraná Basin, earliest Asselian age (Cisuralian, Permian) following Holz *et al.* (2010).

Diagnosis. A Symmoriformes shark only known by an isolated tooth, distinguished from other species of this clade by the following unique combination of characters: tooth with a broad mesio-distally base with a single basolabial projection in its aboral-labial margin and five cusps in its oral-labial margin; median cusp taller than the others and laterally flanked by four accessory cusplets (two on each side), in which the innermost cusplets are taller than the outermost; median cusp with a smooth surface, while the accessory cusplets presents longitudinal and discontinuous smooth cristae; labiolingually compressed median cusp with two smooth lateral carinae on its lateral edges.

Crioselache wittigi gen. et sp. nov.

(Figure 3)

Etymology. In honor of Prof. Dr. Ehrenfried Othmar Wittig, who collected and recognized this material as a shark tooth.

Type material. as for the genus.

Type locality and horizon. as for the genus.

Diagnosis. as for the genus.

Description. The specimen CP-142(A,B) corresponds to a part and counterpart of a tooth that has a broad base with 9.2 mm in width (mesio-distally) and 9.8 mm in height (Figure 3). On the limit between the labial and the aboral portion, the base presents a small basolabial projection, which is single and slightly smaller mesio-distally than the base of the median cusp, while the orolabial margin of the base has a crown with five cusps. The median cusp is bigger than the others having 9 mm in height and its base occupy about a half of the tooth base width. The median cusp has a smooth surface, without evidence of longitudinal cristae, is slightly distally curved and labiolingually compressed, forming two carinae on its lateral edges, without evidence of serrations. In lateral view, this cusp has a slightly sigmoidal curvature, been projected labially in its proximal third, lingually curved in its median third and very smoothly curved labially in its distal third. The median cusp is laterally flanked by four accessory cusplets (two on each side), all positioned along the labial margin of the base, in which the mesial cusplet pair has 2.1 mm and 1.2 mm in height (innermost and outermost cusplet, respectively), while the distal pair has 2.3 mm and 0.8 mm. Therefore, the innermost cusplets are taller than the outermost. The surface of these accessory cusplets has some longitudinal and discontinuous smooth cristae.

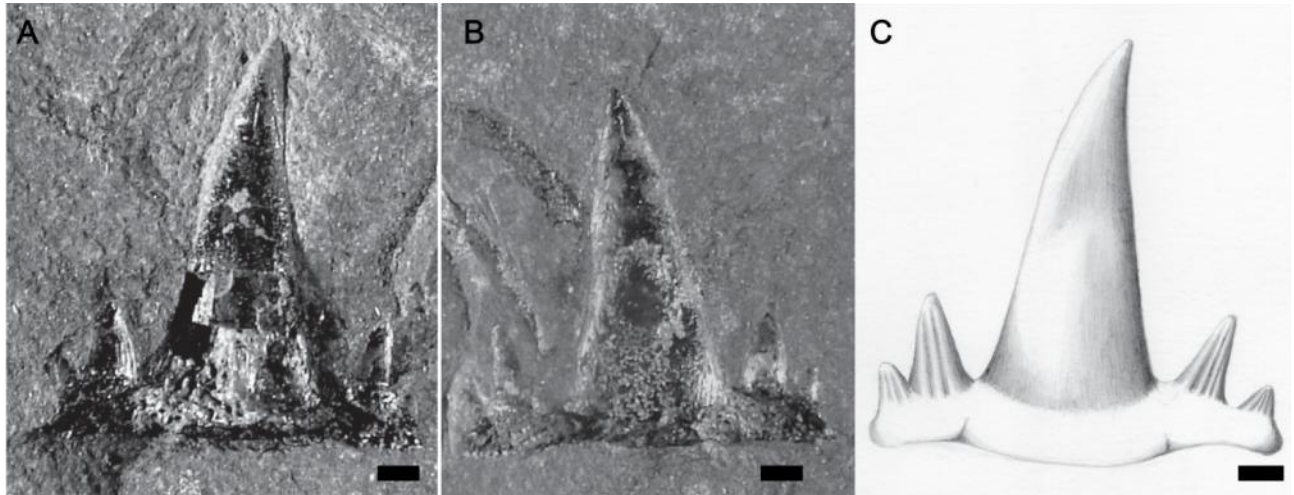


Figure 3. Specimen CP-142(A–B). **A**, part; **B**, counterpart; **C**, reconstruction. Drawing by Nadaline, M.J. Scale bars = 1 mm.

Chondrichthyes incertae sedis

(Figures 4-5)

Material. MCN.P. 1077(a–b), isolated tooth (Figure 4); CP/E-2995, isolated tooth (Figure 5).

Description. The specimen MCN.P. 1077(a–b) is represented by part and counterpart of an isolated tooth preserved in lateral view, presenting 6.7 mm in height and 4 mm labiolingually (Figure 4). The base of this tooth is relatively narrow labiolingually, without a lingual projection or basal tubercle, having a flat aboral surface. The visible portion of the base presents only one cusp that is strongly lingually curved, having 5.5 mm in height. This cusp has a marked lateral carena on its distal third while in its proximal third, at least six smooth cristae. A small lateral portion of the base is preserved on the counterpart as well as the medial third of the cusp.

The specimen CP/E-2995 is preserved in lateral view, having approximately 3.7 mm in height and 3.9 mm labiolingually (Figure 5). This specimen has a broad base lingually elongated, without any evidence of a coronal tubercle. The aboral portion of the base is relatively flat, with a smooth concavity. This tooth has only one visible cusp, implanted labially on the tooth base, having almost 2.5 mm in height. This cusp is strongly lingually curved, almost smooth and presents a strong lateral carina without any evidence of serrations. This carina is distributed from the most apical portion until its proximal portion, splitting dichotomously proximally.

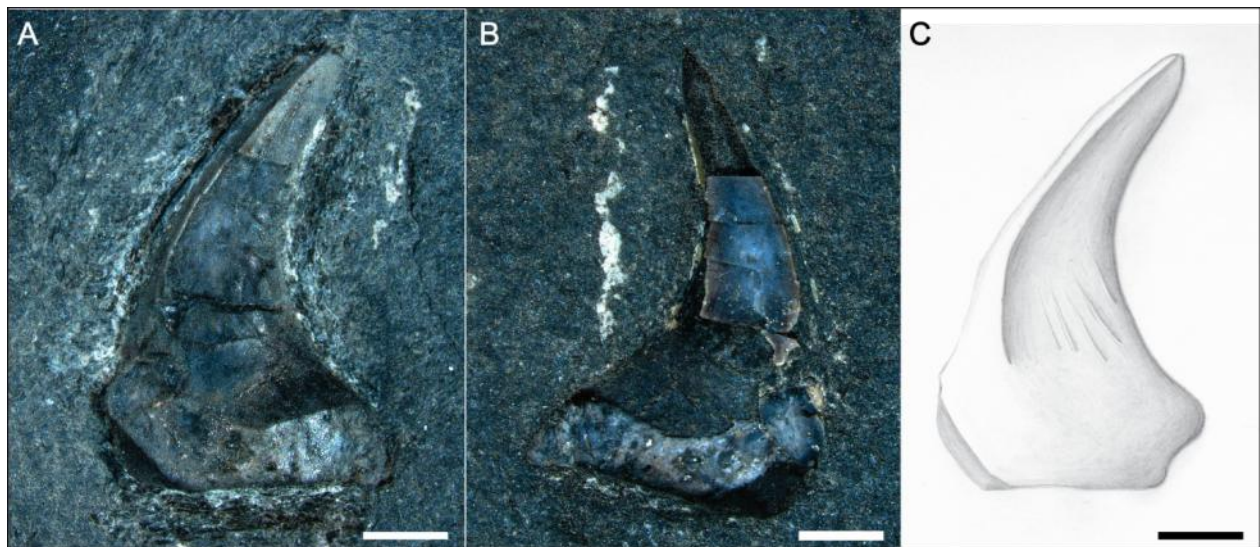


Figure 4. Specimen MCN.P.1077. **A**, part; **B**, counterpart; **C**, reconstruction. Drawing by Nadaline, M.J. Scale bars: 1 mm.

(Figure 5)



Figure 5. Specimen CP/E-2995. Scale bar: 1 mm.

COMPARISON AND DISCUSSION

Symmoriformes is a fossil clade of sharks well known from the Fammenian (Upper Devonian) to Sakmarian (Cisuralian, lower Permian) (Ginter *et al.*, 2010). Nevertheless, a new occurrence reported by Guinot *et al.* (2013) for the latest early Valanginian (Early Cretaceous) of France, enlarged the range of this clade by near 120 million years, been distributed from Upper Devonian to Lower Cretaceous.

Symmoriforms are well known from isolated teeth and complete specimens, including, among others, those described by Lund (1974, 1984, 1985a, b, 1986) from the Bear Gulch limestone, Montana (U.S.A.) as well as by Sequeira & Coates (2000) and Coates & Sequeira (2001) from Scotland, diverging from most of the Paleozoic shark groups, which are mainly known from isolated teeth or spines.

The most remarkable feature found in many Symmoriformes genera (but not in all individuals) is the presence of its distinctive “spine-brush complex”, a modification of the first dorsal fin, as in *Stethacanthus* Newberry, 1889, *Orestiacanthus* Lund, 1984, *Falcatus* Lund, 1985, *Damocles* Lund, 1986, among others. Secondly, this group is characterized by its distinctive teeth with a cladodont design. Following Ginter *et al.* (2010), in labial view, the Symmoriformes teeth are characterized by the following features: usually biconvex median cusp (except large teeth of *Symmorium reniforme* Cope, 1893 in which it is labially flattened); shallow or complete absent basolabial depression; single basolabial projection usually no wider (mesio-distally) than the base of the median cusp. All these features are present in *Crioselache wittigi* gen. et. sp. nov., does not compromise the attribution to this clade. Following Ginter *et al.* (2010), the Symmoriformes are subdivided into two families, both with four valid genera: the Symmoriidae Dean, 1909, which are represented by *Symmorium* Cope, 1893, *Cobelodus* Zangerl, 1973, *Stethacanthus* Newberry 1889 and *Orestiacanthus* Lund, 1984; and the Falcatidae Zangerl, 1990, in which *Falcatus* Lund, 1985, *Damocles* Lund, 1986, *Denaeva* Pruvost, 1922 and *Stethacanthulus* Zangerl, 1990 are attributed. In spite of the dental features seems to be not helpful for distinguishing these families (Ginter *et al.*, 2010), *Crioselache wittigi* gen. et. sp. nov. closely resembles two genera of Symmoriidae: *Symmorium* and *Stethacanthus*, and a comparison between them is presented bellow and in Figure 6.

Symmorium has only one valid species, *Symmorium reniforme* Cope, 1893, described from the Moscovian (Middle Pennsylvanian, Carboniferous) of Illinois and Indiana, U.S.A, based on several partially articulated skeletons (*e.g.* Cope, 1883; Williams, 1985). On the other hand, *Stethacanthus* is known from the Famennian to the Serpukhovian (Upper Devonian to Upper Mississippian, Carboniferous) from Scotland (*e.g.* Sequeira & Coates, 2000; Coates & Sequeira, 2001) and U.S.A. in Montana, Ohio, and Oklahoma (*e.g.* Lund, 1974; Williams, 1985, Zidek,

1993), although very similar isolated teeth are known from the Pennsylvanian of Scotland Ohio, Illinois, Iowa, U.S.A. (see Ginter *et al.*, 2010, p. 64). This genus has two valid species *sensu* Ginter *et al.* (2010): *S. altonensis* (St. John & Worthen, 1875) (and its probable synonym: *Akmonistion zangerli* Coates & Sequeira, 2001) and *S. neilsoni* (Traquair, 1898) (= *Guttarensis neilsoni* Sequeira & Coates, 2000). Comparing *Symmorium* and *Stethacanthus* with *Crioseelache wittigi* gen. et sp. nov., they shares a very similar tooth morphology, mainly in the base shape, with a well distinguished basolabial projection and the slight sigmoidal curvature of the median cusp in lateral view in *Stethacanthus* and in the Brazilian new genus and species. Nevertheless, differently from *Crioseelache wittigi* gen. et sp. nov., *Symmorium* and *Stethacanthus* has the outermost pair of accessory cusplet always bigger than the innermost pair and several narrowly spaced longitudinal cristae on all cusp surfaces, while in *Crioseelache wittigi* gen. et sp. nov., these cristae are absent on the median cusp and the outermost pair of cusplets are smaller than the innermost ones.

Another Brazilian Symmoriformes was reported by Barcellos (1975) from the Bagé municipality, Rio Grande do Sul State, also for the Itararé Group, but for a younger unit, the Budó Member of the Rio do Sul Formation (see Figure 1), with an age between late Asselian to early Sakmarian following the Holz *et al.* (2010). This occurrence is represented by an impression of a complete tooth preserved in labial view, with 5 mm in height and almost 4.1 mm in width (mesio-distally) and presenting the typical symmoriform pattern: a broad base with an evident basolabial projection and a crown with five cusps, which the median cusp is taller and flanked by two pairs of cusplets. All these cusps are elongated and slender. The median cusp has almost 4.2 mm, showing marked longitudinal smooth cristae mainly at the base, while in the lateral cusplets, the outermost pair of cusplets has almost twice the high of the innermost pair, without any evidence of longitudinal cristae. Barcellos (1975) mentioned that this tooth

impression closely resembles those of *Danaea*, what really matches with the teeth descriptions of this genus. Unfortunately, this specimen seems to have been lost, precluding new comparisons.

Another Brazilian undetermined symmoriform was described for the uppermost Bashkirian–Moskovichian (Pennsylvanian, Carboniferous) (following Cunha *et al.*, 2007) Itaituba Formation of the Amazon Basin (northern Brazil) by Duffin *et al.* (1996). It corresponds to an isolated fragmentary tooth that misses one of its lateral portions, comprising a broad base lingually extended with a multicuspoid crown implanted in its labio-coronal portion. The preserved portion of the crown has a large median cusp laterally flanked by three cusplets, in which the median cusplet is larger than the other two cusplets. All these cusps have longitudinal and non bifurcated cristae in both labial and lingual surfaces, but their extension are not evident. These features allowed Duffin *et al.* (1996) to ascribe this specimen to ?*Danaea* sp. Nevertheless, a similar crown pattern also occurs in *Stethacanthulus*.

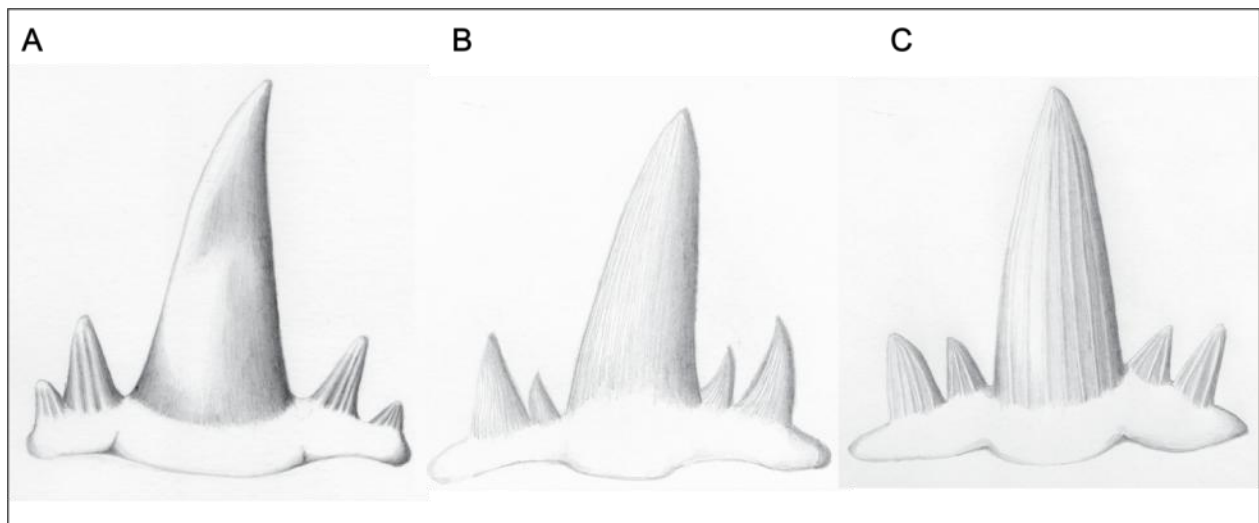


Figure 6. Comparison between *Criosealache wittigi* gen. et. sp. nov. (A) with *Symmorium* (B) and *Stethacanthus* (C). Drawing by Nadaline, M.J.

Concerning the other two undetermined specimens here described, their fragility does not allow a better preparation and consequently, the exposition of diagnostic features, prejudicing a precise identification of them. As previously mentioned, the specimen CP/E-2995 (Figure 5) has a labiolingually elongated base, called as aulacorhize by Ginter *et al.* (2010), which occurs in stem-groups of chondrichthyans, such as the Phebodontiformes, Bransoneliformes, Xenacanthiformes, Cladoselachiformes, Symmoriformes, Ctenacanthiformes and Squatinactiformes. On the other hand, the specimen MCN.P. 1077 (Figure 4) presents a relatively narrow labiolingual base, without a lingual projection or basal tubercle, with a flat aboral surface, which is compatible with anaulacorhize (“euselachian base”) as defined by Ginter *et al.* (2010). Following these authors, this kind of base is a synapomorphy of the crown-group of Chondrichthyes, which includes the Hybodontiformes, Neoselachii, Euselachii *incertae sedis*, such as the Sphenacanthidae and the Euchondrocephali (that includes the Eugeneodontiformes, Orodontiformes, Petalodontiformes and Holocephali). Therefore, as these two specimens (CP/E-2995 and MCN.P. 1077) does not allow an in-depth discussion from systematic and paleoecological point of views, this discussion was focused in the occurrence of the new Symmoriformes *Crioselache wittigi* gen. et sp. nov.

This is the first occurrence of chondrichthyans in the “Lontras Shale”, as well as the oldest record of Symmoriformes for the Paraná Basin. The rareness of Symmoriformes teeth and another Cladodontomorphi teeth in the “Lontras Shale” as well as in another Brazilian Paleozoic units, should be related to a possible tooth retention and low rates of tooth replacement as occurs in some cladodont sharks, including two Symmoriformes: *Symmorium* and *Stethacanthus*, as suggested by Williams (2001), just the two genera that closely resembles *Crioselache wittigi* sp. nov.

These chondrichthyan remains described for the “Lontras Shale” of the Taciba Formation, Itararé Group, Paraná Basin (earliest Asselian age, earliest Permian) includes the first species of a Symmoriformes shark described for the Brazilian territory, named *Crioselache wittigi* gen. et sp. nov and two Chondrichthyes *incertae sedis*. These sharks lived cold marine waters of a periglacial environment together with brachiopods, poriferans, conodonts, actinopterygians and crossopterygian fishes.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors acknowledge MCN-SCB-UFPR for providing most of the necessary infrastructure and equipment needed for the execution of this work, CENPÁLEO and MCN-SCB-UFPR for the specimens assessment, Laboratório de Microtécnica - UP and LaFMA-UFPR for supplying the stereomicroscopes to take photos of the specimens, and, LAMIR-UFPR for providing the micro-CT analysis. This research was supported by the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) grants aided to V.E.P. (process 141235/2013-6) and A.M.R. (process 312085/2013-3). We also thank J. Nadaline for drawing the reconstruction of the teeth here presented and T. Carlisbino his valuable collaboration.

REFERENCES

Adami-Rodrigues, K.; Ricetti, J.H.Z.; Weinschütz, L.C.; Wilner, E. & Smaga, R. 2011. O registro de inseto Ephemeroptera e a contribuição ao estudo paleoclimático no Folhelho Lontras, Permocarbonífero da Bacia do Paraná, Mafra, SC. *In: XXII CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA. Atas*, Natal, p. 490–493.

- Balistieri, P.; Netto, R.G. & Lavina, E.L. 2002. Ichnofauna from the Upper Carboniferous Lower Permian rhythmites from Mafra. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **4**:13–26.
- Barcellos, M.T. 1975. Estudo de escamas e dentes de peixes da Fácies Budó, Sub-grupo Itararé - R.G.S. *Boletim Paranaense de Geociências*, **32**:3–65.
- Bertini, R. & Toledo, C.E.V. 2008. Vertebrate fauna from the lithostratigraphic transition between Tatuí and Irati formations, Lower Permian from the Paraná Basin around Passa Cinco River, Rio Claro and Ipeúna municipalities, São Paulo State. *Paleontologia em Destaque*, Ed. especial, p. 46.
- Campanelli, L.C. & Fernandes, M.A. 2008. Análise da eficiência de diferentes ácidos no processo de remoção dos restos fossilíferos de peixes, em rochas permianas da Formação Corumbataí. *Paleontologia em Destaque*, Ed. especial, p.59.
- Chahud, A.; Fairchild, T.R. & Petri, S. 2010. Chondrichthyans from the base of the Irati Formation (Early Permian, Paraná Basin), São Paulo, Brazil. *Gondwana Research*, **18**:528–537. doi:10.1016/j.gr.2010.01.006
- Chahud, A. & Petri, S., 2009. Novos Xenacanthidae (Chondrichthyes, Elasmobranchii) da base do Membro Taquaral, Formação Irati, Permiano da Bacia do Paraná. *Revista do Instituto Geológico*, **30**:19–24.
- Chahud, A. & Petri, S., 2010a. Contribuição ao estudo do Petalodonte *Itapyrodus punctatus* Silva Santos, 1990. *Revista de Biologia e Ciências da Terra*, **10**:67–75.
- Chahud, A. & Petri, S., 2010b. O tubarão *Taquaralodus albuquerquei* (Silva Santos, 1946) do Membro Taquaral (Permiano, Formação Irati) no Estado de São Paulo. *Acta Biologica Paranaense*, **39**:1–17.
- Chahud, A. & Petri, S. 2012. Cladodontes do Membro Taquaral (Formação Irati, Permiano), Bacia do Paraná. *Boletim Paranaense de Geociências*, **66-67**:23–29.

- Chahud, A. & Petri, S. 2014. New chondrichthyans from the Irati Formation (Early Permian, Paraná Basin), Brazil: origin, paleoenvironmental and paleogeographical considerations. *Proceedings of the Geologists' Association*, **125**:437–445.
doi:10.1016/j.pgeola.2014.07.006
- Coates, M.I. & Sequeira, S.E.K. 2001. A new sethacanthid chondrichthyan from the lower Carboniferous of Bearsden, Scotland. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **21**: 438–459.
doi:0.1671/0272-4634(2001)021[0438:ANSCFT]2.0.CO;2
- Cope, E.D. 1883. On *Symmorium*, and the position of the Cladodont sharks. *American naturalist*, **28**:999–1001.
- Cunha, P.R.C.; Melo, J.H.G. & Silva, O.B. 2007. Bacia do Amazonas. *Boletim de Geociências da Petrobras*, **15**: 227–251.
- Dentzien-Dias, P.C.; Poinar, G.; Figueiredo, A.E.Q.; Pacheco, A.C.L.; Horn, B.L.D. & Schultz, C.L. 2013. Tapeworm Eggs in a 270 Million-Year-Old Shark Coprolite. *PlosOne*, **8**:1–4.
doi:10.1371/journal.pone.0055007
- Dino, R. & Rösler, O. 2001. Significado estratigráfico e paleoambiental da palinoflora de concreções da Formação Rio do Sul (Neopaleozóico da Bacia do Paraná) na região de Mafra, SC. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **2**:148–149.
- Duffin, C.J.; Richter, M. & Neis, P.A. 1996. Shark remains from the Late Carboniferous of the Amazon Basin, Brazil. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte*, **4**:232–256.
- Figueiredo, A.E.Q.; Schultz, C.L. & Dentzien-Dias, P.C. 2012. Considerações sobre a paleoictiofauna da Formação Rio do Rasto, Bacia do Paraná, Permiano Superior, Rio Grande do Sul. *Paleontologia em Destaque*, Ed. Especial, p.124.
- França, A.B. & Potter, P.E. 1988. Estratigrafia, ambiente deposicional e análise de reservatório

- do Grupo Itararé (Permocarbonífero), Bacia do Paraná (Parte 1). *Boletim de Geociências da Petrobras*, **2**:147–191.
- Ginter, M., Hampe, O. & Duffin, C. 2010. Handbook of Paleoichthyology - Chondrichthyes. Paleozoic Elasmobranchii: Teeth. Volume 3D. In: H.-P. Schultze (ed.) *Handbook of Paleoichthyology*, München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil. 168 p.
- Guinot, G., Adnet, S., Cavin, L. & Cappetta, H. 2013. Cretaceous stem chondrichthyans survived the end-Permian mass extinction. *Nature Communications*, **4**:2669.
doi:10.1038/ncomms3669
- Lund, R. 1974. *Stethacanthus altonensis* (Elasmobranchii) from the Bear Gulch limestone of Montana. *Annals of the Carnegie Museum*, **45**: 161-178.
- Lund, R. 1984. On the spines of the Stethacanthidae (Chondrichthyes), with a description of a new genus from the Mississippian Bear Gulch limestone. *Geobios*, **17**: 281–295.
doi:10.1016/S0016-6995(84)80095-9
- Lund, R. 1985a. The morphology of *Falcatus falcatus* (St. John and Worthen), a Mississippian stethacanthid chondrichthyan from the Bear Gulch Limestone of Montana. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **5**:1–19. *doi:10.1080/02724634.1985.10011842*
- Lund, R. 1985b. Stethacanthid elasmobranch remains from the Bear Gulch Limestone (Namurian E2b) of Montana. *American Museum Novitates*, **2828**:1–24.
- Lund, R. 1986. On *Damocles serratus*, nov. gen. et sp. (Elasmobranchii: Cladodontida) from the Upper Mississippian Bear Gulch Limestone of Montana. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **6**: 12-19. *doi:10.1080/02724634.1986.10011594*
- Gnaedinger, S.; Kloster, A.; Adami-Rodrigues, K; Urban, C. & Scomazzon, A.K. 2012. Permineralized woods from Upper Carboniferous – Lower Permian of the Itararé Group, Brazil. In Program and Abstracts of the IAWA Pan-American Meeting. Natal, p. 58–59.

- Hamel, M.-H. 2005. A new lower actinopterygian from the early Permian of the Paraná Basin, Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **25**:19–26. doi:10.1671/0272-4dx.doi.org/10.1671/0272-4634(2005)025[0019:ANLAFT]2.0.CO;2
- Holz, M.; França, A.; Souza, P.A.; Iannuzzi, R. & Rohn, R. 2010. A stratigraphic chart of the Late Carboniferous/Permian succession of the eastern border of the Paraná Basin, Brazil, South America. *Journal of South American Earth Sciences*, **29**:381–399. doi:10.1016/j.jsames.2009.04.004
- Holz, M.; Souza, P.A. & Iannuzzi, R. 2008. Sequence stratigraphy and biostratigraphy of the Late Carboniferous to Early Permian glacial succession (Itararé subgroup) at the eastern-southeastern margin of the Paraná Basin, Brazil. In C. R. Fielding, T. D. Frank, & J. L. Isbell (eds.) *Resolving the Late Paleozoic Ice Age in Time and Space: Geological Society of America Special Paper*. p. 115–129.
- Horn, B.L.D.; Figueiredo, A.E.Q.; Cisneros, J.C. & Dentzien-Dias, P.C. 2009. Preparação química de restos fossilíferos de peixes e anfíbios, em conglomerados da Formação Rio do Rasto (Permiano: Guadalupiano), Estado do Rio Grande do Sul. *Paleontologia em Destaque*, **62**:43.
- Laurini, C.R., Richter, M., Eltink, E. & Langer, M.C., 2011. The largest known chondrichthyan cephalic spine plate (Upper Permian of Brazil). *Ameghiniana*, **48**:R.235.
- Laurini, C.R., Langer, M.C. & Richter, M., 2009. Chondrichthyan teeth from the Rio do Rasto Formation, Permian of Brazil. In 69TH ANNUAL MEETING SOCIETY OF VERTEBRATE PALEONTOLOGY. *Program & Abstracts*, p. 133A.
- Laurini, C.R., Langer, M.C. & Richter, M., 2010. Morfologia e ultra-estrutura de dentes associados a um euseláquio da Formação Rio do Rasto (Permiano Superior, Bacia do Paraná), estado do Paraná. *Paleontologia em Destaque*, Ed. especial, p.21.

- Limarino, C.O., Cesari, S.N., Spalletti, L.A., Taboada, A.C., Isbell, J.L., Geuna, S., Gulbranson, E.L., 2014. A paleoclimatic review of southern South America during the late Paleozoic: a record from icehouse to extreme greenhouse conditions. *Gondwana Research*, **25**:1396–1421. doi:10.1016/j.gr.2012.12.022
- Malabarba, M.C., Abdala, F., Weiss, F.E. & Perez, P.A., 2003. New data on the Late Permian Vertebrate Fauna of Posto Queimado, Rio do Rasto Formation, Southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **6**:49–54.
- Milani, E.J., Henrique, J.G. de M., Souza, P.A. de, Fernandes, L.A., Franca, A.B., 2007. Bacia do Paraná. *Boletim de Geociências da Petrobras* 15, 265–287.
- Mouro, L.D., Dias, E.V., Fernandes, A.C.S., Rogério, D.W., Waichel, B.L. & Guimarães, A.T.B., 2011. Nova abordagem sobre as classes tafonômicas dos poríferos do afloramento Campaleo, Folhelho Lontras, Santa Catarina. In: XXII CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA. *Atas*, Natal, p. 476–478.
- Mouro, L.D., Fernandes, A.C.S., Rogério, D.W. & Fonseca, V.M., 2014. First Articulated Sponge from the Paleozoic of Brazil, and a New Organization of the Order Hemidiscosa. *Journal of Paleontology*, **88**:171–178. doi:10.1666/12-108
- Mouro, L.D., Zatoń, M., Fernandes, A.C.S. & Waichel, B.L., 2016. Larval cases of caddisfly (Insecta: Trichoptera) affinity in Early Permian marine environments of Gondwana. *Scientific Reports*, **6**: 1–7. doi:10.1038/srep19215
- Mouro, L.D., Rakociński, M., Marynowski, L., Pisarzowska, A., Musabelliu, S., Zatoń, M., Carvalho, M.A., Fernandes, A.C.S. & Waichel, B.L., 2017. Benthic anoxia, intermittent photic zone euxinia and elevated productivity during deposition of the Lower Permian, post-glacial fossiliferous Black shales of the Paraná Basin, Brazil. *Global and Planetary Change*, **158**:155–172. doi:10.1016/j.gloplacha.2017.09.017

- Oliveira, E. 1930. Fosseis marinhos na Serie Itararé no Estado de Santa Catharina. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **2**:17–22.
- Pauliv, V.E., Dias, E.V. & Sedor, F.A., 2012. A new species of Sphenacanthid (Chondrichthyes, Elasmobranchii) from the Rio do Rasto Formation (Paraná Basin), southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **15**:243–250. doi:10.4072/rbp.2012.3.01
- Pauliv, V.E. & Dias, E. V., 2013. Chondrichthyes da Formação Rio do Rasto (Permiano) em São Jerônimo da Serra, Estado do Paraná. *Paleontologia em Destaque*, Edição Especial, p.261.
- Pauliv, V.E., Dias, E. V., Sedor, F.A. & Ribeiro, A.M., 2014a. A new Xenacanthiformes shark (Chondrichthyes, Elasmobranchii) from the Late Paleozoic Rio do Rasto Formation (Paraná Basin), Southern Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **86**:135–145. doi:10.1590/0001-37652014107612
- Pauliv, V.E., Dias, E. V., Sedor, F.A. & Weinschütz, L.C., 2014b. Elasmobranchii teeth from the late Carboniferous-early Permian Itararé Group (Paraná Basin), Southern Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Program and Abstracts, p.202.
- Pauliv, V.E., Martinelli, A.G., Francischini, H., Dentzien-Dias, P., Soares, M.B., Schultz, C.L., Ribeiro, A.M., 2017 (*in press*). The first Western Gondwanan species of *Triodus* Jordan 1849: A new Xenacanthiformes (Chondrichthyes) from the late Paleozoic of Southern Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*. doi:10.1016/j.jsames.2017.09.007
- Pinto, I.D. & Sedor, F.A., 2000. A new Upper Carboniferous Blattoid from Mafra Formation. Itararé Group, Paraná Basin, Brazil. *Pesquisas em Geociências*, **27**:45–48.
- Ragonha, E.W., 1987. “Coprólitos espiralados” da Formação Corumbataí. In: X CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA. Anais, Rio de Janeiro, p. 307–317.
- Ragonha, E.W., 1989a. Ictiodorielite de base bulbosa. Evidências de um possível processo articulatório. In: XI CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA. Anais, Curitiba,

p. 177–181.

Ragonha, E.W., 1989b. Placas dentárias de Dipnoi no Grupo Passa-Dois (P-Tr) da Bacia do Paraná. Apreciações Ambientais, climáticas, cronológicas e estratigráficas. *In: XI CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA. Anais*, Curitiba, p. 195–206.

Ragonha, E.W., 1990. Presença de *Xenacanthus* na Formação Rio do Rasto, Estado do Paraná. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **62**:104.

Ricetti, J.H.Z., Weinschültz, L.C., Adami-Rodrigues, K. & Mouro, L.D., 2012. Presença de elementos escolecodontes em possíveis túbulos holometábolos basais na Formação Rio do Sul, Permocarbonífero da Bacia do Paraná. *Paleontologia em Destaque*, **65**:26.

Ricetti, J.H.Z., Schneider, J.W., Ianuzzi, R. & Weinschültz, L.C. 2016 *Anthracoblattina mendesi* Pinto *et* Sedor (blattodea: Phyloblattidae): the most completely preserved south american Palaeozoic cockroach. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **19**:181–194.
doi:10.4072/rbp.2016.2.03

Richter, M., 1991. A new marine ichthyofauna from the Permian of the Paraná Basin of Southern Brazil. University of London, Unpublished PhD Thesis, 233 p.

Richter, M., 2004. Distribution of Permian Fishes of Brazil and their palaeoenvironments. *In: PALAEONTOLOGICAL ASSOCIATION NEWSLETTER - ABSTRACTS OF THE PALAEONTOLOGICAL ASSOCIATION 48TH ANNUAL MEETING*. p. 178–179.

Richter, M., 2005. A new xenacanthid shark (Chondrichthyes) from the Teresina Formation, Permian of the Paraná Basin, Southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **8**:149–158.

Richter, M. & Langer, M.C., 1998. Fish remains from the Upper Permian Rio do Rasto Formation (Paraná Basin) of southern Brazil. *Journal of African Earth Sciences*, **27**:158–159.

- Ruedemann, R., 1929. Fossils from the Permian tillite of São Paulo, Brazil and their bearing on the origin of tillite. *Bulletin of the Geological Society of America*, **40**:417–426.
- Schneider, R.L., Mühlmann, H., Tommasi, E., Medeiros, R.A., Daemon, R.F., & Nogueira, A.A., 1974. Revisão Estratigráfica da Bacia do Paraná. *In: XXVIII CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA. Anais*, Porto Alegre, p. 41–65.
- Sedor, F.A., Dias, E. V. & Weinschütz, L.C., 2009. Chondrichthyes na Formação Rio do Sul (Carbonífero Superior/Permiano Inferior) de Santa Catarina, Brasil. *Paleontologia em Destaque*, **62**:19.
- Sequeira, S.E.K. & Coates, M.I., 2000. Reassessment of ‘*Cladodus*’ *neilsoni* Traquair: a primitive shark from the lower Carboniferous of East Kilbridge, Scotland. *Palaeontology*, **43**: 153–172. doi:10.1111/1475-4983.00122
- Silva-Santos, R. da, 1947. Um *Ctenacanthus* do Gondwana brasileiro. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **19**:247–248.
- Simões, M.G., Neves, J.P., Anelli, L.E. & Weinschütz, L.C., 2012. Permian bivalves of the Taciba Formation, Itararé Group, Paraná Basin, and their biostratigraphic significance. *Geologia USP. Série Científica*, **12**:71–82. doi:10.5327/Z1519-874X2012000100006
- Urban, C., Gnaedinger, S., Adami-Rodrigues, K. & Scomazzon, A. K., 2012. Primer registro de maderas fósiles del Grupo Itararé, Carbonífero-Superior-Pérmico Inferior, Brasil. *Ameghiniana*, **49**: R126. doi:10.5710/AMGH.v49i4.4
- Weinschütz, L.C. & Castro, J.C. De, 2005. A Sequência Mafra Superior/Rio do Sul Inferior (Grupo Itararé, Permocarbonífero) em sondagens testemunhadas da região de Mafra (SC), margem Leste da Bacia do Paraná. *Geociências*, **24**:131–141.
- Williams, M.E., 1985. The “Cladodont level” sharks of the Pennsylvanian black shales of central North America. *Palaeontographica A*, **190**: 83–158.

- Williams, M.E., 2001. Tooth retention in cladodont sharks: with a comparison between primitive grasping and swallowing, and modern cutting and gouging feeding mechanisms. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **21**: 214–226. doi:10.1671/0272-4634(2001)021[0214:TRICSW]2.0.CO;2
- Wilner, E., Lemos, V.B. & Scmazzon, A.K., 2016. Associações naturais de conodontes *Mesogondolella* spp., Grupo Itararé, Cisuraliano da Bacia do Paraná. *Gaea – Journal of Geoscience*, **9**:30-36.
- Würdig-Maciel, N.L., 1975. Ichthyodontes e Ichthyodorulitos (Pisces) da Formação Estrada Nova e sua Aplicação na Estratigrafia do Grupo Passa-Dois. *Pesquisas*, **5**:7–85.



ANEXOS



HISTÓRICO ESCOLAR

Doutorado



Victor Eduardo Pauliv Cardenes da Costa

210678



Selecione o Curso

GEOCIÊNCIAS - Doutorado

Selecionar

Lista das atividades de ensino do aluno avaliadas pelo curso.

HISTÓRICO CURSO GEOCIÊNCIAS - Doutorado - 01/03/2013					
Período Letivo	Código	Disciplina	Créditos	Conceito	Situação
2015/02		Disciplina - Estudos avançados em zoologia II - fundamentos de taxonomia	2	A	Aprov. Externo
2015/02	BAN00019	Tópicos Especiais em Biologia Animal - Técnicas de Histologia e Microscopia Eletrônica e suas Aplicações nos Estudos de Biologia Reprodutiva e Biologia Comparada	2	A	Aprovado
2014/02		Disciplina - Biogeografia	3	A	Aprov. Externo
2014/02	GEB41-41	T.E. em Paleontologia: MICROESTRUTURA de ossos fósseis	2	B	Aprovado
2014/01	GEB41-36	T.E. em Paleontologia: Fidelidade quantitativa - A interface entre a bio	2	A	Aprovado
2013/01	GEB41-31	T. E. em Paleontologia: sistemática cladística aplicada à paleontologia	2	B	Aprovado
12/06/2015		Exame de Qualificação	-	-	Aprovado
		Aproveitamento de Crédito neste Ingresso	24	-	Aprov. neste ingresso
		Aproveitamento de Inglês	-	-	-
		Espanhol em 22/05/2015	-	-	-

Totais	
Créditos Cursados com Aprovação neste Curso:	8
Aproveitamento de Créditos neste Ingresso:	24
Créditos por Aproveitamento Externo:	5
Total:	37

Qualificação

Exame de Qualificação
Título: Origem e evolução inicial dos elasmobrânquios e o registro do grupo no Permiano Brasileiro
Data Início: 01/03/2013
Modalidade: Monografia
Parecer favorável: Sim



Mestrado



Victor Eduardo Pauliv Cardenes da Costa

210678



Selecione o Curso

GEOCIÊNCIAS - Mestrado Acadêmico ▾

Selecionar

Lista das atividades de ensino do aluno avaliadas pelo curso.

HISTÓRICO CURSO					
GEOCIÊNCIAS - Mestrado Acadêmico - 01/03/2011					
Período Letivo	Código	Disciplina	Créditos	Conceito	Situação
2011/02	GEB00119	EVOLUÇÃO DOS MAMÍFEROS SUL-AMERICANOS	3	A	Aprovado
2011/02	GEB41-23	Temas Especiais em Paleontologia: Evolução dos euteriodontes permianos e	2	A	Aprovado
2011/01	GEB00007	Paleoecologia e Bioestratigrafia: conceitos e aplicações	6	A	Aprovado
2011/01	GEB00035	Paleontologia de Vertebrados I: Estudo do Esqueleto Cranial	4	A	Aprovado
2011/01	GEB00036	Paleontologia de Vertebrados II - Est. Esqueleto Pós-Cranial	5	A	Aprovado
2010/02	GEB41-28	T.E. em Paleontologia: Tafonomia	5	A	Aprovado
		Inglês em 14/07/2010	-	-	-

Totais	
Créditos cursados com aprovação neste curso:	25
Total:	25

ANEXO I

Título da Dissertação/Tese:

**" CONTRIBUIÇÕES AO CONHECIMENTO SOBRE OS CHONDRICHTHYES
PERMIANOS DA BACIA DO PARANÁ NO BRASIL "**

Área de Concentração: Paleontologia

Autor: **Victor Eduardo Pauliv da Costa**

Orientadora: Profa. Dra. Ana Maria Ribeiro

Examinador: Prof. Dr. Felipe Lima Pinheiro

Data: 12/11/2017

Conceito: **A**

PARECER:

O candidato foi bem sucedido em apresentar um texto integrador didático e abrangente, mostrando o conhecimento necessário para a integração dos artigos da tese. A maturidade esperada para um candidato a doutor é evidenciada no posicionamento crítico do autor nas atribuições taxonômicas de materiais previamente publicados.

O autor apresenta três manuscritos. Dentre, um já se encontra publicado e dois encontram-se submetidos a periódicos conceituados dentro da área de Paleontologia. Os manuscritos são obras originais e apresentam contribuições relevantes para a área de estudo abordada pelo candidato.

Concluindo, o candidato está, em minha perspectiva, perfeitamente apto ao grau de Doutor em Geociências.

F. L. P.

Assinatura: *[Handwritten Signature]*
Ciente do Orientador: *[Handwritten Signature]*
Ciente do Aluno:

Data: 11/12/2017.

Diutor E.P. Cordem de Costa

ANEXO I

Título da Dissertação/Tese:

" CONTRIBUIÇÕES AO CONHECIMENTO SOBRE OS CHONDRICHTHYES PERMIANOS DA BACIA DO PARANÁ NO BRASIL "

Área de Concentração: Paleontologia

Autor: **Victor Eduardo Pauliv da Costa**

Orientadora: Profa. Dra. Ana Maria Ribeiro

Examinador: Prof. Dr. Ernesto Luiz Correa Lavina

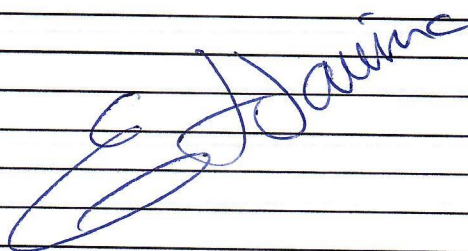
Data: PAlegre, 11 de dezembro de 2017

Conceito: A (Excelente)

PARECER:

Tese muito bem elaborada. Aborda um tema complexo e atinge resultados importantes. Os tres artigos, um dos quais ja publicado, acrescentam um conjunto relevante de novas informações sobre os chondrichthyes permianos da Bacia do Paraná.

A tese nos apresenta falhas ou omissões importantes. Alguns aspectos mais criticas foram discutidas, sendo que o Victor demonstrou sempre domínio do tema. A apresentação foi excelente.



ANEXO I

Título da Dissertação/Tese:

" CONTRIBUIÇÕES AO CONHECIMENTO SOBRE OS CHONDRICHTHYES PERMIANOS DA BACIA DO PARANÁ NO BRASIL "

Área de Concentração: Paleontologia

Autor: Victor Eduardo Pauliv da Costa

Orientadora: Profa. Dra. Ana Maria Ribeiro

Examinadora: Profa. Dra. Valéria Gallo

Data: 11/12/2017

Conceito:

PARECER:

Trata-se de um trabalho de ampla abrangência, incluindo não só a taxonomia de tubarões do Paleozóico, como também importantes questões paleoambientais e evolucionárias.

Diversas sugestões foram por mim entregues ao candidato que se dispôs a incluí-las nas futuras publicações.

O candidato apresentou a tese de forma bastante clara e fez muito a responder discussões e debates sobre os questionamentos levantados, de forma segura e consistente.

Deve destacar que o tema abordado é de difícil estudo por falta de material discutido e, muitas vezes mal preservado. Há poucos pesquisadores no Brasil atualmente, estudando dentes isolados de Chondrichthyes paleozóicos. Sugiro, por fim, que o candidato utilize mais recursos tais como Histologia e ultra-estrutura para aperfeiçoar a taxonomia e a descrição dos dentes.

