

ISMAR DE SOUZA CARVALHO  
*Editor*

# PALEONTOLOGIA

PALEOVERTEBRADOS  
PALEOBOTÂNICA

3ª edição

VOLUME 3



EDITORA INTERCIÊNCIA



**PALEOVERTEBRADOS  
PALEOBOTÂNICA**

# **PALEONTOLOGIA**

**3ª edição**

**VOLUME 3**

ISMAR DE SOUZA CARVALHO  
Editor

# PALEONTOLOGIA

PALEOVERTEBRADOS  
PALEOBOTÂNICA



3ª edição

VOLUME 3



EDITORA INTERCIÊNCIA  
Rio de Janeiro – 2011



Copyright © 2011, by Ismar de Souza Carvalho

Direitos Reservados em 2011 por Editora Interciência Ltda.

Diagramação: Claudia Regina S. L. de Medeiros

Revisão Ortográfica: Maria Angélica V. de Mello  
Maria Paula da Mata Ribeiro

Ilustração da Capa e Design: Fernando Correia (www.efecorreia-artstudio.com)

Tiragem: 3.000 exemplares

CIP-Brasil. Catalogação-na-Fonte  
Sindicato Nacional dos Editores de Livros, RJ

P184

3ª ed.

v.3

Paleontologia: paleovertebrados, paleobotânica, volume 3 / Ismar de Souza Carvalho, editor. – 3ª ed. –  
Rio de Janeiro: Interciência, 2011.

448p.: 28cm

Inclui bibliografia e índice

ISBN 978-85-7193-256-2

1. Paleontologia. I. Carvalho, Ismar de Souza.

11-2536.

CDD: 560

CDU: 56

É proibida a reprodução total ou parcial, por quaisquer meios,  
sem autorização por escrito da editora.

[www.editorainterciencia.com.br](http://www.editorainterciencia.com.br)



Editora Interciência Ltda.

Rua Verna Magalhães, 66 – Engenho Novo

Rio de Janeiro – RJ – 20710-290

Tels.: (21) 2581-9378 / 2241-6916 – Fax: (21) 2501-4760

e-mail: vendas@editorainterciencia.com.br

Impresso no Brasil – Printed in Brazil

# AGRADECIMENTOS

---

O fomento à pesquisa de instituições, como a Fundação Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio Grande do Sul (FAPERGS), Fundação Carlos Chagas Filho de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro (FAPERJ), Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), Serviço Geológico do Brasil (CPRM) e Fundação Universitária José Bonifácio (FUJB), possibilitou muitos dos resultados e informações científicas aqui apresentados.

Foi de grande importância, também, a colaboração do Prof. Leonardo Borghi (UFRJ) e do Dr.

Edison José Milani (PETROBRAS) na publicação da obra.

A autora do capítulo 4 agradece a G. Shu e Meirong Cheng pela cessão de imagens. O autor do capítulo 6 agradece a Felipe Mesquita de Vasconcellos e a Thiago da Silva Marinho. Os autores do capítulo 8 agradecem a Jorge Ferigolo. Os autores do capítulo 9 agradecem a Pollyanna Alves de Barros pela revisão do texto. As autoras dos capítulos 10, 12, 14 e 15 expressam seu agradecimento a Isabela Degani Schmidt pela cuidadosa revisão geral do texto.

Por fim, à UFRJ – Universidade Federal do Rio de Janeiro, pela ambiência e pelo estímulo intelectual na elaboração do livro.





# APRESENTAÇÃO

A Paleontologia, ciência dedicada ao estudo dos diferentes organismos que habitaram a Terra no transcorrer do tempo geológico, mostra-se como uma área de conhecimento diversificada e com diferentes interfaces com outras ciências. Envolve, assim, conhecimentos advindos da Geologia, Biologia, Física, Química e Matemática, que conjugadas possibilitam uma compreensão integrada dos eventos e fenômenos que resultaram nas transformações ambientais e da biota durante a história geológica de nosso planeta.

Desde o surgimento da vida na Terra, as adaptações, transformações e inovações demonstradas pelos organismos evidenciam-nos fenômenos e uma temporalidade que em muito transcende a dimensão da existência humana, marcada pelo surgimento e desaparecimento de continentes, bem como catástrofes ecológicas que levaram à extinção incontáveis espécies animais e vegetais. A presente edição do livro *Paleontologia* apresenta os diversos grupos que existiram nos últimos 3,8 bilhões de anos, bem como os contextos geológico e paleobiológico em que se inseriam.

Este livro conta-nos a instigante história geológica da vida. Trata-se de uma obra destinada a todos aqueles que desejam ampliar seus conhecimentos sobre a diversidade e as transformações pelas quais passou o mundo orgânico no decurso do tempo profundo.

*PALEONTOLOGIA* (3ª edição) encontra-se dividido em três volumes. O primeiro abrange os conceitos e métodos para o estudo dos fósseis. No segundo volume encontram-se aspectos relativos aos Paleoinvertebrados e Microfósseis. Já o terceiro volume apresenta os Paleovertebrados e a Paleobotânica.

No âmbito do primeiro volume estão os fundamentos dos estudos paleontológicos, tais como o significado dos fósseis, sua análise tafonômica e aplicação estratigráfica. Também são abordados temas como fósseis químicos, teorias evolutivas, causas das extinções, paleoecologia, paleobiogeografia e a origem das formas mais primitivas de vida, análise dos procedimentos para a curadoria paleontológica e jazigos fossilíferos. A curadoria analisa aspectos como a guarda e a manutenção de coleções de fósseis, métodos tradicionais e digitais de preparação e estudo de microfósseis e macrofósseis, bem como a confecção de réplicas. Os jazigos fossilíferos abrangem temas relativos ao Brasil, Portugal e países africanos de língua portuguesa, visando a uma maior integração dos membros da comunidade lusófona. No segundo volume são analisados vários filos de invertebrados, tais como os anelídeos, briozoários, braquiópodes, moluscos, cnidários, artrópodes e equinodermas, e sua utilização na paleoecologia. Já os microfósseis e palinóforos são enfatizados quanto à sua aplicação bioestratigráfica e uso na interpretação paleoambiental. O último volume apresenta uma abordagem dos vertebrados e vegetais existentes no registro geológico e de suas aplicações em paleoecologia, paleogeografia e paleoclimatologia.

A obra *PALEONTOLOGIA* é um esforço coletivo de grande número de renomados geocientistas do Brasil e de Portugal, dedicada à qualificação de todos os interessados na compreensão dos aspectos da história geológica da vida.

*Editor*





## PREFÁCIO

Em um País como o Brasil, onde a ciência avança por espasmos, testemunhar a publicação da terceira edição da obra *Paleontologia* é altamente auspicioso. Organizar o conhecimento consome tempo e demanda recursos, requer persistência e dedicação. Sob a coordenação do Doutor Ismar de Souza Carvalho, que mobilizou um representativo grupo de especialistas em torno deste projeto, o conteúdo do livro – agora apresentado em três volumes – vem sendo permanentemente revisto e ampliado nos dez anos que se passaram desde a primeira edição. Seguramente, *Paleontologia* é a principal referência para o ensino desta disciplina em diversos níveis do sistema educacional brasileiro na atualidade, e uma fonte de divulgação dessa vertente das Geociências junto ao público não especialista. Se o utilizarmos como indicador da pujança deste ramo das Ciências da Terra, há que se celebrar a presente edição da obra.

Consagrados como protagonistas da fantasia *hollywoodiana*, os gigantescos répteis mesozoicos constituem ícones popularizados de uma atividade que se desenvolve em múltiplas escalas de observação. Na essência de sua abordagem de trabalho, qualquer que seja o grupo fóssil em análise, a Paleontologia constitui nosso elo mais tangível de ligação com o passado da Terra, e isso ultrapassa o significado frio de um achado científico: os fósseis são capazes de nos emocionar, sejamos cientistas ou leigos frequentadores de cinema. Ao evidenciar a presença de espécimes fósseis nas seções sedimentares em estudo, o pesquisador depara-se não apenas com restos da vida pretérita em nosso planeta: associam-se a eles um grande número de preciosas informações diretas e indiretas sobre as condições geológicas vigentes no passado. Fortalecidas pela interação com outros ramos geocientíficos, das obser-

vações paleontológicas decorrem interpretações sobre o paleoclima, a paleobatimetria, o paleoambiente deposicional entre outras, cujo entendimento é requisito fundamental a um consistente relato da evolução dos sistemas geológicos da Terra.

Tais premissas de estudo alcançam para muito além de uma abordagem puramente acadêmica. Inseridas no fluxo de trabalho da indústria do petróleo, por exemplo, as técnicas da Bioestratigrafia empregando microfósseis proveem indispensável suporte ao processo de investigação exploratória e aos estudos de reservatórios petrolíferos. Atuando em cooperação com outras disciplinas no âmbito da Geologia do Petróleo, tais como a Geoquímica, a Sedimentologia, a Estratigrafia e a Geofísica, resultam das investigações bioestratigráficas o posicionamento no tempo geológico das seções atravessadas por poços e a correlação estratigráfica através das bacias sedimentares. Tais técnicas são de efetivo valor no suporte à prospecção petrolífera.

Mas, se por um lado, a terceira edição de *Paleontologia* sinaliza positivamente, de outro, somos obrigados a reconhecer que, em nosso País, ainda estamos no início. Há muito a fazer no que tange ao cadastramento e à preservação dos sítios fossilíferos já identificados e no planejamento integrado da pesquisa dos cinco milhões de quilômetros quadrados de terrenos sedimentares brasileiros. Nesse particular, vislumbra-se para a Paleontologia nacional um relevante papel a desempenhar na edificação da Cronoestratigrafia do Brasil.

Com a honrosa exceção da Série do Recôncavo – resultado do trabalho de exploracionistas da Petrobras, os quais fundamentaram seu esquema bioestratigráfico local nos ostracodes não marinhos do



Eocretáceo presentes nas rochas que preenchem o rifte baiano, as demais seções sedimentares das bacias brasileiras apresentam zoneamentos referidos eminentemente a biozonas internacionais. A estratégia conveniente de importação de padrões acaba por nos cobrar um preço muito elevado junto à comunidade geocientífica mundial, que se manifesta num virtual desconhecimento das seções de referência para as diferentes sequências das bacias sedimentares brasileiras. As *chronostratigraphic charts* internacionais não consideram a existência de um registro estratigráfico particularizado em nosso País, uma vez que ajustamos e denominamos nossos intervalos rocha-tempo como Frasniano, Artinskiano, Aptiano e assim por diante. Como resultado da adoção dessa postura – talvez a única viável até agora – não angariamos as necessárias credenciais para entrar com voz ativa em uma das discussões mais fundamentais da Geologia, qual seja a da completude do registro estratigráfico. Por enquanto,

teremos que continuar aceitando que as seções sedimentares mais completas e representativas localizam-se alhures, invariavelmente no Hemisfério Norte.

A edificação da Cronoestratigrafia do Brasil é um empreendimento de investigação científica que se impõe às Geociências de nosso País. Tal projeto somente será factível através de um planejamento integrado, com ampla mobilização e gestão articulada de equipes multidisciplinares, com a atuação de especialistas em Geocronologia, Geoquímica, Sedimentologia, Estratigrafia e, é claro, Paleontologia. Será mais uma das necessárias construções de longo prazo em nosso país-continente, mas com o potencial de elevação das Ciências da Terra nacionais a um patamar ainda não vivenciado de reconhecimento, independência e soberania.

*Edison José Milani*

Rio de Janeiro, junho de 2010

## PREFÁCIO da 2ª Edição

O livro *Paleontologia*, que ora se publica em segunda edição, marca de forma auspiciosa o início do século XXI. Já na primeira edição a qualidade do livro propiciou o interesse de estudantes de todos os tipos, dos leigos, e mesmo de paleontólogos nas outras áreas fora de suas especialidades.

A primeira edição foi primorosa pelo cuidado com que os assuntos foram abordados e pelas ilustrações que sintetizam valiosas informações sobre os grupos de fósseis estudados. Nesta segunda edição ampliou-se o leque de assuntos tratados além do rearranjo de alguns itens. A segunda edição, diferente da primeira, está saindo em dois volumes.

O primeiro volume da segunda edição contém novos capítulos em relação à primeira edição, abrangendo assuntos de grande atualidade e de interesse. A escolha destes novos capítulos foi criteriosa, como se pode verificar pelas sucintas apreciações colocadas a seguir.

a) Estratigrafia de Sequências – A sua inclusão neste livro é importante para encarecer o papel dos fósseis no reconhecimento das sequências. Como basicamente as sequências se constroem pelas variações laterais de paleoambientes, os fósseis tornam-se extremamente úteis, pois suas associações são decisivas nestas reconstruções. Nem sempre este papel dos fósseis é reconhecido.

b) Extinções – A proposição, a partir de 1980, de causas astronômicas para as chamadas extinções em massa, que seriam evidenciadas pelas anomalias de irídio nos depósitos onde foram verificadas as extinções, resultou, como corolário, a estratégia dos paleontólogos e estratígrafos, que passaram a detalhar centímetro por centímetro as camadas geológicas, contendo os fósseis situados abaixo e acima dos horizontes que testemu-

nhariam as extinções. Passou-se a pesquisar, ainda, as causas das diferentes sensibilidades dos organismos que viveram na época das extinções que permitiram que alguns atravessassem incólumes os tempos difíceis.

c) Vida primitiva – Nas últimas décadas, ampliou-se muito o conhecimento de organismos que viveram antes de 540 milhões de anos. Conscientizou-se no meio científico que estes seres antigos já possuíam certo grau de organização diferente do que se pensava antes. Neste capítulo novo, o leitor tem noção da complexidade desta vida primitiva.

d) O conhecimento da evolução das angiospermas se reveste de grande interesse, pois as plantas com flores são as hoje predominantes nos continentes.

e) Os chamados “fósseis químicos”, compostos químicos orgânicos que hoje estão conservados em certos ambientes, são importantes por fornecer informações sobre características físico-químicas dos ambientes. O valor destas informações aumenta quando estes “fósseis químicos” se encontram associados aos fósseis.

f) O capítulo sobre Palinologia, serve, nesta segunda edição, como introdução ao capítulo de Paleopalinologia.

g) Os processos de alteração *post-mortem* dos organismos, durante a fossilização (Tafonomia) que já constava da primeira edição, possuem complementação nesta segunda edição, ou seja, alterações após o soterramento final, com o capítulo “Fossildiagenese”.

Os ostracodes, originalmente examinados junto com os outros crustáceos na primeira edição, são aqui reunidos aos outros microfósseis.

O segundo volume foi reservado a considerações sobre a curadoria de coleções científicas e de jazigos fossilíferos, bem como apresentações de técnicas de separação de fósseis da matriz (i.é, de depósitos que

os contêm), técnicas de tratamento de fósseis para melhorar a visibilidade de suas características morfológicas e preparação de moldes e réplicas de fósseis, em muitos casos melhorando a apresentação de suas características morfológicas.

Ao lado da exposição sobre importantes fósseis de outros países, este livro, sempre que possível, discute sobre fósseis brasileiros.

Em suma, esta edição amplia o escopo da primeira edição, mostrando uma Paleontologia mais abrangente e, o que é mais importante, mantendo a alta qualidade de apresentação e da impressão do texto. O coordenador, os colaboradores e a editora estão de parabéns.

*Setembrino Petri*  
Julho de 2004

## PREFÁCIO da 1ª Edição

O famoso paleontólogo de vertebrados George Gaylord Simpson, com a sua extraordinária experiência de estudioso, mas principalmente de paleontólogo explorador, escreve no seu relatório de expedições na Patagônia, *Attending Marvels*: "A caça aos fósseis é de longe o mais fascinante de todos os esportes. Nele, a gente acha incerteza, excitação e todo o arrepio do jogo de azar, sem nenhum dos aspectos negativos dele. (...) No próximo morro pode estar enterrada a grande descoberta (...). Além do mais, o caçador de fósseis não mata, ele ressuscita." Ler e estudar este manual de Paleontologia, editado por Ismar de Souza Carvalho, professor da UFRJ e presidente da Sociedade Brasileira de Paleontologia (já meu companheiro de trabalho de campo nos sertões do Nordeste), introduz os leitores a este gênero fascinante de esporte, quer eles sejam estudantes de Ciências da Terra ou de Biologia, quer estudantes de pós-graduação interessados em Paleontologia, ou mesmo pessoas letradas apaixonadas pela natureza.

A Paleontologia é importante não somente para os que estudam o mundo e a vida antigos, mas também para quem estuda os atuais; de fato não é possível entender os vivos de hoje, animais e plantas – e nem o mundo em geral – sem conhecer os vivos antigos, como eles nos são testemunhados pelos fósseis. Não é possível entender a própria espécie humana sem conhecer sua evolução. Os fósseis nos ensinam nossas origens físicas e nos colocam corretamente no conjunto da criação. Dinossauros ou foraminíferos, árvores fósseis ou diatomáceas, mamíferos ou peixes, o estudo da Paleontologia nos faz entender que todos eles são nossos parentes, irmãos de sangue e DNA.

A Paleontologia é uma ciência indispensável ao geólogo por lhe permitir resolver, muitas vezes já no

campo, problemas de datação, de relacionamento entre formações rochosas, até de posição tectônica das camadas. Para um exemplo muito atual, uma pegada de dinossauro, de boa qualidade, descoberta em arenitos grossos, no passado considerados silurianos ou devonianos, permite ao geólogo modificar esta formação rochosa, na coluna estratigráfica, do Paleozoico para o Mesozoico, alterando em 200 milhões de anos, ou mais, sua datação, sem contar as vantagens que a Paleontologia, principalmente a Micropaleontologia, proporciona à prospecção de petróleo e outros hidrocarbonetos.

O livro é entendido e projetado sobretudo para os técnicos e candidatos; atualmente, porém, a Paleontologia escapou, de alguma forma, das mãos dos especialistas e virou uma paixão de massa, pelo menos no que diz respeito às formas animais mais intrigantes e gigantes que estimulam a imaginação popular. Assim, pessoas leigas, mas cultas, também acharão interessante e até agradável a leitura e a consulta deste texto.

Apesar deste novo e mais amplo interesse pela Paleontologia, no Brasil não havia obras recentes deste tipo. A tradução de manuais estrangeiros não satisfaria a necessidade de pôr em destaque, grupo por grupo e, em geral, os fósseis brasileiros e sul-americanos, bem como contribuiria para a manutenção de uma desagradável situação de dependência cultural, já plenamente superada.

Este livro é uma obra original e extremamente interessante, surgida da colaboração de uma trintena de afirmados paleontólogos brasileiros, representantes de quase todas as universidades federais e algumas outras privadas, bem como de alguns dos principais museus do país, especialistas cada um em cada cam-



po. O livro abrange, então, a experiência de muita gente, quer experiência de campo e de laboratório, quer experiência didática de um grande número de docentes em cursos de graduação e pós-graduação nas diferentes regiões do país. Na maioria, trata-se de autores jovens e brilhantes que representam a Paleontologia brasileira atual em rápida evolução. São eles paleontólogos que contam coisas por eles próprios examinadas na ponta do martelo e embaixo da lupa, nas selvas amazônicas e nos sertões semiáridos do Nordeste, nos cerrados do planalto central, nos campos e nas matas de pinheiros do Sul.

Os fósseis brasileiros têm destaque em *boxes* realçados tipograficamente. O livro está ricamente

ilustrado com estampas de desenhos; uma escolha racional que privilegia o aspecto da economia evitando as fotografias. Abundantes listas bibliográficas, capítulo por capítulo, guiam o leitor sequioso de aprofundamento e mais detalhes sobre os grupos em discussão.

O propósito dos autores em fornecer uma síntese completa do estado atual da Paleontologia, em geral, e em particular da Paleontologia brasileira, foi plena e felizmente alcançado.

*Giuseppe Leonardi*

Paleoerpetólogo e Icnólogo de vertebrados  
Setembro de 2000

# SUMÁRIO

Apresentação .....	VII
Prefácio .....	IX
Prefácio da 2ª Edição .....	XI
Prefácio da 1ª Edição .....	XIII
<b>PALEOVERTEBRADOS .....</b>	<b>1</b>
<b>Capítulo 1 – Hemicordados .....</b>	<b>3</b>
Morfologia .....	3
Classificação .....	5
Paleoecologia e Distribuição Estratigráfica .....	9
Referências .....	10
<b>Capítulo 2 – Cordados .....</b>	<b>13</b>
Morfologia .....	13
Classificação .....	14
Ancestral dos Vertebrados .....	19
Referências .....	20
<b>Capítulo 3 – Conodontes .....</b>	<b>21</b>
O Animal Conodonte .....	22
Morfologia .....	25
Classificação .....	28
Paleoecologia .....	28
Paleobiogeografia .....	29
Aplicações .....	31
Referências .....	33
<b>Capítulo 4 – Agnatos e Peixes .....</b>	<b>37</b>
Morfologia Geral dos Peixes .....	39
Biom mineralização do Esqueleto e Fossilização dos Peixes .....	40
Classificação .....	41

Agnatos .....	43
Morfologia .....	43
Classificação .....	43
Distribuição Estratigráfica e Paleobiogeográfica dos Agnatos Sul-Americanos .....	48
Gnatostomados .....	48
Filogenia de Agnatos e Gnatostomados .....	76
Referências .....	77
<b>Capítulo 5 – Anfíbios .....</b>	<b>83</b>
Morfologia .....	86
Classificação .....	86
Bioestratigrafia .....	98
Paleoecologia .....	99
Referências .....	99
<b>Capítulo 6 – Répteis .....</b>	<b>103</b>
Classificação Lineana dos Répteis .....	104
Classificação Filogenética dos Répteis .....	106
A Diversidade dos Répteis nas Bacias Sedimentares Brasileiras .....	108
Referências .....	110
<b>Capítulo 7 – Aves .....</b>	<b>113</b>
Classificação .....	115
Aplicações .....	129
Referências .....	129
<b>Capítulo 8 – Synapsida: Pelycosauria-Therapsida .....</b>	<b>135</b>
Distribuição Temporal e Geográfica na América do Sul .....	135
Morfologia .....	136
Classificação .....	137
Referências .....	157
<b>Capítulo 9 – Mamíferos .....</b>	<b>163</b>
Morfologia .....	165
Classificação .....	170
Mamíferos Pré-Tribosfênicos .....	173
Metatheria .....	177
Edentados .....	179
Mamíferos Voadores .....	181
Mamíferos Roedores .....	183
Ungulados Terrestres .....	185
Ungulados Nativos .....	186
Ungulados Invasores .....	190
Mamíferos Aquáticos .....	193
Os Primatas e a Evolução do Homem .....	195
Carnívoros .....	198
Distribuição Estratigráfica .....	201

Paleobiogeografia .....	201
Aplicações .....	207
Referências .....	208
<b>PALEOBOTÂNICA .....</b>	<b>215</b>
<b>Capítulo 10 – CONCEITOS E PERSPECTIVAS .....</b>	<b>217</b>
Referências .....	218
<b>Capítulo 11 – Briófitas .....</b>	<b>219</b>
Morfologia .....	219
Classificação .....	221
Classificação Cladística das Briófitas .....	221
Distribuição Estratigráfica e Paleobiogeográfica .....	225
Aplicações e Ecologia .....	228
Referências .....	228
<b>Capítulo 12 – Taxa com Afinidades Incertas .....</b>	<b>231</b>
Referências .....	233
<b>Capítulo 13 – Pteridófitas .....</b>	<b>235</b>
Morfologia .....	235
Classificação .....	235
Classificação Cladística das Pteridófitas Atuais e Formas Afins .....	236
Divisão Tracheophyta .....	237
Distribuição Estratigráfica e Paleobiogeográfica .....	264
Aplicações e Ecologia .....	267
Referências .....	267
<b>Capítulo 14 – Gimnospermas .....</b>	<b>271</b>
Classificação .....	271
Referências .....	325
<b>Capítulo 15 – A Conquista do Ambiente Terrestre pelas Plantas .....</b>	<b>333</b>
Pré-Requisitos Ambientais para a Terrestrialização .....	333
Mudanças Evolutivas nas Plantas .....	333
Especialização Celular para Obtenção de Água e Nutrientes .....	334
Suporte Mecânico .....	336
Evolução no Sistema de Ancoragem .....	337
O Surgimento das Florestas .....	337
Estratégias de Espessamento do Caule .....	337
Origem das Folhas .....	339
Evolução de Estratégias Reprodutivas .....	340
O Surgimento da Semente .....	342
Tendências Evolutivas .....	344
Referências .....	345



<b>Capítulo 16 – A ORIGEM E A EVOLUÇÃO DAS ANGIOSPERMAS .....</b>	<b>347</b>
A Classificação das Angiospermas .....	350
Tentativas para Descobrir o Grupo Ancestral das Angiospermas – Métodos de Estudo da Origem e Evolução .....	354
Como e Quando Surgiram as Angiospermas – Origem e Evolução da Flor .....	356
O Documentário Pré-cretáceo de Supostas e Comprovadas Angiospermas .....	360
Local de Origem das Angiospermas .....	362
Eocretáceo (Hauteriviano–Aptiano): Fase da “Irradiação Silenciosa” .....	364
Neocretáceo Inicial (Cenomaniano): Fase da “Irradiação Explosiva para o Domínio” .....	369
Neocretáceo Final (Turoniano ao Maastrichtiano): Fase de “Maturidade ou Consolidação” .....	373
Paleógeno ao Quaternário: Fase da “Irradiação Cenozoica” .....	374
As Subclasses de Angiospermas .....	375
Pleistoceno Final a Holoceno: Fase de “Declínio & Extinção” das Angiospermas .....	377
Referências .....	377
 Índice Alfabético-Remissivo .....	 385
Autores .....	427



# PALEOVERTEBRADOS



# HEMICORDADOS

Maria Judite Garcia



O termo Hemichordata provém do grego (*hemi* = meio, metade; *chordata* = que possui notocorda).

Os hemicordados são animais marinhos, considerados como as formas mais primitivas dos cordados. Possuem um tubo neural oodorsal e a faringe perfurada; o divertículo dorsal projeta-se para a frente no tubo digestivo, que por muitos anos foi erroneamente interpretado como notocorda, embora existam espécies que, realmente, possuem algumas das características dos cordados (Barnes *et alii*, 1995), como uma notocorda muito rudimentar e delgada na região cefálica, mas bem desenvolvida no estágio larval. Alimentam-se filtrando a água através das fendas branquiais.

Os hemicordados são representados pelas classes Enteropneusta, Pterobranchia e Graptolithina. Os enteropneustas apresentam apenas indivíduos vivos; enquanto os pterobrânquios possuem representantes tanto atuais como fósseis; já os graptozoários são exclusivamente fósseis.

Esses últimos viveram apenas durante o Paleozoico, são excelentes fósseis-guia, tornando-se os hemicordados mais importantes para a Paleontologia e a Estratigrafia.

## Morfologia

Os enteropneustas apresentam o corpo vermiforme, constituído por três partes (figura 1.1A) equivalentes à divisão dos deuterostômios (na fase embrionária a boca forma-se distante do blastóporo e este dá origem ao ânus): uma proboscide anterior (protossomo), um colarinho (mesossomo) e uma faixa posterior longa, que é o tronco (metossomo). As brânquias são bem desenvolvidas em duas fileiras de poros no tronco (Dorit *et alii*, 1991) e possuem reprodução tanto assexuada como sexuada.

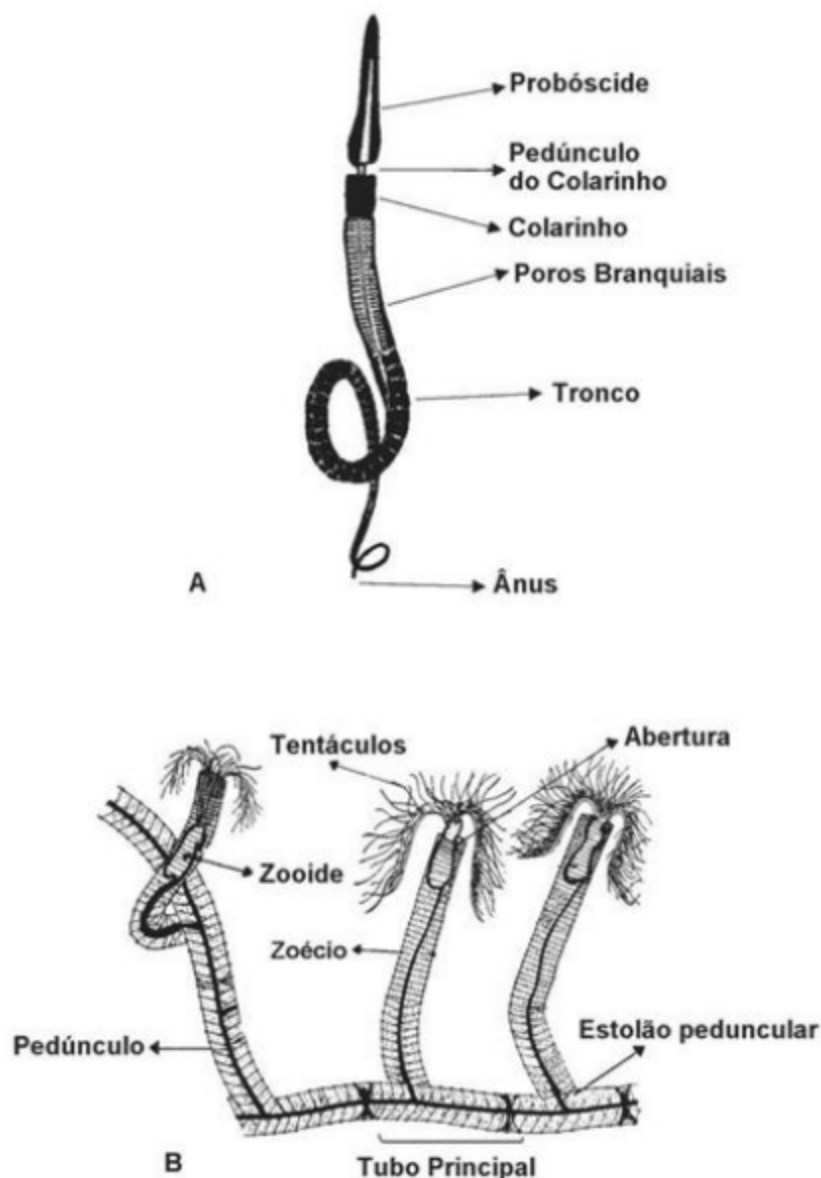
Os pterobrânquios são organismos coloniais, relativamente pequenos (0,5-7 mm). Secretam tubos rastejantes, formados por semianéis, que se unem em suturas com o padrão *zigzag* (figura 1.1B), até a base das testas (zoécios) que são constituídas por escleroproteína (quitina), onde se alojam os zooides (animais).

Nos graptozoários, o esqueleto constitui-se de uma parede que, no fóssil, se mostra carbonificada, cor de mel ou marrom (Black, 1988). Essa parede apresenta uma camada interna, fuselar, constituída de escleroproteína, cujo crescimento se dá em bandas

alternadas, formando semianéis que se unem em suturas com o padrão *zigzag* (figura 1.2A). A camada externa é lamelar, de tecido cortical e constitui-se de colágeno.

A morfologia dos graptozoários apresenta as seguintes estruturas (figura 1.2B): **Rabdossoma** – é uma colônia, com um ou mais ramos (estipes); **Tecas** – são tubos curtos (câmaras ou zooides) onde viviam os or-

ganismos; existem três tipos de tecas (autoteca, biteca e estoloteca); **Sícula** – é a primeira teca, de onde podem sair várias estipes; **Estipes** – são os ramos, com as fileiras de tecas (uma fileira = unisseral; duas fileiras = bisseral; três fileiras = trisseral; quatro fileiras = quadrisseral); **Nema** – corresponde ao ápice da sícula e possui o aspecto de espinho (Black, 1988).



**Figura 1.1** (A) Enteropneusta (modificado de Dorit *et alii*, 1991). (B) Colônia de *Rabdopleura* (modificado de Shrock & Twenhofel, 1953).

## Classificação

Durante muito tempo a sistemática dos hemicordados permaneceu sem a inclusão dos graptólitos. Somente a partir dos estudos de Kozłowski (1947) se percebeu que compunham uma classe do filo Hemichordata.

### A. Classe Enteropneusta (Recente)

São animais recentes, marinhos, que vivem nas praias sob as rochas, algas ou em tocas na areia ou na lama (figura 1.2C). Movem-se por contrações peristálticas. Alguns alimentam-se de partículas orgânicas em suspensão, carregadas por correntes, outros consomem areia ou lodo, de onde extraem a parte orgânica.

O gênero *Balanoglossus* é o mais conhecido e habita as costas dos Oceanos Atlântico e Pacífico, enquanto *Ptychodera* ocupa as costas do Indo-Pacífico.

### B. Classe Pterobranchia (Ordoviciano Inferior–Recente)

São organismos coloniais que habitam tubos ramificados sobre o substrato, em águas mais profundas.

*Rhabdopleura* (figuras 1.1B e 1.2D) é um gênero característico que existe desde o Cretáceo Superior até o presente. Possui uma haste ou pedúnculo que projeta o zoóide para fora da abertura do zoécio, a fim de se alimentar, capturando as partículas orgânicas com os tentáculos. O registro paleontológico apresenta também *Eonhabdopleura* (Ordoviciano Inferior) e outras formas no Siluriano, no Carbonífero, no Cretáceo e no Eoceno.

As ordens *Rhabdopleurida* e *Cephalodiscida* (figura 1.3A-C) englobam os gêneros mais conhecidos *Rhabdopleura* e *Cephalodiscus*, que atualmente habitam as águas mais profundas do Mar do Norte e do Atlântico Norte.

### C. Classe Graptolithina (Cambriano Médio–Devoniano Inferior)

Trata-se de animais coloniais, extintos, que viveram durante o Paleozoico. São mais comumente encontrados em folhelhos negros. Assemelham-se a hieroglifos na rocha, de onde resulta seu nome, *Graptos* = escrita + *lithos* = rocha (escrita na rocha). Também estão presentes em calcários, *chert* e outros tipos de folhelho.

Essa classe encontra-se dividida em seis ordens.

A ordem *Dendroidea* (Cambriano Médio–Carbonífero Inferior) reúne formas muito ramificadas (figura 1.3D-G), com rabdosomas flabeliformes, grande número de tecas muito pequenas, e em alguns casos com a união das estipes. Essas podem ser compostas de estolotecas, autotecas e bitecas.

A ordem *Tubidea* (Ordoviciano Inferior–Siluriano) apresenta formas semelhantes aos dendroides (figura 1.3H-I). Possuem estipes eretas com autotecas e bitecas, além de uma ramificação irregular com uma estoloteca reduzida.

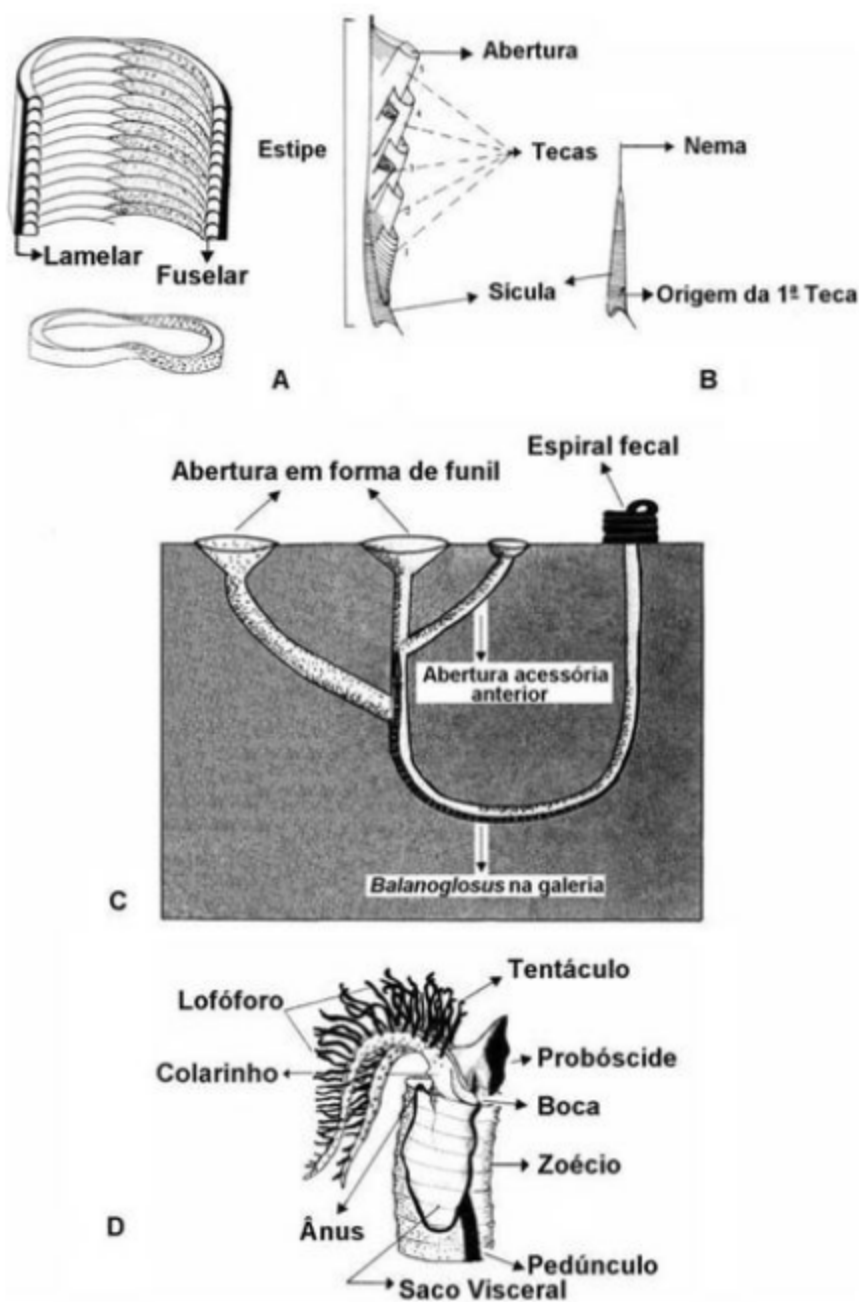
Os graptozoários da ordem *Camaroidea* (Ordoviciano) caracterizam-se por possuírem uma autoteca com a parte basal globulosa e uma coluna vertical (figura 1.3J-K). Algumas espécies apresentam estolotecas e bitecas.

A ordem *Crustidea* (Ordoviciano) engloba formas coloniais (figura 1.3L), semelhantes aos dendroides, com as aberturas das autotecas modificadas.

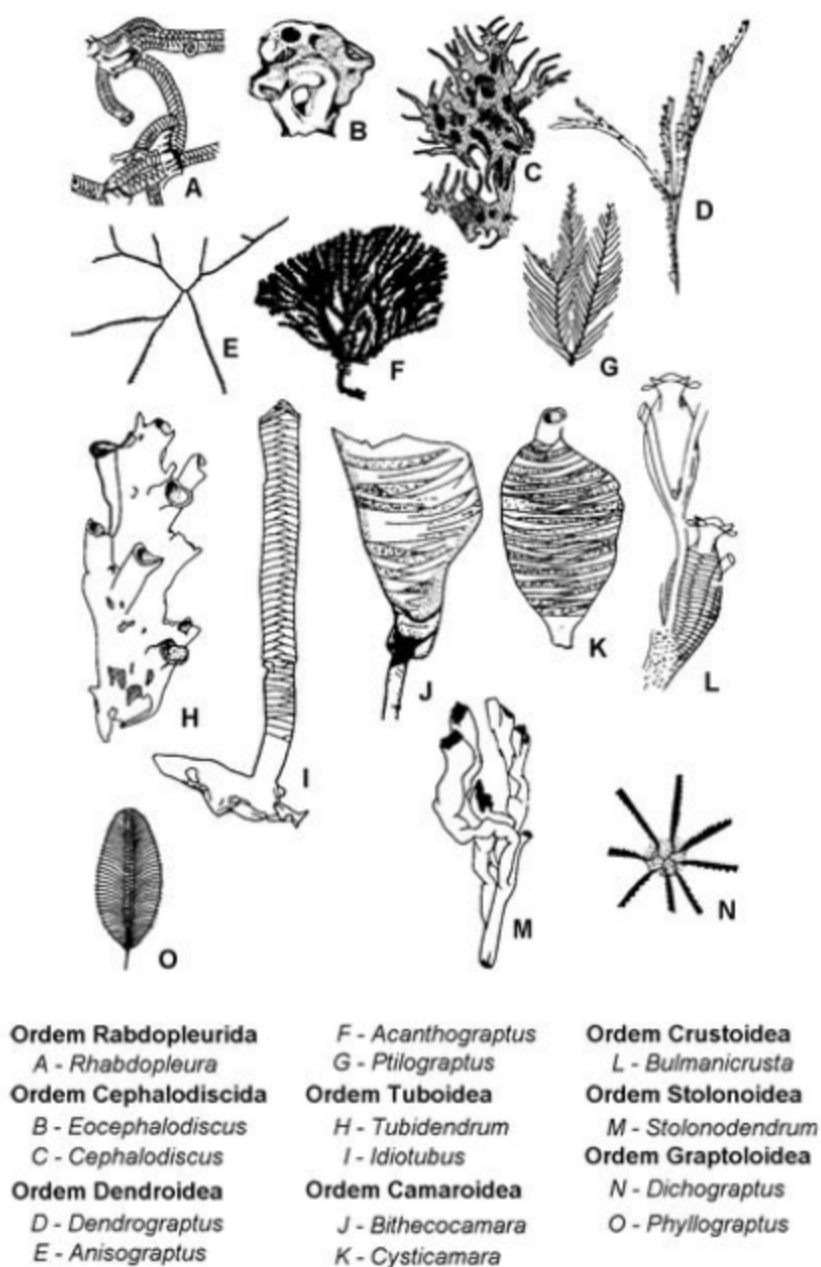
A ordem *Stolonoidea* (Ordoviciano) possui formas irregulares (figura 1.3M), com muitas ramificações na estoloteca; também ocorrem autotecas.

Os representantes da ordem *Graptoloidea* (Ordoviciano Inferior–Devoniano Inferior) apresentam rabdosomas com poucas estipes (figuras 1.3N-O e 1.4). As tecas são do tipo autotecas, dispondo-se em um ou ambos os lados da estipe.





**Figura 1.2** (A) Estrutura microscópica da parede de Graptozoa (modificado de Shrock & Twenhofel, 1953). (B) Esquema de rhabdosoma uniserial de *Monograptus* (modificado de Black, 1988). (C) Galeria escavada na areia por *Balanoglossus* (modificado de Shrock & Twenhofel, 1953). (D) *Rhabdopleura* (modificado de Barnes, 1984).



**Figura 1.3** Diferentes gêneros de Graptozoa. (A, D, F, G, H, I, J, K, M) (Modificado de Shrock & Twenhofel, 1953). (B, C, E, N) (Modificado de Bulman, 1970). (L) (Modificado de Clarkson, 1986). (O) (Modificado de Carvalho & Babinski, 1985).



#### Ordem Graptoloidea

A - <i>Tetragraptus</i>	H - <i>Dicranograptus</i>	O - <i>Peiragraptus</i>
B - <i>Didymograptus</i>	I - <i>Glossograptus</i>	P - <i>Retiolites</i>
C - <i>Oncograptus</i>	J - <i>Cyrtograptus</i>	Q - <i>Archiretiolites</i>
D - <i>Sinograptus</i>	K - <i>Diplograptus</i>	R - <i>Cryptograptus</i>
E - <i>Abrograptus</i>	L - <i>Climacograptus</i>	S - <i>Monograptus</i>
F - <i>Corynoides</i>	M - <i>Lasiograptus</i>	T - <i>Dimorphograptus</i>
G - <i>Nemagraptus</i>	N - <i>Dicaulograptus</i>	

**Figura 1.4** Aspectos de alguns dos vários gêneros de Graptozoa. (A, B, S) (Modificado de Carvalho & Babinski, 1985). (C, D, E, F, K, L, M, N, O, P, Q, R, T) (Modificado de Bulman, 1970). (G, H, I) (Modificado de Camacho, 1979). (J) (Modificado de Black, 1988).

*Climacograptus innotatus* var. *brasiliensis* (figura 1.5) está presente nos sedimentos silurianos da Bacia do Amazonas, Grupo Trombetas, formações Pitanga e Manacapuru (Ruedemann, 1929 e Maury, 1929). A descoberta foi feita em 1876, por Orville Derby e José Correia de Freitas, na base da Cachoeira do Vira-Mundo, no Estado do Pará (figura 1.5). Possíveis *Climacograptus* aparecem na forma de sículas em sedimentos silurianos da Formação Vila Maria, na Bacia do Paraná (Faria, 1982; Melo, 1993).

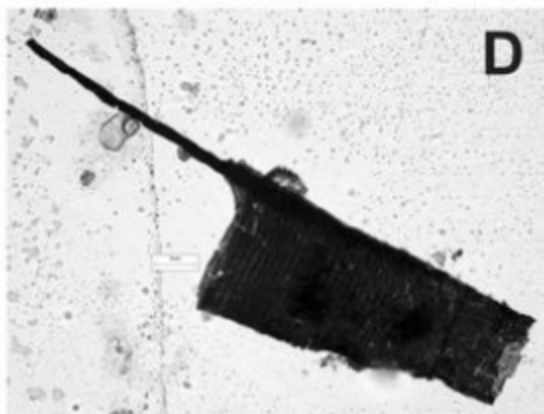
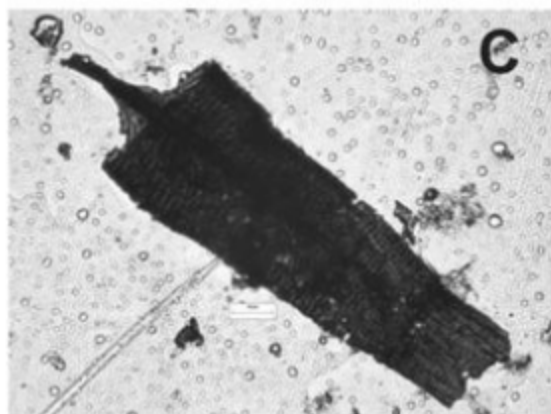
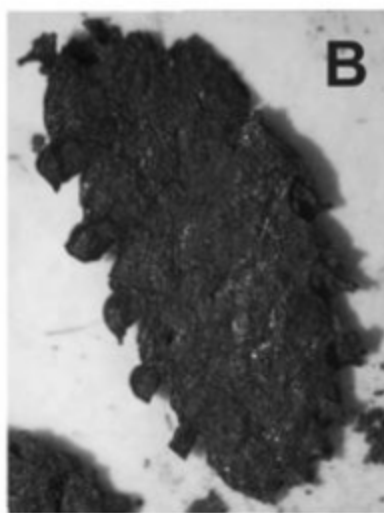
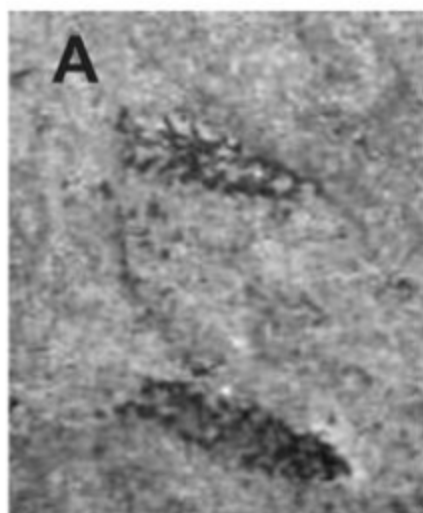
*Monograptus clintonensis* e *Climacograptus scalaris* foram assinalados por Katzer (1897-1899; *apud* 1933) em sedimentos silurianos dos rios Maecuru e Curuá. Posteriormente, Pedro Moura (1938) identificou *Monograptus*, *Diplograptus* e *Climacograptus* em perfurações no rio Tapajós, na

Bacia do Amazonas, no Estado do Pará. *Monograptus* sp. e *Climacograptus scalaris scalaris* ocorrem no Grupo Serra Grande, Formação Tinguá, Bacia do Parnaíba (Caputo & Lima, 1984; Cruz & Sommer, 1985; Melo, 1993).

Ocorrências de sículas de graptólitos foram relatadas para os sedimentos silurianos dos rios Tapajós, Tapacurá-Açu, Samburi Grande, Itapacurazinho e nos Igarapés da Rainha, Ipiranga e Jacunda (Cruz, 2007).

## Paleoecologia e Distribuição Estratigráfica

Os hemicordados distribuem-se do Cambriano à atualidade, mas possuem maior importância bioestratigráfica do Cambriano ao Carbonífero (figura 1.6).



**Figura 1.5** Sículas de *Climacograptus innotatus* var. *brasiliensis*, procedentes da Cachoeira Vira-Mundo, rio Trombetas, Estado do Pará e coletado por Odorico Rodrigues Albuquerque. Exemplares preparados por Norma Maria da Costa Cruz em 1986 e depositados no Laboratório de Bioestratigrafia da CPRM no Rio de Janeiro. (A) Sículas no siltito. (B) Sícula isolada para observação ao microscópio estereoscópico. (C, D) Sículas em lâminas de microscopia ótica.



Os graptozoários que surgiram no Cambriano Médio eram indivíduos sésseis e incrustantes. Sua primeira diversificação ocorreu no Ordoviciano Inferior com o aparecimento de formas planctônicas. No entanto, ao final do Ordoviciano o número de gêneros foi reduzido devido às condições climáticas mais frias do planeta. Durante o Siluriano, um clima mais quente favoreceu nova diversificação a partir dos poucos que sobreviveram.

Os graptozoários dendroides na sua maioria

eram bentônicos, cresciam no fundo do mar como pequenos arbustos, fixando-se por meio de "pseudoráiz". Alguns poucos foram sésseis incrustantes como os tuboídeos, os camaróideos, os crustóideos e os estolonóideos. Apenas o *Dictyonema flabelliforme* possuía hábito epiplanctônico, pela forma arborescente em posição invertida, suspensa e presa a um objeto flutuante (McKerrow, 1981). Já os graptolóideos eram planctônicos, viviam em águas bem oxigenadas e eram facilmente carregados pelas correntes marinhas.

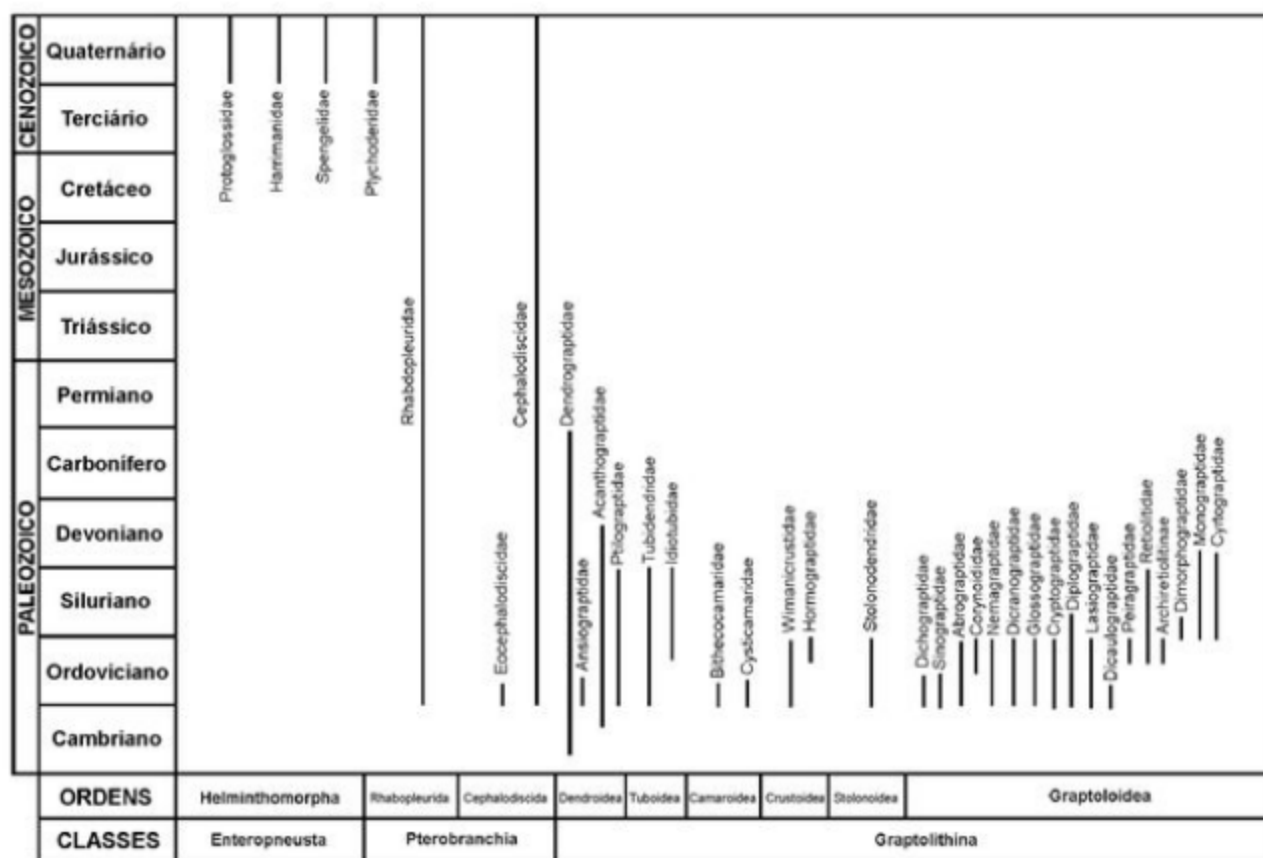


Figura 1.6 Distribuição bioestratigráfica das classes Enteropneusta, Pterobranchia e Graptolithina.

## Referências

- BARNES, R. D. 1984. *Zoologia dos Invertebrados*. Livraria Roca Ltda, 1.179 p.
- BARNES, R. S. K.; CALOW, P. & OLIVE, P. J. W. 1995. *Os Invertebrados: Uma Nova Síntese*. Atheneu Editora, São Paulo, 526 p.
- BLACK, R. M. 1988. *The Elements of Palaeontology*. Cambridge University Press, 404 p.

- BULMAN, O. M. B. 1970. Graptolithina. In: *Treatise on Invertebrate Paleontology*, Part V. The Geological Society of America, Inc. and the University of Kansas, 163 p.
- CAMACHO, H. H. 1979. *Invertebrados Fósiles*. Editorial Universitaria de Buenos Aires, 707 p.
- CARVALHO, R. G. & BABINSKI, M. E. C. B. O. 1985. *Paleontologia dos Invertebrados*. Instituto Brasileiro do Livro Científico Ltda, 181 p.



- CLARKSON, E. N. K. 1986. *Paleontología de Invertebrados y Su Evolución*. Ignacio Meléndez Hevia (trad.). Paraninfo, 357 p.
- CAPUTO, M. V. & LIMA, E. C. 1984. Estratificação, idade e correlação do Grupo Serra Grande, Bacia do Parnaíba. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 33, Rio de Janeiro, Sociedade Brasileira de Geologia, *Anais*, 2: 740-753.
- CRUZ, N. M. 2007. *Climacograptus*, *Monograptus* e *Diplograptus* (Graptólitos) no Brasil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 20, Búzios, Rio de Janeiro, *Boletim de Resumos*, p. 71.
- CRUZ, N. M. & SOMMER, F. W. 1985. Ocorrência de *Monograptus* no Siluriano da Bacia do Parnaíba. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 11, Rio de Janeiro, *Resumo das Comunicações*, p. 125.
- DORIT, R. L.; WALKER Jr., W. F. & BARNES, R. D. 1991. *Zoology*. Saunders College Publishing, 1.009 p.
- FARIA, A. 1982. Formação Vila Maria – Nova Unidade Litoestratigráfica Siluriana da Bacia do Paraná. *Ciências da Terra*, 3: 12-15.
- KATZER, F. 1933. Geologia do Estado do Pará (Brasil). *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi de História Natural e Etnografia*, (Tradução do Frei Hugo Mense, do original alemão: Katzer, F. Grundzüge der Geologie, 1903), 9: 269 p.
- KOZŁOWSKI, R. 1947. Les Affinités des Graptolithes. *Biol. Revs.*, 22: 93-108.
- MAURY, C. J. 1929. Uma Zona de Graptólitos do Llandovery Inferior do Rio Trombetas, Estado do Pará, Brasil. Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil. *Monografia*, 7: 53 p.
- McKERRROW, W. S. (ed.). 1981. *The Ecology of Fossils*. The MIT Press, Cambridge, Massachusetts, 384 p.
- MELO, J. H. G. 1993. A Paleontologia do Siluriano da Bacia do Paraná: Estado da Arte. In: SIMPÓSIO SOBRE A CRONOESTRATIGRAFIA DA BACIA DO PARANÁ, 1, Rio Claro, *Boletim de Resumos*, p. 6-7.
- MOURA, P. 1938. *Geologia do Baixo Amazonas*. Serviços Geológico e Mineralógico do Brasil, *Monografia*, XCI, Rio de Janeiro, 91: 1-94.
- RUEDEMANN, R. 1929. Descrição dos Graptólitos do Rio Trombetas. Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil. *Monografia*, 7: p. 20-24.
- SHROCK, R. R. J. & TWENHOFEL, W. H. 1953. *Principles of Invertebrate Paleontology*. McGraw-Hill Book Company, 816 p.



# CORDADOS

Rosa Maria Mendonça de Magalhães  
Rita de Cassia Tardin Cassab  
Marise Sardenberg Salgado de Carvalho



Os organismos que apresentam notocorda, tubo nervoso dorsal e fendas branquiais na faringe, em pelo menos uma fase de sua vida, são classificados no filo Chordata. Apesar de totalizarem somente cerca de 5% das espécies animais conhecidas, é um grupo muito estudado, pois neste filo estão os animais de organização mais complexa, incluindo, entre eles, o homem.

O filo Chordata possui três subfilos: urocordados, cefalocordados e vertebrados. Os urocordados e os cefalocordados são os mais basais e seus principais representantes são respectivamente as ascídias e os anfioxos.

Os craniados possuem uma região cefálica especializada e subdividem-se em dois grandes grupos, os agnatos, sem mandíbula e sem vértebras, e os gnatostomados, com mandíbula e vértebras.

O grande interesse dos cientistas no estudo dos cordados está no conhecimento da origem dos vertebrados. Não há fósseis no registro geológico que possam esclarecer como ocorreu a transição entre os subfilos. Os grandes grupos de craniados já estavam representados no período Cambriano. Pequenos peixes sem mandíbulas, entre eles o agnato *Haikouichthys ercaicunensis*, foram encontrados na fauna marinha de Chengjiang, Cambriano Inferior da China (Shu *et alii*, 2003).

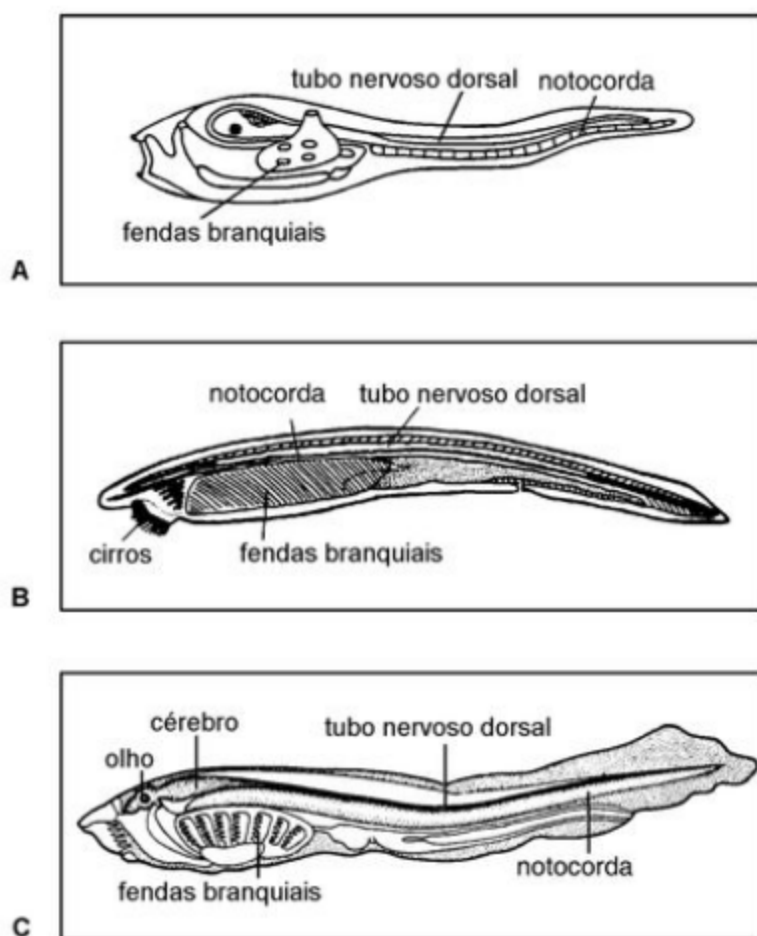
## Morfologia

A notocorda e o tubo nervoso dorsal são os principais caracteres diagnósticos do filo Chordata. Estas feições morfológicas formam-se no início da fase embrionária e podem persistir, modificar-se ou desaparecer na fase adulta (figura 2.1).

A **notocorda** é uma estrutura de natureza cartilaginosa, não segmentada, flexível, que dá sustentação ao organismo. Está presente na fase embrionária de todos os cordados e persiste até a fase adulta nos anfioxos e agnatos. Nos gnatostomados ela origina a coluna vertebral.

O **tubo nervoso dorsal** ou **tubo neural** é uma estrutura tubular situada ao longo da superfície dorsal. É uma característica exclusiva dos cordados, pois em todos os outros filotes estes cordões nervosos são maciços e localizados na região ventral. Nos vertebrados adultos dá origem à medula espinhal.

A extremidade anterior desse tubo varia conforme o subfilo. Pode se apresentar como uma simples dilatação, como nos anfioxos ou sob a forma de um gânglio, como nos urocordados. Nos vertebrados é mais espessa, formando o encéfalo, que se torna progressivamente mais complexo conforme o grau de evolução do grupo.



**Figura 2.1** Principais características dos cordados: **notocorda**, **tubo nervoso dorsal** e **fendas branquiais**. (A) Larva de Ascidiacea (Urochordata). (B) Anfioxo adulto (Cephalochordata). (C) Larva de lampreia (Vertebrata).

As **fendas branquiais** pares consistem em sete fendas paralelas localizadas na faringe dos embriões. Estão situadas próximo à boca e têm como função permitir a passagem da água para alimentação e trocas gasosas. Estas fendas permanecem sempre abertas, sustentadas por arcos de tecido mais forte, que também conferem resistência à faringe.

As fendas branquiais nos urocordados e cefalocordados permanecem até a fase adulta e nos vertebrados aquáticos transformam-se nas brânquias. Os arcos branquiais originarão a mandíbula, as estruturas cartilaginosas da faringe e os ossículos do ouvido.

Uma estrutura também presente nos cordados são os **miótomos** ou **miômeros**. São músculos segmentados, sanfonados, constituídos de fibras longitudinais, que se estendem ao longo do corpo. Contraem-se por

ondulações e juntamente com o notocórdio são responsáveis pela integração e controle dos movimentos do organismo (Storer *et alii*, 1986).

## Classificação

O filo Chordata subdivide-se em três subfilos: **Urochordata**, **Cephalochordata** e **Craniata**.

Os organismos classificados como Urochordata e Cephalochordata são os mais basais do filo. A classificação destes dois subfilos está baseada na posição da notocorda no corpo do animal: **Urochordata**, apresenta a notocorda na cauda e somente na fase larval; nos **Cephalochordata**, ela se estende por todo o corpo, persistindo até a fase adulta. Atualmente, os



urocordados são bem abundantes, com aproximadamente 1.300 espécies descritas, já os cefalocordados possuem apenas 25.

A fauna de Chengjiang, um *lagerstätte* da Província de Yunnan, na China, datada do Cambriano Inferior, tem revelado diversos animais de “corpo mole”, e alguns deles têm sido atribuídos aos cordados. Nessa fauna além de urocordados e cefalocordados, há outros grupos ainda indefinidos que incluem os vetulicolianos e yunnanozoos.

Vetulicolia é um grupo recém-criado, um dos mais extraordinários achados da Formação Chengjiang, mas permanece ainda controverso. Estes animais parecem balões alongados, amarrados ao meio, deixando o corpo dividido em duas partes, uma seção bulbosa na frente e uma conexão flexível atrás. No segmento onde fica a boca, a parte frontal do corpo, estão cinco estruturas em uma fileira que tem sido interpretada como fendas branquiais faringianas.

Os vetulicolianos têm sido colocados em três posições na árvore filogenética: deuterostômios basais, urocordados ou cordados basais. Portanto sua posição é ainda indefinida.

Outros cordados de Chengjiang são os “yunnanozoos”, como são reunidos os gêneros *Yunnanozoon* e *Haikouella*. Têm sido identificados como cefalocordados, como vertebrados e ainda são considerados por alguns autores como hemicordados ou deuterostômios basais, juntamente com os vetulicolianos. A interpretação é crítica, apesar da abundância de fósseis.

Segundo Benton (2005) há mais uma categoria de cordados, os carpóides ou calcicordados. Trata-se de um grupo muito diverso, constituído por cerca de 60 espécies de organismos assimétricos com esqueleto externo de carbonato de cálcio. Datam do Cambriano Médio ao Devoniano Médio.

## A. Subfilos Urochordata (Tunicata) (Cambriano?–Recente)

As ascídias são os principais representantes deste subfilos. São importantes membros da comunidade bentônica marinha. Podem ser encontradas desde as regiões polares até as regiões tropicais, apresentando maior densidade populacional nas áreas costeiras.

Na fase jovem possuem o aspecto de um girino e nadam livremente. Ao final desta fase, a larva fixa-se

em um substrato, tornando-se sésil e sofrendo grande metamorfose. O tubo neural degenera, a cauda e o notocórdio desaparecem e a ascídia adulta fica com uma forma totalmente diferente da larva (figura 2.2).

Na fase adulta apresentam um tegumento espesso, semelhante a uma túnica, que dá sustentação ao organismo, resultando daí a denominação de tunicados também dada a este subfilos. Neste tegumento ocorrem espículas calcárias semelhantes às que ocorrem nas esponjas (figura 2.3). São espículas microscópicas, com menos de 0,1 mm de diâmetro e podem ter formas variadas. Embora as ascídias sejam comuns nos mares rasos atuais, suas espículas, compostas de aragonita, preservam-se com dificuldade (Brookfield, 1988).

O subfilos Urochordata possui três classes: **Ascidiacea**, compreende os organismos sésseis que habitam as regiões costeiras; **Thaliacea** e **Larvacea**, os de vida livre e pelágicos.

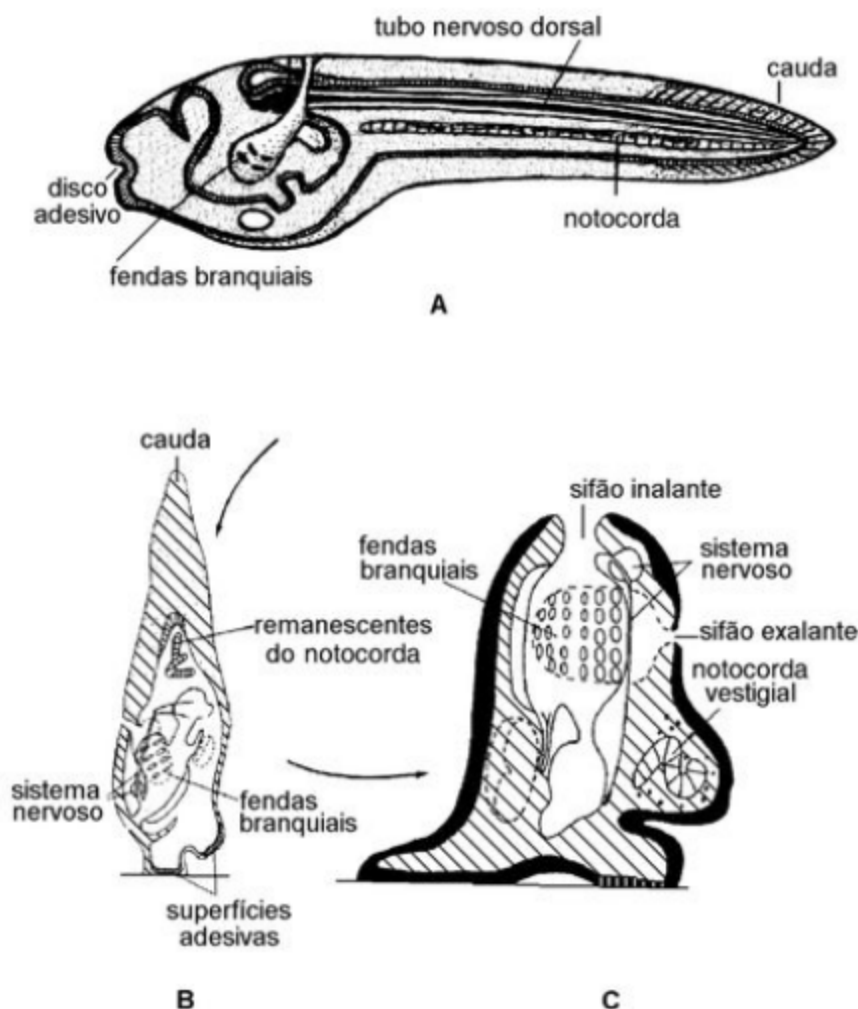
Apenas a classe Ascidiacea encontra-se representada no registro fóssilífero, através de suas espículas calcárias. As mais antigas foram encontradas no Jurássico Inferior da França (Brookfield, 1988).

Alguns macrofósseis foram atribuídos duvidosamente a este subfilos. São *Ainiktozoon loganense*, do Siluriano da Escócia (figura 2.4), que possuem olhos compostos e uma cauda muscular segmentada; *Palaeobotryllus* do Cambriano Superior de Nevada, Estados Unidos e *Fenhsiangia*, do Ordoviciano da China. Este último apresenta estruturas de composição fosfática, cuja presença sugere uma possível relação com os ossos dos vertebrados (Long, 1995).

*Shankouclava* é um fóssil proveniente do *lagerstätte* Chengjiang, Cambriano Inferior da China, que foi também atribuído aos urocordados (Chen *et alii*, 2003). Possui uma cesta branquial perfurada, fendas branquiais e pode apresentar uma degeneração da cauda, característica dos urocordados.

No Brasil foram registradas espículas de ascídias em amostras de testemunhos provenientes da base da Formação Pirabas, Bacia Pará-Maranhão. Ocorrem em rochas datadas do Burdigaliano (Mioceno inferior) e foram atribuídas aos gêneros *Micrascidites* e *Bonnetia* (Seirin Shimabukuro; informação oral).





**Figura 2.2** Ascidiacea, Urochordata: metamorfose sofrida ao fim da fase larval. (A) Larva livre natante. (B) Fixação da larva e início da metamorfose. (C) Adulto sésil e tunicado.

## B. Subfilo Cephalochordata (Cambriano Inferior–Recente)

Os anfioxos são os representantes atuais dos cefalocordados. Neste grupo, a notocorda persiste até a fase adulta e ocupa toda a região dorsal do organismo, indo de uma extremidade a outra. A faringe e as fendas branquiais são bem desenvolvidas e possuem um anel circular, com pequenos cirros, utilizados para filtração do alimento. O formato do corpo é alongado, com as extremidades afiladas e mede de 5 a 10 cm. Vivem semienterrados em fundos arenosos não consolidados, em águas rasas de mares tropicais e temperados (figura 2.1B).

Alguns fósseis são atribuídos aos cefalocordados: *Pikaia gracilis*, encontrado no Folhelho Burgess, Cambriano Médio do Canadá; *Yunnanozoon* e *Cathaymyrus*, um pouco mais antigos, descritos do Cambriano Inferior da China e um terceiro, *Paleobranchiostoma* (figura 2.5A), do Eopermiano da África do Sul.

Tanto *Pikaia* como *Yunnanozoon* são animais de corpo mole e possuem muitas semelhanças com os modernos anfioxos. *Pikaia* possui o corpo lateralmente comprimido, em forma de fita, medindo cerca de 5 cm de comprimento com um par de antenas na parte anterior do corpo. Apresenta os miótomos arranjados serialmente, semelhantes aos músculos dos peixes (figura 2.5B).

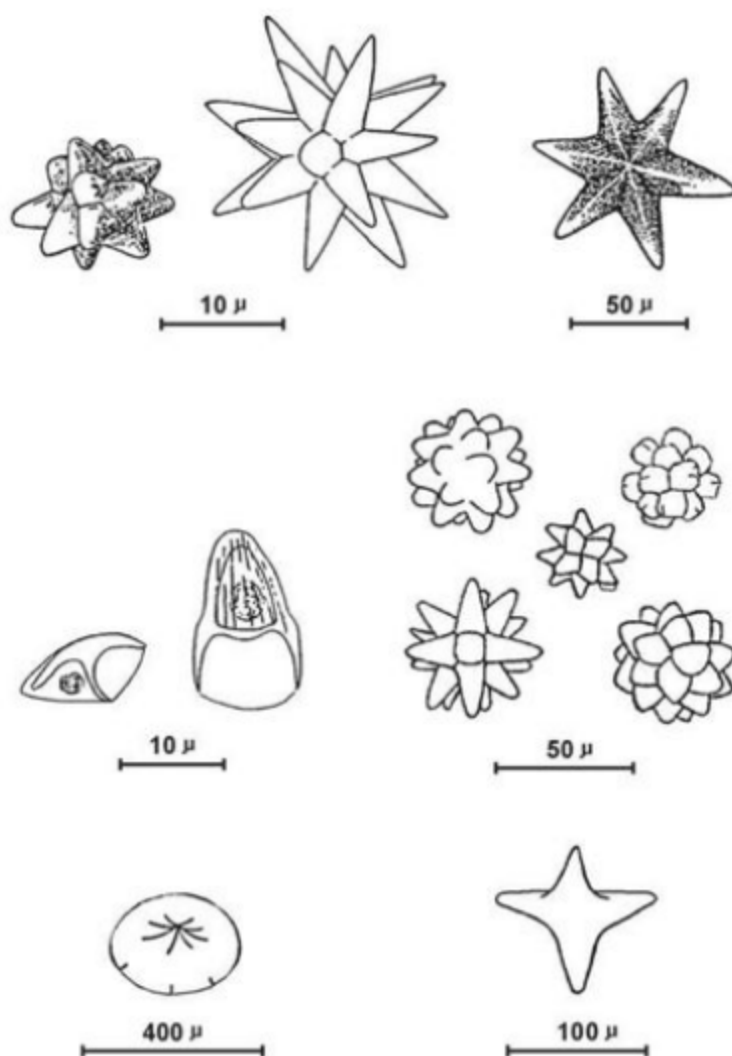


Figura 2.3 Formas variadas de espículas calcárias de Ascidiacea (Urochordata), encontradas como fósseis.

### *Ainiktozoon*

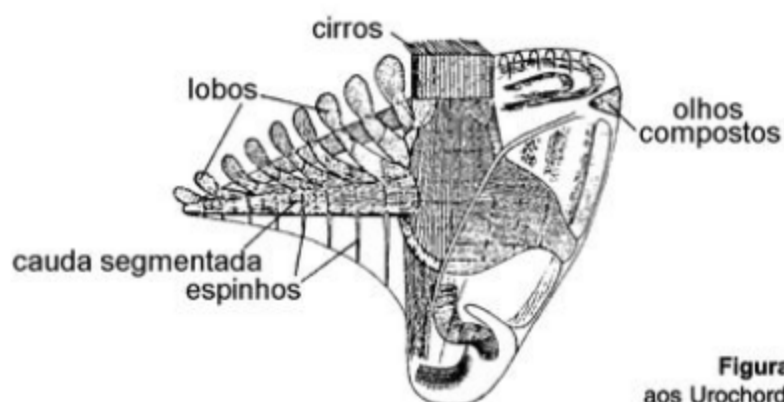


Figura 2.4 *Ainiktozoon loganense* – fóssil atribuído aos Urochordata (modificado de Long, 1995).

## C. Subfilo Craniata (Ordoviciano–Recente)

Os termos Craniata e Vertebrata não são mais usados como sinônimos, mas são empregados, convencionalmente, em diferentes níveis: Craniata como subfilo e Vertebrata como um táxon não ordenado dentro de Craniata (Nelson, 2006).

Para os embriologistas, os Vertebrata caracterizam-se por possuírem alguns tecidos embrionários exclusivos, como a **crista neural**, os **placodes ectodérmicos** e o **hipômero**.

A crista neural consiste nas células especializadas, localizadas na parte superior do tubo nervoso dorsal, que em determinado estágio migram para outras partes do embrião. Originam tecidos conjuntivos, células pigmentadas, nervos, algumas partes dos olhos e da faringe, o trato digestivo e o sistema circulatório. Porém, sua função mais importante é a de geradora de células ósseas e cartilaginosas do crânio, o que torna o seu surgimento um evento importante na evolução da cabeça dos vertebrados (Maisey, 1996).

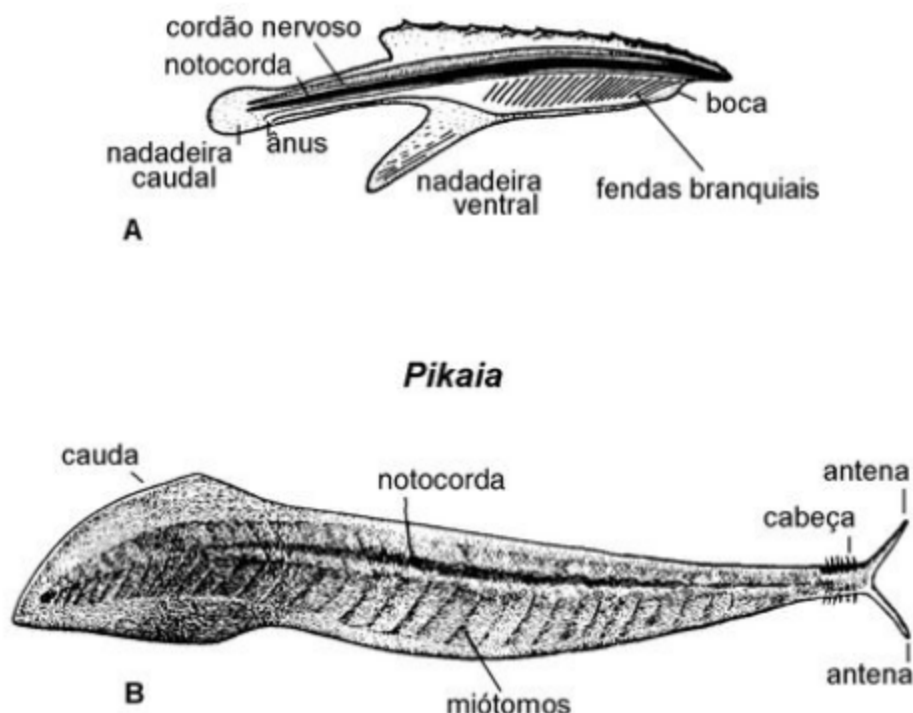
Os placodes ectodérmicos ou sensoriais são áreas mais espessas do ectoderme que vão participar da formação de órgãos especializados na recepção de informações sensoriais, como os olhos, os ouvidos e o sistema da linha lateral. O hipômero é um folheto interno do mesoderme, localizado próximo ao tubo digestivo primitivo. É responsável pela formação dos músculos cardíacos (miocárdio e endocárdio), musculatura lisa e o revestimento dos vasos sanguíneos. Atua também na formação do esqueleto apendicular (membros).

A região cefálica dos vertebrados é altamente especializada e representa uma nova estrutura evolutiva. Maisey (1996) considera que primeiro ocorreu o desenvolvimento da caixa craniana, juntamente com o encéfalo, e que só mais tarde surgiria a coluna vertebral. Assim sendo, ele utiliza a designação do subfilo como Craniata, ao invés de Vertebrata.

Os agnatos, que são os craniados mais primitivos, conservam a notocorda até a fase adulta e não apresentam vértebras. Nos gnatostomados, a notocorda transforma-se na coluna vertebral, cuja função é dar proteção à medula espinhal.

## Paleobranchiostoma

**Figura 2.5** Fósseis atribuídos aos Cephalochordata. (A) *Paleobranchiostoma* – Semelhante aos atuais anfioxos, encontrado em sedimentos do Eopermiano da África do Sul (modificado de Long, 1995). (B) *Pikaia gracilens* – Proveniente do Folhelho Burgess, Cambriano Médio do Canadá. A crista neural e os placodes ectodérmicos permitiram aos vertebrados o desenvolvimento de características que lhe conferiram maior mobilidade e o desenvolvimento do hábito de predação.





## Ancestral dos Vertebrados

Há muito tempo os cientistas procuram entender como se deu a transição entre os diversos subfilos de cordados. Algumas hipóteses têm sido levantadas para explicar esta transição, já que faltam fósseis no registro geológico que possam indicar como ela ocorreu.

O ancestral hipotético dos vertebrados tem sido idealizado como um animal de pequeno porte, com corpo fusiforme, flácido e as extremidades definidas em cabeça e cauda. Não teria mandíbula e nem nadadeiras pares. Na parte anterior do cordão dorsal apresentaria um cérebro rudimentar, associado a estruturas eletrossensoras, com órgãos sensoriais pares, para olfato, visão e equilíbrio. Os sistemas circulatório, digestivo e excretor também refletiriam a condição primitiva do grupo (figura 2.6).

Uma das teorias tenta explicar a origem dos vertebrados através do fenômeno da **pedomorfose** – quando um organismo torna-se reprodutivamente maduro, mas ainda retém caracteres larvais. Acredita-se

que por este fenômeno algumas larvas de urocordados transformaram-se em um “peixe” primitivo, sem ossos (Long, 1995).

Para o estabelecimento das relações filogenéticas dos cordados têm sido levados em conta aspectos da embriologia, fisiologia e anatomia dos vários subfilos. O formato do corpo, a circulação do sangue e o mecanismo de filtração da água para obtenção de alimento são alguns destes aspectos.

Tanto os anfioxos como os fósseis cambrianos *Pikaia* e *Yunnanzoon* e as larvas de ascídias e lampreias apresentam o formato do corpo muito semelhante. A anatomia de todos é também condizente com aquela que é idealizada para o provável ancestral dos vertebrados (figura 2.1).

O circuito geral do sangue nos cefalocordados é semelhante ao dos vertebrados e oposto ao dos outros filis. Apesar de não apresentarem um coração, os cefalocordados possuem vasos sanguíneos definitivos, chegando inclusive a formar uma aorta dorsal, que envia sangue para o corpo e o intestino (Storer *et alii*, 1986).

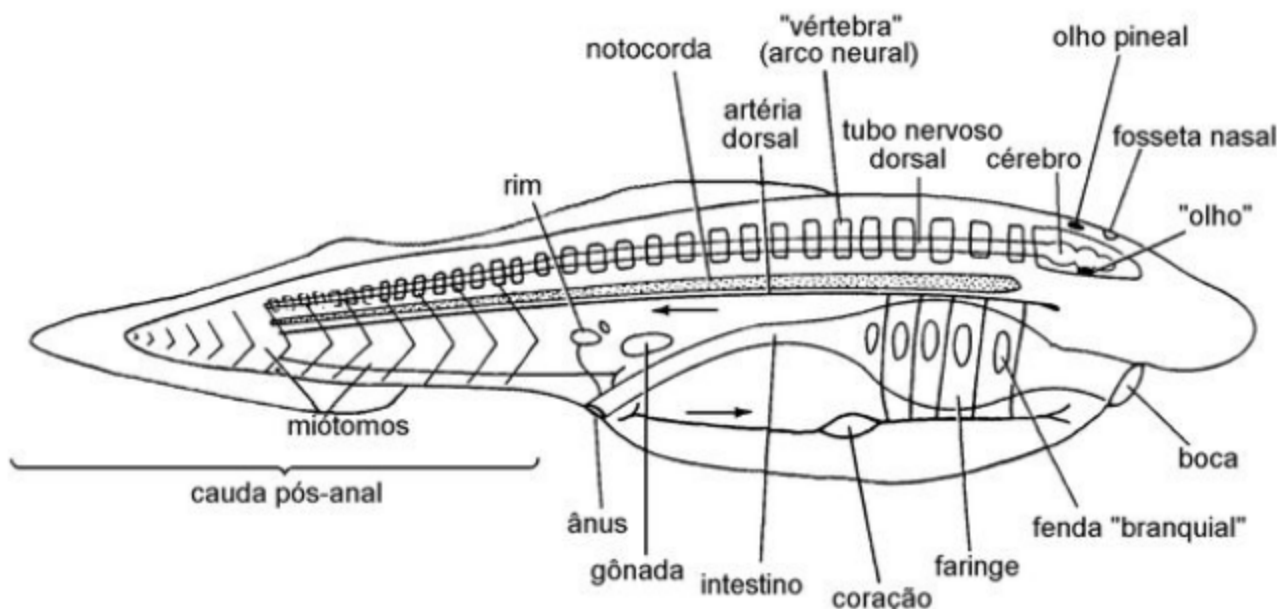


Figura 2.6 Ancestral hipotético dos vertebrados (modificado de Pough *et alii*, 1993).

Equinodermas, hemicordados e cordados são os únicos filos que apresentam desenvolvimento embrionário do tipo deuterostômio, quando o blastóporo (cavidade da fase blástula do embrião) origina primeiro o ânus e depois a boca. Em todos os outros filos ocorre o contrário, primeiro forma-se a boca e depois o ânus.

Uma das características consideradas como indicadores do grau de evolução entre os cordados é a presença de fosfato de cálcio no esqueleto. O fóssil *Fenhsiangia* (um provável urocordado) apresenta no exoesqueleto nódulos fosfáticos que, segundo Long (1995), "anunciam" a chegada dos vertebrados.

## Referências

- BENTON, M. B. 2005. *Vertebrate Paleontology*, 3ª ed., Blackwell Publishing, 455 p.
- BROOKFIELD, M. E. 1988. Where are all the fossil sea squirts? *Micropaleontology*, 34: 277-83.
- CHEN, J.-Y.; HUANG, D.-Y.; PENG, Q.-Q.; CHI, H.-M.; WANG, X.-Q. & FENG, M. 2003. The first tunicate from the Early Cambrian of South China. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 100: 8.314.
- LONG, J. A. 1995. *The rise of fishes – 500 million years of evolution*. John Hopkins Univ. Press, Baltimore, 223 p.
- MAISEY, J. 1996. *Discovering fossil fishes*. Amer. Mus. Nat. Hist., New York, Henry Holt and Co., 223 p.
- NELSON, J. S. 2006. *Fishes of the world*, JOHN WILEY & SONS, Inc. 4ª ed., 604 p.
- POUGH, F. H.; HEISER, J. B. & McFARLAND, W. N. 1993. *A vida dos vertebrados*. Atheneu Editora. São Paulo Ltda, 839 p.
- SHU, D. G.; CONWAY-MORRIS, S.; HAN, J.; ZHANG, Z. -F.; YASUI, K.; JANVIER, P.; CHEN, L.; ZHANG, X. -L.; LIU, J. -N.; LI, Y. & LIV, H. -Q. 2003. Head and backbone of the Early Cambrian vertebrate *Haikouichthys*. *Nature*, 421: 526-529.
- STORER, T. I.; USINGER, R. L.; STEBBINS, R. C. & NYBAKKEN, J. W. 1986. *Zoologia Geral*. 6ª ed., Cia. Ed. Nacional, São Paulo, 816 p.



## CONODONTES

Valesca Brasil Lemos  
Ana Karina Scomazzon  
Sara Nascimento



Conodontes (gr. *kônos* = cone; *odontos* = dentes) foram animais de corpo mole, hoje considerados como vertebrados primitivos, representados no registro fóssil por pequenas estruturas esqueléticas de forma denticulada, translúcidas ou opacas, de cor âmbar, marrom-escuro ou preto, compostas de fosfato de cálcio (figura 3.1). Tais estruturas são denominadas elementos conodontes e ocorrem em sedimentos marinhos do Proterozoico Superior ao Triássico Superior, permanecendo no registro fóssil por 300 milhões de anos. Seu tamanho varia de 0,2 a 6 milímetros. Sua densidade é de 2,8 a 3,1 g/cm<sup>3</sup>. Na estrutura do elemento denticulado conodonte, 83% correspondem a fosfato de cálcio cristalizado sob a forma de francolita, dentro de matriz orgânica. A fórmula da francolita, uma fluorapatita carbonática, é:  $\text{Ca}_5\text{Na}_{0,14}(\text{PO}_4)_{3,01}(\text{CO}_3)_{0,16}\text{F}_{0,73}(\text{H}_2\text{O})_{0,85}$ .

A maior importância dos conodontes vem de sua aplicação na Bioestratigrafia, sobretudo no Paleozoico. Isto se deve ao estudo dedicado aos elementos conodontes, que apresentaram mudanças morfoevolutivas rápidas, pequeno tamanho, ampla distribuição geográfica e amplo registro estratigráfico, abundância relativa nos sedimentos e composição química de fácil preservação.

Os elementos conodontes são também usados como indicadores geotermiais, para avaliação do grau

de maturação da matéria orgânica, em rochas geradoras de hidrocarbonetos e estudo da evolução geotermal de bacias. São, ainda, partículas que retêm elementos traço como Sr/Nd, que irão registrar assinatura isotópica da água do mar, refletindo a química dos oceanos em que viveram.

Conodontes são registrados no Brasil no Devoniano e Carbonífero Superior da Bacia do Solimões, Carbonífero Superior das bacias do Amazonas e Parnaíba e no Permiano da Bacia do Acre e do Paraná (Hünicken *et alii*, 1987; Lemos, 1992 a, b; Lemos & Silva, 1996; Campanha & Rocha-Campos, 1979; Neis, 1996; Scomazzon, 1999; Scomazzon, 2004; Nascimento, 2004; Nascimento *et alii*, 2005; Scomazzon & Lemos, 2005; Nascimento, 2008).

Os elementos conodontes foram descobertos por Christian Henrich Pander, no Siluriano do Báltico, em 1856, que os atribuiu a dentes de peixes. Desde então, inúmeras afinidades foram discutidas para o grupo. Em literatura mais antiga, foram comparadas a algas, plantas vasculares e com algumas estruturas de invertebrados. Em literaturas mais modernas, os conodontes foram comparados a espinhos bucais de

vermes quetognatos<sup>1</sup> e estruturas de sustentação interna de órgãos filtradores (lofóforo) e mais recentemente a cordados primitivos (subfilo Vertebrata).

Somente após a descoberta de um espécimen com preservação das partes moles, descrito no Carbonífero Inferior da Escócia, por Briggs *et alii* (1983), desvendou-se o enigma da afinidade dos conodontes. Este espécimen apresenta a forma alongada, lateralmente comprimida, possivelmente de um carnívoro nadador. Na cabeça localizam-se elementos denticulados, bilateralmente simétricos, do aparelho alimentar e também estão preservados lobos escuros, em forma losangular, representando os olhos. O tronco possui estruturas em forma de V, aparentemente de segmentação muscular (miômeros) e linhas paralelas. Estas, comparadas com espécimens de *Branchiostoma* (=anfioxo), permitem a interpretação de que sejam margens de uma notocorda. A região da cauda tem nadadeira curta, suportada por raios (figura 3.1). A presença de região cefálica anterior, tronco, nadadeira caudal, músculos em V, notocorda e simetria bilateral, colocou os conodontes entre os Chordata (figura 3.2). A ausência de homólogos histológicos vivos entre estes fez com que alguns pesquisadores preferissem colocá-los em um filo à parte, o filo Conodonta. Entretanto, novas investigações histológicas confirmaram a afinidade taxonômica dos conodontes, mostrando que o padrão de crescimento e arranjo dos cristalitos nas lamelas dos elementos são típicos da estrutura do esmalte dos dentes de vertebrados. As estruturas denticuladas dos elementos conodontes são compostas de lâminas de fosfato de cálcio com áreas de "matéria-branca" opaca, que apresentam feições histológicas idênticas às lacunas e *canaliculi* dos osteócitos e feições semelhantes à cartilagem globular calcificada de vários vertebrados, são evidências inequívocas de que os conodontes devam ser incluídos nos vertebrados (Sansom *et alii*, 1992, 1994; Briggs & Kear, 1994; Briggs, 1992; Aldridge *et alii*, 1994).

Para Benton & Harper (1997), os elementos conodontes corresponderiam aos mais primitivos peixes sem mandíbulas, pertencendo ao filo Chordata, subfilo Vertebrata, classe Agnatha.

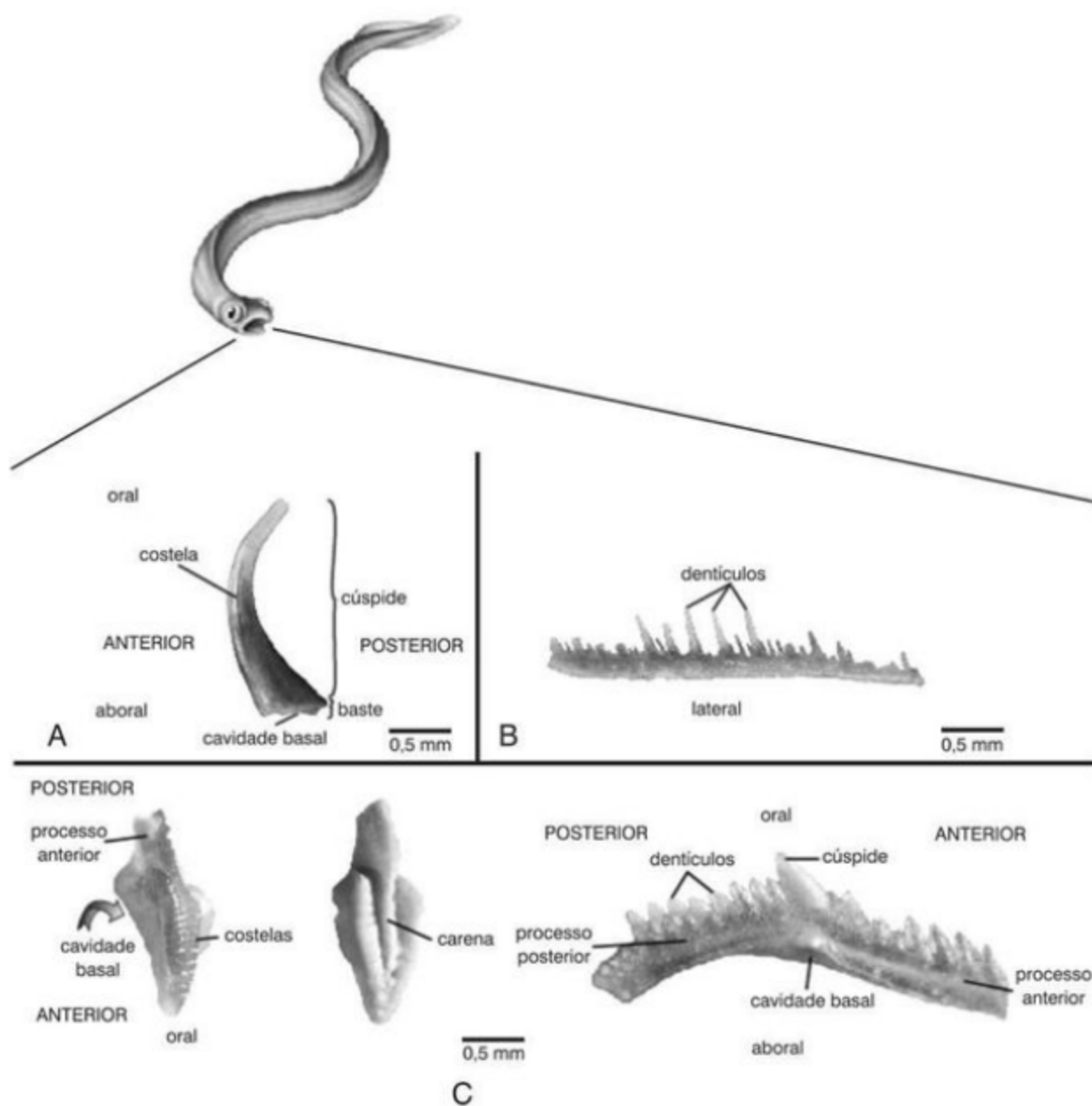
Donoghue *et alii* (2000) consideram os conodontes como os membros mais primitivos da classe Gnathostomata.

## O Animal Conodonte

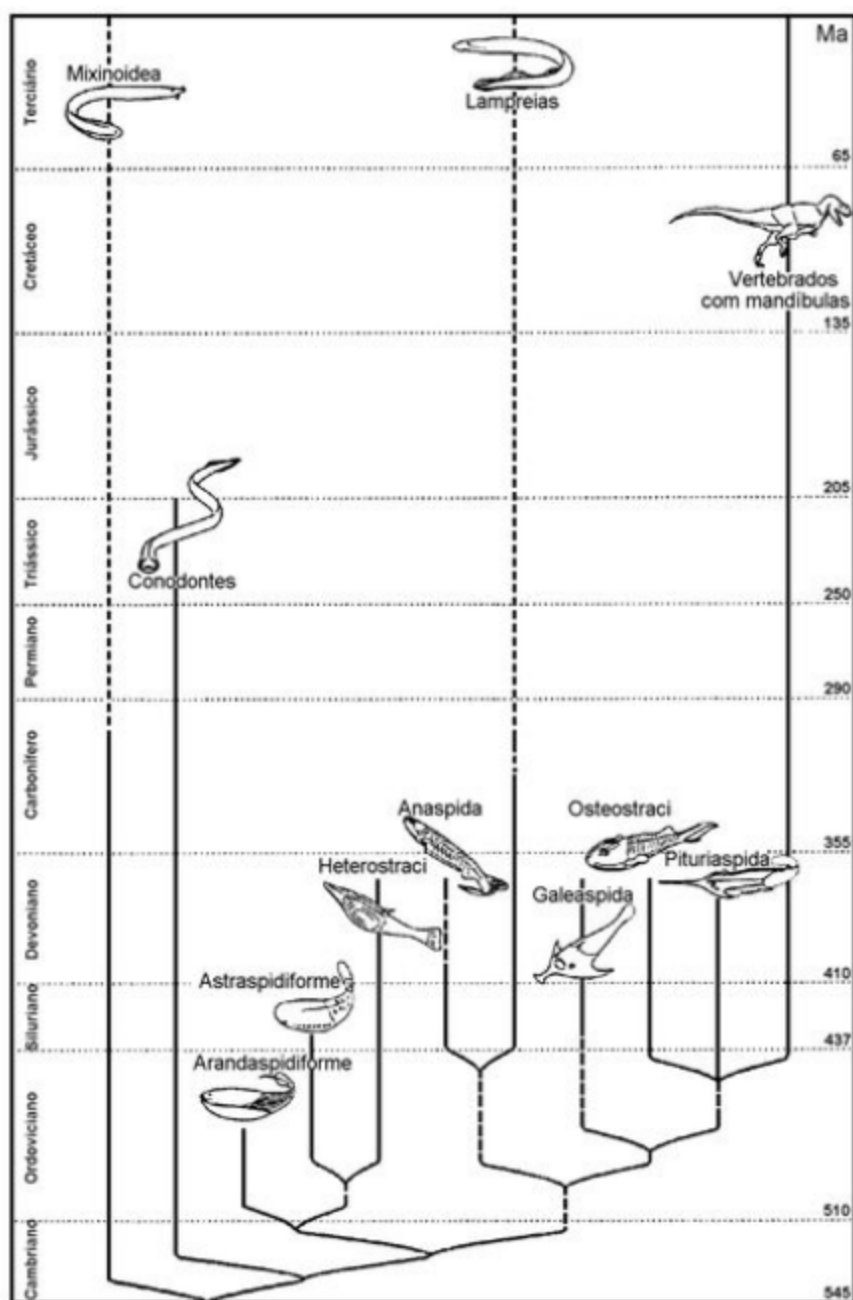
O primeiro registro de tecido fossilizado de conodontes foi de um único espécimen do Carbonífero da Escócia (Granton Shrimp Bed). O registro fossilífero continha o aparelho alimentar completo na região cefálica do animal conodonte (Briggs *et alii*, 1983). Posteriormente, foram descobertos mais três espécimens neste mesmo horizonte fossilífero, que trouxeram maiores informações com respeito às partes orgânicas, apesar de estes serem menos completos que o primeiro animal encontrado (Aldridge *et alii*, 1986). Seis novos espécimens foram coletados, perfazendo um total de 10 espécimens, no Granton Shrimp Bed da Escócia. Alguns deles, com feições particularmente bem preservadas da cabeça e do tronco, corroborando com as primeiras interpretações.

Um único espécimen de conodonte pandero-dontídeo (ordem Panderodontida) mal preservado, foi o segundo registro encontrado, no Siluriano de Waukesha, Wisconsin – EUA (Smith *et alii*, 1987). A terceira e mais recente descoberta de traços de partes orgânicas de conodontes foi encontrada em associação com aparelhos alimentares gigantes (em torno de 20 mm) de conodontes prioniodinídeos (ordem Prioniodinida), da espécie *Promissum pulchrum*, na porção basal do Soom Shale Member, no Ordoviciano Superior da África do Sul (Aldridge & Theron, 1993).

<sup>1</sup> Quetognatos = vermes pelágicos, corpo em forma de seta. São predadores marinhos deuterostomados, com celoma diferente dos demais deuterostomados. Sua origem filética é confusa. Filo Chaetognata (Margulis & Schwartz, 1998).



**Figura 3.1** Reconstrução do organismo conodonte (Purnell *et alii*, 1995). (A) Elemento coniforme. (B) Elemento ramiforme. (C) Elementos pectiniformes – à esquerda: dois elementos plataformados (Pa); à direita um elemento em forma de barra (Pb).



**Figura 3.2** O registro fossilífero dos vertebrados e suas relações evolutivas. As linhas contínuas mostram o registro fóssil conhecido de cada grupo. As linhas interrompidas indicam as relações entre eles (modificado de Forey & Janvier, 1993).



Os espécimens de Waukesha e da África do Sul revelaram detalhes sobre estruturas na região cefálica e possíveis traços do tronco. Porém, os espécimens do Granton Shrimp Bed provêm evidências mais completas a respeito da anatomia dos conodontes.

Os conodontes do Granton Shrimp Bed, Carbonífero da Escócia eram organismos pequenos, com comprimento entre 21 e 55 mm, largura entre 1,2 e 1,8 mm, lateralmente comprimidos. Eram semelhantes a enguias e provavelmente deviam ser predadores livres natantes.

Na região anterior do corpo observa-se a cabeça que é pequena e acomoda o aparelho alimentar, seguida por um tronco com músculos em "V". Na região posterior encontra-se uma nadadeira caudal radiada. A presença de "olhos grandes" nesses espécimens sugere um aparelho cefálico mais avançado que o dos cefalocordados (e. g. *Amphioxus*) (Purnell, 1995).

A maioria dos elementos do aparelho alimentar dos conodontes do Granton Shrimp Bed, é formada por ozarkodínideos (ordem Ozarkodinida). Consistem em 11 elementos ramiformes (*M* e *S*), formando uma espécie de "cesta" que tinha a função de capturar a presa. Posterior a estes, existem dois pares sucessivos de elementos pectiniformes (*Pa* e *Pb*) que eram utilizados para processar o alimento (Purnell & von Bitter, 1992). O aparelho dos ozarkodínideos pode estar preservado em várias configurações, dependendo de sua orientação no plano do acamadamento.

As principais feições encontradas no tronco do animal são a notocorda, miômeros e nadadeira caudal radiada. A notocorda é evidenciada por um par de linhas axiais paralelas, que se estendem anteriormente até próximo ao aparelho alimentar e posteriormente até a ponta da cauda. A posição da notocorda pode variar ao longo do comprimento do organismo, porém, geralmente ocorre mais ou menos ao longo do eixo mediano da cauda e pode estar deslocada para a posição ventral no comprimento do tronco.

Os miômeros dos espécimens do Granton Shrimp Bed são uma das peças mais importantes na discussão da afinidade destes com os cordados. Em todos os espécimens podem ser observadas estas estruturas que consistem em um arranjo de miômeros lateralmente pareados e com forma *chevron*. A posição desses músculos em relação à notocorda varia ao longo do tronco. Segundo Aldridge *et alii* (1993), tais músculos poderiam ser uma adaptação para escavar o sedimento.

A nadadeira caudal é observada em alguns espécimens, mas não está bem preservada, sendo difícil definir se seria simétrica, ou se estenderia levemente mais para a região ventral ou dorsal.

No conodonte do gênero *Panderodus*, descoberto no Siluriano de Waukesha, em Wisconsin – EUA, estão preservadas partes orgânicas, porém somente a porção anterior do corpo foi preservada, a parte posterior não foi encontrada. As partes orgânicas estão impressas na rocha como uma camada fina de um mineral branco (Smith *et alii*, 1987). O corpo tem paredes retas e possui um comprimento de 3,4 mm até o final da porção preservada, porém extrapolações indicam que o comprimento máximo seria de 5 mm. O animal foi compactado dorsoventralmente, contrastando com os espécimens do Granton Shrimp Bed, que são preservados no seu aspecto lateral (Aldridge *et alii*, 1986).

Traços de segmentação são evidentes no organismo de Waukesha. No mínimo sete somitos estão delimitados e extrapolações sugerem que seriam mais de vinte somitos na porção preservada. Entretanto, os limites são retos e quase normais ao eixo sagital, em contraste com a forma em "V" desses segmentos, nos espécimens do Granton Shrimp Bed (Aldridge *et alii*, 1986).

Associados ao aparelho alimentar gigante dos conodontes do Soom Shale Member da África do Sul, ocorrem traços de partes orgânicas com feições lobadas e em pares, com tamanho entre 2,1 e 3,1 mm, representados por um filme escuro e situados anteriormente ao aparelho alimentar. Tais estruturas são diretamente comparadas com aquelas do Granton Shrimp Bed, apesar de ambos os aparelhos serem significativamente diferentes (Aldridge & Theron, 1993).

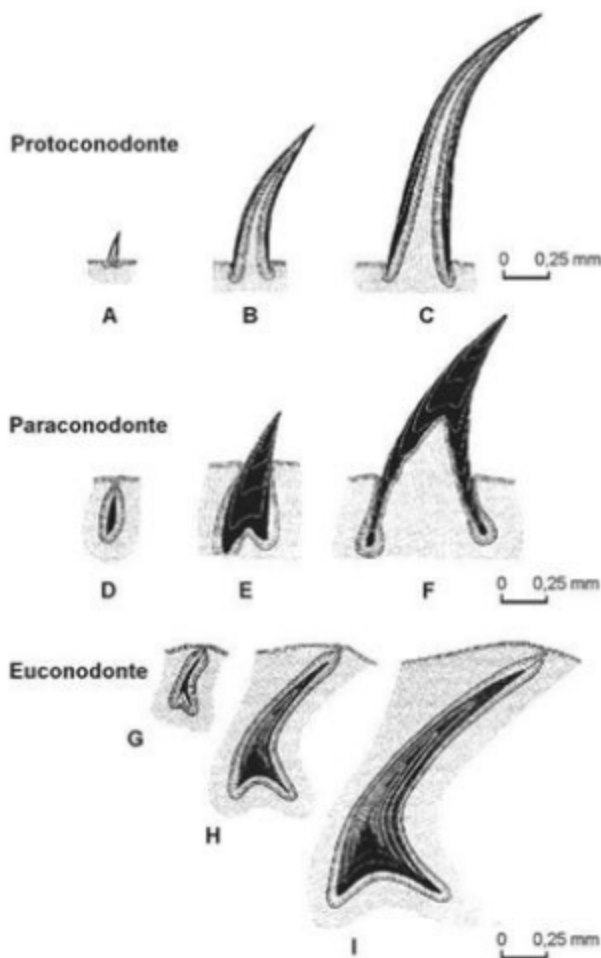
## Morfologia

### A. Padrões Básicos de Crescimento dos Elementos Denticulados

Com base no modo de crescimento, distinguem-se três principais grupos de elementos conodontes: os Protoconodontes, os Paraconodontes e os Euconodontes (Bengtson, 1976). O grupo mais primitivo é o dos protoconodontes, com cavidade basal profunda, como *Hertzina*. Provavelmente não são relacionados aos conodontes e sim aos vermes "seta", os quetognatos. Os paraconodontes continham menos



matéria orgânica que os anteriores e apresentavam cavidade basal ampla e profunda, como *Furnishina* e *Westergaardodina*. Os euconodontes, ou conodontes “verdadeiros”, constituem o grupo mais importante e diversificado. Nos euconodontes há uma divisão entre coroa e o corpo basal, que eram formados por acreção externa e concêntrica de lâminas ao redor do centro de crescimento localizado no ápice da cavidade basal (figura 3.3).



**Figura 3.3** Diagrama mostrando as relações entre os elementos denticulados e o epitélio secretor durante o crescimento dos conodontes. Modelo evolutivo proposto por Bengtson (1976). (A-C) Protoconodonte. (D-F) Paraconodonte. (G-I) Euconodonte.

## B. Microestrutura

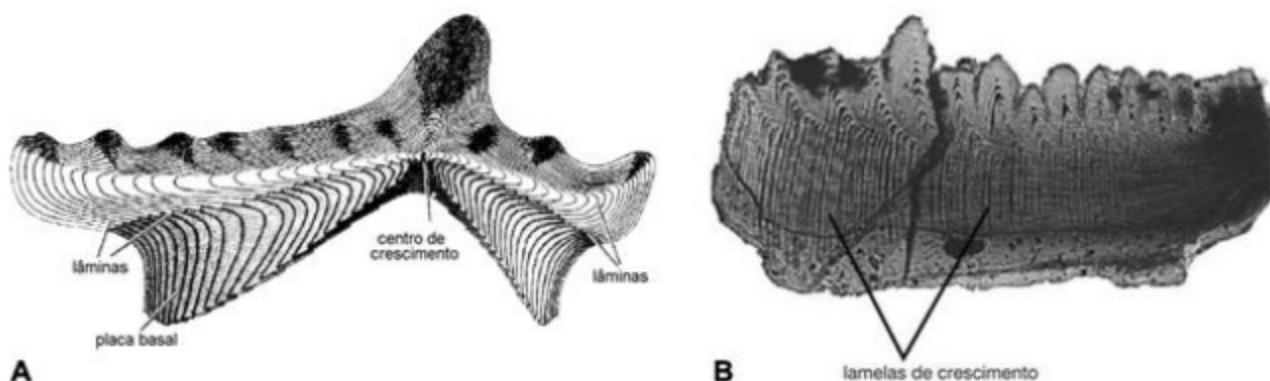
Os euconodontes ocorrem na forma de três tipos básicos principais que se apresentam sempre compostos por duas partes distintas: coroa e corpo basal. Ambas são formadas por lâminas, sendo as do corpo basal mais grossas e menos mineralizadas. No corpo basal está a cavidade basal, que pode ser ampla, quando as extremidades das lâminas que formam a coroa cobrem a margem basal. No caso de somente as primeiras lâminas formadoras da coroa cobrirem a cavidade basal, esta se torna pequena, resultando em “fosseta basal”, e a superfície inferior do elemento denticulado forma o que é conhecido por “margem basal recessiva” (figura 3.4A).

Em todos os elementos denticulados em seção delgada, as lâminas da coroa e do corpo basal são contínuas (figura 3.4B). Gross (1957, 1960) concluiu que, para que as lâminas fossem contínuas da coroa até o corpo basal, o elemento deveria ter crescido por sucessivas aposições externas de lâminas e não por adição interna, como acontece nos dentes de peixes. Para tanto, os elementos, durante a ontogênese, deveriam crescer envolvidos no epitélio secretor.

## C. Morfologia dos Elementos

Os euconodontes ocorrem na forma de três tipos morfológicos principais, usados no passado, como a base de uma morfotaxonomia.

As principais morfologias apresentadas pelos elementos conodontes são os dentes simples, ou cones, (**elementos coniformes**). As estruturas, em forma de barra, são os elementos **ramiformes**; e aquelas com forma de lâmina e/ou placa (= plataforma) são os elementos **pectiniformes** (Sweet, 1988).



**Figura 3.4** (A) Desenho esquemático mostrando acreção das lâminas a partir de um centro de crescimento. Seção idealizada do elemento pectiniforme *Palmatolepis*, do Devoniano Superior (modificado de Müller, & Nogami, 1971, in Robison, 1981). (B) Fragmento de lâmina livre de um elemento conodonte da Bacia do Amazonas. As linhas pretas apontam para as lamelas de crescimento. Fotomicrografia ao microscópio ótico 5x.

Os elementos coniformes possuem uma porção mais expandida, a base, que apresenta a cavidade basal e a cúspide, que aponta para o ápice da unidade. Esta tem eixo longo, ereto ou curvo que determina duas categorias: os *geniculate* (= cúspide recurvada) e os não *geniculate* (cúspide ereta), com base na curvatura da cúspide, que possui a orientação de margem anterior convexa e margem posterior côncava, em vista lateral (figura 3.1A).

Os elementos ramiformes são as “barras” (figura 3.1B). Neles uma ou mais extremidades da base se expandem para formar processos. Os elementos ramiformes são orientados da mesma maneira que os elementos cônicos. O processo que continua a margem côncava da cúspide é o processo posterior. O processo que continua a margem convexa é o anterior. As extensões laterais da base são os processos laterais. Os elementos ramiformes apresentam sete categorias, reconhecidas pelo número de processos e suas relações com a cúspide. Os processos são denticulados, com dentes maiores e menores, ou podem ser adenticulados (Sweet, 1988).

Os elementos pectiniformes englobam as “lâminas”, placas e plataformas. São divididos em cinco categorias, dependendo do número e arranjo dos processos e das extensões laterais como plataformas (figura 3.1C). Na maioria dos elementos um dos processos é lateralmente comprimido recebendo a designação de lâmina livre, correspondendo ao processo anterior. Em muitos casos o processo posterior é flanqueado por uma estrutura alongada ou expansão lateral, a plataforma, que pode ser ornamentada por costelas transversais, depressões e nódulos. A lâmina livre, ou pro-

cesso anterior, se prolonga na plataforma como uma crista longitudinal baixa, a carena. Esta pode ser ladeada por sulcos. A carena pode não existir e no lugar dela se desenvolve uma depressão central. Na parte inferior do elemento, sob a plataforma está a cavidade basal. No processo anterior a cavidade basal se prolonga na forma de um sulco (Sweet, 1988).

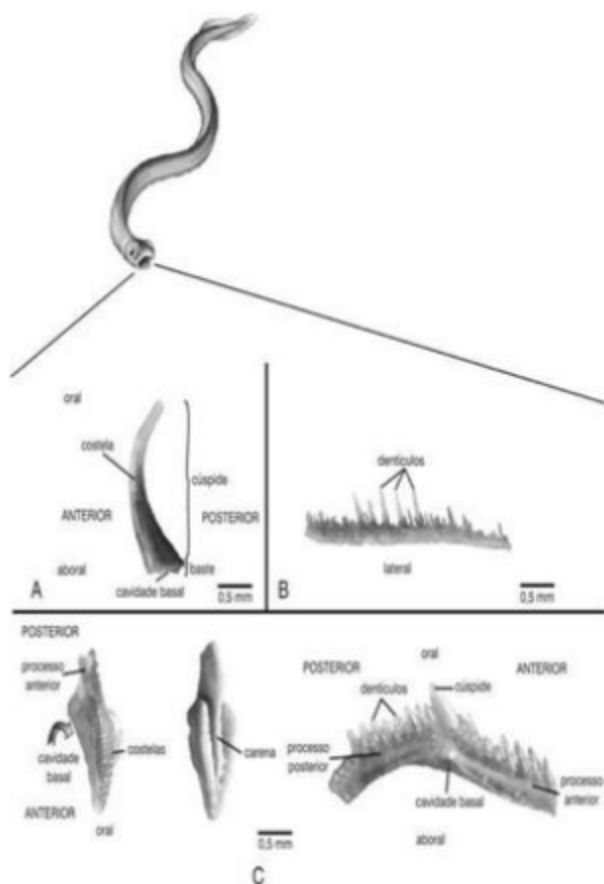
#### D. Plano Organizacional do Aparelho Multielemental

Desde sua descoberta, até pouco tempo atrás, os elementos denticulados receberam denominação individual binominal, baseada em sua forma externa.

Após o excepcional achado de Briggs *et alii* (1983), não houve mais dúvida de que os elementos denticulados compunham um aparelho, localizado na região da cabeça do conodonte. Exemplos obtidos através das associações naturais encontradas até hoje mostraram que os elementos denticulados ocorriam em pares, formando um aparelho esquelético composto por categorias morfológicas diferentes.

Entretanto, a maioria dos elementos é recuperada nos sedimentos de forma dissociada, sendo necessário usar alguns critérios morfológicos, estatísticos e distributivos para a reconstrução dos aparelhos. O modelo deste aparelho é baseado no estudo das “assembleias naturais”, ou associações, que possuem três principais formas, representadas pelas letras P, ocupada pelos elementos pectiniformes M e S, que representam elementos ramiformes e cônicos (figura 3.5).





**Figura 3.5** Reconstituição do aparelho alimentar do conodonte, tendo como exemplo o aparelho dos Ozarkodintídeos. Padrão Standard. (A) Disposição a qual os elementos do gênero *Idiognathodus* foram encontrados na rocha. (B) Desenho mostrando a posição dos elementos P, S, M, no aparelho alimentar. (C) Modelo da estrutura original do aparelho em 3D, do gênero *Idiognathodus*, antes do soterramento e da fossilização (modificado de Purnell *et alii*, 1995).

## Classificação

Os conodontes hoje, são classificados como pertencentes ao Filo Chordata Bateson, 1886, Subfilo Vertebrata Linnaeus, 1758, Classe Conodonta Pander, 1856. Sweet (1988) divide os elementos denticulados em duas grandes classes, Cavidonti e Conodonti. Os conodontes da Classe Cavidonti são lisos, têm paredes finas e incluem os Protoconodontes e os Paraconodontes. São coniformes e possuem aparelhos unimembrados a

quinquimembrados, surgiram no Eocambriano (*Proconodontus*) e persistiram até o Devoniano (*Belodella*, *Dvorakia*).

Os elementos conodontes da Classe Conodonti se originaram no Cambriano Superior, possuindo cavidade basal rasa, aparelhos sexi a septimembrados, com elementos ramiformes complexos e formas variadas de pectiniformes nas posições P. Sua distribuição estratigráfica vai do Neocambriano (*Teridontus*) ao Neotriássico (*Epigondolella*).

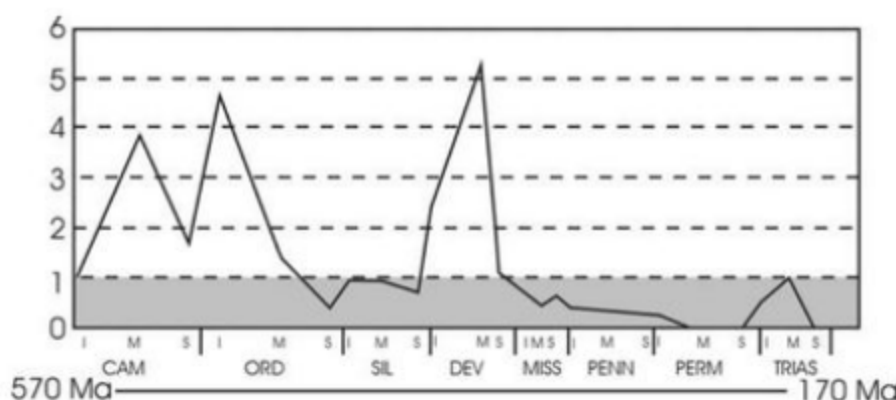
## Paleoecologia

Os conodontes ocorreram em grande parte dos ambientes marinhos do Paleozoico e Triássico.

Os estudos paleoecológicos mais modernos indicam que provavelmente tiveram adaptações aos reinos bentônicos e pelágicos. O corpo alongado e nada-deira sugerem que o animal conodonte tivesse hábito nectobentônico, independente das condições de fundo do mar, atuando como predador, por possuir um aparelho denticulado mineralizado complexo.

Os elementos conodontes, no geral, foram raros nas fácies de planície de maré, extremamente rasas. Maior abundância é registrada em associação com organismos estenohalinos, ocorrendo com cefalópodes e restos de peixes que são pelágicos, e equinodermos, braquiópodes e trilobitas. São também encontrados com radiolários e graptolitos. Como regra geral, quanto menor a taxa de sedimentação, maior é a abundância dos conodontes nas rochas. Em média, em um quilo de rocha são encontrados ao redor de dez elementos denticulados, como acontece em amostras da Bacia do Amazonas. Em casos excepcionais, em um quilo de sedimento pode ser encontrada mais de uma centena de elementos, como é o caso, em amostras da Formação San Juan, Argentina (Lemos, 1981; 1990).

A temperatura e a salinidade são consideradas, por vários autores, como principais fatores controladores da distribuição dos conodontes, sendo a temperatura o mais importante. Estudos anteriores sugeriam que os conodontes foram mais abundantes em baixas latitudes. Atualmente vários trabalhos vem registrando conodontes em águas mais frias. A separação em províncias de altas e baixas latitudes no Ordoviciano são talvez resultantes de controles de temperatura (figura 3.6).



**Figura 3.6** Períodos de abundância e extinção dos conodontes durante o Paleozoico e o Triássico (Clark, 1972).

Quanto à salinidade, os conodontes foram confinados a ambientes marinhos, nenhum registro existe de estratos não marinhos. Barnes & Fähræus (1975) e von Bitter (1976) referem-se a algumas espécies adaptadas a tolerar ambientes euhalinos e hipersalinos. A maioria dos conodontes, entretanto, ocorreu em condições marinhas normais, sendo estenohalinos, como foi sugerido por Clark (1981).

Numerosas associações de elementos conodontes relacionadas à determinada fácies registraram o contraste entre formas que viveram próximas da costa e formas de águas profundas. Seddon & Sweet (1971) sugeriram que estas biofácies relacionadas com profundidade são o produto de comunidades nectônicas (pelágicas), com estratificação de fundo.

Alguns autores, entretanto, observaram a relação com litofácies e a tendência ao deslocamento lateral de uma assembleia em relação à outra. Para Barnes & Fähræus (1975), tais fatos são sugestivos de comunidades nectobentônicas.

Destes estudos resultaram dois modelos clássicos para explicar a distribuição dos elementos conodontes em rochas marinhas do Paleozoico e do Triássico. O modelo de “estratificação de fundo”, criado por Seddon & Sweet (1971), que determinava hábito pelágico, pretendia explicar a confusa descontinuidade na distribuição lateral dos conodontes (figura 3.7A). O modelo de “segregação lateral” de Barnes & Fähræus (1975) divide os conodontes em comunidades lateralmente segregadas de hábito nectobentônico, relacionadas a profundidades da água, e um pequeno número de formas pelágicas que poderiam viver em qualquer profundidade (figura 3.7B)

Sweet (1988) defende o abandono da noção simplista de que os conodontes foram todos pelágicos, bentônicos ou nectobentônicos. Segundo esse autor a interpretação do modo de vida dos conodontes requer a combinação dos dois modelos, pois devem ter variado de verdadeiramente pelágicos a nectobentônicos, sendo raramente possível identificar fatores físicos, químicos ou biológicos que controlaram tal distribuição (figura 3.8).

## Paleobiogeografia

A distribuição paleobiogeográfica dos conodontes é ampla, pois foram registrados na Europa, no Japão, ao redor do Mediterrâneo, no Saara, na Índia, na China, na Austrália, na África, na América do Norte e na América do Sul.

As associações do Cambriano mostram diferenças entre faunas de águas quentes da região do Midcontinent Norte-Americano e de águas frias de altas latitudes da Região Atlântica.

Esta diferenciação faunal continuou através do Ordoviciano, com duas maiores unidades paleobiogeográficas (Sweet & Bergström 1974; Sweet, 1984): Província Midcontinent Norte-Americano e Província Norte Atlântica (Europeia).

A Província do Midcontinent Norte-Americano era composta pelas subprovíncias Red River e Ohio Valley. A Província Norte Atlântica era composta pelas subprovíncias Baltoescandinava, Mediterrânea e Britânica.



No Neo-ordoviciano a diversidade dos conodontes declinou havendo, no final do período, uma eliminação de faunas características de águas frias. Os que sobreviveram no Siluriano foram aqueles conodontes bem estabelecidos em mares de latitudes baixas e médias.

As faunas no Siluriano foram cosmopolitas, embora Bischoff (1986) sugira que o cosmopolitismo do Siluriano se deve ao pequeno conhecimento das faunas.

Os conodontes ocuparam áreas tropicais, no Eo e no Mesodevonian. O aumento das transgressões marinhas nas áreas cratônicas fez o endemismo do início do Devoniano decrescer enquanto cresceu o número de espécies cosmopolitas (Sweet, 1988).

No Neodevonian os conodontes continuaram seu confinamento em baixas latitudes, bordejadas por cinturões norte e sul dos paralelos de 40°.

A distribuição dos conodontes do Carbonífero não mostra provincialismo em nível genérico.

Na Bacia do Amazonas foram registradas associações semelhantes às do Midcontinent Americano para o Carbonífero Superior (Lemos, 1990b; Lemos & Scmazzon, 2001; Scmazzon & Lemos, 2005; Nascimento *et alii*, 2005; Nascimento, 2008).

Do Permiano, as poucas informações disponíveis não permitem uma avaliação sobre a distribuição provincial ou não dos conodontes. Isto é atribuído às mudanças climáticas causadas pela glaciação do Neo-carbonífero e Permiano.

No Triássico, os conodontes foram, provavelmente, cosmopolitas.

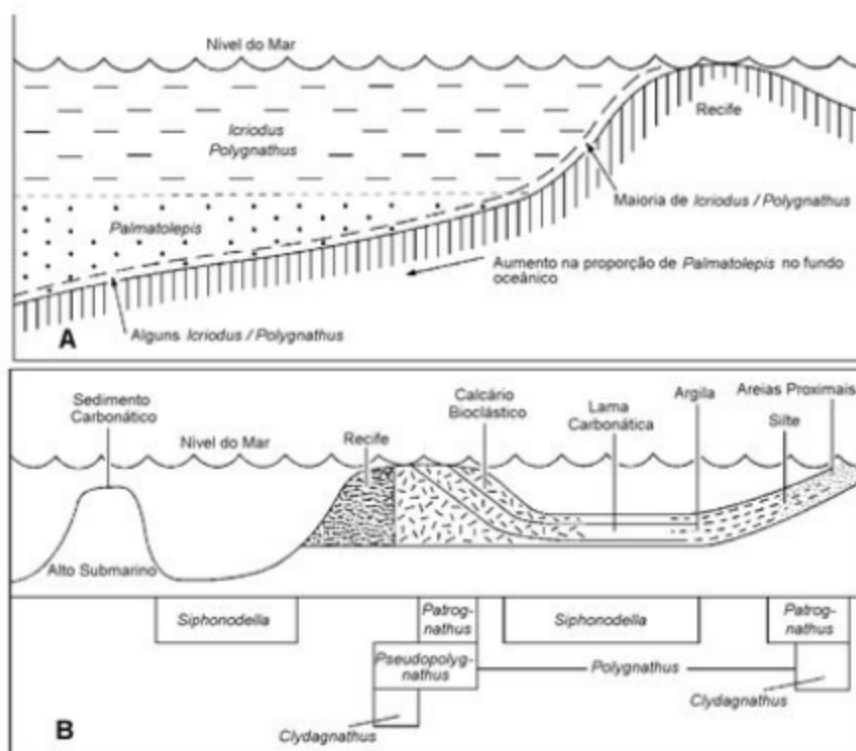


Figura 3.7 (A) Diagrama de modelo de "estratificação de fundo" (modificado de Seddon & Sweet, 1971). (B) Diagrama de modelo de "segregação lateral de fácies" (modificado de Barnes & Fahraeus, 1975).

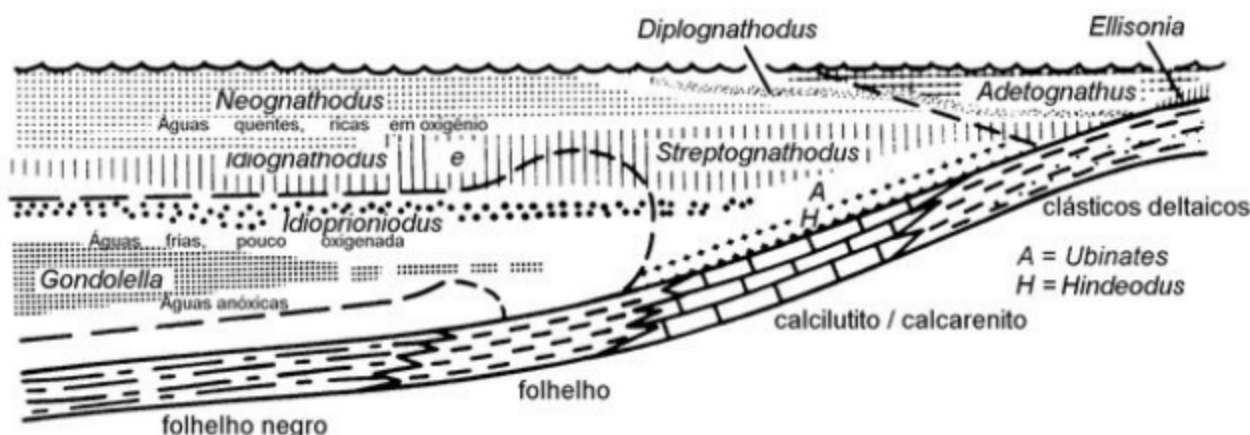


Figura 3.8 Diagrama mostrando distribuição dos conodontes inferida da reconstrução de suas ocorrências e frequências em várias fácies sedimentares (modificado de Swade, 1985).

## Aplicações

A principal utilização dos elementos conodontes na solução de problemas paleontológicos está relacionada à **bioestratigrafia**. Isto se verifica pela rápida modificação morfológica dos elementos no aparelho multielemental, seu pequeno tamanho, relativa abundância, distribuição mundial e fácil preservação.

Os conodontes apareceram no final do Proterozoico, com registros de paraconodontes nos sedimentos do Proterozoico Superior da Plataforma da Sibéria. São raros na maioria das rochas cambrianas, exceto no Cambriano Superior.

O registro dos elementos denticulados nos sedimentos do pós-Cambriano até os do Triássico possibilita o reconhecimento de 140 unidades bioestratigráficas descritas como zonas, subzonas ou unidades faunais.

No Eo e no Mesocambriano os elementos denticulados possuem formas cônicas com cavidades basais amplas. Do Cambriano em diante processou-se neles uma evolução mineralógica, com diminuição da quantidade de material orgânico e aumento da mineralização.

As associações encontradas na base do Ordoviciano são muito diversificadas. Mais de vinte biozonas foram estabelecidas para o Sistema Ordoviciano.

A maior diversidade de elementos e aparelhos foi alcançada ainda durante o Ordoviciano. A maioria dos elementos era coniforme e ramiforme, os pectiniformes eram raros.

Seguindo o clímax alcançado no Mesordoviciano, numerosos conodontes se extinguíram no final do Ordoviciano, diminuindo muito os taxa, sendo o Siluriano um período de baixa diversidade.

Muitos dos padrões multielementais do Paleozoico Superior e do Triássico foram estabelecidos durante o Devoniano, quando um segundo clímax evolutivo foi alcançado. Os conodontes do Devoniano foram caracterizados por elementos ramiformes especializados e abundância em pectiniformes.

Este clímax resultou no estabelecimento de 43 zonas bioestratigráficas. O zoneamento do Devoniano Superior é considerado como um modelo bioestratigráfico, com 31 zonas.

No Carbonífero Inferior as associações são muito ricas, com muitas extinções no final dele.

No Carbonífero da América do Norte as rochas são divididas em 37 zonas bioestratigráficas.

Nas rochas do Carbonífero Superior, a bioestratigrafia dos conodontes é baseada em gêneros conhecidos também aqui na América do Sul, na Bacia do Amazonas (figura 3.9), tais como: *Idiognathoides*, *Neognathodus*, *Idiognathodus*, *Diplognathodus*, *Rhachistognathus*, que são os principais gêneros que permitiram a utilização do esquema bioestratigráfico norte-americano na Bacia do Amazonas (Lemos, 1990; 1992a,b; Neis, 1996; Scomazzon, 1999; Scomazzon, 2004; Lemos & Scomazzon, 2001; Nascimento, 2004; Nascimento *et alii*, 2005; Scomazzon & Lemos, 2005; Nascimento, 2008).

CONODONTES	CARBONÍFERO SUPERIOR		
	PENSILVANIANO		
	MORROWANO	ATOKANO	DESMOINESIANO
<i>Adetognathus lautus</i>			
<i>Declinognathodus noduliferus</i>			
<i>Diplognathodus orphanus</i>			
<i>Diplognathodus coloradoensis</i>			
<i>Diplognathodus ellesmerensis</i>			
<i>Ellisonia latilaminata</i>			
<i>Ellisonia conflexa</i>			
<i>Gondolella sp.</i>			
<i>Hindeodus minutus</i>			
<i>Idioganthoides sinuatus</i>			
<i>Idioganthoides ouachitensis</i>			
<i>Idioganthodus klapperi</i>			
<i>Idioganthodus magnificus</i>			
<i>Idioganthodus claviformis</i>			
<i>Idioganthodus incurvus</i>			
<i>Idiopriniodus sp.</i>			
<i>Neognathodus symmetricus</i>			
<i>Neognathodus bassleri</i>			
<i>Neognathodus bothrops</i>			
<i>Neognathodus medexultimus</i>			
<i>Neognathodus atokaensis</i>			
<i>Neognathodus roundyi</i>			
<i>Neognathodus medadulitimus</i>			
<i>Rhachistognathus muricatus</i>			
<i>Rhachistognathus primus</i>			
<i>Streptognathus elegantulus</i>			
<i>Streptognathus expansus</i>			
<i>Streptognathus excelsus, oppletus</i>			
<i>Ubinatis advena</i>			

**Figura 3.9** Espécies de elementos conodontes encontrados na Bacia do Amazonas e sua distribuição estratigráfica através do Pensilvaniano, com seus andares: Morrowano, Atokano e Desmoinesiano (modificado de Nascimento, 2008).

O ponto mais baixo na evolução dos conodontes, antes de sua extinção total no Neotriássico, foi o Eopermiano.

Aparentemente todos os conodontes se extinguíram no final do Triássico, de forma sincrônica em todo o mundo, em camadas logo abaixo do limite Triássico-Jurássico.

A ampla ocorrência de conodontes no mundo e suas adaptações a altas e baixas latitudes possibilitam suas aplicações nos estudos de Províncias Paleobiogeográficas.

Além de sua larga aplicação em bioestratigrafia, a estabilidade química do mineral apatita (francolita) dos elementos conodontes o protege dos efeitos do calor e ataque químico, tornando possível que suportem metamorfismo de baixo grau e dolomitização extremos e permaneçam identificáveis. Ao mesmo tempo, os efeitos químicos do calor podem ser utilizados porque o calor é a causa da alteração de cor, tornando-os termômetros geológicos efetivos e indicadores de maturidade na exploração do petróleo (Epstein *et alii*, 1977).



Como a apatita é um sistema quimicamente fechado em temperaturas baixas, a investigação da composição de elementos-traço como Sr e Nd contidos dos conodontes permite também seu uso como indicadores da variação da água do mar durante o Fanerozoico através de estudos de correlação de  $Sr^{87}/Sr^{86}$  e proveniência de sedimentos a partir de Sm/Nd (Denison *et alii*, 1998; Scomazzon *et alii*, 2005).

## Referências

- ALDRIDGE, R. J.; BRIGGS, D. E. G.; CLARKSON, E. N. K. & SMITH, M. P. 1986. The affinities of conodonts – new evidence from the Carboniferous of Edinburgh, Scotland. *Lethaia*, 19: 279-291.
- ALDRIDGE, R. J.; BRIGGS, D. E. G.; SMITH, M. P.; CLARKSON, E. N. K. & CLARK, N. D. L. 1993. The anatomy of conodonts. *Philosophical Transactions of Royal Society of London*, v. B-340: 405-421.
- ALDRIDGE, R. J. & THERON, J. N. 1993. Conodonts with preserved soft tissue from a new Ordovician Konservat-Lagerstätte. *Journal of Micropalaeontology*, 12(1): 113-117.
- ALDRIDGE, R. J.; BRIGGS, D. E. G.; SANSOM, I. J. & SMITH, M. P. 1994. The latest vertebrates are the earliest. *Geology Today*, November-December, p. 141-145.
- BARNES, C. R. & FAHRAEUS, L. E. 1975. Provinces, communities, and the proposed nektonic habit of Ordovician conodontophorids. *Lethaia*, 8: 133-149.
- BENGTSON, S. 1976. The structure of some Middle Cambrian Conodonts, and the early evolution of conodont structure and function. *Lethaia*, 9: 185-206.
- BENTON, M. J. & HARPER, D. A. T. 1997. *Basic Palaeontology* Blackwell, Oxford, 330 p.
- BISCHOFF, G. C. O. 1986. Early and Middle Silurian conodonts from midwestern New South Wales. *Courier Forschungsinst. Senckenberg*, 89: 1-137.
- BITTER, P. H. VON. 1976. Paleogeology and distribution of Windsor Group (Viscous? Early Namurian) conodonts, Port Hood Island, Nova Scotia, Canada. In: BARNES, C. R. (ed.). *Conodont paleogeology*, *Geol. Soc. Can., Spec. Pap.*, 15: 225-241.
- BRIGGS, D. E. G. 1992. Conodonts. A Major Extinct Group Added to the Vertebrate. *Science*, 256: 1.285-1.308.
- BRIGGS, D. E. G. & KEAR, A. J. 1994. Decay of *Branchiostoma*: implication for soft-tissue preservation in conodonts and other primitive chordates. *Lethaia*, 26: 275-287.
- BRIGGS, D. E. G.; CLARKSON, E. N. K. & ALDRIDGE, R. J. 1983. The conodont animal. *Lethaia*, 16: 1-14.
- CAMPANHA, V. A. & ROCHA CAMPOS, A. C. 1979. Alguns microfósseis da formação Piauí (Neocarbonífero), Bacia do Parnaíba. *Boletim Instituto de Geociências*, São Paulo, 10: 57-67.
- CLARK, D. L. 1972. Early Permian crisis and its bearing on Permo-Triassic conodont taxonomy. *Geol. Paleontol.*, Special vol. 1, p. 147-158.
- CLARK, D. L. 1981. Paleogeology. In: Robison, *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Part W Miscellaneous, Supplement 2. CONODONTA, 202 p.
- DENISON, R. E.; KOEPNICK, R. B.; BURKE, W. H. & HETHERINGTON, E. A. 1998. Construction of the Cambrian and Ordovician seawater  $Sr^{87}/Sr^{86}$  curve Chemical Geology, 152(3-4): 325-340.
- DONOGHUE, P. C. J.; FOREY, P. L. & ALDRIDGE, R. J. 2000. Conodont affinity and chordate phylogeny. *Biological Reviews*, 75: 191-251.
- EPSTEIN, A. G.; EPSTEIN, J. B. & HARRIS, L. D. 1977. Conodont color alteration – An index to organic metamorphism. *U.S. Geological Survey Professional Paper*, 995, 27 p. 20 text-fig.
- FOREY, P. & JANVIER, P. 1993. Agnathans and the origin of jawed vertebrates. *Nature*, 361:129-134.
- GROSS, W. 1957. Über die Basis der Conodonten. *Paläont. Z.*, 31: 8-91.
- GROSS, W. 1960. Über die Basis bei den Gattungen *Palmatolepis* und *Polygnathus* (Conodontida). *Paläont. Z.*, 34: 40-58.
- HUNICKEN, M. A.; MELO, J. H. G. & LEMOS, V. B. 1987. Devonian Conodonts from the Upper Carboniferous of Amazon Basin, Northwestern Brazil. In: McMILLAN, N. J.; EMBRY, A. F. & GLASS, D. J. (eds.). *Devonian of the World. Canadian Society of Petroleum Geologists (Memoir 14)*, Calgary, v. 3, p. 479-483.
- LEMO, V. B. 1981. Conodontes Ordovicianos da Formação San Juan (Bioestratigrafia). In: CONGRESSO LATINO-AMERICANO DE PALEONTOLOGIA, 2, Porto Alegre. *Anais*, v. 1, p. 31-43.



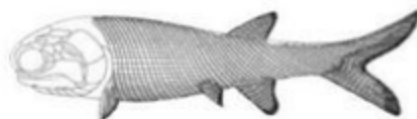
- LEMOS, V. B. 1990. *Assembléias de Conodontes do Carbonífero da Bacia do Amazonas*. Tese de Doutorado. Curso de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 259 p.
- LEMOS, V. B. 1992a. Conodontes do Carbonífero das Bacias do Amazonas e Solimões. *Taxonomia, Parte I. Pesquisas*, 19(1): 75-93.
- LEMOS, V. B. 1992b. Conodontes do Carbonífero das Bacias do Amazonas e Solimões. *Taxonomia, Parte II. Pesquisas*, 19(2): 120-131.
- LEMOS, V. B. & SCOMAZZON, A. K. 2001. *The Biostratigraphy of the Amazonas Basin, Brazil based on Conodonts*. In: WORKSHOP CORRELAÇÃO DE SEQUÊNCIAS PALEOZOICAS SUL-AMERICANAS, 2001. Ciência Técnica Petróleo. Seção: Exploração de Petróleo, nº 20, p. 131-138.
- LEMOS, V. B. & SILVA, O. B. 1996. Ciclos sedimentares e ocorrência de conodontes e fusulinídeos na Bacia do Acre – Plataforma Carbonática da Formação Cruzeiro-Eirupê, Permiano Inferior. In: SIMPÓSIO DE GEOLOGIA DA AMAZÔNIA, 5, *Boletim de Resumos Expandidos e Guia de Excursões*, p. 188-191.
- MARGULIS, L. & SCHWARTZ, K. V. 1998. *Five kingdoms, an illustrated guide of the phyla of life on Earth*. 3ª ed., W. H. Freeman & Company, New York, 520 p.
- NASCIMENTO, S. 2004. *Análise Bioestratigráfica Baseada em Conodontes de duas Pedreiras de Calcário, Base da Formação Itaituba, Atokano, Bacia do Amazonas, Brasil*. Dissertação de mestrado – Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 98 p.
- NASCIMENTO, S. 2008. *Conodontes e a Cronoestratigrafia da base da Seção Pensilvaniana, na Região de Itaituba, Porção Sul da Bacia do Amazonas, Brasil*. Tese (Doutorado em Ciências) – Instituto de Geociências, Curso de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 246 p.
- NASCIMENTO, S.; SCOMAZZON, A. K.; MOUTINHO, L. P.; LEMOS, V. B. & MATSUDA, N. S. 2005. Conodont Biostratigraphy of Two Calcareous Quarries – Lower Itaituba Formation, Atokan Age, Amazonas Basin, Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 8(3): 193-202.
- NEIS, P. 1996. *Resultados biocronoestratigráficos das associações de conodontes da Formação Itaituba, Carbonífero Superior (Pensilvaniano) da Bacia do Amazonas*. Dissertação de Mestrado. Curso de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 117 p.
- NICOLL, R. S. 1975. The effect of Late Carboniferous-Early Permian Glaciation on the distribution of Permian conodonts in Australasia. *Geological Society American Abstract Programs*, 7: 828-829.
- PURNELL, M. A. 1995. Large eyes and vision in conodonts. *Lethaia*, 28: 187-188.
- PURNELL, M. A. & VON BITTER, P. H. 1992. Bladeshaped conodont elements functioned as cutting teeth. *Nature*, 359: 629-630.
- PURNELL, M. A.; ALDRIDGE, R. J.; DONOGHUE, P. C. J. & GABBOTT, S. 1995. Conodonts and the first vertebrates. *ENDEAVOUR*, New Series, 19(1): 20-27.
- ROBISON, R. A. 1981. *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Part W, Miscellanea, Supplement 2, CONODONTA, 202 p.
- SANSOM, I. J.; SMITH, M. P.; ARMSTRONG, H. A. & SMITH, M. M. 1992. Presence of the Earliest Vertebrate Hard Tissues in Conodonts. *Science*, 256: 1308-1310.
- SANSOM, I. J.; SMITH, M. P. & SMITH, M. M. 1994. Dentine in Conodonts. *Nature*, 368: 591.
- SCOMAZZON, A. K. 1999. *Refinamento bioestratigráfico com base em conodontes no Pensilvaniano da Bacia do Amazonas – região do Tapajós*. Dissertação de Mestrado. Curso de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 142 p.
- SCOMAZZON, A. K. 2004. *Estudo de conodontes em carbonatos marinhos do Grupo Tapajós, Pensilvaniano Inferior a Médio da Bacia do Amazonas com aplicação de isótopos de Sr e Nd neste intervalo*. Tese (Doutorado em Ciências) – Instituto de Geociências, Curso de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 294 p.
- SCOMAZZON, A. K. & LEMOS, V. B. 2005. *Diplognathodus* occurrence in the Itaituba Formation, Amazonas Basin, Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 8(3): 203-208.
- SCOMAZZON, A. K.; KOESTER, E.; MOUTINHO, L. P.; MATSUDA, N. S.; NASCIMENTO, S. & LEMOS, V. B. Sr and Nd isotopic analysis in fossils

- and carbonatic rocks of Itaituba and Nova Olinda Formations, Pennsylvanian of Amazonas Basin. *In: GONDWANA 12 CONFERENCE*, Mendoza, Argentina, 6-11 de novembro de 2005. *Abstract*, p. 328.
- SEDDON, G. & SWEET, W. C. 1971. An ecologic model for conodonts. *Journal Paleontology*, 45: 869-880.
- SMITH, M. P.; BRIGGS, D. E. G. & ALDRIDGE, R. J. 1987. A conodont animal from the lower Silurian of Wisconsin, USA, and the apparatus architecture of panderodontid conodonts. *In: ALDRIDGE, R. J. (ed.). Palaeobiology of conodonts*. Chichester, Ellis Horwood, p. 91-104.
- SWADE, J. W. 1985. Conodont distribution, paleoecology and preliminary biostratigraphy of the upper Cherokee and Marmaton Groups (upper Desmoinesian, middle Pennsylvanian) from two cores in south-central Iowa. *Iowa Geological Survey. Tech. Information Series*, 14: 1-71.
- SWEET, W. C. 1984. Conodont provinces and biofacies of the Late Ordovician. *Geol. Soc. Am. Spec. Paper*, 196: 69-87.
- SWEET, W. C. 1988. The Conodonta. *Morphology, Taxonomy, Paleocology, and Evolutionary History of a Long-Extinct Animal Phylum*, 212 p.
- SWEET, W. C. & BERGSTRÖM, S. M. 1974. Provincialism exhibited by Ordovician conodont faunas. *Soc. Econ. Paleont. Mineral. Spec. Publ.*, 21: 189-202.



## AGNATOS E PEIXES

Martha Richter



Durante a última década, foram feitas excepcionais descobertas paleoictiológicas no Hemisfério Norte. Espécies diminutas, até então desconhecidas, ajudaram a esclarecer como eram os primeiros peixes surgidos na Terra; já uma outra nova espécie, essa de grande porte, revelou ser elo evolutivo mais estreito até agora conhecido, entre os peixes e os vertebrados terrestres.

Os primeiros peixes surgiram no registro geológico há cerca de 520 milhões de anos em rochas da Formação Qiongzhusi, Cambriano Inferior, na província de Yuannan, China. *Haikouichthys ercaicunensis* Shu *et alii*, 1999 (figuras 4.1 e 4.2), e *Mylokunmingia fengjiaoa* (Zhang & Hou, 2004) pequenos peixes sem mandíbulas (agnatos) encontrados nessas rochas marinhas, possuíam corpo totalmente mole, pois seu esqueleto mantinha-se cartilaginoso, sem qualquer mineralização (Shu *et alii*, 1999). Esta descoberta solucionou o mistério do 'repentino' aparecimento, no Ordoviciano, de peixes agnatos (Arandaspídifórmes) com espessa carapaça óssea, na América do Norte, em Oman, na Península Arábica e também na Bolívia, Argentina e Austrália.

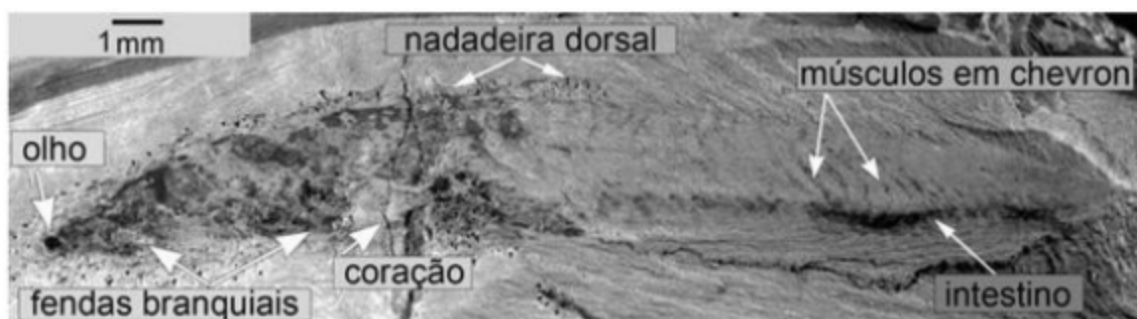
Em 2004, uma outra descoberta extraordinária foi feita por cientistas dos Estados Unidos na Ilha de Ellesmere no Canadá, no Círculo Polar Ártico (Shubin

*et alii*, 2006). O esqueleto completo de um peixe de cabeça achatada, olhos dorsais e com aspecto de crocodilo foi encontrado na Formação Fram, de 375 milhões de anos (Devoniano Superior). *Tiktaalik roseae* (figura 4.3) é o fóssil que representa o elo evolutivo mais forte conhecido entre peixes e vertebrados tetrápodes, cujos fósseis somente são encontrados 12 milhões de anos mais tarde. *Tiktaalik* perdeu, evolutivamente, vários ossos existentes atrás da cabeça dos demais peixes (Alhberg & Clack, 2006). Sua morfologia demonstra que eram peixes dotados tanto de pulmões como de brânquias e possivelmente fazia incursões a terra. Em lugar de aparelho opercular como dos demais peixes, possuíam um osso semelhante ao dos anfíbios primitivos e que auxiliava a bombear água sobre as brânquias. Atingindo 2,75 metros, esse peixe é o único, até agora, a apresentar um pescoço, podendo levantar a cabeça e parte anterior do tronco, no que era auxiliado por suas nadadeiras peitorais musculosas e fortes costelas. O ambiente em que viviam é interpretado como de águas rasas doces, rios e córregos, possivelmente com densa vegetação. Suas nadadeiras peitoral e pélvica têm ossos comparáveis aos dos membros anterior e posterior dos tetrápodes. Funcionavam, na água, como 'patas', embora distalmente ainda possuísssem vários raios distais como nas nadadeiras dos



outros peixes. Sua nadadeira peitoral ligava-se ao ombro por um único osso, havia um cotovelo e até mesmo ossos do pulso. Esta descoberta reforça a forte evidência de que os peixes sarcopterígeos deram origem, no Devoniano Superior, aos primeiros tetrápodes surgidos no planeta, os anfíbios. Pelas novidades evolutivas

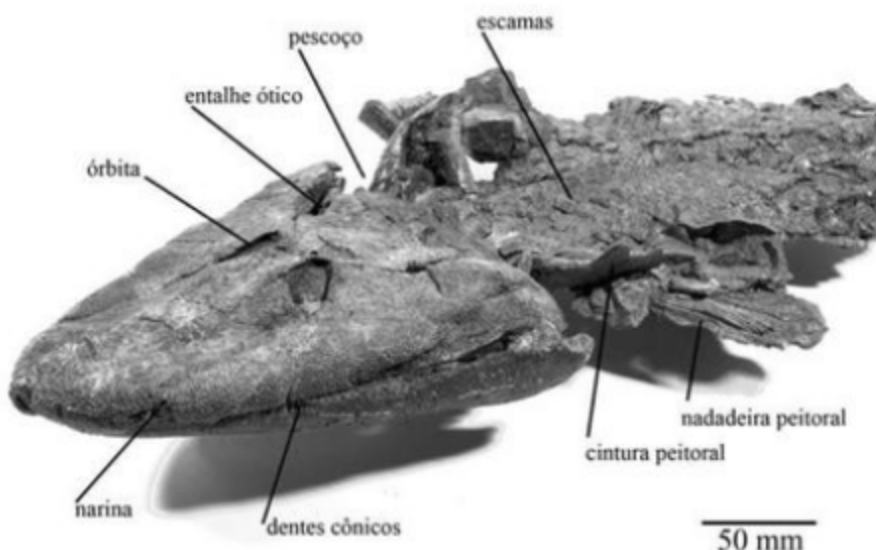
que compartilham com os peixes de nadadeiras lobadas, refletindo essa ancestralidade comum, todos os tetrápodes, incluindo peixes, anfíbios, répteis, aves e mamíferos, são, portanto, classificados na mesma subclasse Sarcopterygii (Rosen *et alii*, 1981; Pough *et alii*, 2008).



**Figura 4.1** *Haikouichthys ercaicunensis*. Fotografia de um dos numerosos espécimes encontrados no Cambriano da China (fotografia cedida por Dr D.-G. Shu e Meirong Cheng).



**Figura 4.2** *Haikouichthys ercaicunensis*. Reconstrução dos pequenos peixes encontrados no Cambriano da China (reconstruções cedidas por Dr D.-G. Shu e Meirong Cheng).



**Figura 4.3** *Tiktaalik roseae* descrito por Daeschler *et alii* (2006), peixe sarcopterígeo do Devoniano que representa o elo mais estreito já conhecido entre peixes e anfíbios paleozoicos.

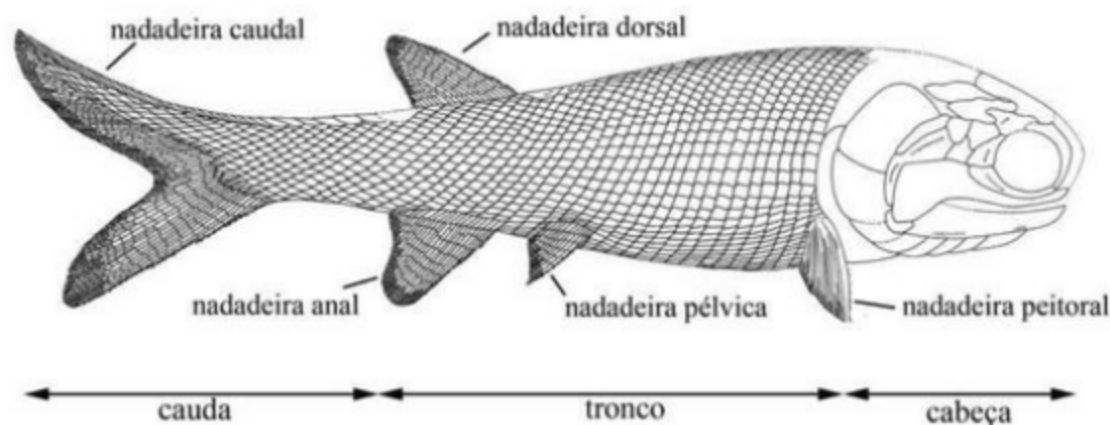
## Morfologia Geral dos Peixes

O corpo dos peixes é dividido em cabeça, tronco e cauda (figura 4.4), exceto em *Tiktaalik roseae*, que, como vimos, possui um pescoço! Peixes são animais deuterostomados, como todos os demais vertebrados e equinodermados, onde o ânus forma-se a partir do blastópodo embrionário e a boca desenvolve-se em outro lugar do embrião. São dotados de notocorda que se estende desde o crânio até a nadadeira caudal. A maioria possui um esqueleto axial formado por vértebras cartilaginosas ou ossificadas (figura 4.5). O esqueleto axial compreende parte do crânio (neurocrânio) e coluna vertebral. Já o viscerocrânio (splancnocrânio) é composto por cartilagens ou ossos derivados dos arcos faringianos embrionários e inclui, entre outros, elementos mandibulares. O tubo nervoso é dorsal à coluna vertebral e na região do tronco, está protegido pelos arcos neurais das vértebras. Anteriormente, há um cérebro além de órgãos sensoriais, como olhos, narinas e ouvido interno, uma série de fendas faringianas e guelras permanentes. Os peixes foram os primeiros animais vertebrados a desenvolverem tecido ósseo, dentina e esmalte. Nos mamíferos, dentina e esmalte estão presentes apenas nos dentes, mas em muitos peixes paleozoicos e em algumas espécies atuais primitivas, estes tecidos fazem parte da estrutura tanto de dentes

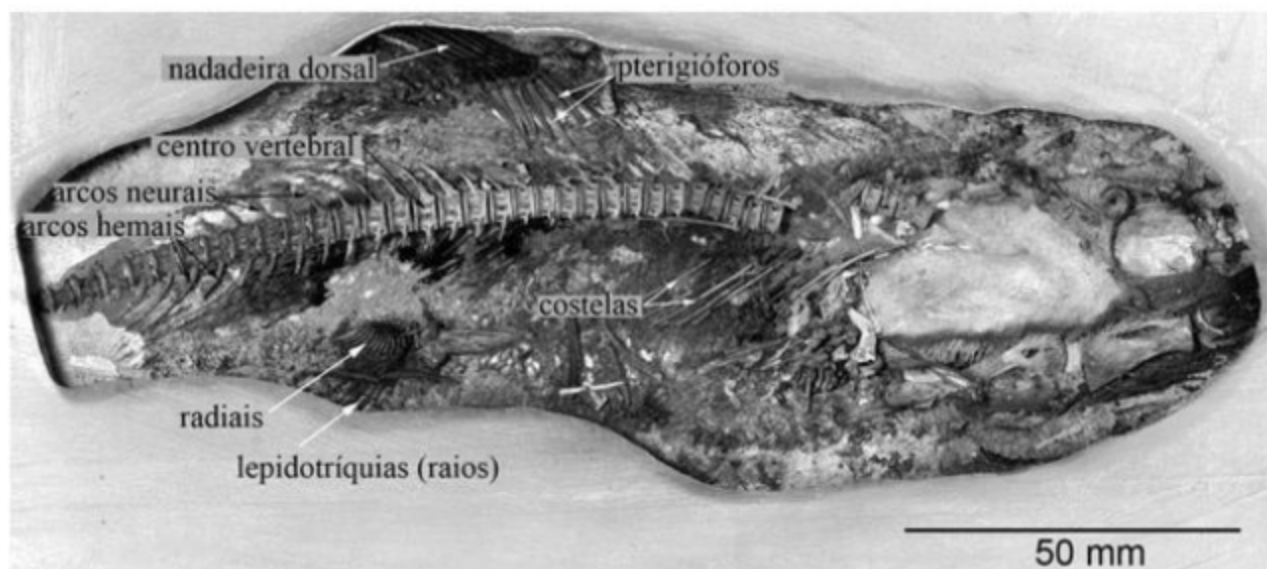
como de escamas dérmicas. Há uma enorme diversidade de vertebrados “pisciformes” vivos e extintos. Para fins práticos, a paleoictiologia refere-se tanto a vertebrados aquáticos mandibulados, os Gnathostomata (exceto Tetrapoda), como os não mandibulados, os Agnatha, que são as formas mais antigas (figura 4.6).

Os peixes apresentam brânquias em todos os seus estágios de desenvolvimento ontogenético, além de nadadeiras que lhes permitem locomover-se na água. As nadadeiras peitorais correspondem aos membros anteriores dos tetrápodes enquanto as pélvicas correspondem aos membros posteriores. Além dessas, geralmente possuem uma ou mais nadadeiras dorsais, uma anal e uma caudal. Uma ou várias dessas nadadeiras podem faltar em alguns grupos.

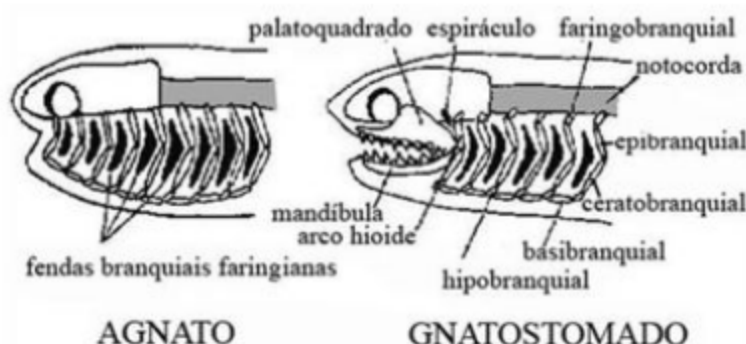
As diferentes espécies de vertebrados compartilham várias características comuns, como um crânio e uma coluna vertebral, que podem ser cartilaginosos ou ósseos. Em alguns grupos, a notocorda persiste no adulto (por exemplo, no esturjão) e a coluna vertebral pode estar representada apenas por espinhos neurais ou hemais, sem que haja formação de centros vertebrais (exemplo, agnatos). Estudos demonstraram que a notocorda tem um papel importante na formação das vértebras de peixes (Fleming *et alii*, 2004).



**Figura 4.4** Divisão anatômica básica do corpo dos peixes, baseada na reconstrução de *Rubidus pascoalensis* (Richter, 2002).



**Figura 4.5** *Notelops brama* (NHMUK PV P. 3986), um peixe actinoptérigo do Cretáceo Inferior da Chapada do Araripe, nordeste do Brasil. Seu esqueleto interno fica evidenciado após preparação em laboratório, utilizando-se dissolução ácida da matriz calcárea.



**Figura 4.6** Desenho esquemático do viscerocrânio de agnatos e gnatostomados, mostrando também a posição da notocorda.

## Biomíneralização do Esqueleto e Fossilização dos Peixes

Calcificação por apatita biológica é o tipo de biomíneralização fisiológica que ocorre tanto no endo como no dermoesqueleto dos vertebrados, conferindo-lhe a rigidez necessária para o funcionamento dos músculos que a ele se ligam. Dentes e escamas, além de espinhos e raios distais de nadadeiras e alguns ossos fazem parte do exoesqueleto (dermoesqueleto); ossos pré-formados em cartilagem, como as vértebras e costelas, fazem parte do endoesqueleto. A apatita

biológica é um fosfato de cálcio (sal) semelhante à hidroxiapatita, cuja composição química é  $\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6(\text{OH})_2$ . Ela é encontrada, hoje, apenas nos vertebrados e braquiópodes inarticulados, mas estava presente no esqueleto de diversos outros grupos de animais extintos, como conularídeos e conodontes (Runnegar & Bengtson, 1990). Nos conodontes, a única parte esquelética mineralizada são os próprios elementos conodontes que correspondem a dentes de posição faringiana. A presença de esmalte e dentina nos elementos conodontes é suficiente para confirmar este seu *status* taxonômico dentre os vertebrados



(Donoghue & Sansom, 2002), mas esse grupo é tradicionalmente tratado separadamente, como parte de estudos micropaleontológicos (Sansom *et alii*, 1992).

A apatita apresenta um padrão iônico variável, que permite uma considerável variação em sua composição através de substituições do cálcio por sódio ou magnésio, ou de fluorido e clorido na posição hidroxila. Como os níveis relativos de incorporação à molécula de apatita de variantes isotópicas de átomos como o oxigênio variam de acordo com a paleotemperatura e paleossalidade, dentes, escamas e ossos dos vertebrados bem como conodontes estão sendo utilizados como ferramenta de estudos paleoambientais (Vennemann & Hegner, 1998; Joachimski *et alii*, 2004; Waddell & Moore, 2008).

Todos os tecidos mineralizados de vertebrados vivos, com exceção do esmalte, apresentam uma matriz de colágeno (proteína). A mineralização ocorre tanto na matriz entre as fibras colágenas, como dentro das próprias fibras. É o alto teor de hidroxilapatita encontrado naturalmente no esqueleto que favorece a fossilização. O esmalte que recobre as escamas de muitos peixes primitivos é hipermineralizado, sendo que a apatita biológica perfaz até 99% de seu peso seco; no tecido ósseo e na dentina, este mineral representa aproximadamente 65% do peso seco (Glimcher *et alii*, 1990).

Em casos excepcionais, tecidos moles são preservados através de substituições, durante a fossilização, das moléculas orgânicas por sais inorgânicos. Isto ocorre, por exemplo, em peixes da Formação Santana, na Bacia do Araripe, Região Nordeste do Brasil (Martill, 1988; Maisey, 1991).

## Classificação

O termo “Pisces” já foi usado formalmente como classe zoológica, às vezes incluindo, outras vezes excluindo os agnatos, representados no passado geológico pelos ostracodermos e, atualmente, pelas lampreias e mixinas. Hoje, são reconhecidos dois grandes grupos de vertebrados, os Agnatha e os Gnathostomata. Embora Forey & Janvier (1993) e Gagnier (1995), entre outros, considerem monofiléticos (Wiley, 1981) apenas os gnathostomados (os agnatos seriam parafiléticos), estudos de biologia molecular apontam para a monofilia dos agnatos vivos (Takezaki *et alii*, 2003).

A classificação geral dos vertebrados, apresentada abaixo, foi modificada de Janvier (1996), com

adaptações para refletir o conhecimento atual sobre grupos de posição taxonômica incerta e novos descobrimentos. Para uma discussão das relações filogenéticas dos principais grupos, veja Donoghue *et alii* (2000; 2006). Estes agrupamentos taxonômicos contêm numerosas subdivisões que não serão tratadas aqui. O grande número de subgrupos leva os estudiosos de peixes a utilizarem categorias taxonômicas extra, como “infraclasse”, “coorte”, “subcoorte” e outras. O símbolo ‘†’ indica que o grupo está extinto. Algumas espécies *incertae sedis* importantes do ponto de vista evolutivo são também incluídas abaixo. A figura 4.7 ilustra a distribuição geocronológica dos principais grupos.

A seguir, serão tratados os maiores grupos de agnatos e peixes com representantes fósseis.

## CRANIATA

### Hyperotreti (mixinas)

## VERTEBRATA

### ‘Agnatha’ (vertebrados não mandibulados)

† *Mylokunmingia fengjiao* (Cambriano)

† *Haikouichthys ercaicunensis* (Cambriano)

† *Anatolepis heidei* (Ordoviciano)

### Hyperoartia (lampreias) (Carbonífero–Recente)

† Conodonta (Cambriano–Triássico)

† Arandaspida (Ordoviciano)

† Astraspida (Ordoviciano)

† Heterostraci (Ordoviciano–Devoniano)

† Anaspida (Siluriano–Devoniano)

† Galeaspida (Siluriano–Devoniano)

† Pituriaspida (Devoniano)

† Osteostraci (Siluriano–Devoniano)

### Gnathostomata (vertebrados mandibulados)

† Placodermi (Siluriano–Devoniano)

### Chondrichthyes (peixes cartilaginosos)

† Symmoriida (Devoniano–Carbonífero)

† Cladoselachidae (Devoniano)

### Elasmobranchii (tubarões e raias) (Ordoviciano–Recente)

### Holocephali (quimeras) (Devoniano–Recente)

† Eugencodontida (Carbonífero–Triássico)

† Iniopterygia (Carbonífero)

† Petalodontida (Carbonífero–Permiano)

† Acanthodii (Siluriano–Permiano)

### Osteichthyes (peixes ósseos)

† *Lophosteus superbus* (Siluriano)

† *Andreolepis heidei* (Siluriano)



Actinopterygii (peixes de nadadeiras raiadas)  
(Siluriano–Recente)

Cladistia (Carbonífero–Recente)

Actinopteri (Permiano–Recente)

Chondrostei (esturções) (Triássico–Recente)

Neopterygii (?Permiano–Recente)

Ginglymodi (?Triássico–Recente)

Halecostomi (Triássico–Recente)

Halecomorphi (?Permiano–Recente)

Teleostei (Triássico–Recente)

Sarcopterygii (peixes de nadadeiras lobadas +  
tetrápodes)

Actinistia (celacantos) (Devoniano–Recente)

Rhipidistia (Devoniano–Recente)

Dipnoi (peixes pulmonados) (Siluriano–Recente)

Tetrapoda (tetrápodes) (Devoniano–Recente)

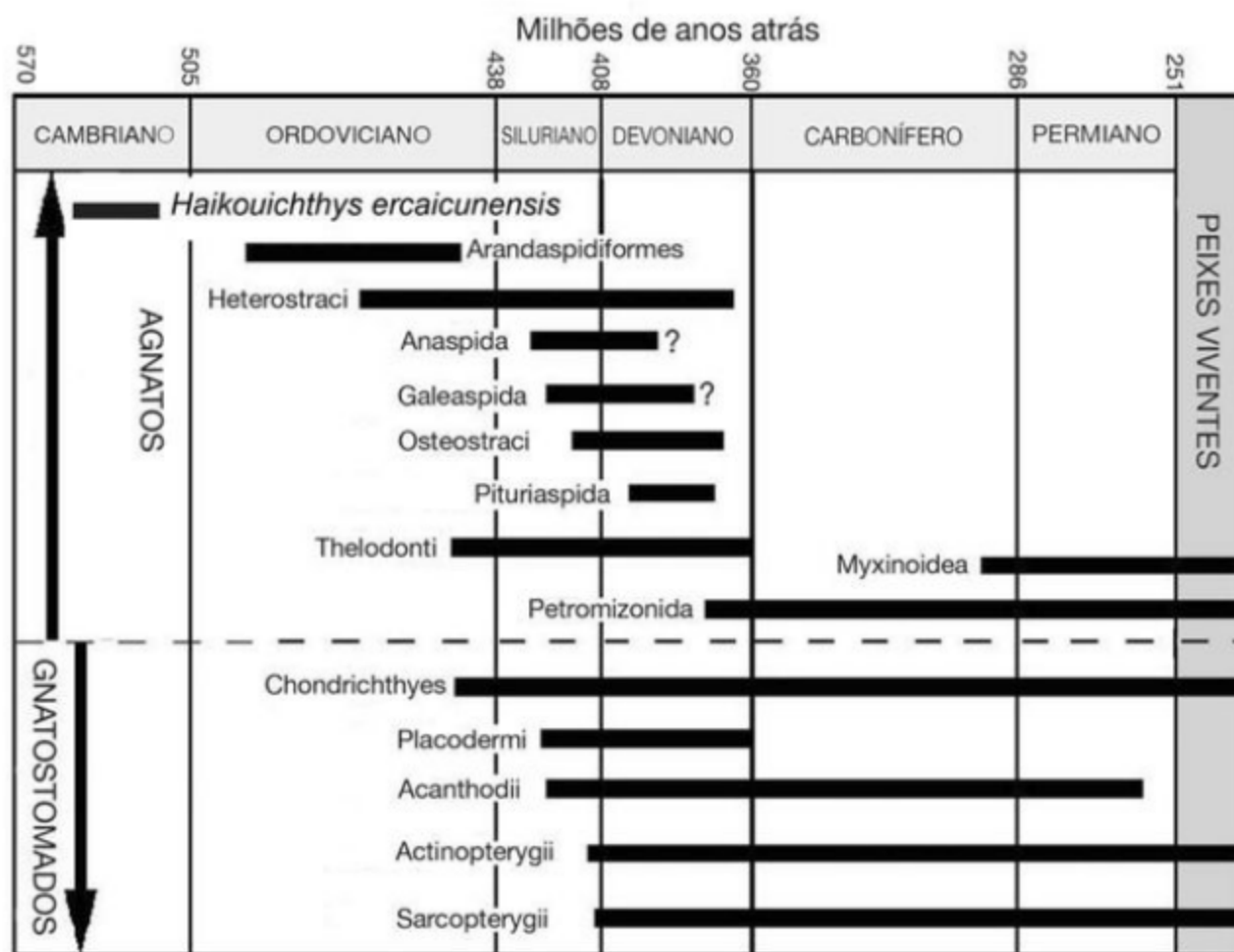


Figura 4.7 Distribuição temporal dos maiores grupos taxonômicos de agnatos e peixes.

## Agnatos (Cambriano Inferior–Recente)

Agnatos são vertebrados desprovidos de aparelho maxilomandibular (“mandíbulas” superiores e inferiores – figura 4.6). A maioria é formada por formas filtradoras. Dentre as espécies atuais adultas, as mixinas alimentam-se de invertebrados ou são necrófagas; já as lampreias são ectoparasitas de peixes. No passado, ocuparam diversos nichos ecológicos, tanto em águas doces como marinhas, mas declinaram rapidamente no Devoniano Superior.

O termo “Ostracodermos” refere-se aos agnatos extintos, tanto diploporinos (duas aberturas nasais) como monorinos (uma abertura naso-hipofisária), muitos dos quais apresentavam uma extensa e espessa carapaça cefalotorácica de osso dérmico, além de escamas no tronco. As lampreias (*Petromyzonida*) e mixinas (*Myxinoidea*) são os únicos representantes atuais dos agnatos, e não têm capacidade para ossificar o seu esqueleto.

Nenhum agnato fóssil foi encontrado no Brasil, até agora, embora já tenham sido registrados no Paleozoico Inferior da Bolívia e Argentina (Sansom *et alii*, 2005).

## Morfologia

Os agnatos apresentam brânquias de posição mediana aos arcos branquiais, que são interligados, formando uma cesta branquial fundida ao neurocrânio. As nadadeiras pares são ausentes ou pouco desenvolvidas. Há apenas um ou dois canais semicirculares no ouvido interno. Não apresentam centros vertebrais e a notocorda é persistente. Estruturas bucais com função de dentes, quando presentes, são de natureza córnea. Entretanto, tem-se registro de denticulos dérmicos na cavidade bucal de pelo menos alguns agnatos fósseis (Bruggen & Janvier, 1993). É possível, portanto, que dentes tenham precedido, filogeneticamente, o próprio aparecimento de mandíbulas (Smith *et alii*, 1996). Denticulos formados por dentina estão presentes apenas em agnatos extintos, e têm distribuição restrita a escamas e ossos dérmicos.

## Classificação

Até recentemente, duas classes eram reconhecidas, *Diploporina-agnatos* com duas aberturas nasais; e *Monorhina-agnatos* com uma única abertura naso-hipofisária. Entretanto, segundo Forey & Janvier (1993), a condição monorhina foi adquirida secundariamente em diferentes grupos. Abaixo, estão relacionados todos os grandes grupos de agnatos vivos e extintos.

### A. Hyperoartia (Carbonífero–Recente)

Agnatos conhecidos como lampreias, com uma abertura naso-hipofisária única, desprovidos de esqueleto ósseo ou escamas, e sem nadadeiras pares. Apresentam apenas dentes córneos e numerosas aberturas branquiais. Possivelmente sejam formas neotênicas. Estudos filogenéticos demonstraram que as lampreias e os gnatostomados formam o grupo-irmão dos *Hyperotreti* (mixinas), e que este último representa o grupo mais primitivo dentre todos os cordados cranianos conhecidos, vivos ou fósseis (Forey & Janvier, 1994). “*Cyclostomata*” seria grupo parafilético, segundo Janvier (1996), que considera, ainda, *Petromyzontida* e *Anaspida* grupos-irmãos. Agnatos das famílias *Mordaciidae* e *Geotriidae* ocorrem na fauna marinha atual da América do Sul (Nelson, 2006).

### B. Hyperotreti (= Mixinoidea) (Carbonífero–Recente)

Agnatos conhecidos como mixinas ou peixes-bruxa são estritamente marinhos. Donoghue *et alii* (2000) consideram as mixinas, embora viventes, ainda mais primitivas que os próprios ostracodermos, conodontes e mesmo que os vertebrados ordovicianos. Possuem corpo alongado com uma longa série ventrolateral de grandes glândulas mucosas. Apresentam quatro pares de tentáculos bucais, um ducto nasofaríngeo único. Não têm nadadeiras pares. Há um número variável de fendas branquiais e um ducto esôfago-cutâneo do lado esquerdo do corpo. O crânio parcial, cartilaginoso e rudimentar não apresenta homologia direta com o das lampreias ou o dos gnatostomados. Os olhos não possuem musculatura e não há neuromastos formando uma linha lateral. São necrófagos, possuindo apenas dentes córneos.

### C. Astraspida (Ordoviciano–Siluriano)

Agnatos cujo dermoesqueleto é formado por tesseras, minúsculas placas de osso acelular recoberto por espessa camada de tubérculos de esmaltoide, um tecido altamente mineralizado, originado da atividade conjunta de odontoblastos e ameloblastos. Há numerosas aberturas branquiais não protegidas por placas dérmicas e os olhos são pequenos, ocupando posição lateral na cabeça. Ocorrem na América do Norte (Harding Sandstone) e Sibéria. Somente duas formas são atribuídas com certeza ao grupo, *Astraspis* e *Eryptichius* (Elliott, 1987).

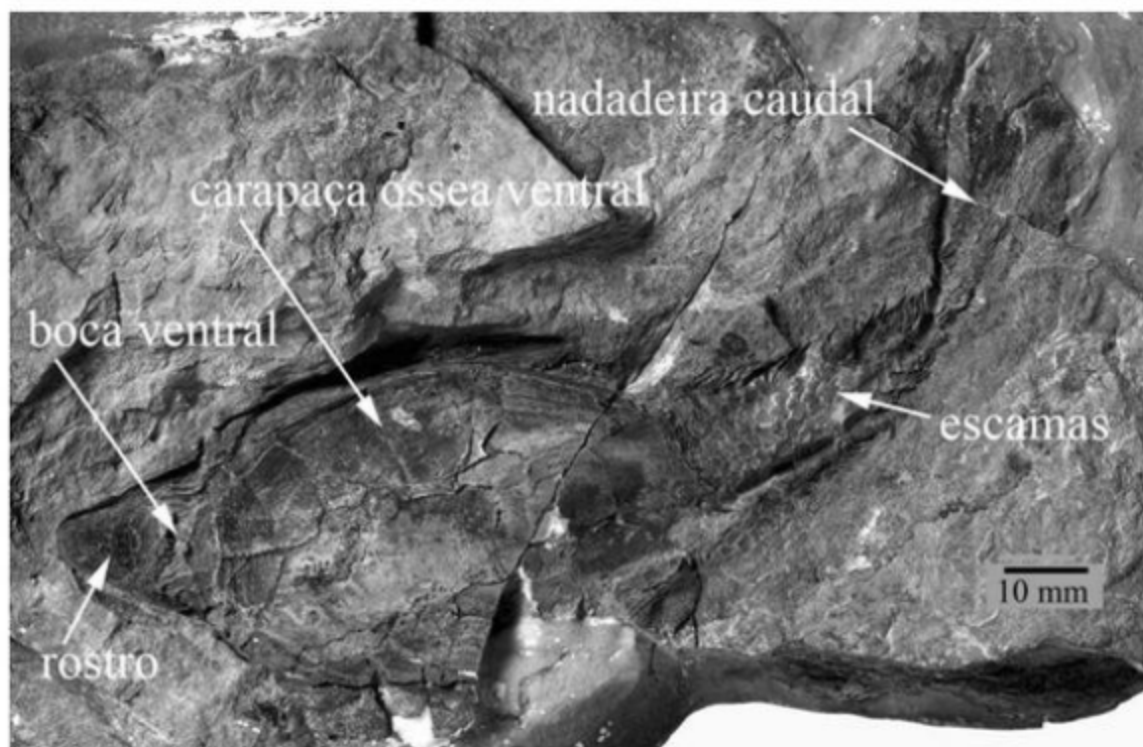
### D. Arandaspida (Ordoviciano)

Os arandáspidos, incluindo *Saccabambaspis* e *Arandaspis*, são considerados, por alguns autores, como “pré-heterostráceos”, por possuírem, dentre outros caracteres, múltiplas aberturas branquiais e osso celular

(Gagnier, 1989; 1995). Seus olhos são frontais e sua nadadeira caudal possui um lobo cordal. Suas escamas corporais dispõem-se em chevron, como nos agnatos Anaspida (Ritchie & Gilbert-Tomlinson, 1977; Long, 2007).

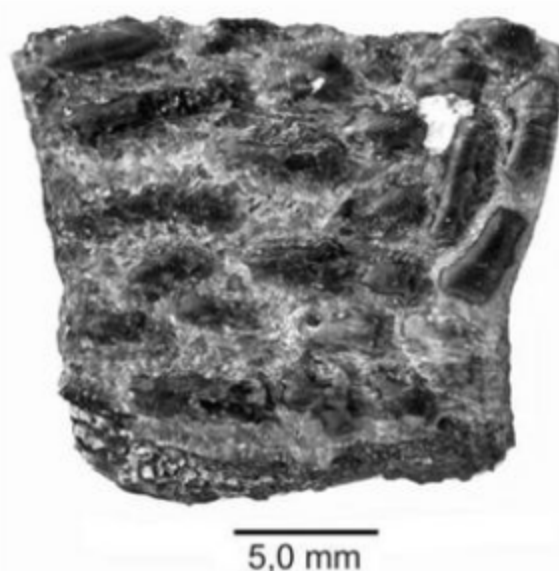
### E. Heterostraci (Ordoviciano–Devoniano)

Os heterostráceos (figura 4.8) apresentam uma carapaça cefálica óssea formada por uma grande placa dorsal e outra ventral (representada por numerosas placas pequenas), além de uma série de placas menores laterais. Têm apenas uma abertura branquial lateral (as formas primitivas possuíam diversas aberturas) e são geralmente desprovidos de nadadeiras pares e dorsais. O dermoesqueleto (carapaça e escamas) apresenta tubérculos ornamentais (figura 4.9) e é formado por três tipos de tecidos (figuras 4.10 e 4.11): osso lamelar basal associado a osso trabecular (formando estruturas tipo “favos de mel”), ambos acelulares (aspídina); e camada superficial composta de odontodes formados por ortodentina.

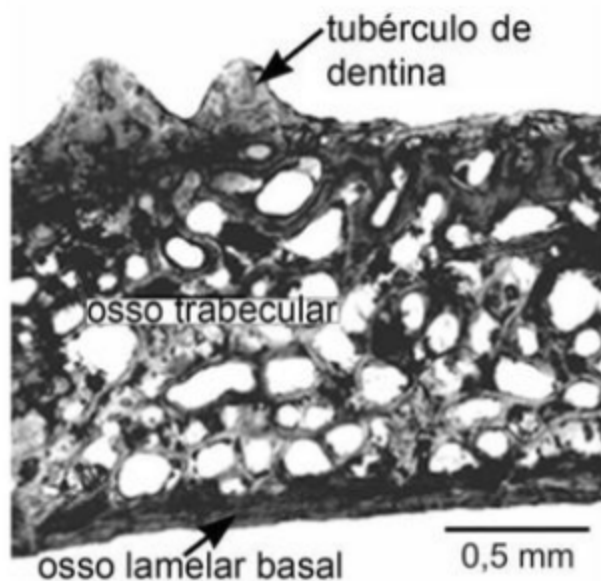


**Figura 4.8** *Pteraspis rostrata* (NHMUK PV P. 16789), um representante dos agnatos heterostráceos do Devoniano da Inglaterra.

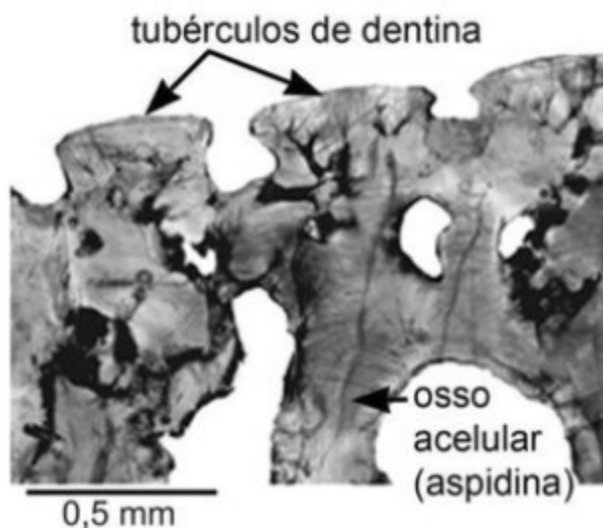




**Figura 4.9** Fragmento de carapaça óssea de um agnato heterostráceo (NHMUK PV P.72990, ?*Phialaspis* sp.) do Siluriano da Inglaterra, mostrando tubérculos ornamentais em forma de folha de carvalho.



**Figura 4.11** Seção vertical da carapaça óssea do agnato heterostráceo *Phlyctaenaspis* (Birmingham University, BU4652) do Siluriano da Inglaterra.



**Figura 4.10** Seção vertical da carapaça óssea do agnato heterostráceo *Phialaspis* (Birmingham University, BU4650) do Devoniano Inferior (Downtonian) da Inglaterra.

#### F. Osteostraci (Ordoviciano–Devoniano)

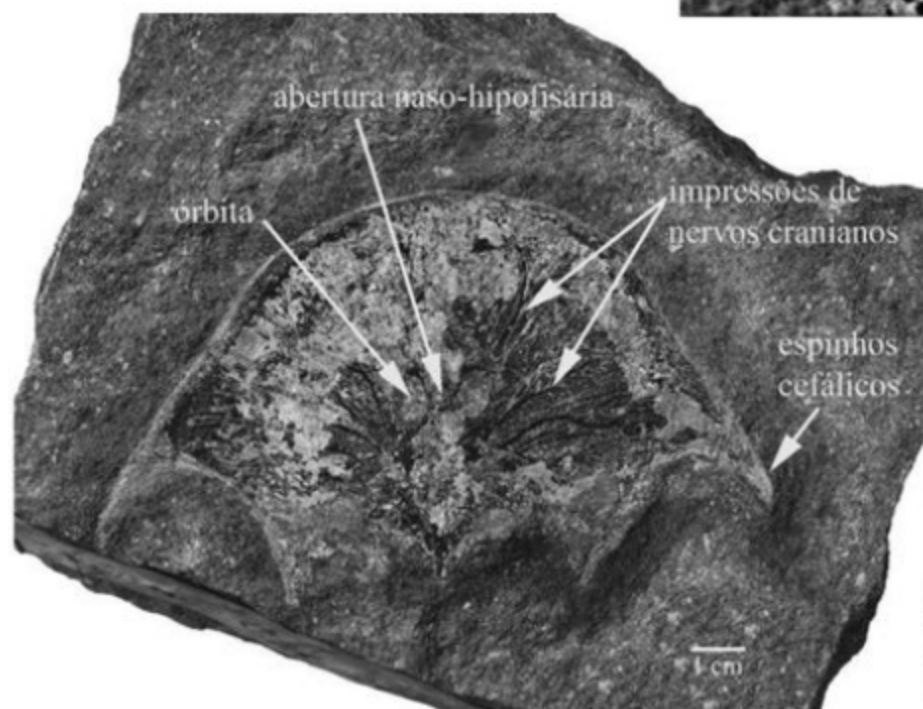
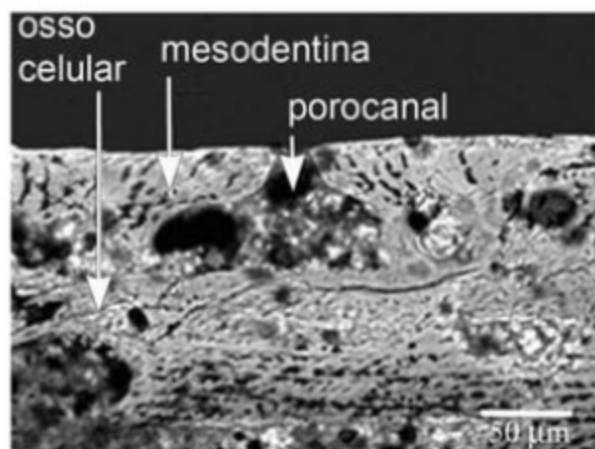
Os osteostráceos (figura 4.12) possuem carapaça cefalotorácica que consiste, da base para a superfície externa, em três tecidos: osso lamelar basal e osso esponjoso, ambos celulares, e uma camada de odontodes formados por mesodentina (figura 4.13). A mesodentina é uma forma primitiva de dentina, caracterizada por conter os corpos dos odontoblastos. Esses últimos, por serem multipolares (múltiplos prolongamentos), assemelham-se a osteócitos. Os osteostráceos apresentam, ainda, múltiplas aberturas branquiais; áreas sensoriais pares e medianas na face dorsal da carapaça cefalotorácica, formadas por pequenas placas poligonais; presença de nadadeiras pares; cauda heterocerca; e endoesqueleto (ossificações pericondrais) bem desenvolvido. A anatomia dos nervos cranianos (figura 4.14) é bem conhecida (Stensiö, 1927).





**Figura 4.12** *Cephalaspis langi* (NHMUK PV P. 20004). Agnato osteostráceo do Old Red Sandstone (Siluro–Devoniano) da Inglaterra.

**Figura 4.13** Seção vertical da carapaça óssea cefálica de *Tremataspis* (Birmingham University, BU4654), um agnato osteostráceo do Siluriano de Saaremaa, Estônia, mostrando o sistema de porocanais superficiais em forma de garrafa.



**Figura 4.14** Carapaça cefálica do agnato osteostráceo *Benneviaspis* (BMNH PV 46568) do Siluro–Devoniano da Inglaterra.

### G. Anaspida (Siluriano–Devoniano)

Agnatos de corpo lateralmente achatado (figura 4.15), com tronco recoberto por escamas alongadas dorsoventralmente. Cabeça recoberta por diminutas placas. Cauda hipocerca, onde a notocorda estende-se no lobo ventral. Grupo dulceaquícola com pouca importância bioestratigráfica, mas considerado próximo ao ancestral das lampreias atuais (Janvier, 1996).

### H. Thelodonti (Siluriano–Devoniano)

Agnatos que carecem de carapaça óssea (figura 4.16). As nadadeiras peitorais e dorsal estão presentes, e a caudal é hipocerca (heterocerca invertida). A cabeça e o tronco são cobertos por diminutas escamas (0,5-1,5 mm) com grande cavidade pulpar. É um grupo muito importante bioestratigraficamente (Karatajute-Talimaa, 1978; Turner, 1973). Considerado, por alguns, grupo-irmão dos Chondrichthyes (Gagnier, 1995).

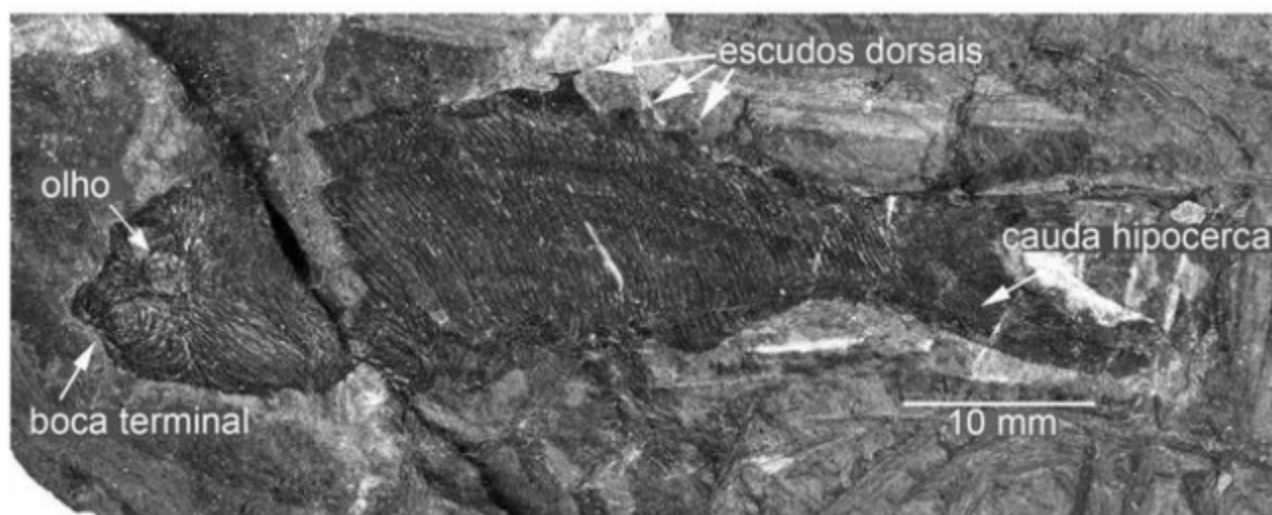


Figura 4.15 *Birkenia elegans* (NHMUK PV P.10141), um agnato anáspido do Siluriano da Escócia.



Figura 4.16 *Thelodus parvidens* (BMNH PV P. 11021) do Siluriano da Inglaterra, representante dos agnatos Thelodonti.



## I. Galeaspida (Siluriano–Devoniano)

Agnatos que apresentam uma carapaça cefalotorácica em peça única, com um grande orifício mediano, situado dorsalmente e em frente dos olhos, possivelmente representando a boca. A carapaça tem formas variadas e bizarras. O corpo pode apresentar escamas e os ossos são ornamentados com tubérculos inflados, em forma de bolhas. Grupo registrado somente na China e no Vietnã (Janvier, 1996).

## J. Pituriaspida (Devoniano)

Apenas dois gêneros, da Austrália, são conhecidos. Possuem com longo processo rostral e cornos laterais, além de nadadeiras peitorais (Young, 1991).

## Distribuição Estratigráfica e Paleobiogeográfica dos Agnatos Sul-Americanos

Além do arandáspido *Saccabambaspis janvieri*, mais dois agnatos fósseis são conhecidos para a América do Sul (Gagnier *et alii*, 1996): *Andinaspis suarezorum* que provém de rochas da Formação Capinota, Ordoviciano Inferior da Bolívia e o *Thelodonti Turinia gondwana* da Formação Catavi, Devoniano Inferior da Bolívia. Ambos são conhecidos apenas por fragmentos ou escamas.

## Gnatostomados

Os gnatostomados são vertebrados dotados de aparelho maxilomandibular provavelmente derivado de arco branquial incorporado, evolutivamente, à ca-

beça (figura 4.7). A monofilia deste grupo é amplamente reconhecida, com mais de 50 sinapomorfias que incluem o exclusivo sistema maxilomandibular, esqueleto interno fosfatizado (hidroxilapatita), nadadeiras peitorais e pélvicas e presença de canal semicircular horizontal no ouvido interno. (Janvier, 1996; Donoghue & Purnell, 2005).

## A. Classe Placodermi (Siluriano–Devoniano)

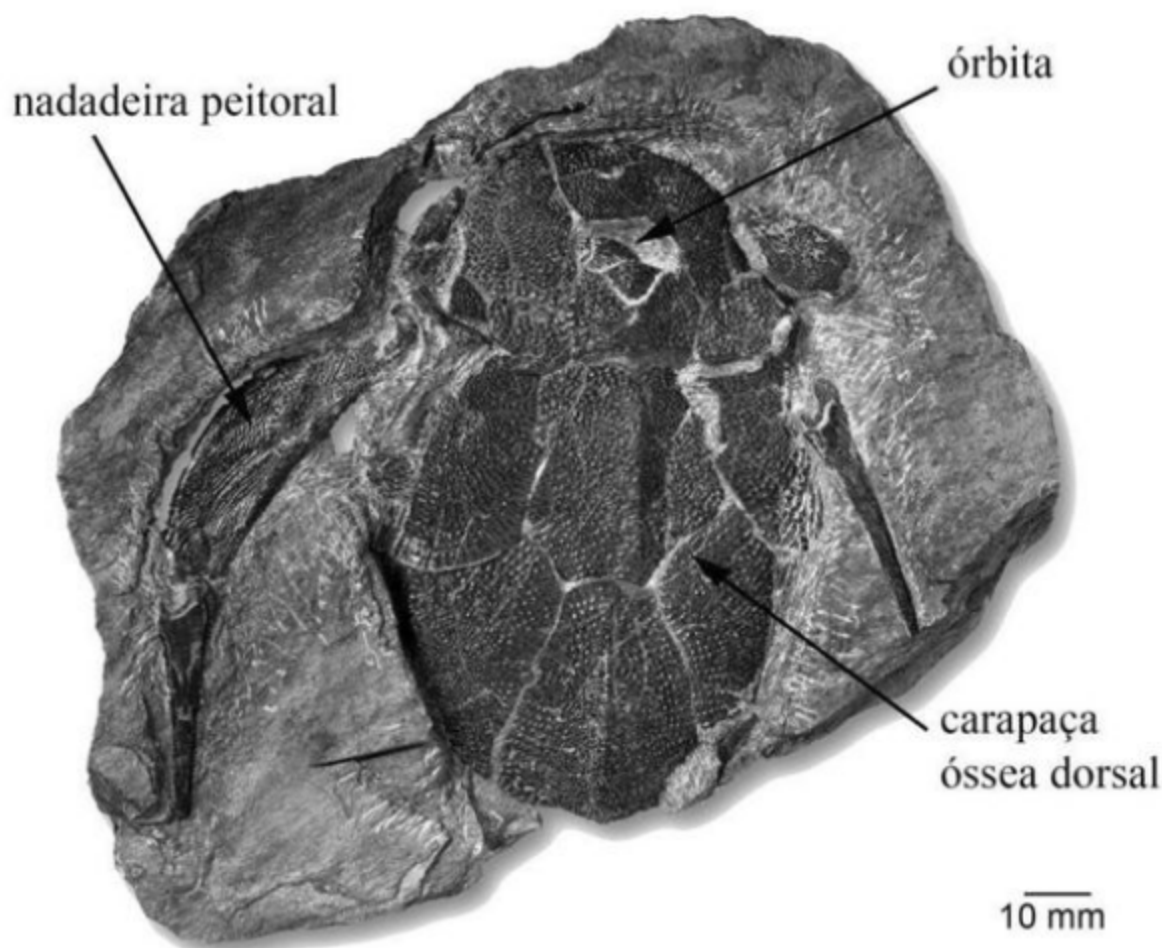
Os placodermos constituem um grupo extinto e altamente diversificado de gnatostomados cujas relações filogenéticas com outros vertebrados mandibulados é incerta. Já foram agrupados com os elasmobrânquios na superclasse Elasmobranchiomorpha. Muitos grupos de placodermos assemelham-se a certos grupos de condríctes, mas essas semelhanças podem representar convergências adaptativas (Moy-Thomas & Miles, 1971).

Recentemente reportou-se a descoberta de uma nova espécie de placodermo do Devoniano da Austrália, *Materpiscis attenboroughi* por Long *et alii* (2008), excepcionalmente bem preservado, com evidência de uma placenta fossilizada e feto. Esta é a evidência mais antiga (380 milhões de anos, Devoniano Médio) de viviparidade e fertilização interna dentre os vertebrados.

## Morfologia

Todos os placodermos possuem uma extensa armadura de ossos dérmicos (figura 4.17) composta de duas partes, uma cefálica e outra torácica, exceto em *Synsphenia*, onde ambas as partes são fundidas. Em alguns grupos, há uma articulação móvel entre a carapaça cefálica e a torácica. Apresentam nadadeiras peitorais e pélvicas e a caudal é heterocerca.



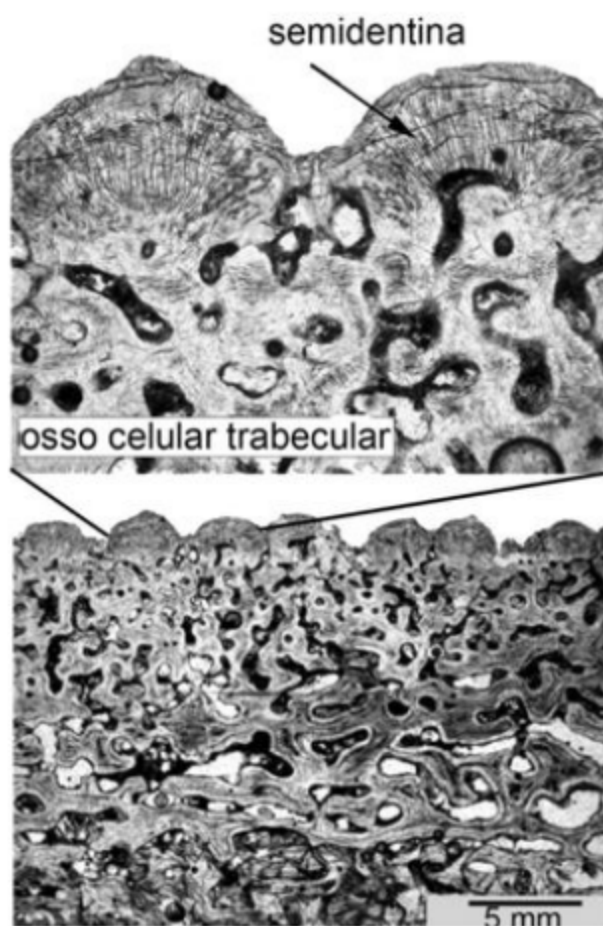


**Figura 4.17** *Bothriolepis canadensis* (NHMUK PV P. 72991) do Devoniano do Canadá, representante dos placodermos Antiarcha.

As armaduras ósseas são constituídas de diversos ossos e a região posterior do tronco por vezes apresenta escamas dérmicas. Seus ossos dérmicos, normalmente são compostos por três camadas (figura 4.18). Em muitos placodermos, a camada superficial é constituída de semidentina, onde os odontoblastos apresentam-se polarizados, com um distinto prolongamento principal, e os corpos celulares ainda não estão retraídos à cavidade pulpar, como ocorre na ortodentina. A camada intermediária dos ossos dérmicos é composta de osso trabecular, e a camada basal, de osso lamelar. Os ossos crescem por deposição de tecido marginalmente. Não ocorre esmalte.

O aparelho maxilomandibular é bem conhecido nos artrodiros: o palatoquadrado ossifica em duas partes, o autopalatino (anterior) e o quadrado,

de posição posterior; o hiomandibular parece estar incorporado aos ossos dérmicos da face, e não faz parte da suspensão mandibular. Um dos ossos dérmicos, o superognatal é unido ao autopalatino; o superognatal anterior une-se diretamente ao endocrânio, bem ossificado. Os ossos dérmicos que recobrem o palatoquadrado ossificado podem possuir numerosos dentículos. A mandíbula inferior corresponde à cartilagem de Meckel ossificada pericondralmente em até três elementos. Um grande osso dérmico, o inferognatal recobre a mandíbula inferior, e possui dentículos ou chanfraduras que servem funcionalmente como dentes. Dentes como os dos demais gnatostomados estão ausentes (mas veja discussão em Smith & Johanson, 2003; Johanson & Smith, 2005; Young, 2003).



**Figura 4.18** Seção vertical da carapaça óssea dérmica (UFRGS-PV-1055) de *Asterolepis*, um placodermo antiarchii do Devoniano do Hemisfério Norte.

#### Distribuição Estratigráfica e Paleobiogeográfica de Placodermos Gondwânicos

Placodermos ainda não foram descobertos no Brasil, mas ocorrem na Formação de Belém, Devoniano Médio da Bolívia (Goujet *et alii*, 1985). Estão presentes no norte e no sul da África e outras massas continentais gondwânicas (Lelièvre *et alii*, 1993). São muito abundantes no hemisfério Norte.

#### B. 'Classe' Acanthodii (Siluriano–Permiano)

Os acantódios formam um grupo parafilético, pois dentre as espécies tradicionalmente aqui classifi-

cadas, encontramos um mosaico de características que são típicas de diferentes grupos de gnatostomados, como tubarões e peixes actinoptérgios (Janvier, 1996).

Recentemente, Brazeau (2009) reestudou a espécie *Ptomacanthus anglicus* e concluiu que o crânio desta espécie do Devoniano Inferior da Inglaterra assemelha-se ao dos placodermos e é radicalmente diferente do crânio de *Acanthodes*, acantódeo que viveu 100 milhões de anos depois do *Ptomacanthus anglicus*. A análise filogenética desenvolvida por Brazeau coloca *Ptomacanthus* ou como o condríte mais basal, ou como o grupo-irmão de todos os demais gnatostomados. Este é um bom exemplo de que o reestudo de espécimens já descritas existentes nos museus pode levar a grandes descobertas científicas.

A maioria das espécies de acantódeos era marinha, mas havia formas lacustres. O corpo dos acantódios era fusiforme alongado, e sua notocorda inconstrita (persistente), apenas com os arcos vertebrais ossificados. Jamais se encontraram formas achatadas dorsoventralmente, o que sugere que tenham vivido na superfície ou a média distância do fundo; eram provavelmente nectônicos, não competindo com os agnatos, que tinham hábitos, em geral, bentônicos.

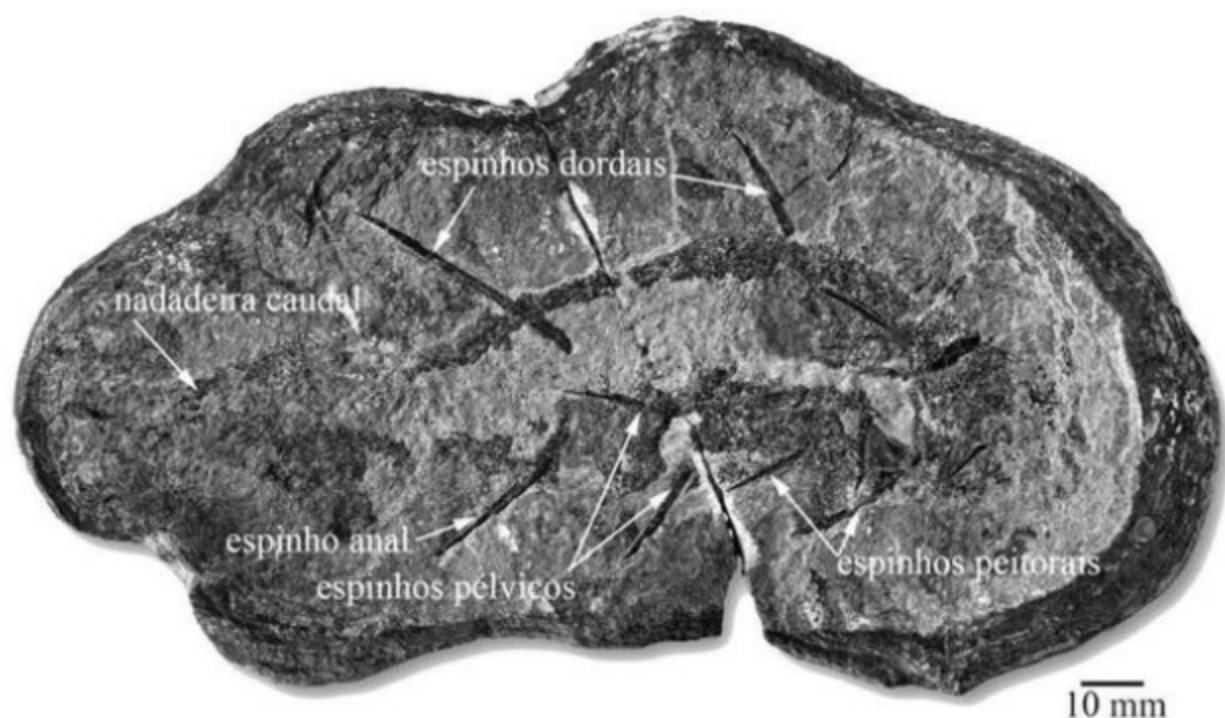
Os espinhos ósseos poderiam auxiliar a cortar as águas durante o nado, para ancorar os peixes no substrato, e como defesa. Embora os espinhos dificultassem ao predador engoli-los inteiros, já se encontraram acantódeos no interior do corpo de actinoptérgios primitivos. Uma espécie de *Acanthodes* apresentou um palconiscídeo no intestino. Entretanto, alimentavam-se, geralmente, de invertebrados.

A discussão sobre as afinidades filogenéticas dos acantódeos gira em torno da questão sobre se eles seriam o grupo-irmão dos osteíctes ou dos elasmobrânquios, pois esse grupo apresenta um mosaico de características semelhantes às de ambos os grupos.

#### Morfologia

O corpo dos acantódeos (figura 4.19) é fusiforme alongado. Todas as nadadeiras, exceto a caudal, que é heterocerca, são normalmente precedidas de espinhos ósseos. Pode haver uma ou duas nadadeiras dorsais, e uma anal, além das pares. Primitivamente, apresentavam uma série de até seis pares de espinhos intermediários entre as pélvicas e as peitorais.





**Figura 4.19** *Diplacanthus longispinus*, um peixe acantódeo (NHMUK PV P. 4041) do Devoniano da Escócia.

A cabeça apresenta narinas diminutas, de posição quase sagital, e bem acima da boca. Os olhos são bem anteriores, grandes, tipicamente circundados por cinco placas escleróticas ósseas. O neurocrânio de *Acanthodes* é semelhante ao dos actinoptérgeos primitivos, mas, como vimos, o de *Ptomacanthus anglicus* assemelha-se ao dos placodermos (Brazeau, 2009). Há três canais semi-circulares longos e delgados, e grandes estatólitos (otólitos) sólidos no ouvido interno.

O corpo e a cabeça são cobertos por escamas diminutas, justapostas mas não sobrepostas, quadrangulares em vista externa, e assemelhando-se, em tamanho, às escamas dos elasmobrânquios. As escamas são, via de regra, sem cavidades pulpares, o que as diferencia rapidamente das dos agnatos Thelodonti. As escamas dos acantódeos têm crescimento concêntrico de tecido ósseo e tecido dentinoso, como numa cebola. Quatro tipos de escamas foram determinados com base em sua histologia (Valiukevicius, 1995): No tipo *Nostolepis* dos climatiiformes, a coroa é formada por mesodentina, e a base é óssea celular; nas do tipo *Diplacanthus*, dos diplacantiformes, a coroa é composta de mesodentina sendo a base de osso acelular vascular; o tipo

*Poracanthus* dos ischnacantiformes tem coroa composta de dentina, mesodentina ou ambas, e contém porocanais abrindo na superfície ou lateralmente; o tipo *Acanthodes*, dos acanthodiformes apresenta coroa composta de dentina ou mesodentina e base de osso acelular, com canais possivelmente vasculares.

Os palatoquadrados não se encontram em sínfise. O palatoquadrado ou se ossifica numa peça única (e.g. em *Climatius*) ou em três partes, e a cartilagem de Meckel em duas partes, como em *Acanthodes*.

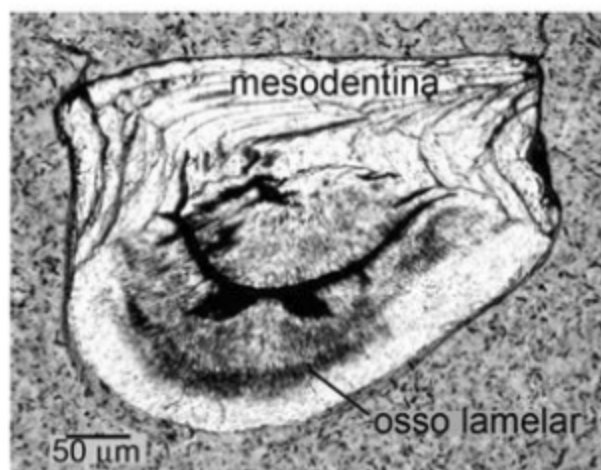
Os dentes dos acantódeos podem ser de dois tipos, multicuspidados ou simples, lateralmente comprimidos, e anquilosados às cartilagens mandibulares, ou ainda, podem formar espirais de dentes multicuspidados, ligados às cartilagens mandibulares através de tecido conectivo. Ischnacantídeos primitivos apresentam espiras de dentes parassinfisais mandibulares.

A cintura peitoral sempre apresenta um escápulo-coracoide endoesquelético, às vezes subdividido, ao qual se associam grandes ossos dérmicos, às vezes cobertos por escamas. Os ossos dérmicos não têm homologia certa com os ossos dérmicos das cinturas dos Osteichthyes.



### Distribuição Estratigráfica e Paleogeográfica dos Acanthoideos Brasileiros

Acanthoideos foram registrados em algumas formações brasileiras, sendo que a maior parte do material conhecido provém de testemunhos de sondagens. Restos de ischnacantiformes, bem como espinho de possível climatiídeo ocorrem na Formação Manacapuru, Devoniano da Bacia do Amazonas (Janvier & Melo, 1988; 1992). Na Formação Itaituba, do Carbonífero dessa mesma bacia, ocorrem escamas atribuídas ao gênero *Acanthodes* sp. (Richter *et alii*, 1999). Um espinho de *Machaeracanthus* sp. (Katzner, 1897) provém da Formação Pimenteiras, Devoniano da Bacia do Parnaíba. O registro, no Brasil, de um possível heterostrácco do gênero '*Pteraspis*' é considerado errôneo (Lelièvre *et alii*, 1993). Fragmentos de um possível espinho de acantódio foi identificado no Permiano da Bacia do Paraná (Würdig-Maciel, 1975). Escamas de acantódios (figura 4.20) também ocorrem na Formação Teresina (Mutter & Richter, 2007) e representam o registro fóssil mais recente do grupo em todo o mundo.



**Figura 4.20** Escama dérmica de acantódio (*Acanthodes* sp., PUCRS-MCP 3293-PV) da Formação Teresina, Permiano da Bacia do Paraná (veja Mutter & Richter, 2007).

### C. Classe Chondrichthyes (Ordoviciano–Recente)

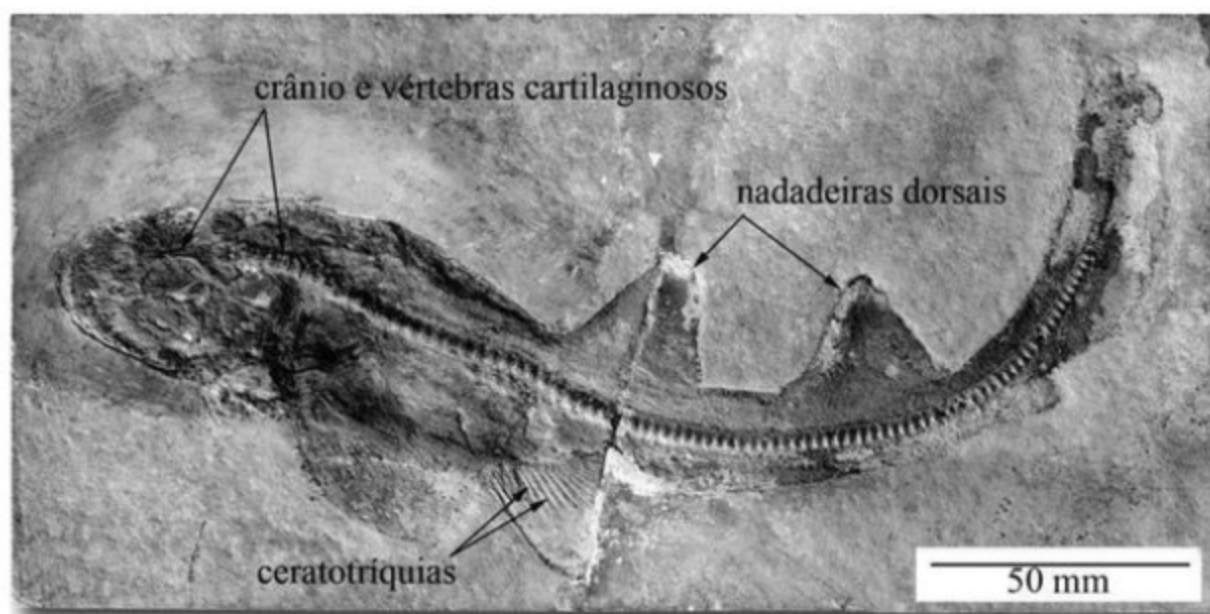
Condrictes são peixes cujo esqueleto interno, cartilaginoso, apresenta-se calcificado superficialmen-

te. Os prismas formados pela calcificação toma a forma de um mosaico em forma de favos de mel. Entretanto, cartilagem prismática somente é observada a partir do Devoniano. Devido à natureza cartilaginosa de seus esqueletos, o registro paleontológico dos condrictes restringe-se geralmente a dentes, espinhos e escamas. Excepcionalmente, condrictes preservam-se completos, inclusive com suas escamas placoides e mostrando como era o corpo em silhueta (figura 4.21).

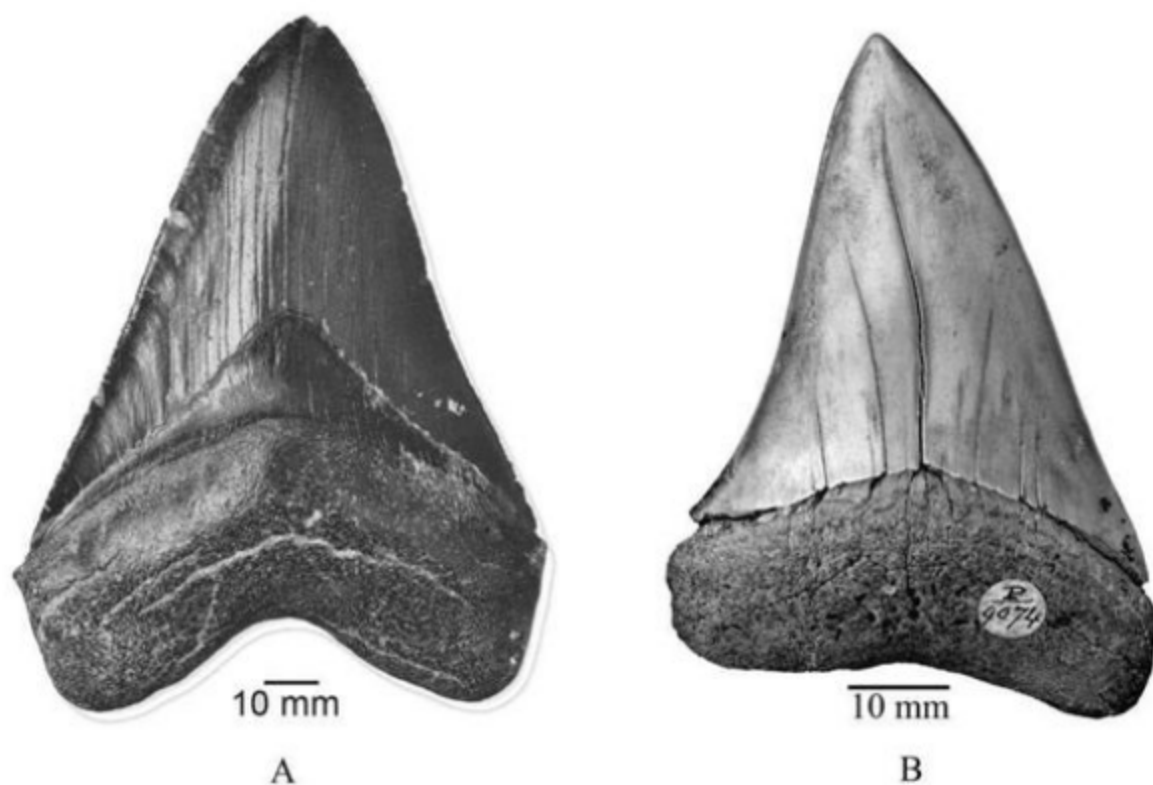
No Brasil, pelo menos duas espécies de condrictes fósseis muito bem preservados são conhecidas: *Inhansan beurleni* (uma raia) e o tubarão *Tribodus limae* encontrados em concreções calcárias na Formação Santana (Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe), Nordeste do Brasil (Brito & Seret, 1996; Brito & Ferreira, 1989).

Outra característica do grupo são as baterias dentárias que são constantemente renovadas. Dentes de condrictes (figuras 4.22–4.26) são relativamente abundantes em formações geológicas em todo o mundo, pois tubarões e raias os perdem aos milhares ao longo da vida. Alguns condrictes têm dentição triturante formada de um pavimento de dentes achatados (figuras 4.24–4.26); outros têm placas dentárias permanentes que crescem e são desgastadas constantemente, como ocorre nas quimeras (figura 4.27) (holocéfalos) e dentre os grupos extintos, os bradiodontes e os petalodontes. Condrictes vivos e extintos podem apresentar espinhos (figuras 4.28–4.33) compostos de osteodentina, localizados à frente das nadadeiras dorsais ou caudal. Espinhos de peixes fossilizados são conhecidos como ictiodorulitos. Centros vertebrais de condrictes (figura 4.34) também são frequentemente fossilizados.

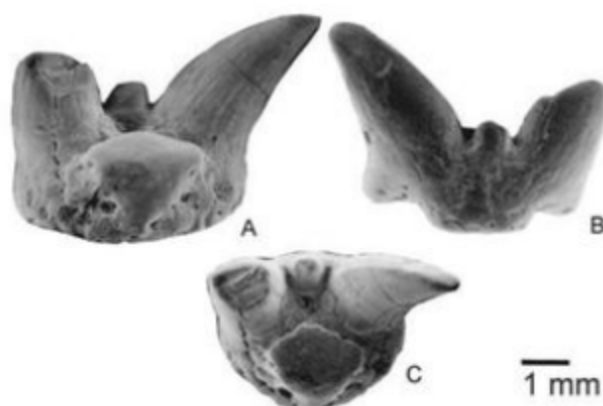
Como vimos, os estudos de Brazeau (2009) demonstram a possibilidade de *Ptomacanthus anglicus* ser o condricte mais basal conhecido. Entretanto, escamas atribuídas à espécie *Elegestolepis grossi* encontradas em sedimentos marinhos do Siluriano Superior da Sibéria (Smith & Sansom, 1997), talvez representem um dos primeiros condrictes no registro geológico. No Devoniano, algumas espécies invadiram as águas continentais. O tubarão articulado mais antigo, *Doliodus problematicus*, foi encontrado no Devoniano Inferior do Canadá (Miller *et alii*, 2003). Hoje, o grupo tem cerca de mil espécies e é representado pelos tubarões, raias e quimeras.



**Figura 4.21** *Palaeoscillium minus* (NHMUK PV P. 5541) um pequeno tubarão orectolobiforme (Chondrichthyes) do Jurássico da Alemanha.



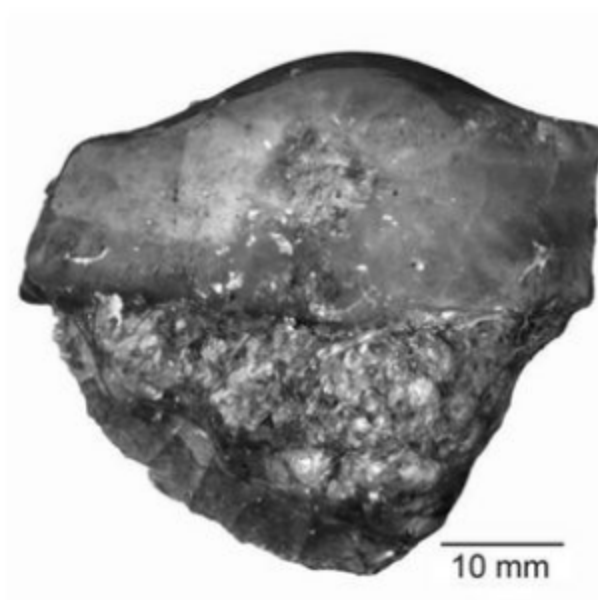
**Figura 4.22** Dentes de tubarões laceradores da presa. (A) Vista lingual de dente de *Carcharodon megalodon* (NHMUK PV P. 11776) do Mioceno dos Estados Unidos da América. (B) Vista labial de dente de *Isurus trigonodon* (NHMUK PV P. 9074) do Mioceno da Argentina.



**Figura 4.23** Dente (PUCRS-MCT-3891-PV) de *Wurdigneria obliterata*, um tubarão xenacantídeo da Formação Teresina do Rio Grande do Sul. (A) Vista lingual; (B) Vista labial. (C) Vista oclusal.



**Figura 4.24** Dente triturante do condrícte *Apocopodon sericeus* (NHMUK PV P. 24670), réplica do holótipo) do Paleoceno da Bacia Pernambuco-Paraíba, Brasil.

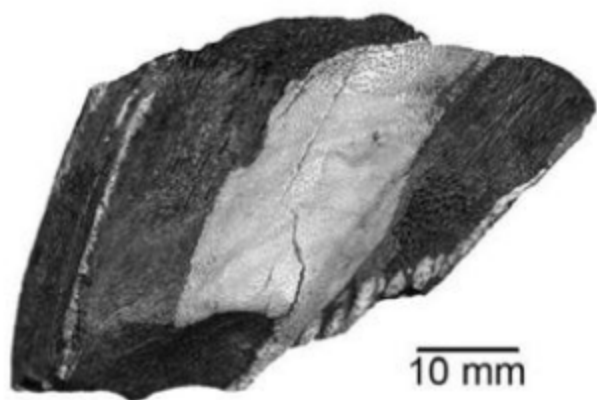


**Figura 4.25** Dente triturante do condrícte *Acrodus nitidus* (NHMUK PV P.5536, holótipo), do Cretáceo Superior da Bacia do Recôncavo, Brasil.





**Figura 4.26** Bateria dentária triturante de *Myliobates tolipicus* (NHMUK PV P. 1500) do Eoceno do Reino Unido, mostrando área de abrasão alimentar.



**Figura 4.27** Placa dentária do condrícteo holocéfalo *Elasmodus hunter* (NHMUK PV 43110) do Eoceno da Inglaterra.



**Figura 4.28** Ictiodorulito de *Hybodus delabechei* (NHMUK PV 46564) do Jurássico da Inglaterra.



10 mm

**Figura 4.29** *Glikmanius* sp. (PUCRS-MCP-2211-PV), ictiodorulito de tubarão ctenacantiforme da Formação Pedra de Fogo, Permiano Inferior do Estado do Tocantins.



50 mm

**Figura 4.30** *Ctenacanthus major* (NHMUK PV P 213), ictiodorulito de tubarão ctenacantiforme do Carbonífero da Inglaterra.

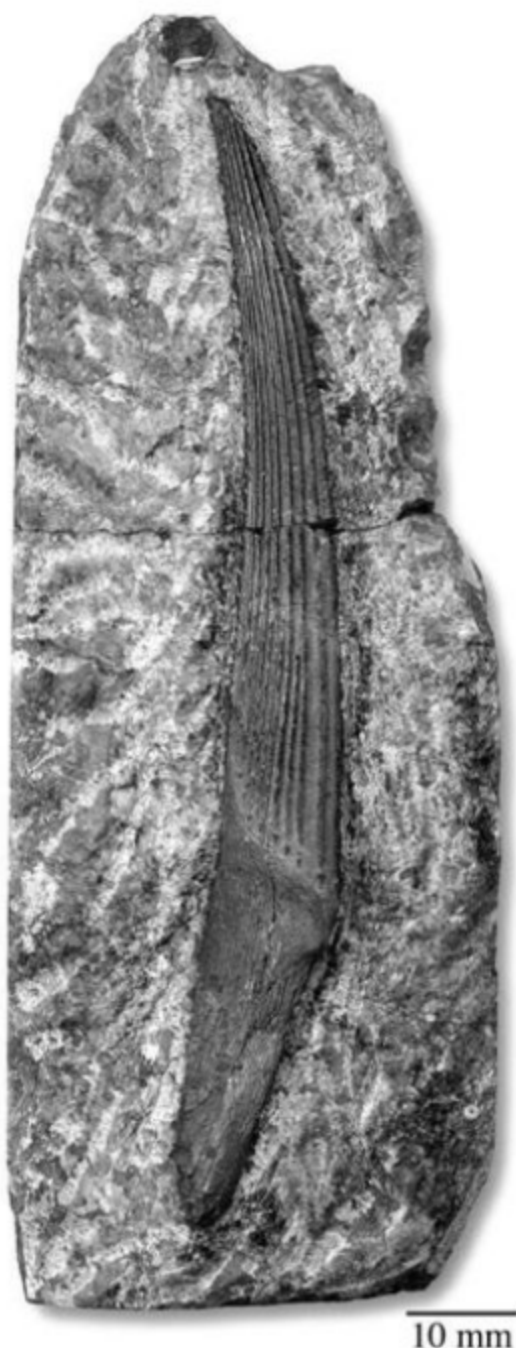


**Figura 4.31** Ictiodorulito do tubarão *Bythiacanthus brevis* (NHMUK PV P. 2226) do Carbonífero dos Estados Unidos da América.



**Figura 4.32** Ictiodorulito de *Tristychius arcuatus* (NHMUK PV P.11382) do Carbonífero do Reino Unido.





**Figura 4.33** Ictiodorulito de *Amelacanthus sulcatus* (NHMUK PV P. 2529) do Carbonífero da Inglaterra.



**Figura 4.34** Vértebra de chondricte lamniformes do Eoceno inferior da Ilha de Sheppey, Inglaterra (NHMUK PV P.1323).

### Morfologia

O corpo pode ser fusiforme (tubarões) ou achatado dorsoventralmente (raias) e há, geralmente, duas nadadeiras dorsais. A boca é subterminal ou ventral. Tubarões apresentam de 5-7 fendas branquiais e os holocéfalos têm suas quatro fendas branquiais recobertas por uma membrana. A nadadeira caudal é, em geral, heterocerca, onde a porção terminal da coluna vertebral recurva-se para cima e penetra no lobo dorsal, tornando-a assimétrica. Em alguns casos, como nos Xenacanthiformes, a caudal é difercerca, onde a coluna vertebral estende-se até a extremidade posterior da nadadeira em curso reto.

Os dentes são formados em uma dobra do epitélio da boca, a lâmina dental, de onde emergem continuamente em múltiplas fileiras, deslocando-se até assumirem sua posição funcional na margem da cartilagem de Meckel e do palatoquadrado que correspondem, respectivamente, aos ramos ventral e dorsal do aparelho mandibular. Os dentes podem ser uni ou multicuspidados e não se implantam na cartilagem mandibular, conectando-se apenas ao tecido gengival. Podem ser de vários tamanhos e formas, apresentando raiz de osteodentina e uma coroa de dentina ou

osteodentina, recoberta por esmaltoide. Muitos gêneros e espécies extintas são conhecidas apenas através de dentes isolados. A grande variedade de formas dentárias reflete o sucesso paleocológico do grupo e desafia a ideia generalizada de que os tubarões não sofreram modificações importantes desde o Devoniano.

No Brasil, são encontrados diversos tipos de dentes fósseis de chondrichthyes, sendo os xenacantiformes bastante comuns no Permiano Superior da Bacia do Paraná.

Os condríctes são inteiramente cobertos por escamas placoides (Miyake *et alii*, 1999). Essas apresentam estrutura histológica similar à dos dentes, isto é, compõem-se de dentina e de um tipo de tecido semelhante ao esmalte dos dentes dos tetrápodes, mas com origem mais complexa, chamado esmaltoide (Gilles & Donoghue, 2007). Esmaltoide é um tecido secretado em conjunto por ameloblastos e odontoblastos, células que em separado, produzem esmalte e dentina, respectivamente.

A suspensão mandibular nos Chondrichthyes é, em geral, anfistílica pois o palatoquadrado articula-se diretamente com o neurocrânio e recebe, também, apoio do hiomandibular. Carchariniformes apresentam suspensão mandibular hiostílica, onde o palatoquadrado articula-se ao crânio apenas por meio do hiomandibular, porção superior do arco hioide que é parte do esqueleto visceral ou branquial. Os holocéfalos (quimeras) têm suspensão autostílica. Nela, o palatoquadrado funde-se ao neurocrânio sendo, portanto, imóvel.

Nos condríctes, a fecundação é interna e os machos possuem um par de mixopterígeos (*claspers*) que é uma modificação das nadadeiras pélvicas do macho, servindo para transferir esperma para a fêmea. Cláperes também ocorrem nos placodermos machos.

### Classificação

A Classe Chondrichthyes compreende duas subclasses: Elasmobranchii, que inclui os tubarões e raias; e Subterbranchialia (Holocephali), que compreende as quimeras.

Os Elasmobrânquios compreendem apenas os tubarões e raias modernos, excluindo os Holocephali e alguns tubarões fósseis (Maisey, 1984). Muitos estudos de biologia molecular de condríctes viventes estão agora disponíveis (Winchell *et alii*, 2004) e confirmam a sua separação em dois grupos naturais, Elasmobranchii e Holocephali.

### Distribuição Estratigráfica e Paleobiogeográfica dos Chondrichthyes

No Paleozoico, os Chondrichthyes ocorreram no Norte, nas bacias do Amazonas (Formação Itaituba) e Parnaíba (formações Pedra de Fogo e Poti), nos períodos Carbonífero e Permiano. No Sul, registram-se do Carbonífero ao Permiano da Bacia do Paraná (formações Irati, Teresina, Rio do Rasto e Corumbataí). No Mesozoico do Norte e do Nordeste eles apareceram somente no período Cretáceo, na Bacia do Acre (Formação Moa), nas Bacias de Barro, Araripe (formações Missão Velha e Santana) e Pernambuco-Paraíba (Formação Gramame). Também ocorrem na Formação Maria Farinha, Terciário da Bacia Pernambuco-Paraíba.

### D. Classe Osteichthyes

Os osteíctes, conhecidos como peixes ósseos, compreendem a maior parte dos peixes viventes. Esta classe inclui também todos os tetrápodes, anfíbios, répteis, aves e mamíferos, inclusive o ser humano. Os peixes osteíctes são caracterizados por possuírem um pulmão ou então, uma bexiga natatória que serve para manter um nível dinâmico de flutuação na água; nos peixes ostariósfios a bexiga natatória auxilia na audição. Além disso, o cérebro nos osteíctes não se estende anteriormente além do nível dos olhos e possuem uma cavidade pericárdica completamente separada do resto da cavidade corporal (Maisey, 1996). Um caráter comum ao esqueleto de todos os osteíctes é a presença dos ossos pares maxilar e pré-maxilar com dentes neles implantados. Peixes dipnoicos apresentam uma modificação desta condição.

Muitos estudos genéticos confirmam a monofilia dos osteichthyes (Venkatesh *et alii*, 2001) dentre outros. *Lophosteus superbus* e *Andreolepis heidei* do Siluriano da Europa são considerados os osteichthyes mais antigos e primitivos (Botella *et alii*, 2007).

#### Subclasse Actinopterygii (Siluriano-Recente)

Actinopterígeos são peixes osteíctes dotados de nadadeiras constituídas por raios de origem dérmica, as lepidotríquias. As lepidotríquias de muitos actinopterígeos primitivos apresentam uma base óssea e



uma cobertura de esmalte, o que leva à hipótese de que sejam homólogas às escamas. Representam o grupo mais diversificado dentre todos os vertebrados, contendo mais de 30.000 espécies viventes (Nelson, 2006).

Os actinopterígeos surgiram no Siluriano e os mais antigos são registrados na forma de escamas isoladas (*Andreolepis*) no Siluriano Inferior (Wang & Dong, 1989) e Devoniano Inferior (*Lingulepis* e *Dialipina*). Já no Devoniano Médio são registrados peixes completos incluindo formas marinhas, como *Stegotrachelus* e *Moythomasia*, e continentais, como *Cheirolepis*.

No Brasil, os actinopterígeos mais antigos são representados por escamas de paleonisciformes provenientes do Devoniano Superior da Bacia do Amazonas (Janvier & Melo, 1987).

Os Actinopterygii são reconhecidamente monofiléticos (Patterson, 1982), mas a sua extensa radiação adaptativa e modificações secundárias desde o Paleozoico, torna difícil uma definição abrangente que inclua formas basais como os 'paleonisciformes' e grupos derivados, como os teleósteos.

### Morfologia

Os actinopterígeos apresentam uma ampla gama de morfologias corporais, mas todas são derivadas da forma primitiva fusiforme (figura 4.35). Os raios

dérmicos das nadadeiras, chamados lepidotríquias, estendem-se da base até a margem externa das nadadeiras e conectam-se basalmente aos elementos radiais, pertencentes ao esqueleto interno, ou endoesqueleto.

Primitivamente, os actinopterígeos apresentam espessas escamas rômbricas, a escama ganoide, assim chamada por ser coberta por ganoína. As da região anterior do tronco apresentam um processo ósseo anterodorsal e um sistema de articulação *peg-and-socket* (figura 4.36) entre as escamas da mesma fileira vertical. As escamas mais posteriores adquirem a forma losangular e geralmente perdem os processos articulares.

Histologicamente, a escama ganoide primitiva é constituída por três tecidos: Uma camada basal de osso lamelar celular chamado isopedina, uma camada intermediária de dentina distribuída em odontodes (denticulos dérmicos) e uma cobertura multilamelar de esmalte de origem ectodérmica, chamada ganoína (figura 4.37) (Richter & Smith, 1995). No decorrer da evolução do grupo, houve a perda das camadas de dentina e ganoína, mas estas ainda estão presentes em actinopterígeos primitivos viventes como os Cladistia. Perderam, também, a articulação *peg-and-socket*, tornando-se arredondadas e delgadas, o que conferiu maior leveza e flexibilidade ao corpo. Nos grupos mais derivados, os teleósteos, as escamas, chamadas elasmoides ficaram reduzidas a uma fina camada de osso com uma grande quantidade de colágeno. As escamas elasmoides podem ser do tipo cicloide, quando de bordos lisos, ou ctenoides, quando apresentam bordo posterior serrilhado.

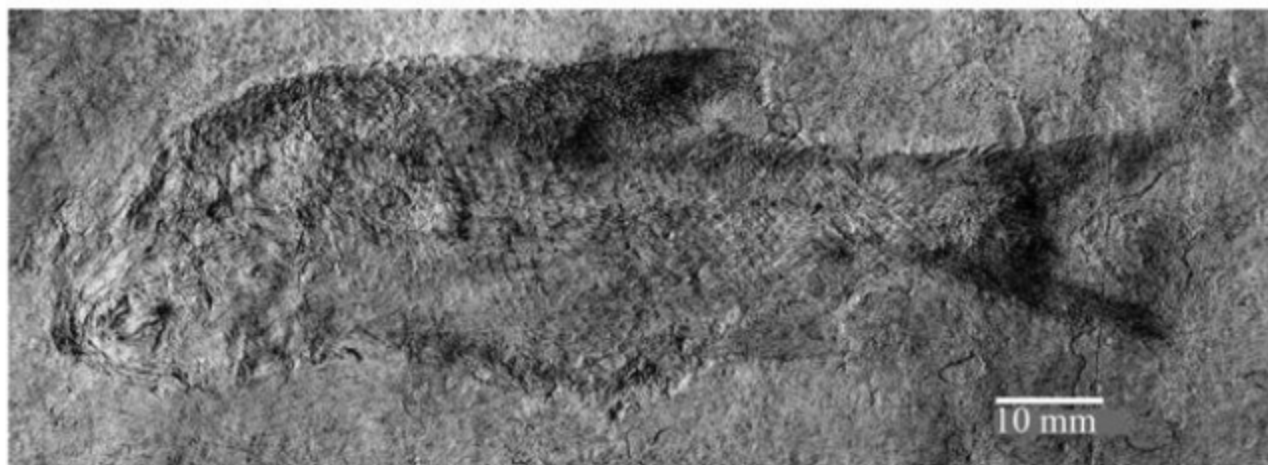
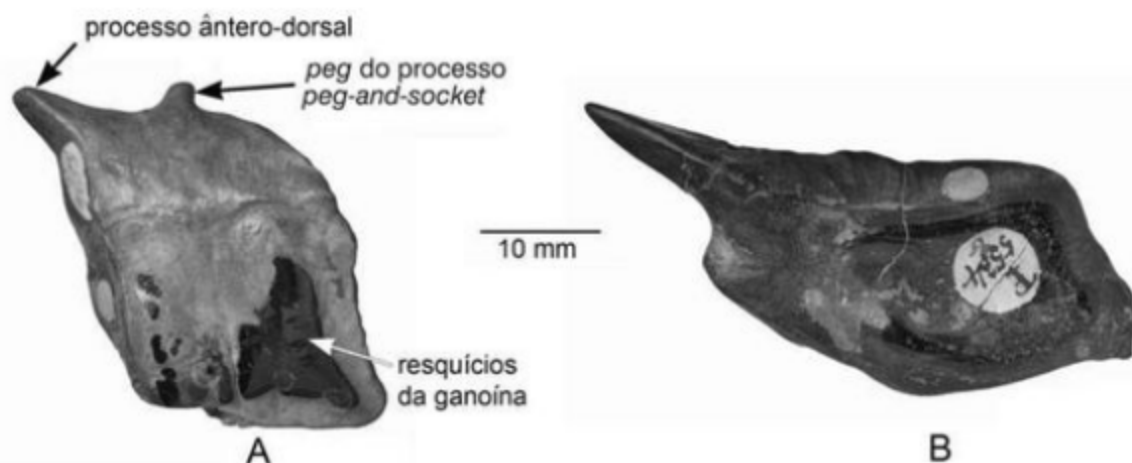


Figura 4.35 *Tholonothus braziliensis* (réplica do holótipo), da Formação Corumbataí, Permiano da Bacia do Paraná.





**Figura 4.36** Escamas (A, B) de *Lepidotes mawsoni* (NHMUK PV P.5534) parte dos sítios do Cretáceo da Bahia, Brasil.

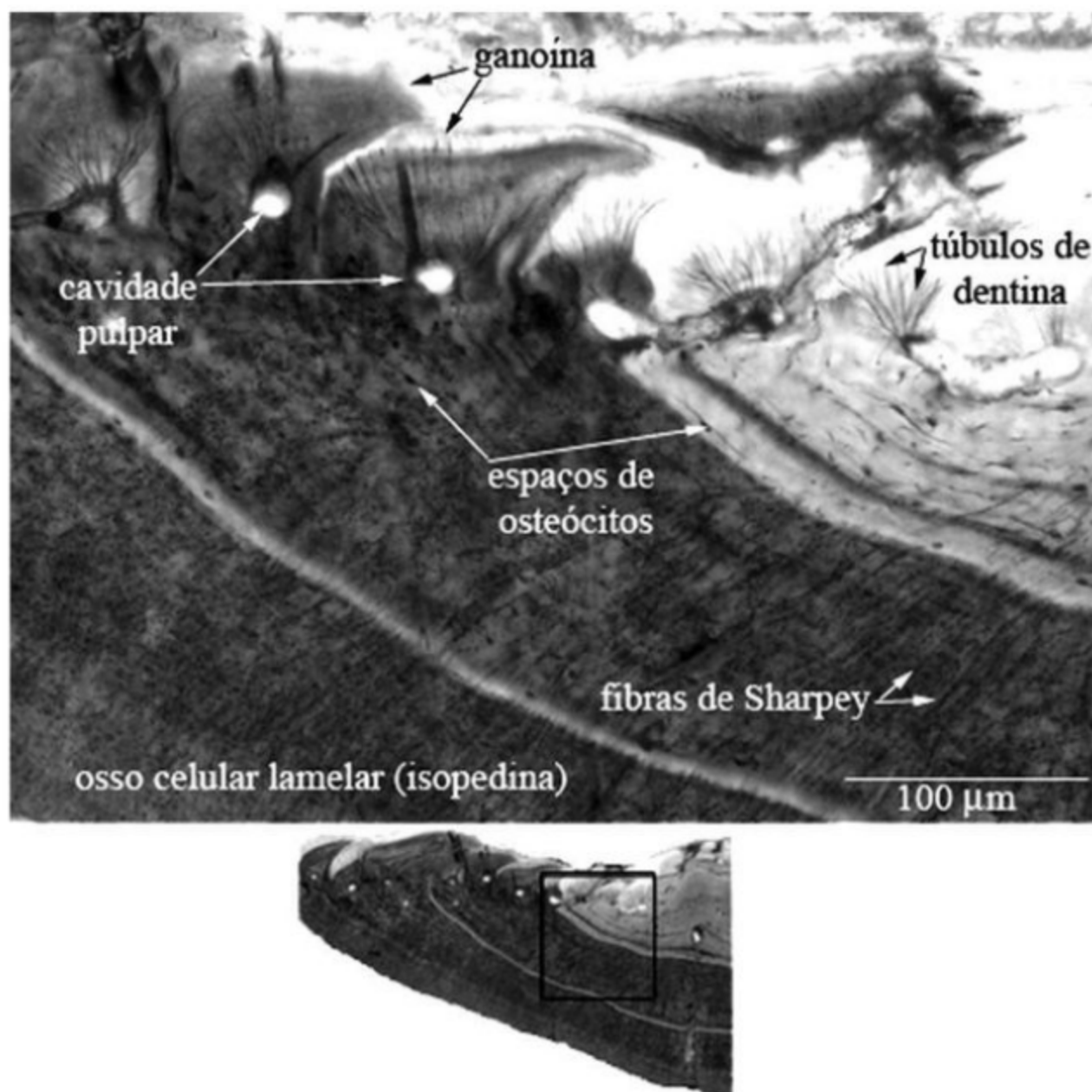
Na maioria dos actinoptérgeos paleozoicos, os dentes (figura 4.38) são formados por ortodentina, um capuz apical de esmaltoide (acrodina), e esmalte (ganoína do colar). *Cheirolepis* (Devoniano), um palaeonisciforme considerado basal, *Lophosteus* (Siluriano) e vários teleosteos não apresentam acrodina. A acrodina é exclusiva de dentes de actinoptérgeos. Os dentes estão associados a vários ossos, não apenas maxilas e dentários, mas também ossos do palato e arcos faringianos.

Nos actinoptérgeos primitivos como os palaeoniscídeos, o crânio era compacto, com olhos grandes e anteriores, focinho reduzido e formado por ossos firmemente unidos entre si, o que permitia pouca expansão da cavidade orobrânquial. Durante a evolução filogenética do grupo, os ossos cranianos tornaram-se mais livres, gerando um crânio com lacunas e capaz de expansão (Lauder & Liem, 1983; Pough *et alii*, 2008), o que foi fundamental para permitir as radiações adaptativas que levaram à explosiva especiação verificada nos Neopterygii. A expansibilidade craniana, junto à reorganização óssea e muscular da mandíbula, aumentou grandemente o poder predatório dos neoptérgeos, acrescentando sucção à mordida.

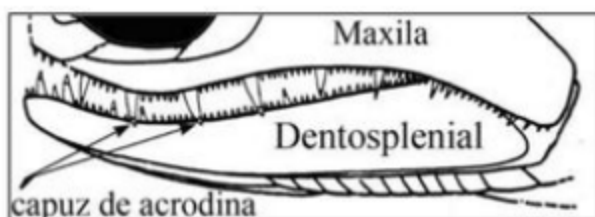
Os actinoptérgeos apresentam dois pares de narinas, cuja função é apenas olfatória e não respiratória.

### Classificação

Tradicionalmente, os actinoptérgeos foram agrupados em três categorias: Chondrostei, Holostei e Teleostei. Entretanto, Wiley (1976), Patterson (1982) e Lauder & Liem (1983) sugeriram que apenas os Teleostei formariam um grupo natural (monofilético) e o uso do termo 'Chondrostei' ficou restrito aos esturjões e formas aparentadas tanto fósseis como viventes, excluindo-se os palaeoniscídeos. Peixes antigamente classificados dentre os holósteos ocuparam, nas últimas décadas, vários grupos independentes, pois 'Holostei' como vimos, foi considerado grupo parafilético. Demonstrando a dificuldade de conciliar-se dados morfoanatômicos e genéticos (Hurley *et alii*, 2007), alguns estudos cladísticos e comparativos do DNA ribonucleico de vários osteítes tem novamente apoiado a hipótese de monofilia dos Holostei (Joss *et alii*, 1991).



**Figura 4.37** Seção delgada vertical de escama dérmica do actinoptérígeo basal (paleoniscídeo) *Pygopterus humboldti* (NHMUK PV P. 44682) do Carbonífero da Inglaterra. Três tipos de tecidos são evidentes: osso lamelar basal, dentina intermediária compondo os odontodes e ganoína (esmalte) que os recobre superficialmente.



**Figura 4.38** Detalhe da dentição de *Brazilichthys macrognathus*, um actinoptérgeo basal da Formação Pedra de Fogo, Permiano Inferior do Nordeste do Brasil.

#### Infraclasse Cladistia (Eoceno–Recente)

Conhecidos desde o Eoceno, atingem os tempos atuais com apenas uma família, Polypteridae, incluindo dois gêneros africanos de água doce: *Polypterus* e *Erpetoichthys*. Os cladistia apresentam uma nadadeira dorsal subdividida em vários *finlets*, espinhos suportando uma fina membrana, que ficam elevados durante o nado, e deitam quando o peixe está inativo. Apresentam ainda: infraorbitais fusionados com o maxilar e a nadadeira caudal diferca (Daget, 1950). Escamas e espinhos de Cladistia são registrados para o Cretáceo do Maranhão (Dutra & Malabarba, 2001).

#### Infraclasse Actinopteri (Siluriano–Recente)

##### Ordem “Palaeonisciformes”

São peixes osteíctes primitivos que viveram desde o Siluriano até o Cretáceo inferior. Este agrupamento é parafilético, pois contém tanto grupos-irmãos, como espécies não diretamente aparentadas. São por vezes informalmente incluídos no grupo dos ‘paleopterígeos’ (Figueiredo & Gallo, 2004), mas esta classificação não está baseada em monofilia, ao contrário do que ocorre com os Neopterygii. Gardiner (1993) identificou sete famílias, dentre os paleoniscídeos, que já pertenceriam aos neopterígeos, mas, em trabalho clássico posterior, Gardiner & Schaeffer (1989) afastaram-se da taxonomia clássica em famílias para investigar agrupamentos baseados no compartilhamento de conjuntos de caracteres morfológicos derivados. Este enfoque, chamado de ‘cladismo de padrões’ tem sido utilizado em outros grupos de fósseis, mas é limitado, pois não incluiu dados genéticos de grupos primitivos viventes.

Representam a forma basal da qual derivaram os peixes de nadadeiras raiadas hoje viventes. A figura 4.4 ilustra um paleoniscídeo típico: possuíam olhos grandes e anteriormente colocados, abertura bucal ampla, corpo fusiforme coberto por escamas rômbricas, ganóides, que se articulavam através do sistema *peg-and-socket*; nadadeiras triangulares de base longa, nadadeira dorsal única e nadadeira caudal heterocerca. A existência de uma zona de inversão das fileiras de escamas do corpo e as escamas do lobo epicordal da caudal permitiam a flexão da cauda. Os ossos da face, maxila, pré-opérculo e suborbitais, firmemente unidos, permitiam pouca expansão da cavidade orobrânquial, além daquela exigida pela respiração. A maioria era constituída por peixes pequenos, mas alguns atingiram um metro ou mais, por exemplo, *Tholonosteon santacatarinae* da Formação Taíó em Santa Catarina.

Restos desarticulados de paleoniscídeos, principalmente dentes e escamas, são bastante comuns nas rochas do Paleozoico brasileiro (Figueiredo & Bartira, 2004). Peixes completos são mais raros e apenas seis espécies nominais estão descritas formalmente: *Elonichthys gondwanus* e *Santosichthys mafrensis*, ambos da Formação Rio do Sul (Permiano Inferior); *Tholonosteon santacatarinae*, da Formação Rio Bonito (Permiano Superior); *Tholonothus braziliensis* e *Angatubichthys mendesi* da Formação Corumbataí (Permiano Superior); *Brazilichthys macrognathus*, da Formação Pedra de Fogo e *Rubidus pascoalensis* da Formação Rio do Rasto. Várias formas, ainda inéditas, ocorrem no Permiano de Santa Catarina, Formação Rio do Sul.

#### Superdivisão Chondrostei (Jurássico–Recente)

Este grupo ocorre desde o Jurássico até o Recente, sendo formado apenas pelos viventes esturjões (Acipenseridae) e peixes-espátulas (Polyodontidae) e seus fósseis mais aparentados (Patterson, 1982; Jollie, 1980; Grande & Bemis, 1991). Os esturjões, família Acipenseridae, são formas peculiares, que apresentam a cobertura do corpo reduzida a uma fileira de escamas modificadas em escudos ósseos ao longo do corpo, den-



tes e mandíbulas muito reduzidos e um grande rostro carnosos com barbilhões. Os Polyodontidae são semelhantes aos esturjões, porém a ossificação dérmica é mais reduzida. A família possui apenas duas espécies habitando a América do Norte e a China. A maior diversidade dos Chondrostei está entre os fósseis com cerca de 270 gêneros descritos. Seus ovos são considerados o mais fino caviar e a pesca exploratória os coloca na lista de animais ameaçados de extinção. Não foram registrados no Brasil.

### Superdivisão Neopterygii (Triássico–Recente)

Todos os demais actinopterygeos, conhecidos tradicionalmente por holósteos e teleósteos, são chamados, em conjunto, de neopterygeos. Inclui-se aí várias ordens *incertae sedis* como os Perleidiformes, Peltopleuriformes, Pholidopleuriformes, Cephaloxeniformes e Luganoiiformes, cujos representantes ainda não foram registrados no Brasil.

### Divisão Ginglymodi (Cretáceo–Recente)

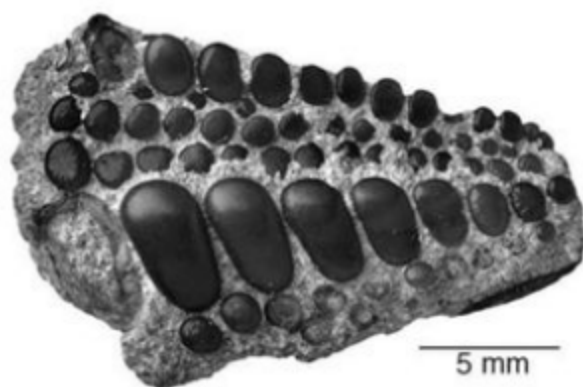
Os Ginglymodi possuem apenas uma família, Lepisosteidae, com dois gêneros: *Lepisosteus* (quatro espécies fósseis e quatro viventes) e *Atractosteus* (cinco espécies fósseis e três viventes). Os fósseis são conhecidos em quase todos os continentes, mas as espécies atuais habitam apenas rios e lagos, ocasionalmente águas marinhas costeiras, das Américas do Norte e Central (Wiley, 1976). O corpo e o rostro destes peixes são bastante alongados com a boca portando dentes finos, em forma de agulhas. O corpo é recoberto por escamas lepisosteoides semelhantes às escamas ganóides dos paleonisciformes, sem apresentar, entretanto, a camada intermediária de dentina.

*Lepisosteus cominatoi* Santos, 1984 ocorre no Grupo Bauru, Cretáceo Superior de São Paulo e *Obaichthys* Wenz & Brito, 1992 no Albiano da Bacia do Araripe.

### Divisão Halecostomi (Triássico–Recente)

Os Halecostomi incluem duas subdivisões: Halecomorphi e Teleostei. Existem, entretanto, vários *taxa* que não podem ser posicionados dentro destas divisões, formando agrupamentos artificiais, *incertae sedis*, dentro de Halecostomi. Exemplos brasileiros são a família Semionotidae e a ordem Picnodontiformes. Os Picnodontiformes são peixes grandes, de corpo muito alto, quase circular e possuindo dentes característicos: incisivos, cortantes no dentário e pré-maxilar; redondos, trituradores no teto bucal (figura 4.39). *Neoprosclerites penalvai* e *Iemanjá palma* são picnodontiformes registrados no Cretáceo do Ceará, na Formação Santana.

Os Semionotidae foram muito abundantes no Mesozoico e tinham o corpo recoberto de espessas escamas, que facilmente fossilizam. Gallo & Brito (2004) apresentam um resumo dos semionotídeos brasileiros. *Lepidotes*, na figura 4.40, é um gênero de Semionotidae que ocorre em várias formações mesozoicas brasileiras: Itaparica (BA), Ilhas (BA), Jandaíra (RN), Pastos Bons (PI). A maior parte dos registros baseia-se em escamas dispersas ou articuladas. Apenas *Lepidotes roxoi*, da Formação Ilhas, e *L. piauiensis*, da Formação Pastos Bons, estão representadas por peixes completos. Na Bacia do Araripe ocorre o *Araripelepidotes temnurus* (figura 4.41).



**Figura 4.39** Dentição triturante do actinopterygeio pycnodontídeo *Mesodon* (NHMUK PV P 4041) do Jurássico da Inglaterra.



**Figura 4.40** *Lepidotes souzai* Woodward 1908 (NHMUK PV P. 10601, holótipo), um actinoptérgeo do Cretáceo da Bahia.



**Figura 4.41** O actinoptérgeo *Araripelapidotes temnurus* (NHMUK PV P.63593) do Cretáceo Inferior do Brasil.

### Subdivisão Halecomorphi (Triássico–Recente)

Os Halecomorphi, todos extintos com exceção de *Amia calva*, são agrupados por possuírem uma articulação mandibular única: tanto o quadrado quanto o simplético participam da junta mandibular. Os principais *taxa* fósseis dentro dos Halecomorphi são os Parasemionotidae e os Caturidae, ambos provavelmente parafiléticos.

Os Halecomorphi brasileiros são representados por *Calamopleurus cylindricus* e *Oshunia brevis*, ambos da Formação Santana, Cretáceo do Ceará.

### Subdivisão Teleostei (Triássico–Recente)

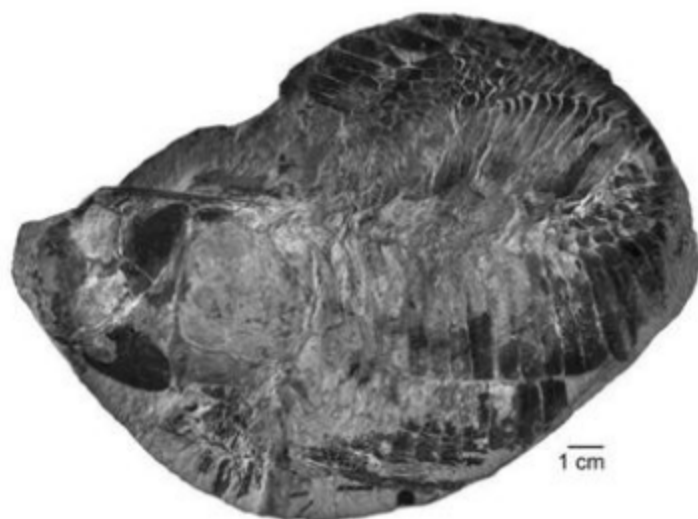
Os teleósteos formam o grupo mais diverso dentre todos os vertebrados, contendo mais de 20.000 espécies. Este grupo é caracterizado por uma única sinapomorfia, ou seja, a presença de um longo processo posteroventral no osso quadrado (Arratia, 2006). Apresentam um crânio mais sinético, comparado ao dos actinoptérgeos mais basais, pois os ossos articulam-se mais frouxamente. O osso pré-maxilar é móvel, permitindo protrusão das mandíbulas (Lauder & Liem, 1983) e adicionando o poder de sucção que auxilia na

ingestão de alimentos. As escamas são do tipo elasmóide, havendo perdido, evolutivamente, a dentina e ganóina que estão presentes nos actinoptérgeos basais extintos e viventes (Syré & Akimenko, 2004). Escamas elasmóides com bordo posterior liso são chamadas cicloides e aquelas com bordo serrilhado, ctenóides.

A estrutura da nadadeira caudal homocerca apresentada pelos teleósteos é única, tendo se tornado o ponto chave na evolução do padrão de locomoção deste grupo (Patterson, 1982; Lauder, 1980). Nestes peixes, os lobos caudais são simétricos e os uroneurais assumem a dupla função de dobrar o bordo epicordal e suportar os raios caudais.

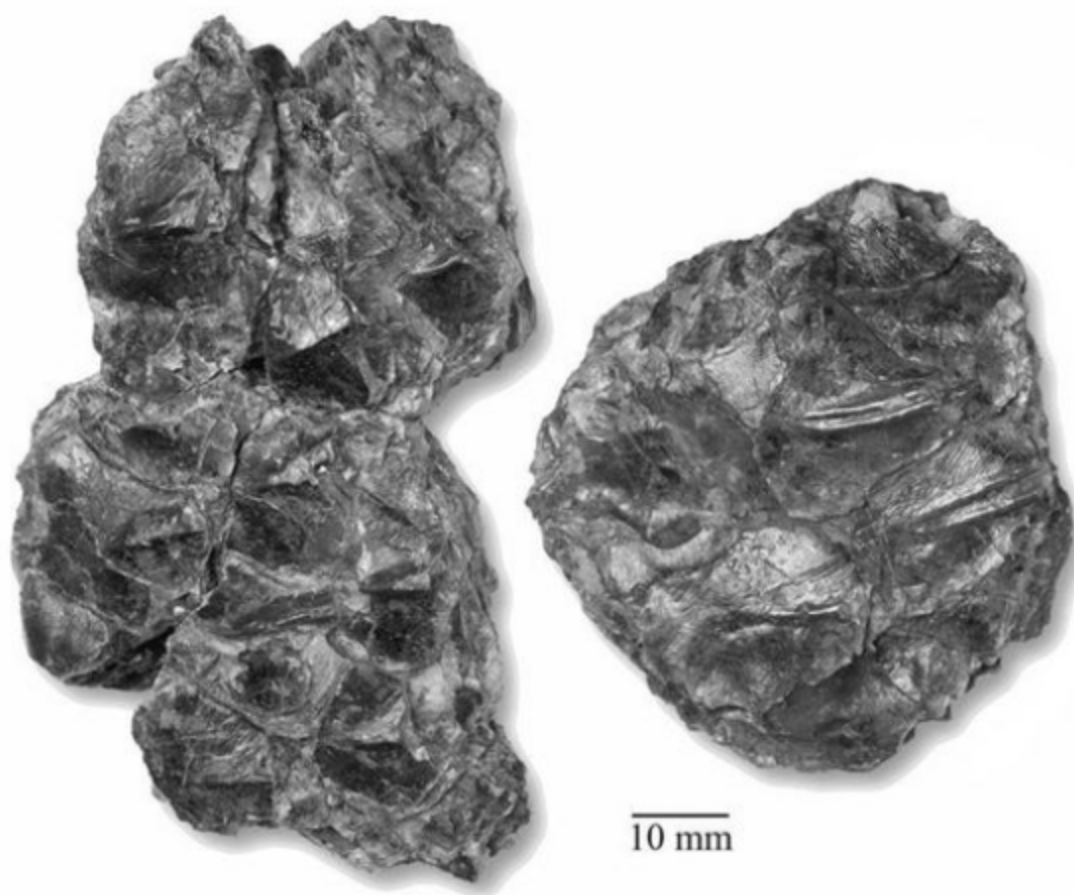
No Brasil, numerosos gêneros e espécies de teleósteos têm sido descritos (figuras 4.42–4.49) e procedem de diversas formações. Eles ocorrem, em grande quantidade e diversidade, nos sedimentos da Bacia do Araripe – Formação Santana (Maisey, 1991) e na Bacia de Taubaté – Formação Tremembé.

*Aregoliath rancii* (figura 4.50) é um peixe enigmático de grande tamanho conhecido apenas através de suas escamas (Richter, 1987). Viveu no Mioceno do Acre e era, possivelmente, um teleósteo ostariófisco.



**Figura 4.42** O actinoptérgeio *Vinctifer comptoni*, (Agassiz, 1841) NHMUK PV OR 47892 (neótipo) (vide Nudds et alii, 2005).





**Figura 4.43** Escamas do holótipo actinoptérigeo *Belonostomus carinatus* (NHMUK PV P.10062) do Cretáceo da Bahia.



**Figura 4.44** O actinoptérigeo teleósteo *Rhacolepis buccalis* (NHMUK PV P. 54681) do Cretáceo da Bacia do Araripe, Brasil.

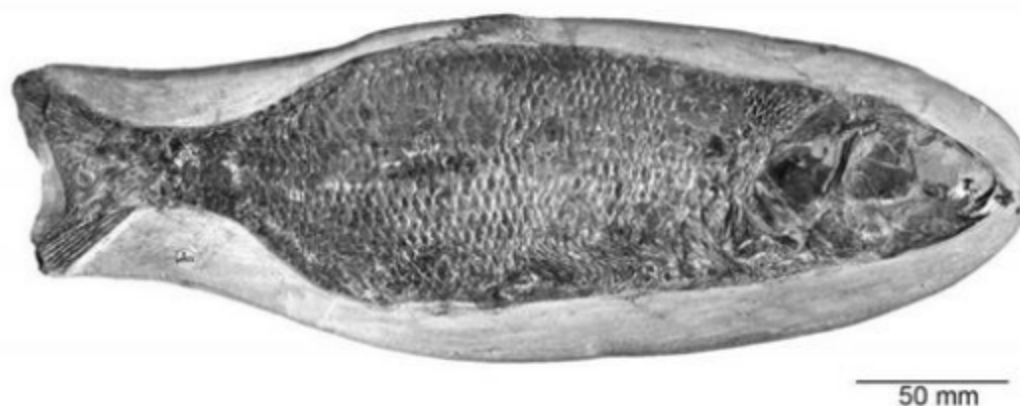


Figura 4.45 O actinoptérigeo teleósteo *Brannerium vestitum* (NHMUK PV P. 60932) do Cretáceo Inferior do Brasil.

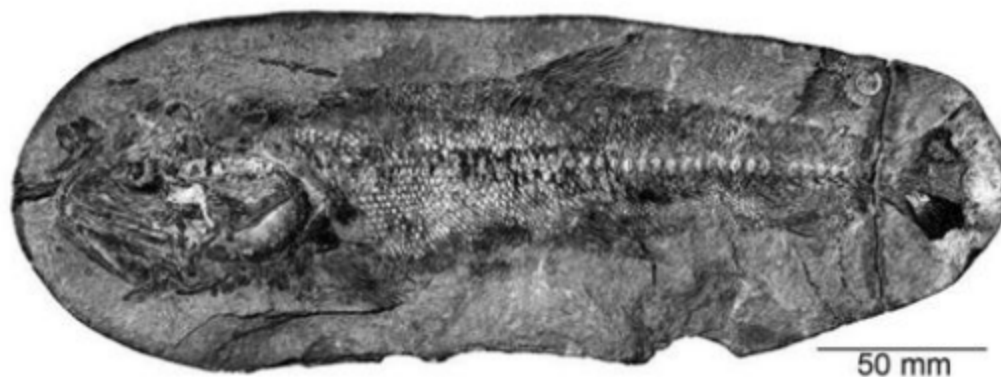


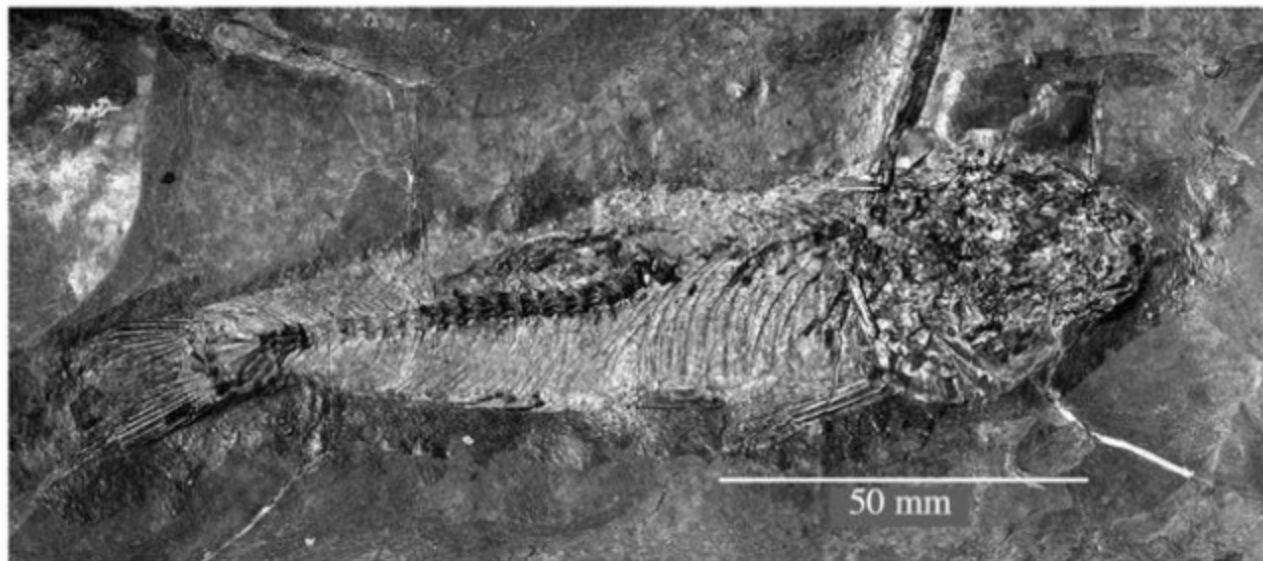
Figura 4.46 O actinoptérigeo teleósteo *Notelops bramma* (NHMUK PV P. 3986) do Cretáceo Inferior do Brasil.



Figura 4.47 O actinoptérigeo teleósteo *Araripichthys castilhoi* (NHMUK PV P.63592), do Cretáceo Inferior do Brasil.



**Figura 4.48** O actinoptérigeo *Brycon avus* (NHMUK PV P.9222, holótipo) do Terciário da Bacia de Taubaté, Brasil.



**Figura 4.49** O actinoptérigeo teleósteo *Tetragonopterus avus* (NHMUK PV P.9222), do Terciário da Bacia de Taubaté, Brasil.





**Figura 4.50** *Acregoliath rancii* (réplica) do Mioceno do Acre, Brasil. Este peixe osteíte de grande porte e afinidades incertas é conhecido apenas através de suas escamas.

#### Subclasse Sarcopterygii (Devoniano–Recente)

A subclasse Sarcopterygii compreende quatro grupos de peixes, cuja maioria das espécies é extinta, e o grupo dos Tetrapoda, não considerado neste capítulo. Os peixes sarcopterígeos caracterizam-se por possuírem nas nadadeiras pares um único elemento de articulação com as cinturas – o úmero ou o fêmur. Alguns desenvolveram pulmões (e. g. dipnoicos ou peixes pulmonados).

Hoje, os peixes sarcopterígeos existem em número muito reduzido (apenas quatro gêneros), mas têm grande importância filogenética, pois incluem os ancestrais de todos os vertebrados terrestres.

Seus fósseis mais antigos ocorrem tanto em sedimentitos marinhos como aquáticos continentais.

Os ripidísteos e os dipnoicos são mais comuns em águas doces e rasas, onde a presença de pulmões pode ter sido importante (Carroll, 1987). Os peixes pulmonados e os ripidísteos são conhecidos desde o Paleozoico inferior e os Actinistia e Onychodontia surgiram no Devoniano.

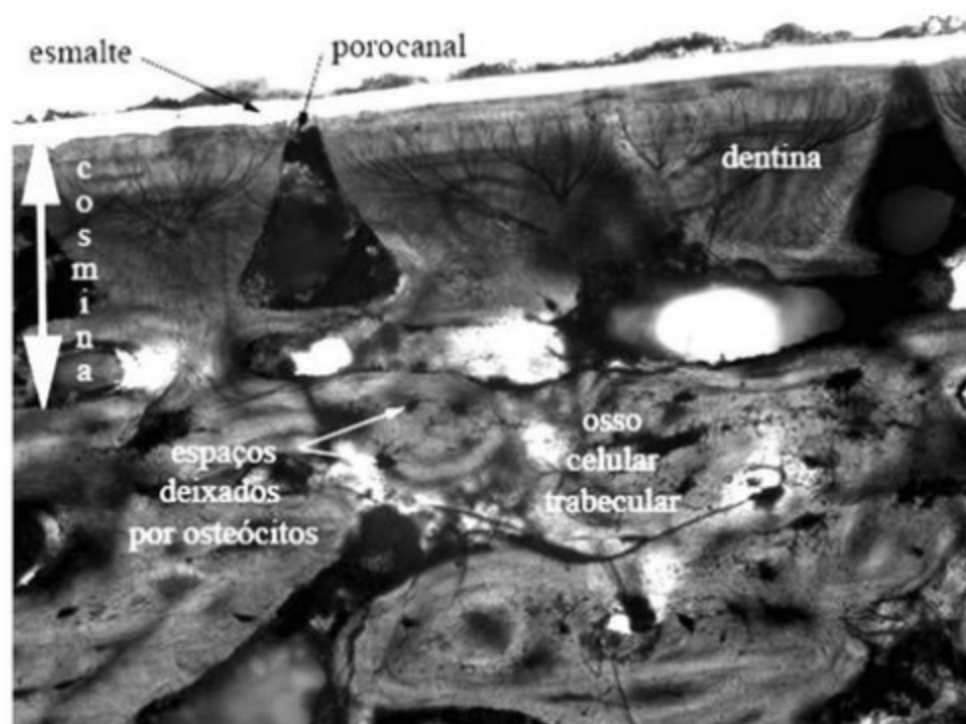
#### Morfologia

Primitivamente, os sarcopterígeos possuíam espessas escamas rômbricas e ossos dérmicos, ambos compostos por osso e cosmina (figura 4.51). Cosmina é um termo que designa a combinação de dentina, esmalte e um sistema de poro-canais. Este é um tecido extinto e a função dos poro-canais é incerta, podendo ser parte do sistema sensorial. Essas estruturas possivelmente sensoriais, presentes mesmo nos tipos mais primitivos, sugerem uma adaptação a águas profundas ou turvas, fato que é reforçado pelo pequeno tamanho das órbitas e grandes sacos olfativos nos dipnoicos e ripidísteos primitivos (Thomson, 1977, *in* Carroll, 1987).

As nadadeiras pares dos sarcopterígeos são lobadas, com aspecto carnososo, pois possuem um esqueleto ósseo ao qual se liga uma forte musculatura. Há duas nadadeiras dorsais. A caudal pode ser heterocerca ou difercerca, essa última com um lobo epicordal. Espécies atuais podem apresentar modificações acentuadas, como a cauda alongada e nadadeira peitoral em forma filamentar do peixe piramboia.

O lobo epicordal da nadadeira caudal, por exemplo, no celacanto, seria uma retenção de um caráter mais primitivo, uma vez que este tipo de nadadeira também é encontrada em actinopterígeos primitivos (Carroll, 1987).

A organização dos músculos adutores da mandíbula, associada a uma suspensão mandibular holostílica (palatoquadrado fundido à caixa craniana) fizeram dos ripidísteos, já no Devoniano, importantes predadores de água doce. A capacidade de movimentos laterais na mastigação foi comum nos ripidísteos e actinopterígeos, mas está ausente nos dipnoicos.



**Figura 4.51** Seção delgada vertical de osso dérmico do peixe pulmonado (Dipnoi) *Ctenodus* sp. do Carbonífero da Inglaterra.

Os extintos ripidístes desenvolveram grandes dentes palatais e dentição labirintodonte, com complexo dobramento da dentina que é um padrão retido em muitos grupos de tetrápodes paleozoicos.

Os dentes de todos os sarcopterígeos são totalmente cobertos por esmalte, secretado unicamente por ameloblastos e jamais apresentam enameloide. Sarcopterígeos com dentição triturante como aquelas dos dipnoicos perdem a camada de esmalte por desgaste alimentar, depois da sua erupção da gengiva.

A dentição palatal (ectopterigoidal) e esplénial dos dipnoicos é altamente especializada, formando placas dentárias (figuras 4.52-4.56) constituídas por petrodentina, um tecido hipermineralizado. As placas crescem e são desgastadas constantemente, sendo que sua morfologia muda ao longo da vida dos animais. Na maioria, faltam dentes marginais.



**Figura 4.52** Placas dentária superior e inferior do peixe pulmonado (Dipnoi) *Lepidosiren megalos* (NHMUK PV P.66330, réplica) do Mioceno do Acre, Brasil.

### Classificação

Os peixes sarcopterígeos compreendem quatro infraclasses: Dipnoiformes, Onychodontia, Actinistia e Rhipidistia (Schultze, 1987). Os dipnoicos primitivos eram formas marinhas que viviam em recifes, alimentando-se, de animais com conchas, mas, outros viveram em água doce (a partir do Carbonífero médio), em ambientes com estações úmida e seca alternadas (na época seca alguns enterravam-se na lama). As formas africanas e sul-americanas atuais desenvolveram-se independentemente, sendo descendentes de um ancestral comum que viveu quando os dois continentes ainda estavam unidos (Chaline, 1990).



**Figura 4.53** Placa dentária (réplica, NHMUK PV P.66333) do peixe pulmonado (Dipnoi) *Asiatoceratodus* cf. *tiguidiensis* do Cretáceo do Maranhão, Brasil.



**Figura 4.54** Placa dentária do peixe pulmonado (Dipnoi) *Ceratodus latissimus* (NHMUK PV P.39089) do Cretáceo da Inglaterra.

Os Onychodontiformes representam um pequeno grupo que viveu do Devoniano ao Carbonífero, com apenas dois gêneros conhecidos: *Strunius* e *Grossius*. Não foram encontrados no Brasil até o presente.





**Figura 4.55** Placa dentária do peixe pulmonado (Dipnoi) *Epiceratodus eyrensis* (NHMUK PV P. 13273, esplenial direito).



**Figura 4.56** Placa dentária do peixe pulmonado (Dipnoi) *Ctenodus interruptus* (NHMUK PV 11485, placa pterigoídea direita) do Carbonífero da Escócia.

Os Actinistia mostram uma notável estabilidade estrutural desde o Devoniano. Foram representados no Cretáceo por formas de grande tamanho como *Mawsonia*, da família Coelacanthidae. Há duas espécies viventes, descobertas em águas profundas do Oceano Índico a partir de 1946: os celacantos *Latimeria chalumnae* e *Latimeria menadoensis* (Pouyaud *et alii*, 1999) atingem mais de 1,5 metro, possuindo nadadeiras pares lobadas e nadadeira caudal trilobada. São considerados fósseis-vivos, pois julgava-se que os actinísteos tivessem se extinguido no Cretáceo. A ausência de fósseis pós-cretácicos é um mistério, mas uma possível explicação seria a sobrevivência, a partir do Cretáceo, apenas de formas de águas profundas (a partir de 200 metros) que dificilmente fossilizam.

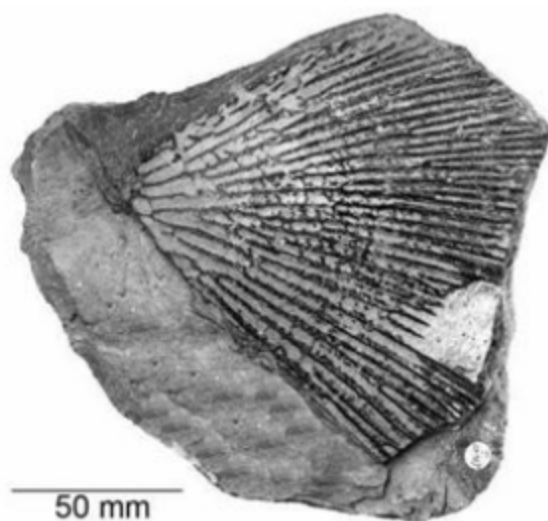
Um dos maiores celacantos extintos é a *Mawsonia gigas* da Formação Ilhas, Cretáceo da Bahia (figura 4.57).

Como vimos, os Rhipidistia osteolepiformes como o *Panderichthys* e o *Tiktaalik* (figura 4.4) são de

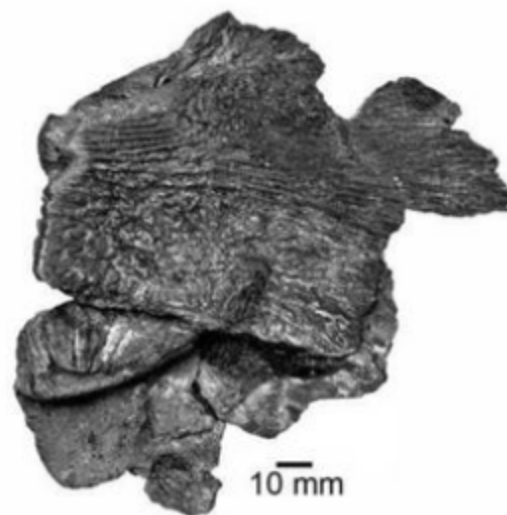
grande importância evolutiva (Ahlberg & Clack, 2006), pois apresentam nadadeiras pares suportadas por um endoesqueleto robusto, semelhante ao esqueleto dos membros dos Tetrapoda e representam os peixes mais próximos da transição, ocorrida no Devoniano, dos peixes para os primeiros tetrápodes. Seus elementos ósseos correspondem respectivamente ao úmero, rádio, ulna e outros ossos dos membros anteriores dos tetrápodes. Ripidísteos, dipnoicos e tetrápodes são os únicos vertebrados com coanas, formadas pela migração interna de uma das narinas externas que passa a abrir-se no céu da boca auxiliando na respiração pulmonar. Desse modo, esses sarcopterígeos não apresentam os dois pares de narinas típicos de peixes actinopterígeos e de sarcopterígeos não pulmonados, como os celacantídeos. Os peixes coanados extintos como o *Tiktaalik* são, portanto, parentes mais próximos dos tetrápodes que a latiméria vivente que não possui pulmões.



A



B



C

**Figura 4.57** O sarcopterígio celacantiforme *Mawsonia gigas*. (A) NHMUK PV P.10567. (B) NHMUK PV 10357 (opérculo direito). (C) NHMUK PV P.10356 (pós-parietal direito) d.NHMUK PV 10605 (holótipo de *Mawsonia 'minor'*) do Cretáceo da Bahia, Brasil.



### Distribuição Estratigráfica e Paleobiogeográfica dos Sarcopterygii

Os sarcopterígeos mais antigos provêm do Siluriano (Zhu & Schultze, 1997).

No Brasil ocorrem sarcopterígeos fósseis nas bacias do Acre (Formação Solimões), Parnaíba (formações Itapecuru, Pedra de Fogo e Codó), Iguatu, Araripe (formações Brejo Santo, Missão Velha e Santana), Recôncavo-Tucano (Formação Ilhas), Sanfranciscana (Formação Quiricó) e Paraná (formações Itararé, Rio do Sul, Irati, Corumbataí, Teresina e Santa Maria).

### Distribuição Estratigráfica e Paleobiogeográfica dos Primeiros Vertebrados

No início deste capítulo, discutimos os recentes achados no Cambriano da China, de agnatos de corpo mole (sem esqueleto mineralizado). Na discussão sobre um dos registros geológicos mais antigos para os vertebrados, *Anatolepis heintzi* tem sido um fóssil controverso (Clark *et alii*, 1999; Smith & Sansom, 1995). Restos desse animal provêm de rochas marinhas do Cambriano Superior e Ordoviciano Médio da América do Norte e Europa. Alguns autores o consideram um agnato heterostráceo (Bockelie & Fortey, 1976; Pough *et alii*, 1989). Outros, acreditam serem pouco conclusivas as evidências de que a sua carapaça fosfática seja mesmo óssea (Elliott *et alii*, 1991), sugerindo que possa ser um invertebrado. Recentemente, foi considerado como um vertebrado sem relação direta com nenhum dos grupos paleozoicos conhecidos (Smith *et alii*, 1996).

Fragmentos de um possível vertebrado cambriano australiano foi descrito por Young *et alii* (1996).

São raros os esqueletos completos de vertebrados do Paleozoico Inferior. Já no Devoniano, período chamado de “A Idade dos Peixes”, os agnatos e peixes tornaram-se abundantes e diversificados tanto em águas marinhas como continentais. Conviveram, durante esse período, praticamente todos os grandes grupos conhecidos de agnatos e peixes, mas muitos dos grupos extinguíram-se antes do final do Paleozoico.

O espécime com esqueleto ósseo articulado mais antigo pertence ao agnato arandaspídeforme *Saccabambaspis janvieri*, do Ordoviciano (Caradociano) da Bolívia, com cerca de 450 milhões de anos. Fragmentos de carapaça atribuídos ao mesmo animal fo-

ram recentemente encontradas no Ordoviciano (Llanvirniano) da Argentina (Albanesi *et alii*, 1995) e de Oman, o que o torna o vertebrado mais antigo do continente sul-americano, com cerca de 470 milhões de anos. O animal, morfologicamente semelhante a *Arandaspis*, do Ordoviciano da Austrália, mede cerca de 35 cm, sendo que sua carapaça cefalotorácica ocupa cerca de um terço do seu comprimento total.

Também de idade Llanvirniano é o agnato *Porophoraspis crenulatai*, do Stairway Sandstone, na Austrália. Quase tão antigos quanto esses, são os agnatos *Astraspida Astraspis*, *Eriptychius* e outros incertae sedis encontrados no Harding Sandstone do Caradociano (Ordoviciano Superior) do Colorado, USA.

Todos os vertebrados do Paleozoico Inferior, conhecidos até agora, provêm de rochas marinhas costeiras, de paleoambiente intertidal ou subtidal (Elliott *et alii*, 1991). Entretanto, é certo que formas de águas salobras ou francamente doces existiram a partir do Devoniano.

Aparentemente, o endemismo predominou na distribuição das espécies de vertebrados, plantas e invertebrados durante o Devoniano Inferior, mas formas cosmopolitas dominaram no Devoniano Superior (Young, 1993).

Os vertebrados mais antigos encontrados no Brasil, acantódios, actinopterygídeos e possíveis condríctes, provêm do Devoniano Inferior (Lochkoviano inferior) da Formação Manacapuru, Grupo Trombetas, na Bacia do Amazonas (Janvier & Melo, 1988; Janvier & Melo, 1992; Lelièvre *et alii*, 1993).

### Aplicações

Estudos paleobiogeográficos com base em peixes fósseis tornaram-se numerosos nas últimas duas décadas (Cavin *et alii*, 2008). No Brasil e outras partes do mundo, peixes extintos auxiliaram no estudo da paleoecologia e evolução paleobiológica da ictiofauna atual (Brito & Deynat, 2004). Como a história evolutiva dos peixes está estreitamente ligada à evolução paleogeográfica de mares, rios e lagos, o estudo das relações filogenéticas dos grupos de peixes vivos e extintos pode auxiliar nas interpretações paleogeográficas desses paleoambientes, e vice-versa (Maisey, 2000; Malabarba & Malabarba, 1995).

Restos fragmentários, como dentes e ossos isolados, também estão sendo utilizados, cada vez mais,



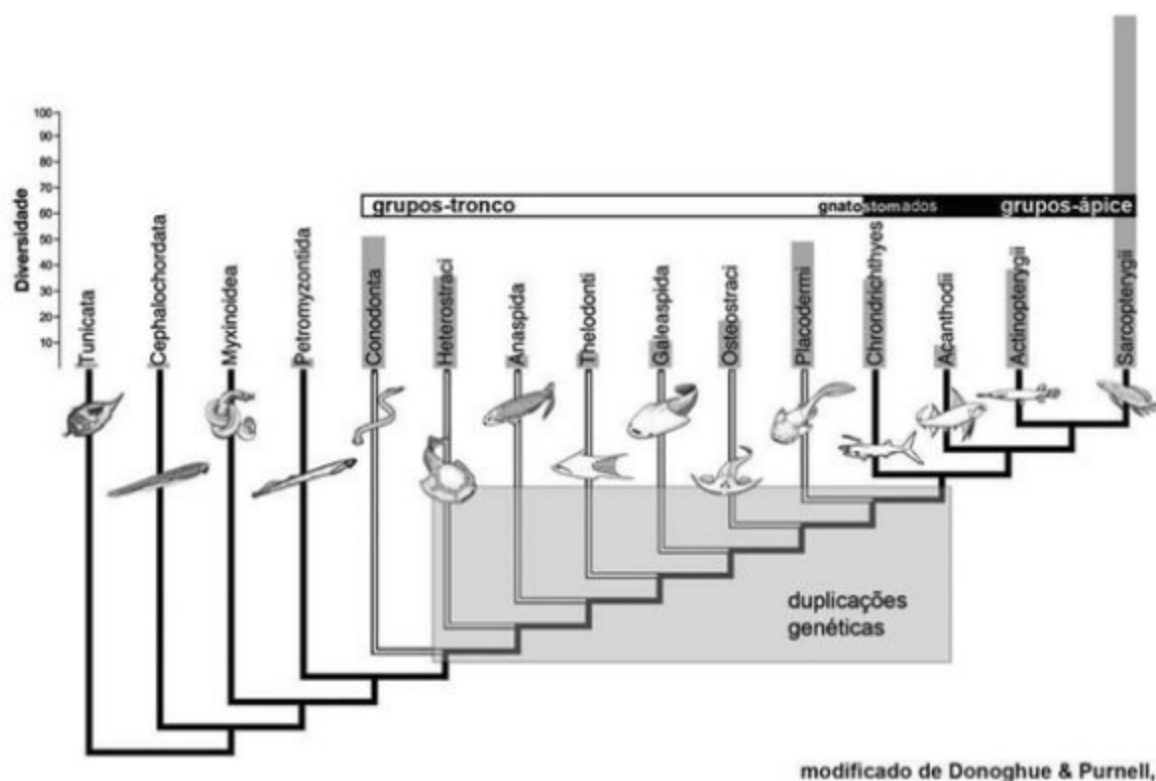
em estudos geocronológicos e em correlações bioestratigráficas globais (Blicek & Turner, 2000; Milner *et alii*, 2006; Long, 1993; Miller *et alii*, 2002). A composição isotópica dos tecidos mineralizados de vertebrados pode indicar paleossalidade e paleotemperatura dos páleo-habitats (Dufour *et alii*, 2007; Balter & Lécuyer, 2004; Picard *et alii*, 1998).

## Filogenia de Agnatos e Gnatostomados

As relações de parentesco (filogenia) das milhares de ordens, famílias, gêneros e espécies de agnatos e peixes têm sido estudadas com maior ou menor abrangência taxonômica, mas não há, ainda, uma resolução completa, principalmente tratando-se de formas fósseis sem representantes atuais. A moderna metodologia cladística, ou sistemática filogenética (Amorim, 2002) tem auxiliado a identificar grupos que compartilham caracteres comuns ou sinapomorfias. A figura 4.58 apresenta uma hipótese moderna de

filogenia dos vertebrados, com base em estudos anatômicos e genéticos.

Origem dos gnatostomados e instâncias durante a evolução dos grupos, onde ocorreram duplicações genotípicas. O cladograma ilustra a hipótese de inter-relações entre grupos de vertebrados inferiores vivos (linhas pretas) e extintos (linhas brancas). O retângulo cinza mostra a carência de precisão no posicionamento da duplicação que deu origem aos gnatostomados, depois do surgimento das lampreias (Petromyzontida), ocorrido antes da origem dos Chondrichthyes (tubarões, raias e quimeras). O retângulo também indica quais os clados extintos que caem nesse intervalo. As barras verticais e escala acima do cladograma mostra a diversidade (número de famílias totais para cada clado). A diversidade é baseada em dados do Paleozoico, porque grande parte do aumento de diversidade dos actinopterygeos, condrites e sarcopterígeos ocorreu durante o Mesozoico e Cenozoico, centenas de anos depois do evento de duplicação genotípica que originou os gnatostomados.



modificado de Donoghue & Purnell, 2005

**Figura 4.58** Esquema evolutivo dos vertebrados adotado (baseado em Donoghue & Smith, 2004 e Donoghue & Purnell, 2005).

## Referências

- AGASSIZ, L. 1841. On the fossil found by Mr Gardner in the province of Ceara in the north of Brazil. *Edinburgh New Philosophical Journal*, 30: 82-84.
- ALBANESI, G. L.; BENEDETTO, J. L. & GAGNIER, P.-Y. 1995. *Sacabambaspis janvieri* (Vertebrata) y Conodontes del Llandeiliano Temprano en la Formación La Cantera, Precordillera de San Juan, Argentina. *Boletín de la Academia de Ciencias*, Córdoba, 60(3/4): 519-543.
- ALHBERG, P. & CLACK, J. 2006. A firm step from water to land. *Nature*, 440(7085): 747-749.
- AMORIM, D. S. 2002. *Fundamentos de Sistemática Filogenética*. Holos Editora, 156 p.
- ARRATIA, G. 2004. Relações filogenéticas dos Teleosteos: passado e presente. In: *Paleontologia de Vertebrados: Grandes temas e contribuições científicas*. GALLO, V.; BRITO, P. M. & FIGUEIREDO, H. M. A. (eds.). Interciência, p. 21-112.
- BALKER, V. & LÉCUYER, C. 2004. Determination of Sr and Ba partition coefficients between apatite and water from 5°C to 60°C: a potential new thermometer for aquatic paleoenvironments. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 68(3): 423-432.
- BLIECK, A. & TURNER, S. (eds.). 2000. Palaeozoic Vertebrate Biochronology and Global Marine/Non-Marine Correlation. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 223: 575 p.
- BOCKELIE, T. & FORTEY, R. A. 1976. An Early Ordovician vertebrate. *Nature*, 260: 36-38.
- BOTELLA, H.; BLOOM, H.; DORKA, M.; AHLBERG, P. E. & JANVIER, P. 2007. Jaws and teeth of the earliest bony fishes. *Nature*, 448: 583-586.
- BRAZEAU, M. 2009. The braincase and jaws of a Devonian 'acanthodian' and modern gnathostome origins. *Nature*, 457: 305-308.
- BRITO, P. M. & DEYNAT, P. 2004. Freshwater Stingrays from the Miocene of South America with comments on the rise of potamotrygonids (Batoidea, Myliobatiformes). In: ARRATIA, G.; WILSON, M. V. H. & CLOUTIER, R. (orgs.). *Recent Advances in the Origin and Early Radiation of Vertebrates*. Munique, Alemanha: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, v. 1, p. 571-578.
- BRITO, P. M. & SERET, B. 1996. The New Genus *Iansan* (Chondrichthyes, Rhinobatoidea) from the Lower Cretaceous of Brazil and its Phylogenetic relationships. In: ARRATIA, G. & VIOHL, G. (orgs.). *Mesozoic Fishes: Systematics and paleoecology*. Munique: Verlag F. Pfeil, p. 42-62.
- BRITO, P. M. & FERREIRA, P. L. N. 1989. The first hybodont shark, *Tribodus limae* n.g., n.sp., from the Lower Cretaceous of Chapada do Araripe (N-E Brazil). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 61(1): 53-57.
- BRUGGHEN, W. van der & JANVIER, P. 1993. Denticles in thelodonts. *Nature*, 364: 197.
- CARROLL, R. L. 1987. *Vertebrate Paleontology and Evolution*. H. W. Freeman and Co., New York, 698 p.
- CAVIN, L.; LONGBOTTOM, A. & RICHTER, M. (eds.). 2008. *Fishes and the Breakup of Pangaea*. Geological Society of London Special Publications, (295): 396 p.
- CHALINE, J. 1990. *Paleontology of Vertebrates*. Springer-Verlag, 186 p.
- CLARK, D. L.; SORENTON, J. K.; LADD, A. N. & FREIHEIT, J. R. 1999. Probable microvertebrates, vertebrate-like fossils, and weird things from the Wisconsin Ordovician. *Journal of Paleontology*, 73(6): 1.201-1.209.
- DAESCHLER, E. B.; SHUBIN, N. H. & JENKINS, Jr. F. A. 2006. A Devonian tetrapod-like fish and the evolution of the tetrapod body plan. *Nature*, 440(7085): 758-763.
- DAGET, J. 1950. Révision des affinités phylogénétiques des Polyptéridés. *Mem. Inst. Fr. Afr. Noir*, 11: 1-178.
- DONOGHUE, P. C.; SANSOM, I. J. & DOWNS, J. P. 2006. Early evolution of vertebrate skeletal tissues and cellular interactions, and the canalization of skeleton development. *Journal of Experimental Zoology (Mol Dev Evol)*, 306B: 278-294.
- DONOGHUE, P. C. J. & PURNELL, M. A. 2005. Genome duplication, extinction and vertebrate evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, 20(6): 312-319.
- DONOGHUE, P. C. J. & SANSOM, I. J. 2002. Origin and evolution of vertebrate skeletonization. *Microscopy Research and Technique*, 59: 352-372.
- DONOGHUE, P. C. J.; FOREY, P. & ALDRIDGE, R. J. 2000. Conodont affinity and chordate phylogeny. *Biological Reviews*, 75: 191-251.
- DONOGHUE, P. C. J. & SMITH, M. P. (eds.). 2004. *Telling the Evolutionary Time: Molecular Clocks*



- and the Fossil Record. Systematics Association Publication nº 66. CRC Press (Taylor & Francis), London, viii+288 p.
- DUFOUR, E.; HOLMDEN, C.; NEER, W. van; ZAZZO, A.; PATTERSON, W. P.; DREGRYSE, P. & KEPPENS, E. 2007. Oxygen and strontium isotopes as provenance indicators of fish at archaeological sites: the case study of Sagalassos, SW Turkey. *Journal of Archaeological Science*, 34: 1.226-1.239.
- DUTRA, M. F. A. & MALABARBA, M. C. S. L. 2001. Peixes do Albiano-Cenomaniano do Grupo Itapecuru no estado do Maranhão, Brasil. In: ROSSETTI, D. F.; GÓES, A. M. & TRUCKENBRODT, W. (eds.). *O Cretáceo na bacia de São Luís-Grajaú*. Museu Paraense Emílio Goeldi, MPEG, Belém, p. 191-208.
- ELLIOTT, D. K. 1987. A reassessment of *Astraspis desiderata*, the oldest North American vertebrate. *Science*, 237(4811): 190-192.
- ELLIOTT, D. K.; BLIECK, A. R. M. & GAGNIER, P. Y. 1991. Ordovician vertebrates. In: BARNES, C. R. & WILLIAMS, S. H. (eds.). *Advances in Ordovician Geology*. Geological Survey of Canada, paper 90-9, p. 93-106.
- FIGUEIREDO, F. J. & BARTIRA, C. M. C. 2004. A new actinopterygian of the Paraná Basin, southern Brazil. *Arquivos do Museu Nacional*, Rio de Janeiro, 62(4): 531-547.
- FIGUEIREDO, F. J. & GALLO, V. 2004. Uma história dos actinopterígeos paleopterígeos. In: *Paleontologia de Vertebrados: Grandes temas e contribuições científicas*. GALLO, V.; BRITO, P. M. & FIGUEIREDO, H. M. A. (eds.). Interciência, p. 31-52.
- FLEMING, A.; KEYNES, R. & TANNAHILL, D. 2004. A central role for the notochord in vertebral patterning. *Development*, 131: 873-880.
- FOREY, P. & JANVIER, P. 1993. Agnathans and the origin of jawed vertebrates. *Nature*, 361: 129-134.
- FOREY, P. & JANVIER, P. 1994. Evolution of the early vertebrates. *American Scientist*, 82: 554-565.
- GAGNIER, P. Y. 1989. The oldest vertebrate: a 470 million-years-old jawless fish, *Saccabambaspis janvieri*, from the Ordovician of Bolivia. *National Geographic Research*, 5(2): 250-253.
- GAGNIER, P. Y. 1995. Ordovician vertebrates and Agnathan phylogeny. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat.*, Paris, 4 sér., 17C(1-4): 1-37.
- GAGNIER, P. Y.; BLIECK, A. & RODRIGO, G. 1986. First Ordovician vertebrate from South America. *Geobios*, 19: 629-634.
- GAGNIER, P. Y.; BLIECK, A.; EMIG, C. C.; SEMPERE, T.; VACHARD, D. & VANGUES-TAINE, M. 1996. New paleontological and geological data on the Ordovician and Silurian of Bolivia. *Journal of South American Earth Sciences*, 9(5-6): 329-347.
- GALLO, V. & BRITO, P. M. 2004. An overview of Brazilian semionotids. In: GLORIA, A.; ANDREA, T. (orgs.). *Mesozoic Fishes 3 - Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity*. München: Verlag Dr. Friederich Pfeil, p. 253-264.
- GARDINER, B. G. 1993. Osteichthyes: Basal Actinopterygians. In: BENTON, M. J. (ed.). *The Fossil Record 2*, Chapman & Hall. The Paleontological Association, London, p. 611-619.
- GARDINER, B. J. & SCHAEFFER, B. 1989. Interrelationships of lower actinopterygian fishes. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 97: 173-428.
- GILLES, A. J. & DONOGHUE, P. C. J. 2007. The homology and phylogeny of chondrichthyan tooth e nameliid. *Journal of Morphology*, 268: 33-49.
- GLIMCHER, M. J.; COHEN-SOLAL; KOSSIVA, D. & RICQUÉS. 1990. Biochemical analyses of fossil enamel and dentin. *Paleobiology*, 16(2): 219-232.
- GOUGET, D.; JANVIER, P. & SUAREZ-RIGLOS, M. 1985. Un nouveau Rhénanide (Vertebrata, Placodermi) de la formation de Belén (Dévonien moyen), Bolivie. *Annales de Paléontologie*, 71: 35-53.
- GRANDE, L. & BEMIS, W. 1991. Osteology and phylogenetic relationships of fossil and recent paddlefishes (Polyodontidae) with comments on the interrelationships of Acipenseriformes. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 11 (1) Supplement, 121 p.
- GROSS, W. 1968. Fragliche Actinopterygier-Schuppen aus dem Silur Gotlands. *Lethaia*, 1: 184-218.
- GROSS, W. 1971. Downtonische und ditonische Acanthodier-Reste des Ostseegebietes. *Palaeontographica*, Abt. A, 136: 1-82.
- HURLEY, I. A.; MUELLER, R. L.; DUNN, K. A.; SCHIMIDT, E. J.; FRIDMAN, M.; HOL, R. K.; PRINCE, V. E.; YANG, Z.; THOMAS, M. G. & COATES, M. I. 2007. A new time-scale for ray-finned fish evolution. *Proc. R. Soc. B*, 274: 489-498. doi:10.1098/rspb.2006.3749.



- JANVIER, P. 1996. *Early Vertebrates*. Oxford Science Publications, 393 p.
- JANVIER, P. & MELO, J. H. G. 1987. Late Devonian Actinopterygian Scales from the Upper Amazon Basin, Northwestern Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 59(3): 213-218.
- JANVIER, P. & MELO, J. H. G. 1988. Acanthodian fish remains from the Upper Silurian or Lower Devonian of the Amazon Basin, Brazil. *Palaeontology*, 31: 771-777.
- JANVIER, P. & MELO, J. H. G. 1992. New acanthodian and chondrichthyan remains from the Lower and Middle Devonian of Brazil. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, 4: 193-206.
- JOACHIMSKI, M. M.; GELDERN, R. van; BUGGISCH, W. & DAY, J. 2004. Oxygen isotope evolution of biogenic calcite and apatite during the Middle and Late Devonian. *International Journal of Earth Sciences (Geol. Rundsch)*, 93: 542-553.
- JOHANSON, Z. & SMITH, M. M. 2005. Origin and evolution of ganathostome dentitions: a question of teeth and pharyngeal denticles in placoderms. *Biological Reviews*, 80(2): 303-345.
- JOLLIE, M. 1980. Development of head and pectoral girdle skeleton and scales in Acipenser. *Copeia*, p. 226-249.
- JOSS, J.; CRAMP, N.; BAVERSTOCK, P. R. & JOHNSON, A. M. 1991. Phylogenetic Comparison of 18S-Ribosomal Rna Sequences of Lungfish With Those of Other Chordates. *Australian Journal of Zoology*, 39(5): 509-518.
- KARATAJUTE-TALIMAA, V. N. 1978. Telodonti Silura i Devona S. S. R. i Spitsbergena. *Litovskiy nauchno-issledovatel'skiy geologorazvedochnyy Institut*, Mosklas, Vilnius, 334 p.
- KATZER, F. 1897. Das Amazon-Devon und seine Beziehung zu den anderen Devongebieten der Erde, Sitzungsberichte der Königlich böhmischen Gesellschaft der Wissenschaften (Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse), 46: 1-50.
- LAUDER, G. V. & LIEM, K. F. 1983. The evolution and interrelationships of the actinopterygian fishes. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 150(3): 95-197.
- LAUDER, K. 1980. Evolution of the feeding mechanism in primitive actinopterygian fishes: a functional anatomical analysis of Polypterus, Lepisosteus and Amia. *J. Morphol.*, 163: 283-317.
- LELIEVRE, H.; JANVIER, P. & BLIECK, A. 1993. Silurian-Devonian vertebrates of western Gondwana. In: LONG, J. A. (ed.). *Palaeozoic vertebrate biostratigraphy and biogeography*. Belhaven, London, p. 137-173.
- LONG, J. A. 1993. Morphological characteristics of Palaeozoic vertebrates used in biostratigraphy. In: LONG, J. A. (ed.). *Palaeozoic vertebrate biostratigraphy and biogeography*. Belhaven, London, 369 p.
- LONG, J. A. 2007. Rise of Fishes. In: BRIGGS, D. E. G. & CROWTHER, P. R. (eds.). *Palaeobiology II*, Blackwell Science, p. 52-57.
- LONG, J. A.; TRINAJSTIC, K.; YOUNG, G. C. & SENDEN, T. 2008. Live birth in the Devonian period. *Nature*, 453: 650-652.
- MAISEY, J. (ed.). 1991. *Santana Fossils. An Illustrated Atlas*. TFH Pubs, Neptune City, 459 p.
- MAISEY, J. G. 1984. Chondrichthyan phylogeny: A look at the evidence. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 4(3): 359-371.
- MAISEY, J. G. 1996. *Discovering Fossil Fishes*. Westview Press, 223 p.
- MAISEY, J. G. 2000. Continental Break-up and the Distribution of Fishes in Western Gondwana During the Early Cretaceous. *Cretaceous Research*, 21(2000): 281-314.
- MALABARBA, M. C. S. L. & MALABARBA, L. R. 1995. A formulação e teste de hipóteses de evolução com base na filogenia dos organismos fósseis. *Comunicações Museu Ciências Tecnologia – UBEA/PUCRS*, Porto Alegre, Sér. Ciênc. Terra, 1: 107-116.
- MARTILL, D. M. 1988. The preservation of marine vertebrates in the Cretaceous Santana Formation of Brazil. *Palaeontology*, 31(1): 1-18.
- MILLER, C. G.; RICHTER, M. & CARMO, D. A. 2002. Fish and ostracod remains from the Santos Basin (Cretaceous to Recent), Brazil. *Geological Journal*, 37(4): 297-316.
- MILLER, R. F.; CLOUTIER, R. & TURNER, S. 2003. The oldest articulated chondrichthyan from the Early Devonian period. *Nature*, 425(6957): 501-504.
- MILNER, A. C.; KIRKLAND, J. I. & BIRTHSEL, T. A. 2006. The geographic distribution and biostratigraphy of Late Triassic-Early Jurassic freshwater faunas of the southwestern United States. In: HARRIS et alii (eds.). *The Triassic-Jurassic Terrestrial Transition*. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin, 37: 522-529.

- MIYAKE, T.; VAGLIA, J. I.; TAYLOR, L. H. & HALL, B. K. 1999. Development of dermal denticles in sketes (Chondrichthyes, Batoidea): Patterning and cellular differentiation. *Journal of Morphology*, 24: 241-61.
- MOY-THOMAS, J. A. & MILES, R. 1971. *Palaeozoic Fishes*. Saunders, Philadelphia, 259 p.
- MUTTER, R. J. & RICHTER, M. 2007. Acanthodians from the Middle-Late Permian of Brazil. *Geological Journal*, 42(2): 213-224.
- NELSON, G. 2006. *Fishes of the World*. John Wiley and Sons, New York, 4<sup>th</sup> edition, 601 p.
- NUDDS, J. R.; BRITO, P. M. & EVANS, J. W. 2005. The original syntypes of *Vinctifer comptoni* and *Notelops brama* from the Santana Formation (Cretaceous) of northeast Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25(3): 716-719.
- PANDER, C. H. 1856. Monographie der fossilen Fische des silurischen Systems der Russisch-Baltischen Gouvernements. *Memoirs der Akademie der Wissenschaften*, St Petersburg, p. 1-91.
- PATTERSON, C. 1982. Morphology and interrelationships of Primitive Actinopterygian Fishes. *Amer. Zool.*, 22: 241-259.
- PICARD, S.; GARCIA, J.-P.; LÉCUYER, C.; SHEPPARD, S. M. F.; CAPPETTA, H. & EMIG, C. C. 1998.  $\delta^{18}\text{O}$  values of coexisting brachiopods and fish: Temperature differences and estimates of paleo-water depths. *Geology*, 26(11): 975-978.
- POUGH, F. H.; JANIS, C. M. & HEISER, J. M. 2008. *A Vida dos Vertebrados*, Editora Atheneu, São Paulo, 4<sup>a</sup> ed., 710 p.
- POUYAUD, L.; WIRJOATMODJO, S.; RACHMATIKA, I. TJAKRAWIDJAJA, A.; HADIATY, R. & HADIE, W. 1999. A new species of coelacanth. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences*, Serie III – Sciences de la vie, 322: 261-267.
- RICHTER, M. & SMITH, M. M. 1995. A microstructural study of the ganoine tissue of selected lower vertebrates. *Zool. J. Linn. Soc.*, 114: 173-212.
- RICHTER, M. 1987. Acregoliathidae (Osteichthyes, Teleostei) a new family of fishes from the Cenozoic of Acre State, Brazil. *Zoologica Scripta*, Oslo, 18: 311-319.
- RICHTER, M. 2002. A ray-finned fish (Osteichthyes) from the Late Permian of the State of Santa Catarina (Paraná Basin), southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 56-61 p.
- RICHTER, M.; NEIS, P. A. & SMITH, M. M. 1999. Acanthodian and Actinopterygian fish remains from the Itaituba Formation, Late Carboniferous of the Amazon Basin, Brazil, with a note on acanthodian ganoine. *Neues Jahrbuch für Paläontologie und Geologie*, Mh.Stuttgart, 12: 728-744.
- RITCHIE, A. & GILBERT-TOMLINSON, J. 1977. First Ordovician vertebrates from the Southern Hemisphere. *Alcheringa*, 1: 367.
- ROSEN, D. E.; FOREY, P. L.; GARDINER, B. G. & PATTERSON, C. 1981. Lungfishes, tetrapods, paleontology, and plesiomorphy. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 167: 159-276.
- RUNNEGAR, B. & BENGSTON, S. 1990. Origin of hard parts – Early skeletal fossils. In: BRIGGS, D. E. G. & CROWTHER, P. R. (eds.). *Palaeobiology – A synthesis*. Blackwell, Oxford, 583 p.
- SANSOM, I. J.; SMITH, M. P.; ARMSTRONG, H. A. & SMITH, M. M. 1992. Presence of the earliest vertebrate hard tissues in conodonts. *Science*, 256: 1308-1311.
- SANSOM, I. J.; DONOGHUE, P. C. J. & ALBANESI, G. 2005. Histology and affinity of the earliest armoured vertebrate. *Biology Letters*, 1: 446-449.
- SANTOS, R. S. 1984. *Lepisosteus cominatoi* n. sp., da Formação Bauru, Estado de São Paulo, Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 56(2): 197-202.
- SCHULTZE, H. P. 1987. Dipnoans as Sarcopterygians. In: BEMIS, W. E.; BURGGREN, W. W. & KEMP, N. E. (eds.). *The Biology and Evolution of Lungfishes*. Alan R. Liss, Inc, New York, p. 34-74.
- SHU, D.-G.; LUO, H.-L.; MORRIS, S. C.; ZHANG, X.-L.; HU, S.-H.; CHEN, L.; HAN, J.; ZHU, M. LI, Y. & CHEN, L.-Z. 1999. Lower Cambrian vertebrates from south China. *Nature*, 402: 42-46.
- SHUBIN, N. 2008. *Your Inner Fish. A journey into the 3.5 billion-year history of the human body*. Allen Lane, Penguin Books, London, 229 p.
- SHUBIN, N. H.; DAESCHLER, E. B. & JENKINS, F. A. Jr. 2006. The pectoral fin of *Tiktaalik roseae* and the origin of the tetrapod limb. *Nature*, 440: 764-771. doi:10.1038/nature04637.
- SMITH, M. M. & JOHANSON, Z. 2003. Separate evolutionary origins of teeth from evidence in jawed vertebrates. *Science*, 299(5610): 1.235-1.236.
- SMITH, M. P.; SANSOM, I. J. & REPETSKI, J. E. 1996. Histology of the first fish. *Nature*, 380: 702-704.
- SMITH, M. M. & SANSOM, I. J. 1995. The affinity of *Anatolepis* Bockerlie & Fortey. *Geobios*, 28(2): 61-63.



- SMITH, M. M. & SANSOM, I. J. 1997. Exoskeletal micro-remains of an Ordovician fish from the Harding Sandstone of Colorado. *Palaeontology*, 40(3): 645-658.
- SMITH, M. M. & HALL, B. K. 1993. A developmental model for evolution of the vertebrate exoskeleton and teeth: the role of cranial and trunk neural crests. *Evol. Biol.*, 27: 387-448.
- SMITH, M. M. & JOHANSON, Z. 2003. Separate evolutionary origins of teeth from evidence in fossil jawed vertebrates. *Science*, 299: 1.235-1.236.
- SMITH, M. M.; SANSOM, I. J. & SMITH, P. 1996. "Teeth" before armour: the earliest mineralised tissues. *Modern Geology*, 20: 303-319.
- SMITH, M. M.; SANSOM, I. J. & SMITH, P. 1995. Diversity of the dermal skeleton in Ordovician to Silurian vertebrate taxa from North America: Histology, skeletogenesis and relationships. *Geobios*, 28 (Suppl. 2): 65-70.
- STENSIÖ, E. A. 1927. The Devonian and Downtonian vertebrates of Spitsbergen. 1. Family Cephalaspidae. *Skrifter om Svalbard og Ishavet*, 12: 1-391.
- SYRE, J.-Y. & AKIMENKO, M.-A. 2004. Scale development in fish: a review, with description of sonic hedgehog (shh) expression in the zebrafish (*Danio rerio*). *International Journal of Developmental Biology*, 48: 233-247.
- TAKESAKI, N.; FIGUEROA, F.; ZALESKA-RUTCZYNSKA, Z. & KLEIN, J. 2003. Molecular phylogeny of early vertebrates: Monophyly of the agnathans as revealed by sequences of 35 genes. *Molecular Biology and Evolution*, 20(2): 287-292.
- TOOMBS, H. A. & A. E. RIXON. 1959. The use of acids in the preparation of vertebrate fossils. *Curator*, 11: 304-312.
- TURNER, S. 1973. Siluro-devonian thelodonts from the Welch Borderland. *Journal of the Geological Society*, London, 29: 557-584.
- VALIUKEVICIUS, J. 1995. Acanthodian histology: some significant aspects in taxonomical and phylogenetic research. In: CONGRÈS PREMIERS VERTÉBRÉS, VERTÉBRÉS INFÉRIEURS. Paris, 1995, *Muséum National d'Histoire Naturelle, Abstracts*, p. 21.
- VENKATESH, B.; ERDMANN, M. V. & BRENNER, S. 2001. Molecular synapomorphies resolve evolutionary relationships of extant jawed vertebrates. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98(20): 11.382-11.387.
- VENNEMANN, T. W. & HEGNER, E. 1998. Oxygen, strontium and neodymium isotope composition of fossil shark teeth as a proxy for palaeoceanography and palaeoclimatology of the Miocene northern Alpine Paratethys. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 142: 107-121.
- WADDELL, L. M. & T. C. MOORE. 2008. Salinity of the Eocene Arctic Ocean from oxygen isotope analysis of fish bone carbonate. *Paleoceanography*, 23, PA1S12, doi:10.1029/2007PA001451.
- WANG, N. & DONG, Z. 1989. Discovery of Late Silurian microfossils of Agnatha and fishes from Yunnan, China. *Acta Palaeontologica Sinica*, 8: 192-206.
- WENZ, S. & BRITO, P. M. 1992. Première découverte de Lepisosteidae (Pisces: Actinopterygii) dans le Crétacé Inférieur de la Chapada do Araripe (W-E du Brésil). Conséquences sur la phylogénie des Gynghimodi. *C. R. Acad. Sci., Paris, Sér. II*: 1.519-1.525.
- WILEY, E. 1976. The phylogeny and biogeography of fossil and recent gars (Actinopterygii: Lepisosteidae). *Misc. Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kans.*, 64: 1-111.
- WINCHELL, C. J.; MARTIN, A. P. & MALLATT, J. 2004. Phylogeny of elasmobranchs based on LSU and SSU ribosomal RNA genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31: 214-224.
- WÜRDIG-MACIEL, N. 1975. Ichtiodontes e ichtiodorulitos do Grupo Passa Dois. *Pesquisas*, Porto Alegre, 85 p.
- YOUNG, G. 2003. Did Placoderm fish have teeth? *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23(4): 987-990.
- YOUNG, G. C. 1991. The first armoured agnathan vertebrates from the Devonian of Australia. In: CHANG, M. M.; LIU, Y. H. & ZHANG, G. R. (eds.). *Early Vertebrates and Related Problems of Evolutionary Biology*, Science Press, Beijing, p. 67-85.
- YOUNG, G. C. 1993. Vertebrate faunal provinces in the Middle Palaeozoic. In: LONG, J. A. (ed.). *Palaeozoic Vertebrate Biostratigraphy and Biogeography*. Belhaven, London, 369 p.
- YOUNG, G. C.; TALIIMA, K. & SMITH, M. M. 1996. A possible Late Cambrian vertebrate from Australia. *Nature*, 383: 810-812.
- ZHANG, X.-G. & HOU, X.-G. 2004. Evidence for a single median fin-fold and tail in the Lower Cambrian vertebrate, *Haikouichthys ercaicunensis*. *Journal of Evolutionary Biology*, 17: 1.162-1.166 (doi: 10.1111/j.1420-9101.2004.00741x).
- ZHU MIN & SCHULTZE, H.-P. 1997. The oldest sarcopterygian fish. *Lethaia*, 30: 293-304.





## Anfíbios

Eliseu Vieira Dias



Os anfíbios foram os primeiros vertebrados a viver no ambiente terrestre. Entretanto, suas adaptações nunca foram completas. No seu ciclo de vida, passam por um estágio larval aquático, quando são conhecidos como girinos. Daí receberem a denominação de anfíbios (*amphi* = duplo e *bios* = vida). Todos os anfíbios vivos pertencem aos Lissamphibia (sapos, salamandras e cecílias, figura 5.1A-B).

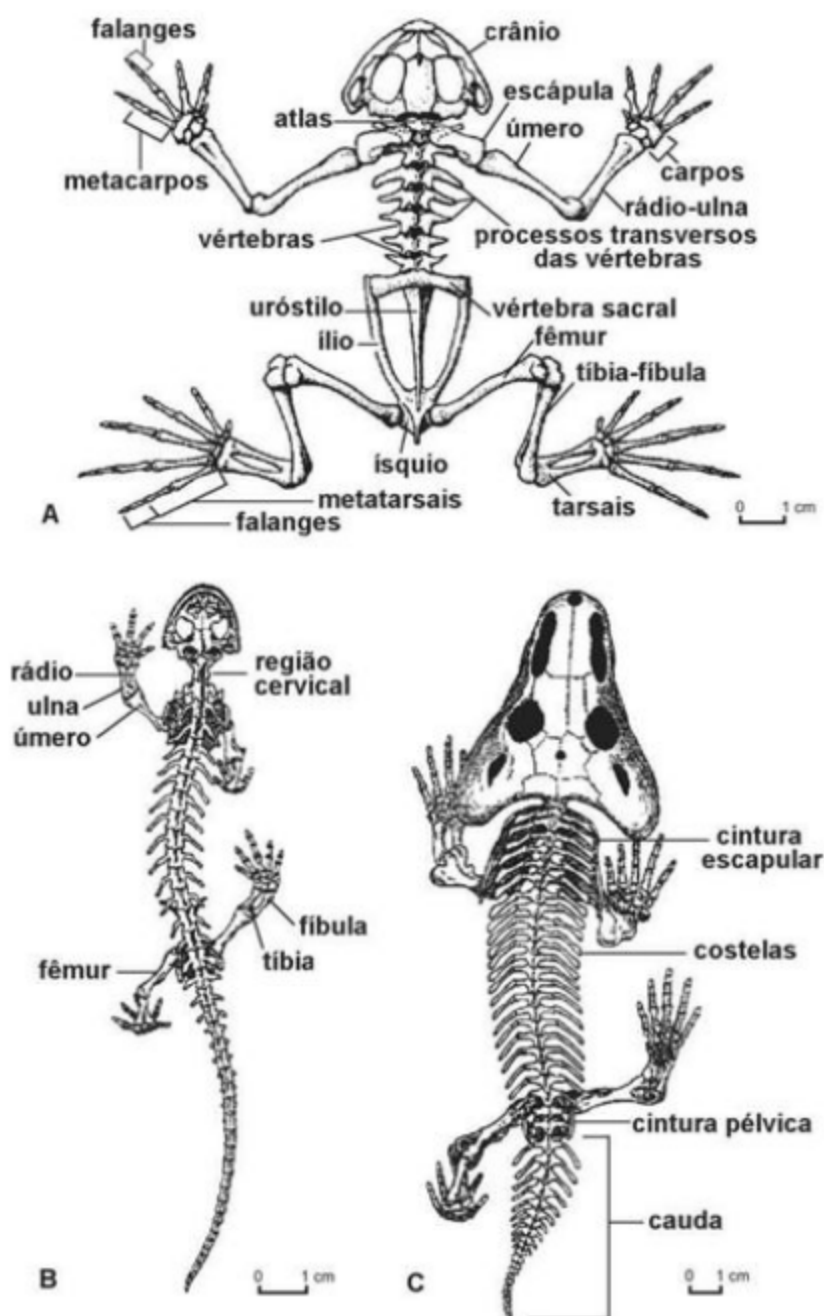
Os representantes fósseis mais significativos são os Temnospondyli, anfíbios paleozoicos e mesozoicos também conhecidos como “labirintodontes” (figura 5.1C). Estes se diversificaram e ocuparam vários nichos ecológicos, com diversos tipos morfofuncionais. Foram abundantes no Carbonífero e no Permiano, entrando em declínio a partir do Triássico, porém alguns grupos sobreviveram até o Cretáceo.

A origem dos vertebrados terrestres (Tetrapoda) foi precedida e favorecida por uma série de mudanças no ambiente continental. No Siluriano, algumas plantas deixaram o ambiente aquático e passaram a viver juntos aos corpos-d'água, iniciando a formação de uma cobertura vegetal sobre o ambiente terrestre. Concomitantemente à evolução destas plantas, diversos invertebrados invadiram o continente para alimentar-se desta vegetação. Assim, formaram-se novas cadeias alimentares.

Possivelmente, os peixes Sarcopterygii ancestrais dos tetrápodes passaram a se alimentar destes invertebrados das cadeias alimentares recém-formadas, ocupando estes novos nichos ecológicos. Provavelmente arrastavam-se utilizando suas nadadeiras como membros locomotores, e durante milhões de anos de evolução adaptaram-se para permanecer mais tempo fora d'água. O desenvolvimento da locomoção quadrúpede, de mecanismos para evitar perda de água, mudanças nos órgãos dos sentidos, especialmente visão e audição, são as adaptações mais importantes.

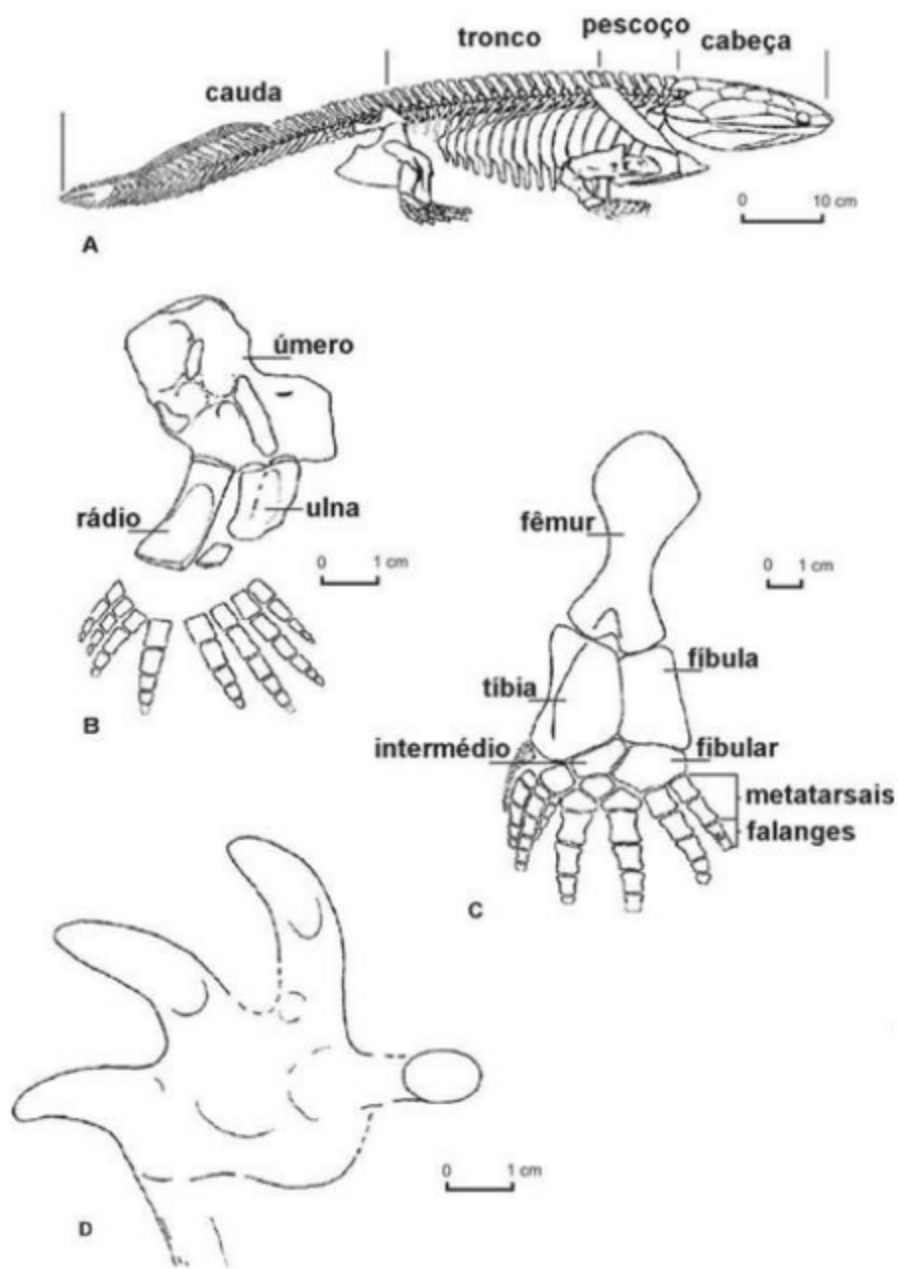
Entretanto, somente o ovo amniótico, desenvolvido pelos Amniota, permitiu que todo o ciclo de vida dos tetrápodes ocorresse inteiramente em ambiente terrestre. Este tipo de ovo apresenta três membranas extraembrionárias: córion, âmnion e alantoide. O ovo amniótico apresenta, com exceção dos mamíferos Theria, uma casca coriácea ou calcificada.

Os tetrápodes primitivos mais conhecidos são *Ichthyostega* e *Acanthostega* (figura 5.2A-C) e datam do Neodevoniano. Foram encontrados na Groenlândia e fornecem valiosas informações sobre os primeiros vertebrados terrestres.



**Figura 5.1** (A) Esqueleto de *Rana*, um anuro. (B) Esqueleto de Urodela, uma Salamandra típica. (C) Reconstrução do esqueleto de um anfíbio "labirintodonte" (*Trematops*, Eryopoidea).





**Figura 5.2** (A) Reconstrução do esqueleto de *Ichthyostega*. (B) Reconstrução do membro anterior e mão de *Acanthostega*. (C) Reconstrução do membro posterior (pé) de *Ichthyostega*. (D) *Notopus petri*, identificado como pegada de um tetrápode primitivo, porém pode se tratar do registro da atividade de um equinodermo do Devoniano do Paraná.

Os tetrápodes evoluíram a partir de peixes sarcopterígeos Osteolepiformes, mais especificamente do grupo dos Elpistostegalia (= Panderichthyida) (Daeschler *et alii*, 2006). Diversos táxons são posicionados na transição entre peixes e tetrápodes, dentre eles temos *Eusthenopteron*, *Panderichthys*, *Elpistostegia*, *Tiktaalik*, *Elginerpeton*, *Ventastega* e *Metaxignathus* (Ahlberg *et alii*, 2008). Algumas características encontradas nos tetrápodes basais são muito semelhantes em seus ancestrais sarcopterígeos.

No esqueleto dos apêndices pares de *Eusthenopteron*, *Tiktaalik* e *Panderichthys*, que são peixes osteolepiformes, assim como nos membros dos tetrápodes, há apenas um elemento ósseo proximal seguido de dois elementos distais. Na nadadeira peitoral, o elemento proximal corresponde ao úmero e os elementos distais ao rádio e à ulna (ver capítulo Agnatos e Peixes); na nadadeira pélvica, o proximal corresponde ao fêmur e os distais à tíbia e à fíbula.

Tanto os Osteolepiformes como os primeiros tetrápodes tinham dentes compostos de **plicidentina**. Este tipo de dentina apresenta, em seção transversal, uma série de dobramentos, ou seja, um padrão conhecido como **labirintodonte** (ver capítulo Agnatos e Peixes).

O pulmão é um órgão derivado da **bexiga natatória** dos peixes e foi uma adaptação que facilitou a conquista do ambiente terrestre. Embora as evidências sejam indiretas, pode-se inferir que os Osteolepiformes possuíam a bexiga natatória com função de pulmão, visto que esta estrutura está presente nos representantes atuais de todos os grupos relacionados (Dipnoi, Actinistia e Tetrapoda).

Os Tetrapoda são geralmente considerados como um grupo monofilético (Benton, 1990a, b), com base em várias sinapomorfias (caracteres derivados compartilhados). Estas sinapomorfias são encontradas no crânio, na coluna vertebral, nas cinturas escapular e pélvica, e respectivos membros. Estão relacionadas com as reduções e rearranjos dos ossos do crânio e modificações das nadadeiras para membros de sustentação, locomoção e direção em ambiente terrestre.

## Morfologia

Uma das principais adaptações para a vida em ambiente terrestre foi o desenvolvimento da respiração pulmonar em detrimento da branquial. A respira-

ção branquial permaneceu apenas nos estágios ontogenéticos larvais e pode estar presente secundariamente no adulto, como é o caso de algumas salamandras. Com isso, o aparelho branquial, de fundamental importância para os peixes, foi praticamente eliminado, restando apenas alguns elementos que passaram a ter outras funções. O principal resultado desta redução foi o desaparecimento do contato dos ossos dérmicos do crânio com os da cintura escapular, surgindo assim a região cervical, que confere maior mobilidade à cabeça.

Dentre os elementos branquiais que mudaram de função está o hiomandibular, que passou a se chamar columela (*stapes*), compondo um novo sistema auditivo adaptado à captação de sons, tanto na água como no ar.

O corpo dos anfíbios pode ser dividido em cabeça, pescoço, tronco e cauda. No limite da região cervical com o tronco encontra-se a cintura escapular e o membro anterior derivado da nadadeira peitoral dos peixes. No limite do tronco com a cauda encontra-se a cintura pélvica e o membro posterior derivado da nadadeira pélvica dos peixes. No caso dos anuros (sapos, rãs e pererecas), a cauda está reduzida.

Há uma grande variação morfológica entre os fósseis e os representantes atuais dos anfíbios. A maioria dos anfíbios "labirintodontes" paleozoicos tinham as proporções do corpo semelhantes às encontradas nos jacarés atuais; alguns grupos apresentaram redução total ou parcial dos membros, como em Aistopoda e Gymnophiona (cecílias); outros apresentaram redução da cauda como nos anuros; e em certos casos, como em algumas salamandras, em branquiosaurídeos e em plagiosaurídeos, houve retenção de caracteres juvenis, tais como as brânquias.

## Classificação

O termo Amphibia, como era utilizado na sistemática clássica, tinha *status* de classe e abrangia todos os tetrápodes que estivessem entre os peixes e os répteis. Romer (1966) subdividia esta classe em três subclasses: a subclasse Labyrinthodontia com as ordens Anthracosauria, Temnospondyli, Ichthyostegalia; a subclasse Lemospondyli com três pequenos grupos, Nectridea, Microsauria e Aistopoda; e a subclasse Lissamphibia com os grupos de anfíbios atuais, Anura (sapos), Urodela (salamandras) e Gymnophiona



(cecílias). Entretanto, algumas das características utilizadas para a definição desses grupos eram primitivas, ou seja, simplesiomorfias.

Nas classificações mais recentes, produzidas por meio de análises cladísticas (Sistemática Filogenética), com base exclusivamente nas características derivadas, os Tetrapoda são um grupo monofilético, aqui classificados como uma infraclasse (capítulo de Agnatos e Peixes). Assim, todos os Tetrapoda estão contidos nesta infraclasse, que aqui dividiu-se nas superdivisões Ichthyostegalia, Amphibia, Lepospondyli e Anthracosauria.

Os Tetrapoda são classificados como um subgrupo de Sarcopterygii por apresentarem sinapomorfias descritas anteriormente, que revelam sua ancestralidade comum.

A antiga subclasse Labyrinthodontia continha grupos hoje considerados pertencentes a linhagens distintas (Ichthyostegalia, Anthracosauria e Amphibia). Os Ichthyostegalia englobam uma série de grupos basais de tetrápodes mais primitivos, que deram origem a dois grandes grupos. De um lado, os Anthracosauria (ou Reptiliomorpha) pertencentes à linhagem que deu origem aos Amniotas, e, de outro lado, os Amphibia (ou Batrachomorpha) um conjunto de linhagens basais que originou os anfíbios atuais ou Lissamphibia (figura 5.3A).

A classificação apresentada aqui foi adaptada de Benton (1990a; 2008), Milner (1988; 1993), Gauthier *et alii* (1988), Pough *et alii* (1989) e Carroll (1988).

Uma outra proposta de posicionamento filogenético e classificação radicalmente diferente foi apresentada por Laurin (1998). Nesta os Temnospondyli aparecem como um dos grupos de vertebrados externos aos Tetrapoda e os Lissamphibia aparecem como grupo-irmão de Lepospondyli. Benton (2008), ao rejeitar tal proposta, justifica que as características compartilhadas por Lissamphibia e Lepospondyli podem ser resultado de miniaturização e perda de alguns elementos. Assim, a classificação de Laurin (1998) não é adotada neste capítulo.

## A. Superdivisão Ichthyostegalia (Devoniano)

Dentre os tetrápodes conhecidos, estes são os mais basais e também os mais antigos. Embora *Ichthyostega* tivesse o corpo coberto por escamas, alguns aspectos morfológicos podem ser destacados, diferen-

ciando-o dos seus ancestrais Osteolepiformes (figura 5.2A, C modificado de Jarvik, 1980)). Os arcos neurais das vértebras articulam-se por meio de zigapófises bem desenvolvidas (sinapomorfia para Tetrapoda), proporcionando um fortalecimento da coluna vertebral, necessário para a sua sustentação em ambiente terrestre. Ahlberg *et alii* (2005) revisaram a coluna vertebral deste táxon e apontam diferenciação das vértebras de acordo com a região da coluna. As costelas possuíam expansões laterais (processos uncimados) sobrepostas que, unidas por músculos, reforçavam a caixa torácica. A cintura escapular era desconectada do crânio, reforçada ventralmente por um osso mediano chamado interclavícula. O escapulocoracóide e o cleitro permitiam a inserção de músculos para união da cintura com o tronco. A cintura pélvica passou a ser composta por três pares de ossos, púbis, ísquio e fêmo, sendo este último o responsável pela articulação da cintura com as vértebras sacrais. Na cauda, em forma de nadadeira, os arcos neurais e hemais eram expandidos. Apresentavam uma fileira de dentes marginais e outra de dentes palatais. As presas principais estavam na fileira palatal. *Acanthostega*, outro tetrápode basal, tinha oito dedos nas mãos e nos pés, enquanto *Ichthyostega* tinha sete dedos nos pés, caracteres plesiomórficos segundo Coates & Clack (1990). Fósseis destes animais foram encontrados em sedimentos do Devoniano Superior da Groenlândia.

Filo Chordata (Cambriano–Recente)

Subfilo Vertebrata (Cambriano?–Recente)

Superclasse Gnathostomata (Siluriano–Recente)

Classe Osteichthyes (Siluriano–Recente)

Subclasse Sarcopterygii (Devoniano–Recente)

Infraclasse Tetrapoda (Devoniano–Recente)

Superdivisão Ichthyostegalia (Devoniano)

Família Ichthyostegidae (Devoniano)

Família Acanthostegidae (Devoniano)

Superfamília Colosteoidea (Carbonífero)

Família Crassigyrinidae (Carbonífero)

Superfamília Loxommatoidea (Carbonífero)

Superdivisão Amphibia (ou Batrachomorpha)

Divisão Lepospondyli

Ordem Microsauria (Carbonífero–Permiano)

Ordem Nectridea (Carbonífero–Permiano)

Ordem Aistopoda (Carbonífero–Permiano)



**Divisão Temnospondyli (Carbonífero–Cretáceo)**

Superfamília Trimerorhacoidea (Carbonífero–Permiano)

Superfamília Edopoidea (Permiano)

Superfamília Eryopoidea (Carbonífero–Permiano)

Superfamília Archegosauroida (Permiano)

**Subdivisão Stereospondyli**

Superfamília Rhinesuchoidea (Permiano–Triássico)

Superfamília Capitosauroida (Triássico)

Superfamília Rhytidosteidae (Triássico)

Superfamília Trematosauroida (Triássico)

Superfamília Brachyopoidea (Permiano–Cretáceo)

Família Chigutisauridae (Triássico–Cretáceo)

Superfamília Metoposauroida (Triássico)

Superfamília Capitosauroida

Família Mastodonsauridae (Triássico)

Superfamília Plagiosauroida (Triássico)

Superfamília Branchiosauroida (Carbonífero–Permiano)

**Subdivisão Lissamphibia (Triássico–Recente)**

Ordem Anura (Triássico–Recente)

Ordem Urodela (Jurássico–Recente)

Ordem Gymnophiona (Jurássico–Recente)

**Superdivisão Anthracosauria (ou Reptiliomorpha)**

Ordem Anthracosauromorpha (Carbonífero–Permiano)

Ordem Seymouriamorpha (Carbonífero–Permiano)

Ordem Diadectomorpha (Carbonífero–Permiano)

**Divisão Amniota (Carbonífero–Recente)**

No Brasil, o icnofóssil *Notopus petri* foi classificado como Ichthyostegalia por Leonardi (1983) (figura 5.2D), baseado numa suposta pegada encontrada em sedimentos do Devoniano da Formação Ponta Grossa no Município de Tibagi, Estado do Paraná. Roczek & Rage (1994) afirmaram que

se trata do icnogênero *Asteriacites*, resultante da atividade de equinodermos. Silva *et alii* (2006) questionam ambas as interpretações considerando-as pouco plausíveis. A elucidação deste enigma depende de novos exemplares contendo a estrutura.

**B. Superdivisão Amphibia (ou Batrachomorpha) (Carbonífero–Recente)**

Os Amphibia, como considerados aqui, são todos os tetrápodes que apresentam como principais características exclusivas (sinapomorfias) apenas quatro dedos nas mãos; dois côndilos occipitais e outros caracteres no palato e no úmero (Panchen & Smithson, 1988; Milner, 1988). Embora seja uma simplesiomorfia (característica primitiva compartilhada), a predominância do intercentro na composição do centro vertebral é uma característica dos Amphibia.

O crânio achatado, resultado de um tipo específico de desenvolvimento embrionário que gera um crânio platibásico, também pode ser considerado característico do grupo.

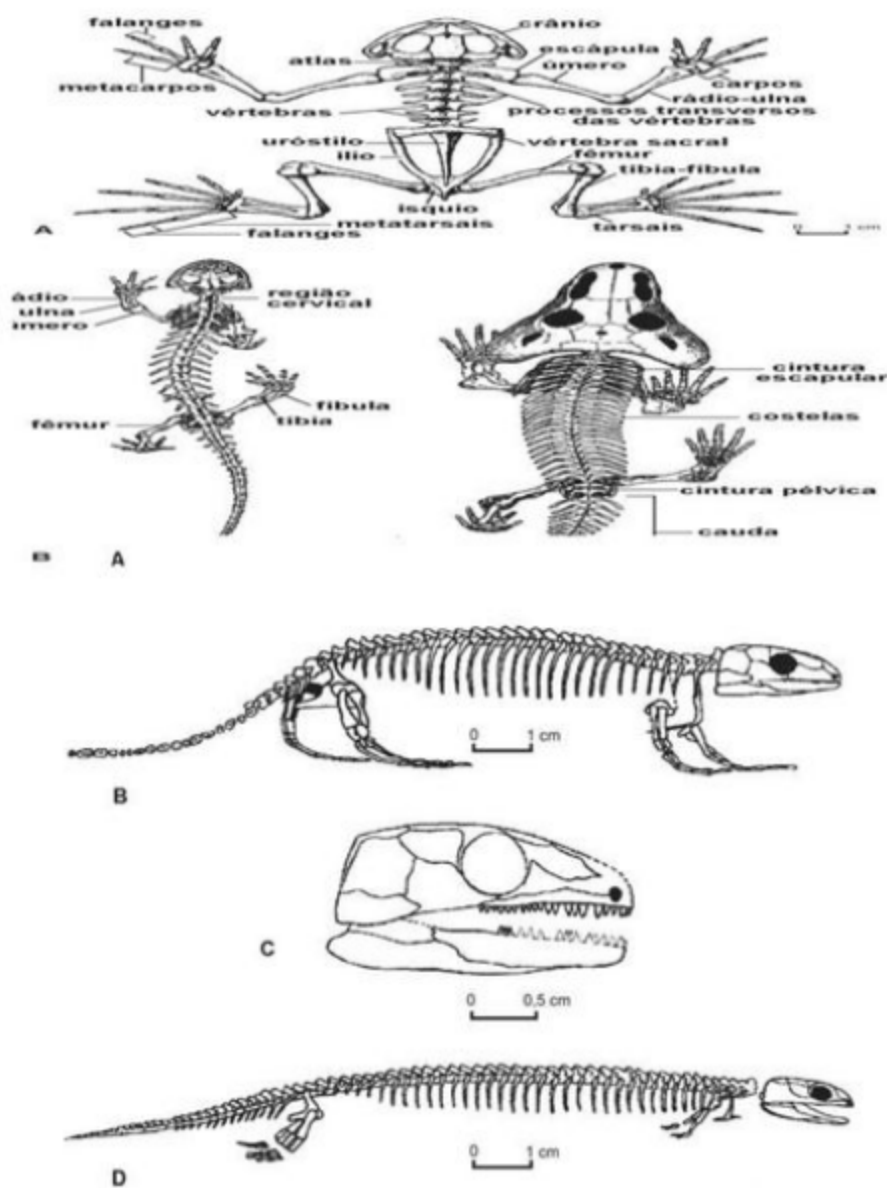
**Divisão Lepospondyli**

Eram pequenos tetrápodes cujas vértebras são compostas apenas por pleurocentros cilíndricos fusionados aos arcos neurais formando uma única peça óssea.

**Ordem Microsauria (Carbonífero–Permiano)**

A maioria dos Microsauria tinha membros fortes, o crânio robusto (figura 5.3B–C) e o corpo com proporções aproximadas às de um lagarto teiúdo moderno, como, por exemplo, *Tupinambis teguixin* (teiú). A dentição sugere que se alimentavam de pequenos artrópodes. Alguns microsaúrios podem ter adquirido hábitos fossoriais, enquanto outros eram aquáticos, apresentando redução nos membros e nas cinturas pélvica e escapular (figura 5.3D).

Os microsaúrios compreendem onze famílias de anfíbios de habitats principalmente terrestres, que viveram no Neocarbonífero ao Eopermiano, porém podem não ser um grupo monofilético (Benton, 2008).



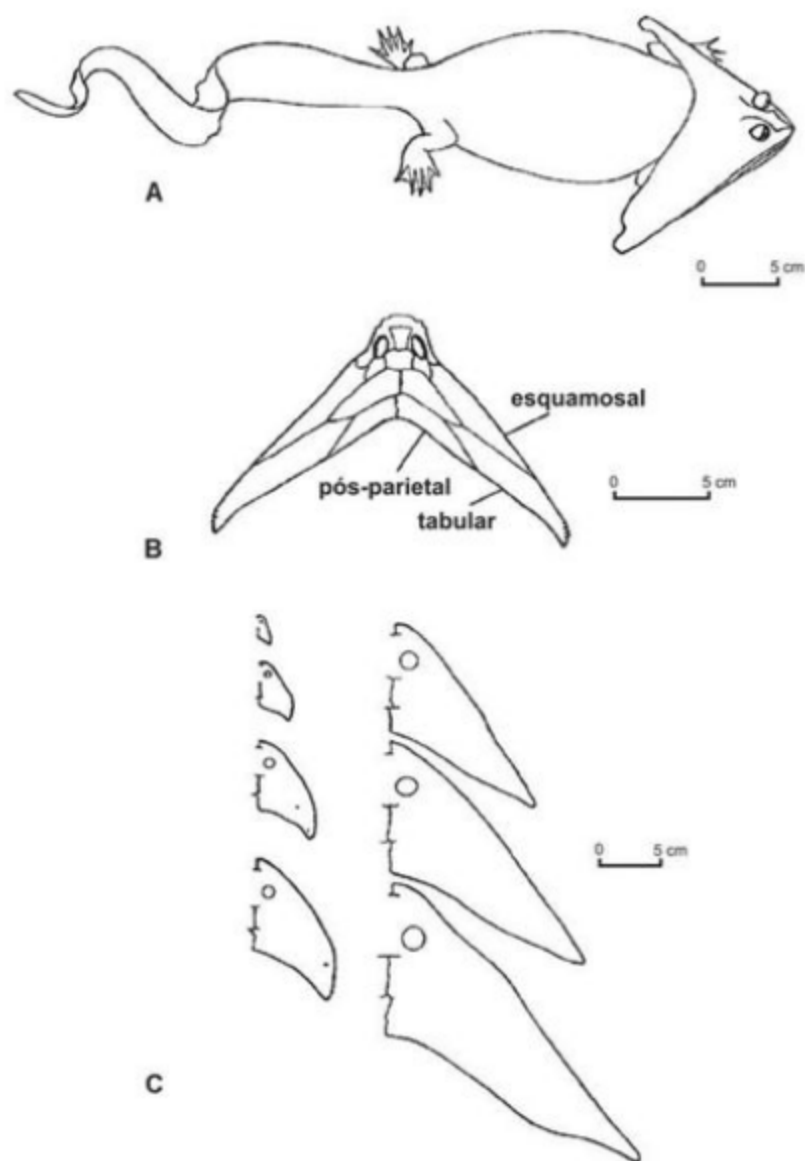
**Figura 5.3** (A) Cladograma mostrando as relações filogenéticas entre os principais grupos de anfíbios (modificado de Benton, 2008). (B) *Tuditanus*, um microsauro de hábito terrestre. (C) Detalhe do crânio de *Tuditanus*. (D) *Microbrachis*, um microsauro de hábito aquático.

### Ordem Nectridea (Carbonífero–Permiano)

Os nectrídeos eram animais aquáticos piscívoros. Possuíam uma longa cauda lateralmente achatada utilizada como propulsora na natação. A cabeça apresentava projeções laterais em forma de *boomerang* (figura 5.4A), compostas por prolongamentos dos ossos parietais,

pós-parietais e principalmente dos esquamosais e tabulares (figura 5.4B). Estas projeções laterais aumentavam com a idade do animal (figura 5.4C). Deveriam servir como hidrofólios, permitindo sua sustentação no corpo d'água e facilitando seus mergulhos em busca de alimento.

Os Nectridea viveram no Neocarbonífero e Permiano.



**Figura 5.4** (A) Reconstituição de *Diplocaulus*, um Nectridea típico. (B) Vista dorsal do crânio de *Diplocaulus*. (C) Série ontogenética mostrando o crescimento alométrico do prolongamento lateral do crânio. (D) Parte do esqueleto e uma reconstituição de um Aistopoda, *Phlegethotia*. (E) Crânio em vista lateral. (F e G) Detalhes de uma vértebra em vista dorsal e lateral, respectivamente.

### Ordem Aistopoda (Carbonífero–Permiano)

Trata-se de animais com o corpo serpentiforme, não excedendo um metro de comprimento (figura 5.4D). Por terem perdido os membros e as cinturas pélvica e escapular, são animais cujo posicionamento sistemático é problemático. Alguns autores os colocam no ramo dos Amphibia, porém outros os colocam den-

tro dos Lepospondyli (Benton, 2008). Possuíam grandes órbitas e, com a perda dos ossos posteriores do teto do crânio, somente o neurocrânio compõe a região occipital (figura 5.4E). Tinham mais de 230 vértebras, cada uma composta de um só elemento, formado pela fusão do arco neural e do centro vertebral único (figura 5.4F-G). Este grupo é composto de cerca de seis gêneros do Carbonífero e do Eopermiano da Europa e da América do Norte.



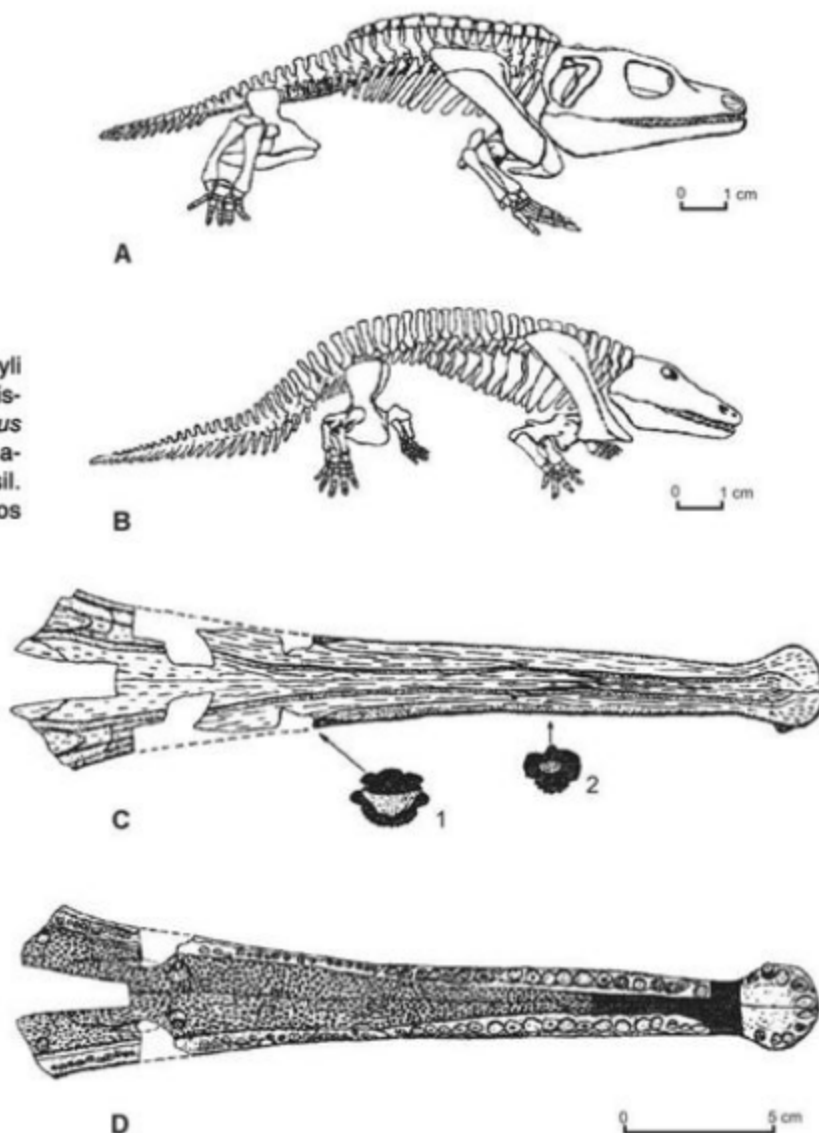
### Divisão Temnospondyli (Carbonífero–Cretáceo–Recente?)

Os Temnospondyli são os principais anfíbios do Carbonífero e do Permiano. Eles sobreviveram, ainda em abundância, durante o Triássico, desaparecendo no Eocretáceo. Considerando que Lissamphibia faz parte deste grupo, sua distribuição temporal segue até o Recente. Uma das características do grupo é a presença de grandes vacuidades interpterigoides no palato. Os representantes fósseis de anfíbios paleozoicos e triássicos encontrados no Brasil pertencem a este grupo. Os grupos de Temnospondyli mais significativos são discutidos a seguir.

### Superfamília Eryopoidea (Permiano)

Os principais representantes desta superfamília são os gêneros *Cacops* e *Eryops* (figura 5.5A-B). Eram predadores fortes, de hábitos semiaquáticos, que deviam se alimentar de peixes e mesmo de outros tetrápodes. Tinham corpo pesado, as patas curtas e a cabeça grande (quase um terço do tamanho do corpo) e o tronco era protegido por grandes placas dorsais de osso dérmico. Viveram na América do Norte durante o Permiano.

**Figura 5.5** Anfíbios Temnospondyli do Permiano: (A) *Cacops*. (B) *Eryops*. (C) Vista dorsal. (D) Vista ventral de *Prionosuchus plummeri*, um Archegosauridae da Formação Pedra de Fogo, do Nordeste do Brasil. 1,2 – Cortes transversais em dois pontos distintos do rostro.



### Superfamília Archegosauroida (Permiano)

Eram temnospôndilos de crânio alongado, provavelmente piscívoros, e seus representantes mais conhecidos são *Archegosaurus dechini* e *Platyoposaurus strickenbergi*. Este grupo pode ser caracterizado por possuir oito ou mais dentes palatinos e um sulco no paraesfenoide onde a artéria carótida interna se alojava (Yates & Warren, 2000).

No Brasil, eles são representados por *Prionosuchus plummeri* (figura 5.5C-D), encontrado na Formação Pedra de Fogo, Permiano da Bacia do Parnaíba (Price, 1948; Cox & Hutchinson, 1991) e provavelmente por *Bageherpeton longinathus* da Formação Rio do Rasto, Bacia do Paraná (Dias & Barberena, 2001). Ambos possuíam focinho alongado e eram piscívoros.

### Superfamília Rhinesuchoidea (Permiano-Triássico)

Um dos primeiros grupos de uma grande linhagem de temnospôndilos permianos e triássicos conhecida como Stereospondyli (Yates & Warren, 2000).

Eram animais predadores aquáticos ou semi-aquáticos. O corpo era mais alongado que o dos Eryopoidea, sendo que a cabeça não tinha proporções tão grandes. Caracteres cranianos são utilizados para diferenciá-los dos outros Temnospodyli, dentre os quais a presença de dois sulcos semicirculares na base do neurocrânio para inserção de uma musculatura específica do pescoço.

Os rinesucóideos viveram durante o Neopermiano até o Eotriássico. São encontrados na Austrália, África e América do Sul.

No Brasil, duas ocorrências de rinesucóideos são conhecidas para a Formação Rio do Rasto, no Estado do Paraná. *Australerpeton cosgriffi*, uma espécie de focinho alongado (figura 5.6A) (Barberena, 1998; Dias & Richter, 2002; Dias & Schultz, 2003), e uma forma de focinho curto (Barberena *et alii*, 1985; Barberena & Dias, 1998; Malabarba *et alii*, 2003), muito semelhante ao gênero africano *Rhinesuchus* (figura 5.6B).

### Superfamília Rhytidosteioidea (Triássico)

Anfíbios de crânio largo, triangular, órbitas dorsolaterais e com região occipital ampla. Além destes, são utilizados na sua identificação outros aspectos do crânio e da morfologia das ornamentações dos ossos dérmicos, em especial a presença de pústulas nas cristas ósseas.

No Brasil, foram encontrados diversos fragmentos ósseos na Formação Sanga do Cabral, no Estado do Rio Grande do Sul, atribuídos por Lavina & Barberena (1985) a *Deltasaurus* (Rhytidosteidae) e a lydekkerinídeos. Novos materiais revelaram a presença de um novo gênero, *Sangaia lavinae* (Dias-da-Silva *et alii*, 2006; Dias-da-Silva & Marsicano, 2006) bem como outros fragmentos também atribuídos a ritydosteídeos (Dias-da-Silva & Schultz, 1999; Dias-da-Silva & Schultz, 2008).

### Superfamília Capitosauroida (Triássico)

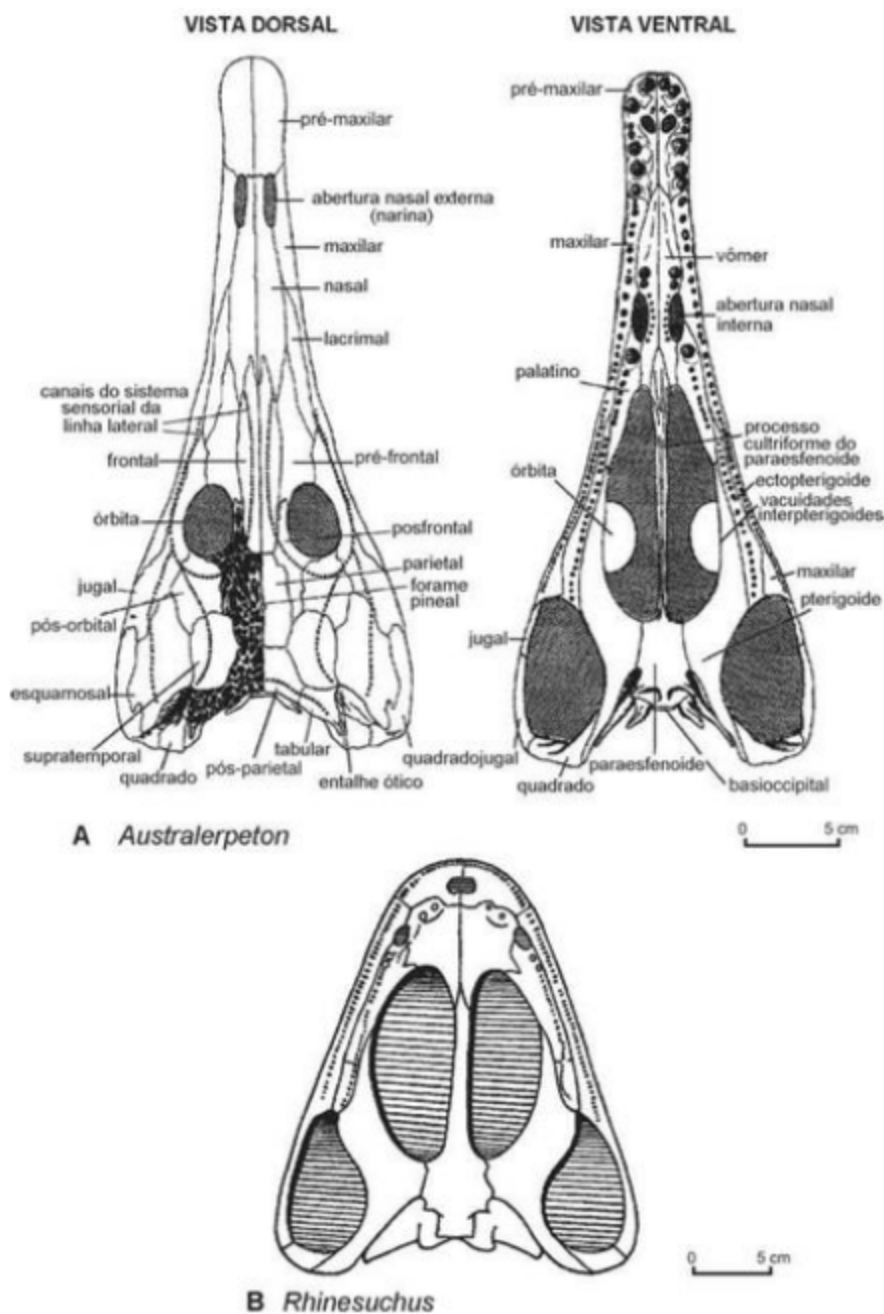
Representantes deste grupo podem ser grandes temnospôndilos, como, por exemplo, *Maastodonsaurus giganteus* um Mastodontosauridae bem conhecido (Schoch & Milner, 2000).

No Brasil, Dias-da-Silva *et alii* (2009) relatam a primeira ocorrência do grupo para o Triássico do Rio Grande do Sul, indicando a presença de um provável mastodontosauróideo.

### Superfamília Plagiosauroida (Triássico)

Temnospôndilos com crânios largos, a região pré-orbital encurtada, grandes órbitas e a ornamentação dos ossos dérmicos com pústulas.

No Brasil, Dias-da-Silva & Ilha (2009) e Dias-da-Silva & Milner (2010) noticiam a presença deste grupo em sedimentos do Triássico do Rio Grande do Sul.



**Figura 5.6** (A) Temnospondyli riessucóideo de focinho alongado (*Australerpeton cosgriffi*) da Formação Rio do Rasto (Barberena, 1998). (B) Vista ventral do crânio de *Rhinesuchus*, um anfíbio Temnospondyli do Permiano da África, muito semelhante ao riessucóideo de rostro curto encontrado na Formação Rio do Rasto.



### Superfamília Trematosauroidae (Triássico)

Os trematossaurídeos eram, em grande parte, anfíbios de crânio estreito, formato triangular e com canais sensoriais bem desenvolvidos. As características dos sedimentos onde alguns deles foram encontrados indicam que podem ter vivido também em ambiente estaurino ou até mesmo marinho, sendo os únicos anfíbios que se adaptaram a este ambiente (Carroll, 1988). Muitos Temnospondyli, tais como os rinessuquídeos e os arqueossaurídeos, tinham a região ventral coberta de escamas ósseas, o que pode estar relacionado com proteção, com o desenvolvimento de respiração cutânea, mas, no caso de trematossaurídeos, poderia também facilitar o equilíbrio osmótico, tanto em água doce como salgada, como foi sugerido por Carroll (1988). Os trematossaurídeos poderiam ser vivíparos, o que protegeria as larvas da salinidade da água do mar (Pough *et alii*, 1989).

São encontrados do Neotriássico ao Eotriássico, em sedimentos da Groenlândia, Europa, Madagascar, América do Norte, África do Sul, Austrália e Rússia.

### Superfamília Brachyopoidea (Permiano–Cretáceo)

Eram anfíbios aquáticos com crânio muito largo. No Triássico da Argentina são encontradas diversas espécies da família Chigutisauridae (Marsicano, 1990; 1994; 1999). Na Austrália ocorrem até o Eocretáceo.

### Família Branchiosauridae (Carbonífero–Permiano)

Os branquiosaurídeos são interessantes pela retenção das brânquias no estágio adulto. Viveram na Europa Central durante o Neocarbonífero e Eopermiano. Foram, por muito tempo, considerados como estágios larvais de outros Temnospondyli, tais como *Eryops*, (figura 52.5B), mas atualmente acredita-se que muitos deles sejam animais sexualmente adultos embora com características larvais. São um grupo muito próximo dos Lissamphibia, dividindo com *Dolersepeton* a condição de seu grupo-irmão.

### Superfamília Dolersepetontidae (Carbonífero–Permiano)

Segundo Milner (1988), dentre todos os grupos fósseis, estes são os mais próximos dos Lissamphibia (figura 5.3A), porque embora outros Temnospondyli compartilhem caracteres encontrados nos Lissamphibia, os Dolersepetontidae possuem dentes pedicelados, caráter derivado compartilhado somente com Lissamphibia. Esses dentes apresentam uma coroa e uma base ou pedicelo, ambos compostos de dentina, separados por uma estreita faixa de dentina não calcificada, ou tecido conjuntivo fibroso.

### Subdivisão Lissamphibia (Triássico–Recente)

Lissamphibia abrange todos os anfíbios viventes, diversificados em mais de 4.000 espécies, sendo divididos em três grupos: os Anura (sapos, rãs e pererecas), os Urodela (salamandras) e os Gymnophiona (cecílias). A grande maioria dos Lissamphibia é carnívora (figura 5.7). Todos possuem dentes pedicelados e o osso posfrontal é ausente.

### Ordem Anura (Triássico–Recente)

Os Anura são facilmente reconhecidos por possuírem aspectos anatômicos muito característicos, boa parte deles relacionados ao hábito saltador. A cauda é reduzida a uma estrutura sólida chamada uróstilo. As patas posteriores são alongadas para a propulsão inicial do salto, e a tíbia e a fíbula são fundidas. A coluna vertebral tem poucas vértebras, com baixa mobilidade lateral, e as costelas estão ausentes ou são vestigiais. O mais antigo fóssil de anuro é o *Triadobatrachus* (figura 5.7A) encontrado em sedimentos triássicos de Madagascar. Sua cauda é curta, porém não forma um uróstilo. A maioria dos anuros (figura 5.7B) é carnívora, alimentando-se principalmente de insetos. Para capturar suas presas, arremessam e recolhem a língua pegajosa que adere e apreende a presa.

No Brasil, os anuros fósseis são conhecidos no Cretáceo de Minas Gerais, *Baurubatrachus pricei* (Báez & Perí, 1989) (figura 5.7B) e no Paleoceno da Bacia de São José de Itaboraí – Estado do Rio de Janeiro, *Xenopus* (Estes, 1975) e no Oligoceno superior da Bacia de Taubaté, um Bufonoidea (Riff & Bergqvist, 1999). Rãs cretácicas provenientes do Membro Crato da Formação Santana, Bacia do Araripe são noticiadas por Maisey (1991) e Almeida *et alii* (1999). Um destes foi descrito por Leal & Brito (2006) e denominado *Arariphrynus placidoi*, um anuro da Família Leptodactylidae. Uma coleção de anfíbios pipídeos, bem preservados, da Formação Entre-Córregos na Bacia de Aiuruoca em Minas Gerais foi apresentada por Bedani & Haddad (2002).

#### Ordem Urodela (Jurássico–Recente)

Os urodelos, ou salamandras (figura 5.7D), são animais menos especializados que os anuros. A forma do corpo é basicamente a mesma encontrada nos seus parentes Temnospondyli, conservando, também, o modo de caminhar, oscilando o corpo lateralmente. A cauda comprimida tem função propulsora na natação. Alguns grupos conservam caracteres larvais, como brânquias externas, ausência de pálpebras e retenção do sistema sensorial da linha lateral. Entretanto, outros grupos desenvolvem-se, sofrendo metamorfose completa. Podem atingir até 1 m de comprimento. As salamandras modernas têm ossos do crânio finos e leves, sendo a caixa craniana fusionada aos parietais.

*Karaurus* é a mais antiga salamandra. Foi encontrada em sedimentos do Jurássico Superior da Rússia. Suas órbitas são grandes e os ossos do teto do crânio são bastante ornamentados.

#### Ordem Gymnophiona (Jurássico–Recente)

São pequenos anfíbios ápodos de hábitos geralmente fósseis, conhecidos como cecílias (figura 5.7E). Atualmente, ocorrem em ambientes tropicais. O crânio é compacto, demonstrando adaptação para escavar com o focinho. Possuem um grande número de vértebras, cerca de 200.

No Brasil foi registrada a presença de *Apodops pricei*, um Gymnophiona do Paleoceno da Bacia de São José de Itaboraí – Estado do Rio de Janeiro (Estes & Wake, 1972).

### C. Superdivisão Anthracosauria (ou Reptiliomorpha) (Carbonífero–Recente)

Os Anthracosauria compreendem os grupos de tetrápodes que estão na base da linhagem dos amniotas denominados por Benton (1990a) como reptiliomorfos. Eram inicialmente terrestres, mas alguns grupos se tornaram aquáticos, adquirindo uma alimentação piscívora; outros passaram a ter hábitos fósseis. São encontrados desde o Eocarbonífero até o Neopermiano. São caracterizados principalmente pela presença de cinco dedos nas mãos, pelo aumento da participação do pleurocentro na formação do centro vertebral e por alguns caracteres cranianos.

#### Ordem Anthracosauromorpha (Carbonífero–Permiano)

Foram diversificados em formas aquáticas especializadas e formas francamente terrestres. Possuíam vértebras com centros formados com participação igualitária do pleurocentro e do intercentro. O entalhe ótico é pronunciado, sugerindo a existência de um tímpano externo bem desenvolvido (figura 5.8E-F).

São encontrados desde o Eocarbonífero até o Neopermiano.

#### Ordem Seymouriamorpha (Carbonífero–Permiano)

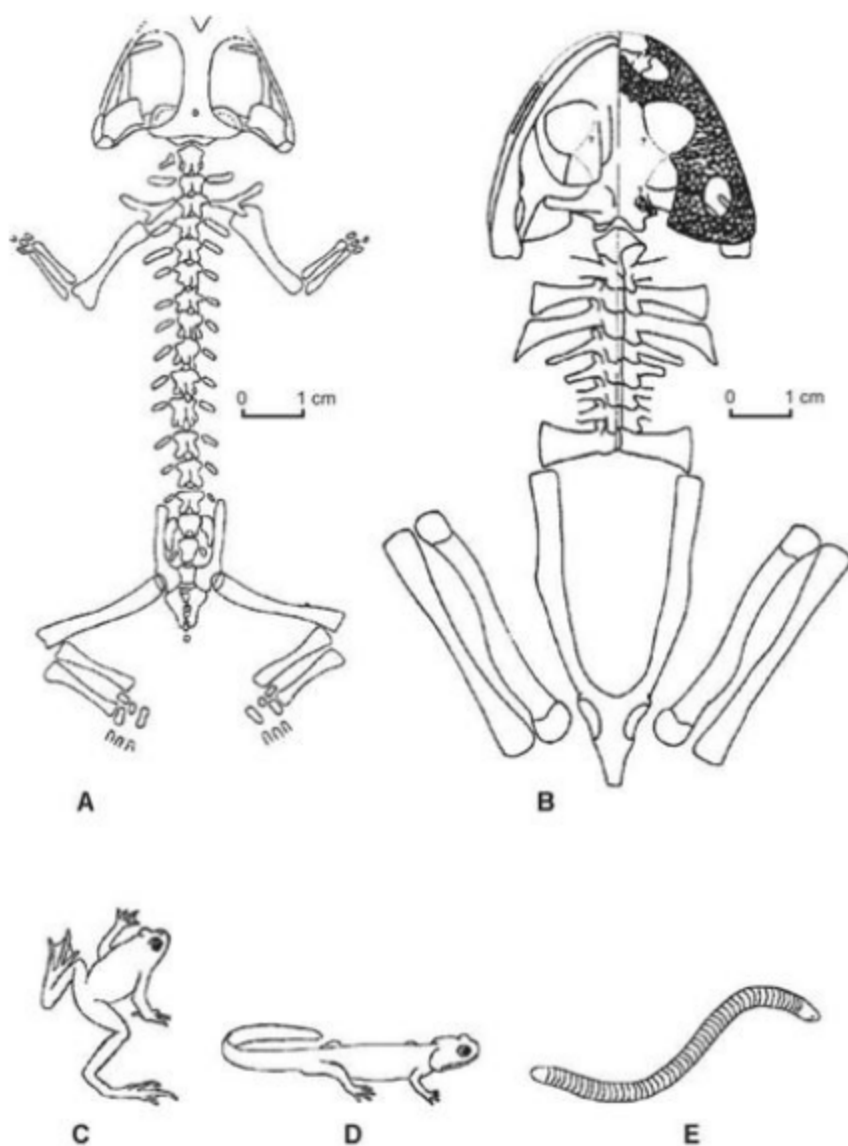
É um pequeno grupo de animais terrestres e aquáticos. *Seymouria* tinha cerca de 60 cm de comprimento, com membros bem desenvolvidos e a coluna vertebral curta. *Seymouria*, quando adulto, era terrestre, mas a presença de canais sensoriais sugere um estágio larval aquático. Outros Seymouriamorpha, mesmo adultos, eram aquáticos (figura 5.9A). Viveram na América do Norte do Neocarbonífero ao Neopermiano.

### Ordem Diadectomorpha

(Carbonífero–Permiano)

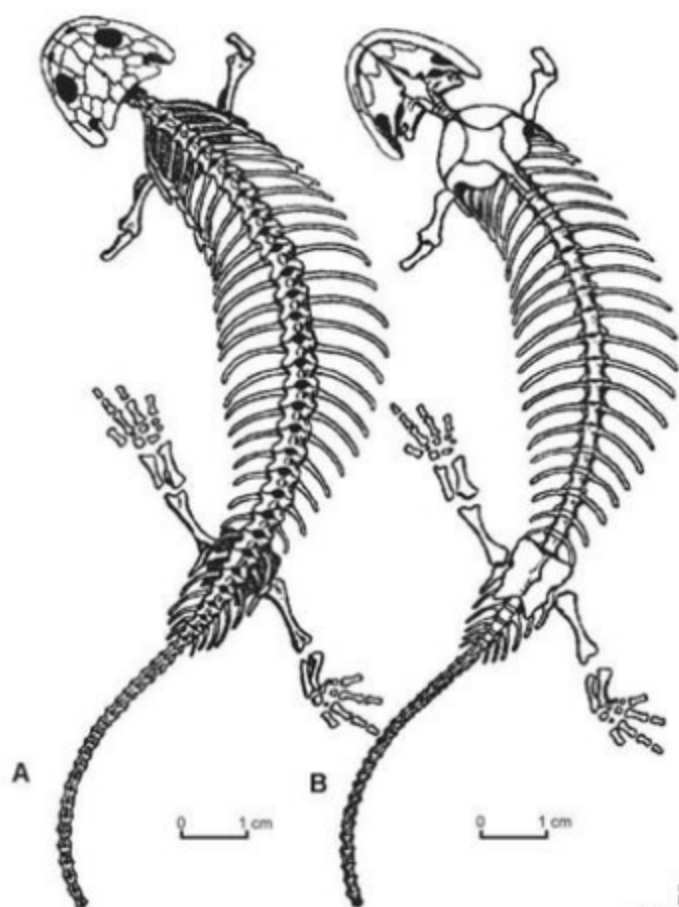
São animais de corpo pesado e atarracado, podendo atingir dois metros no caso de *Diadectes* (figura 5.9B). Os

membros eram fortes e a coluna vertebral era curta e compacta. Sua dentição era bem desenvolvida, sugerindo uma especialização à dieta herbívora (figura 5.9C-D). Estes são os primeiros tetrápodes herbívoros conhecidos. Viveram no Neocarbonífero e no Eopermiano.



**Figura 5.7** (A) *Triadobatrachus*, um anuro primitivo do Triássico Inferior. (B) *Baurubatrachus pricei*, a metade esquerda em vista ventral e a metade direita em vista dorsal. (C) Um anuro típico (rã). (D) Urodela típico (salamandra). (E) Gymnophiona (cecília).

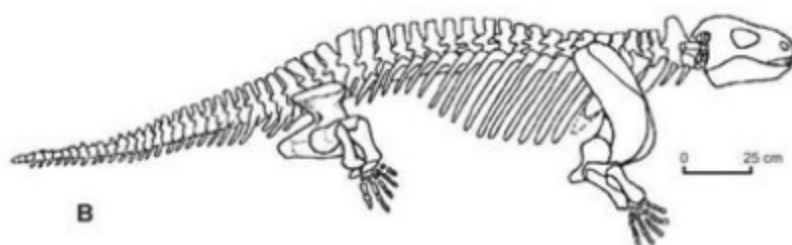




**Figura 5.8** *Kotlassia prima*, um Anthracosauria. (A) Vista dorsal. (B) Vista ventral.

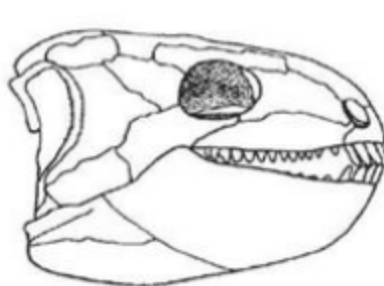


A

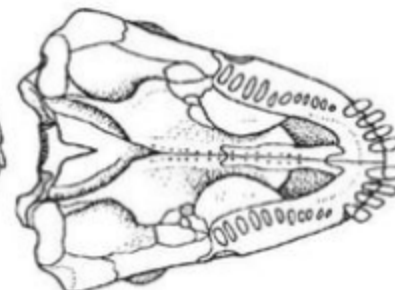


B

**Figura 5.9** (A) Esqueleto completo de *Seymouria*. (B) Esqueleto completo de *Diadectes*. (C) Detalhe do crânio em vista lateral. (D) Vista ventral.



C



D

0 4 cm

## Bioestratigrafia

É geralmente difícil se estabelecer correlações estratigráficas de rochas sedimentares continentais, principalmente pela descontinuidade dos depósitos. Os tetrápodes, por ocuparem e deslocarem-se através dos ambientes, podem ser úteis para a correlação bioestratigráfica entre bacias sedimentares distintas.

A bioestratigrafia de tetrápodes gondwânicos usa como principal base o zoneamento proposto por Broom (1906) e revisado por Kitching (1977; 1978). Este zoneamento detalhado dos sedimentos permianos e triássicos da África do Sul apresenta características especiais, como uma grande quantidade de fósseis, sequência deposicional do Permianotriássico quase completa e bom controle estratigráfico de coleta. Por isso,

no sul do Brasil, as ocorrências de anfíbios fósseis deste período são correlacionadas com estas zonas. Os anfíbios archegosaurídeos representados por *Prionosuchus* na Bacia do Parnaíba e talvez por *Bageherpeton* na Bacia do Paraná, em conjunto com outros tetrápodes, indicam uma outra possibilidade de correlação, desta vez com o Permiano da Rússia (Langer, 2000 e Cisneros *et alii*, 2005).

Embora os anfíbios sejam secundários na definição e na identificação das biozonas sul-africanas, podem, em alguns casos, permitir correlacionar e indiretamente datar sedimentos onde outros fósseis diagnósticos estejam ausentes.

A distribuição temporal dos grupos de anfíbios, baseada em Milner (1993; 1994) e Benton (1990a), está resumida na figura 5.10.

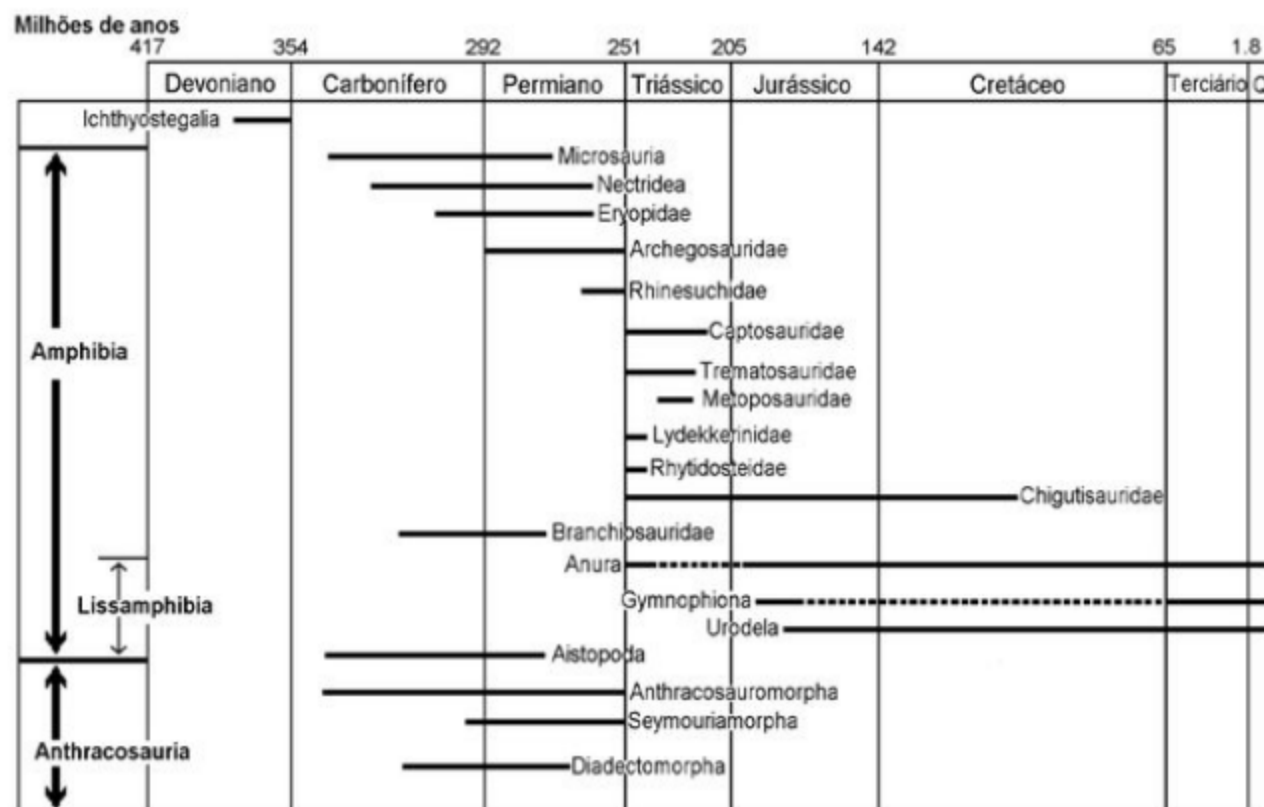


Figura 5.10 Distribuição temporal dos anfíbios (baseado em Milner, 1993; Benton, 1990a). As idades apresentadas foram baseadas na tabela cronoestratigráfica da International Union of Geological Sciences (2002).

## Paleoecologia

Evidências indicam que desde as primeiras incursões no ambiente terrestre, os tetrápodes tinham hábitos predadores. Os Anthracosauria também apresentaram hábitos predadores até o surgimento do primeiro tetrápode herbívoro, *Diadectes*. Os Amphibia permaneceram animais essencialmente predadores, mas ocuparam diversos nichos ecológicos tanto no ambiente terrestre como no aquático.

Em terra, a maioria dos anfíbios manteve a locomoção cursorial primitiva. Entretanto, alguns grupos, como os microsauros e as cecílias, desenvolveram hábitos escavadores, e os Aistopoda desenvolveram locomoção semelhante à das serpentes atuais. Outros, como os Anura, desenvolveram locomoção por salto.

O retorno ou a permanência no ambiente aquático é evidenciado pelo desenvolvimento de hidrofólios (Nectridae), de caudas alongadas e achatadas (Nectridae e nos antracossáurios *Crassigyrinus* e *Eogyrinus*), de membranas interdigitais (*Gerrothorax* e rãs) ou pela redução dos membros (Microsauria, *Crassigyrinus*), e pela retenção de brânquias (Branchiosauridae e *Gerrothorax*).

Os anfíbios vivos são mais comuns em ambientes de climas tropical e subtropical úmidos. Embora muitos anfíbios sejam sensíveis à falta de água, há casos de adaptação à vida em ambientes hostis. Alguns anuros e salamandras são encontrados em regiões desérticas, de diferentes partes do mundo. Eles podem passar até dez meses do ano em hibernação, enterrados em abrigos úmidos, muitas vezes protegidos por uma capa de proteína. Durante a estação chuvosa, eles emergem, buscam alimento e se reproduzem rapidamente. Outros podem viver em regiões frias, permanecendo quase congelados durante o inverno, entrando em atividade nos meses mais quentes do ano. Estes exemplos atuais podem alertar para que as interpretações paleoambientais de sedimentos que contenham restos de anfíbios não sejam tendenciosas pela popular ideia de que estes dependem, necessariamente, de clima quente e úmido.

Quase todos os anfíbios fósseis são encontrados em sedimentos tipicamente continentais, evidenciando que viviam preferencialmente em água doce. A ocorrência de anfíbios marinhos é bastante incomum, porém alguns trematossaurídeos têm sido registrados em sedimentos triássicos deste tipo de ambiente. Entretanto, condições tafonômicas especiais podem ter levado animais de água doce para o mar.

## Referências

- AHLBERG, P. E.; CLACK, J. A. & BLOM, H. 2005. The axial skeleton of the Devonian tetrapod *Ichthyostega*. *Nature*, 437: 137-140.
- AHLBERG, P. E.; CLACK, J. A.; LUKSEVICS, E.; BLOM, H. & ZUPINS, I. 2008. *Ventastega curonica* and the origin of tetrapod morphology. *Nature*, 453: 1.199-1.204.
- ALMEIDA, L. L.; CABRAL, F. R. F. & NUNES, P. C. 1999. As rãs do Museu de Paleontologia da URCA em Santana do Cariri: breves considerações. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 16, Crato. *Boletim de Resumos*, p. 14.
- BÁEZ, A. M. & PERÍ, S. 1989. *Baurubatrachus pricei*, nov. gen. et sp., un Anuro del Cretacico Superior de Minas Gerais, Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 61(4): 447-458.
- BARBERENA, M. C. 1998. *Australerpeton cosgriffi* n.g., n. sp., a Late Permian rhinesuchoid amphibian from Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 70(1): 125-137.
- BARBERENA, M. C.; ARAÚJO, D. C. & LAVINA, E. L. 1985. Late Permian and Triassic Tetrapods of Southern Brazil. *National Geographic Research*, 1: 5-20.
- BARBERENA, M. C. & DIAS, E. V. 1998. On the presence of a short-snouted rhinesuchoid amphibian in the Rio do Rasto Formation (Late Permian of Paraná Basin, Brazil). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 70(3): 465-467.
- BEDANI, E. F. & HADDAD, C. F. B. 2002. Estudos Preliminares de Anfíbios (Anura Pipidae) na Formação Entre-Córregos, Bacia de Aiuruoca, Terciário do Estado de Minas Gerais, Brasil. *Revista Universidade Guarulhos*, v. VII, nº 6, p. 35-42.
- BENTON, M. J. 1990a. Vertebrate Paleontology. Biology and evolution. HarperCollins Academic Cambridge University Press, 377 p.
- BENTON, M. J. 1990b. Phylogeny of the major tetrapod groups: Morphological data and divergence dates. *Journal of Molecular Evolution*, 30: 409-424.
- BENTON, M. J. 2008. Paleontologia dos Vertebrados. Atheneu Editora, São Paulo, 446 p.
- BROOM, R. 1906. The classification of the Karroo beds of South Africa. *Geological Magazine*, 5(3): 1-36.



- CARROLL, R. L. 1988. *Vertebrate paleontology and evolution*. W.H. Freeman and Company, New York, 698 p.
- CISNEROS, J. C.; ABDALA, F. & MALABARBA, M. C. 2005. Pareiasaurids from Rio do Rasto Formation, southern Brazil: Biostratigraphic implications for Permian faunas of the Paraná Basin. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 8(1): 13-24.
- COATES, M. I. & CLACK, J. A. 1990. Polydactyly in the earliest known tetrapod limbs. *Nature*, 347: 66-69.
- COX, C. B. & HUTCHINSON, P. 1991. Fishes and amphibians from the Late Permian Pedra de Fogo Formation of Northern Brazil. *Palaeontology*, 34(3): 561-573.
- DAESCHLER, E. B.; SHUBIN, N. H. & JENKINS Jr., F. A. 2006. A Devonian tetrapod-like fish and the evolution of the tetrapod body plan. *Nature*, 440: 757-763.
- DIAS, E. V. & BARBERENA, M. C. 2001. A temnospondyl amphibian from the Rio do Rasto Formation, Upper Permian of southern Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 73(1): 135-143.
- DIAS, E. V. & RICHTER, M. 2002. On the squamation of *Australerpeton cosgriffi* Barberena, a temnospondyl amphibian from the Upper Permian of Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 74(3): 477-490.
- DIAS, E. V. & SCHULTZ, C. L. 2003. The first paleozoic temnospondyl postcranial skeleton from South America. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 5: 33-45.
- DIAS-DA-SILVA, S. & SCHULTZ, C. L. 1999. New procolophonids (Parareptilia, Procolophonoidea) and Rhytidosteids (Amphibia, Temnospondyli) of Southern Brazilian Triassic. *Ameghiniana*, 36(1): 99.
- DIAS-DA-SILVA, S. & MARSICANO, C. 2006. *Sangaia*, a replacement generic name for the rhytidosteid temnospondyl *Cabralia*, a preoccupied name. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26(4): 1.004.
- DIAS-DA-SILVA, S. & SCHULTZ, C. L. 2008. Early Triassic postcranial temnospondyl remains from southern Brazil (Sanga do Cabral Formation, Paraná Basin). *Revista Brasileira de Paleontologia*, 11(1): 51-58.
- DIAS-DA-SILVA, S.; DIAS, E. V. & SCHULTZ, C. L. 2009. First Record of stereospondyls (Tetrapoda, Temnospondyli) in the Upper Triassic of Southern Brazil. *Gondwana Research*, 15: 131-136.
- DIAS-DA-SILVA, S. & ILHA, A. L. R. 2009. On the presence of a pustulated temnospondyl in the Lower Triassic of southern Brazil. *Acta Palaeontologica Polonica*, 54(4): 609-614.
- DIAS-DA-SILVA, S. & MILNER, A. R. 2010. The pustulated temnospondyl revisited, a plagiosternine plagiosaurid from Lower Triassic of southern Brazil. *Acta Palaeontologica Polonica*, 55(3): 561-563.
- DIAS-DA-SILVA, S.; MARSICANO, C. & SCHULTZ, C. L. 2006. Rhytidosteid temnospondyls in Gondwana: a new taxon from the Lower Triassic of Brazil. *Paleontology*, 49(2): 381-390.
- ESTES, R. 1975. Fossil *Xenopus* from the Paleocene of South America and the zoogeography of pipid frogs. *Herpetologica*, 31: 263-278.
- ESTES, R. & WAKE, M. 1972. The first fossil record of caecilian amphibians. *Nature*, 239: 228-230.
- GAUTHIER, J. A.; KLUGE, A. G. & ROWE, T. 1988. The early evolution of the Amniota. In: BENTON, M. J. (ed.). The phylogeny and classification of the tetrapods. Vol. 1: Amphibia, Reptiles, Birds. *Systematics Association Special Volume*, 35A: 103-155.
- INTERNATIONAL UNION OF GEOLOGICAL SCIENCES. 2002. International Stratigraphic Chart. In: REMANE, J. (ed.). International Commission of Stratigraphy. UNESCO.
- JARVIK, E. 1980. Teleostomi. Basic structure and Evolution of Vertebrates. Volume 1. Academic Press. London, p. 201-323.
- KITCHING, J. W. 1977. The distribution of the Karoo Vertebrate fauna. *Memoir 1 Bernard Price Institute for Palaeontological Research*. University of the Witwatersrand Johannesburg, 131 p.
- KITCHING, J. W. 1978. The stratigraphic distribution and occurrence of South African fossil Amphibia in the Beaufort Beds. *Palaeontologia Africana*, 21: 101-112.
- LANGER, M. C. 2000. The first record of dinocephalian in South America. Late Permian (Rio do Rasto Formation) of the Paraná basin, Brazil. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 215: 69-95.
- LAURIN, M. 1998. The importance of global parsimony and historical bias in understanding tetrapod evolution. Part I-systematics, middle ear evolution, and jaw suspension. *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie*, Paris, 13e Série, 19: 1-42.
- LAVINA, E. L. & BARBERENA, M. C. 1985. Anfíbios rítidostéideos e lídekkeirínídeos da Formação

- Sanga do Cabral (Triássico Inferior do Rio Grande do Sul) – Implicações bioestratigráficas e geocronológicas. *Iheringia, Série Geologia*, Porto Alegre, 10: 19-27.
- LEAL, M. E. C. & BRITO, P. M. 2006. Anura do Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. In: GALLO, V.; BRITO, P. M.; SILVA, H. M. A. & FIGUEIREDO, F. J. (eds.). *Paleontologia de Vertebrados: Grandes Temas e Contribuições Científicas*, p. 145-152.
- LEONARDI, G. 1983. *Notopus petri* nov. gen., nov. sp.: Une empreinte d'amphibien du dévonien au Paraná (Brésil). *Geobios*, 16(2): 233-239.
- MAISEY, J. 1991. *Santana fossils. An illustrated atlas*. T. F. H. Publications. Neptune, New Jersey, 459 p.
- MALABARBA, M. C.; ABDALA, F.; WEISS, F. & PEREZ, P. A. 2003. New data on the late Permian Fauna of Posto Queimado, Rio do Rasto Formation, southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 6: 49-54.
- MARSICANO, C. A. 1990. *Redescription del craneo del holotipo de pelorocephalus mendozensis*. Cabrera, 1944 (Amphibia, Temnospondyli) del Triassico del Cerro Bayo, provincia de Mendoza. *Ameghiniana*, 27(1-2): 39-44.
- MARSICANO, C. A. 1994. *Taxonomic status of "icanosaurus rectifrons"*. Rusconi, 1951 (Amphibia Temnospondyli) from the Triassic of Mendoza. *Ameghiniana*, 31(3): 249-255.
- MARSICANO, C. A. 1999. Chigutisaurid amphibians from the Upper Triassic of Argentina and their Phylogenetic relationships. *Palaeontology*, 42(3): 545-565.
- MILNER, A. R. 1988. The relationships and origin of living amphibians. In: BENTON, M. J. (ed.). *The phylogeny and classification of the tetrapods. Vol. 1: Amphibia, Reptiles, Birds Systematics Association Special Volume*, 35A: 59-102.
- MILNER, A. R. 1993. Amphibiangrade Tetrapoda. In: BENTON, M. J. (ed.). *Fossil record 2*. Chapman & Hall, London, p. 665-676.
- MILNER, A. R. 1994. Late Triassic and Jurassic amphibians; fossil record and phylogeny. In: FRASER, N. C. & SUES, H. D. (eds.). *In the shadow of the dinosaurs; early Mesozoic tetrapods*. Cambridge University Press, p. 5-22.
- PANCHEN, A. L. & SMITHSON, T. R. 1988. The relationships of earliest tetrapods. In: BENTON, M. J. (ed.). *The phylogeny and classification of the tetrapods. Vol. 1: Amphibia, Reptiles, Birds Systematics Association Special Volume*, 35A: 1-32.
- POUGH, F. H.; HEISER, J. B. & McFARLAND, W. N. 1989. *Vertebrate Life*. MacMillan Press. New York, 943 p.
- PRICE, L. I. 1948. Um anfíbio labirintodonte da Formação Pedra de Fogo, Estado do Maranhão. *Boletim da Divisão de Geologia e Mineralogia, DNPM, Rio de Janeiro*, 124, p. 1-32.
- RIFF, D. & BERGQVIST, L. P. 1999. Primeira ocorrência de Anura na Bacia de Taubaté, SP (Oligoceno Superior). In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 16, Crato. *Boletim de Resumos*, p. 90-91.
- ROCEK, Z. & RAGE, J. C. 1994. The presumed amphibian footprint *Notopus petri* from the Devonian: a probable starfish trace fossil. *Lethaia*, 27(3): 241-244.
- ROMER, A. S. 1966. *Vertebrate Paleontology*. The University of Chicago Press, Chicago, 468 p.
- SCHOCH, R. R. & MILNER, A. R. 2000. Stereospondyli. Stem-stereospondyli, Rhinesuchidae, Rhytidostea, Trematosauroida, Capitosauroida. *Handbuch der paläoherpetologie (Encyclopedia of Paleoherpetology) Part 3B*. xii + 203 p.
- SILVA, R. C.; SEDOR, F. A. & MONTEIRO-FILHO, E. L. A. 2006. Pegadas fósseis de Tetrapoda da Bacia do Paraná, Brasil. In: MONTEIRO-FILHO, E. L. A. & ARANHA, J. M. R. (org.). *Revisões em Zoologia I. SEMA-PR*, p. 239-253.
- YATES, A. M. & WARREN, A. A. 2000. The phylogeny of the 'higher' temnospondyls (Vertebrata: Choanata) and its implications for the monophyly and origins of the Stereospondyli. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 128: 77-221.





## RÉPTEIS

Ismar de Souza Carvalho

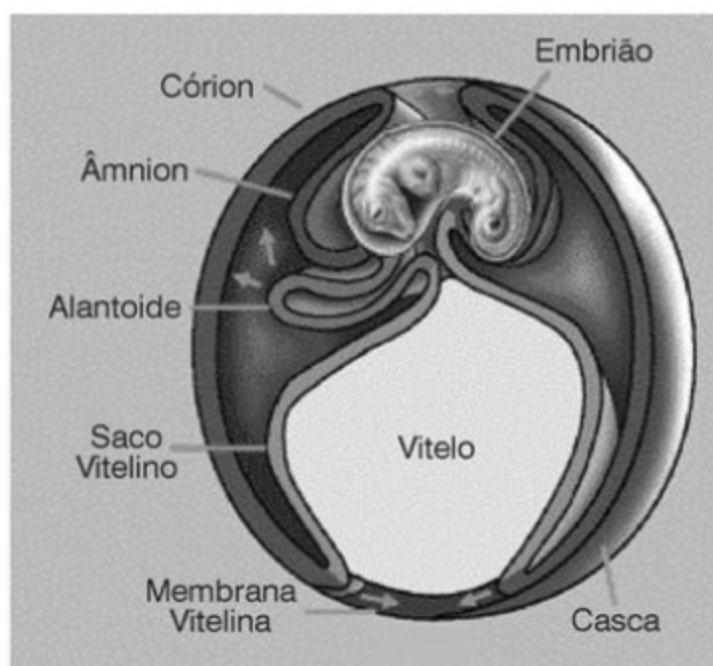


Durante o Carbonífero inicia-se o domínio de um novo grupo de vertebrados capazes de grande autonomia nos ambientes continentais, incluindo a própria reprodução independente d'água. Sua diversidade e abundância, a partir de então, possibilitou que ocupassem diferentes espaços ecológicos e que se tornassem bem-sucedidos até os dias atuais. Na sistemática lineana são agrupados como uma classe – Reptilia – que se caracterizaria por animais sem mecanismos efetivos de regulação da temperatura corporal (ectotermia) e com uma história reprodutiva distinta dos anfíbios, pela proteção do embrião por um ovo (ovo amniótico) com casca, membranas internas e fluidos, que evitariam a dessecação e, danos mecânicos durante o desenvolvimento embriológico.

Os anfíbios labirintodontes e lepospondilos, à semelhança dos anfíbios atuais, provavelmente retornavam à água para a ovipostura ou pelo menos estavam restritos aos habitats úmidos para a reprodução. Porém, há cerca de 310 milhões de anos, ocorreu uma grande ruptura na evolução dos vertebrados – um grupo de pequenos anfíbios labirintodontes desenvolveu a habilidade da postura dos ovos longe da água. Estes animais perderam seu estágio larval, e os jovens recém-eclodidos assemelhavam-se aos adultos. Tal modo de reprodução implicou no desenvolvimento da fertilização interna e na evolução de novas estruturas

no ovo. Tais estruturas, designadas como membranas extraembrionárias, são: o âmnion, que envolve o embrião em um saco preenchido por fluidos; o córion, o qual limita a casca do ovo e possibilita as trocas gasosas; e a alantoide, uma estrutura que armazena os dejetos metabólicos nitrogenados isolando-os do embrião. Este tipo de ovo é designado como ovo amniótico (Radinsky, 1987; Hildebrand & Goslow, 2004).

A partir da existência do ovo amniótico (figura 6.1), com uma casca rígida protetora, foi possível uma nova etapa evolutiva dos vertebrados na Terra, com uma total independência dos corpos d'água. Nos anfíbios, a reprodução e a desidratação dos indivíduos adultos os condicionam a viver em ambientes aquáticos, com as formas juvenis totalmente dependentes da água para seu crescimento inicial, fato que condiciona inclusive sua própria forma. Já nos répteis, desde o início de suas vidas, o ovo, protegido pela casca e pelas substâncias nutrientes que envolvem o embrião, possibilita que os indivíduos tenham uma estrutura anatômica, adequada à terrestrialidade. Além disso, os ovos amnióticos são maiores que os ovos não amnióticos e produzem uma maior quantidade de nascimentos bem-sucedidos, elementos importantes para o sucesso dos Reptilia (sinapsidas e sauropsidas) na ocupação dos ambientes terrestres (Pough *et alii*, 2005).



**Figura 6.1** Ovo amniótico. A proteção do embrião por uma casca rígida, membranas internas e fluidos, que evitariam a dessecação e danos mecânicos durante o desenvolvimento embriológico, possibilitou uma nova etapa evolutiva dos vertebrados na Terra, com a total independência dos corpos d'água (modificado de Laurin & Gauthier, 2010a ).

O desenvolvimento embriológico dos répteis, como animais totalmente terrestres, conduziu a uma organização distinta em seu esqueleto, musculatura e sistema circulatório. Os aspectos anatômicos entre os espécimes atuais, quando comparados com os anfíbios, são também peculiares. Os répteis possuem um côndilo craniano, os anfíbios, dois; o sacro dos répteis inclui pelo menos duas costelas e nos anfíbios, uma costela. Todavia, nos fósseis, tais diferenças não são tão evidentes. Os esqueletos de algumas das formas mais primitivas de répteis e a de anfíbios paleozoicos são tão similares, que, por vezes, é impossível a distinção entre estes dois grupos. A estrutura de répteis primitivos, como os *Seymouriamorpha* (considerado por alguns autores como anfíbios), demonstra a existência de caracteres, tais como um grande intercentrum, uma vértebra sacral única e a retenção da fossa auditiva, também existentes em anfíbios fósseis paleozoicos. Este grupo possivelmente se desenvolveu durante o Carbonífero. O gênero mais conhecido deste grupo inicial de répteis é *Seymouria*, do Permiano Inferior dos Estados Unidos (Romer, 1933; Swinton, 1973).

Outros aspectos anatômicos importantes separaram os anfíbios dos répteis mais primitivos. O crânio dos primeiros répteis tende a ser relativamente me-

nor, mais estreito e profundo que o dos anfíbios labirintodontes. As diferenças na estrutura posterior da caixa e do teto craniano sugerem que os músculos da mandíbula tinham uma eficiência mecânica maior. Observam-se também diferenças na área auditiva e nos membros locomotores. Outra feição importante que provavelmente se encontrava nos primeiros répteis era um novo tipo de cobertura corporal. Em substituição às espessas escamas dermais ósseas dos ancestrais labirintodontes, os répteis desenvolveram escamas que formavam uma cobertura leve, mas resistente, flexível, e córnea, crescida na epiderme e composta principalmente de queratina (Radinsky, 1987).

## Classificação Lineana dos Répteis

Na tradicional classificação lineana há o agrupamento de um grande e diversificado grupo de tetrápodes, considerados como capazes de uma reprodução sem dependência do ambiente aquático, como uma classe – Reptilia – a qual estaria subdividida em dezenas de ordens. A origem destes grupos era considerada como a de um ancestral comum (monofilética)

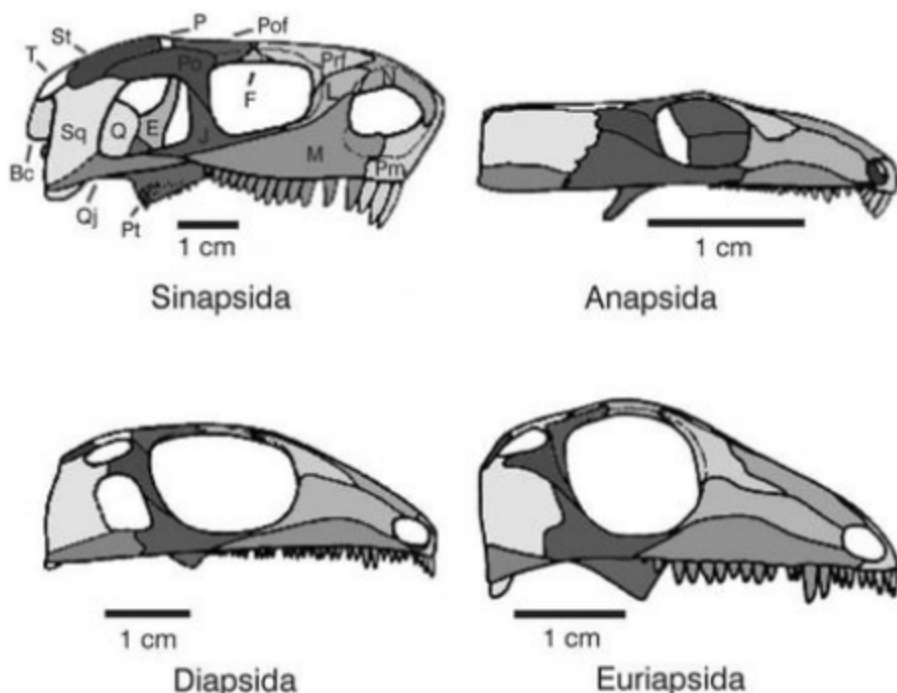


e sempre houve grande dificuldade na seleção dos critérios para embasar a sistematização das diferentes classificações lineanas. Romer (1933) indica que inicialmente as subdivisões sistemáticas estavam essencialmente nas várias morfologias dos membros e outras feições superficiais, que têm uma relação íntima com adaptações ambientais, e não com uma real relação filogenética.

Assim, um dos critérios mais utilizados para as classificações foram os aspectos das aberturas ou fenestras temporais (figura 6.2). *Taxa* tais como Anapsida, Diapsida, Euryapsida e Synapsida, foram designados a partir do tipo de fenestra temporal. A função destas aberturas pode estar relacionada à fixação, expansão e alongamento dos músculos, possibilitando uma melhor ação da mandíbula. A condição anapsida é caracterizada pela falta das aberturas temporais, sendo considerada primitiva para os amniotas. Encontrada nas tartarugas (táxon Anapsida) e seus parentes extintos. A condição sinapsida apresenta apenas uma abertura temporal inferior, geralmente limitada pelos ossos jugal, pós-orbital e esquamosal. Os membros dos Synapsida incluem todos os mamíferos e seus parentes extintos. Na condição diapsida há duas aberturas temporais. A abertura temporal inferior é semelhante

à encontrada na mesma posição nos sinapsida, e geralmente também limitada pelos mesmos ossos, ou seja, o jugal, o pós-orbital e o esquamosal, e ocasionalmente o quadradojugal. A abertura temporal superior é limitada pelo pós-orbital, esquamosal, parietal e frequentemente, pelo posfrontal. Este tipo de fenestração surgiu, aparentemente, apenas uma vez, nos Diapsida, mas foi alterado em vários membros deste táxon, como nos Squamata e nos arcossauromorfos primitivos pela perda da barra temporal inferior formada pelo jugal e pelo quadradojugal. O padrão de abertura euriapsida tem origem bastante duvidosa. Talvez seja uma condição modificada dos diapsida, e tenha surgido mais de uma vez. Nos crânios com abertura do tipo euriapsida há apenas a abertura temporal superior, geralmente limitada pelos ossos parietal, posfrontal, pós-orbital e esquamosal. Encontrada em placodontes, notossauros e plesiosauros. Uma variação da condição euriapsida, é o tipo parapsida, característico dos ictiossauros. No tipo parapsida a abertura temporal superior é limitada somente pelo parietal, posfrontal e supratemporal (Tree of Life Web Project, 2010). Como uma abertura temporal pode ter sua posição modificada ou se tornar secundariamente fechada, deve-se ter cuidado com sua utilização nos sistemas classificatórios.

**Figura 6.2** Sistema de classificação das aberturas temporais dos crânios de répteis em vista lateral. A condição sinapsida está representada por *Cotylophynchus* (Synapsida) do Permiano Inferior. A condição anapsida por *Captorhinus* (Romeriida) do Permiano Inferior. *Petrolacosaurus* (Diapsida) do Carbonífero Superior ilustra a condição diapsida, enquanto seu parente próximo, *Araeoscelis* (Diapsida), ilustra a condição euriapsida. Abreviaturas: (Bc) caixa craniana; (E) epiptérgioide; (F) frontal; (J) jugal; (L) lacrimal; (M) maxilar; (N) nasal; (P) parietal; (Pm) pré-maxilar; (Po) postorbital; (Pof) postfrontal; (Prf) pré-frontal; (Pt) pterigoide; (Q) quadrado; (Qj) quadradojugal; (Sq) esquamosal; (St) supratemporal; (T) tabular. Barra da escala igual a 1 cm (modificado de Tree of Life Web Project, 2010).





## Classificação Filogenética dos Répteis

A partir das novas classificações dos amniotas, advindas pela análise cladística (figura 6.3), houve uma modificação contínua e instável da nomenclatura, relações de parentesco e origem dos grupos anteriormente considerados como Reptilia. Desta forma surge uma ampla variedade de filogenias e possibilidades (figura 6.4), distintas da ordenação lineana. Os amniotas incluem assim a maioria dos vertebrados terrestres vivos atualmente, tais como os mamíferos, tartarugas, crocodilos e aves, com mais de 20.000 espécies, em uma ampla variedade de habitats. Apesar de essencialmente terrestres, diferentes grupos, extintos ou não, tais como os ictiossauros, plesiossauros, pinípedes e os cetáceos retornaram ao ambiente aquático. Tam-

bém desenvolveram a capacidade de planar ou mesmo o voo ativo, tais como os pterossauros, aves e mamíferos (morcegos, por exemplo). São divididos em dois grupos basais: Synapsida (mamíferos atuais e seus parentes extintos, como os “répteis mamaliformes”) e os Sauropsida (tartarugas, tuatara, lagartos, cobras, crocodilos, aves e outras formas extintas). Os amniotas sauropsida compreenderiam dois grandes grupos: os Parareptilia e os Eureptilia (Laurin & Gauthier, 2010), com uma origem há 310 milhões de anos, durante o Carbonífero Superior.

Outras possibilidades de relações entre os grupos de répteis é apresentada por Benton (2000, 2008), através de um cladograma filogenético para os répteis não sinapsidas, abrangendo aqueles mais expressivos encontrados no Mesozoico e Cenozoico (figura 6.5).

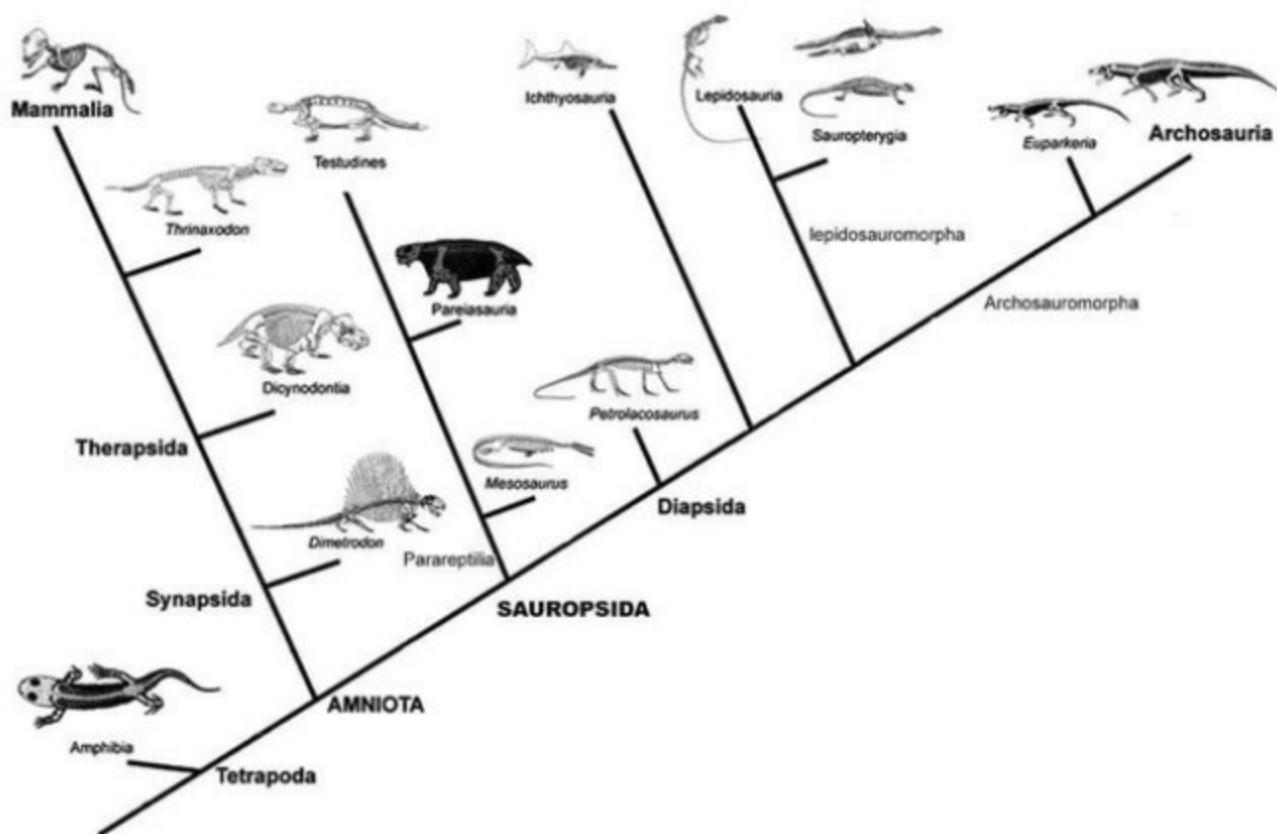
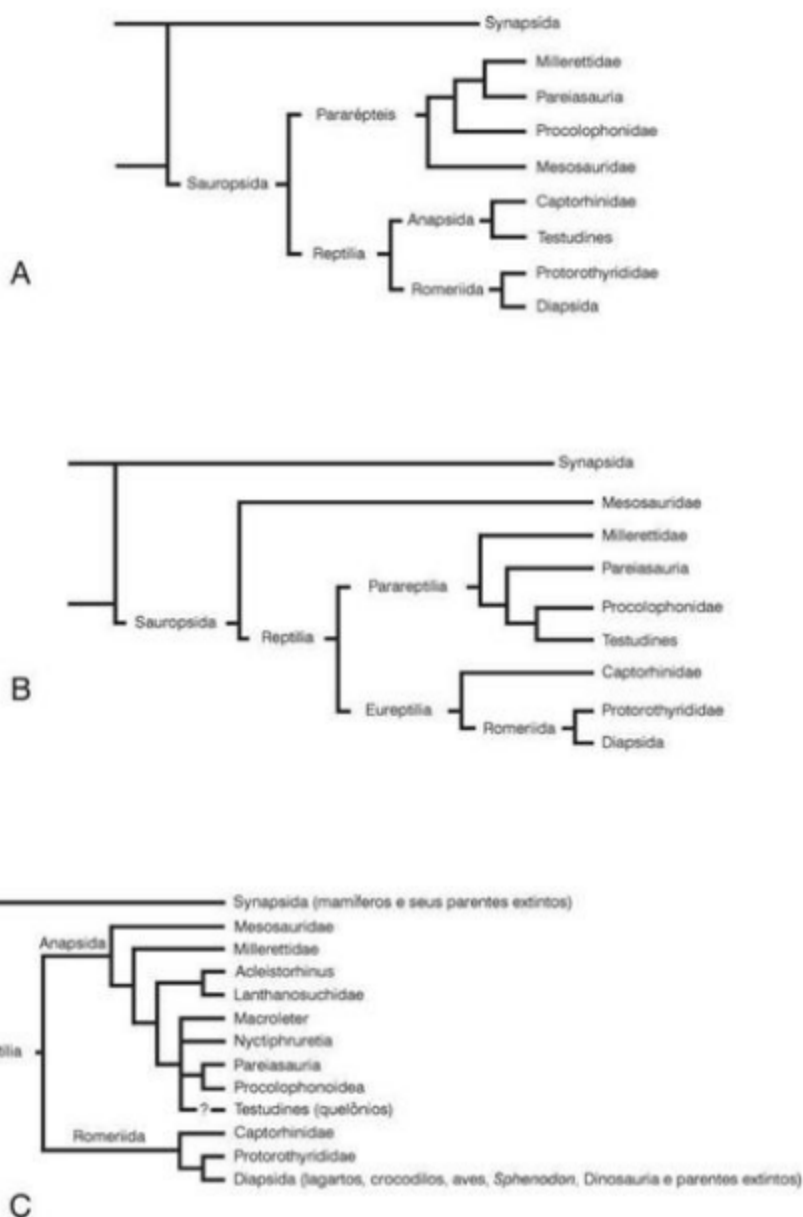


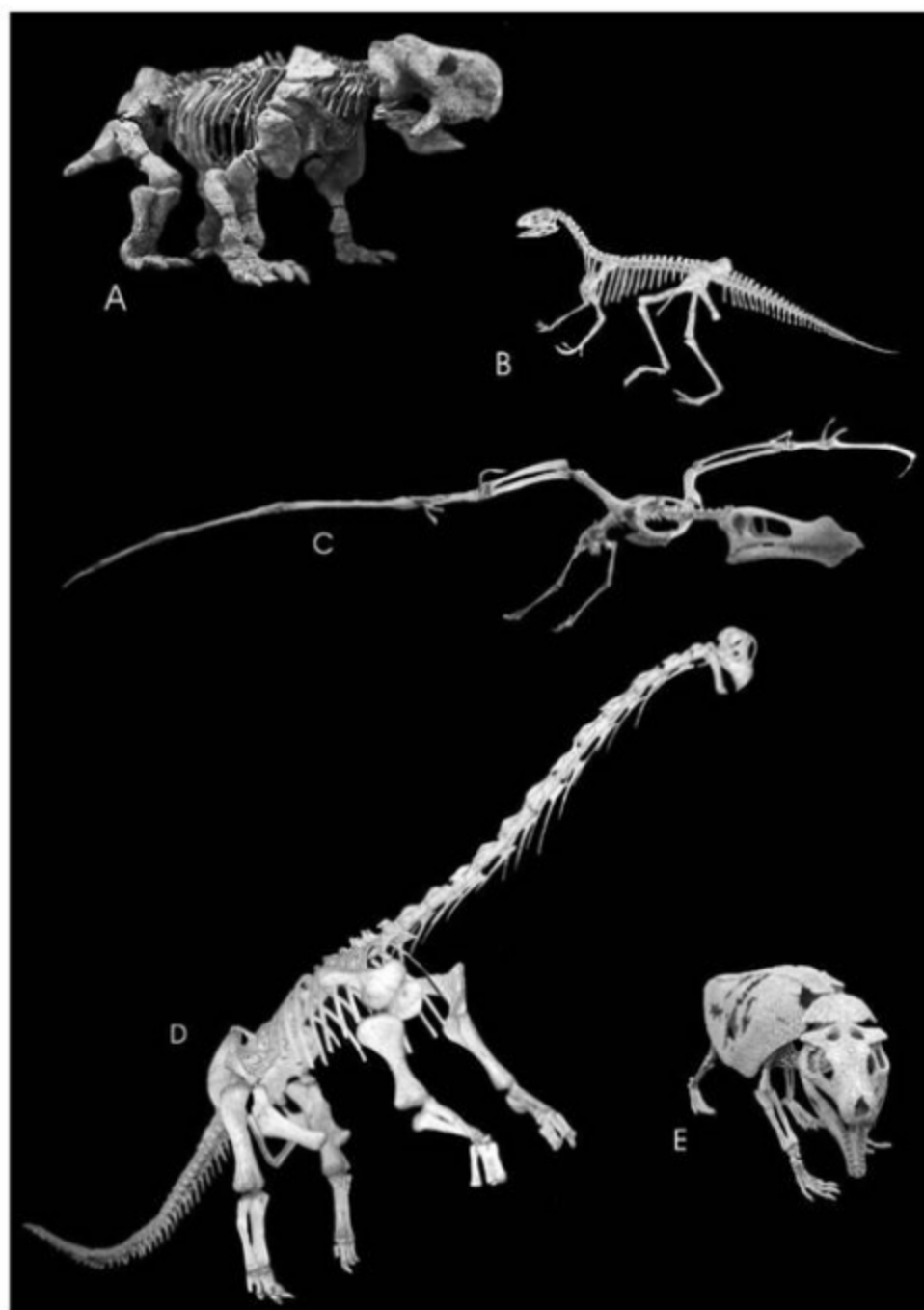
Figura 6.3 Cladograma simplificado com a organização sistemática dos Amniota (segundo Benton, 2005).



**Figura 6.4** Filogenias obtidas por análise cladística para os grupos tradicionalmente conhecidos como Reptilia. (A) Classificação filogenética proposta por Gauthier *et alii* (1988). (B) Proposição de Laurin & Reisz (1995). (C) Proposta filogenética de Laurin & Gauthier (2010a).







**Figura 6.6** A diversidade de répteis do Mesozoico brasileiro (A) *Dinodontosaurus turpior* é um “réptil mamaliforme” dicinodonte pertencente aos Synapsida (não inclusos nos Sauropsida) da Formação Santa Maria, Triássico Médio da Bacia do Paraná (Réplica do Laboratório de Paleovertebrados – UFRGS). (B) *Sacisaurus agudoensis* um dos mais antigos Dinosauria conhecidos, proveniente do Triássico da Bacia do Paraná (Formação Caturrita). Possuía cerca de 1,5 metro de comprimento e 70 centímetros de altura. (C) Pterossauro *Anhanguera* do Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe (Formação Santana, Membro Romualdo). O comprimento da envergadura das asas atingia 5 metros. (D) *Uberabatitan ribeiroi*, saurópode titanossauro do Cretáceo Superior da Bacia Bauru (Formação Marília). Seu comprimento total poderia atingir 20 metros. (E) *Armadillosuchus arrudai*, crocodiliforme do Cretáceo Superior da Bacia Bauru (Formação Adamantina). Apresentava uma carapaça de osteodermos e fortes garras adaptadas para a escavação. Possuía cerca de 2 metros de comprimento (B, C, D e E reconstituições de Cao Scarpini).

Os mesossaurídeos (*Mesosaurus tenuidens*, *M. brasiliensis*, *Stereosternum tumidum* e *Brazilosaurus sanpauloensis*) do Permiano (Formação Irati) da Bacia do Paraná eram adaptados aos ambientes aquáticos. São amniotas pertencentes aos Parareptilia. As patas posteriores, espatuladas e alargadas, bem como as caudas comprimidas lateralmente, demonstram sua capacidade para a natação, apesar de alguns aspectos de sua morfologia demonstrarem a possibilidade de se deslocarem também no meio terrestre. O tamanho destes animais variava entre 30 e 50 cm, podendo atingir por vezes até 1 metro de comprimento. As diferentes espécies de Mesosauridae demonstram adaptações morfológicas distintas referentes à alimentação e ao deslocamento no meio aquático (Araújo-Barberena & Timm, 2002).

Do final do Paleozoico e início do Mesozoico, nas formações Rio do Rasto e Sanga do Cabral (Bacia do Paraná), formas totalmente terrestres, abrangidas pelos Synapsida e pelos Reptilia, são comuns. Os Synapsida ("répteis mamaliformes") do Permiano Superior e Triássico Inferior estão representados pelos dicinodontes e dinocéfálios. Os Reptilia por animais como os protossauros (Diapsida), procolofonídeos e pareiaossauros (Parareptilia). A formação do Pangea, com a redução dos mares rasos, proliferação de ambientes anóxicos e atividades vulcânicas, levou a eventos de mudanças ambientais e grandes extinções, afetando estas faunas (Langer & Lavina, 2002). A partir do Triássico Inferior estão presentes outros grupos, tais como rincossauros (Langer & Schultz, 2002), tecodontes e arcossauros (Kischlat, 2020; Da-Rosa, 2009) da Formação Santa Maria (Triássico Médio-Superior) e os esfenodontídeos (Frigolo, 2002) na Formação Caturrita (Triássico Superior/Jurássico). Nas formações Santa Maria e Caturrita são também comuns os "répteis mamaliformes" (Synapsida) como cinodontes e dicinodontes (Barberena & Dornelles, 2002; Da-Rosa, 2009).

No final do Jurássico, e principalmente durante todo o Cretáceo, há um aumento na área de distribuição dos fósseis de répteis no Brasil, com a presença de pegadas e pistas de dinossauros (bacias do Paraná, Sanfranciscana, Parnaíba, São Luís, Araripe, Rio do Peixe e Cedro) e material osteológico. Durante o Cretáceo Inferior a maior abundância de répteis é encontrada na Bacia do Araripe, com representantes de Pterosauria (Kellner & Tomida, 2000; Unwin & Martill, 2007), Dinosauria, Crocodyliformes, Squamata e Aves

(Martill *et alii*, 2007). No Cretáceo Superior as principais ocorrências estão localizadas na Bacia Bauru, em que os fósseis de crocodiliformes, quelônios e dinossauros são abundantes e diversificados (Ribeiro & Carvalho, 2009; Carvalho *et alii*, 2010). Na Bacia de Pernambuco-Paraíba (Formação Gramame, Cretáceo Superior) também temos a presença de répteis marinhos, tais como os mosassauros das tribos Prognathodontini, Globidensini e Mosasaurini (Carvalho, 1996; Price, 1953).

Durante o Cenozoico, as faunas de crocodiliformes são as melhores conhecidas. Ocorrem na Bacia do Acre (Formação Solimões, Mioceno), representadas pelas famílias Alligatoridae, Crocodylidae, Nettosuchidae e Gavialidae (Souza Filho, 1998), e na Bacia de Taubaté (Formação Tremembé, Mioceno) pela família Alligatoridae.

## Referências

- ARAÚJO-BARBERENA, D. C. & TIMM, L. L. 2002. Características estruturais dos mesossauros e suas adaptações ao meio aquático. In: HOLZ, M. & DE ROS, L. F. (eds.). *Paleontologia do Rio Grande do Sul*. Edição CIGO/UFRGS, p. 194-209.
- BARBERENA, M. C. & DORNELLES, J. E. F. 2002. Cynodontia. In: HOLZ, M. & DE ROS, L. F. (eds.). *Paleontologia do Rio Grande do Sul*. Edição CIGO/UFRGS, p. 317-345.
- BENTON, M. J. 2000. *Vertebrate Palaeontology*. 2<sup>nd</sup> ed. Blackwell Science Ltd., 452 p.
- BENTON, M. J. 2005. *Vertebrate Palaeontology*. 3<sup>rd</sup> ed. Blackwell Publishing, Oxford, 455 p.
- BENTON, M. J. 2008. *Paleontologia dos Vertebrados*. 1<sup>a</sup> ed. Atheneu Editora São Paulo Ltda, 446 p.
- CARVALHO, I. S.; GASPARINI, Z. B.; SALGADO, L.; VASCONCELLOS, F. M. & MARINHO, T. S. 2010. Climate's role in the distribution of the Cretaceous terrestrial Crocodyliformes throughout Gondwana. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 297: 252-262.
- CARVALHO, L. B. 1996. *A ocorrência de lagartos marinhos (Mosasauridae: Lepidosauria) e sua associação faunística no Cretáceo da Bacia Pernambuco-Paraíba, Nordeste do Brasil*. Dissertação de Mestrado. Programa de Pós-Graduação em Zoologia. Museu Nacional. Universidade Federal do Rio de Janeiro, 194 p.



- DA-ROSA, A. A. S. (org.). 2009. *Vertebrados Fósseis de Santa Maria e Região*. Câmara de Vereadores de Santa Maria, Rio Grande do Sul, 480 p.
- FERIGOLO, J. 2002. Esfenodontídeos do Neotriássico/ ?Jurássico do Estado do Rio Grande do Sul. In: HOLZ, M. & DE ROS, L. F. (eds.). *Paleontologia do Rio Grande do Sul*. Edição CIGO/UFRGS, p. 236-245.
- GAUTHIER, J.; KLUGE, A. G. & ROWE, T. 1988. *The early evolution of the Amniota*. In: BENTON, M. J. (ed.). *The phylogeny and classification of the tetrapods*, Volume 1. amphibians, reptiles, birds. Oxford: Clarendon Press, p. 103-155.
- HILDEBRAND, M. & GOSLOW Jr., G. E. 2004. *Análise da Estrutura dos Vertebrados*. 2ª ed. Atheneu Editora São Paulo Ltda, 637 p.
- KELLNER, A. W. A. & TOMIDA, Y. 2000. Description of a new species of Anhangueridae (Pterodactyloidea) with comments on the pterosaur fauna from the Santana Formation (Aptian-Albian), Northeastern Brazil. National Science Museum, Tokyo. *National Science Museum Monographs*, 17: 135 p.
- KISCHLAT, E.-E. 2002. Tecodôncios: a aurora dos arcossáurios no Triássico. In: HOLZ, M. & DE ROS, L. F. (eds.). *Paleontologia do Rio Grande do Sul*. Edição CIGO/UFRGS, p. 273-316.
- LANGER, M. C. & LAVINA, E. L. 2002. Os amniotas do Neopormiano e Eotriássico da Bacia do Paraná – Répteis e “Répteis Mamaliformes”. In: HOLZ, M. & DE ROS, L. F. (eds.). *Paleontologia do Rio Grande do Sul*. Edição CIGO/UFRGS, p. 210-235.
- LANGER, M. C. & SCHULTZ, C. L. 2002. Rincossauros – herbívoros cosmopolitas do Triássico. In: HOLZ, M. & DE ROS, L. F. (eds.). *Paleontologia do Rio Grande do Sul*. Edição CIGO/UFRGS, p. 246-272.
- LAURIN, M. & GAUTHIER, J. A. 2010a. *Amniota Mammals, reptiles (turtles, lizards, Sphenodon, crocodiles, birds) and their extinct relatives*. <http://tolweb.org/Amniota/14990>. Acesso em 11/11/2010.
- LAURIN, M. & GAUTHIER, J. A. 2010b. *Phylogeny and Classification of Amniotes*. [http://tolweb.org/articles/?article\\_id=462](http://tolweb.org/articles/?article_id=462). Acesso em 11/11/2010.
- LAURIN, M. & REISZ, R. R. 1995. A reevaluation of early amniote phylogeny. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 113: 165-223.
- MARTILL, D. M.; BECHLY, G. & LOVERIDGE, R. F. (eds.). 2007. *The Crato Fossil Beds of Brazil. Window into an Ancient World*. Cambridge University Press, 625 p.
- MILNER, A. 2002. *Dino-Birds: from dinosaurs to birds*. The Natural History Museum, London, 64 p.
- POUGH, F. H.; ANDREWS, R. M.; CADLE, J. E.; CRUMP, M. L.; SAVITZKY, A. H. & WELLS, K. D. 2001. *Herpetology*. Prentice Hall, Inc., 612 p.
- POUGH, F. H.; JANIS, C. M. & HEISER, J. B. 2005. *Vertebrate Life*. 7ª ed. Pearson, Prentice Hall, 684 p.
- PRICE, L. I. 1953 Restos de mosassáurios de Pernambuco e considerações sobre a presença destes répteis na Bacia Amazônica do Brasil. Divisão de Geologia e Mineralogia, *Notas Preliminares e Estudos*, 58: 15 p.
- RADINSKY, L. B. 1987. *The Evolution of Vertebrate Design*. The University of Chicago Press, 188 p.
- RIBEIRO, L. C. B. & CARVALHO, I. S. 2009. Peirópolis e Serra da Galga, Uberaba, MG: Terra dos dinossauros do Brasil. In: WINGE, M.; SCHOBENHAUS, C.; SOUZA, C. R. G.; FERNANDES, A. C. S.; BERBERT-BORN, M.; QUEIROZ, E. T. & CAMPOS, D. A. (eds.). *Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil*. SIGEP/CPRM, v. 2, p. 389-402.
- ROMER, A. S. 1933. *Vertebrate Paleontology*. 1ª ed. The University of Chicago Press, 491 p.
- SOUZA FILHO, J. P. 1998. *Novas formas fósseis de Crocodylia (Alligatoridae e Gavialidae) da Formação Solimões, Cenozoico do Estado do Acre-Brasil, representadas por materiais cranianos e mandibulares*. Tese de Doutorado. Programa de Pós-Graduação em Geociências. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 194 p.
- SWINTON, W. E. 1973. *Fossil Amphibians and Reptiles*. 5ª ed. British Museum (Natural History), 133 p.
- TREE OF LIFE WEB PROJECT. 2010. [http://tolweb.org/accessory/Temporal\\_Fenestration\\_of\\_Amniotes?acc\\_id=463](http://tolweb.org/accessory/Temporal_Fenestration_of_Amniotes?acc_id=463). Acesso em 11/11/2010.
- UNWIN, D. M. & MARTILL, D. M. 2007. Pterosaurs of the Crato Formation. In: MARTILL, D. M.; BECHLY, G. & LOVERIDGE, R. F. (eds.). *The Crato Fossil Beds of Brazil. Window into an Ancient World*. Cambridge University Press, p. 475-524.





## AVES

Herculano Alvarenga  
Elizabeth Höfling



Os fósseis de aves são relativamente pouco abundantes, sobretudo quando comparados com os de outros vertebrados. Entretanto, nas últimas décadas, o conhecimento sobre aves fósseis tornou-se uma das áreas de maior avanço dentro da paleontologia. As hipóteses contraditórias sobre as possíveis origens das aves, a partir de Crocodilomorpha (Walker, 1972; Martin, 1983) ou de "tecodontes" (Heilmann, 1926; Feduccia, 1996) já estão fora de debate. Centenas de fósseis de aves do Mesozoico foram descobertas e estudadas nas últimas décadas, em todos os continentes. A China, com uma notável riqueza de afloramentos mesozoicos, tem proporcionado uma incrível quantidade e diversidade de fósseis de Aves e também de outros dinossauros terópodes, vários deles portadores de penas e com grandes afinidades filogenéticas a elas.

Muitas dúvidas foram esclarecidas. Aves são dinossauros e seguramente são Saurischia, Theropoda e Coelurosauria. Existem grandes evidências de que protopenas e penas surgiram em pequenos celurosauros, certamente com a função de isolamento térmico. Vários desses pequenos celurosauros aprenderam a planar e até mesmo a voar; entre eles surgiram as Aves. Essa conclusão é espetacular, sobretudo quando lembramos que a ideia foi inicialmente levantada por Huxley (1868), quando comparou os fós-

seis de *Archaeopteryx* e *Compsognathus*, tão logo estes chegaram ao Museu de Londres, em uma época em que o pensamento criacionista dominava a comunidade científica mundial.

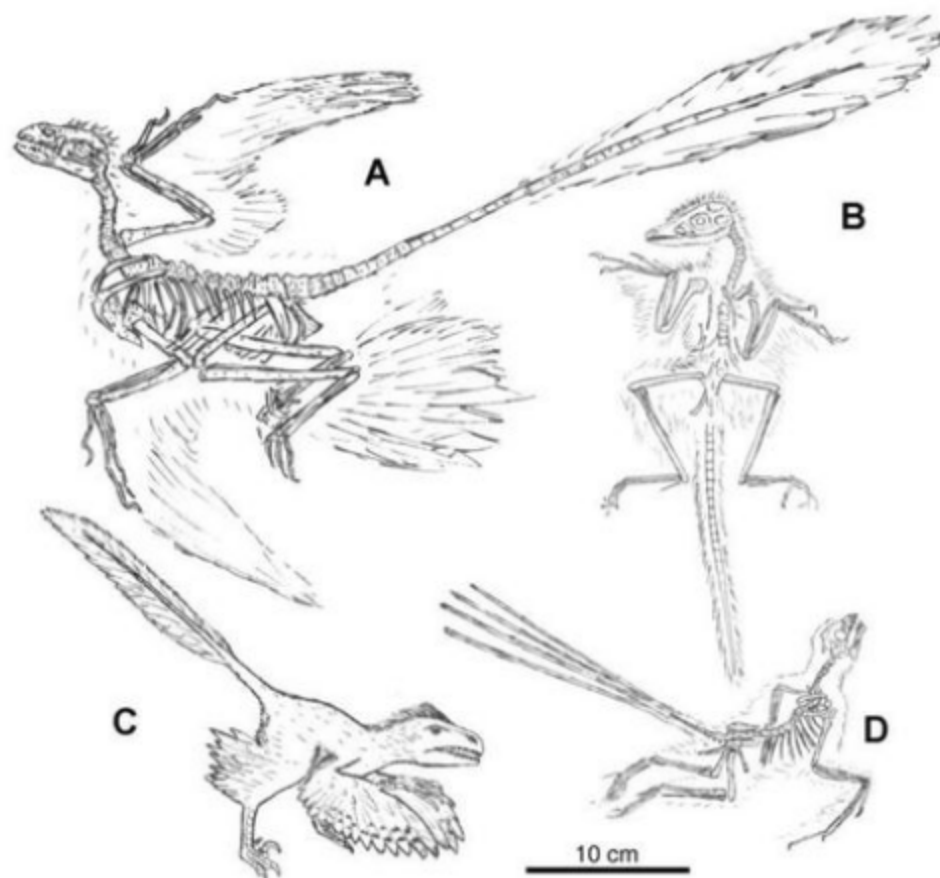
Entretanto, delimitar o grupo que deve ser chamado de Aves, ainda é uma tarefa difícil sobre a qual deverá pairar uma longa discussão filogenética (Gauthier & Queiroz, 2001; Mayr *et alii*, 2005; Feduccia *et alii*, 2007). Certamente dependerá ainda de mais detalhes morfológicos, mais fósseis e um maior aprimoramento nos métodos para traçar com precisão a filogenia desse grupo.

Celurosauros emplumados encontrados na China, podem ser: 1 – dromecossaurídeos, como *Microaptor zhaoianus* (Xu *et alii*, 2000), *Microaptor gui* (Xu *et alii*, 2003) e *Sinornithosaurus milleni* (Xu *et alii*, 1999) (figura 7.1A e B) do Cretáceo Inferior; 2 – troodontídeos, como *Anchiornis huxleyi* (Xu *et alii*, 2008; Hu *et alii*, 2009) (figura 7.1C) do Jurássico Superior e *Jinfengopteryx elegans* (Ji *et alii*, 2005) do Cretáceo Inferior; 3 – Scansoriopterygidae, como *Epidexipteryx hui* (Zhang *et alii*, 2008) (figura 7.1D) do Jurássico Superior; 4 – oviraptorídeos, como *Caudipteryx zhoui* (Zhou & Wang, 2000) do Cretáceo Inferior, e ainda aqueles de posição filogenética não definida como *Pedopenna daohugouensis* (Xu & Zhang, 2005), *Protoarchaeopteryx*

(Ji *et alii*, 1998), *Sinosauropteryx* (Ji & Ji, 1996), *Sinovenator changii* (Xu *et alii*, 2002) e muitos outros; 5 – finalmente o grupo chamado de Aves, único grupo de celurossauros com descendentes atuais.

Ao que tudo indica as formas mais basais de Aves passaram por um estágio de “tetráptero”; isso é o que sugere o próprio *Archaeopteryx* (Christiansen & Bonde, 2004), ou seja, utilizavam também penas expandidas dos membros posteriores para melhor sustentação do

voo. A mesma disposição de “tetráptero” aconteceu em maior escala entre dromeossaurídeos, como *Micropteryx* (Xu *et alii*, 2003) e troodontídeos, como *Jinfengopteryx elegans* (Ji *et alii*, 2005) e *Anchiornis huxleyi* (Xu *et alii*, 2008). Essa sustentação de voo inicial tetráptero foi prevista como um estágio inicial do voo das aves, há cerca de um século por Beebe (1915) com a criação do hipotético “Tetrapteryx”, que já caiu em esquecimento pela literatura.



**Figura 7.1** Exemplos de celurossauros emplumados não avianos, todos procedentes da China e aproximadamente na mesma escala. (A) *Micropteryx gui*, um dromeossaurídeo do Cretáceo Inferior. (B) *Sinosauropteryx milleni*, outro dromeossaurídeo do Cretáceo Inferior. (C) *Anchiornis huxleyi*, um troodontídeo do Jurássico Superior. (D) *Epidexipteryx hui*, um escansoriopterigídeo do Jurássico Médio a Superior.

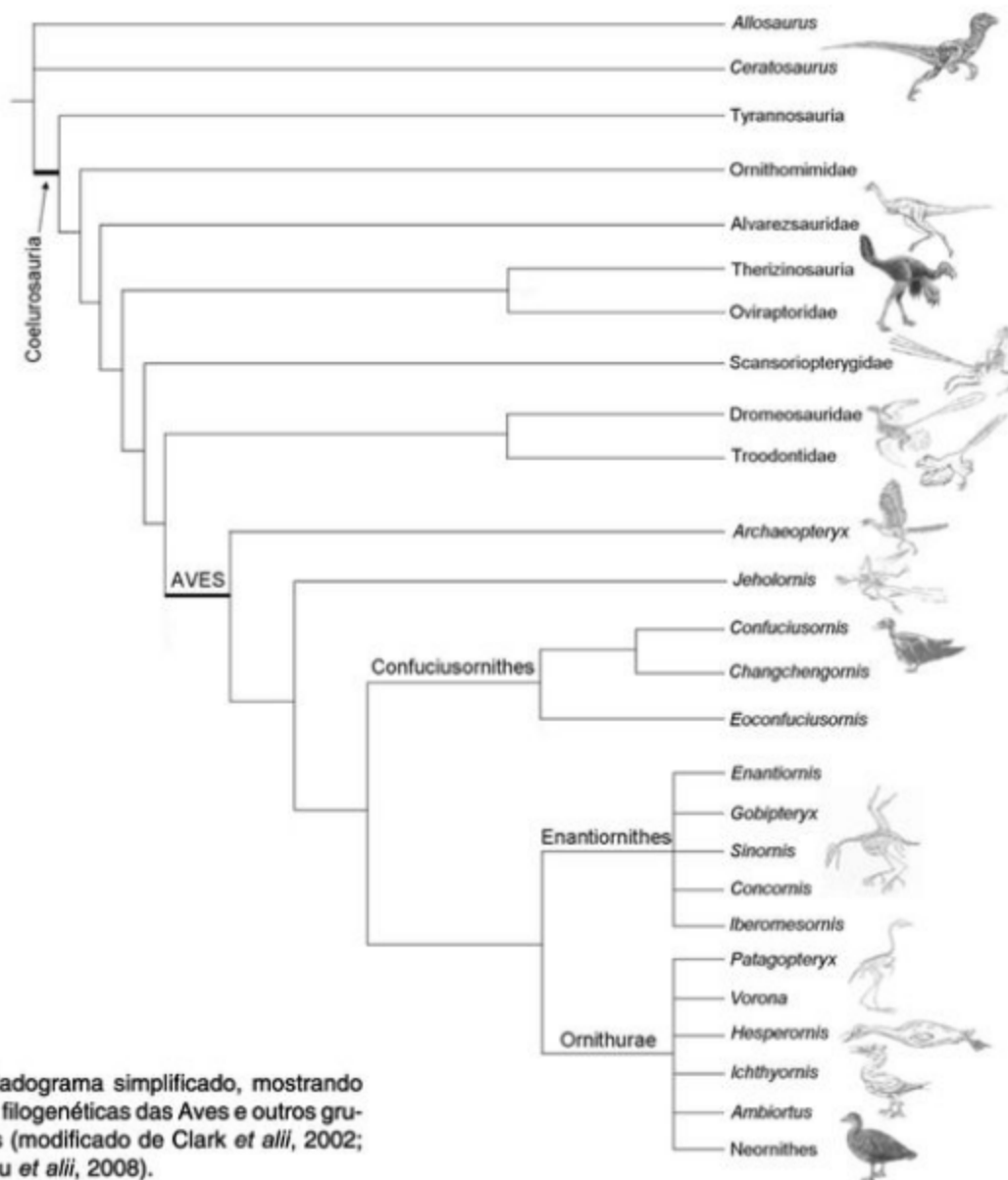


Na figura 7.2 é apresentada uma filogenia simplificada dos Coelurosauria incluindo Aves, com base principalmente em Clark *et alii* (2002), Chiappe (2002) e Zhou *et alii* (2008).

## Classificação

É complexo tratar a classificação das Aves, sendo impossível não gerar polêmicas e discórdias. Por questão didática, preferimos tratar aqui somente as formas do Mesozoico dentro de uma sistemática

filogenética, adotando-se os termos aplicados no cladograma da figura 7.2. Para as Aves do Cenozoico (Neornithes), levando-se em conta que as Aves são tradicionalmente consideradas como uma classe de Tetrapoda, usaremos uma sistemática Lineana, dentro da literatura ornitológica atual. Assim, apresentamos algumas características dos principais grupos de aves. A seguir são tratados os táxons superiores e as ordens mais representativas, com especial ênfase naquelas que contam com representantes fósseis na América do Sul e com maior destaque ainda as do Brasil.



**Figura 7.2** Cladograma simplificado, mostrando as possíveis relações filogenéticas das Aves e outros grupos de celurosaurios (modificado de Clark *et alii*, 2002; Chiappe, 2002 e Zhou *et alii*, 2008).

## Classe Aves

## Subclasse Archaeornithes

Ordem Archaeopterygiformes (Jurássico Superior)

## Subclasse Confuciusornithes

Ordem Confuciusornithiformes (Jurássico Superior–Cretáceo Inferior)

## Subclasse Enantiornithes

Ordem Enantiornithiformes (Cretáceo Inferior e Superior)

## Subclasse Ornithurae (Cretáceo Inferior–Recente)

Ordem Patagopterygiformes (Cretáceo Superior)

Ordem Hesperornithiformes (Cretáceo Superior)

Ordem Ambiortiformes (Cretáceo Inferior)

Ordem Ichthyornithiformes (Cretáceo Superior)

## Superordem Neornithes

## Palaeognathae

Ordem Struthioniformes (Paleoceno–Recente).

Avestruzes

Ordem Litornithiformes (Paleoceno–Eoceno)

Ordem Tinamiformes (Mioceno–Recente).

Inambus

## Neognathae

Ordem Sphenisciformes (Cretáceo Superior–Recente). Pinguins

Ordem Gaviiformes (Cretáceo Superior–Recente).

Gávias

Ordem Podicipediformes (Oligoceno–Recente).

Mergulhões

Ordem Procellariiformes (Oligoceno–Recente).

Albatrozes

Ordem Pelecaniformes (Eoceno–Recente).

Pelicanos

Ordem Ciconiiformes (Oligoceno–Recente). Cegonhas

Ordem Cathartiformes (Eoceno–Recente).

Condores, urubus

Ordem Phoenicopteriformes (Eoceno–Recente).

Flamingos

Ordem Anseriformes (Eoceno–Recente). Patos, inhamas

Ordem Falconiformes (Eoceno–Recente). Falcões, gaviões

Ordem Galliformes (Eoceno–Recente). Faisões, mutuns

Ordem Ralliformes (Paleoceno–Recente). Saracuras, seriemas

Ordem Charadriiformes (Cretáceo–Recente). Gaivotas

Ordem Columbiformes (Eoceno–Recente).

Pombos

Ordem Psittaciformes (Eoceno–Recente). Papagaios  
Ordem Cuculiformes (Eoceno–Recente). Cucos, anus

Ordem Strigiformes (Paleoceno–Recente). Corujas

Ordem Caprimulgiformes (Eoceno–Recente). Curiangos

Ordem Apodiformes (Eoceno–Recente).

Andorinhões, beija-flores

Ordem Coraciiformes (Eoceno–Recente). Martin-pescadores

Ordem Piciformes (Oligoceno–Recente). Pica-paus, tucanos

Ordem Passeriformes (Mioceno–Recente). Pássaros

A. Subclasse Archaeornithes  
(Jurássico Superior)

Existe ainda um consenso de se considerar como Aves “o ancestral comum de *Archaeopteryx* e as aves modernas mais todos seus descendentes” (Chiappe, 1992; Sereno, 2002). Permanece então o nome de *Archaeopteryx*, que já ostenta o apelido internacional de “Urvögel” (do alemão: primeira ave), como a mais antiga ave conhecida.

Entretanto, uma questão de discórdia refere-se à denominação de *Archaeopteryx* como todos aqueles exemplares de “aves jurássicas” de Solnhofen na Alemanha. A literatura tem mostrado cerca de uma dezena de exemplares, todos procedentes da Alemanha (Bavária), das jazidas de Solnhofen (Titoniano: Jurássico–Superior, aproximadamente 150 milhões de anos). Existem diferenças nos exemplares quanto ao tamanho e alguns detalhes anatômicos; existem diferenças também quanto à localização em níveis estratigráficos, supondo-se uma diferença de idade entre os exemplares, inferiores a meio milhão de anos (Barthel *et alii*, 1990). As diferenças propiciaram a alguns autores, reconhecer diferentes gêneros e espécies. Petronievicks (1920) propõe para o exemplar de Berlim o nome de *Archaeornis simensis*; para o exemplar de Eichstätt foi proposta a denominação de *Jurapteryx recurva* (Howgate, 1985).

Mais recentemente Elzanowski (2002) propõe o reconhecimento de dois gêneros e quatro espécies de Archaeornithes; assim o exemplar de Londres deve ser considerado o holótipo de *Archaeopteryx lithographica* Meyer, 1861. Apesar da descrição de Meyer (1861) ser

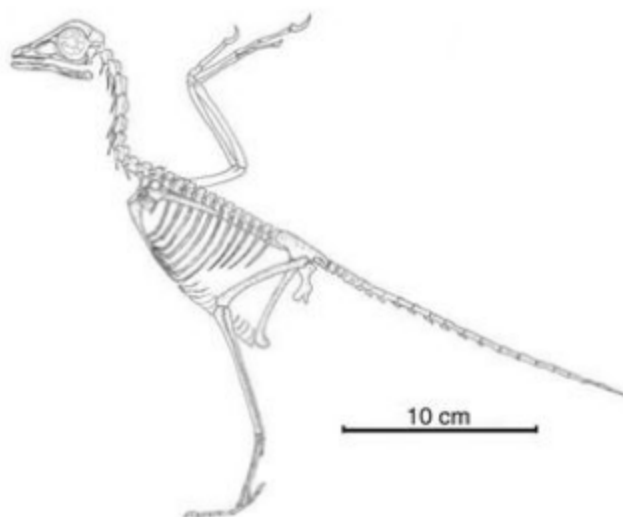
sobre a primeira pena encontrada, existe consenso atual e aprovação da Comissão Internacional de Nomenclatura Zoológica de o nome ser válido para o exemplar de Londres (Elzanowski, 2002). O “exemplar de Berlim”, menor que *Archaeopteryx lithographica*, passa a ser denominado *Archaeopteryx siemensii* Dames, 1897. A menor de todas as espécies é *Archaeopteryx bavarica* Wellnhofer, 1993. O outro gênero é *Wellnhoferia*, com a espécie *W. grandis*, proposto pelo próprio Elzanowski (2001), tratando-se de um exemplar notavelmente maior e mais robusto que todos os demais.

No crânio dos Archacornithes (figuras 7.3 e 7.4B) o ectopterigoide está presente, o esquamosal é reduzido e o pós-orbital parece ser ausente, apesar da discordância de alguns autores (Elzanowski, 2002); dentes presentes no maxilar, pré-maxilar e dentário; vértebras caudais longas com ausência de pigóstilo; ausência de apófises unciformes nas costelas; esterno presente sem formar uma verdadeira quilha ou carena; coracoide curto, articulado com a escápula (não fusionado); fúrcula desenvolvida em forma de bumerangue; gastrália presente; carpo e metacarpo não fusionados; presença do 5º metatarsal. Conhecidos hoje por pelo menos nove esqueletos, os “archaeopteryx” (figura 7.3) são espetaculares, não só pela perfeição de fossilização de alguns exemplares, como pelas próprias características exibidas; seu aspecto “transicional” parece caracterizar por si a origem das aves junto aos dinossauros.

#### Observações:

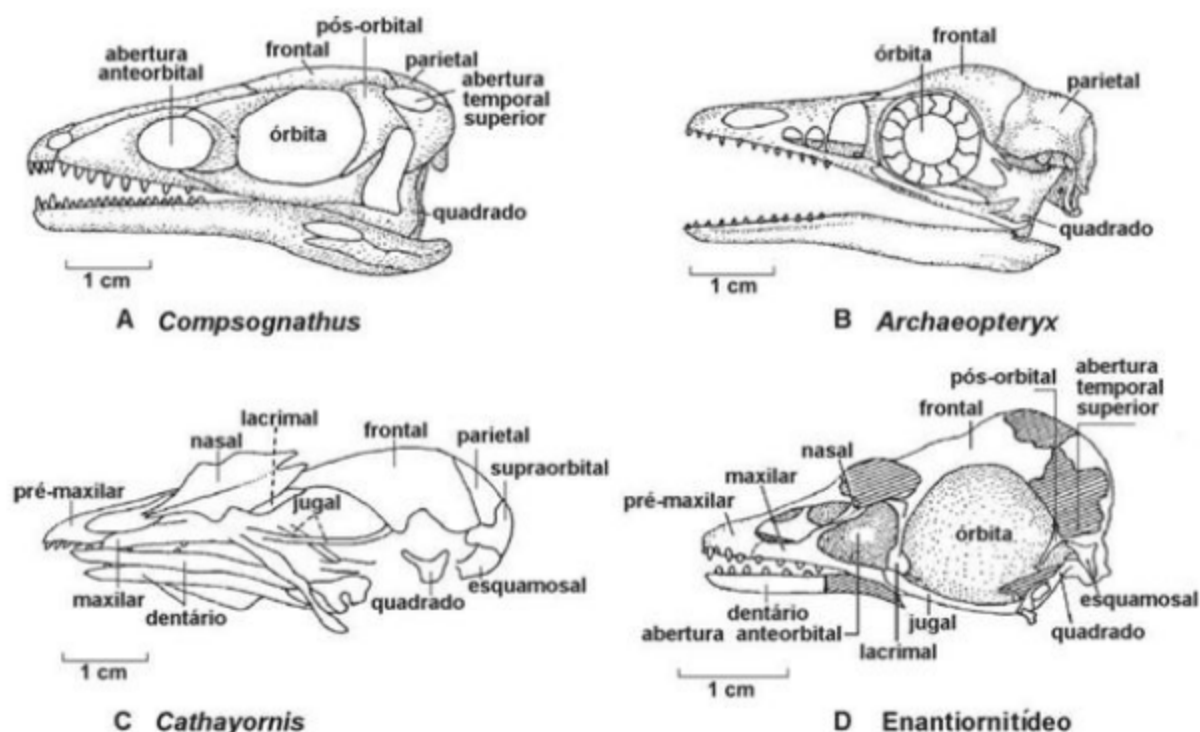
1 – Forster *et alii* (1998) descreveram *Rahonavis ostromi*, com base num esqueleto parcialmente articulado, procedente do Cretáceo Superior de Madagascar. *Rahonavis* apresenta certas semelhanças com *Archaeopteryx* como os metatarsais não fusionados, uma longa cauda e uma fúrcula em forma de bumerangue. Faltam no fóssil, elementos importantes, tais como crânio, ossos da mão e mesmo da cintura escapular para um melhor posicionamento filogenético. Forster *et alii* (1998) e Chiappe (2002) consideram *Rahonavis* como ave, próxima de *Archaeopteryx* (um Archacornithes?), porém Clark *et alii* (2002) acreditam ser *Rahonavis*, um grupo-irmão de *Archaeopteryx*, com afinidades a *Unenlagia* do Cretáceo argentino. Pela falta de mais elementos diagnósticos, preferimos não incluir *Rahonavis* entre as aves.

2 – *Jeholornis prima* Zhou & Zhang, 2002 e seus prováveis sinônimos *Shenzhouraptor sinensis* (Ji *et alii*, 2002a) e *Jixiangornis orientalis* (Ji *et alii*, 2002b) representam realmente uma ave chinesa do Cretáceo Inferior com uma longa cauda provida de 20 a 22 vértebras, sem pigóstilo; apresentam alguns pequenos dentes cônicos na mandíbula; escápula e coracoide não fusionados; os coracoides são curtos e robustos; fúrcula em forma de bumerangue; é inquestionavelmente uma ave basal e bastante próxima a *Archaeopteryx*, mas ainda aguarda melhores estudos e certamente novos exemplares, sendo possível sua inclusão entre os Archacornithes.



**Figura 7.3** Esqueleto reconstituído de *Archaeopteryx*. Jurássico Superior da Bavária, Alemanha (modificado de Elzanowski, 2002).





**Figura 7.4** (A) Crânio de *Compsognathus longipes*, do Jurássico Superior da Alemanha (modificado de Heilmann, 1926). (B) Restauração do crânio de *Archaeopteryx* (modificado de Bühler, 1985). (C) Crânio de *Cathayornis yandica* (= *Sinornis*?), um Enantiornithes do Cretáceo Inferior da China (modificado de Zhongue, 1995). (D) Crânio de um Enantiornithes, possivelmente jovem, do Cretáceo Inferior da Espanha; observar a presença do osso pós-orbital (modificado de Sanz et alii, 1997).

## B. Subclasse Confuciusornithes (Cretáceo Inferior)

São aves conhecidas do Cretáceo Inferior da China. *Confuciusornis sanctus* (Hou et alii, 1995) (figura 7.5A) é a ave mais bem conhecida do Mesozoico, representada por algumas centenas de exemplares (Chiappe et alii, 1999).

Entre os Confuciusornithes está *Eoconfuciusornis zhengi*, descrito recentemente por Zhang et alii (2008), esplendidamente fossilizado, com suas longas penas na cauda, apresentando ainda algumas evidências de ter possuído cores brilhantes, talvez metálicas. *Eoconfuciusornis* é do limite Jurássico-Cretáceo; atualmente é considerada a segunda ave mais antiga conhecida, perdendo em antiguidade apenas para *Archaeopteryx*.

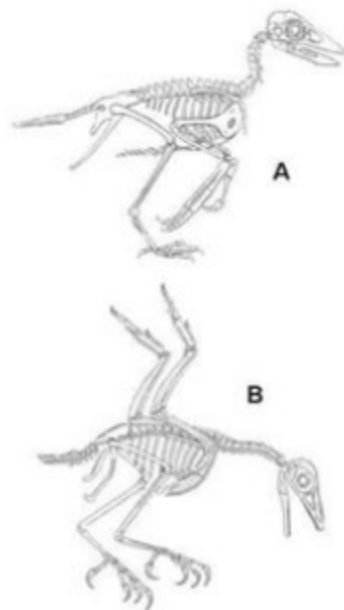
As características anatômicas dos espécimes desta subclasse (figura 7.5A) denotam um crânio tipicamente diápsido com presença do osso pós-orbital, formando as fenestras temporais; ausência de dentes (são as mais antigas aves com bico); cauda óssea pouco

alongada e com um longo pigóstilo; presença de gastrália; presença de processos unciformes nas costelas; esterno com quilha, fúrcula desenvolvida em forma de bumerangue semelhante à de *Archaeopteryx*; metacarpos II e III fusionados na base com o semilunar, mas não incluindo o metacarpal I nesta fusão; presença do metatarsal V como em *Archaeopteryx*; metatarsais fusionados na base, e às vezes o III e o IV fusionados distalmente como em *Changchengornis hengdaoziensis* (Ji et alii, 1999), um outro Confuciusornithes do Cretáceo Inferior da China.

## C. Subclasse Enantiornithes (Cretáceo Inferior a Superior)

Grupo descrito primeiramente por Walker (1981), com base em diversos ossos, na maioria dissociados (figura 7.6), procedentes do Cretáceo Superior (Maastrichtiano) do noroeste da Argentina (Formação Lecho). Várias formas foram descritas de todo

Cretáceo (Inferior e Superior), em todos os continentes, inclusive formas de ambiente marinho. *Gobipteryx minuta*, do Cretáceo Superior da Mongólia, é um Enantiornithes bem representado por ovos fossilizados, que possibilitaram o estudo da osteologia dos embriões (Elzanowski, 1981).



**Figura 7.5** Reconstituição do esqueleto de (A) *Confuciusornis sanctus* (modificado de Chiappe *et alii*, 1999) e (B) *Sinornis santensis* (modificado de Sereno & Chenggang, 1992) ambos do Cretáceo Inferior da China.

São aves de pequeno porte (na maioria, menor que um pombo), com boas adaptações para o voo, com coracoides alongados, esterno com quilha, clavículas fusionadas em “V”, geralmente com um grande hipocleido; carpometacarpo formado, porém não fusionado distalmente (figura 7.6L); os pés eram fortes com unhas desenvolvidas e curvas; algumas formas possuíam dentes (especialmente as do Cretáceo Inferior); a gastrália é presente e a cauda (vértebras caudais) um pouco mais longa que nas aves atuais, com um longo pigóstilo. Subdivisões dentro dos Enantiornithes foram propostas por Chiappe & Walker (2002), Zhou *et alii* (2008), Zhou & Zhang (2006), parecendo ainda precoce uma boa conclusão. A presença do osso pós-orbital em alguns enantiornithes, como *Protopteryx* e *Pengornis* (Zhou *et alii*, 2008), e em um jovem do Cretáceo Inferior da Espanha, Sanz *et alii* (1997) evidenciam as fenestras temporais típicas de um crânio diápsido (figura 7.4D); por outro lado a ausên-

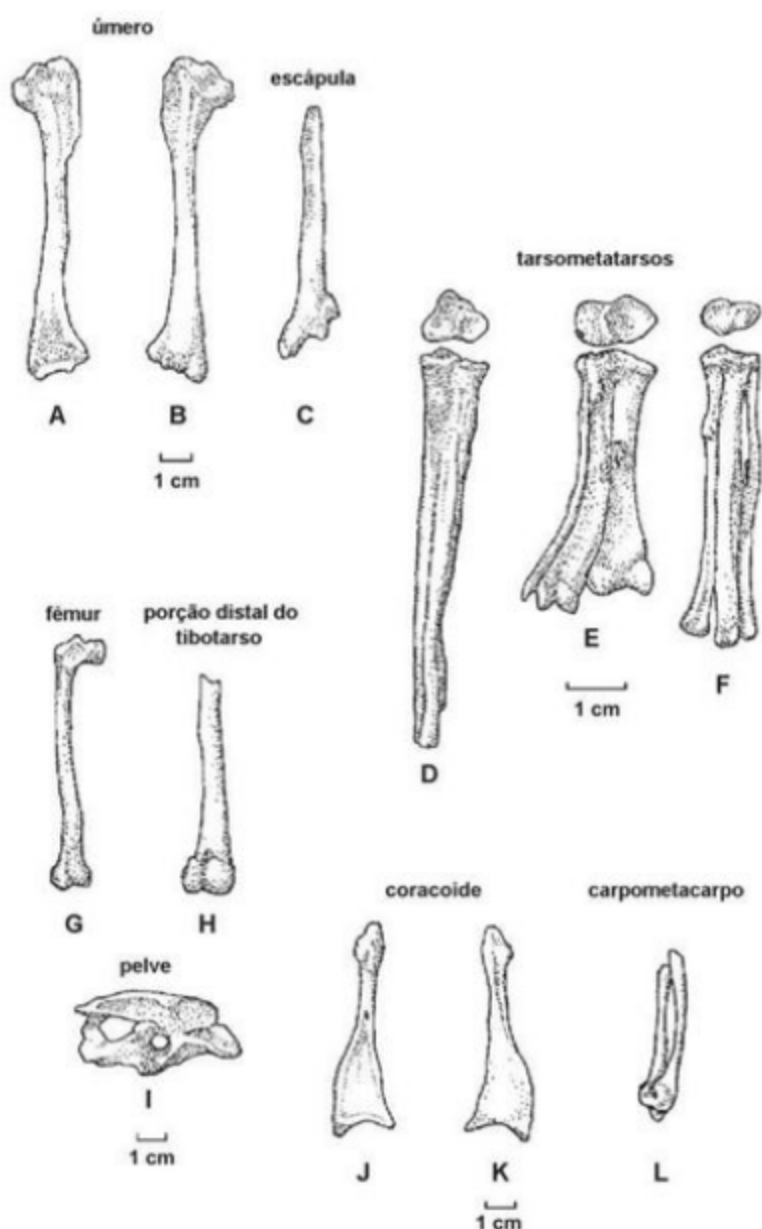
cia do pós-orbital é constatada em muitos outros enantiornithes. Questão semelhante deve ser observada com a presença de dentes em *Longirostravis*, *Yanornis* (Zhou & Zhang, 2006), *Sinornis* (Sereno *et alii*, 2002) (figura 7.5B) e a ausência de dentes em muitos outros. São elementos muito importantes para subdivisão desse grupo, ainda em estudo. Em vários enantiornithes pode ser confirmado, pela fossilização de conteúdos gástricos, que a alimentação dessas aves variava entre insetívoras, carnívoras (lagartos), granívoras (presença de gastrólitos) e piscívoras.

Na América do Sul, além de *Enantiornis leali*, descrito por Walker (1981), outras formas foram descritas, como *Neuquenornis* (Chiappe & Calvo, 1994), *Yungavolucris*, *Lectavis*, *Soroavisaurus* (Chiappe, 1993), todas da Argentina. No Brasil, temos excelente representação de Aves Enantiornithes, do Cretáceo Superior, representadas por muitos ossos, vários associados em esqueletos incompletos, todos de porte muito pequeno e concentrados numa única localidade em Presidente Prudente, São Paulo. Elas representam pelo menos quatro gêneros e espécies (Alvarenga & Nava, 2005) ainda em estudo; essas espécies brasileiras parecem não possuir dentes e tinham o tamanho próximo ao de beija-flores e pardais.

#### D. Subclasse Ornithurae (Cretáceo Inferior–Recente)

Na opinião da maioria dos autores atuais esse grupo é monofilético. Apesar de incluir os Hesperornithiformes e Ichthyornithiformes, chamados “Odontornithes” devido à presença de dentes, podemos considerar todas essas aves bastante avançadas ou modernas. Em todas elas houve a perda total da gastrália; as vértebras caudais são reduzidas em número e comprimento, possuem pré-zigapófises e apresentam pigóstilo. Em todas existe a fusão de ossos formando o carpometacarpo e o tarsometatarso e no tarsometatarso existe a formação do forame vascular distal acima das trócleas 3 e 4.

Entre essas aves, *Ambiortus dementjevi* Kurochkin, 1982, do Cretáceo Inferior da Mongólia, parece ter afinidades com as aves Lithornithiformes (Kurochkin, 1985), que por sua vez apresentam afinidades com as aves Tinamiformes (Palaeognathae).



**Figura 7.6** Ossos de Enantiornithes do Cretáceo Superior da Argentina, utilizados na descrição original de Walker da subclasse Enantiornithes, em 1981. Os tarsometatarsos e os carpometacarpos são fusionados apenas na porção proximal (modificado de Walker, 1981).

### Ordem Patagopterygiformes (Cretáceo Superior)

A espécie que representa esta ordem é *Patagopteryx deferrariisi* (Alvarenga & Bonaparte, 1992) do Cretáceo Superior (Coniaciano) da Argentina (Neuquen), uma forma terrestre de tamanho comparado ao de uma galinha, não voadora, com o esterno largo e sem quilha, com a pelve apresentando duas incisuras posteriores (fenestra

ilioisquiática aberta) como nas aves Palaeognathae. Chiappe (1995), com uma análise filogenética, acredita que *Patagopteryx* seja um clado irmão de Neornithes (figura 7.2). Uma outra ave do Cretáceo Superior de Madagascar, *Vorona berivotrensis*, descrita com base em três exemplares incompletos (Foster *et alii*, 1996), seguramente um Ornithurae que apresenta algumas semelhanças com *Patagopteryx* da Argentina.



### Ordem Hesperornithiformes (Cretáceo Superior)

Aves marinhas ou oceânicas do Hemisfério Norte, com asas extremamente reduzidas. Eram adaptadas à vida na água, excelentes nadadoras e mergulhadoras, existindo indícios de que se reproduziam próximo à água-doce (Tokarik *et alii*, 1997). Tinham dentes implantados em alvéolos, as asas extremamente atrofiadas e os membros posteriores implantados no extremo caudal do corpo e lateralizadas para a natação e mergulho. Seus ossos eram densos e não pneumatizados. Essas aves não ficavam em pé como os pinguins e se locomoviam em terra como as focas, deslizando sobre o ventre. Os Hesperornithidae são bem representados pelos gêneros *Hesperornis* e *Baptornis* do Cretáceo Superior da América do Norte. Os maiores exemplares (*Canadaga*) atingiam até mais de 1,5 metro de comprimento. *Enaliornis*, menos conhecido, é do Cretáceo Inferior. Parece que *Gansus yumenensis* do Cretáceo Inferior da China, uma forma voadora com ossos pneumatizados, pode ser relacionada aos Hesperornithes.

### Ordem Ichthyornithiformes (Cretáceo Superior)

Outro grupo de aves marinhas, boas voadoras e com grande pneumatização dos ossos, certamente com hábitos semelhantes ao das gaivotas. Não são filogeneticamente relacionadas aos Hesperornithidae embora também possuíssem dentes. Deste grupo, apenas *Ichthyornis* do Cretáceo Superior da América do Norte é bem conhecida (Clarke, 2004); tinha tamanho e perfil semelhantes a uma pequena gaivota atual.

### Neornithes ou Aves modernas (Cretáceo Superior–Recente)

Embora muitas ordens de aves modernas já estivessem representadas no Cretáceo Superior como Anseriformes, Charadriiformes, Gaviiformes, Gruiformes, Pelecaniformes e possivelmente Galliformes e mesmo outras ordens (Hope, 2002), esses representantes nunca são relacionados a nenhuma família de aves atuais.

Na realidade, as famílias atuais, salvo algumas exceções, parecem ter sido definidas a partir do

Oligoceno, e somente a partir do Mioceno, assumido a morfologia das famílias modernas. As aves conhecidas para o início do Paleógeno (Paleoceno e Eoceno), frequentemente apresentam características em “mosaico” mesclando famílias e até mesmo ordens diversas (Olson, 1985). Uma recente revisão das aves do Paleógeno (Paleoceno–Eoceno–Oligoceno), de todos os continentes (Mayr, 2009), mostra que a grande maioria das aves do Paleoceno e do Eoceno não se enquadra nas famílias atuais e que muitas dessas famílias do Paleógeno permanecem em “*incertae sedis*”. São fatos da evolução, quase impossíveis de serem enquadrados na sistemática Lineana.

### Morfologia das Aves modernas

As aves são tetrápodes bípedes, onde ocorreu uma extrema diferenciação dos membros anteriores para o voo (figura 7.9), enquanto os posteriores puderam se desenvolver para outros tipos de locomoção e outras funções como correr, nadar, mergulhar, agarrar presas e segurar alimentos.

No **crânio**, os ossos são precocemente **fusionados**, desaparecendo as suturas. As órbitas são extremamente grandes, a caixa craniana é inflada, com notável desenvolvimento do cerebelo. O osso pós-orbital desapareceu nas aves modernas, modificando a condição diápsida basal, como em *Compsognathus* (figura 7.4A), tornando confluyente a abertura temporal superior com a inferior e a órbita (figura 7.8). Em *Archaeopteryx* (figuras 7.3 e 7.4B), essa mudança parece já presente, apesar da dúvida ainda existente sobre a existência do osso pós-orbital e fenestras temporais. Parece paradoxal que aves mais derivadas que *Archaeopteryx*, como os Confuciusornithes e diversos Enantiornithes, apresentem o pós-orbital e as fenestras temporais.

As **vértebras** das aves são tipicamente **heterocélicas** (as articulações entre os corpos vertebrais são em forma de cela de montaria), existindo exceções, especialmente nas últimas torácicas, que podem ser opistocélicas, tais como nos pinguins e biguás, anfiplanas em atobás, ou procélicas como em *Patagopteryx* (Alvarenga & Bonaparte, 1992), uma ave corredora do Cretáceo da Argentina. Ocorrem ainda inúmeras situações intermediárias, quanto à forma das vértebras, em aves atuais e fósseis. Por outro lado, vértebras heterocélicas podem também ser encontradas entre as cervicais de certos quelônios (Pleurodira), possibilitando algumas confusões em peças fósseis isola-

das. As últimas vértebras pré-sacrais podem ser totalmente livres, não aquilosas, como nas aves ratitas, albatrozes, garças, cegonhas, patos, urubus, gaviões, papagaios, picapaus, pássaros, ou com exceção da última pré-sacral, pode-se ter três ou quatro vértebras totalmente fusionadas formando o osso notário (também presente em Pterosauria), como acontece em tinamídeos, galináceos, falcões e pombas. Ocorrem, ainda, situações intermediárias com um notário malformado, que pode ser observado em biguás, flamingos e grouns.

As vértebras lombares e sacrais nas aves são todas fusionadas formando o **sinsacro**, que pode incluir ainda as últimas torácicas e as primeiras caudais, quase sempre fusionadas também com os ílios (fazem exceção os Procellariiformes e Charadriiformes, onde os ílios não se fundem com o sinsacro). As vértebras caudais formam uma longa cauda em *Archaeopteryx* (figura 7.3), com cerca de 22 vértebras, na maioria alongadas, sem a formação de um pigóstilo (fusão das últimas vértebras caudais). Nas aves Confuciusornithes e Enantiornithes, ambas do Mesozoico, as vértebras caudais livres são em número de oito ou nove e mais um pigóstilo bastante longo (figura 7.5A e B). Nas aves modernas as vértebras caudais livres são, geralmente, em número de cinco ou seis e mais o pigóstilo (figura 7.8).

As costelas das aves possuem uma característica muito peculiar que são os processos uncinados (ou unciformes), uma expansão caudal no meio do corpo da costela, que geralmente ultrapassa a costela consecutiva (figuras 7.5A e 7.8). Embora característicos das aves, os processos uncinados (ou formações similares) são encontrados também em certos anfíbios extintos (*Ichthyostega*), répteis (*Sphenodon*) e mesmo em alguns Therapsida (Gardiner, 1993); entre as aves modernas, não ocorrem nas inhumas (Anseriformes-Anhimidae).

As aves desenvolveram o **osso esterno**, bem ossificado, com uma quilha mediana (carena) onde se originam os músculos utilizados no voo (figuras 7.7 e 7.8). Nas aves que perderam a capacidade de voar, essa quilha tende a se atrofiar e chega a desaparecer como nas ratitas; nos pinguins, o mergulho com propulsão também pelas asas, manteve a quilha com a mesma finalidade do voo.

A **cintura escapular** e os **membros anteriores** apresentam a estrutura básica dos dinossauros, obviamente com as modificações impostas pela aquisição do voo. O coracoide tornou-se mais alongado, servindo como esteio para o músculo supracoracóideo elevar as asas durante o voo, enquanto o músculo peitoral trabalha diretamente abaixando a asa (figura 7.7). A **fúrcula**, tradicionalmente considerada uma estru-

tura típica das aves, parece resultar da fusão das duas clavículas, muito embora essa homologia seja ainda questionada (Bryant & Russell, 1993). Curiosamente, a **fúrcula** parece ser uma estrutura atrofiada em dinossauros celurosauros, aparecendo bastante desenvolvida em *Archaeopteryx* e Confuciusornithes.

Os membros anteriores de *Archaeopteryx* são muito mais semelhantes aos dos celurosauros que os das aves atuais (figura 7.9). Nas aves modernas, o esqueleto da asa é formado pelo úmero, ulna, rádio, o carpo constituído de dois ossos carpais livres (radial e ulnar) e uma parte do carpo (especialmente o semilunar) fusionada com os três metacarpianos, formando o carpometacarpo. Bastante característico das aves, o carpometacarpo é constituído por dois núcleos de ossificação carpais e mais os metacarpais 1, 2 e 3; essa sequência de metacarpais e de dígitos é uma evidente conclusão pela observação filogenética dos dinossauros e das aves (figura 7.9). Uma discussão ainda recente propõe que esses metacarpais e falanges sejam os 2, 3 e 4, conforme interpretações embrionárias (Hinchliffe, 1985; Burke & Feduccia, 1997), contrariando a origem dinossauriana das aves; entretanto, vários outros trabalhos de embriologia corroboram a ideia de que os dedos das aves modernas sejam realmente os dedos 1, 2 e 3 (Vargas, 2005). O dígito 1 que forma a álula possui uma ou duas falanges nas aves atuais e, em várias delas, especialmente nos jovens, a falange distal pode possuir uma unha em forma de garra (e. g. *Opisthocomus*, Galliformes, Gruiformes).

Na **pelve** das aves, o púbis e o ísquio fundem-se ao ílio; nas formas mais primitivas, tais como *Archaeopteryx*, Confuciusornithes e Enantiornithes, os púbis são mais verticalizados, longos, com a extremidade distal dilatada, às vezes unidos distalmente formando uma sínfise púbica, muito semelhante ao que acontece nos celurosauros não avianos (figuras 7.3 e 7.5).

A estrutura dos membros posteriores é também semelhante à dos celurosauros basais; a diferença em relação a estes está na fíbula atrofiada distalmente, na tíbia fusionada com parte do tarso (astrágalo e calcâneo) formando o tibiotarso, e no tarsometatarso representado pelos metatarsais II, III e IV, geralmente alongados e fusionados proximalmente com os três ossos tarsais (figura 7.10); o metatarsal I (figura 7.8) nas aves modernas é articulado ao extremo distal do tarsometatarso (figura 7.8). Importante assinalar que em Archaeornithes e Confuciusornithes o metatarsal V está presente, embora atrofiado e restrito à extremidade proximal do tarsometatarso (figuras 7.3 e 7.5A).



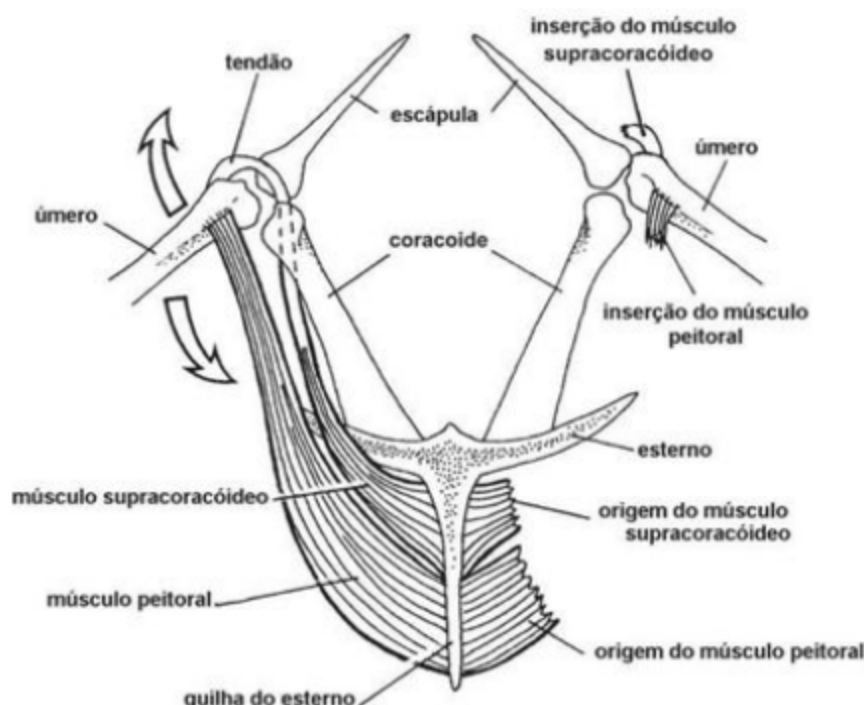


Figura 7.7 Representação esquemática da ação dos principais músculos do voo das aves.

Outro detalhe anatômico evolutivo importante, em relação aos dinossauros, é que as aves perderam os dentes (ainda presentes em *Archaeopteryx* e outras aves mesozoicas) e adquiriram um bico, já presente nos Confuciusornithes.

#### Ordem Gaviiformes (Cretáceo Superior–Recente)

*Neogaeornis wetzeli*, conhecido apenas pelo tarsometatarso, do Cretáceo Superior do Chile (Maastrichtiano), foi sempre citado como um pequeno Hesperornithiformes. Olson (1992) reestudou o exemplar, concluindo ser este um representante dos Gaviiformes. Existe boa representatividade de material ainda inédito de Gaviiformes procedentes do Cretáceo Superior da Antártica. Mais recentemente, Chatterjee (2002) descreveu *Polarornis gregorii*, um Gaviidae do Cretáceo Superior da Península Antártica, demonstrando que essas aves, hoje tipicamente boreais, eram austrais no Cretáceo Superior.

#### Ordem Struthioniformes (Paleoceno–Recente)

Incluimos nessa ordem, as famílias Struthionidae, Rheidae, Casuariidae e Apterygiidae. Não obstante, o monofilismo desse grupo seja questionado de duas formas: como exemplo de convergência (Olson, 1985), ou ainda como não monofilético se excluirmos os Tinamiformes (Harshman *et alii*, 2008).

A mais antiga ratita (do Latim, *ratitis* = jangada, alusão à ausência de quilha no esterno, pois as jangadas não apresentavam quilha como os barcos) conhecida é *Diogenornis fragilis* do Paleoceno Superior (Itaboraense) do Brasil (Rio de Janeiro). *Diogenornis* não deve ser incluído na família Rheidae, assemelhando-se mais aos Casuariidae do que com as emas sul-americanas (Alvarenga, 1983; 2010).

Da família Rheidae, são conhecidos representantes no Terciário médio da Argentina (Tambussi, 1995), tais como *Opisthodactylus patagonicus* (Mioceno Inferior), *Heterorhea dabbeni* e *Hinasuri* (Plioceno).

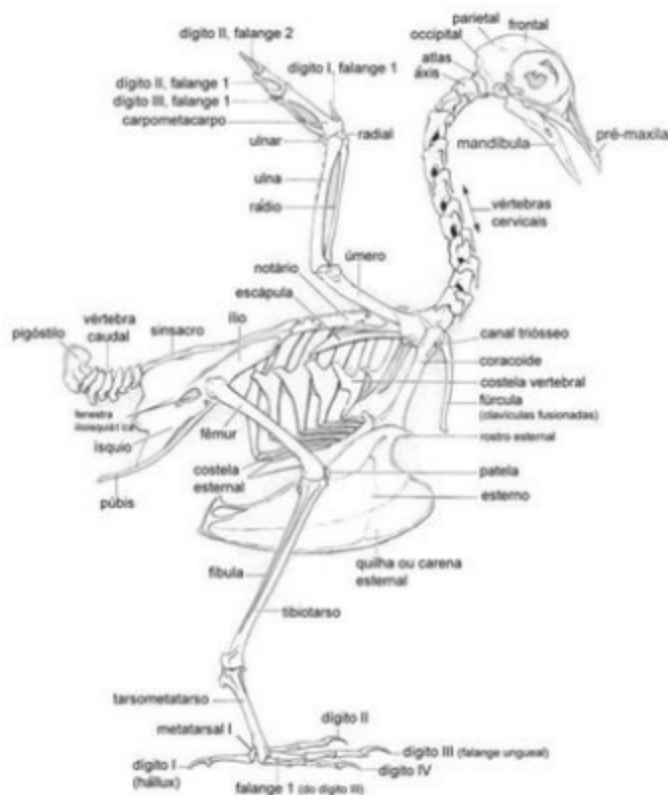


Entre as ratitas estão talvez as maiores aves que já existiram (ver sobre os Ralliformes-Phorusrhacidae); a ave-elefante, *Aepyornis maximus* (Aepyornithidae) do Pleistoceno–Recente de Madagascar atingiu perto de 400 kg de massa e foi extinta há cerca de 600 anos. Os moas da Nova Zelândia (família Dinornithidae) caracterizam-se pela perda total não só das asas mas também da cintura escapular; *Dinornis giganteus* foi a maior espécie, com cerca de três metros de altura e perto de 400 kg de massa; os moas foram extintos há cerca de 300 anos. A família Dromornithidae, constituída também de gigantescas aves, viveu do Plioceno até o Pleistoceno na Austrália; *Dromornis* tinha porte similar a *Aepyornis*. Hoje acredita-se que não eram relacionadas às ratitas, mas sim apresentavam relações filogenéticas com os Anseriformes.

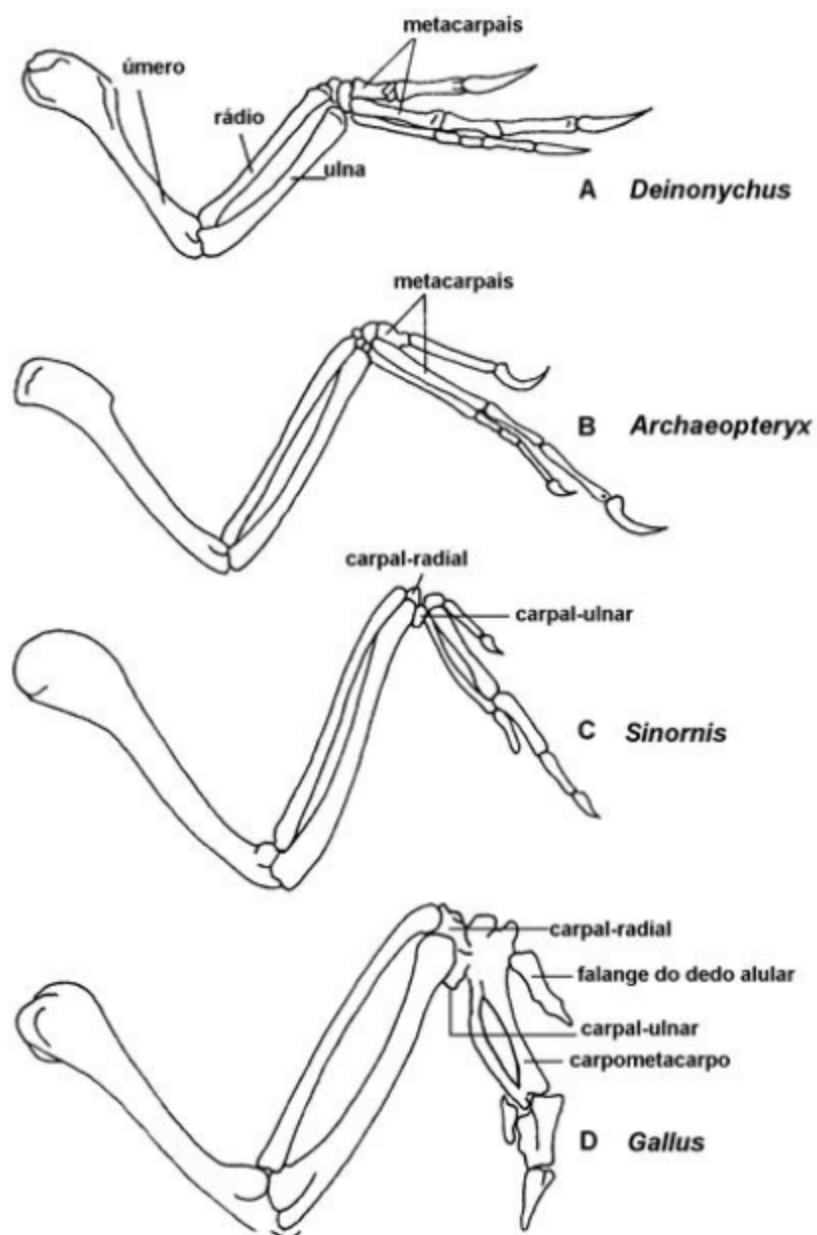
Apesar das ratitas serem consideradas características do Hemisfério Sul, algumas formas foram descritas para a Europa como *Remiornis* (Martin, 1992) do Paleoceno Superior da França, e *Paleotis* (Houde & Haubold, 1987) do Eoceno Médio da Alemanha.

### Ordem Litornithiformes (Paleoceno–Eoceno)

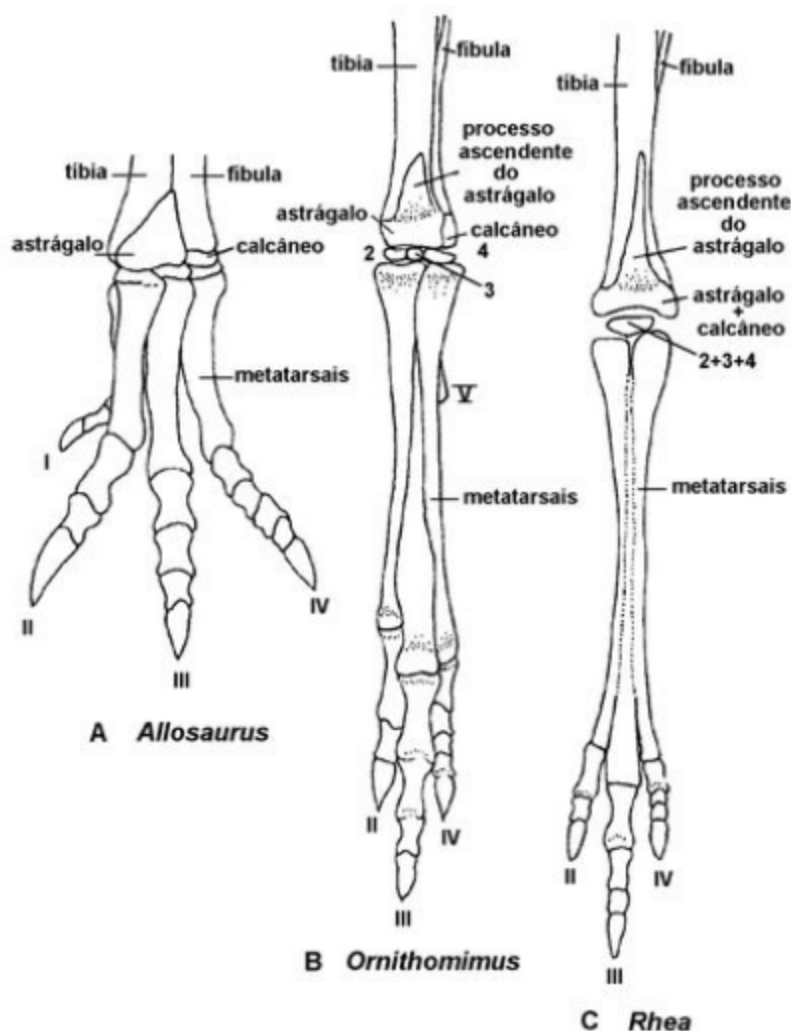
Ordem amplamente disseminada no Paleoceno e no Eoceno da América do Norte e da Europa (Houde, 1988); estreitamente próxima aos Tinamiformes sul-americanos, seus representantes tinham tamanho similar ou pouco maior que o dos tinamídeos atuais.



**Figura 7.8** Esqueleto de pombo-doméstico (*Columa livia*) em vista lateral, mostrando as principais características das aves modernas (modificado de Proctor & Lynch, 1993).



**Figura 7.9** Comparação do esqueleto do membro anterior de (A) Dinosauria, Coelurosauria (*Deinonychus*). (B) *Archaeopteryx lithographica*. (C) Enantiornithes: *Sinornis santensis*. (D) Ave atual: *Gallus domesticus* (modificado de Sereno & Chenggang, 1992).



**Figura 7.10** Comparação do esqueleto dos pés em: (A) Dinosauria, Carnosauria (*Allosaurus*). (B) Dinosauria Ornithomimidae (*Ornithomimus*). (C) Ave atual: jovem de ema (*Rhea americana*). (A e B modificados de Osborn, 1917). Em algarismos arábicos: ossos tarsais; em algarismos romanos: metatarsais e dígitos.

#### Ordem Tinamiformes (Mioceno–Recente)

Conhecidos somente da América do Sul e América Central, os representantes mais antigos datam do Mioceno Superior da Argentina (Tambussi, 1987).

#### Ordem Sphenisciformes (Cretáceo Superior–Recente)

Os pinguins, atuais e fósseis, são exclusivos do Hemisfério Sul, das regiões Antárticas ou próximas destas. Parecem ser aparentados aos Procellariiformes

e Gaviiformes. Perderam a capacidade para o voo, ganhando habilidade para remar com as asas e mergulhar com forte propulsão nos pés e também nas asas; fósseis são conhecidos desde o Paleoceno e certamente do Cretáceo Superior (Mayr, 2009); algumas formas extintas como *Palaeoudyptes*, das ilhas Seymour na Antártica, tinham a altura de um homem.

#### Ordem Pelecaniformes (Eoceno–Recente)

Nesta ordem, há uma interessante família, Pseudodontornithidae, dotada de falsos dentes forma-



dos por projeções ósseas. Grandes voadoras marinhas e provavelmente piscívoras, do Terciário de vários continentes, inclusive Antártica (Tonni & Tambussi, 1985) e na costa Pacífica da América do Sul, com importantes registros para o Chile e o Peru.

Ainda entre os Pelecaniformes, a família Anhingidae merece especial destaque, com vários registros na América do Sul, testemunhando a existência de uma larga faixa de água doce durante o Mioceno/Plioceno, desde a Colômbia (Caribe), através do Acre e leste do Peru, para o Pantanal, noroeste da Argentina e para o Sul até a Patagônia argentina e chilena. Assim, temos *Anhinga grandis* na Colômbia e no Acre. Ainda no Acre, juntamente com *A. grandis*, temos a presença de *Macranhinga ranzi* (uma forma gigante), *Anhinga minuta* (uma forma anã) e *Anhinga fraileyi* (Campbell, 1996; Alvarenga & Guilherme, 2003). Na Argentina temos a ocorrência de *Macranhinga paranensis* (Noriega, 1992) e no sul do Chile de *Meganhinga chilensis* (Alvarenga, 1995b). A família Anhingidae é um forte indicador de água doce; os gêneros *Meganhinga* e *Macranhinga* são representados por formas gigantes e não voadoras.

### Ordem Cathartiformes (Eoceno-Recente)

A composição desta ordem é ainda ponto de discussão e discórdia, ainda longe de um acordo unânime. Uma grande parte dos taxonomistas inclui nela as famílias Teratornithidae e Vulturidae (= Cathartidae).

Entre os Teratornithidae está a maior ave voadora conhecida, *Argentavis magnificens*, do Mioceno superior (Huayqueriano) da Argentina, com massa estimada em 120 kg e uma envergadura de 7,5 metros (Campbell & Tonni, 1980). Outros Teratornithidae, do tamanho de um condor, são conhecidos do Pleistoceno da América do Norte. Na Bacia de Taubaté, Formação Tremembé, é conhecido o mais antigo Teratornithidae: *Taubatornis campbelli* (Olson & Alvarenga, 2002).

Os Vulturidae compreendem os urubus e condores. Embora típicos e exclusivos do Continente Americano, existem registros seguros de Vulturidae no Eoceno e no Oligoceno da Europa (Mourer-Chauviré, 2002). O mais antigo representante conhecido na América é *Brasilogyps faustoi*,

um urubu do Oligoceno da Bacia de Taubaté (Alvarenga, 1985a). Vários outros registros de Vulturidae testemunham a abundância de formas dessas aves na América do Sul durante o Pleistoceno, certamente relacionados ao triunfo da megafauna; entre eles citamos *Gymnogyps howardae* e *Geronogyps relictus*, ambos do Peru (Campbell, 1979), e ainda *Wingegyps cartellei* (Alvarenga & Olson, 2004) e *Pleistovultur nevesi* (Alvarenga et alii, 2008), ambos do Brasil.

### Ordem Phoenicopteriformes (Eoceno-Recente)

São os flamingos, com uma família atual, Phoenicopteridae, com fósseis desde o Eoceno (Europa), e pelo menos mais duas famílias extintas: Palaelodidae, numerosa e abundante em quase todos os continentes, especialmente no Mioceno, presente na Bacia de Taubaté (Oligo-Mioceno) e Agnopteridae da Europa, Oriente Médio e Brasil (*Agnopterus sicki*), também da Bacia de Taubaté (Alvarenga, 1990). Flamingos são aves típicas de águas salobras ou salgadas (alcalinas); no caso do lago da Formação Tremembé, essas aves constituem um forte indicativo de um extenso lago raso de água alcalina, como paleoambiente da Formação Tremembé.

### Ordem Anseriformes (Eoceno-Recente)

Compreende os patos (Anatidae) cosmopolitas e as inhumas (Anhimidae) sul-americanas. Fósseis de Anatidae são conhecidos desde o Eoceno da América do Norte. Na Bacia de Taubaté, Estado de São Paulo (Oligo-Mioceno), existem fósseis ainda não descritos de Anatidae. Ainda desta bacia procede a primeira forma de Anhimidae fóssil descrita: *Chaunoides antiquus* (Alvarenga, 1999), semelhante e um pouco menor que o atual tachã (*Chauna*).

*Chaunoides antiquus* é a ave melhor representada (ou mais abundante) na Formação Tremembé, com diversos espécimes (ossos ou segmentos ósseos) que representam quase todo o esqueleto.

### Ordem Galliformes (Eoceno–Recente)

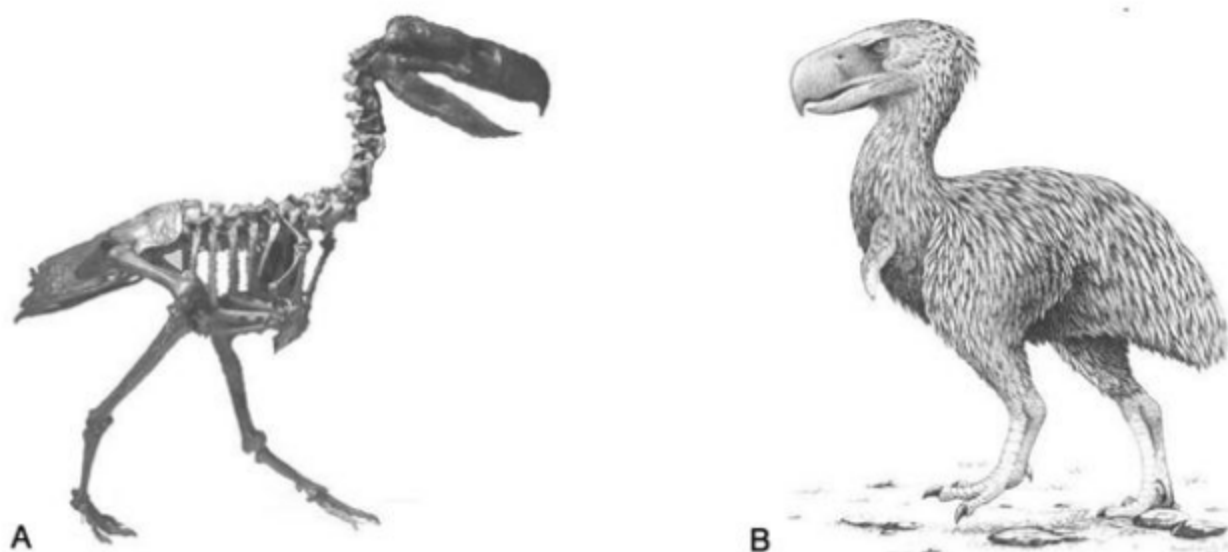
Os fósseis mais antigos dessa ordem datam do Eoceno da América do Norte e da Europa. Na Bacia de Taubaté (Oligo–Mioceno) são registrados *Taubacrex granivora* e *Ameripodius silvasantosi* (Alvarenga, 1988; 1995a). *Taubacrex* foi originalmente descrita na família Rallidae, ordem Ralliformes (Alvarenga, 1988), porém seguramente deve ser atribuída à família Quercymegapodiidae, que possui vários representantes no Oligo–Mioceno da França, inclusive uma classificada no gênero *Ameripodius* (*Ameripodius alexis*) do Mioceno Inferior da França (Mourer-Chauviré, 2000). Os Quercymegapodiidae apresentam algumas semelhanças com as formas atuais (Megapodiidae) da região australiana, como, por exemplo, os coracoides, que podem ser levemente curvos (destoando dos demais Galliformes).

### Ordem Ralliformes (Paleoceno–Eoceno)

Ordem representada por mais de 10 famílias. Uma família extinta, Phorusrhacidae, é constituída de aves não voadoras, corredoras, carnívoras e de grande

porte, que viveram no Terciário da América do Sul. Os Phorusrhacidae eram bastante próximos dos atuais Cariamidae (também da América do Sul) e algumas confusões existem nas identificações de alguns fósseis. São conhecidos 13 gêneros e 18 espécies (Alvarenga & Hofling, 2003; Bertelli *et alii*, 2007), sendo as menores, um pouco maiores que as atuais seriemas (Cariamidae), e as maiores, como *Brontornis burmeisteri* do Mioceno da Argentina, com o tamanho similar, se não maior, ao da ave-elefante, *Aepyornis* (Struthioniformes), atingindo mais de 350 kg, estando entre as maiores aves já existentes.

A forma mais antiga de Phorusrhacidae é *Paleopsilopterus* do Paleoceno de Itaboraí, Rio de Janeiro (Alvarenga, 1985b), um dos representantes de menor porte. Da Bacia de Taubaté (Oligo–Mioceno) foi descrito *Paraphysornis brasiliensis* (Alvarenga, 1982; 1993) com base em um esqueleto quase completo. Bastante grande, atingia perto de dois metros de altura (figura 7.11). Os Phorusrhacidae são aves tipicamente sul-americanas; no Plioceno uma forma de grande porte, *Titanis walleri*, atingiu a América do Norte depois do surgimento do istmo do Panamá. Os Phorusrhacidae sobreviveram até o final do Pleistoceno na América do Sul.



**Figura 7.11** *Paraphysornis brasiliensis*, um gigantesco Phorusrhacidae do Oligo–Mioceno da Bacia de Taubaté, Estado de São Paulo; cerca de 1,80 m de altura. (A) Reconstituição do esqueleto. (B) Reconstituição da ave em vida (por E. Brettas).



### Ordem Columbiformes (Eoceno–Recente)

Compreende os pombos (Columbidae) com fósseis desde o Mioceno da Europa, os cortiços ou gangas (Pteroclididae) do Velho Mundo com fósseis desde o Eoceno, também da Europa. O dodo representa uma terceira família, Raphidae, da Ilha Maurício, no Oceano Índico Ocidental, e foi extinto recentemente, há cerca de 300 anos. O nome dodo tem origem na língua portuguesa de “doudo” ou “doido” devido ao seu comportamento parado; sem temor aos homens, eram facilmente apanhados pelos marinheiros portugueses.

### Aplicações

Os fósseis de aves são extremamente úteis para a interpretação de paleoambientes. As aves fósseis prestam-se também aos estudos de paleobiogeografia; a distribuição atual das ratitas, no Hemisfério Sul, é frequentemente usada como exemplo de distribuição vicariante (Cracraft, 1974) pela fragmentação da Gondwana. Por outro lado, as grandes voadoras podem ser encontradas em sedimentos muito distantes, permitindo uma comparação de paleoambientes e datações geológicas entre bacias sedimentares até de continentes diferentes. Exemplo disto está nos gêneros de flamingos *Palaelodus* e *Agnopterus* e o galiforme *Ameripodius* identificados na Bacia de Taubaté e no Velho Mundo (Alvarenga, 1990; Mourer-Chauviré, 2000).

### Referências

- ALVARENGA, H. 1982. Uma gigantesca ave fóssil do Cenozoico brasileiro: *Physornis brasiliensis* sp. n. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 54(4): 697-712.
- ALVARENGA, H. 1983. Uma ave ratita do Paleoceno brasileiro: Bacia calcárea de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro, Brasil. *Boletim do Museu Nacional*, nova série, Geologia, Rio de Janeiro, 41: 1-11.
- ALVARENGA, H. 1985a. Notas sobre os Cathartidae (Aves) e descrição de um novo gênero do Cenozoico brasileiro. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 57(3): 349-357.
- ALVARENGA, H. 1985b. Um novo Psilopteridae (Aves-Gruiformes) dos sedimentos Terciários de Itaboraí, Rio de Janeiro, Brasil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 8, Rio de Janeiro, 1983. MME-DNPM, ser. Geologia, 27: 17-20.
- ALVARENGA, H. 1988. Ave fóssil (Gruiformes: Rallidae) dos folhelhos da Bacia de Taubaté. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 60(3): 321-328.
- ALVARENGA, H. 1990. Flamingos fósseis da Bacia de Taubaté, Estado de São Paulo, Brasil: descrição de nova espécie. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 62(4): 335-345.
- ALVARENGA, H. 1993. *Paraphysornis* novo gênero para *Physornis brasiliensis* Alvarenga, 1982 (Aves: Phorusrhacidae). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 65(4): 403-406.
- ALVARENGA, H. 1995a. Um primitivo membro da ordem Galliformes (Aves) do Terciário da Bacia de Taubaté, Estado de São Paulo, Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 67(1): 33-44.
- ALVARENGA, H. 1995b. A large and probably flightless aninga from the Miocene of Chile. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, Frankfurt am Main, 181: 149-161.
- ALVARENGA, H. 1999. A fossil screamer (Anseriformes: Anhimidae) from the Middle Tertiary of Southeastern Brazil. *Smithsonian Contribution to Paleobiology*, 89: 223-230.
- ALVARENGA, H. 2010. *Diogenornis fragilis* Alvarenga, 1985 restudied: a South American ratite closely related to Casuariidae. In: INTERNATIONAL ORNITHOLOGICAL CONGRESS, 25, Campos do Jordão, 22-28 August, 2010, p. 143.
- ALVARENGA, H. & BONAPARTE, J. 1992. A new flightless landbird from the Cretaceous of Patagonia. *Los Angeles County Museum of Natural History, Science Series*, Los Angeles, 36: 51-64.
- ALVARENGA, H. & GUILHERME, E. 2003. The aningas (Aves: Anhimidae) from the Upper Tertiary (Miocene-Pliocene) of southwestern Amazonia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23(3): 614-621.
- ALVARENGA, H. & HÖFLING, E. 2003. Systematic Revision of the Phorusrhacidae (Aves: Ralliformes). *Papéis Avulsos de Zoologia*, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, 43(4): 55-91.
- ALVARENGA, H. & OLSON, S. L. 2004. A new genus of tiny condor from the Pleistocene of Brazil (Aves: Vulturidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 117: 1-9.



- ALVARENGA, H. & NAVA, W. 2005. Aves Enantiornithes do Cretáceo Superior da Formação Adamantina do Estado de São Paulo. In: CONGRESSO LATINO-AMERICANO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, 2, Rio de Janeiro, Museu Nacional, UFRJ, 10 a 12 de agosto de 2005, *Boletim de Resumos*, p. 20.
- ALVARENGA, H.; BRITO, G.; MIGOTTO, R.; HUBBE, A. & HÖFLING, E. 2008. *Pleistocultur nevesi* gen. et sp. nov. (Aves Vulturidae) and the diversity of condors and vultures in the South American Pleistocene. *Ameghiniana*, 45(3): 613-618.
- BAKKER, R. T. 1987. *The dinosaur heresies: a revolutionary view of dinosaurs*. Avon, The Bath Press, 481 p.
- BEEBE, C. W. 1915. A tetrapteryx stage in the ancestry of birds. *Zoologica*, New York, 2: 39-52.
- BRYANT, H. & RUSSEL, A. 1993. The occurrence of clavicles within dinosaurian: implication for the homology of the avian furcula and the utility of negative evidence. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 13(2): 171-184.
- BÜHLER, P. 1985. On the morphology of the skull of *Archaeopteryx*. In: HECHT, M.; OSTROM, J.; VIOHL, G. & WELLNHOFER, P. (eds.). *The beginnings of birds*, Eichstätt, Freunde des Jura-Museums, p. 135-140.
- BURKE, A. & FEDUCCIA, A. 1997. Developmental patterns and the identification of homologies in Avian hand. *Science*, 278: 666-668.
- CAMPBELL Jr., K. E. 1996. A new species of giant anHINGE (Aves: Pelecaniformes: Anhingidae) from the Upper Miocene (Huayquerian) of Amazonian Peru. *Contribution in Science*, Natural History Museum of Los Angeles County, 460: 1-9.
- CAMPBELL, K. & TONNI, E. 1990. A new genus of teratorn from the Huayquerian of Argentina (Aves: Teratornithidae). *Contribution in Science Natural History Museum of Los Angeles County*, Los Angeles, 330: 59-68.
- CHATTERJEE, S. 2002. The morphology and systematics of *Polarornis*, a Cretaceous Loon (Aves: Gaviidae) from Antarctica. In: ZHOU, Z. & ZHANG, F. (eds.). PROCEEDINGS OF THE SYMPOSIUM OF THE SOCIETY OF AVIAN PALEONTOLOGY AND EVOLUTION, Beijing, 1-4 June, 2000. Beijing, Science Press, p. 125-155.
- CHIAPPE, L. 1992. Enantiornithine (Aves) tarsometatarsi and the avian affinities of the Late Cretaceous Avisauridae. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 12: 344-350.
- CHIAPPE, L. 1993. Enantiornithinae (Aves) tarsometatarsi from the Cretaceous Lecho Formation of northwestern Argentina. *American Museum Novitates*, 3083: 1-27.
- CHIAPPE, L. 1995. The phylogenetic relationships of the Cretaceous birds of Argentina. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, Frankfurt am Main, 181: 55-63.
- CHIAPPE, L. 2002. Basal bird phylogeny – problems and solutions. In: CHIAPPE, L. & WITMER, L. (eds.). *Mesozoic birds: above the heads of dinosaurs*. Berkeley and Los Angeles, University of California Press, p. 448-472.
- CHIAPPE, L. & CALVO, J. 1994. *Neuquenornis volans*, a new Late Cretaceous bird (Enantiornithes: Avisauridae) from Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 14(2): 230-246.
- CHIAPPE, L. & WALKER, C. 2002. Skeletal morphology and systematics of the Cretaceous Euenantiornithes (Ornithothoraces: Euenantiornithes). In: CHIAPPE, L. & WITMER, L. (eds.). *Mesozoic birds: above the heads of dinosaurs*. Berkeley and Los Angeles, University of California Press, p. 240-267.
- CHIAPPE, L.; SHU'AN, J.; QIANG, J. & NORELL, M. 1999. Anatomy and Systematics of the Confuciusornithidae (Theropoda-Aves) from the Late Mesozoic of Northeastern China. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 242: 1-89.
- CHISTIANSEN, P. & BONDE, N. 2004. Body plumage in *Archaeopteryx*: a review, and new evidence from the Berlin specimen. *Comptes Rendus Palevol*, 3: 99-118.
- CLARK, J.; NORELL, M. & MAKOVICK, J. 2002. Cladistic approaches to the relationships of birds to other theropod dinosaurs. In: CHIAPPE, L. & WITMER, L. (eds.). *Mesozoic birds: above the heads of dinosaurs*. Berkeley and Los Angeles, University of California Press, p. 31-61.
- CLARKE, J. 2004. Morphology, phylogenetic taxonomy, and systematics of *Ichthyornis* and *Apatornis* (Avialae: Ornithurae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, New York, 286: 1-179.
- CRACRAFT, J. 1974. Phylogeny and evolution of the ratite birds. *Ibis*, London, 116: 494-521.

- DAMES, W. 1884. Über *Archaeopteryx*. *Paläontologische Abhandlungen*, 2: 119-198.
- ELZANOWSKI, A. 1981. Embryonic bird skeletons from the Late Cretaceous of Mongolia. *Paleontologia Polonica*, Kraków, 42: 147-179.
- ELZANOWSKI, A. 2002. Archaeopterygidae (Upper Jurassic of Germany). In: CHIAPPE, L. & WITMER, L. (eds.). *Mesozoic birds: above the heads of dinosaurs*. Berkeley and Los Angeles, University of California Press, p. 129-159.
- FEDUCCIA, A. 1985. On the why the dinosaur lacked feathers. In: HECHT, M.; OSTRON, J.; VIOHL, G. & WELLNHOFER, P. (eds.). *The beginnings of birds*, Eichstätt, Freunde des Jura-Museums, p. 75-79.
- FEDUCCIA, A. 1996. *The origin and evolution of birds*. New Haven, Yale University Press, 420 p.
- FEDUCCIA, A. 2007. *Archaeopteryx 2007: Quo Vadis?* Auk, 124: 373-380.
- GARDINER, B. 1982. Tetrapod classification. *Zoological Journal of the Linnean Society*, London, 74: 207-232.
- GARDINER, B. 1993. Haematothermia: warm-blooded amniotes. *Cladistics*, New York, 9: 369-395.
- GAUTHIER, J. 1986. Saurischian monophyly and the origin of birds. In: PADIAN, K. (ed.). *The origin of birds and evolution of flight. Memoirs of the California Academy of Sciences*, San Francisco, 8: 1-55.
- GAUTHIER, J. & PADIAN, K. 1985. Phylogenetic, functional, and aerodynamic analyses of the origin of birds and their flight. In: HECHT, M.; OSTRON, J.; VIOHL, G. & WELLNHOFER, P. (eds.). *The beginnings of birds*, Eichstätt, Freunde des Jura-Museums, p. 185-197.
- GAUTHIER, J. & QUEIROZ, K. 2001. Feathered dinosaurs, flying dinosaurs, crown dinosaurs, and the name Aves. In: GAUTHIER, J. & GALL, L. (eds.). *New perspectives on the origin and early evolution of birds: proceedings of the International Symposium in Honor of John H. Ostrom*. Peabody Museum of Natural History, Yale University, New Haven, p. 7-41.
- GIBBONS, A. 1996. New feathered fossil brings dinosaurs and birds closer. *Science*, 274: 720-721.
- HARSHMAN, J.; BRAUN, E.; BRAUN, M.; HUDDLESTON, C.; BOWIE, R.; CHOJNOWSKI, J.; HACKETT, S.; HAN, K.; KIMBALL, R.; MARCS, B.; MIGLIA, K.; MOORE, W.; REDDY, S.; SHELDON, F.; STEADMAN, D.; STEPPAN, S.; WITT, C. & YURI, T. 2008. Phylogenetic evidence for multiple losses of flight in ratite birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of United States of America*, 105(36): 13462-13467.
- HEILMANN, G. 1926. *The origin of birds*. London, Witherby, 210 p.
- HINCHLIFFE, J. 1985. "One, two, three" or "two, three, four": an embryologist's view of the homologies of the digits and carpus of modern birds. In: HECHT, M.; OSTRON, J.; VIOHL, G. & WELLNHOFER, P. (eds.). *The beginnings of birds*, Eichstätt, Freunde des Jura-Museums, p. 141-147.
- HOPE, S. 2002. The Mesozoic radiation of Neornithes. In: CHIAPPE, L. & WITMER, L. (eds.). *Mesozoic birds: above the heads of dinosaurs*. Berkeley and Los Angeles, University of California Press, p. 339-388.
- HOU, L.; ZHOU, Z.; MARTIN, L. & FEDUCCIA, A. 1995. A beaked bird from the Jurassic of China. *Nature*, 377: 616-618.
- HOUE, P. 1988. Paleognathous birds from the early Tertiary of the Northern Hemisphere. Cambridge, Massachusetts. *Nuttall Ornithological Club*, 22: 148 p.
- HOUE, P. & HAUBOLD, H. 1987. *Paleotis weigelti* restudied: a small Eocene ostrich (Aves: Strutioniformes). *Paleovertebrata*, Montpellier, 17(2): 27-42.
- HOWGATE, M. 1985. Problems of the osteology of *Archaeopteryx*: is the Eichstätt specimen a distinct genus? In: HECHT, M.; OSTRON, J.; VIOHL, G. & WELLNHOFER, P. (eds.). *The beginnings of birds*, Eichstätt, Freunde des Jura-Museums, p. 105-112.
- HU, D.; HOU, L.; ZHANG, L. & XU, X. 2009. A pre-*archaeopteryx* troodontid theropod from China with long feathers on the metatarsus. *Nature*, 461: 640-643.
- HUXLEY, T. H. 1868. On the animals which are most nearly intermediate between the birds and reptiles. *Annals and Magazine of Natural History*, London, 4: 66-75.
- JI, Q. & JI, S. 1996. On the discovery of the earliest bird fossil in China and the origin of birds. *Chin. Geol.*, 10: 30-33 (em chinês).
- JI, Q.; CURRIE, P.; NORELL, M. & JI, S. 1998. Two feathered dinosaurs from northeastern China. *Nature*, 393: 753-761.
- JI, Q.; JI, S.; YOU, H.; ZHANG, J.; WANG, L.; YUAN, C. & JI, X. 2002 a. Discovery of an avialae bird – *Shenzhouraptor sinensis* gen. et sp. nov. from China. *Geol. Bull. China*, 21(7): 363-369 (em chinês, com resumo em inglês).



- JI, Q.; JI, S.; ZHANG, H. *et alii*, 2002b. A new avialan bird – *Jixiangornis orientalis* gen. et sp. nov. – from the lower Cretaceous of Western Liaoning. *Journ. Nanking Univ. (Nat. Sci)*, 38(6): 723-736 (em chinês com resumo em inglês).
- JI, Q.; JI, S.; LU, J.; YOU, H.; CHEN, W.; LIU, Y. & LIU, Y. 2005. First avialan bird from China (*Jinfengopteryx elegans* gen. et sp. nov.). *Geological Bulletin of China*, 24(3): 197-205.
- MARTIN, L. 1983. The origin and early radiation of birds. In: BRUSH, A. & CLARK, G. (eds.). *Perspectives in ornithology*, Cambridge, Cambridge University Press, p. 291-338.
- MARTIN, L. 1992. The status of the Late Paleocene birds *Gastornis* and *Remiornis*. *Los Angeles County Museum of Natural History, Sciences Series*, Los Angeles, 36: 97-108.
- MARTIN, L. 1995. The Enantiornithes: terrestrial birds of the Cretaceous. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, Frankfurt am Main, 181: 23-36.
- MAYR, G. 2009. *Paleogene fossil birds*. Heidelberg, Springer, 262 p.
- MAYR, G.; BURKHARD, P. & PETERS, S. 2005. A well preserved *Archaeopteryx* specimen with theropod feathers. *Science*, 310: 1.483-1.486.
- MOURER-CHAUVIRÉ, C. 1981. Première indication de la présence de Phorusrhacids, famille d'oiseaux géants d'Amérique du Sud, dans le tertiaire européen: *Ameghinornis* nov. gen. (Aves: Ralliformes) des Phosphorites du Quercy, France. *Geobios*, 14: 637-647.
- MOURER-CHAUVIRÉ, C. 2000. A new species of *Ameripodius* (Aves: Galliformes: Quercymegapodiidae) from the Lower Miocene of France. *Palaeontology*, 43(3): 481-493.
- MOURER-CHAUVIRÉ, C. 2002. Revision of the Cathartidae (Aves: Ciconiiformes) from the Middle Eocene to the Upper Oligocene Phosphorites du Quercy, France. In: ZHOU, Z. & ZHANG, F. (eds.). SYMPOSIUM OF THE SOCIETY OF AVIAN PALEONTOLOGY AND EVOLUTION, Beijing, 1-4 June, 2000. Beijing, Science Press, *Proceedings*, p. 97-111.
- NORIEGA, J. 1992. Un nuevo genero de Anhingidae (Aves: Pelecaniformes) de la Formacion Ituzaingo (Mioceno Superior) de Argentina. *Notas del Museo de la Plata, La Plata*, 21:(109): 217-223.
- OLSON, S. 1985. The fossil record of birds. In: FARNER, D.; KING, J. & PARKES, K. (eds.). *Avian biology*, 8, New York, Academic Press, p. 79-252.
- OLSON, S. 1992. *Neogaeornis wetzeli* Lambrecht, a Cretaceous loon from Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 12: 122-124.
- OLSON, S. & ALVARENGA, H. 2002. A new genus of small teratorn from the Middle Tertiary of the Taubaté Basin, Brazil (Aves: Teratornithidae). *Proceedings of the biological society of Washington*, 115(4): 701-705.
- OSBORN, H. 1917. Skeletal adaptation of *Ornitholestes*, *Struthiomimus*, *Tyrannosaurus*. *Bulletin American Museum Natural History*, 35: 733-771.
- OSTROM, J. 1985. Introduction to *Archaeopteryx*. In: HECHT, M.; OSTRON, J.; VIOHL, G. & WELLNHOFER, P. (eds.). *The beginnings of birds*, Eichstätt, Freunde des Jura-Museums, p. 9-20.
- PETERS, D. 1987. Ein "Phorusrhacidae" aus dem Mittel-Eozän von Messel (Aves: Gruiformes: Cariamae). *Documents des Laboratoires de Géologie*, Lyon, 99: 71-88.
- PROCTOR, N. & LYNCH, P. 1993. *Manual of Ornithology*. New Haven, Yale University Press, 340 p.
- SANS, J. L.; CHIAPPE, L.; PEREZ-MORENO, B.; MORATALLA, J.; HERNANDEZ-CARRASQUILLA, F.; BUSCALIONI, ORTEGA, A.; POYATO-ARIZA, F.; RASSKIN-GUTMAN, D. & MARTINEZ-DELCLOS, X. 1997. A nestling bird from the Lower Cretaceous of Spain: implications for avian skull and neck evolution. *Science*, 276: 1.543-1.546.
- SERENO, P. & CHENGANG, R. 1992. Early evolution of avian flight and perching: new evidence from the Lower Cretaceous of China. *Science*, 255: 845-848.
- SERENO, P.; CHENGANG, R. & JIANJUN, L. 2002. *Sinornis santensis* (Aves: Enantiornithes) from the Early Cretaceous of Northeastern China. In: CHIAPPE, L. & WITMER, L. (eds.). *Mesozoic birds: above the heads of dinosaurs*. Berkeley and Los Angeles, University of California Press, p. 184-208.
- TAMBUSSI, C. 1987. Catalogo critico de los Tinamidae (Aves: Tinamiformes) fósiles de La Republica Argentina. Buenos Aires, *Ameghiniana*, 24(3-4): 241-244.
- TAMBUSSI, C. 1995. The fossil Rheiformes from Argentina. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, Frankfurt am Main, 181: 121-129.



- THULBORN, R. 1984. The avian relationships of *Archaeopteryx*, and the origin of birds. *Zoological Journal of the Zoological Society of London*, 82: 119-158.
- TONNI, E. & TAMBUSSI, C. 1985. Nuevos restos de Odontopterygia (Aves: Pelecaniformes) del Terciario Temprano de Antartida. *Ameghiniana*, 21(2-4): 121-124.
- TOKARYK, T.; KUMBAA, S. & STORE, J. 1997. Early Late Cretaceous birds from Saskatchewan, Canada: the oldest diverse avifauna known from North America. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 17(1): 172-176.
- VARGAS, A. 2005. The molecular development of the bird wing consistent with the theropod origin of birds. In: CONGRESSO LATINO-AMERICANO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, 2, Rio de Janeiro, Museu Nacional, UFRJ, *Boletim de resumos*, p. 271-271.
- WALKER, A. D. 1972. New light on the origin of birds and crocodiles. *Nature*, 237: 257-263.
- WALKER, A. D. 1985. The braincase of *Archaeopteryx*. In: HECHT, M.; OSTRON, J.; VIOHL, G. & WELLNHOFFER, P. (eds.). *The beginnings of birds*, Eichstätt, Freunde des Jura-Museums, p. 123-134.
- WALKER, C. A. 1981. A new subclass of birds from the Cretaceous of South America. *Nature*, 292: 51-53.
- WELLNHOFFER, P. 1993. Das siebte exemplar von *Archaeopteryx* aus den Solnhofener Schichten. *Archaeopteryx*, Eichstätt, 11: 1-47.
- XU, X.; WANG, X. & WU, X. 1999. A Dromosauridae dinosaur with a filamentous integument from the Yixian Formation of China. *Nature*, 401: 262-266.
- XU, X.; ZHOU, Z. & WANG, X. 2000. The smallest known non-avian theropod dinosaur. *Nature*, 408: 405-409.
- XU, X.; NOREL, M.; WANG, X.; MAKOVICKY, P. & WU, X. 2002. A basal troodontid from the Early Cretaceous of China. *Nature*, 425: 780-784.
- XU, X.; ZHOU, Z.; WANG, X.; KUANG, X. ZHANG, F. & DU, X. 2003. Four-winged dinosaurs from China. *Nature*, 421: 335-340.
- XU, X. & ZHANG, F. 2005. A new maniraptorian dinosaur from China with long feathers on the tarsometatarsus. *Naturwissenschaften*, 92(4): 173-177.
- XU, X.; ZHAO, Q.; NOREL, M.; SULLIVAN, C.; HONE, D.; ERICSON, G.; WANG, X.; HAN, F. & GUO, Y. 2008. A New feathered maniraptorian dinosaur fossil that fills a morphological gap in avian origin. *Chinese Science Bulletin*. Doi: 10.1007/s11434-009-0009-6.
- ZHANG, F.; ZHOU, Z.; XU, X. & WANG, X. 2002. A juvenile coelurosaurian theropod from China indicates arboreal habits. *Naturwissenschaften*, 89(9): 394-398.
- ZHANG, F.; ZHOU, Z.; XU, X.; WANG, X. & SULLIVAN, C. 2008. A bizarre Jurassic maniraptorian from China with elongate ribbon-like feathers. *Nature*, 455: 1105-1108.
- ZHANG, F.; ZHOU, Z. & BENTON, M. 2008. A primitive Confuciusornithidae bird from China and its implications for avian flight. *Science in China Series D-Earth Sciences*, 51: 625-639.
- ZHOU, Z. 1995. The discovery of Early Cretaceous birds in China. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt am Main*, 181: 9-22.
- ZHOU, Z. & WANG, X. 2000. A new species of *Caudipteryx* from the Yixian Formation of Liaoning, Northeast China. *Vertebrata Palasiatica*, 38(2): 111-127.
- ZHOU, Z.; CLARKE, J. & ZHANG, F. 2008. Insight into diversity, body size and morphological evolution from the largest Early Cretaceous enantiornithine bird. *J. Anat.* 212: 565-577.
- ZHOU, Z. & ZHANG, F. 2006. Mesozoic birds of China—a synoptic review. *Vertebrata Palasiatica*, 44(1): 74-98.



# SYNAPSIDA: PELYCOSAURIA-THERAPSIDA

Ana Maria Ribeiro  
Fernando Abdala



Synapsida é o grupo que evoluiu separadamente dos demais amniotas, os Sauropsida, a partir do Carbonífero Superior, há aproximadamente 300 milhões de anos. Foi a primeira linhagem de amniotas a se diversificar amplamente nos habitats terrestres, estando representada por muitos grupos fósseis que tiveram um papel importante em ecossistemas dos períodos Permiano e Triássico. Muitos sinápsidos desapareceram no final do Permiano e do Triássico, vivendo o resto do Mesozoico à sombra dos saurópsidos, particularmente os dinossauros. Entretanto, há cerca de 65 milhões de anos, os mamíferos, únicos representantes vivos dos sinápsidos, se diversificaram novamente, após a extinção massiva de dinossauros no final do Cretáceo.

Os sinápsidos mais antigos estão registrados no Hemisfério Norte, porém a partir do Permiano Médio eles também estão representados na África do Sul, Tanzânia e no Brasil. Os terápsidos não mamaliaformes apresentavam uma distribuição global no Triássico, com boa representação do Permiano ao Jurássico da África do Sul, Triássico Médio e Superior da Argentina e Brasil, além de diferentes depósitos, principalmente do Triássico Superior e Jurássico do Hemisfério Norte. O único registro de terápsidos não mamaliaformes no Jurássico do Hemisfério Sul se restringe à África do

Sul, enquanto que os últimos representantes deste grupo são do Cretáceo Inferior da Rússia e do Japão (Tatarinov & Matchenko, 1999; Matsuoka & Setoguchi, 2000; Lopatin & Agadjanian, 2008). Existem registros duvidosos de terápsidos não mamaliaformes: a presença de dicinodontes no Cretáceo Inferior da Austrália (Tulborn & Turner, 2003) e de um suposto cinodonte no Paleoceno Superior da América do Norte (*Chronoperates paradoxus*, Alberta, Canadá, Fox *et alii*, 1992).

## Distribuição Temporal e Geográfica na América do Sul

Os sinápsidos não mamaliaformes estão representados em três países da América do Sul: Brasil, Argentina e Uruguai (figura 8.1). O registro do Uruguai é na Formação Buena Vista localizada no Departamento Cerro Largo, nordeste do país, e a idade proposta é final do Permiano ou Triássico Inferior (Pinheiro *et alii*, 2003).

O registro argentino está representado em três bacias no centro-oeste: San Rafael, Cuyo e Ischigualasto/Villa Unión. O registro de terápsidos nestas bacias é do Triássico, com a Bacia de San Rafael



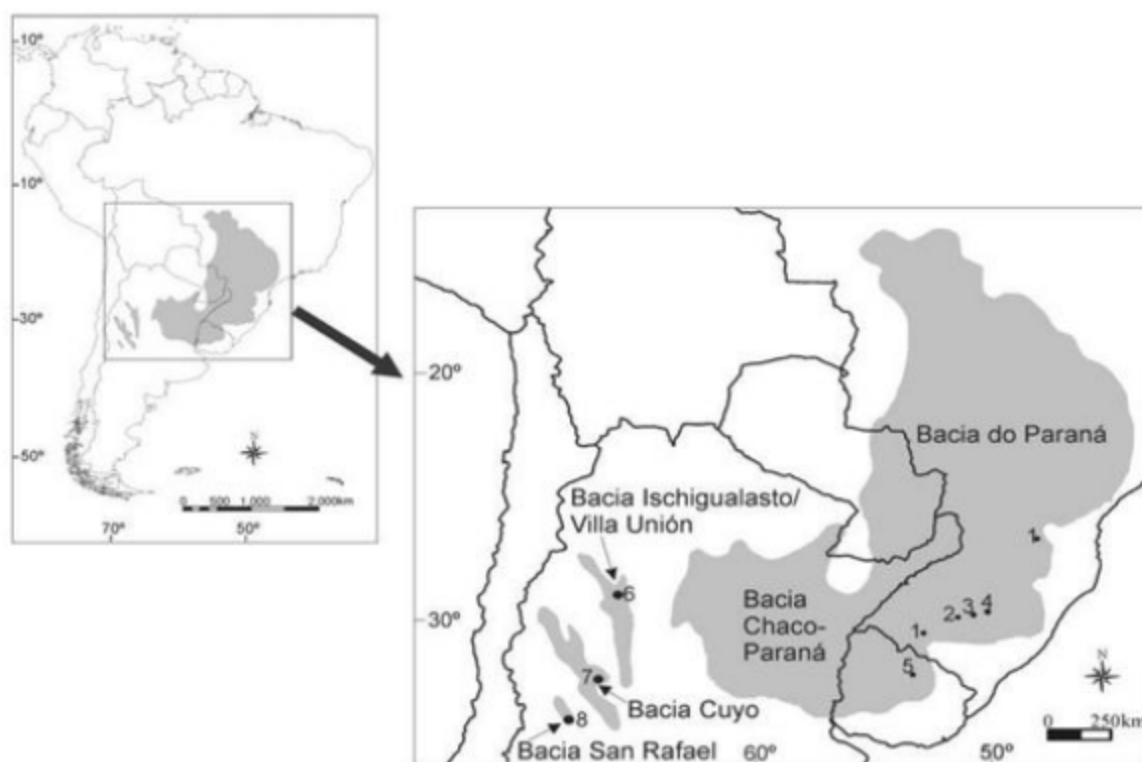
(Formações Quebrada de los Fósiles e Rio Seco de La Quebrada) apresentando idades do Triássico Inferior e Médio, a Cuyo (Formação Cerro de Las Cabras e Potrerillos) de idade Triássico Médio, e Ischigualasto/Villa Unión (Formação Chañares, Ischigualasto e Los Colorados) com o melhor registro do grupo na Argentina, com idades variando entre o Triássico Médio e o Superior.

No Brasil, os sinápsidos são registrados no Permiano e no Triássico da Bacia do Paraná. Os registros do Permiano são procedentes da região da Serra do Cadeado, Município de Urtigueira, Estado do Paraná, em sedimentos do Membro Morro Pelado da Formação Rio do Rasto e dos níveis lamíticos da localidade de Posto Queimado, Município de São Gabriel, Rio Grande do Sul (Langer, 2000). Os registros do Triássico são procedentes do Estado do Rio Grande do Sul, em sedimentos das formações Sanga do Cabral (Triássico Inferior), Santa Maria (Triássico Médio-Superior) e Caturrita (Triássico

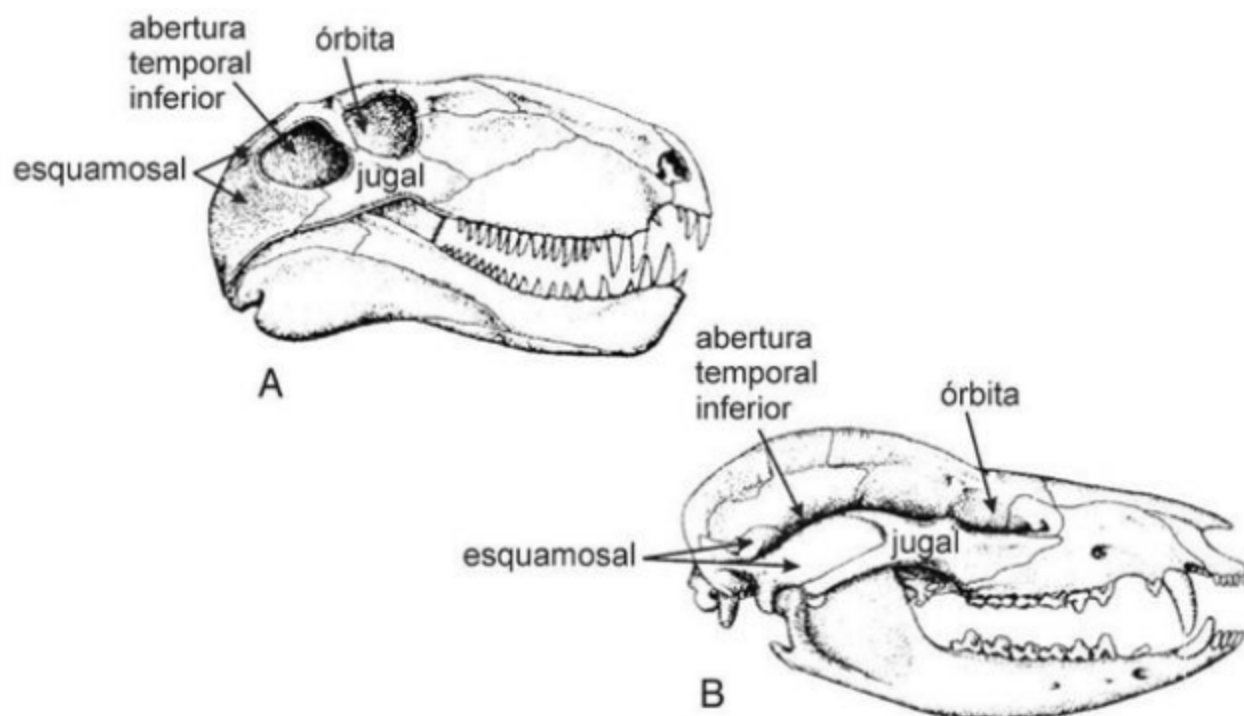
Superior) em várias localidades e municípios da depressão central do Estado.

## Morfologia

A principal característica de Synapsida é a fenestração temporal do tipo sinápsido, ou seja, uma abertura inferior na região temporal do crânio, limitada dorsalmente pelos ossos pós-orbital e esquamosal e, ventralmente, pelos jugal e esquamosal (figura 8.2). Nas formas mais avançadas observa-se que a abertura está posicionada dorsalmente, decorrente das grandes mudanças cranianas, principalmente na região maxilomandibular, que ocorreram nos sinápsidos, ao longo do tempo geológico, até chegar à conformação que se conhece nos mamíferos de hoje. Outro aspecto interessante é o desenvolvimento do canino, marcando o início da heterodontia em alguns táxons basais de sinápsidos, mais aparentados com os Therapsida.



**Figura 8.1** Mapa indicando as localizações geográficas onde são encontrados os sinápsidos. 1. Formação Rio do Rasto; 2. Formação Sanga do Cabral; 3. Formação Santa Maria; 4. Formação Caturrita; 5. Formação Buena Vista; 6. Formações Chañares, Ischigualasto e Los Colorados; 7. Formações Cerro de las Cabras e Potrerillos; 8. Formações Quebrada de los Fósiles e Rio Seco de La Quebrada.



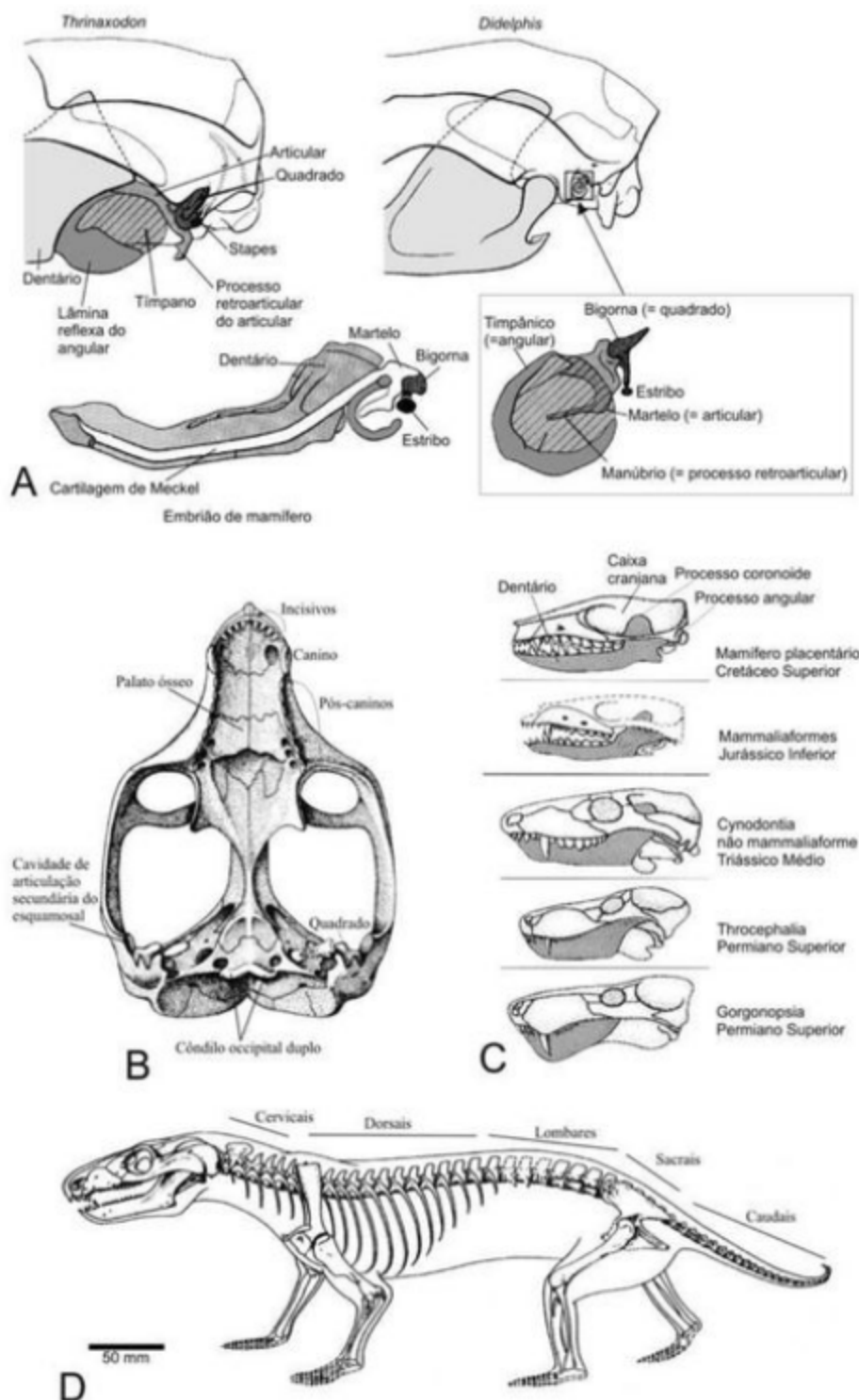
**Figura 8.2** Crânio (em vista lateral) do sinápsido basal, esfenacodontídeo *Dimetrodon* (A) e de um sinápsido avançado, *Didelphis* (B) indicando a posição da abertura temporal lateral em *Dimetrodon*, e dorsal em *Didelphis* (modificado de Carroll, 1988).

Outras mudanças importantes também ocorreram principalmente nos cinodontes, relacionadas ao sistema mastigatório (especialmente na oclusão dentária), audição e locomoção. Entre as mais importantes poderiam ser mencionadas: côndilo occipital duplo; articulação craniomandibular formada nos representantes mais primitivos pelos ossos quadrado-articular, posteriormente articulação dupla (quadrado-articular e suprangular-esquamosal) e finalmente pelos ossos dentário-esquamosal; redução dos ossos pós-dentário e aumento do dentário na mandíbula; aparecimento do processo coronoide e angular; incorporação de alguns ossos do crânio (quadrado) e mandíbula (articular e angular) ao ouvido médio (bigorna, martelo e tímpanico, respectivamente); desenvolvimento do palato ósseo, separando o canal digestório do respirató-

rio; complexificação da morfologia dos pós-caninos; raiz dentária simples para dupla ou múltipla; mudança dos membros, ou seja, postura semiereta para ereta e coluna vertebral dividida em regiões: cervical, dorsal, lombar, sacral e caudal (figura 8.3).

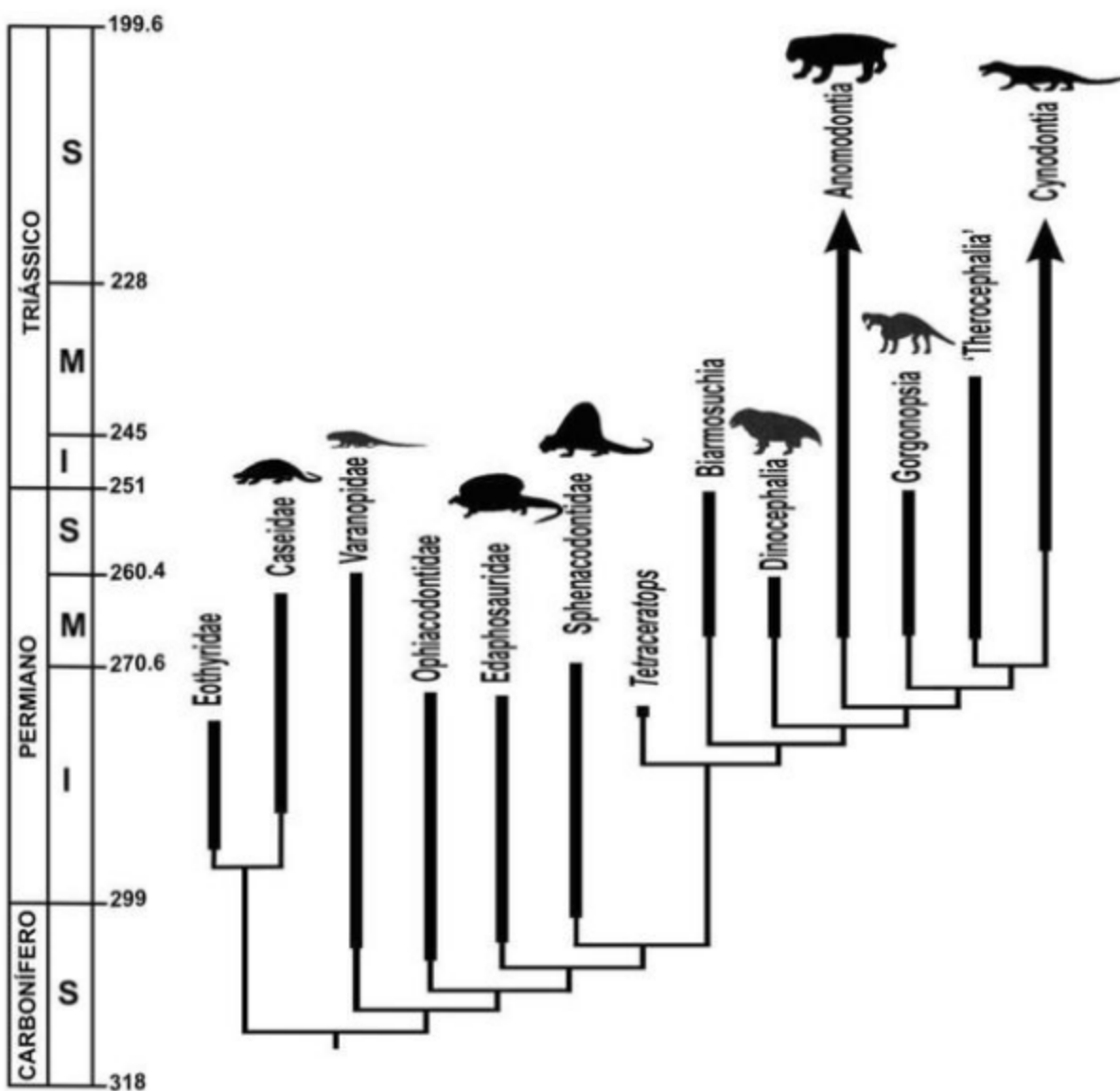
## Classificação

Geralmente Synapsida é dividido em dois grandes grupos, os Pelycosauria e os Therapsida. O primeiro grupo, tal como definido originalmente, é parafilético, já que os terápsidos são um grupo descendente que fica fora da definição original. Os terápsidos são monofiléticos sempre, mesmo quando os mamíferos são considerados parte dele (figura 8.4).



**Figura 8.3** (A) Diferenças e mudanças na região do ouvido médio de *Thrinaxodon*, cinodonte não mamaliaforme e *Didelphis*. (B) Crânio em vista ventral de cinodonte não mamaliaforme. (C) Modificações no crânio e na mandíbula de sinápsidos. (D) Esqueleto de cinodonte não mamaliaforme mostrando as diferentes regiões vertebrais (modificados de Pough *et alii*, 2002; Romer, 1970; Stanley, 1999 e Carroll, 1988, respectivamente).





**Figura 8.4** Cladograma e distribuição temporal dos Synapsida. Os Pelycosauria são um grupo parafilético, enquanto Therapsida é monofilético.

A classificação apresentada foi adaptada de King (1988), Benton (2000), Kemp (2005), Fröbisch (2007), Liu & Olsen (2010).

#### Classe Synapsida

##### Subclasse Pelycosauria

##### Caseosauria (Permiano Inferior-Médio)

##### Família Eothyridae

##### Família Caseidae

##### Eupelycosauria (Carbonífero Superior-Permiano Superior)

##### Família Varanopidae

##### Família Ophiacodontidae

##### Família Edaphosauridae

##### Sphenacodontia (Carbonífero Superior-Permiano Inferior)

##### Família Sphenacodontidae

##### Subclasse Therapsida

##### Biarmosuchia (Permiano Médio-Permiano Superior)

##### Família Biarmosuchidae

##### Família Burnetiidae

## Dinocephalia (Permiano Médio)

## Anteosauria

## Superfamília Anteosaurioidea

## Família Brithopidae

## Subfamília Brithopodinae

## Subfamília Anteosaurinae

## Tapinocephalia

## Família Titanosuchidae

## Subfamília Titanosuchinae

## Família Tapinocephalidae

## Subfamília Tapinocephalinae

## Família Estemmenosuchidae

## Anomodontia (Permiano Médio – Triássico Superior)

## Anomocephaloidea

*Anomocephalus**Tiarajudens**Patranomodon*

## Venyukovioida

## Dromasaurioidea

## Dicynodontia

## Eodicynodontioidea

## Família Eodicynodontidae

## Clado Diictodontia

## Superfamília Emydopoidea

## Família Cistecephalidae

## Família Emydopidae

## Superfamília Robertoidea

## Família Diictodontidae

## Família Robertiidae

## Clado Pristerodontia

*Dinanomodon**Odontocyclops**Propelanomodon*

## Família Aulacocephalodontidae

## Família Dicynodontidae

## Família Kannemeyeriidae

## Família Lystrosauridae

## Família Oudenodontidae

## Família Pristerodontidae

## Família Shansiodontidae

## Família Stahleckeriidae

## Theriodontia

## Gorgonopsia (Permiano Médio–Superior)

## Família Gorgonopsidae

## Subfamília Gorgonopsinae

## Subfamília Rubidgeinae

## Subfamília Inostranceviinae

## Eutheriodontia

## Therocephalia (Permiano Médio–Triássico Médio)

## Lycosuchia

## Família Lycosuchidae

## Família Pristerognathidae

## Eutherocephalia

## Família Akidognathidae

## Família Hofmeyriidae

## Família Whaitsiidae

## Família Scaloposauridae

## Família Bauriidae

## Cynodontia (Permiano Superior–Atual)

## Procynosuchia

## Família Procynosuchidae

## Família Dviniidae

## Epicynodontia

## Família Galesauridae

## Família Thrinaxodontidae

## Eucynodontia

## Cynognathia

## Família Cynognathidae

## Gomphodontia

## Família Diademodontidae

## Família Traversodontidae

## Família Trirachodontidae

## Probainognathia

## Família Chiniquodontidae

## Família Probainognathidae

## Família Tritheledontidae

## Família Tritylodontidae

## Família Brasilodontidae

## Mammaliaformes

## Família Morganucodontidae

## Família Megazostrodonidae

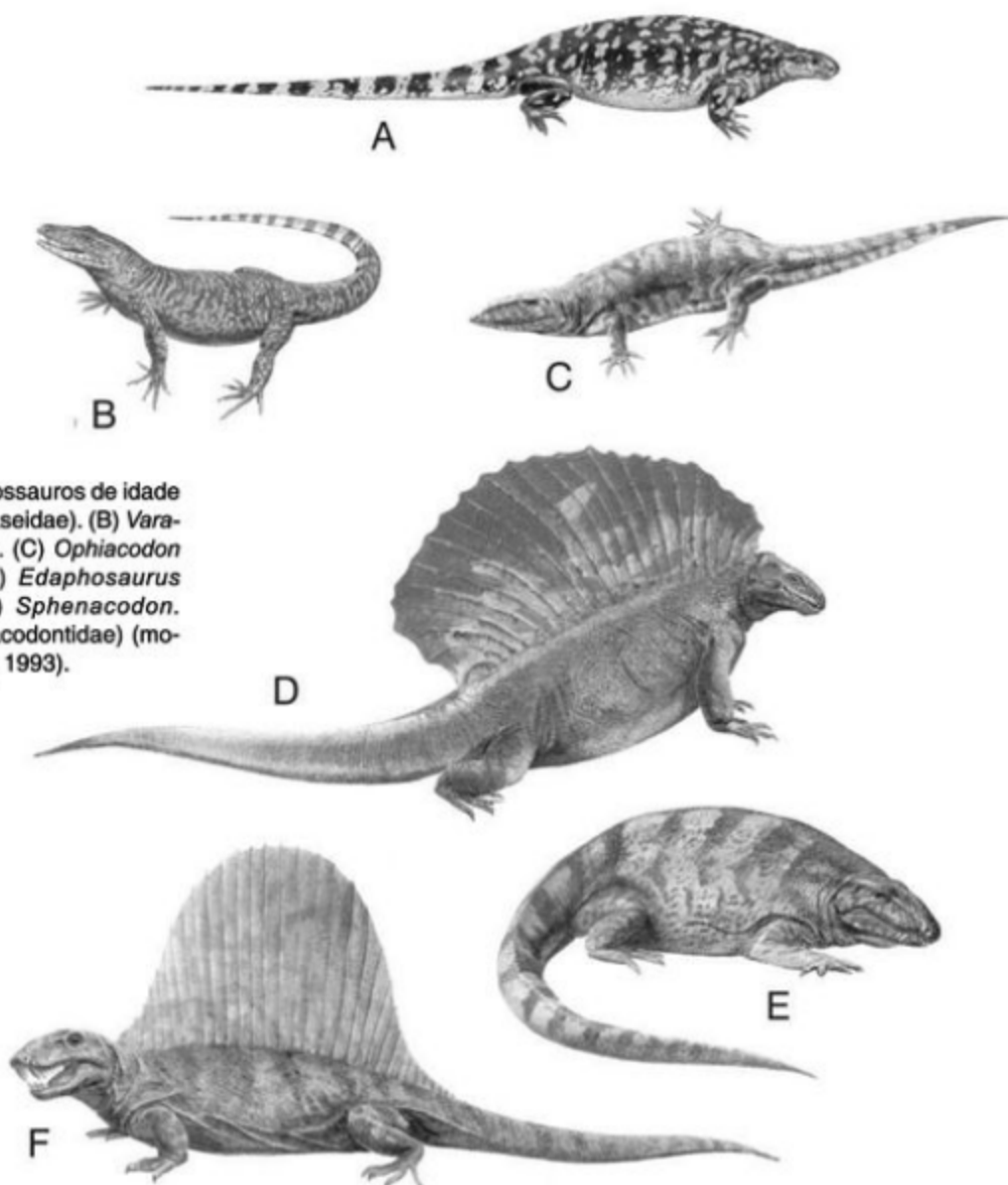
## Família Sinoconodontidae

## A. Pelycosauria

Os pelicossauros estão, na sua maior parte, representados em depósitos do Hemisfério Norte, principalmente nos Estados Unidos, além da França e da Rússia, mas algumas formas, particularmente os Varanopidae, são conhecidas na África do Sul. Os pelicossauros englobam seis diferentes grupos (figuras 8.4 e 8.5): os Eothyridae (Permiano Inferior da América do Norte (AN) são os mais primitivos, pequenos e provavelmente insetívoros; os Caseidae (Permiano Médio da AN e da Europa) são as formas herbívoras

de maior porte; os Varanopidae (Permiano Inferior da AN) são formas generalizadas de tamanho médio; os Ophiacodontidae (Carbonífero Superior ao Permiano Inferior da AN e Europa) são os mais antigos, mas não os mais primitivos; de tamanho médio, cabeça longa e delgada, sugerindo hábitos semiaquáticos e piscívoros; os Edaphosauridae (Permiano Inferior da AN) são herbívoros de grande porte e de cabeça geralmente reduzida; e Sphenacodontidae (Permiano Inferior da AN e Europa), carnívoros de grande porte destacando-se, neste último grupo, o *Dimetrodon*, uma forma comumente associada erroneamente aos dinossauros (Angielczyk, 2009). Os

dimetrodotes são formas que podem alcançar cerca de três metros de comprimento, com uma série de dentes cônicos e afiados, a qual inclui uma área de “caninização” onde os dentes são relativamente maiores. Entretanto, a característica mais chamativa é sem dúvida o alongamento dos processos espinhosos vertebrais em grande parte da coluna vertebral que, possivelmente, sustentavam uma pele membranosa. O órgão ou “vela” possivelmente tinha uma função termorreguladora. Os edaphossauros também desenvolveram a vela dos processos espinhosos vertebrais, ainda que com algumas diferenças em relação àquela de *Dimetrodon*.

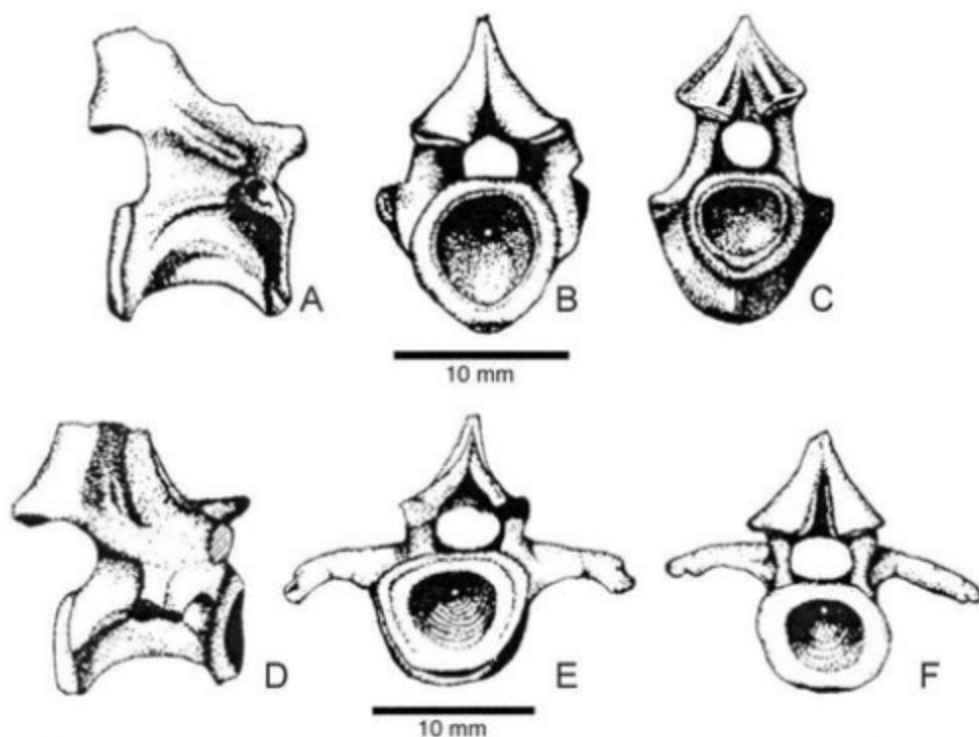


**Figura 8.5** Pelicossauros de idade permiana. (A) *Casea* (Caseidae). (B) *Varanosaurus* (Varanopidae). (C) *Ophiacodon* (Ophiacodontidae). (D) *Edaphosaurus* (Edaphosauridae). (E) *Sphenacodon*. (F) *Dimetrodon* (Sphenacodontidae) (modificado de Dixon *et alii*, 1993).



*Pelicossauros da América do Sul.* Apesar de os pelicossauros estarem na sua grande maioria representados no Hemisfério Norte, alguns restos vertebrais (figura 8.6) encontrados na Formação Buena Vista (final do Permiano ou Triássico Inferior), no Uruguai,

foram considerados pertencentes ao grupo e atribuídos aos Varanopídeos (Piñeiro *et alii*, 2003), porém existem discussões sobre a identidade taxonômica dos fósseis, bem como da idade dos níveis fossilíferos (e. g. Dias da Silva *et alii*, 2006).



**Figura 8.6** vertebrae pre-sacrais de varanopídeos da Formação Buena Vista, Permiano Superior/Triássico Inferior, Uruguai. FC-DPV 1183 e 1200 em vistas: lateral (A, D); anterior (B, E) e posterior (C, F) (de Piñeiro *et alii*, 2003).

## B. Therapsida

Os terápsidos são conhecidos desde o Permiano Médio, e foram muito diversificados especialmente no Permiano Superior e no Triássico. São conhecidas seis diferentes linhagens de terápsidos: Biarmosuchia, Dinocephalia, Anomodontia (que inclui os Dicynodontia), Gorgonopsia, Therocephalia, e Cynodontia (este último inclui as formas fósseis conhecidas como cinodontes não mammaliaformes e Mammaliaformes, ou Mammalia para alguns autores). Com exceção dos cinodontes, as linhagens restantes aparecem conjuntamente em faunas do Permiano Médio na Rússia, África do Sul e China, sendo que os únicos representantes atuais da linhagem Cynodontia são os mamíferos.

## Biarmosuchia

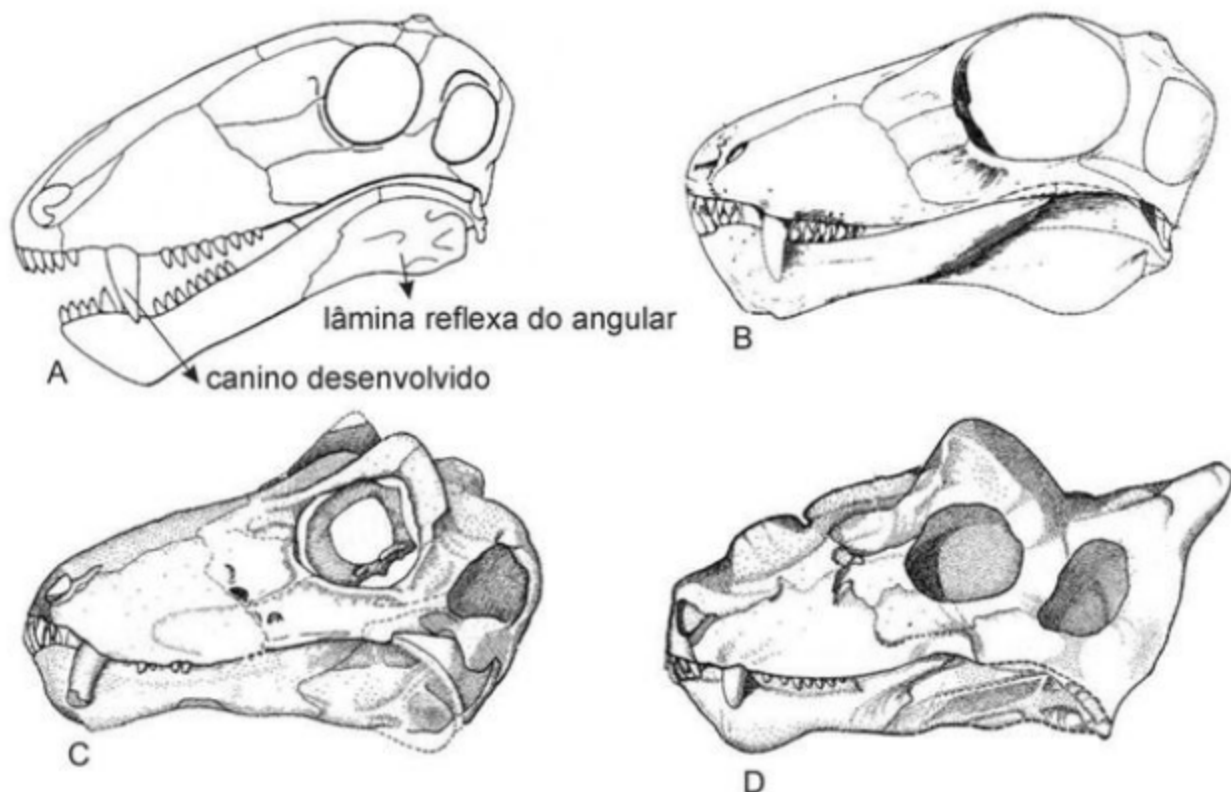
As formas consideradas mais basais de terápsidos são os biarmosúquios (figura 8.7), ainda que recentemente esteja sendo reconsiderada a sua estreita relação com os gorgonópsios (Sidor & Rubidge, 2006). O grupo está representado por uma dezena de táxons, quase todos eles descobertos na Bacia do Karoo (África do Sul), mas também são encontrados na Rússia. O grupo está representado por pelo menos dois táxons (*Ictidorhinus* e *Burnettia*) na zona de associação de *Dicynodon*, na África do Sul, e se extingue no final do Permiano Superior. Entre as características dos biarmosúquios destacam-se: abertura temporal maior que a dos pelicossauros esfenacodontídeos, presença de um único canino muito desenvolvido e presença de lâmina reflexa do angu-

lar (que dá origem ao osso timpânico nos mamíferos) como uma estrutura lateral ao osso angular. Este grupo inclui os Burnetiidae (figura 8.7D), cuja característica mais peculiar é o crânio paquiostótico, apresentando bossas e protuberâncias ósseas nos nasais, parietais e maxilares (Rubidge & Sidor, 2002).

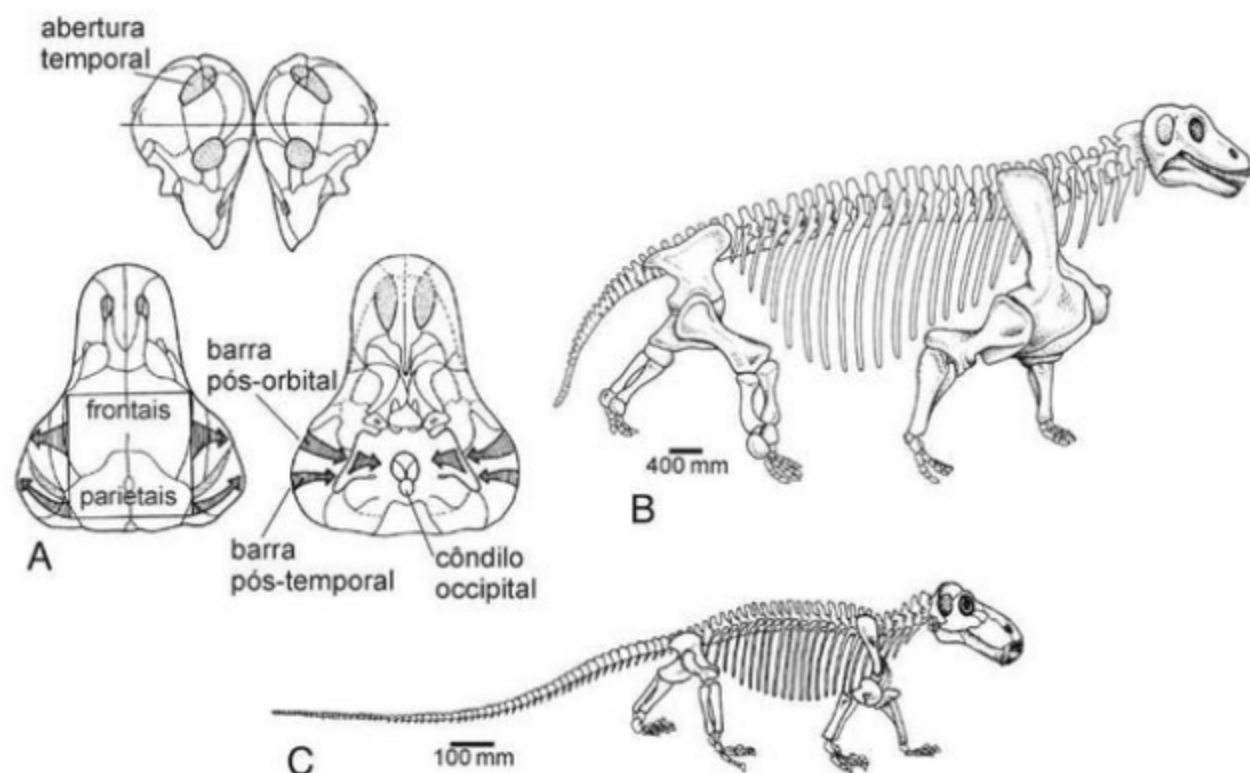
### Dinocephalia

Os dinocefálios representam um caso notável de surgimento, diversificação e extinção durante um curto período de tempo, estando sua história restrita ao Permiano Médio. O grupo é especialmente abundante na África do Sul e Rússia, mas também está representado no Zimbábue e na China, sendo reportado para o Permiano do Brasil por Langer (2000). Os dinocefálios são bastante heterogêneos, maiormente

com formas herbívoras; sendo os tapinocefálicos de grande porte, com um crânio alcançando até 80 cm de comprimento (King, 1988). Alguns tapinocefálios, como a forma da Rússia *Estemmenosuchus*, apresentavam uma diferenciação de incisivos, caninos e pós-caninos, enquanto outras, tais como *Moschops* da África do Sul, apresentavam os dentes formando uma série sem diferenciação, apenas diminuindo o tamanho nos dentes pós-caninos. *Moschops* (figura 8.8A e B) também é bem conhecido pelo desenvolvimento de paquiostose nos ossos frontais e parietais, de modo que a parte frontal do crânio apresentava uma grande espessura e resistência para permitir combate entre machos da mesma espécie ou como defesa contra os predadores (Barghusen, 1975). Os dinocefálios carnívoros, os antecósaurios (figura 8.8C), apresentavam incisivos e caninos muito desenvolvidos e uma série de pós-caninos com borda cortante (King, 1988).



**Figura 8.7** Crânio em vista lateral de Biarmosuchia. A. *Biarmosuchus*; B. *Ictidorhinus*; C. *Lemurosaurus*; D. *Proburnetia* (modificado de Kemp, 2005).



**Figura 8.8** (A) Crânio do dinocéfalo *Moschops* do Permiano Superior da África do Sul em vistas dorsal, ventral e dois crânios em confronto lateralmente (acima). Em vista dorsal, observa-se a área de engrossamento do crânio (paquiosse). As setas (barras pós-orbital e pós-temporal) indicam correntes de pressão direcionadas através do crânio para a coluna vertebral (modificado de Barghusen, 1975). (B) Esqueleto do dinocéfalo herbívoro *Moschops*. C. Esqueleto do dinocéfalo carnívoro *Titanophoneus* (modificado de Kemp, 2005).

**Dinocéfalos da América do Sul.** Dentes incisivos e pós-caninos isolados foram encontrados na Formação Rio do Rasto, localidade de Posto Queimado, Município de São Gabriel, Rio Grande do Sul, correspondente a afloramentos do Permiano Médio (Cisneros *et alii*, 2005). Os dentes foram identificados como pertencentes aos carnívoros anteosauróides e aos herbívoros titanossuquídeos (Langer, 2000) (figura 8.9).

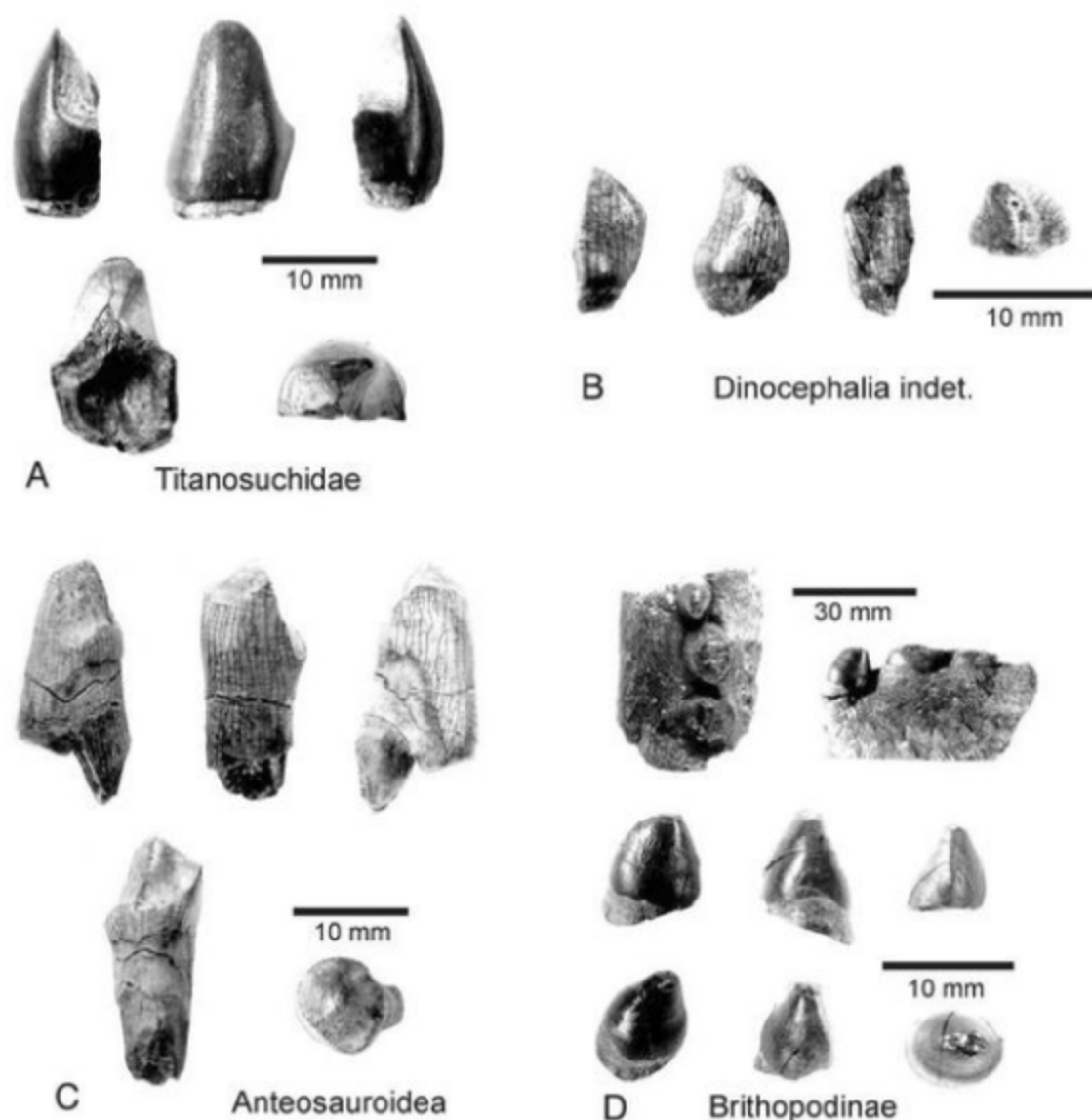
### Anomodontia

Os anomodontes são um dos três maiores grupos de Therapsida; foram animais herbívoros de distribuição cosmopolita, que viveram do Permiano ao Triássico na África, Rússia, China, Índia, Austrália, Antártica e América. Durante o Permiano Médio foram muito diversos, incluindo formas conhecidas como anomodontes basais: *Anomocephalus*, *Patranomodon* e

*Dromasauroides* na África do Sul e os *Venyukovioides* na Rússia. Recentes estudos demonstraram que algumas destas formas eram arbóreas (Fröbisch & Reisz, 2009). Também no Permiano Médio são conhecidos os primeiros dicinodontes, uma linhagem extremamente diversificada, tanto do ponto de vista taxonômico quanto morfológico, compreendendo formas pequenas fossoriais, grandes ramoneadores e pastadores e semiaquáticos (Cox, 1972; Cluver, 1978; Ray *et alii*, 2005; Surkov & Benton, 2008; Fröbisch, 2009; Kammerer & Angielczyk, 2009).

**Anomodonte basal da América do Sul.** Recentemente Cisneros *et alii* (2011) registraram um anomodonte basal para o Permiano, no Município de São Gabriel, Rio Grande do Sul. *Tiarajudens eccentricus* é um herbívoro com dentição heterodonte, com presença de dentes palatais expandidos transversalmente, e longos caninos em forma de sabre, possivelmente utilizados para defesa.





**Figura 8.9** Dinocefálios da Formação Rio do Rasto, Bacia do Paraná, Brasil. (A) Titanosuchidae. (B) *Dinocephalia* indet. (C) Anteosaurioidea. (D) Brithopodinae (de Langer, 2000).

Os *Dicynodontia* englobam a grande maioria dos anomodontes; são os herbívoros terrestres dominantes e abundantes do Permiano Superior, aparecendo primeiramente na Zona Assembléia *Eodicynodon*. No final do Permiano, a diversidade do grupo é reduzida a uns poucos gêneros, e no Triássico Médio apresentam uma nova, ainda que menor, radiação. Conforme Fröbisch (2007) pelo menos quatro linhagens atravessam o limite Permo-Triássico: Kingoriidae representado no Triássico por *Kombuisia*, Emydopidae representado por *Myosaurus*, Lystrosauridae por *Lystrosaurus* (único gênero de

dicinodonte que atravessou o limite Permo-Triássico) e os Kannemeyeriiformes, todos representando distintas formas ecológicas. Dicinodontes no Cretáceo Inferior da Austrália foram referidos por Tulborn & Turner (2003), porém este registro deve ser tomado com cautela.

A morfologia sincraniana dos dicinodontes (figura 8.10), inclusive de *Eodicynodon*, é muito distinta quando comparada com os demais terápsidos, apresentando muitas autapomorfias, entre elas: dentes pré-maxilares ausentes; caniniforme longo formando presas; processo caniniforme presente; palato formado pelos ossos pré-

maxilares e maxilares; processo anterior do esquamosal dorsoventralmente comprimido; esquamosal com um distinto sulco dorsolateral em vista occipital; lâmina vertical do supra-angular ausente e pré-articular sem exposição lateral posterior (Kammerer & Angielczyk, 2009).

**Dicynodontes da América do Sul.** Na América do Sul, os dicynodontes são muito diversos no Triássico da Argentina e Permo-Triássico do Brasil (tabela 8.1, figura 8.11).

Na Argentina, os dicynodontes estão bem representados em três bacias sedimentares e seis formações litológicas, todas pertencentes ao Triássico Médio e Superior. Na Formação Cerro de Las Cabras, idade anisiana, Bacia Cuyo, está registrada *Vinceria andina*, bem como um Kannemeyeriidae indet. (Zavattieri & Arcucci, 2003; Domnanovich & Marsicano, 2006).

No Triássico Médio, Formação Quebrada de los Fósiles, idade induana, Bacia de San Rafael ocorre Kannemeyeriidae *incertae sedis* (Domnanovich, 2007), enquanto na Formação Rio Seco de la Quebrada (Fauna Local Puesto Viejo, Bonaparte, 1982; Stipanovich *et alii*, 2007), idade anisiana, província de Mendoza são registrados os táxons *Kannemeyeria argentinensis* e *Vinceria* sp. Na Formação Chañares, idade ladiniana, Bacia de Ischigualasto-Villa Unión ocorrem *Dinodontosaurus brevirostris*, *D. platyceps* e *D. platygnathus*.

No Triássico Superior, Formação Ischigualasto, idade carniana, Bacia de Ischigualasto-Villa Unión é registrada apenas a espécie *Ischigualastia jenseni* (figura 8.12), enquanto que em sedimentos transicionais da Formação Ischigualasto para a Formação Los Colorados, idade noriana, Bacia de Ischigualasto-Villa Unión encontra-se a espécie *Jachaleria colorata*.

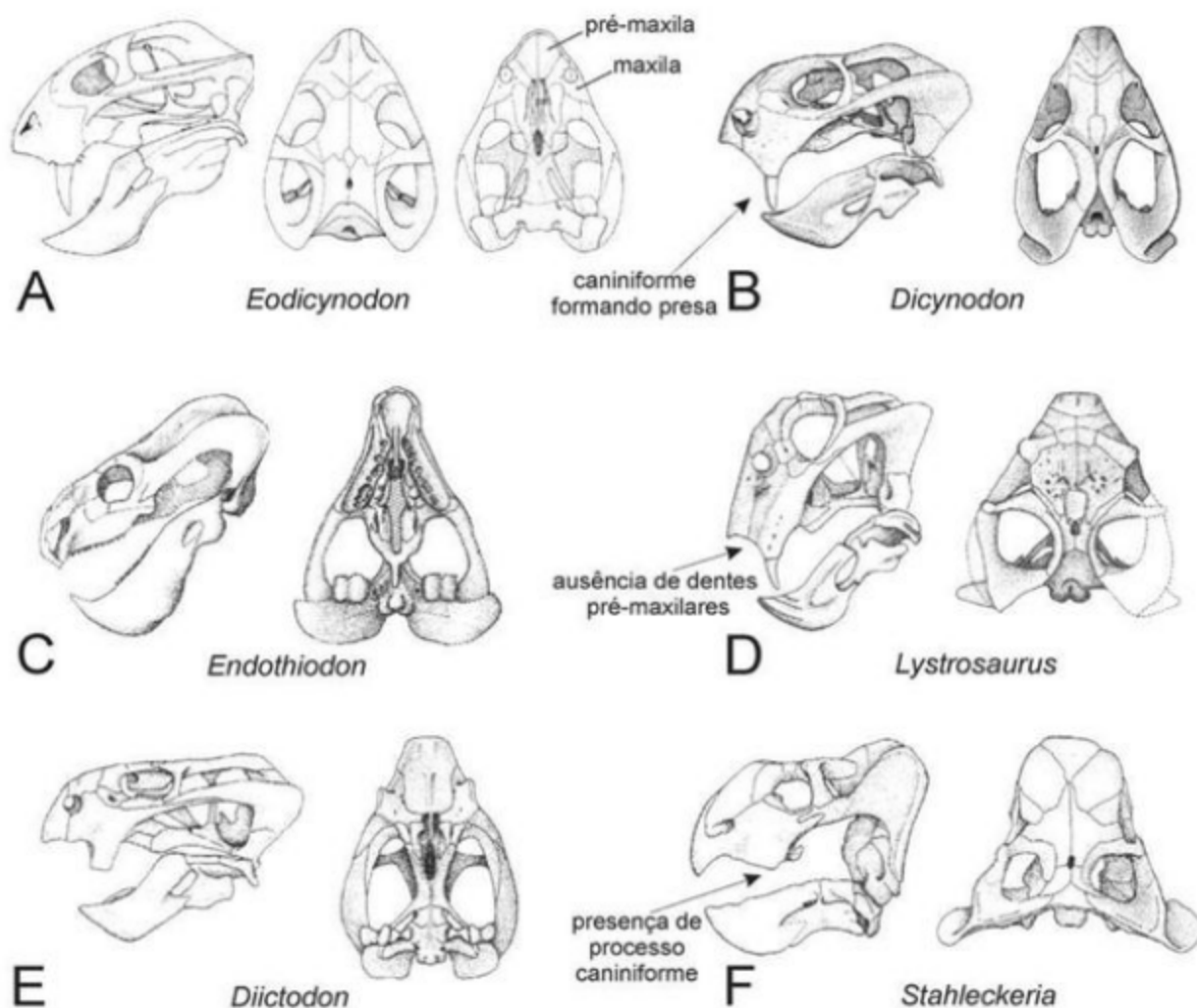


Figura 8.10 (A, B, C, E) Dicynodontes permianos. (D, F) Dicynodontes triássicos (modificado de Kemp, 2005).

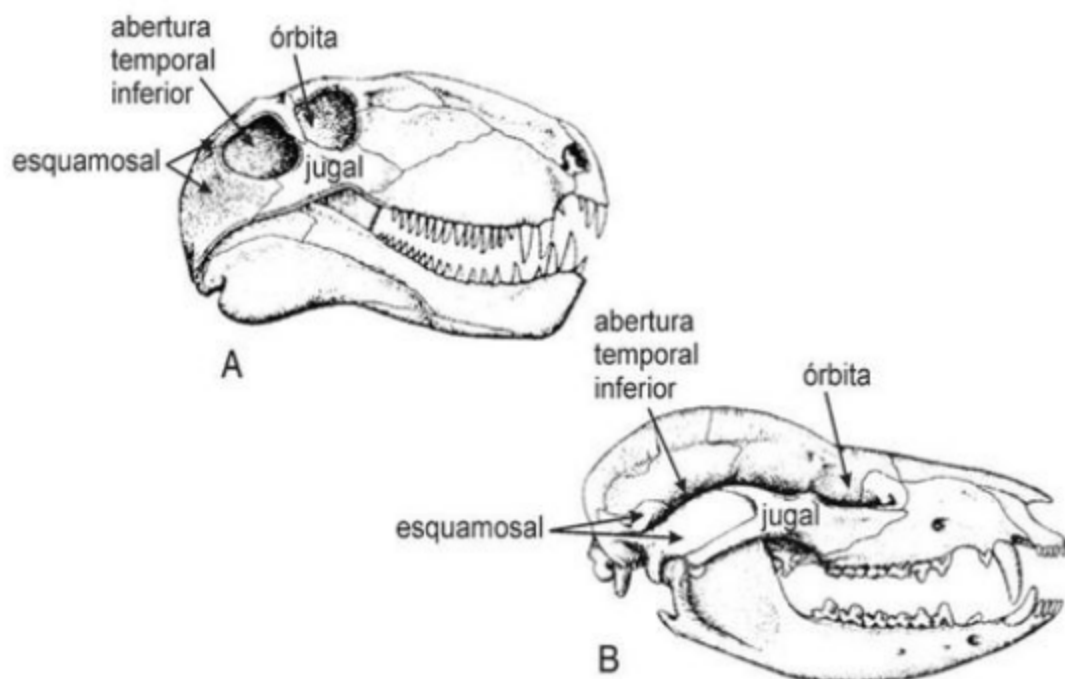


Figura 8.11 Filogenia de dicinodontes posicionando as formas da América do Sul.

O único dicinodonte até o momento registrado no Permiano da América do Sul, pertence à Formação Rio do Rasto, Bacia do Paraná, no Brasil. O material correspondente a um fragmento de crânio e mandíbula (figura 8.13A) foi coletado na Serra do Cadeado, Estado do Paraná e atribuído ao gênero *Endothiodon* (Barberena & Araújo, 1975). Recentemente, um esqueleto quase completo de dicinodonte foi encontrado para a mesma formação, no Município de São Gabriel, Rio Grande do Sul. De acordo com Ilha & Dias-da-Silva (2010) o material apresenta características compatíveis com *Diictodon*, este de ampla distribuição na Gondwana e Laurásia. A importância destes registros está na possibilidade de correlação de faunas, principalmente da América do Sul com a da África do Sul.

Os dicinodontes vêm sendo registrados em várias localidades triássicas no Rio Grande do Sul (c. g. Huene, 1942; Romer, 1943; Romer & Price, 1944; Araújo & Gonzaga, 1980; Araújo, 1981; Bonaparte, 1982; Peruzzo & Araújo-Barberena, 1995; Schwanke & Melo, 2002).

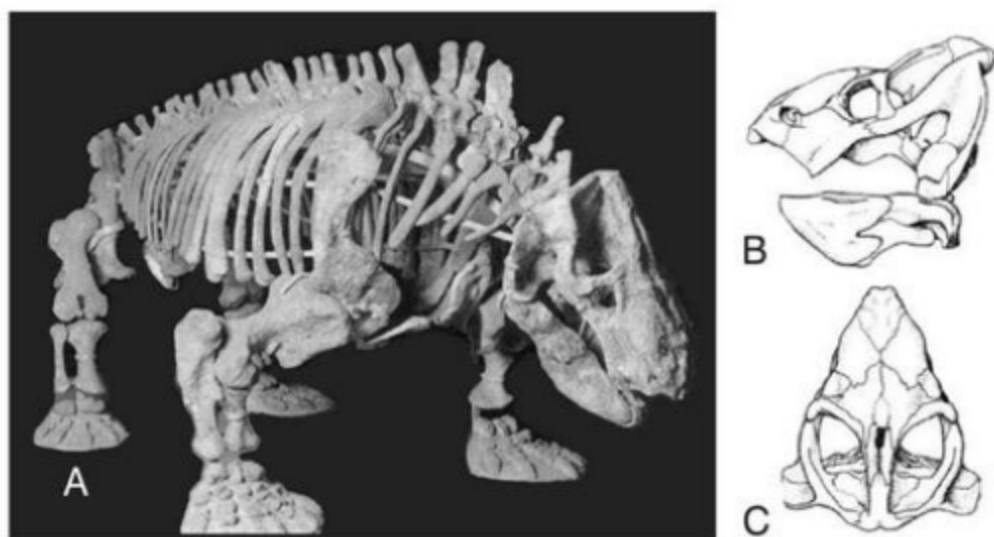
No Triássico Inferior, Formação Sanga do Cabral, alguns fragmentos da região auditiva são atribuídos tentativamente a *Lystrosaurus* (Schwanke & Kellner, 1999; Langer & Lavina, 2000). Este gênero tem registro na África do Sul, Antártica, China, Índia e Rússia, e a confirmação de sua presença no Brasil corroborará a correlação da Formação Sanga do Cabral com

a sul-africana Zona-Assembleia de *Lystrosaurus*, fauna de idade induana.

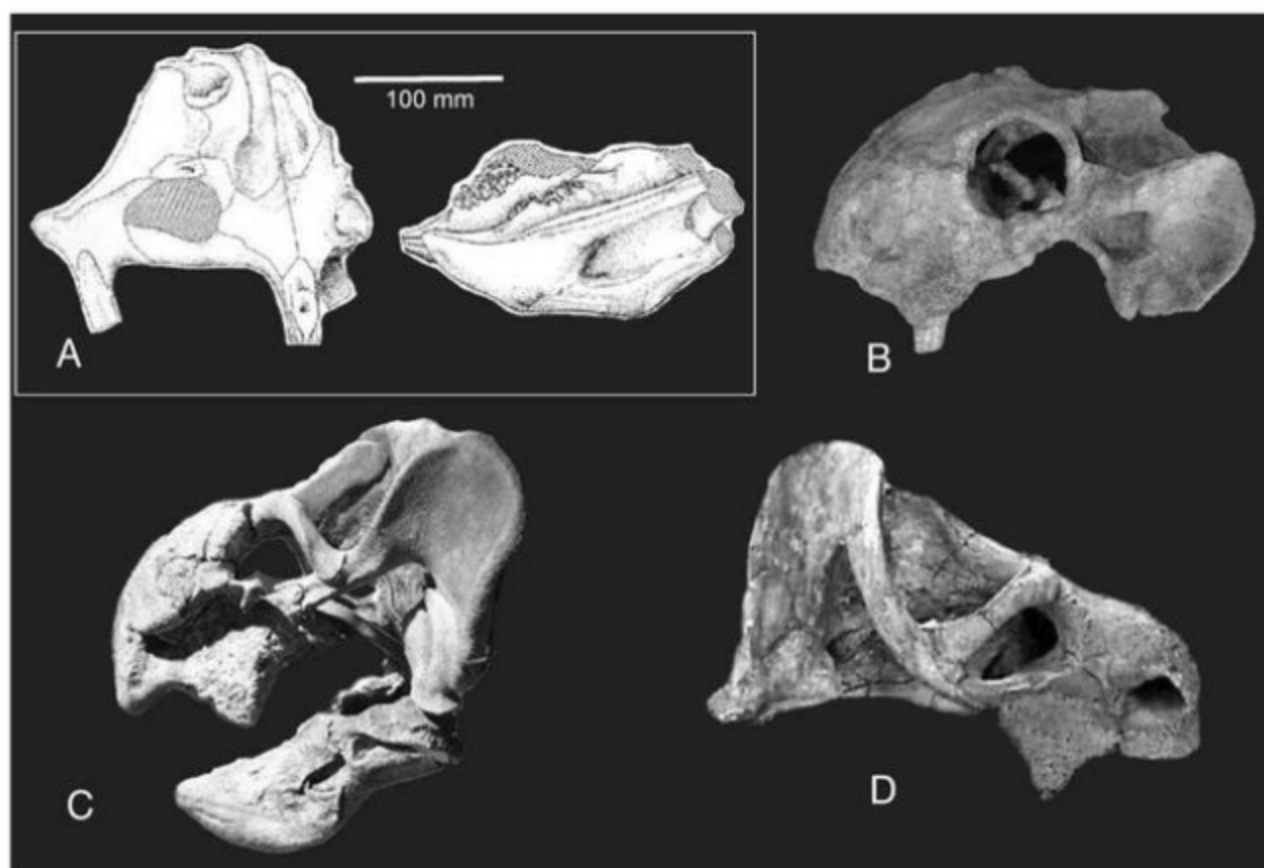
No Triássico Médio, Zona-Assembleia de *Dinodontosaurus*, Formação Santa Maria (Fauna de idade Ladiniana), são registrados os táxons *Dinodontosaurus pedroanum* (figura 8.13B), principalmente nos municípios de Candelária, Dona Francisca, São Pedro do Sul e Santa Maria; *Stahleckeria potens* (figura 8.13C), até o momento encontrado somente no Brasil; e *Ischigualastia*, de ocorrência duvidosa. O gênero *Chanaria* foi referido por Araújo (1981) e Schwanke & Melo (2002), porém esse gênero foi sinonimizado como *Dinodontosaurus* por Keyser & Cruickshank (1979).

Para a Zona-Assembleia de *Santacruzodon* (=Biozona de Traversodontidae), Formação Santa Maria, idade Ladiniana, Schultz & Langer (2007) referem com dúvidas o gênero *Dinodontosaurus*, enquanto na Formação Caturrita, acima da Zona-Assembleia de *Hyperodapedon*, porém abaixo da Zona-Assembleia de *Riograndia* está registrada a espécie *Jachaleria candelariensis* (figura 8.13D). Conforme Langer *et alii* (2007) a presença de *Jachaleria* permite uma correlação direta com a fauna de La Chilca da Formação Los Colorados, Argentina, anteriormente considerada como de idade carniana (c. g. Abdala *et alii*, 2001), mas atualmente sendo considerada de idade Noriana em virtude de estudos radiométricos (Furin *et alii*, 2006).





**Figura 8.12** (A, B, C) Esqueleto do dicinodonte *Ischigualastia jenseni* da Formação Ischigualasto, Bacia de Ischigualasto-Villa Unión, crânio em vista lateral e dorsal, respectivamente (modificado de Bonaparte, 1997).



**Figura 8.13** Dicinodontes encontrados na Bacia do Paraná, Brasil. (A) *Endothiodon*, (B) *Dinodontosaurus pedroanum*, (C) *Stahleckeria potens*, (D) *Jachaleria candelariensis* (modificados de Barberena & Araújo, 1975, <http://www.saopedrodosul.net/image/pai058-staleckeria.jpg> e <http://www.ufrgs.br/geociencias/paleo/jachaleria.html>).

**Tabela 8.1** Lista dos táxons de dicinodontes Triássicos na Argentina e Permo-Triássicos no Brasil

### Argentina

Formação Cerro de Las Cabras, Bacia Cuyo

*Vinceria andina*

*Kannemeyeriidae* indet.

Formação Quebrada de los Fósiles, Bacia de San Rafael

*Kannemeyeriidae incertae sedis*

Formação Rio Seco de la Quebrada, Bacia de San Rafael

*Kannemeyeria argentinensis*

*Vinceria* sp.

Formação Chañares, Bacia de Ischigualasto-Villa Unión

*Dinodontosaurus brevirostris*

*Dinodontosaurus platyceps*

*Dinodontosaurus platygnathus*

Formação Ischigualasto, Bacia de Ischigualasto-Villa Unión

*Ischigualastia jenseni*

Formação Los Colorados, Bacia de Ischigualasto-Villa Unión

*Jachaleria colorata*

### Brasil

Formação Rio do Rasto, Bacia do Paraná

*Endothiodon* sp.

Formação Sanga do Cabral, Bacia do Paraná

?*Lystrosaurus*

Formação Santa Maria, Zona-Assembleia de *Dinodontosaurus*, Bacia do Paraná

*Dinodontosaurus pedroanum*

*Stahleckeria potens*

?*Ischigualastia*

Formação Santa Maria, Zona-Assembleia de *Santacruzodon*, Bacia do Paraná

?*Dinodontosaurus*

Formação Caturrita, Zona Assembleia de Riograndia, Bacia do Paraná

*Jachaleria candelariensis*

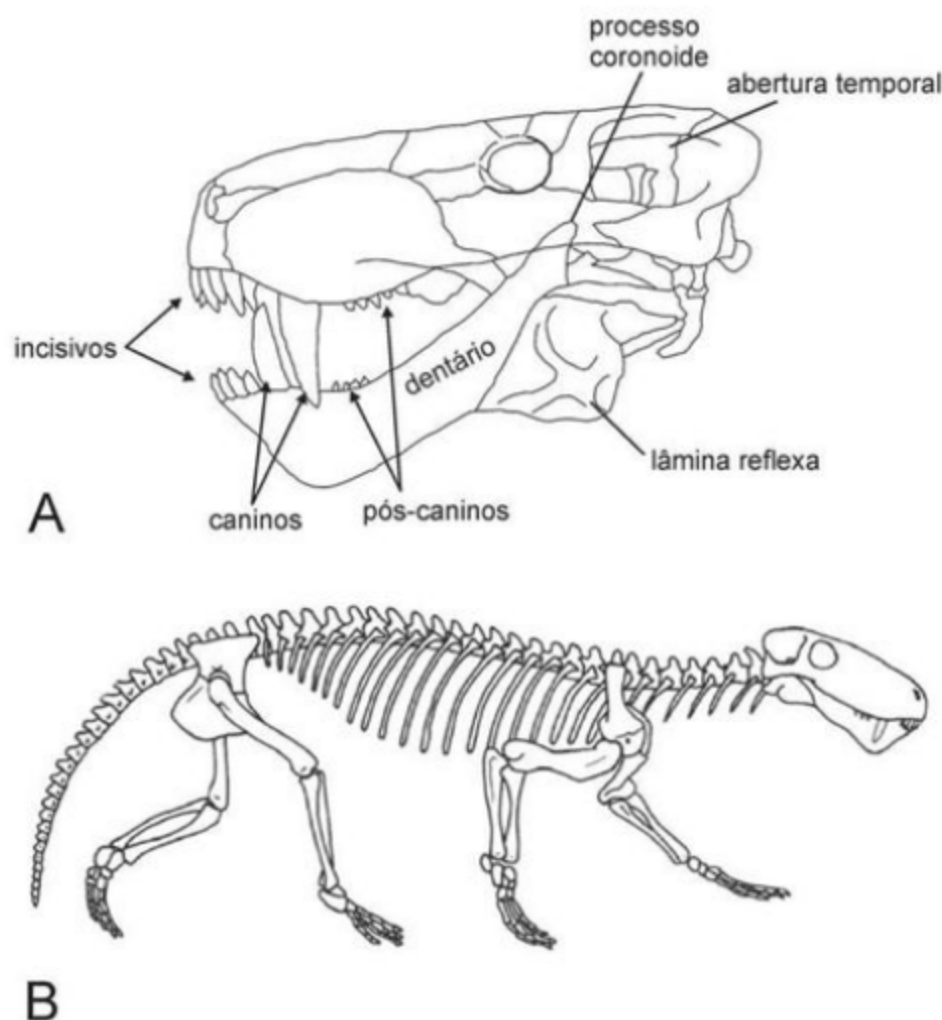
**Teriodontia.** É neste grupo que começa a surgir os caracteres que marcam com maior clareza a transição até os mamíferos. Nos teriodontes são incluídas as formas avançadas de terápsidos, animais carnívoros, insetívoros e herbívoros, sendo que as principais linhagens de teriodontes não mammaliaformes são os gorgonópsios, os terocefálios e os cinodontes.

### Gorgonopsia

Os gorgonópsios são conhecidos principalmente no Permiano Médio e Superior da África do Sul e também na Rússia e na Tanzânia. São carnívoros de grande porte (crânio com até 45 cm de comprimento), um dos maiores predadores do Permiano Superior. O rosto é longo e arredondado com um canino muito desenvolvido, em contraposição aos pós-caninos, de tamanho e quantidade reduzidos. As aberturas temporais apresentam um desenvolvimento moderado, com o arco zigomático exibindo uma curvatura lateral incipiente para acomodar a musculatura oclusora (adutora). Também apresentam o processo coronoide incipiente, produzido pelo dentário (figura 8.14A).

### Therocephalia

São conhecidos do Permiano Médio até o Triássico Médio da África do Sul, Namíbia, Tanzânia, China e Rússia. A monofilia deste grupo se encontra discutida com análises que sugerem que este não é monofilético, sendo o gênero *Therapsid* considerado o táxon-irmão dos cinodontes (Abdala, 2007; Botha *et alii*, 2007); entretanto recente análise filogenética de Huttenlocker (2009) apresenta o grupo como uma linhagem monofilética. Diferentemente dos gorgonópsios, que são um grupo muito conservador, os terocefálios são notavelmente diversos, apresentando grandes variações tanto na morfologia craniana como na dentição. Muitas formas são carnívoras de tamanho médio, mas algumas espécies são consideravelmente pequenas e possivelmente insetívoras; outras formas são herbívoras, cujos pós-caninos são alargados transversalmente; além de espécies totalmente carentes de pós-caninos que apresentam uma crista cortante na maxila e no dentário.

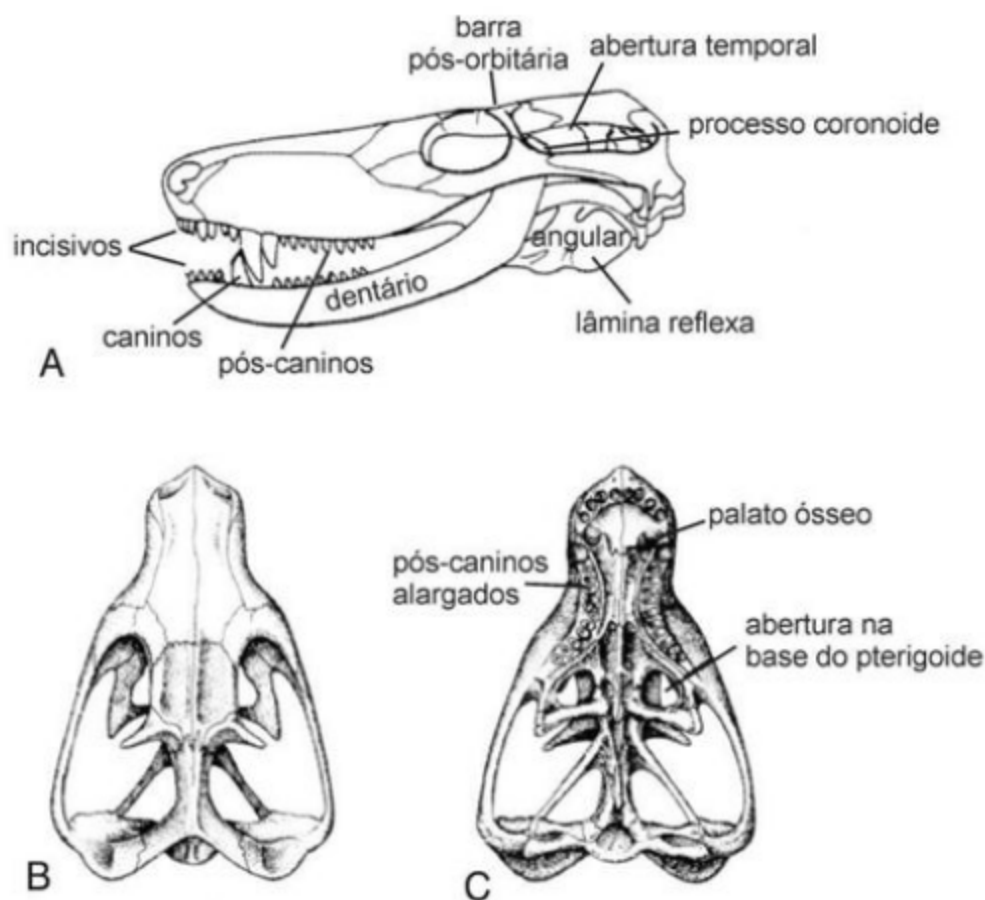


**Figura 8.14** (A) Crânio do gorgonópsio *Leontocephalus* do Permiano Superior da África do Sul (modificado de Hopson, 1994). (B) Esqueleto do gorgonópsio *Lycaenops* do Permiano Superior da África do Sul (modificado de Carroll, 1988).

Características compartilhadas pelos terocefálios incluem heterodontia (com incisiviformes, caninos e pós-caninos), abertura temporal notavelmente alargada aparecendo uma crista sagital craniana, mandíbula com maior desenvolvimento do processo coronoide e da lâmina reflexa do angular (figura 8.15A, B). Uma das características mais particulares conhecidas na maioria dos representantes deste grupo é a presença de uma fossa na base da asa do pterigoide, cuja funcionalidade

ainda não é bem compreendida (figura 8.15C). São nas formas herbívoras da linhagem, os Bauriidae, que é registrada, pela primeira vez, a oclusão entre os pós-caninos superiores e inferiores (Gow, 1978), um fenômeno de grande importância evolutiva e uma das características distintas de mamíferos. Este grupo também apresenta palato ósseo ainda formado somente pelas pré-maxilar, maxila e uma pequena contribuição do vômer.





**Figura 8.15** (A) Crânio do terocefálio *Ictidosuchoides* do Permiano Superior da África do Sul (modificado de Hopson, 1994). (B, C) Vista dorsal e ventral de *Bauria* do Triássico Médio da África do Sul. Observar, em vista dorsal, a ausência da barra pós-orbitária, e em vista ventral, o alargamento dos pós-caninos, o palato ósseo e a abertura na base dos pterigóides (modificado de Carroll, 1988).

### Cynodontia

Um dos componentes de grande importância, nas faunas do final do Paleozoico, parte do Mesozoico, e todo o Cenozoico são os cinodontes. Formas fósseis deste grupo, conhecidos como cinodontes não mamaliaformes (ver abaixo), são representantes tardios da linhagem dos sinápsidos, e sua maior relevância é devido ao fato de representar os táxons mais estreitamente aparentados aos mamíferos (Hopson, 1991, 1994; Luo, 1994; Hopson & Kitching, 2001). O aparecimento de características mamalianas típicas, incluindo muitas feições relacionadas com mudanças no sistema da mastigação, pode ser testemunhado neste particular grupo de terápsidos (*vide* figura 8.3B).

O termo cinodonte foi originalmente empregado para referir-se exclusivamente às formas do Permiano ao Jurássico, estreitamente relacionados aos mamíferos (e. g. Romer, 1966; Carroll, 1988). Porém, com o advento da sistemática filogenética ficou evidente que essa concepção de cinodonte era não monofilética, porque não incluía um dos descendentes do grupo, que neste caso eram os próprios mamíferos (Rowe, 1988; Wible, 1991). Assim, de acordo com o novo paradigma, os cinodontes passavam a incluir tanto os mamíferos, quanto os táxons fósseis estreitamente relacionados aos mamíferos, e, portanto, estas formas fósseis passavam a ser referidas como cinodontes não mamalianos (e. g. Hopson, 1991; Luo, 1994; Luo & Crompton, 1994; Luo *et alii*, 1995) ou cinodontes não mamaliaformes (e. g. Rowe, 1988) (figura 8.16).

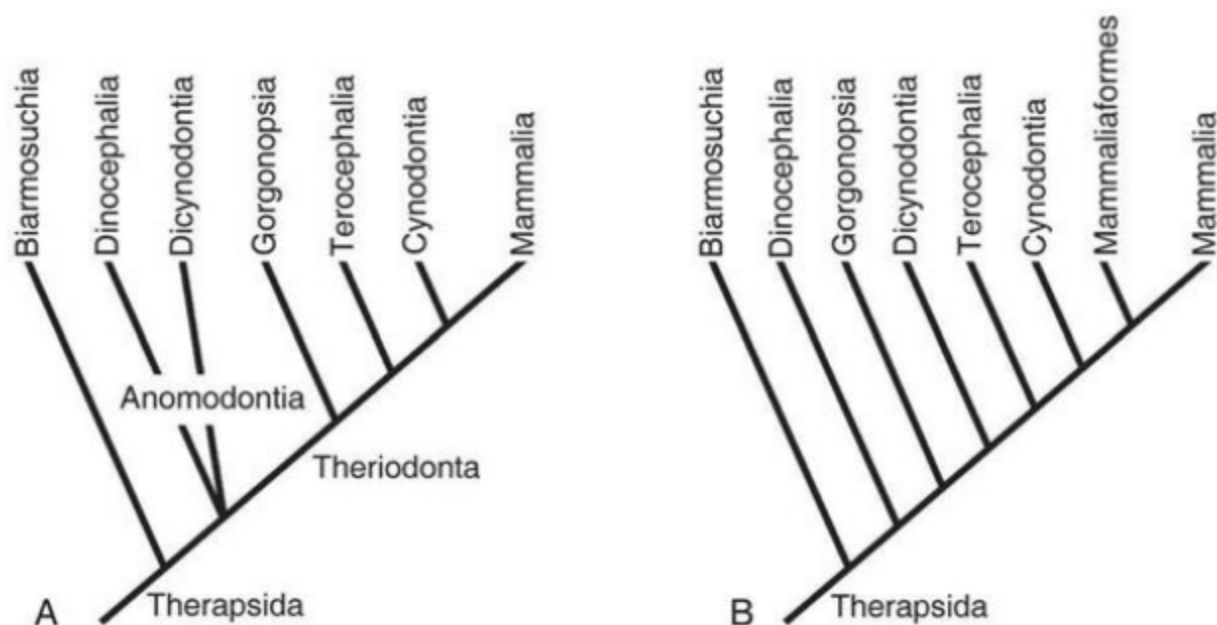


Figura 8.16 Cladograma com a hipótese de relacionamento dos terápsidos proposta por (A) Hopson (1991) e (B) Rowe (1988).

A diferença na terminologia está relacionada às distintas formas de definir mamífero. Alguns estudiosos (e. g. Hopson, 1991) preservam o grupo mamífero considerando como base da definição a articulação craniomandibular através dos ossos dentário e esquelomaxilar; diferenciação dos pré-molares e molares; raiz dos molares dupla; presença de um padrão consistente de facetas de desgaste nos pós-caninos e presença de promontório no pterigo, definição esta popularizada por paleontólogos dos anos 1950, 1960 e 1970 (e. g. Kermack, 1959; Hopson & Crompton, 1969; Kermack & Kielan-Jaworowska, 1971; Kermack *et alii*, 1973). Ou seja, o primeiro mamífero já estaria representado nas faunas do Triássico Superior ou Jurássico Inferior, sendo o gênero *Morganucodon* um dos mais conhecidos e famosos, e as formas fósseis, mais estreitamente relacionadas a estes táxons então chamados de mamíferos, referidas como cinodontes não mamalianos. Para outros autores (e. g. Rowe, 1988; 1993) o termo mamífero define um grupo que inclui o ancestral comum dos monotremados e térios (marsupiais e placentários), além de todos os seus descendentes e, portanto, referido a formas viventes. O grupo monofilético, que incluía formas fósseis do Triássico Superior e Jurássico Inferior (e. g. *Adelobasileus*, *Morganucodon*) foi redefinido como Mammaliaformes, e

as formas fósseis estreitamente aparentadas com este grupo, referidas como Cinodontes não Mammaliaformes.

Considerando-se que a definição original de mamífero, apresentada por Linnaeus em 1758, foi atribuída a animais viventes (ver Gregory, 1910; Rowe, 1988), a referência às formas fósseis resenhadas neste capítulo é de cinodontes não mamaliaformes. Por questões de simplicidade, aqui o termo cinodonte será referido aos cinodontes não mamaliaformes, ou seja, o grupo parafilético de terápsidos fósseis conhecido do Permiano Superior até o Cretáceo Inferior.

### Cynodontia não Mammaliaformes

Os cinodontes são conhecidos em todos os continentes com a única exceção da Austrália, e apresentam um registro temporal que vai do Permiano Superior até o Cretáceo Inferior, sem considerar o registro altamente duvidoso de *Chronoperates* do Paleoceno de Canadá (Fox *et alii*, 1992).

Os cinodontes, com quase 100 espécies, apresentam uma maior diversidade do que a maioria dos terápsidos restantes, com a única exceção dos dicynodontes. Isto tem relação com o fato de ser o grupo de terápsidos de mais longa duração temporal, so-

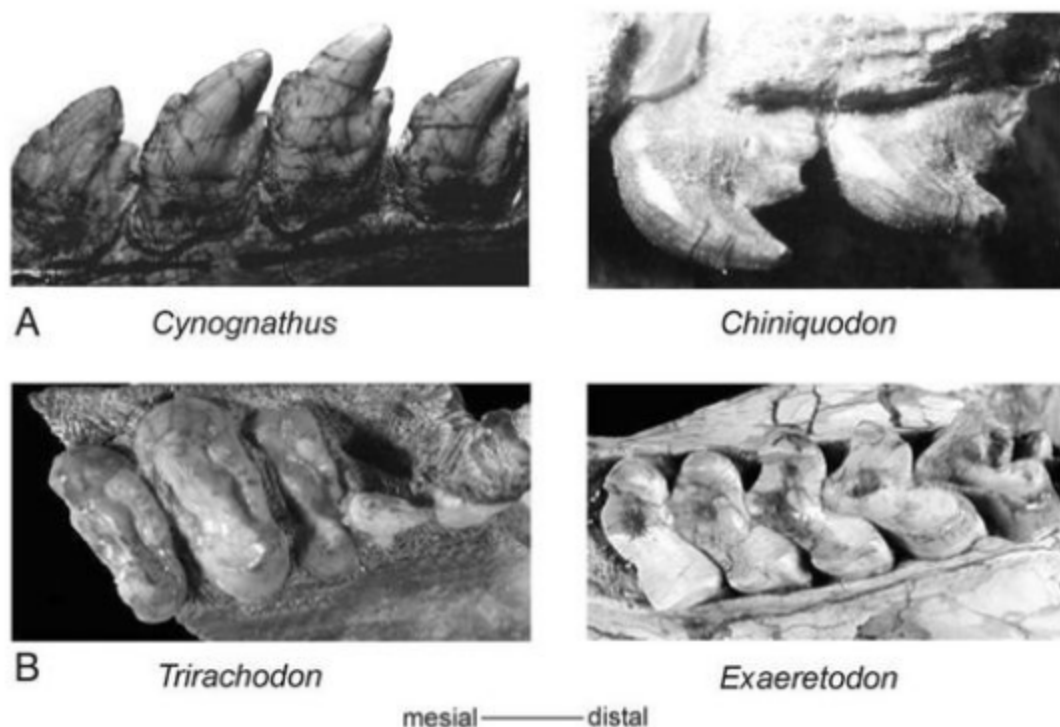
brevivendo por volta de 132 milhões de anos (Permiano Superior ao Neocomiano) ou 154 milhões de anos (Permiano Superior ao final do Albiano).

A grande diversidade em cinodontes se encontra influenciada por grupos de formas herbívoras/onívoras, como, por exemplo, os cinodontes traversodontídeos, representados por aproximadamente 27 espécies, e os tritilodontídeos com cerca de 15 espécies. Uma diferenciação básica de cinodontes é observada na dentição: a) formas insetívoras-carnívoras, com dentição setorial (figura 8.17A), ou seja, com cúspides alinhadas mesiodistalmente, podendo apresentar cingulos linguais com diferentes graus de desenvolvimento, representados por aproximadamente 35 espécies; b) formas herbívoras-onívoras com pós-caninos, em geral alargados bucolingualmente, que inclui cinodontes gonfodontes (figura 8.17B) e tritilodontídeos, conformado por um número aproximado de 48 espécies.

#### *Cinodontes não mamaliaformes da América do Sul.*

Os cinodontes não mamaliaformes estão bem representados na América do Sul em sedimentos do Triássico da Argentina e do Brasil (vide tabela 8.2, figuras 8.18, 8.19 e 8.20).

Na Argentina as duas faunas mais antigas com cinodontes são do Triássico Médio, fauna de idade Anisiana. Na Formação Rio Seco de la Quebrada (Fauna Local Puesto Viejo, Bonaparte, 1982; Stipanovic *et alii*, 2007) da Bacia de San Rafael, província de Mendoza são registrados o traversodontídeo *Pascualgnathus polanskii*, o carnívoro *Cynognathus crateronotus* e o gonfodonte *Diademodon tetragonus* (Bonaparte 1967, 1969, 1982; Abdala, 1996; Martinelli *et alii*, 2009). Na Formação Cerro de Las Cabras, Bacia Cuyo, norte da província de Mendoza, os cinodontes aí representados são os traversodontídeos *Andescynodon mendozensis* e *Rusconiodon mignonei*, e o cinodonte de dentição setorial *Cromptodon mamiferoides* (Bonaparte, 1969b, 1972, 1982).



**Figura 8.17** (A) Dentição setorial, pós-caninos de formas insetívoras-carnívoras. (B) Dentição gonfodonta, pós-caninos de formas herbívoras. Fotos por F. Abdala.



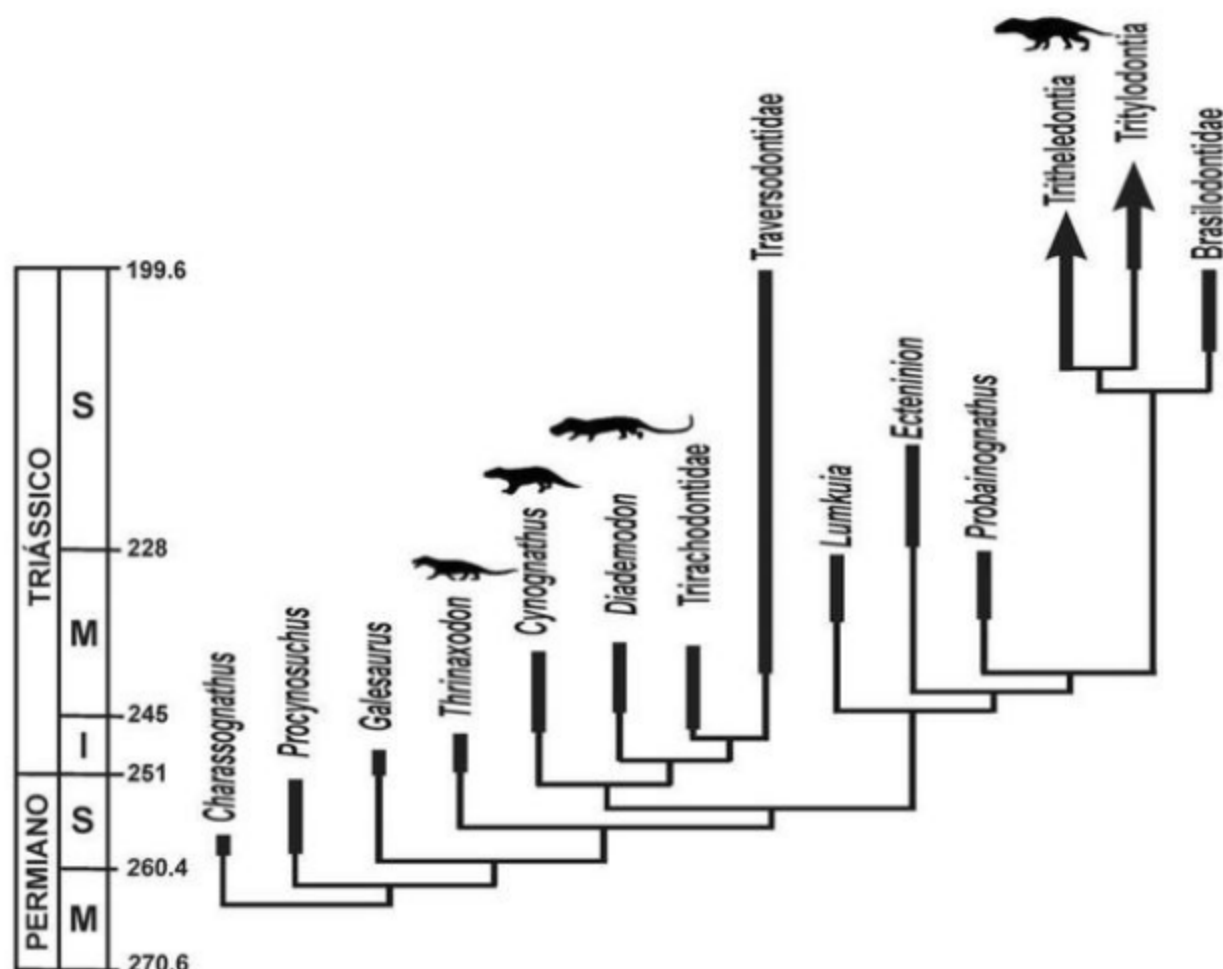


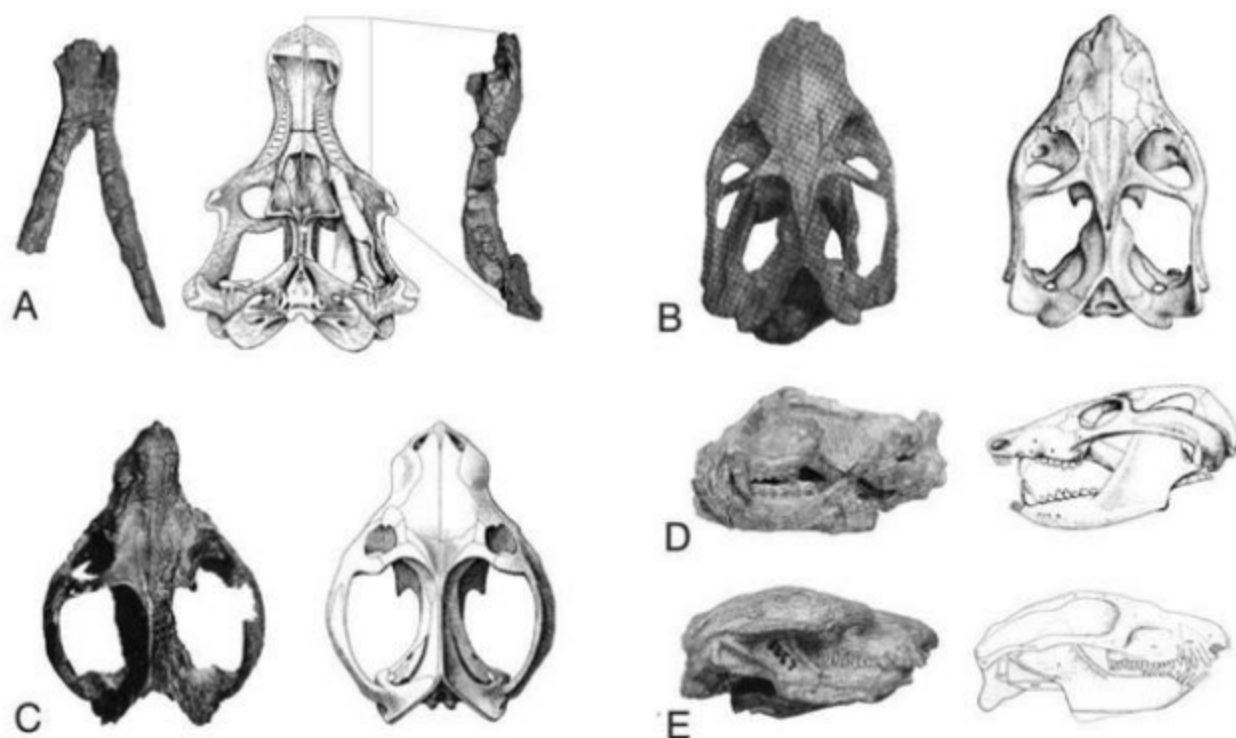
Figura 8.18 Filogenia de cinodotes posicionando algumas formas da América do Sul.

No Triássico Superior da Bacia Ischigualasto-Villa Unión, entre as províncias de La Rioja e San Juan, a fauna de idade Ladiniana está, maiormente, representada em concreções na base da vulcanoclástica Formação Chañares (Rogers *et alii*, 2001) e inclui o traversodontídeo *Massetognathus pascuali* (o táxon mais abundante) e os de dentição setorial, *Chiniquodon theotonicus* e *Probainognathus jenseni* (Romer, 1969a, b, 1970, 1972; Abdala & Giannini, 2000, 2002). Na Formação Ischigualasto, idade carniana, os traversodontídeos são representados por *Exaeretodon argentinus* e *Ischignathus sudamericanus* (Bonaparte, 1962, 1963; Abdala, 2000), e as formas carnívoras por *Chiniquodon sanjuanensis*, *Ecteninion lunensis* e cf. *Probainognathus* (Martinez & Forster, 1996; Martinez *et alii*, 1996; Bonaparte & Crompton, 1994). Na Formação Los Colorados, idade noriana, encontra-se o

cinodonte não mamaliaforme triteledontídeo *Chalimnia musteloides* (Bonaparte, 1980; Martinelli & Rougier, 2007). Alguns restos fragmentários pós-cranianos foram assignados a tritilodontídeos (Bonaparte, 1971), porém sua atribuição taxonômica é duvidosa.

No Brasil, no Triássico Inferior, Formação Sanga do Cabral, fauna de idade induana, Estado do Rio Grande do Sul, Abdala *et alii* (2002b) registraram fragmentos pós-cranianos indeterminados de cinodotes, constituindo no material mais antigo do grupo na Bacia do Paraná.

A diversidade de cinodotes não mamaliaformes no Triássico Médio e Superior do Brasil é bastante expressiva, estando o grupo representado em quatro diferentes Zona-Assembleias, nas formações Santa Maria e Caturrita (Langer *et alii*, 2007; Abdala & Ribeiro, 2010).



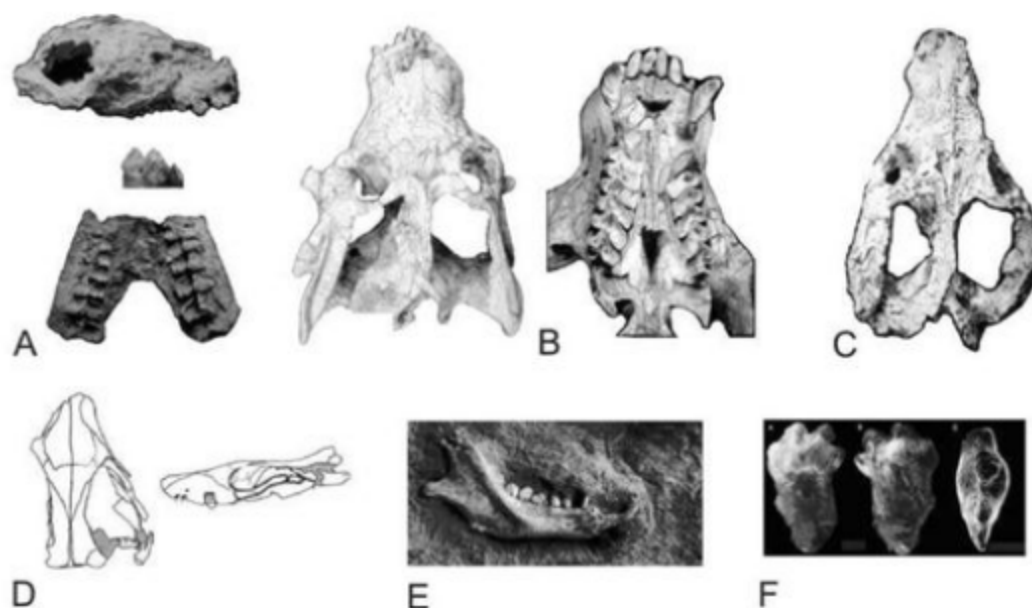
**Figura 8.19** Cinodontes não mamaliaformes do Triássico da Argentina. (A) Mandíbula em vista dorsal e crânio em vista ventral de *Diademodon*. Crânio em vista dorsal de *Massetognathus* (B) e *Chiniquodon* (C). Crânio e mandíbula em vista lateral de *Probainognathus* (D) e *Chahimania* (E) (modificado de Martinelli et alii, 2009 e Bonaparte, 1997).

No Triássico Médio, Formação Santa Maria, Zona-Assembleia de *Dinodontosaurus* (fauna de idade Ladiniana) são registrados os traversodontídeos *Luangwa sudamericana*, *Massetognathus ochagaviae*, *Traversodon stahleckeri* e *Protuberum cabralensis* (Huene, 1936; Abdala & Teixeira, 2004; Liu et alii, 2008; Reichel et alii, 2009; Da Silva & Cabreira, 2009); o chiniquodontídeo *Chiniquodon theotonicus* (Huene, 1936; Teixeira, 1982; Abdala & Giannini, 2002), e *Protheriodon estudianti* (Bonaparte et alii, 2006). A Zona-Assembleia *Santacruzodon*, Formação Santa Maria, também de idade Ladiniana, tem uma notável abundância de cinodontes (Abdala et alii, 2001). Estão registrados os traversodontídeos *Santacruzodon hopsoni*, *Menadon* e *Massetognathus* (Abdala & Ribeiro, 2003; Schultz & Langer, 2007; Melo et alii, 2009), enquanto os cinodontes carnívoros são representados por *Chiniquodon* sp. (Abdala et alii, 2001; Oliveira, 2009) e cf. *Probainognathus* (Soares & Abdala, 2008; Soares et alii, 2011).

No Triássico Superior, Formação Santa Maria, Zona-Assembleia de *Hyperodapedon*, fauna de idade

Carniana (Langer et alii, 2007) são registrados os traversodontídeos *Gomphodontosuchus brasiliensis* e *Exaeretodon riograndensis* (Huene, 1928; Hopson, 1985; Abdala et alii, 2002a; Oliveira et alii, 2007). Os cinodontes com dentição setorial desta fauna são *Therioherpeton cagnini*, *Prozostrodon brasiliensis*, *Charruodon tetracuspatus* e *Trucidocynodon riograndensis* (Bonaparte & Barberena, 1975; Bonaparte & Barberena, 2001; Abdala & Ribeiro, 2000; Oliveira et alii, 2010).

Ainda, no Triássico Superior, mas da Formação Caturrita, Zona-Assembleia de *Riograndia*, fauna de idade noriana, os cinodontes comparados com as das idades anteriores são conspicuamente distintos tanto do ponto de vista taxonômico quanto morfológico. São formas diminutas correspondentes aos trileodontídeos (= ictidosauros) *Riograndia guaibensis* e *Irajatherium hernandesi* (Bonaparte et alii, 2001; Soares et alii, 2011; Martinelli et alii, 2005) e brasilodontídeos *Brasilodon quadrangularis*, *Brasilitherium riograndensis* e *Minicynodon maierei* (Bonaparte et alii, 2003; 2005; 2010).



**Figura 8.20** Cinodontes não mamaliaformes do Triássico do Brasil. (A) crânio em vista lateral, incisivos e região palatal exibindo pós-caninos em vista oclusal de *Santacruzodon*. (B) crânio em vistas dorsal e palatal de *Exaeretodon*. (C) crânio em vista dorsal de *Chiniquodon*. (D) crânio em vistas dorsal e lateral de *Therioherpeton*. (E) mandíbula em vista lateral de *Riograndia*. (F) pós-canino em vista bucal, lingual e oclusal de *Charruodon* (modificado de Abdala & Ribeiro, 2003; Abdala *et alii*, 2002a; Bonaparte & Barberena, 1975; Abdala & Ribeiro, 2000).

**Tabela 8.2** Cinodontes não mamaliaformes da América do Sul

<p><b>Argentina</b></p> <p>Formação Cerro de Las Cabras, Bacia Cuyo</p> <p><i>Cromptodon mamiferoides</i></p> <p><i>Andescynodon mendozensis</i></p> <p><i>Rusconiodon mignonei</i></p> <p>Formação Rio Seco de la Quebrada, Bacia de San Rafael</p> <p><i>Cynognathus crateronotus</i></p> <p><i>Diademodon tetragonus</i></p> <p><i>Pascualgnathus polanskii</i></p> <p>Formação Chañares, Bacia de Ischigualasto-Villa Unión</p> <p><i>Massetognathus pascuali</i></p> <p><i>Chiniquodon thetonicus</i></p> <p><i>Probainognathus jenseni</i></p> <p>Formação Ischigualasto, Bacia de Ischigualasto-Villa Unión</p> <p><i>Exaeretodon argentinus</i></p> <p><i>Ischignathus sudamericanus</i></p> <p><i>Chiniquodon sanjuanensis</i></p>	<p><i>Ecteninion lunensis</i></p> <p>cf. <i>Probainognathus</i></p> <p>Formação Los Colorados, Bacia de Ischigualasto-Villa Unión</p> <p><i>Chalimnia musteloides</i></p> <p><b>Brasil</b></p> <p>Formação Sanga do Cabral, Bacia do Paraná</p> <p>Fragmentos de pós-crânio de pequenos cinodontes</p> <p>Zona-Assembleia de <i>Dinodontosaurus</i>, Formação Santa Maria, Bacia do Paraná</p> <p><i>Luangwa sudamericana</i></p> <p><i>Massetognathus ochagaviae</i></p> <p><i>Protuberum cabralensis</i></p> <p><i>Traversodon stahleckeri</i></p> <p><i>Chiniquodon thetonicus</i></p> <p><i>Protheriodon estudianti</i></p> <p>Zona-Assembleia de <i>Santacruzodon</i>, Formação Santa Maria, Bacia do Paraná</p> <p><i>Santacruzodon hopsoni</i></p> <p><i>Menadon</i></p> <p><i>Massetognathus</i> sp.</p>
---	--



*Chiniquodon* sp.

Cf. *Probainognathus* sp.

Zona-Assembleia de *Hyperodapedon*, Formação Santa Maria, Bacia do Paraná

*Exaeretodon riograndensis*

*Gomphodontosuchus brasiliensis*

*Therioherpeton carnegi*

*Prozostrodon brasiliensis*

*Charruodon tetracuspatus*

*Trucidocynodon riograndensis*

Zona-Assembleia de *Riograndia*, Formação Caturrita, Bacia do Paraná

*Riograndia guaibensis*

*Irajatherium hernandezii*

*Brasilodon quadrangularis*

*Brasilitherium riograndensis*

*Minicynodon maierei*

### Mammaliaformes

Como já referido anteriormente, filogeneticamente este grupo é definido como um clado que inclui o ancestral comum de *Sinoconodon*, *Morganucodontidae*, *Docodontes*, *Monotremata*, *Marsupialia* e *Placentalia*, membros extintos deste clado e todos os seus descendentes (Rowe, 1988; Wible, 1991). A maioria das formas basais de mamaliaformes foram animais de tamanho pequeno, de aparência similar a um insetívoro, apresentando uma clara diferenciação dos pós-caninos em pré-molares e molares (com exceção de *Sinoconodon*), raiz dentária dividida ou com incipiente processo de divisão, e a presença de promontório no basicrânio. Estas formas são geralmente interpretadas como formas noturnas, muito provavelmente homeotérmicas (Kemp, 2005). No Triássico do Rio Grande do Sul, na Zona Assembleia de *Riograndia*, os *Brasilodontidae* (figura 8.21) incluem os táxons mais proximamente relacionados aos Mamaliaformes do que com os *Trileodontidae* ou *Trilodontidae* (Bonaparte *et alii*, 2003; 2005; Liu & Olsen, 2010) (figura 8.21).



**Figura 8.21** *Brasilitherium*, crânio e mandíbula em vista lateral.

### Referências

- ABDALA, F. 1996. Redescrición del cráneo y reconsideración de la validez de *Cynognathus minor* (Eucynodontia-Cynognathidae) del Triásico Inferior de Mendoza. *Ameghiniana*, 33: 115-126.
- ABDALA, F. 2000. Catalogue of non-mammalian cynodonts in the Vertebrate Paleontology Collection of the Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán, with comments on species. *Ameghiniana*, 37: 463-475.
- ABDALA, F. 2007. Redescription of *Platycraniellus elegans* (Therapsida, Cynodontia) from the Lower Triassic of South Africa, and the cladistic relationships of eutheriodonts. *Palaeontology*, 50: 591-618.
- ABDALA, F. & GIANNINI, N. P. 2000. Gomphodont cynodonts of the Chañares Formation: the analysis of an ontogenetic sequence. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20: 501-506.
- ABDALA, F. & GIANNINI, N. P. 2002. Chiniquodontid cynodonts: systematic and morphometric considerations. *Palaeontology*, 45: 1.151-1.170.
- ABDALA, F. & RIBEIRO, A. M. 2000. A new therioherpetid cynodont from the Santa Maria Formation (middle Late Triassic), southern Brazil. *Geodiversitas*, 22: 589-596.
- ABDALA, F. & RIBEIRO, A. M. 2003. A new traversodontid cynodont from the Santa Maria Formation (Ladinian-Carnian) of southern Brazil, with a phylogenetic analysis of Gondwanan traversodontids. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 139: 529-545.
- ABDALA, F. & RIBEIRO, A. M. 2010. Distribution and diversity patterns of Triassic cynodonts (Therapsida, Cynodontia) in Gondwana. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 286(2010): 202-217.
- ABDALA, F. & TEIXEIRA, A. M. S. 2004. A traversodontid cynodont of African affinity in the South American Triassic. *Palaeontologia Africana*, 40:11-22.
- ABDALA, F.; BARBERENA, M. C. & DORNELLES, J. 2002a. A new species of the Traversodontidae *Exaeretodon* from the Santa Maria Formation (Middle/Late Triassic) of southern Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22: 313-325.
- ABDALA, F.; DIAS-DA-SILVA, S. & CISNEROS, J. C. 2002b. First record of nonmammalian cynodonts (Therapsida) in the Sanga do Cabral Formation

- (Early Triassic) of southern Brazil. *Palaeontologia Africana*, 38: 93-98.
- ABDALA, F.; RIBEIRO, A. M. & SCHULTZ, C. L. 2001. A rich cynodont fauna of Santa Cruz do Sul, Santa Maria Formation (Middle-Late Triassic), southern Brazil. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, 2001: 669-687.
- ANGIELCZYK, K. 2009. *Dimetrodon* is not a dinosaur: using tree thinking to understand the ancient relatives of mammals and their evolution. *Evolution: Education and Outreach*, 2: 257-271.
- ARAÚJO, D. C. 1981. Sobre a presença de *Chanaria* na Formação Santa Maria (Triássico do Brasil). In: CONGRESSO LATINO-AMERICANO DE PALEONTOLOGIA, 2, Porto Alegre, *Anais*, v. 1, p. 307-319.
- ARAÚJO, D. C. & GONZAGA, T. D. 1980. Uma nova espécie de *Jachaleria* (Therapsida, Dicynodontia) do Triássico do Brasil. In: CONGRESO ARGENTINO DE PALEONTOLOGIA Y BIOESTRATIGRAFIA, 2 Y CONGRESO LATINOAMERICANO DE PALEONTOLOGIA, 1, Buenos Aires, APA, *Actas*, v. 1, p. 159-174.
- BARBERENA, M. C. & ARAÚJO, D. C. 1975. Tetrápodos fósiles de Sudamérica y deriva continental. In: CONGRESO ARGENTINO DE PALEONTOLOGIA Y BIOESTRATIGRAFIA, 1, Tucumán, *Actas*, v. 1, p. 497-504.
- BARGHUSEN, H. R. 1975. A review of fighting adaptations in dinocephalians (Reptilia, Therapsida). *Paleobiology*, 1: 295-311.
- BENTON, M. J. 2000. *Vertebrate Paleontology*. Blackwell, London, 452 p.
- BONAPARTE, J. F. 1962. Descripción del cráneo y mandíbula de *Exaeretodon frenguelli*, Cabrera, y su comparación con *Diademodontidae*, *Tritylodontidae* y los cinodontes sudamericanos. *Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales y Tradición Mar del Plata*, 1: 135-202.
- BONAPARTE, J. F. 1963. Descripción de *Ischnognathus sudamericanus* n. gen. n. sp., nuevo cinodonte gonfodonte del Triásico Medio superior de San Juan, Argentina. *Acta Geologica Lilloana*, 4: 111-118.
- BONAPARTE, J. F. 1966. *Chiniquodon* Huene (Therapsida-Cynodontia) en el Triásico de Ischigualasto, Argentina. *Acta Geologica Lilloana*, 8: 157-169.
- BONAPARTE, J. F. 1967. New vertebrate evidence for a southern transatlantic connection during the Lower or Middle Triassic. *Palaeontology*, 10: 554-563.
- BONAPARTE, J. F. 1969a. *Cynognathus minor* n. sp. (Therapsida-Cynodontia). Nueva evidencia de vinculación faunística afro-sudamericana a principios del Triásico. In: GONDWANA STRATIGRAPHY I.U.G.S. SYMPOSIUM, Mar del Plata, 1967, p. 273-281.
- BONAPARTE, J. F. 1969b. Dos nuevas 'faunas' de reptiles triásicos de Argentina. In: GONDWANA STRATIGRAPHY I.U.G.S. SYMPOSIUM, Mar del Plata, 1967, p. 283-306.
- BONAPARTE, J. F. 1971. Los tetrápodos del sector superior de la Formación Los Colorados, La Rioja, Argentina (Triásico Superior). I Parte. *Opera Lilloana*, 22: 1-183.
- BONAPARTE, J. F. 1972. *Cromptodon mamiferoides*, Galesauridae de la Formación Río Mendoza, Mendoza, Argentina (Therapsida-Cynodontia). *Ameghiniana*, 9: 343-353.
- BONAPARTE, J. F. 1980. El primer ictidosaurio (Reptilia-Therapsida) de América del Sur, *Chalimnia musteloides*, del Triásico Superior de La Rioja, República Argentina. In: CONGRESO ARGENTINO DE PALEONTOLOGIA Y BIOESTRATIGRAFIA, 2, Y CONGRESO LATINOAMERICANO DE PALEONTOLOGIA, 1, Buenos Aires. *Actas*, v. 1, p. 123-133.
- BONAPARTE, J. F. 1982. Faunal replacement in the Triassic of South America. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 2: 362-371.
- BONAPARTE, J. F. 1997. *El Triásico de San Juan - La Rioja Argentina y sus dinosaurios*. Talleres Gráficos de Digital Tech, Buenos Aires, 190 p.
- BONAPARTE, J. F. & BARBERENA, M. C. 1975. A possible mammalian ancestor from the Middle Triassic of Brazil (Therapsida-Cynodontia). *Journal of Paleontology*, 49: 931-936.
- BONAPARTE, J. F. & BARBERENA, M. C. 2001. On two advanced carnivorous cynodonts from the Late Triassic of southern Brazil. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 156: 59-80.
- BONAPARTE, J. F. & CROMPTON, A. W. 1994. A juvenile probainognathid cynodont skull from the Ischigualasto Formation and the origin of mammals. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia*, 5: 1-12.
- BONAPARTE, J. F.; FERIGOLO, J. & RIBEIRO, A. M. 2001. A primitive Late Triassic 'ictidosaur' from Rio Grande do Sul, Brazil. *Palaeontology*, 44: 623-635.



- BONAPARTE, J. F.; MARTINELLI, A. G. & SCHULTZ, C. L. 2005. New information on *Brasilodon* and *Brasilitherium* (Cynodontia, Probainognathia) from the Late Triassic of southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 8: 25-46.
- BONAPARTE, J. F.; SCHULTZ, C. L. & SOARES, M. B. 2006. A new non-mammalian cynodont from the Middle Triassic of southern Brazil and its implications for the ancestry of mammals. *Bulletin of the New Mexico Museum of Natural History and Science*, 37: 599-607.
- BONAPARTE, J. F.; MARTINELLI, A. G.; SCHULTZ, C. L. & RUBERT, R. 2003. The sister group of mammals: small cynodonts from the Late Triassic of southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 5: 5-27.
- BONAPARTE, J. F.; SCHULTZ, C. L.; SOARES, M. B. & MARTINELLI, A. G. 2010. La fauna local de Faxinal do Soturno, Triássico tardio de Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 13(3): 233-246.
- BOTHA, J.; ABDALA, F. & SMITH, R. M. H. 2007. The oldest cynodont: new clues on the origin and diversification of the Cynodontia. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 149: 477-492.
- CARROLL, R. L. 1988. *Vertebrate Paleontology and Evolution*. W. H. Freeman & Co., 698 p.
- CISNEROS, J. C.; ABDALA, F. & MALABARBA, M. C. 2005. Paracynodonts from the Rio do Rasto Formation, southern Brazil: biostratigraphic implications for Permian faunas of the Paraná basin. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 8(1): 13-24.
- CISNEROS, J. C.; ABDALA, F.; RUBIDGE, B. S.; DENTZIEN-DIAS, P. C. & BUENO, A. O. 2011. Dental Occlusion in a 260-million-year-old therapsid with saber canines from the Permian of Brazil. *Science*, 331: 1603-1605.
- CLIVER, M. A. 1978. The skeleton of the mammal-like reptile *Cistecephalus* with evidence for fossorial mode of life. *Annals of the South African Museum*, 76: 213-246.
- COX, C. B. 1972. A new digging dicynodont from the Upper Permian of the Tanzania. In: JOYSEY, K. A. & KEMP, T. S. (eds.). *Studies in Vertebrate Evolution*. Oliver & Boyd, Edinburgh, p. 173-189.
- DA SILVA, L. R. & CABREIRA, S. F. 2009. Novo achado de *Luangwa sudamericana* Abdala & Teixeira, 2004 do Triássico Médio da Formação Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil. *Boletim Informativo Paleontologia em Destaque*, 24: 23-24.
- DIAS-DA-SILVA, S.; MODESTO, S. P. & SCHULTZ, C. L. 2006. New material of *Procolophon* (Parareptilia: Procolophonoidea) from the Lower Triassic of Brazil, with remarks on the ages of the Sanga do Cabral and Buena Vista formations of South America. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 43: 1.685-1.693.
- DIXON, D.; COX, B. SAVAGE, R. J. G. & GARDINER, B. 1990. *Enciclopedia de Dinosaurios y animales prehistóricos*. Encuentro Editorial, Barcelona, 312 p.
- DOMNANOVICH, N. S. 2007. The presence of the large-sized *Rechnisaurus* (Therapsida, Dicynodontia) in the lower levels of the Puesto Viejo Formation (Mendoza, Argentina): a reconsideration. *Ameghiniana*, 44(4):15R.
- DOMNANOVICH, N. S. & MARSICANO, C. A. 2006. Revision of the basal Triassic dicynodont *Vincerina andina* Bonaparte (Therapsida, Dicynodontia) of Argentina. *Ameghiniana*, 43(4): 35R.
- FOX, R. C.; YOUZWYSHYN, G. P. & KRAUSE, D. W. 1992. Post-Jurassic mammal-like reptile from the Palaeocene. *Nature*, 358: 233-235.
- FRÖBISCH, J. 2007. The cranial anatomy of *Kombusia frerensis* Hotton (Synapsida, Dicynodontia) and a new phylogeny of anomodont therapsids. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 150: 117-144.
- FRÖBISCH, J. 2009. Composition and similarity of global anomodont-bearing tetrapod faunas. *Earth-Science Review*, 95: 119-157.
- FRÖBISCH, J. & REISZ, R. R. 2009. The Late Permian herbivore *Suminia* and the early evolution of arboreality in terrestrial vertebrate ecosystems. *Proceedings of the Royal Society B*, 276: 3.611-3.618.
- FURIN, S.; PRETO, N.; RIGO, M.; ROGHI, G.; GIANOLLA, P.; CROWLEY, J. L. & BOWRING, S. A. 2006. High-precision U-Pb zircon age from the Triassic of Italy: implications for the Triassic time scale and the Carnian origin of calcareous nannoplankton and dinosaurs. *Geology*, 34: 1.009-1.012.
- GOW, C. E. 1978. The advent of herbivory in certain reptilian lineages during the Triassic. *Palaentologia Africana*, 21: 133-141.
- GREGORY, W. K. 1910. The orders of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 27: 1-524.



- HOPSON, J. A. 1985. Morphology and relationships of *Gomphodontosuchus brasiliensis* von Huene (Synapsida, Cynodontia, Tritylodontoidea) from the Triassic of Brazil. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, 1985: 285-299.
- HOPSON, J. A. 1991. Systematics of the nonmammalian Synapsida and implications for patterns of evolution in synapsids. 635-693. In: SCHULTZE, H.-D. & TRUEB, L. (eds.). *Origin of the higher groups of tetrapods: controversy and consensus*. Comstock Publishing Associates, Cornell University Press, Ithaca, 724 p.
- HOPSON, J. A. 1994. Synapsid evolution and the radiation of non-eutherian mammals. 190-219. In: SPENCER, R. S. (ed.). *Major features of vertebrate evolution*. The University of Tennessee, Knoxville Publication, Tennessee, 270 p.
- HOPSON, J. A. 2005. A juvenile gomphodont cynodont specimen from the Cynognathus Assemblage Zone of South Africa: implications for the origin of gomphodont postcanine morphology. *Palaeontologia Africana*, 41: 53-66.
- HOPSON, J. A. & CROMPTON, A. W. 1969. Origin of mammals. In: DOBZHANSKY, T.; HECHT, M. K. & STEERE, W. C. (eds.). *Evolutionary Biology*, 3: 16-72.
- HOPSON, J. A. & KITCHING, J. W. 2001. A probainognathian cynodont from South Africa and the phylogeny of nonmammalian cynodonts. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 156: 5-35.
- HOPSON, J. A. & SUES, H.-D. 2006. A traversodont cynodont from the Middle Triassic (Ladinian) of Baden-Württemberg (Germany). *Paläontologische Zeitschrift*, 80/2: 124-129.
- HUENE, F. VON. 1928. Ein Cynodontier aus der Trias Brasiliens. *Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie (B)*: 1928: 250-270.
- HUENE, F. VON. 1936. *Die fossilen Reptilien des südamerikanischen Gondwanalandes. Ergebnisse der Sauriergrabungen in Südbrasilien 1928-29: Lieferung 2*. Verlag Franz F. Heine, Tübingen, 93-159.
- HUENE, F. VON. 1942. *Die fossilen Reptilien des südamerikanischen Gondwanalandes*. Munich, C. H. Beck, p. 1-332.
- HUTTENLOCKER, A. 2009. An investigation into the cladistic relationships and monophyly of theroccephalian therapsids (Amniota: Synapsida). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 157: 865-891.
- ILHA, & DIAS-DA-SILVA, S. 2010. Novo registro de dicinodonte (Therapsida: Anomodontia) na Formação Rio do Rasto (Guadalupeano da Bacia do Paraná). In: PALEO RS 2010, Livro Digital de Resumos, Porto Alegre, UFRGS, p. 33.
- KAMMERER, C. F. & ANGIELCZYK, K. D. 2009. A proposed higher taxonomy of anomodont therapsids. *Zootaxa*, 2018: 1-24.
- KEMP, T. S. 2005. *The origin and evolution of mammals*. Oxford University Press, Oxford, 331 p.
- KERMACK, K. A. 1959. The morphology of the lower molars of mesozoic mammals. In: INTERNATIONAL CONGRESS OF ZOOLOGY, 15. *Proceedings*.
- KERMACK, K. A. & KIELAN-JAWOROWSKA, Z. 1971. Therian and non-therian mammals. In: KERMACK, D. M. & KERMACK, K. A. (eds.). *Early mammals. Zoological Journal of the Linnean Society*, 50(Suppl. 1): 103-115.
- KERMACK, K. A.; MUSSETT, F. & RIGNEY, H. W. 1973. The lower jaw of *Morganucodon*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 53: 86-175.
- KEYSER, A. W. & CRUICKSHANK, A. R. I. 1979. The origins and classification of Triassic dicynodonts: *Transactions of the Geological Society of South Africa*, 82: 81-108.
- KING, G. M. 1988. *Anomodontia. Encyclopedia of Paleoherpertology*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 174 p.
- LANGER, M. C. 2000. The first record of dinocephalians in South America: Late Permian (Rio do Rasto Formation) of the Paraná basin. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 215: 69-95.
- LANGER, M. C. 2005. Studies on continental Late Triassic tetrapod biochronology. I. The type locality of *Saturnalia tupiniquim* and the faunal succession in south Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, 19: 205-218.
- LANGER, M. C. & LAVINA, E. L. 2000. Os amniotas do Neopermiano e o Eotriássico da Bacia do Paraná - répteis e répteis-mamaliformes. In: HOLZ, M. & DE ROS, L. F. (eds.). *Paleontologia do Rio Grande do Sul: Porto Alegre, CIGO/UFRGS*, p. 210-235.
- LANGER, M. C.; RIBEIRO, A. M.; SCHULTZ, C. L. & FERIGOLO, J. 2007. The continental tetrapod-bearing Triassic of south Brazil. *Bulletin of the New Mexico Museum of Natural History and Science*, 41: 201-218.
- LIU, J.; SOARES, M. B. & REICHEL, M. 2008. *Massetognathus* (Cynodontia, Traversodontidae) from the Santa Maria Formation of Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 11: 27-36.
- LIU, J. & OLSEN, P. 2010. The Phylogenetic Relationships of Eucynodontia (Amniota: Synapsida). *Journal of Mammalian Evolution*, 17(3): 151-176.

- LOPATIN, A. V. & AGADJANIAN, A. K. 2008. A tritylodont (Tritylodontidae, Synapsida) from the Mesozoic of Yakutia. *Doklady Biological Sciences*, 419: 107-110.
- LUO, Z.-X. 1994. Sister-group relationships of mammals and transformations of diagnostic mammalian characters. 98-128. In: FRASER, N. C. & SUES, H.-D. (eds.). *In the shadow of the dinosaurs: Early Mesozoic tetrapods*. Cambridge University Press, Cambridge, 435 p.
- LUO, Z.-X. & CROMPTON, A. W. 1994. Transformation of the quadrate (incus) through the transition from non-mammalian cynodonts to mammals. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 14(3): 341-374.
- LUO, Z.-X.; CROMPTON, A. W. & LUCAS, S. G. 1995. Evolutionary origins of the mammalian promontorium and cochlea. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 15: 113-121.
- MARTINELLI, A. G. & ROUGIER, G. W. 2007. On *Chalimnia musteloides* (Eucynodontia: Trithelodontidae) from the Late Triassic of Argentina, and a phylogeny of Ictidosauria. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27: 442-460.
- MARTINELLI, A. G.; DE LA FUENTE, M. & ABDALA, F. 2009. *Diademodon tetragonus* Seeley, 1894 (Therapsida: Cynodontia) in the Triassic of South America and its biostratigraphic implications. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29: 852-862.
- MARTINELLI, A. G.; BONAPARTE, J. F.; SCHULTZ, C. L. & RUBERT, R. 2005. A new trithelodontid (Therapsida, Eucynodontia) from the Late Triassic of Rio Grande do Sul (Brazil) and its phylogenetic relationships among carnivorous non-mammalian eucynodonts. *Ameghiniana*, 42: 191-208.
- MARTINEZ, R. N. & FORSTER, C. A. 1996. The skull of *Probelesodon sanjuanensis*, sp. nov., from the Late Triassic Ischigualasto Formation of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16: 285-291.
- MATSUOKA, H. & SETOGUCHI, T. 2000. Significance of Chinese tritylodontids (Synapsida, Cynodontia) for the systematic study of Japanese materials from the Lower Cretaceous Kuwajima Formation, Tetori Group of Shikoku, Ishikawa, Japan. *Asian Primate Paleontology*, 1: 161-176.
- MELO, T. P.; SOARES, M. B. & OLIVEIRA, T. V. 2009. Primeiro registro do traversodontídeo *Menadon* sp. (Flynn *et alii*, 2000) na Biozona de Traversodontídeos da Formação Santa Maria, Triássico Médio do Rio Grande do Sul, Brasil. *Paleo 2009*, Reunião Anual da Sociedade Brasileira de Paleontologia, Rio Grande do Sul, p. 16.
- OLIVEIRA, T. V.; SCHULTZ, C. L. & SOARES, M. B. 2007. O esqueleto pós-craniano de *Exaeretodon riograndensis* Abdala *et alii* (Cynodontia, Traversodontidae), Triássico do Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 10(2): 79-94.
- OLIVEIRA, T. V.; SCHULTZ, C. L. & SOARES, M. B. 2009. A partial skeleton of *Chiniquodon* (Cynodontia, Chiniquodontidae) from the Brazilian Middle Triassic. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 12: 113-122.
- OLIVEIRA, T. V.; SOARES, M. B. & SCHULTZ, C. L. 2010. *Trucidocynodon riograndensis* gen. nov. et sp. nov. (Eucynodontia), a new cynodont from the Brazilian Upper Triassic (Santa Maria Formation). *Zootaxa*, 2382: 1-71.
- PERUZZO, C. S. & ARAÚJO-BARBERENA, D. C. 1995. Sobre a ocorrência do gênero *Ischigualastia* Cox, 1962 na Formação Santa Maria, Triássico do Rio Grande do Sul. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 67: 175-181.
- PIÑEIRO, G.; VERDE, M.; UBILLA, M. & FERIGOLO, J. 2003. First basal synapsids (*pelycosaur*) from the Upper Permian-Lower Triassic of Uruguay, South America. *Journal of Paleontology*, 77: 389-392.
- POUGH, F. H.; JANIS, C. M. & HEISER, J. B. 2002. *Vertebrate life*. Prentice-Hall, Inc., New Jersey, 699 p.
- RAY, S.; CHINSAMY, A. & BANDYOPADHYAY, S. 2005. *Lystrosaurus murrayi* (Therapsida, Dicynodontia): bone histology, growth and lifestyle adaptations. *Palaeontology*, 48(6): 1.169-1.185.
- REICHEL, M.; SCHULTZ, C. L. & SOARES, M. B. 2009. A new traversodontid cynodont (Therapsida, Eucynodontia) from the Middle Triassic Santa Maria Formation of Rio Grande do Sul, Brazil. *Palaeontology*, 52: 229-250.
- ROGERS, R. R.; ARCUCCI, A. B.; ABDALA, F.; SERENO, P. C.; FORSTER, C. A. & MAY, C. L. 2001. Paleoenvironment and taphonomy of the Chañares Formation tetrapod assemblage (Middle Triassic), north-western Argentina: spectacular preservation in volcanogenic concretions. *Palaio*, 16: 461-481.
- ROMER, A. S. 1943. Recent mounts of fossil reptiles and amphibian in the Museum of Comparative Zoology. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 92: 331-338.
- ROMER, A. S. 1966. *Vertebrate Paleontology*. Chicago, Chicago University Press, 468 p.
- ROMER, A. S. 1969a. The Brazilian cynodont reptiles *Belesodon* and *Chiniquodon*. *Breviora*, 332: 1-16.
- ROMER, A. S. 1969b. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. V. A new chiniquodontid cynodont, *Probelesodon lewisi*. Cynodont ancestry. *Breviora*, 333: 1-24.



- ROMER, A. S. 1970. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. VI. A chiniquodontid cynodont with an incipient squamosal-dentary jaw articulation. *Breviora*, 344: 1-18.
- ROMER, A. S. 1972. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. XVII. The Chañares gomphodonts. *Breviora*, 396: 1-9.
- ROMER, A. S. & PRICE, L. I. 1944. *Stahleckeria lenzii*, a giant Triassic Brazilian dicynodont. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 93(4): 465-491.
- ROWE, T. 1986. Osteological diagnosis of Mammalia, L. 1758, and its relationships to extinct Synapsida. Unpublished PhD thesis, University of California, 446 p.
- ROWE, T. 1988. Definition, diagnosis and origin of mammalia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 8: 241-264.
- ROWE, T. 1993. Phylogenetic systematics and the early history of mammals. 129-145. In: SZALAY, F. S.; NOVACEK, M. J. & MCKENNA, M. C. (eds.). *Mammal phylogeny: Mesozoic differentiation, multituberculates, monotremes, early therians, and marsupials*. Springer Verlag, New York, 249 p.
- RUBIDGE, B. S. & SIDOR, C. A. 2002. On the cranial morphology of the basal therapsids *Burnetia* and *Proburnetia* (Therapsida: Burnetiidae). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22: 257-267.
- SCHULTZ, C. L. & LANGER, M. C. 2007. Tetrápodes triássicos do Rio Grande do Sul, Brasil. *Paleontologia: Cenários de vida*, p. 277-290.
- SCHWANKE, C. & KELLNER, A. W. A. 1999. Sobre o primeiro registro de Synapsida no Triássico basal do Brasil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 16. *Boletim de resumos*, Crato, p. 101.
- SCHWANKE, C. & MELO, D. J. 2002. Descrição craniana preliminar de um espécime juvenil de dicinodonte (Therapsida, Anomodontia, Dicynodontia) do Triássico do Rio Grande do Sul, Brasil – uma discussão acerca da validade do gênero *Chanaria* Cox, 1968. *Arquivos do Museu Nacional*, 60(3): 177-182.
- SELLWOOD, B. W. & VALDES, P. J. 2006. Mesozoic climates: general circulation models and the rock record. *Sedimentary Geology*, 190: 269-287.
- SIDOR, C. A. & RUBIDGE, B. S. 2006. *Herpetoskylax hopsoni*, a new Biarmosuchian (Therapsida: Biarmosuchia) from the Beaufort Group of South Africa. In: CARRANO, M. T.; BLOB, R. W.; GAUDIN, T. J. & WIBLE, J. R. (eds.). *Amniote Paleobiology: Perspectives on the Evolution of Mammals, Birds, and Reptiles*, p. 76-113. The University of Chicago Press, Chicago.
- SOARES, M. B. & ABDALA, F. 2008. The first record of *Probainognathus* Romer, 1970 (Therapsida, Cynodontia) in the Triassic of Rio Grande do Sul, Brazil. In: PALEONTOLOGIA EM DESTAQUE 23, Boletim de Resumos VI Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados, Ribeirão Preto, p. 189-190.
- SOARES, M. B.; SCHULTZ, C. L. & HORN, B. L. D. 2011. New information on *Riograndia guaibensis* Bonaparte, Ferigolo & Ribeiro, 2001 (Eucynodontia, Trithelodontidae) from the Late Triassic of southern Brazil: anatomical and biostratigraphic implications. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 83(1): 329-354.
- SOARES, M. B.; ABDALA, F. & BERTONI-MACHADO, C. 2011. A sectorial toothed cynodont from the Santa Cruz do Sul Fauna, Santa Maria Formation and comments on the Brazilian Continental Triassic Biostratigraphy. *Geodiversitas*, 33(2): 265-278.
- STANLEY, S. M. 1999. *Earth system history*. New York: W. H. Freeman, 615 p.
- STIPANICIC, P. N.; GONZÁLEZ DÍAZ, E. & ZAVATTIERI, A. M. 2007. Grupo Puesto Viejo nom. transl. por Formación Puesto Viejo González Díaz, 1964, 1967: nuevas interpretaciones paleontológicas, estratigráficas y cronológicas. *Ameghiniana*, 44: 759-761.
- SURKOV, M. V. & BENTON, M. J. 2008. Head kinematics and feeding adaptations of the Permian and Triassic dicynodonts. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28: 1.120-1.129.
- TATARINOV, L. P. & MATCHENKO, E. N. 1999. A find of an aberrant tritylodont (Reptilia, Cynodontia) in the Lower Cretaceous of the Kemerovo Region. *Paleontological Journal*, 33: 422-428.
- TEIXEIRA, A. M. S. 1982. Um novo cinodonte carnívoro (*Probesodon kitchingi*, sp. nov.) do Triássico do Rio Grande do Sul, Brasil. *Comunicações do Museu de Ciências PUCRS*, 24: 1-31.
- TULBORN, T. & TURNER, S. 2003. The last dicynodont: an Australian Cretaceous relict. *Proceedings of the Royal Society of London, B*, 270: 985-993.
- WIBLE, J. R. 1991. Origin of Mammalia: the craniodental evidence reexamined. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 11: 1-28.
- ZAVATTIERI, A. M. & ARCUCCI, A. B. 2003. Edad y posición estratigráfica de los tetrápodos del cerro Bayo de Potrerillos (Triásico), Mendoza, Argentina. *Ameghiniana*, 44(1): 133-142.



# MAMÍFEROS

Lílian Paglarelli Bergqvist  
Virginia Simão Abuhid  
Gisele Mendes Lessa del Giudice  
Leonardo dos Santos Avilla

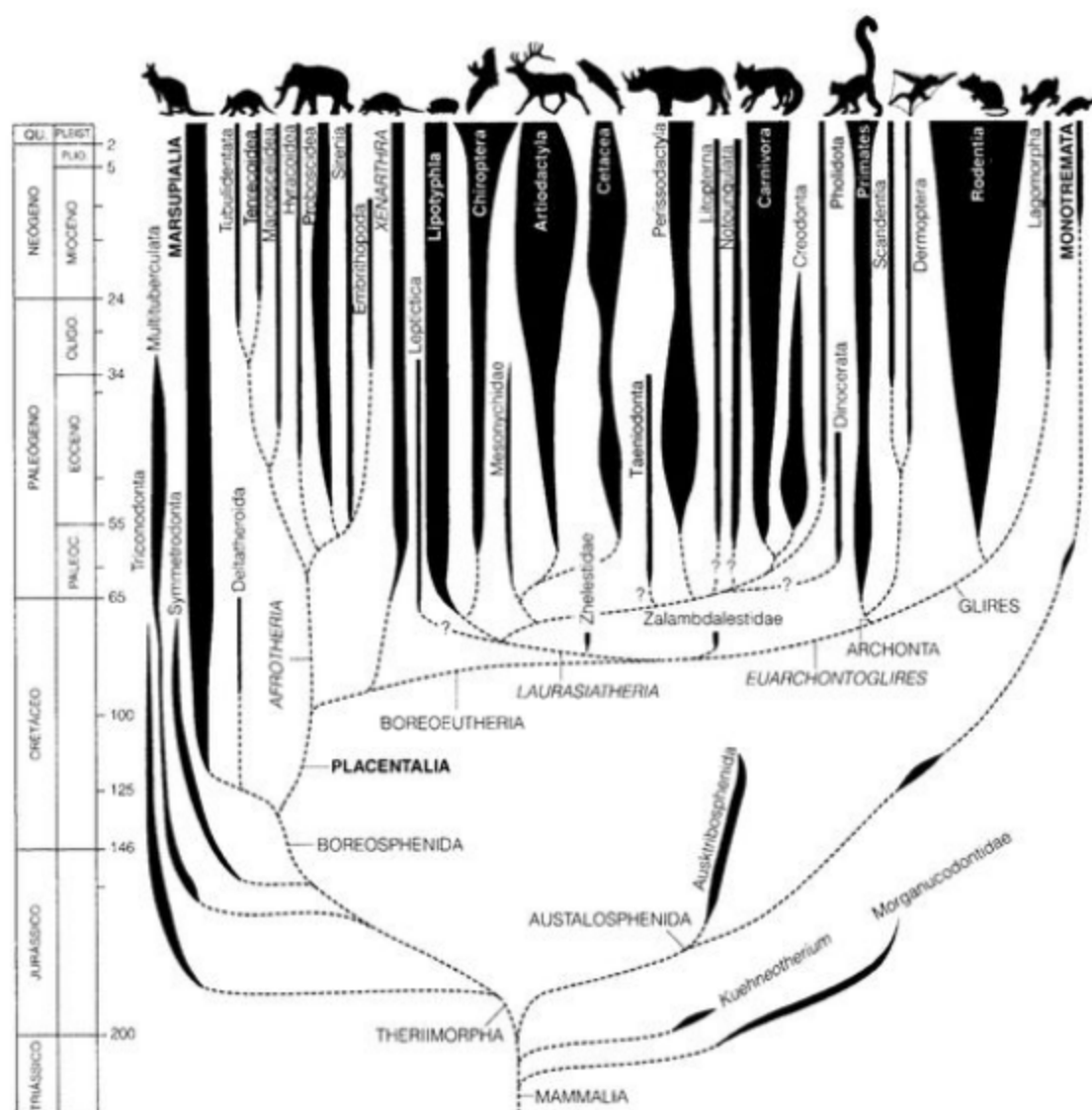


A paleomastozoologia é a divisão da paleontologia dedicada ao estudo dos mamíferos. Este grupo aparece pela primeira vez no registro fóssil no Triássico, mas representa o produto de uma linhagem evolutiva que se estende para o passado até a divisão entre os répteis Sauropsida e os Synapsida, no Carbonífero. As estruturas anatômicas que caracterizam os mamíferos evoluíram num padrão em mosaico a partir do Permiano (Pouget *et alii*, 2002), de um grupo de sinápsidas primitivos, os Cynodontia.

A história dos mamíferos pode ser dividida em duas etapas, cujo marco divisório é a extinção em massa ocorrida no final do Cretáceo. A “Etapa Mesozoica” é caracterizada pela menor diversidade, presença de formas pequenas, insetívoras e de hábitos noturnos. Durante o Paleoceno e início do Eoceno ocorreu uma notável irradiação durante a qual surgiram 20 ou mais linhagens. É a etapa conhecida como a “idade dos mamíferos”, com a ocupação dos nichos deixados disponíveis pelos répteis. Esta “Etapa Cenozoica” desperta especial interesse em função da origem e evolução da espécie humana, ao longo do Quaternário. Desde o Eoceno, a taxa de diversificação dos mamíferos diminuiu: nenhum grande plano corporal novo surgiu durante os últimos 50 Ma. As mudanças ocorridas rela-

cionam-se a grandes diversificações dos roedores, insetívoros, morcegos e artiodáctilos, e o declínio aparente dos xenartros, baleias, perissodáctilos e proboscídeos (Benton, 2008) (figura 9.1).

A sinapomorfia que tradicionalmente define os mamíferos como um clado é a articulação craniomandibular em forma de côndilo, formada pelos ossos dentário e escamosal (Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004), mas o grupo possui também uma série de características que os distinguem facilmente de outros vertebrados vivos. A mais típica e que dá nome ao grupo é a presença de glândulas mamárias, que produzem o leite do qual se alimentam as crias. Outras glândulas também aparecem com frequência em diversas partes do corpo, como sebáceas e sudoríparas. Apresentam pelos em alguma fase da vida embora esta estrutura possa se modificar ou estar ausente em algumas formas especializadas, como, por exemplo, naquelas de hábitos aquáticos. Outras estruturas anexas ao tegumento são bastante características em alguns grupos, como chifres diversos, escamas de origem e estruturas diferentes, garras, unhas e cascos. Algumas delas, especialmente os osteodermos (escamas ou ossos dérmicos), podem ser bastante significativas no registro fóssil.



**Figura 9.1** Filogenia dos mamíferos recentes e fósseis mostrando as abundâncias relativas, registros fósseis conhecidos (linhas sólidas) e prováveis relações de parentesco (linhas pontilhadas). Escala de tempo geológico sem escala. OLIGO = Oligoceno; PALEOC = Paleoceno; PLEIST = Pleistoceno; PLIO = Plioceno; QU = Quaternário. Modificado de Benton (2008).

Os mamíferos são endotérmicos, o que significa que são capazes de regular a temperatura corporal através do metabolismo mantendo-a, de modo geral, alta e constante. Esta característica torna-os independentes da temperatura ambiental permitindo a atividade do animal em regiões com temperaturas extremas e por um período mais prolongado. Isto explica, em muitos casos, o sucesso adaptativo do grupo.

Na maioria dos mamíferos (Placentalia = Eutheria) o desenvolvimento do embrião se dá

completamente no interior do útero materno, sendo o intercâmbio entre a mãe e o feto realizado através da placenta, o que justifica a denominação de mamíferos placentários. Nos marsupiais (Metatheria) o desenvolvimento se completa em uma bolsa externa formada por uma dobra da pele chamada marsúpio ou bolsa marsupial. Correspondendo a um estágio mais primitivo estão os monotrematas (Prototheria) que são ovíparos, isto é, botam ovos.

## Morfologia

O esqueleto dos mamíferos evoluiu a partir do esqueleto dos Synapsida primitivos até alcançar, em muitos sentidos, um alto grau de especialização. Porém, uma vez constituído sofre poucas modificações estruturais de modo que, praticamente, não há o aparecimento de elementos novos, só se verificando, em alguns casos, a perda e/ou fusão de elementos na parte distal das extremidades, relacionados às adaptações locomotoras (Melendez, 1990).

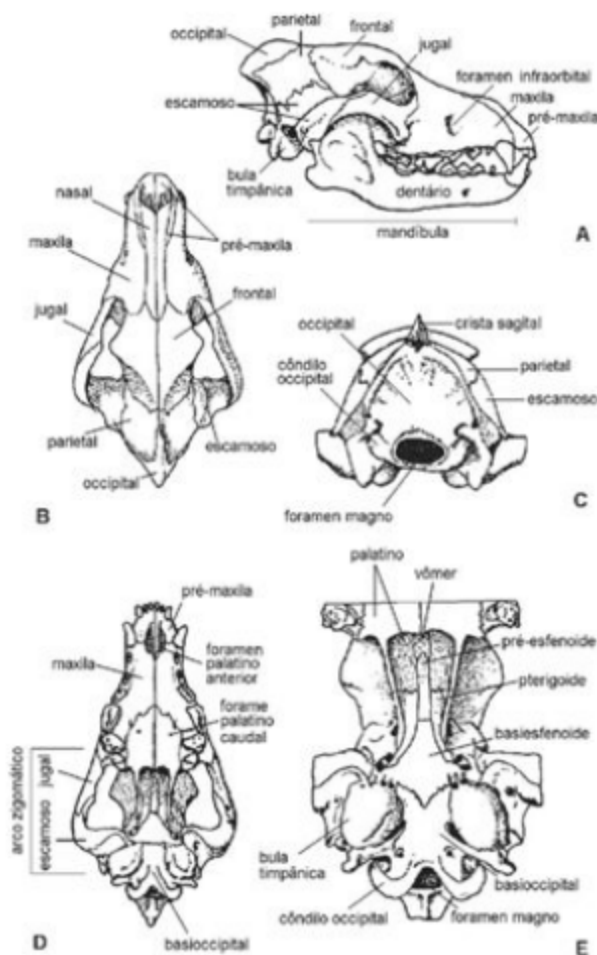
Na morfologia e estrutura do crânio, dentes e extremidades encontram-se as principais características diagnósticas para os mamíferos fósseis.

### A. Crânio e Mandíbula

A linhagem evolutiva rumo aos mamíferos é caracterizada por um aumento no nível de atividade e comportamentos mais complexos, o que, por sua vez, relacionam-se com certos órgãos do sentido, tamanho do cérebro e com os mecanismos de respiração e alimentação. Todas estas mudanças se refletem na evolução do crânio e da mandíbula que (figura 9.2), tendo sofrido uma redução do número de ossos por perda ou fusão, tornaram-se mais fortes em relação aos répteis. Entre as principais modificações está uma das mais espetaculares e bem documentadas séries de transformação evolutivas: a mudança da articulação da mandíbula e do ouvido médio. Nos répteis, a articulação da mandíbula se dá entre o osso quadrado localizado na parte posterior do crânio e o osso articular na porção equivalente da mandíbula. Nos mamíferos modernos a citada articulação se dá entre o escamosal, no crânio e o dentário, único osso que forma a mandíbula. O estudo de fósseis intermediários revela como ocorreu esta transição: dois ossos mandibulares reptilianos passaram para o ouvido médio. Ao mesmo tempo surgiu um processo na região posterior da mandíbula que assumiu a articulação, única, deste osso com o escamosal (figura 9.3). A migração destes pequenos ossos da mandíbula para o ouvido pode ser relacionada à expansão do cérebro nos mamíferos. Assim, nos mamíferos modernos o som é transmitido através de um conjunto de três pequenos ossos do ouvido médio: martelo, estribo

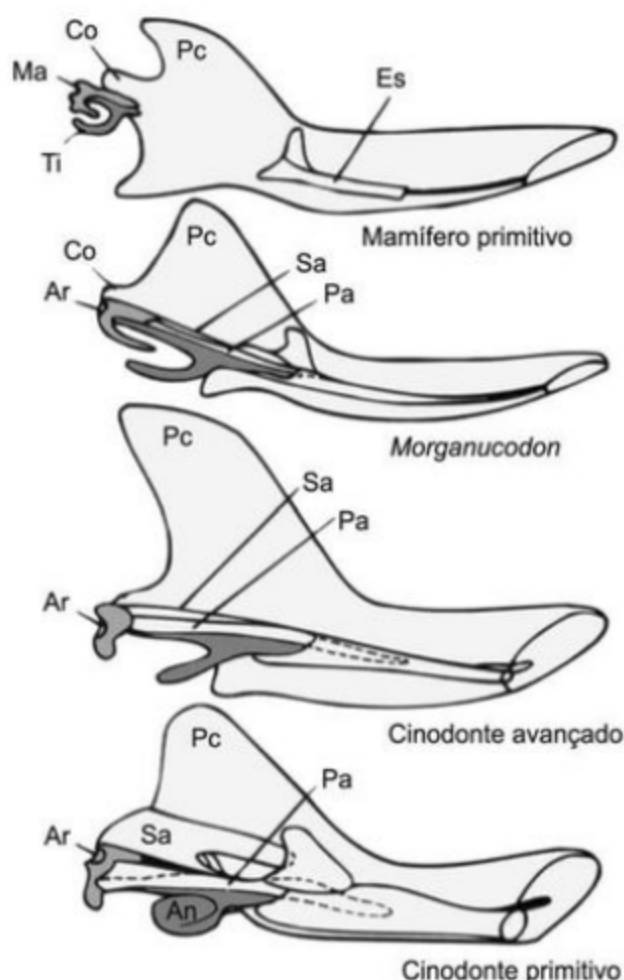
e a bigorna. O estribo dos mamíferos é homólogo do estribo reptiliano, o martelo corresponde ao articular e ao pré-articular reptiliano e a bigorna equivale ao quadrado. O tímpano, membrana auditiva, é mantido esticado pelo osso ectotimpânico dos mamíferos, correspondente ao osso angular reptiliano (Benton, 2008).

Outras importantes modificações incluem: articulação do crânio com a coluna vertebral feita através de côndilos occipitais duplos e a existência de numerosos orifícios ou forames que dão passagem a nervos e vasos, cuja posição e desenvolvimento são de grande importância.



**Figura 9.2** Crânio de mamífero representado por um canídeo pleistocênico. (A) Vista lateral. (B) Vista dorsal. (C) Vista caudal ou occipital. (D) e (E) Vista ventral. Modificado de Romer (1966).





**Figura 9.3** Mudanças progressivas na estrutura da mandíbula e elementos do ouvido médio de cinodontes a mamíferos. Vista medial da mandíbula. An = lâmina reflexa do angular; Ar = articular; Co = côndilo; Es = esplênico; Ma = martelo; Pa = pré-articular; Pc = processo coronoide; Sa = supra-angular; Ti = timpânico. Modificada de Kardong (1998).

## B. Esqueleto Pós-Craniano

A coluna vertebral apresenta regiões diferenciadas, formadas por vértebras cervicais, torácicas, lombares, sacrais e caudais, estando as costelas restritas à região torácica. As cinturas escapular e pélvica aparecem muito simplificadas e modificadas em relação aos répteis (figura 9.4).

O processo de ossificação nos mamíferos é diferente dos répteis, especialmente nos ossos longos (localizados nos membros locomotores e no tórax). Nestes últimos, as extremidades articulares (*epífises*) permanecem cartilaginosas durante toda a vida. Nos ma-

míferos as epífises são ósseas e estão ligadas à parte média do osso (*diáfise*) por uma camada de cartilagem (*metáfise*) que, à medida que o animal se torna adulto, é substituída por osso. Assim, as epífises acabam por soldar-se à diáfise formando uma só unidade estrutural, o que confere grande eficiência funcional às articulações, não afetadas pelo crescimento do osso.

A diversidade de habitats e hábitos entre os mamíferos se reflete também nos ossos das extremidades. Dentro de um padrão muito constante, manifestam-se notáveis variações morfológicas em resposta a adaptações locomotoras aos diferentes meios. A maior parte destas especializações envolve a fusão e/ou supressão de ossos, maior ou menor desenvolvimento dos mesmos e/ou mudanças nas orientações.

A postura primitiva das patas dos mamíferos corresponde à condição **plantígrada**, na qual toda a sola dos pés se apoia sobre o solo, e todo o esqueleto do pé suporta o peso do corpo. Muitos mamíferos, especialmente as formas moderadamente cursoriais (corredoras) suportam seu peso apenas sobre as falanges, em uma postura chamada **digitígrada**. O ponto máximo das adaptações à corrida é a postura **ungulígrada**, alcançada independentemente por vários grupos. Nestes, o peso do corpo é totalmente suportado pela(s) falange(s) distal(is), envolvida(s) por um casco (figura 9.4).

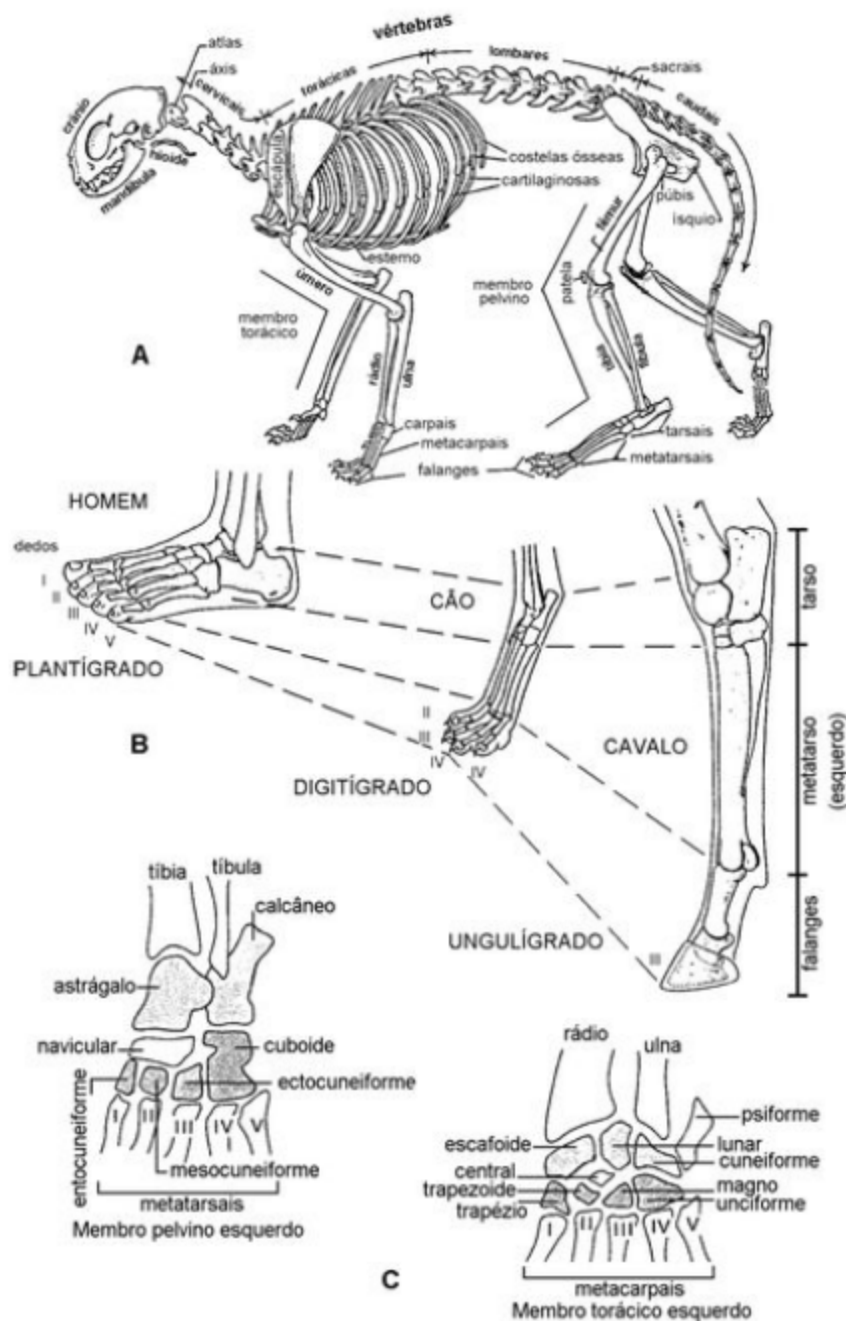
## C. O Sistema Dentário

Os dentes não são parte do esqueleto (figura 9.5). A morfologia e o número de dentes variam, estando diretamente relacionados às adaptações e especializações alimentares (figura 9.6), permitindo, na grande maioria dos casos, realizar identificações a nível específico. É, portanto, essencial conhecer tal morfologia e sua evolução.

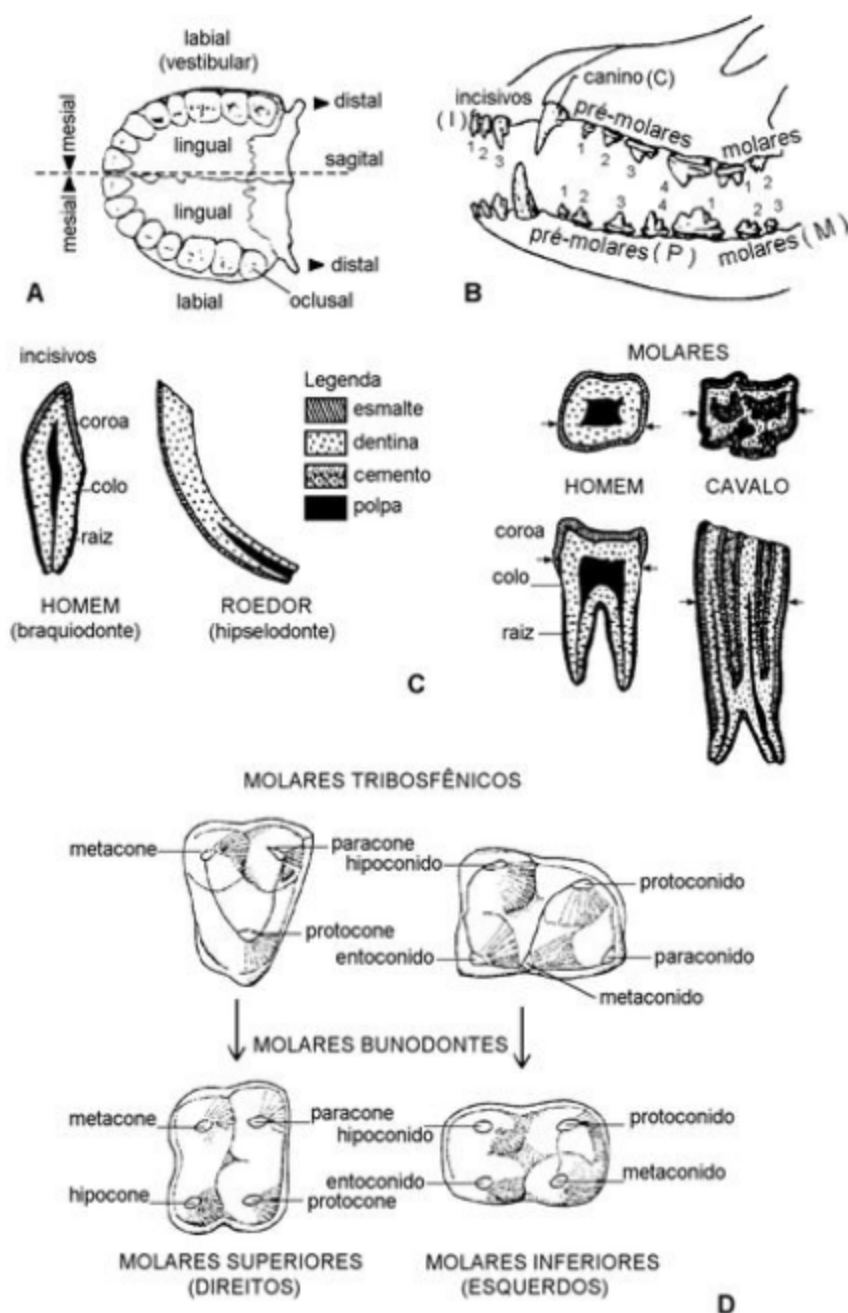
A **heterodontia** é a regra entre os mamíferos, isto é, os dentes estão diferenciados em incisivos, caninos, pré-molares e molares, geralmente em números de 3, 1, 4 e 3, respectivamente, em cada metade do crânio e da mandíbula, totalizando 44. Há variações neste sentido, como casos de *homodontia* (dentes indiferenciados), como em golfinhos e preguiças, e de ausência total de dentes, como no tamanduá. Ao contrário dos répteis e outros vertebrados, nos quais os dentes são substituídos mais ou menos continuamente, existe em mamíferos uma dentição de leite substi-

tuída uma única vez, dando lugar à dentição permanente do adulto. Esta condição, conhecida como **difiodontia**, foi essencial para a manutenção da oclusão precisa entre os dentes, importantíssimo para uma

mastigação mais eficiente. Utiliza-se uma fórmula dentária para expressar, através de abreviaturas, quantos e quais dentes estão presentes nos diversos táxons (figura 9.5).



**Figura 9.4** Osteologia dos mamíferos. (A) Gato doméstico. (B) Posturas dos mamíferos. (C) Ossos das extremidades. (A, B) Modificado de Storer & Usinger (1979). (C) Modificado de Young (1981).



**Figura 9.5** Dentição dos mamíferos. (A) Orientação dentária. (B) Heterodontia. (C) Morfologia e composição dentária. (D) Evolução dos molares. (A, B, C) Modificados de Storer & Usinger (1979). (D) Retirado de Walker & Liem (1994).

Os dentes dos mamíferos são **tecodontes**, implantando-se em alvéolos na pré-maxila, maxila e mandíbula. A parte extra-alveolar, funcional, do dente, chama-se **coroa**; a intra-alveolar, quando difere morfologicamente da coroa, é denominada **raiz** e pode ser única (incisivos e caninos em geral) ou múltipla (pré-molares e molares). Entre estas duas porções exis-

te, às vezes, um estreitamento mais ou menos diferenciado chamado **colo** (figura 9.5).

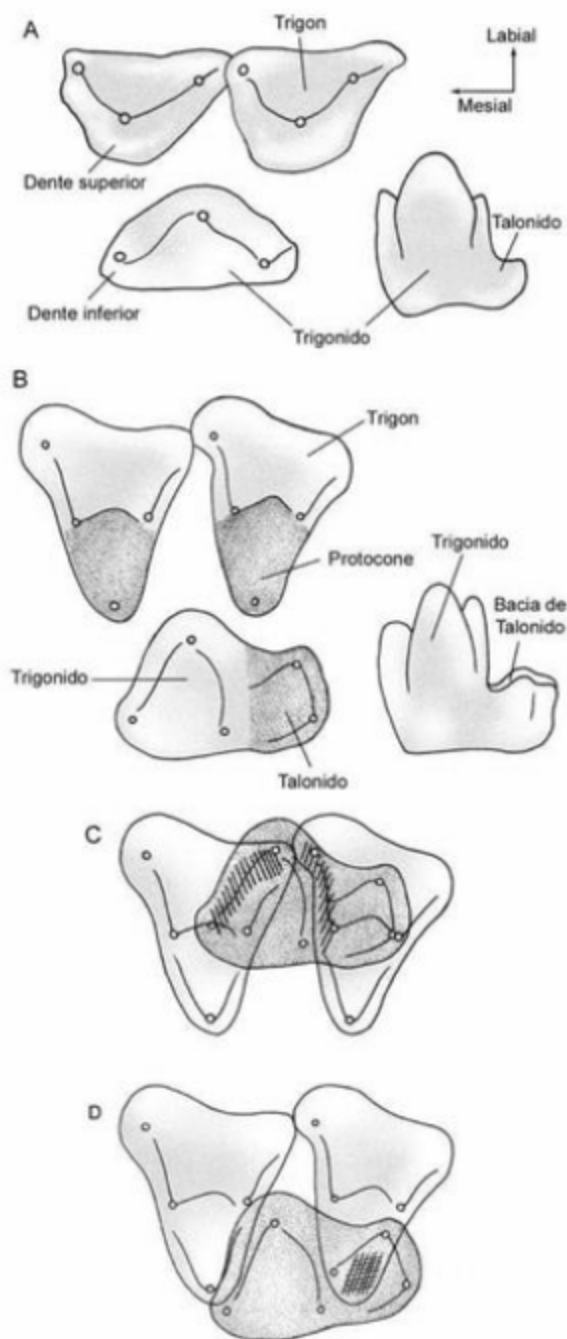
Os dentes apresentam quatro constituintes básicos: **cemento**, **dentina** e **esmalte**, que são tecidos mineralizados dos quais o último é o mais duro, resistente e apresenta maior variação; o quarto constituinte, a **polpa**, corresponde à cavidade interna, ocupada



por tecido celular, provida de vasos e nervos, a partir do qual se dá o crescimento do dente. Este pode ser limitado e relativamente rápido, com raízes que se fecham e coroa baixa, resultando em um tipo de dente chamado **braquiodonte**. No tipo **hispelodonte**, a polpa permanece aberta, sendo o crescimento mais ou menos contínuo ao longo da vida do animal, como no caso das capivaras, incisivo dos roedores e cavalos jovens. Neste caso a coroa é alta, as partes intra e extra-alveolar não se distinguem essencialmente, e o dente é dito sem raiz. Já os dentes **hispodonte** possuem coroa alta, mas apresentam raiz diferenciada, como os dos rinocerontes e cavalos adultos (figura 9.5).

A série dentária pode ser contínua ou apresentar espaços entre os dentes denominados **diastemas**. A superfície oclusal (mastigatória) dos molares apresenta diferentes acidentes como cúspides e cristas (saliência linear estreita que pode unir as cúspides) dispostas em padrões distintos e variáveis em cada grupo.

Algumas teorias visam explicar a origem e a variação destes padrões. A mais conhecida é a teoria tritubercular de Cope-Osborn, cujo ponto de partida é o molar tribosfênico, a partir do qual ter-se-iam derivado os tipos com coroas mais complexas, relacionadas à adaptações funcionais. O molar tribosfênico superior é formado por um triângulo, chamado **trígono**, com três cúspides principais: o **protocone** (lingual), o **paracone** (mesiovestibular) e o **metacone** (distovestibular). Apresenta ainda uma expansão chamada **tálon**, com uma cúspide **distolingual**, o **hipocone**. No molar inferior há um triângulo invertido, cujas cúspides têm a mesma nomenclatura, acrescentando-se apenas o sufixo "ido". Assim, o **protoconido** tem disposição labial, o **paraconido** é mesiolingual e o **metaconido**, distolingual. No **talonido** ocorrem três cúspides: o **hipoconido**, **hipoconulido** e **entoconido**. Envolvendo a base da coroa normalmente está presente um pequeno **cíngulo**. Em algumas formas, na face labial, este cíngulo pode apresentar pequenas cúspides ou estilos. Os estilos mais desenvolvidos são denominados **parástilo** (mesial), **metástilo** (distal) e **mesóstilo** (entre o paracone e o metacone). Quando estas cúspides estão isoladas uma das outras, os dentes são denominados **bunodontes**, mas quando estão reunidas por cristas transversais, são chamados de **lofodontes**. No tipo **selenodonte**, as cúspides têm formato semilunar. A oclusão destes molares constitui um aparelho perfeito para realizar distintas funções de mastigação (figura 9.5).



**Figura 9.6** Evolução do molar dos mamíferos. (A) Vista oclusal e labial (molar inferior) esquemática de dentes de *Kuehneotherium* (pré-tribosfênico). (B) Vista similar de dentes tribosfênicos de um mamífero Theria. As novas estruturas adicionadas ao dente estão sombreadas. (C, D) Mostram o movimento durante a oclusão dos molares superiores e inferiores. Dente inferior sombreado. As áreas de contato entre os dentes superiores e o inferior estão hachuradas. Note em (D) que o protocone se encaixa exatamente na bacia do trigon durante a oclusão. Modificado de Pough *et alii* (2002).

## Classificação

A classificação proposta por Simpson (1945) foi seguida pela maioria dos autores durante quase todo o século XX. Nos últimos anos, muitas propostas de classificação dos mamíferos, norteadas pelos princípios da sistemática filogenética, levaram à proliferação de níveis hierárquicos e à quase total falta de consenso entre os paleontólogos (e. g. McKenna & Bell, 1997; Vaughan *et alii*, 2000; Benton, 2008). Mais recentemente, análises combinando dados moleculares e morfológicos trouxeram novas propostas para a classificação dos mamíferos (e. g. Lee & Cames, 2009), principalmente no que tange aos níveis hierárquicos suprafamiliares. No entanto, estas propostas envolveram somente táxons com representantes atuais.

A classificação proposta por McKenna & Bell (1997) é a mais detalhada e completa no que tange aos mamíferos fósseis, mas não está atualizada quanto às modernas propostas para os níveis hierárquicos mais superiores e para os mamíferos primitivos, revisados por Kielan-Jaworowska *et alii* (2004). Como não há completa congruência entre os diversos autores quanto às propostas de classificação, a classificação

aqui fornecida (a nível suprafamiliar) se constitui num compósito construído a partir de Kielan-Jaworowska *et alii* (2004) para os mamíferos pré-tribosfênicos e Metatheria e Eutheria mesozoicos; McKenna & Bell (1997) e Asher *et alii* (2009) para os placentários e Nilson *et alii* (2004) e Case *et alii* (2005) para os marsupiais.

Alguns autores (e. g. Rowe, 1993; McKenna & Bell, 1997) consideram os mamíferos mais primitivos (Morganucodonta e Docodonta) como Mammaliaformes, mas neste capítulo optou-se por seguir o conceito tradicional da classe Mammalia.

De uma forma simplista, os mamíferos podem ser divididos informalmente em dois grandes grupos: os pré-tribosfênicos e os tribosfênicos. Mamíferos tribosfênicos são aqueles em que ocorreu adição de um protocone nos molares superiores, e de um talonido (*sphen*) com capacidade de trituração, ao cortante trigonido (*tribien*) dos molares inferiores (figura 9.6). São agrupados dentre os tribosfênicos, os Eutheria e Metatheria e, para alguns autores (e. g. Rich *et alii*, 1997; Luo *et alii*, 2001), os Monotremata também, ficando praticamente todos os mamíferos mesozoicos agrupados dentre os não tribosfênicos.

## MAMMALIA

Ordem MORGANUCODONTA (Triássico Superior–Jurássico Médio)

Ordem DOCODONTA (Jurássico Médio–Cretáceo Inferior)

### Clado YINOTHERIA

#### Subclasse AUSTRALOSPHEINIDA

Ordem AUSTRALOSPHEINIDA (Cretáceo Inferior)

Ordem MONOTREMATA (Cretáceo Inferior–Recente)

Ordem SHUOTHERIDIA (Jurássico Médio–Superior)

#### Subclasse incertae sedis

Ordem EUTRICONODONTA (Jurássico Inferior?–Cretáceo Superior)

#### Subclasse ALLOTHERIA

##### Ordem HARAMIYIDA

Subordem THEROTEINIDA (Triássico Superior)

Subordem HARAMIOYDEA (Triássico Superior–Jurássico Médio)

##### Ordem MULTITUBERCULATA

Subordem PLAUGIAULACIDAE (Jurássico Médio?–Cretáceo Superior)

Subordem CIMOLODONTA (Cretáceo Inferior–Eoceno)

Ordem GONDWANATHERIA (Cretáceo Superior–Eoceno médio)

Superlegião TRECHNOTHERIA (Cretáceo Inferior–Superior)

## Clado CLADOTHERIA

## Superordem DRYOLESTOIDEA

Ordem DRYOLESTIDA (Jurássico Médio–Paleoceno)

Ordem AMPHITERIIDA (Jurássico Médio)

## Superordem ZATHERIA (Jurássico Superior–Cretáceo Inferior)

## Subclasse BOREOSPHEENIDA (Cretáceo Inferior–Recente)

Ordem AEGIALODONTIA (Cretáceo Inferior)

## Infraclasse METATHERIA

Coorte DELTATHEROIDEA (Cretáceo Inferior–Superior)

## Supercoorte MARSUPIALIA

## Coorte ALPHADELPHIA

Ordem PERADECTIA (Cretáceo Superior–Oligoceno inferior)

## Coorte AMERIDELPHIA

Ordem DIDELPHIMORPHIA (Cretáceo Superior–Recente)

Ordem SPARASSODONTA (Paleoceno inferior–Plioceno superior)

Ordem PAUCITUBERCULATA (Cretáceo Superior–Recente)

Ordem ASIADDELPHIA (Cretáceo Superior)

## Coorte AUSTRALIDELPHIA

Ordem MICROBIOTHERIA (Cretáceo Superior?–Mioceno inferior)

Ordem PERAMELIA (Oligoceno superior–Recente)

Ordem DASYUROMORPHIA (Mioceno inferior–Recente)

Ordem DIPROTODONTIA (Oligoceno superior–Recente)

Ordem NOTORYCTEMORPHIA (Recente)

Infraclasse METATHERIA *incertae sedis*

Ordem POLYDOLOPIMORPHIA (Cretáceo Superior–Eoceno inferior)

## Infraclasse EUTHERIA

## Magnaordem EPITHERIA

## Superordem ASIORYCHTHERIA

## Clado ATLANTOGENTA

## Superordem XENARTHRA

Ordem CINGULATA (Paleoceno superior–Recente)

Ordem PILOSA (Eoceno médio?–Recente)

## Superordem AFROTHERIA

Ordem TUBULIDENTATA (Oligoceno–Recente)

## Ordem AFROINSECTIVORA

Infraclasse TENRECOIDEA

Infraclasse MACROSCHELIDEA (Eoceno superior–Recente)

## Ordem PAENUNGULATA

Subordem HYRACOIDEA (Eoceno inferior–Recente)

## Subordem TETHYTHERIA

Infraclasse SIRENIA (Eoceno inferior–Recente)

Infraclasse PROBOSCIDEA (Paleoceno superior–Recente)

Infraclasse DESMOSTYLIA (Oligoceno superior–Mioceno superior)



## Clado BOREOEUTHERIA

## Superordem LAURASIATHERIA

Ordem LIPOTYPHILA (Cretáceo Superior–Recente)

## Granordem FERA

Ordem CARNÍVORA (Paleoceno inferior–Recente)

## Ordem CIMOLESTA

Subordem DIDELPHODONTA (Cretáceo Superior–Eoceno médio)

Subordem APATOTHERIA (Paleoceno inferior–Oligoceno superior)

Subordem TAENIODONTA (Paleoceno inferior–Eoceno médio)

Subordem TILLODONTIA (Paleoceno inferior–Eoceno superior)

Subordem PANTODONTA (Paleoceno inferior–Eoceno superior)

Subordem PANTOLESTA (Paleoceno inferior–Oligoceno superior)

Subordem ERNANODONTA (Paleoceno superior–Eoceno inferior?)

Ordem CREODONTA (Paleoceno superior–Mioceno superior)

Ordem PHOLIDOTA (Paleoceno superior–Recente)

## Granordem CHIROPTERA (Paleoceno superior?–Recente)

Subordem MEGACHIROPTERA

Subordem MICROCHIROPTERA

## Granordem EUUNGULATA

Ordem ARTIODACTYLA (Eoceno inferior–Recente)

Subordem WHIPPOMORPHA (Eoceno–Recente)

Infraordem CETACEA (Eoceno inferior–Recente)

Ordem PERISSODACTYLA (Eoceno inferior–Recente)

## Superordem EUARCHONTOGLIRES

## Granordem ARCHONTA

Ordem PRIMATES (Paleoceno inferior–Recente)

Ordem SCANDENTIA (Eoceno médio–Recente)

Ordem DERMOPTERA (Paleoceno inferior–Recente)

## Granordem GLIRES

Ordem LAGOMORPHA (Eoceno inferior–Recente)

Ordem RODENTIA (Paleoceno inferior–Recente)

## Superordem UNGULATOMORPHA

Ordem DINOCERATA (Paleoceno superior–Eoceno médio)

## Mirordem EPARCTOCYONA

Ordem PROCREODI (Paleoceno inferior–Eoceno superior)

Ordem CONDYLARTHRA (Paleoceno inferior–Oligoceno superior)

Ordem ARCTOSTYLOPIDA (Paleoceno superior–Eoceno inferior)

## Mirordem MERIDIUNGULATA

Ordem LITOPTERNA (Paleoceno superior–Pleistoceno superior)

Ordem NOTOUNGULATA (Paleoceno superior–Pleistoceno superior)

Ordem ASTRAPOTHERIA (Paleoceno superior–Mioceno superior)

Ordem XENUNGULATA (Paleoceno superior)

Ordem PYROTHERIA (Eoceno inferior–Oligoceno superior)

Ordem ALTUNGULATA (Paleoceno superior)

## Ordem URANOTHERIA

Subordem EMBRITHOPODA (Paleoceno inferior?–Oligoceno inferior?)

## Mamíferos Pré-Tribosfênicos

Os primeiros 155 milhões de anos da história dos mamíferos ocorreram durante o Mesozoico, quando ocorreu uma grande diversificação das linhagens primitivas pré-tribosfênicas. É sobre essas linhagens que tratará esta parte do capítulo.

Os primeiros mamíferos foram encontrados em terrenos do Triássico Superior em diferentes continentes (Europa, Índia e América do Norte), e ainda nesta época, sofreram a sua primeira irradiação (Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004). Eram animais de corpo pequeno, semelhantes a um rato, e com dieta insetívora. O pequeno tamanho, aliado a um hábito de vida noturno, provavelmente auxiliou na sua sobrevivência à predação dos dinossauros, dominantes naqueles tempos. Dentre os mamíferos pré-tribosfênicos originados e desenvolvidos no Mesozoico, destacam-se os Morganucodonta, Docodonta, Australosphenida, Eutriconodonta, Aloutheria, Dryolestida, Amphitheriida.

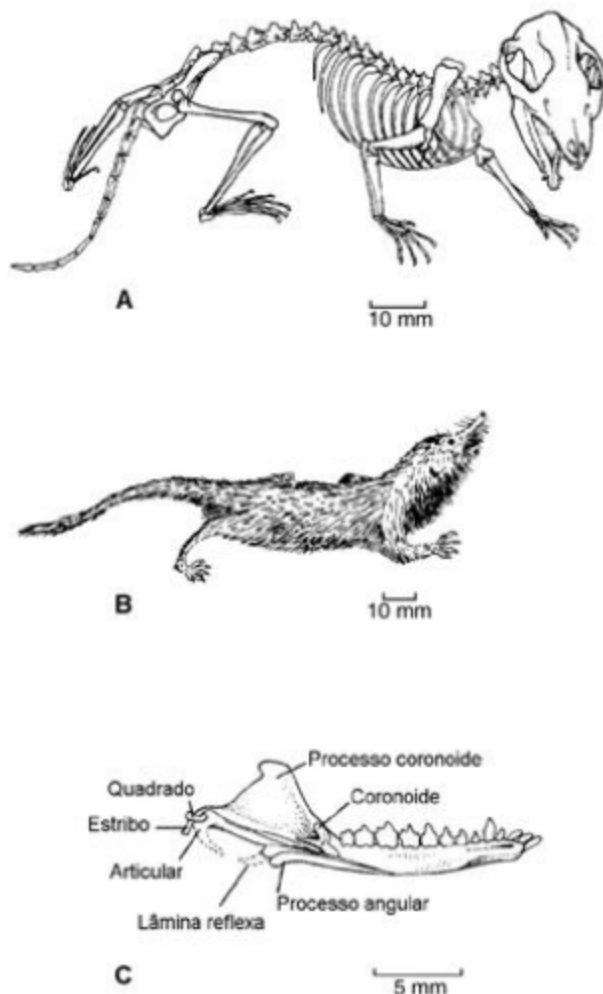
O mamífero mais antigo conhecido, *Morganucodon* (Morganucodonta) foi primeiramente descoberto no País de Gales, no Triássico Superior, mas fósseis do grupo estão amplamente distribuídos pela Laurásia, sendo na Gondwana encontrados somente na África e na Índia (Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004). Morganucodontes retem as estruturas dentárias básicas de seus ancestrais cinodontes, refletidas no arranjo longitudinal das cúspides dos molares (como a dos mamíferos triconodontes). No entanto, já apresentam as mais importantes inovações evolutivas na alimentação dos mamíferos, como oclusão dentária precisa dos molares e movimentação triangular da mandíbula durante a oclusão devido à sínfise móvel (Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004).

Sua estrutura esquelética sugere que eram formas gráteis (pesando de 20 a 80 g; Luo *et alii*, 2001), capazes de uma atividade preênsil bem desenvolvida devido à presença de falanges distais portadoras de pontudas garras (figura 9.7). A estrutura da mandíbula, do ouvido médio e das diversas feições primitivas do esqueleto (principalmente na cintura escapular) levaram à exclusão dos Morganucodonta, juntamente com Docodonta e *Sinoconodon*, do grupo coroa, sendo considerado por muitos autores como Mammaliaforma (e.g. Luo *et alii*, 2002).

*Sinoconodon*, ainda que temporalmente mais jovem que *Morganucodon*, é considerado o mais primitivo mamífero conhecido por não apresentar oclusão entre os dentes superiores e inferiores, os quais pos-

suem cúspides alinhadas longitudinalmente, sugerindo uma dieta insetívora ou carnívora (Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004). Possui posicionamento incerto dentro dos mamíferos.

Os primeiros Docodonta são um grupo pouco diverso, com muitos fósseis conhecidos na Laurásia, mas com uma única ocorrência na Gondwana (Argentina; Pascual *et alii*, 2000). Apresentam crânio e pós-crânio primitivos, mas molares já com capacidade de corte e trituração, com marcadas cristas transversais ligando as cúspides (Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004). A estrutura do esqueleto apendicular de *Haldanodon*, juntamente com teto craniano compacto e fortemente ossificado, sugere um hábito fossorial (Krusat, 1991) ou semiaquático (Martin & Nowotny, 2000).



**Figura 9.7** (A) Esqueleto de *Megazostrodon* (Morganucodonta). (B) Reconstituição de *Megazostrodon*. (C) Ramo mandibular direito de *Morganucodon* em vista medial. (A, B, C) Modificado de Benton (1997).



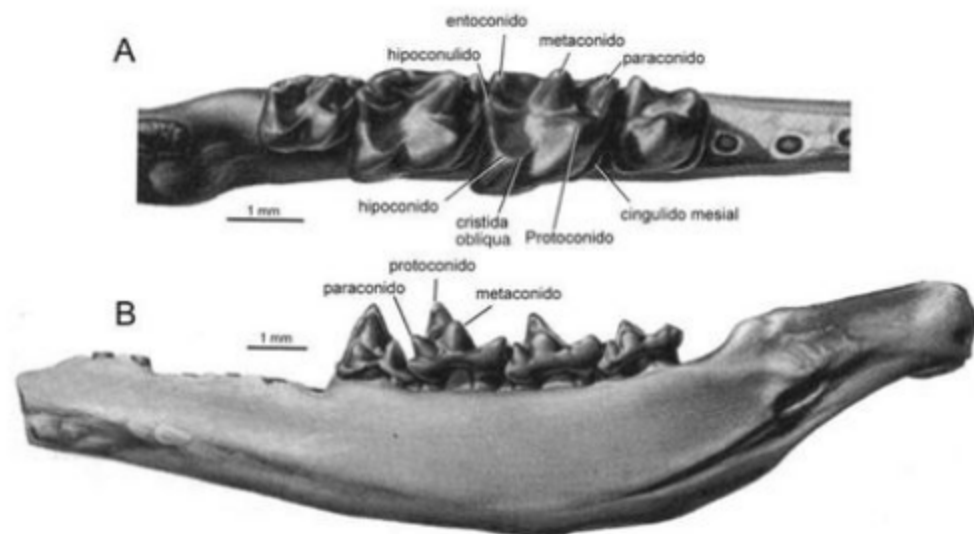
Algumas das mais importantes descobertas paleontológicas das últimas duas décadas ocorreram na América do Sul e dizem respeito a táxons agrupados na subclasse **Australosphenida** (Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004). A partir de 1985 começaram a ser descobertos fósseis mesozoicos de monotremados na Austrália (Archer *et alii*, 1985; Flannery *et alii*, 1995), além de outros fósseis com molares tribosfênicos (figura 9.8), mas de afinidades incertas, em outras partes da Gondwana (e.g. Rich *et alii*, 1997; Flynn *et alii*, 1999). Essas descobertas desafiaram a tradicional teoria de que os mamíferos com molares tribosfênicos e todos os seus descendentes, surgiram na Laurásia. Luo *et alii* (2001), após ampla e exaustiva análise filogenética dos mamíferos mesozoicos propuseram a criação da subclasse **Boreosphenida** para agrupar os mamíferos tribosfênicos que surgiram e se desenvolveram na Laurásia ("tribotérios", marsupiais e placentários), e a subclasse **Australosphenida** para aqueles que surgiram e se diversificaram na Gondwana, estando representada atualmente apenas pelos monotremados. A descoberta de *Asfaltomylos* no Jurássico da Argentina (Rauhut *et alii*, 2002) revelou que o clado **Australosphenida** já estava diversificado e espalhado na Gondwana antes do final do Jurássico, e que as mastofaunas do Jurássico Médio-Superior eram notavelmente diferentes das faunas norte-americanas (Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004). Os australosfênicos se caracterizam por apresentar molares tribosfênicos como os boreosfênicos, mas se diferenciam destes, entre outras coisas, na au-

sência de talonido no último pré-molar inferior e cingulo mesial contínuo (figura 9.8).

Os Monotremata são os únicos mamíferos vivos ovíparos. Seu esqueleto possui várias características primitivas presentes nos cinodontes, como postura "aberta", com úmero e fêmur paralelos ao solo e costelas cervicais. Apenas os juvenis de *Ornithorhynchus* possuem dentes. Originalmente eram classificados na subclasse **Prototheria**, mas Luo *et alii* (2001) os transferiram para os **Australosphenida**, abandonando o termo **Prototheria**. Das famílias atuais, o mais antigo fóssil pertence a um *Ornithorhynchidae* e foi encontrado no Paleoceno Inferior da Patagônia (Pascual *et alii*, 1992). Os demais fósseis, todos neógenos, provêm da Austrália (ver Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004).

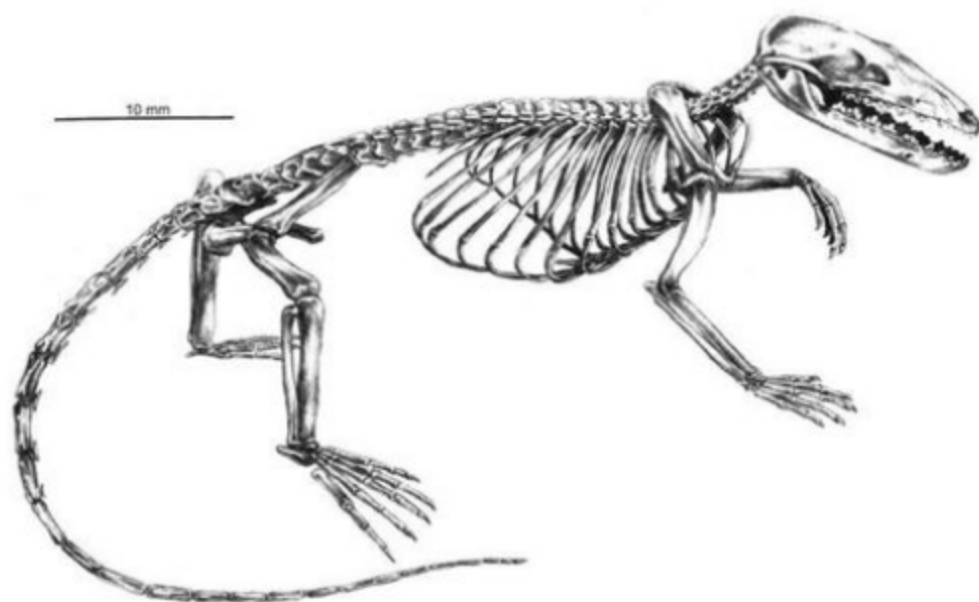
Os **Eutriconodonta** compreendem um grupo bem diversificado de mamíferos mesozoicos, de tamanho relativamente grande (figura 9.9). A estrutura dos molares e as feições craniodentárias (crânio grande e massivo em relação ao esqueleto), sugerem uma dieta carnívora-animalívora (Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004). Os membros posteriores estão numa postura semiaberta. A característica (plesiomórfica) mais conspícua do grupo é a presença de três a quatro cúspides nos molares alinhadas mesiodistalmente.

Os **Allotheria** abrigam os *Haramiyida* e os *Multituberculata*, grupos laurásicos com *Molariformes Superiores* e *Inferiores* com duas ou três fileiras longitudinais de pequenas cúspides.



**Figura 9.8** Vista oclusal (A) e lingual (B) do ramo mandibular direito de *Ausktribosphenos nyktos*. Modificado de Kielan-Jaworowska *et alii* (2004).





**Figura 9.9** Esqueleto do Eutriconodonta *Jeholodens jenkinsi*. Retirado de Kielan-Jaworowska *et alii* (2004).

Gurovich & Becker (2009) posicionaram, com dúvidas, os Gondwanatheria como grupo-irmão dos Multituberculata, mas acreditam que este clado reflete mais uma evolução convergente de feições dentárias similares do que propriamente uma afinidade filogenética. Os Gondwanatheria são formas enigmáticas (figura 9.10), exclusivamente gondwânicas, caracterizados por dentes parecidos com o dos roedores, hipsodontes, com uma forma braquiodonte. Diferem dos multituberculados pela presença de cristas transversais conectando as cúspides e de quatro dentes molariformes na mandíbula. Também não possuem pré-molar cortante em forma de lâmina como os multituberculados. Gurovich & Becker (2009) sugerem que esta ausência esteja associada à presença de gramíneas no Cretáceo da América do Sul.

Os Multituberculata são o grupo de mamíferos mesozoicos melhor conhecidos, sendo amplamente distribuídos por toda a Laurásia. Diferem dos demais Allotheria pelo posicionamento mais lingual do M2 em relação ao M1. Os incisivos e o diastema entre estes e os pré-molares são feições que lembram os roedores. A maioria dos gêneros possui o p4 como uma lâmina cortante (plagiaulacoideo). Eram animais herbívoros ou onívoros. Seu crânio difere da maioria dos Theria por ser amplo e dorsoventalmente achatado. Algumas formas devem ter sido saltatoriais (postura aberta), outras fossoriais e ainda escansoriais ou arbóreas (pé

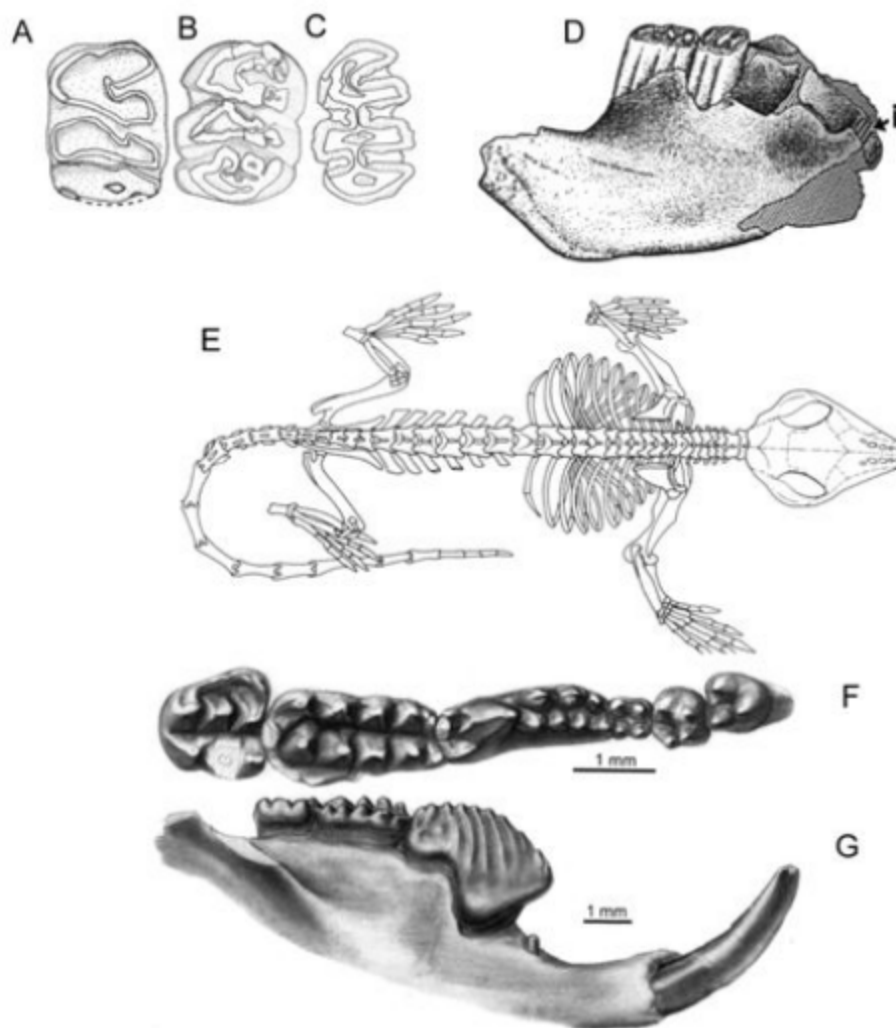
reversível e cauda preênsil; Kielan-Jaworowska, 2004). A maioria é pequena, do tamanho de um esquilo ou rato. Possuem osso epipúbico como os monotremos e marsupiais.

Os “Eupantotheria” representam uma importante assembleia de mamíferos mesozoicos posicionada entre os plesiomórficos “simetrodotes” e os tribosfênicos Boreosphenida (Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004). É dentre os “eupantotérios” que se observa o aparecimento das novas cúspides (metacone, hipoconulido e um “espessamento” lingual que irá se transformar no protocone) (figura 9.11) que caracterizam os molares tribosfênicos presentes no grupo-corroa Theria.

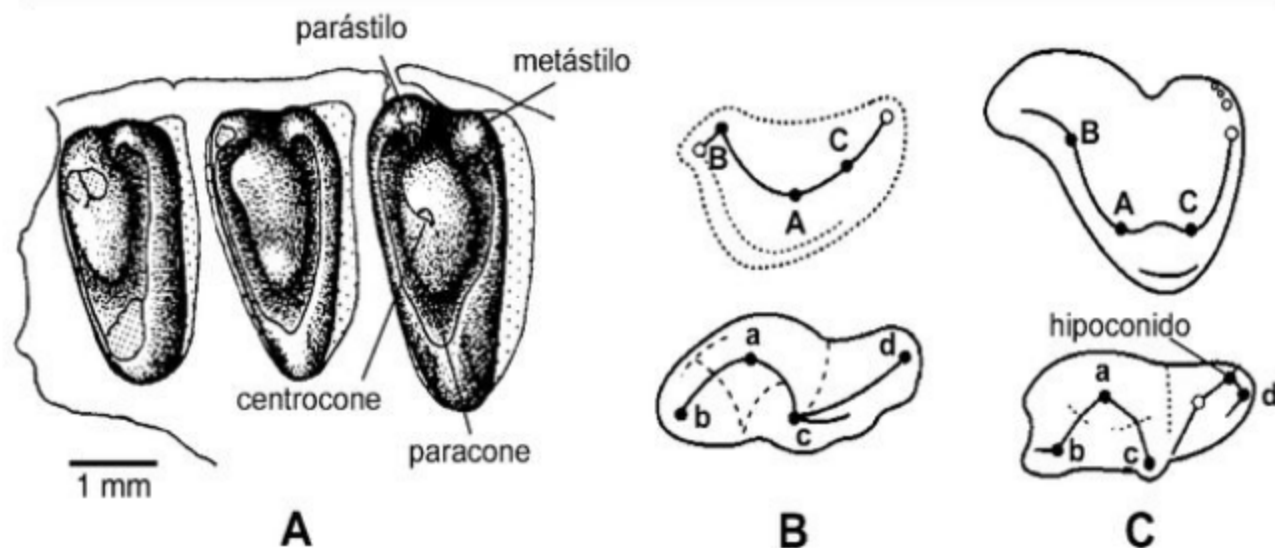
Os Dryolestoidea são o maior dos três principais grupos tradicionalmente incluídos dentre os “eupantotérios”. São mamíferos muito pequenos e com esqueleto pós-craniano avançado em comparação aos morganucodontes e eutriconodontes. A fórmula dentária é muito variada, mas com uma exceção, todos os táxons têm, no mínimo, cinco molares. Os molares inferiores têm um trigonido bem desenvolvido e um pequeno talonido com uma cúspide apenas (Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004). São bem distribuídos na Laurásia e até o momento na Gondwana só se conhecem duas ocorrências na Argentina, onde foi encontrada a única forma que sobreviveu até o Paleoceno (Gelfo & Pascual, 2001).

A ordem **Amphitheriida** seria a primeira a atingir o grau dos terias modernos na divisão entre pré-molares difiodontes e molares monofiodontes, estes últimos com o talonido bem desenvolvido, com hipoconulido (Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004). O processo de “tribosfenização” dos dentes continua

nos **Zatheria** com os Peramurida, que já possuem paracone e metacone alinhados e duas cúspides no talonido (adição do hipoconido; figura 9.11), e com *Vincelestes*, do Cretáceo Inferior da Argentina, onde se observa um pseudoprotcone (Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004).



**Figura 9.10** Vista oclusal dos dentes de Gondwanatheria. (A) Primeiro molariforme inferior de *Ferugliotherium windhausenii*. (B) Segundo molariforme superior de *Gondwanatherium patagonicum* e primeiro molariforme inferior de *Sudamerica ameghinii*. (C) Em (D), dentário de *S. ameghinii* em vista lingual, mostrando os primeiros dois molariformes e os alvéolos do terceiro e quarto molariformes. (E) Reconstrução do esqueleto do multituberculado *Nemegbaatar*. (F) Pré-molares e molares direitos do Multituberculata *Cimexomys* em vista oclusal. (G) Dentário direito da mesma espécie em vista labial, com dentição quase completa. Notar o grande p4 em forma de lâmina cortante, pequeno p3 quebrado e diastema entre incisivo e p3. (A, B, C) Retirado de Gurovich & Beck (2009). (D) Modificado de Gurovich & Beck (2009). (E) Retirado de Kielan-Jaworowska & Gambaryan (1994). (F) Retirado de Montellano *et alii* (2000).



**Figura 9.11** (A) Três molares superiores de *Leonardus cuspidatus* (Dryolestida); desenho esquemático em vista oclusal dos molares superior e inferior de um *Amphitheriida* (B) e um *Peramurida*. (C) A = paracone; B = parástilo; C = metacone; a = protoconido; b = paraconido; c = metaconido; d = hipoconulido. (A) Modificado de Bonaparte & Pascual (1987). (B, C) Modificado de Hopson (1994).

No Brasil, até o momento apenas um fragmento mandibular de um mamífero de classificação incerta foi encontrado no Cretáceo Superior da Formação Adamantina, São Paulo (Bertini *et alii*, 1993).

## Metatheria

O táxon **Metatheria** foi cunhado para abrigar os marsupiais e seus presumíveis parentes extintos, os Deltatheroidea e Asiadelphia (formas primitivas tribosfênicas, similares aos marsupiais, provenientes do Cretáceo da Ásia e da América do Norte). Ainda que em sua história evolutiva os marsupiais tenham sido ofuscados pelos placentários, eles persistiram e durante o Cenozoico experimentaram diversas radiações na América do Sul e na Austrália, onde ainda predominam (Rose, 2006). No entanto, no Cretáceo Superior, eram exclusivos da Eurásia e da América do Norte, e essa mudança geográfica ainda se mantém inexplicada (Cifelli & Davis, 2003).

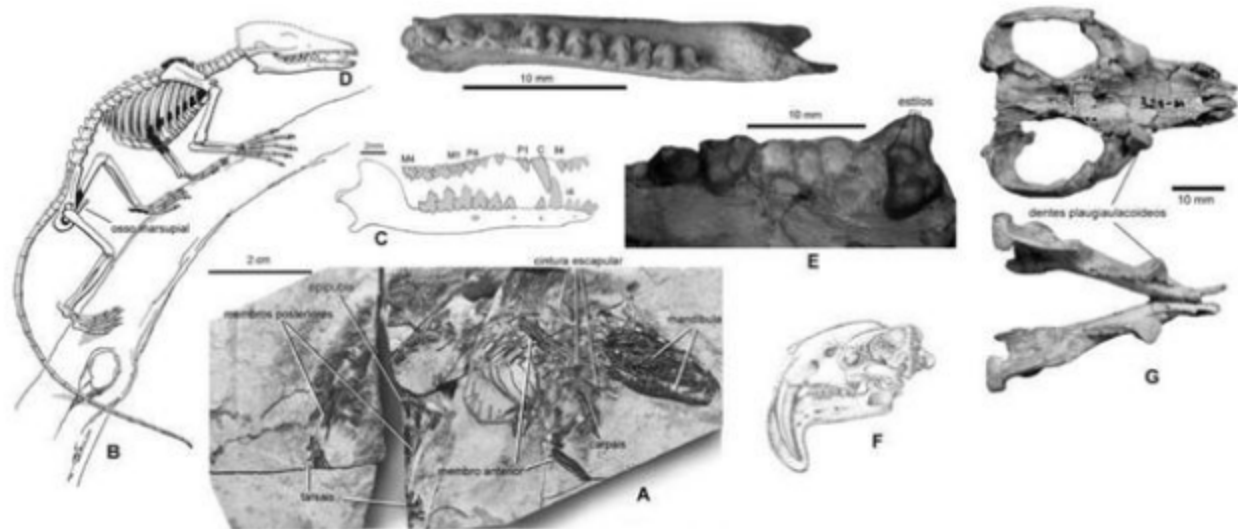
Os marsupiais são mamíferos de estrutura primitiva, possuindo cérebro pequeno, crânio alongado anteriormente, com mais incisivos superiores que inferiores e substituição dentária limitada ao terceiro pré-

molar, condição peculiar que os distingue dos placentários. A designação **Marsupialia** se refere à presença de um marsúpio, sustentado pelo par de ossos marsupiais (epipúbis), onde os recém-nascidos completam seu desenvolvimento embrionário. Ainda que estrutura similar seja observada nos monotremos, e muitos marsupiais não apresentem marsúpio, esta estrutura é um dos caracteres diagnósticos do grupo (figura 9.12). Dentre as formas recentes mais conhecidas figuram os cangurus, os koalas e os gambás.

A fórmula dentária primitiva, com três pré-molares e quatro molares (figura 9.12), é inversa da dos placentários. O número total de dentes é frequentemente maior que 44, o padrão básico eutéria, apresentando adaptações para os diferentes hábitos alimentares. Os dentes superiores, na maioria das ordens, se caracterizam pela ausência de hipocone e grande desenvolvimento de uma plataforma estilar, a qual pode apresentar até cinco estilos (figura 9.12). Nos dentes inferiores o paraconido está presente na maioria das formas (esta cúspide, nos placentários, em geral se funde com o metaconido) e o hipoconulido e o entoconido são geminados (Rose, 2006).

Os marsupiais desenvolveram também adaptações no esqueleto pós-craniano que os permitem ocupar diferentes nichos ecológicos.





**Figura 9.12** *Sinodelphys szalayi*, o mais antigo Metatheria conhecido, descoberto na Formação Yixian, Cretáceo Inferior da China. (A) Imagem do holótipo. (B) Restauração de sua forma em vida como um animal ágil e arborícola. (C) Mandíbula e dentição superior e inferior. Marsupiais da Bacia de São José de Itaboraí. (D) Ramo mandibular esquerdo com p1-m4 (DGM 297-M, holótipo) de *Guggenheimia brasiliensis*. (E) Parte de maxilar com P3-M1 e M4 esquerdos presentes (DGM 271M, holótipo). (F) Crânio de *Thylacosmilus*. (G) Crânio e mandíbula, em vista oclusal, de *Epidolops ameghinoides* (DGM 321M). (A, B, C) Modificado de Luo et alii (2003); (F) Retirado de Carroll (1988). (D, E, G) Fotografias de Adriana Moreira.

Acredita-se que os marsupiais e placentários se originaram simultaneamente de um mesmo ancestral. Dados moleculares forneceram resultados conflitantes quanto ao momento de separação dos metatérios dos eutérios, variando de 163 Ma a 190 Ma (ver Cifelli & Davis, 2003). No entanto, o mais antigo fóssil seguramente atribuído a um Metatheria provém do Cretáceo Inferior da Província de Liaoning, nordeste da China (Luo et alii, 2003; figura 9.12), sugerindo que o ancestral comum de metatérios e eutérios seria uma forma laurásica (Cifelli & Davis, 2003).

Após o surgimento na Ásia, os marsupiais colonizaram a América do Norte ainda no Cretáceo Inferior, chegando à América do Sul somente no Paleoceno Inferior. A grande variedade de formas presentes no Paleoceno da América do Sul sugere que eles sofreram uma maior irradiação durante o Eocretáceo neste continente que na América do Norte, ainda que nenhum fóssil mesozoico tenha sido encontrado. Seu grande sucesso na Austrália deve-se a falta de competidores placentários. Viveram até o Mioceno na América do Norte, e a única forma hoje lá presente (*Didelphis*) teria reinvasado este continente posteriormente durante o Grande Intercâmbio Biótico entre as Américas (GIBA) ocorrido no final do Plioceno.

Os primeiros marsupiais registrados na América do Sul pertencem às ordens Didelphimorphia e Sparassodonta, e foram encontrados no Paleoceno inferior da Formação Santa Lúcia, em Tiupampa, Bolívia (Muizon, 1998; Muizon & Cifelli, 2001). No Brasil, representantes das ordens Peradectia, Sparassodonta, Polydolopimorphia, Paucituberculata, Microbiotheria e Didelphimorphia são registradas como fósseis no Paleoceno superior da Bacia de Itaboraí, RJ (Bergqvist et alii, 2006), que abrigou a mais notável irradiação dos marsupiais da América do Sul. Os Didelphimorphia são também registrados no Pleistoceno final/Holoceno, em grutas do Estado de Minas Gerais e em diversos afloramentos no Rio Grande do Sul (Cartelle, 1994; Haddler et alii, 2009). O mais antigo registro do gênero *Didelphis* no Brasil foi encontrado no Mioceno superior da Formação Solimões (Cozzuol et alii, 2006). Uma forma ainda não descrita procede do Oligoceno superior da Formação Tremembé, Bacia de Taubaté.

Os *Sparassodonta* compreendem a maior parte dos marsupiais sul-americanos cuja tendência evolutiva se deu em direção a uma dieta carnívora especializada (Oliveira & Goin, 2006). É uma ordem restrita à América do Sul e completamente extinta que agrupa formas mais generalizadas com pequeno tamanho, grande número de incisivos e bulas timpânicas ossificadas. Abriga também os maiores marsupiais e os mais vorazes carnívoros, com crânio relativamente grande, dentes molares especializados para o corte, patas curtas e caninos moderadamente a muito desenvolvidos (Goin, 1995). *Thylacosmilus*, o marsupial dentes-de-sabre (figura 9.12), é o mais extraordinário *Sparassodonta*, não apenas por sua convergência com o tigre dentes-de-sabre, como por ter sido o único membro da ordem a sobreviver até o início do GIBA (Kemp, 2005).

Os *Paucituberculata* são um grupo relativamente enigmático de marsupiais extintos, cujos fósseis mais antigos procedem da Bacia de Itaboraí. São comumente chamados de pseudodiprotodontes por apresentarem, como os verdadeiros diprotodontes australianos, um par de incisivos procumbentes (Oliveira & Goin, 2006). Estes autores também consideram que o dente plagiolaicoide, presente neste grupo como nos *Polydolopimorphia*, na realidade representaria o terceiro pré-molar decíduo inferior não substituído.

Os *Polydolopimorphia* abrigam os extintos marsupiais que apresentavam morfologia dentária muito provavelmente adaptada à dieta frugívora-insetívora, evidenciada pela intumescência das cúspides (dentição bunodonte) e pelo pouco desenvolvimento de cristas cortantes (Goin & Candela, 1996). É também destacável neste grupo o terceiro pré-molar hipertrofiado do tipo plagiolaicoide. São os marsupiais mais abundantes da América do Sul.

Os *Didelphimorphia* constitui o grupo mais numeroso de marsupiais americanos que persistiu até a atualidade (Goin, 1995). Eles retiveram muitos caracteres primitivos, mas que não impediram uma importante dinâmica evolutiva, incluindo o desenvolvimento de tipos adaptativos muito diversos (insetívoros, carnívoros e omnívoros). O caráter distintivo do grupo é a condição dilambdadonte dos molares superiores, nos quais as cristas, conectando o paracone, o metacone e os estílos, têm forma de W (Kemp, 2005). A maioria dos didelfídeos é arbórea, com o primeiro dedo oponível e frequentemente com uma cauda preênsil.

Os *Microbiotheria* são formas sul-americanas intimamente relacionadas com as australianas, motivo pelo qual estão posicionados dentre os *Australidelphia*. Independente da divergência de opiniões quanto ao posicionamento desta ordem (ver referências em Oliveira & Goin, 2006), de acordo com estes autores os microbioteriídeos ocupam uma posição basal na filogenia dos marsupiais. A característica mais diagnóstica deste grupo é a complexa estrutura e o grande tamanho da bula auditiva, que abriga os ossos do ouvido interno, sendo também notável a redução da plataforma estilar e o alongamento do talonido (Kemp, 2005).

## Edentados

### A. Xenarthra e Pholidotamorphia

Tradicionalmente (desde Simpson, 1945), *Xenarthra* e *Pholidotamorphia* (*Pholidota* e *Palaeodonta*) eram agrupados em “*Edentata*” (= sem dentes) (Novacek, 1992). Contudo, a maioria dos estudos recentes em sistemática dos *Eutheria* (de base molecular ou morfológica) sugere que *Pholidotamorphia* e *Xenarthra* não são grupos-irmãos (Waddell *et alii*, 1999; Murphy *et alii*, 2001; Gaudin *et alii*, 2009). Assim, a ausência de dentes e a robustez dos membros locomotores compartilhados por *Pholidotamorphia* e *Xenarthra* é meramente homoplástica: seriam adaptações a mirmecofagia e a fossorialidade, respectivamente, e não devem ser consideradas no agrupamento de *Xenarthra* e *Pholidotamorphia* (Gaudin *et alii*, 2009).

Os *Xenarthra* (figura 9.13) incluem formas predominantemente sul-americanas, onde evoluíram em isolamento até o Plioceno. Este grupo inclui as preguiças (*Ptilosia*), os tamanduás (*Vermilingua*), tatus e gliptodontes (*Cingulata*). O atributo que dá nome ao grupo, a xenartria (gr. *xênōn* = estranho, *arthron* = articulação), é uma característica única entre os mamíferos, que se resume em um tipo de zigapófise extra encontrada pelo menos nas vértebras lombares (figura 9.13) (Vaughan *et alii*, 2000). A xenartria pode estar associada, primariamente, a uma especialização do esqueleto pós-craniano para o hábito de escavar. Secundariamente, essa característica pode ter permitido a grupos como tatus e gliptodontes suportar a pesada carapaça, e as preguiças terrícolas sustentar o peso do corpo em posição quase vertical (Carroll, 1988). O número de vértebras cervicais varia de seis a nove, situa-

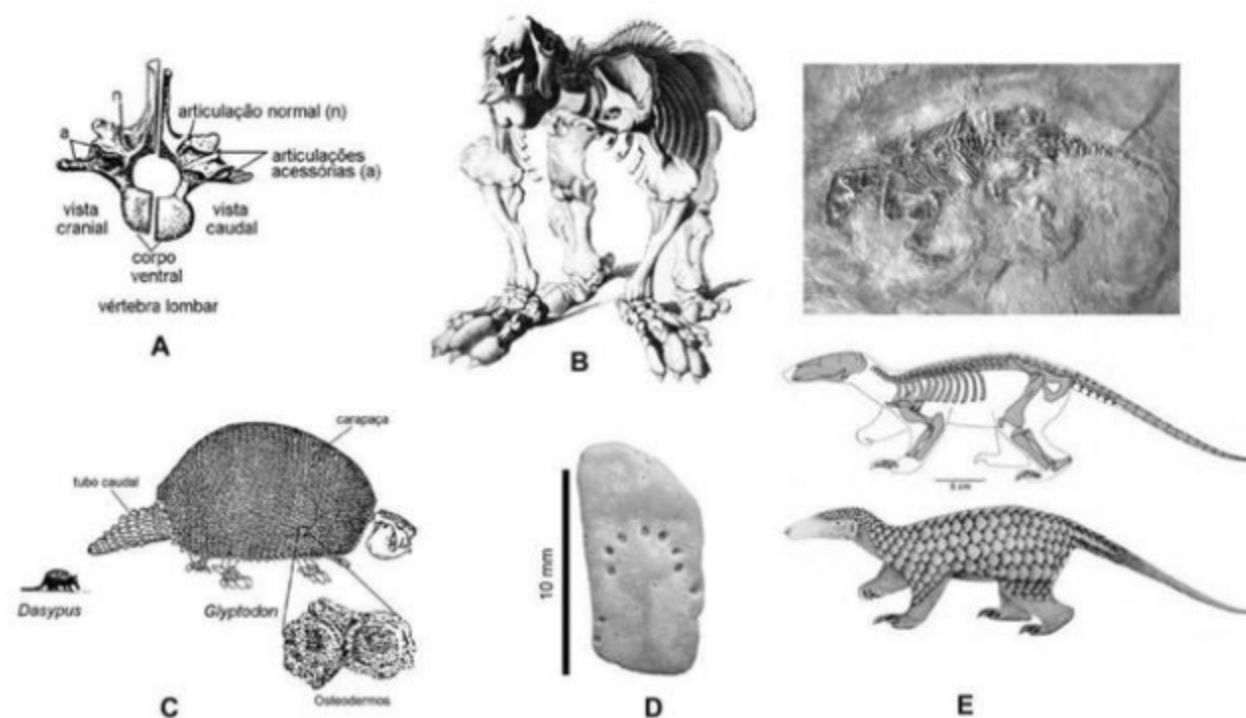


ção só encontrada nestes mamíferos e nos sirênios. Além disso, a dentição dos Xenarthra, quando presente, é bastante característica. Apresentam dentes prismáticos ou cilíndricos, sem cúspides, hipselodontes, e desprovidos de raiz e de esmalte. Além disso, a dentição é monofiodonte e homodonte (característica encontrada também nos cetáceos). Com exceção dos tamanduás insetívoros e de alguns tatus omnívoros e insetívoros, os demais Xenarthra apresentam uma dieta herbívora associada ao hábito ramoneador. Destaca-se ainda a formação de uma ponte óssea na escápula e a fusão dos ossos da pélvis com o sacro, formando um só conjunto (sinsacro). Os ossos longos são achatados e não apresentam canal medular (figura 9.13). Muitos representantes podem apresentar garras bastante desenvolvidas, o que em muitos gêneros é uma especialização para a fossoriabilidade ou para sustentação nos ramos das árvores. Observa-se entre os Pilosa uma tendência a caminhar apoiando-se

na parte lateral ou no dorso das mãos, assim como uma torção mais ou menos nítida do pé para o lado interno.

Os Cingulata (tatus e gliptodontes) caracterizam-se pela presença de uma carapaça constituída de placas de ossos dérmicos que podem estar cobertas por escamas córneas, epidérmicas. Essa armadura não é completamente rígida em alguns tatus devido à presença de cintas móveis em número variado, permitindo o enrolamento, e nos gliptodontes, formava um escudo rígido (figura 9.13). As preguiças atuais não apresentam tais estruturas, mas alguns gêneros extintos de preguiça terrícola possuíam osteodermos nodulares subcutâneos, talvez herdados de ancestrais providos de exoesqueleto.

Chama atenção o grande número de formas que atingiram o gigantismo durante o Neógeno, tanto entre os Cingulata quanto entre os Pilosa. Os tatus-gigantes (pampatérios), os gliptodontes e as preguiças terrícolas gigantes e de porte médio foram bastante diversificados durante o Plio-Pleistoceno.



**Figura 9.13** (A) Xenarthra em vértebra de tamanduá. (B) Desenho esquemático do esqueleto de *Megatherium americanum* montado no Museu de Madrid. (C) Tatu atual (*Dasypus*) servindo de escala para um gliptodonte pleistocênico. (D) Placa da banda móvel de *Riostegotherium yanei* (UFRJ-DG 317M). (E) *Eomanis*, pholidota primitivo do Eoceno Médio de Messel, Alemanha. (A) Modificado de Paula-Couto (1979). (B) Retirado de Koenigswald & Hoffmann (2009) e (E) de Rose (2006). (D) Fotografia de Adriana Moreira.



O posicionamento filogenético dos Xenarthra ainda é controverso. Alguns autores corroboram a visão clássica de que este seria a linhagem mais basal dentre os Eutheria e grupo-irmão de Epitheria (Kriegs *et alii*, 2006). Outros propõem que Xenarthra e Afrotheria (elefantes, sirênios entre outros) formariam o grupo natural Atlantogenata, e neste caso, também o mais basal dentre os Eutheria (Waters *et alii*, 2007). Ainda existem aqueles que indicam Afrotheria o mais basal dos Eutheria, e Xenarthra seria o grupo que divergiu subsequentemente na história dos placentários (Murphy *et alii*, 2001). De fato, a presença de uma série de características ditas “reptilianas”, como, por exemplo, a retenção do septomaxilar (presente também em monotremados) e o metabolismo baixo, sustentam a ideia de “primitividade” associada aos Xenarthra (Vaughan *et alii*, 2000).

*Rioestegotherium yanei*, do Paleoceno superior da Bacia de Itaboraí, é o mais antigo fóssil de um tatu conhecido (Oliveira & Bergqvist, 1998) (figura 9.13), indicando que a origem deste grupo de Xenarthra é sul-americana. No Pleistoceno, o registro fóssil de xenarthras se torna mais rico e diversificado, especialmente no que se refere aos tatus, gliptodontes e às preguiças terrícolas que, em sua grande maioria, são encontrados em tanques no Nordeste e em cavernas de Minas Gerais e da Bahia. Merecem destaque os registros de duas espécies de preguiça-gigante: *Megatherium americanum*, cujos achados são mais numerosos na Argentina, foi encontrada também no Rio Grande do Sul (Paula-Couto, 1979). De *Eremotherium laurillardi* encontram-se fósseis em quase todos os estados brasileiros, assim como em outros países do continente americano. As pequenas preguiças atuais são desconhecidas como fósseis (Cartelle, 1994).

Os Pholidotamorphia incluem os Palaeonodonta e Pholidota, táxons que compartilham diversos atributos, entre esses, a presença de um seio epitimpânico entre os ossos escamosal e petrosal (Gaudin *et alii*, 2009). Pholidota é caracterizado por ser o único grupo de mamíferos a apresentar escamas dérmicas bastante proeminentes, e talvez os Palaeonodonta também pudessem apresentar tais estruturas. Ambos apresentam pequeno a médio porte, são caracterizados por um esqueleto robusto, com adaptações fósseis e redução ou perda de esmalte dentário. Muitos caracteres do

esqueleto se assemelham aos Xenarthra, principalmente os Vermilingua (em alguns casos: ausência de dentes, cauda preênsil, etc.). O primeiro, já extinto, é representado por fósseis paleógenos da América do Norte, e o segundo grupo apresenta integrantes fósseis e atuais no continente africano. Ambos também são registrados no Terciário da Europa e da Ásia (Gaudin *et alii*, 2009).

Estudos moleculares indicaram uma maior afinidade dos Pholidota com os Carnivora (Waddell *et alii*, 1999). Contudo, contribuições mais recentes sustentam que Pholidota é parte de um clado mais abrangente (Laurasiatheria), que também inclui os Carnivora, pois há pouco suporte para uma relação de grupo-irmão entre eles (Murphy *et alii*, 2001). Além disso, Gaudin *et alii* (2009) apresentam uma série de sinapomorfias para a relação entre Pholidota e Palaeonodonta, e assim fundaram o clado Pholidotamorphia no estabelecimento da relação próxima entre esses táxons.

## Mamíferos Voadores

### A. Chiroptera e Dermoptera

A capacidade de voo é normalmente associada a dois grupos de mamíferos: os morcegos (Ordem Chiroptera) e os lêmures voadores (Ordem Dermoptera). Entretanto, os Dermoptera são, na realidade, planadores. Estudos de inervação das asas dos morcegos indicam uma monofilia para o grupo, bem como sugerem um ancestral comum entre eles e os lêmures (Thewissen & Babcock, 1991; 1992).

Os Dermoptera caracterizam-se pela presença de “membranas voadoras” formadas por pregas cutâneas entre os membros, que se estendem até a cauda. São mamíferos arborícolas e insetívoros, cujo registro fóssil se restringe ao Paleoceno e Eoceno da América do Norte, Europa e Ásia (Ducrocq *et alii*, 1992), sendo conhecidos quase exclusivamente a partir de dentes.

Os Chiroptera estão entre os mamíferos modernos mais especializados, sendo os únicos capazes de realizar voo ativo. A maior parte dos caracteres anatômicos compartilhados por eles relaciona-se a esta capacidade. O esqueleto pós-craniano apresenta uma série de modificações que refletem a adaptação ao voo, principalmente na estrutura das cinturas e membros (figura 9.14). O grupo apresenta acentuada diversidade

de morfológica craniana, fato intimamente relacionado à variedade de hábitos alimentares. A bula timpânica é muito desenvolvida, o que está relacionado com a importância da audição para a orientação dos morcegos.

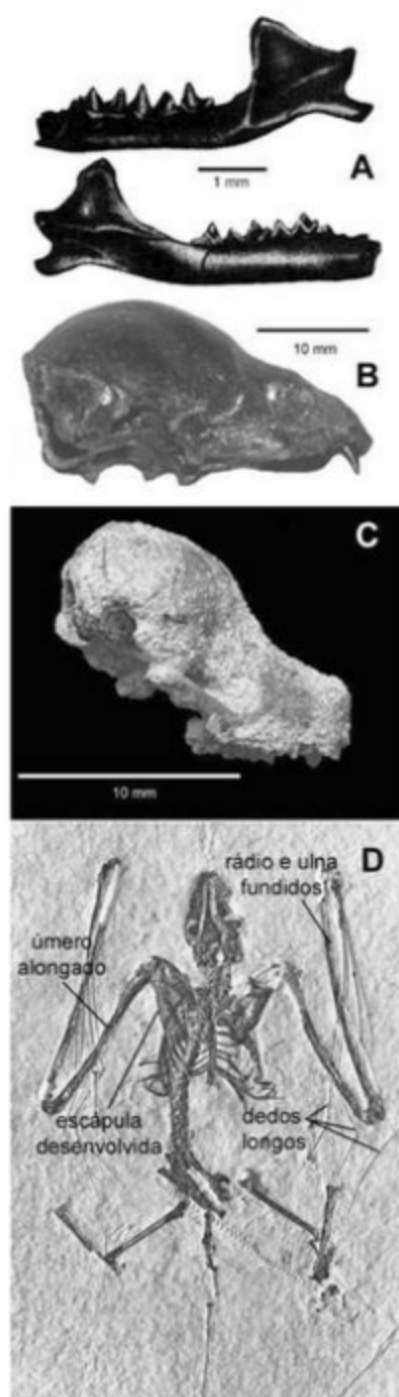
A ordem é comumente dividida em duas subordens: Megachiroptera e Microchiroptera. A primeira inclui os grandes morcegos frugívoros do Velho Mundo (Europa, Ásia, África), com uma só família e pouco ou nenhum registro fóssil. Todas as outras famílias pertencem à segunda subordem citada, com ampla distribuição geográfica, estando ausente apenas na Antártida.

Os Chiroptera são a segunda ordem mais numerosa em espécies atuais, depois dos roedores, mas o mesmo não é verdade no que diz respeito aos restos fósseis. Isto se deve ao tamanho dos animais, em geral muito pequeno, à fragilidade de seu esqueleto e a seus hábitos.

O esqueleto mais antigo de um quiróptero conhecido, *Icaronycteris* (figura 9.14), do Eoceno de Wyoming (EUA), assemelha-se muito às formas viventes de microquirópteros (Simmons & Geisler, 1998). Dados filogeográficos recentes corroboram esta origem no início do Eoceno, coincidindo com um aumento significativo na temperatura global, o aumento na diversidade e abundância de plantas, e o zênite do Paleógeno com a diversidade de insetos. Dados moleculares concordam com os fósseis, sugerindo que os morcegos foram originados na Laurásia, possivelmente na América do Norte (Teeling *et alii*, 2005). Os registros fósseis da subordem Megachiroptera são muito escassos sendo conhecidos apenas do Oligoceno da Itália, e do Mioceno da África. Até recentemente, o registro do aparecimento dos morcegos na América do Sul era no Eoceno médio/superior do Peru (Czaplewski & Campbell, 2004), mas achados no sul da Patagônia, Argentina, (Tejedor *et alii*, 2005), trouxeram para o início do Eoceno a chegada deste grupo na América do Sul. O registro fóssil das famílias modernas permanece bastante fragmentário até o Pleistoceno.

O primeiro registro de morcegos fósseis no Brasil foi feito por Lund em 1840, para restos quaternários provenientes de sete grutas calcárias do Vale do Rio das Velhas em Minas Gerais. Mais de 100 anos depois, Paula-Couto (1956) descreve *Mormoops faustoi* (figura 9.14) baseado em fragmentos provenientes da Formação Tremembé, de idade Oligoceno superior-Mioceno. Duas outras ocorrências de morcegos do Quaternário foram noticiadas para o Estado de São Paulo por Ameghino (1907) e Trajano & De Vivo (1991). A diversidade de morcegos fósseis no Brasil foi enriquecida com os diversos achados em grutas. Cartelle & Abuhid (1994) e Czaplewski & Cartelle (1998), registraram 12 a 28 espécies, respectivamente, em grutas no Estado da Bahia, datados radiometricamente de  $20.060 \pm 290$  anos atrás. Mais recentemente Fracasso & Salles (2005) identificaram 27 espécies de morcegos quaternários provenientes de quatro grutas em Goiás. Oito espécies foram encontradas também em dois sítios arqueológicos no Rio Grande do Sul (Rodrigues & Ferigolo, 2005). As cavernas da Bahia estão situadas atualmente em uma região semiárida do bioma Caatinga, enquanto as de Goiás e Minas Gerais localizam-se em áreas do bioma Cerrado. Entretanto, a presença nestas grutas de espécies de morcegos datados de 20.060 anos atrás, como *Mimon bennettii* e *Furipterus horrens*, cuja ocorrência atual é exclusiva dos biomas de Mata Atlântica e Mata Amazônica, é sugestiva de um clima mais úmido nesta época na região. A crescente aridez no nordeste do Brasil contribuiu para o desenvolvimento de microclimas secos dentro destas grutas, resultando no desaparecimento de espécies como *Mormoops megalophylla*, bem como a atual raridade de *Pteronotus* (figura 9.14) nos biomas Caatinga e Cerrado. Como em outras partes do mundo, a fauna de mamíferos do Pleistoceno final e do início do Holoceno indica um mosaico climático refletido em uma heterogeneidade vegetacional maior do que a atual (Lessa *et alii*, 2005a).





**Figura 9.14** Fósseis de Chiroptera. (A) Ramo mandibular esquerdo de *Mormoops faustoi* em vista labial e lingual. (B) Crânio de *Desmodus draculae* (MCL 10188). (C) Crânio de *Pteronotus* sp. (MCL 10160). (D) Esqueleto de *Icaronycteris index* do Eoceno da Formação Green River, Estados Unidos. (A) Retirado de Paula-Couto (1953). (D) Retirado de Simmons & Gleiser (1998).

## Mamíferos Roedores

### A. Rodentia e Lagomorpha

Os mamíferos das ordens Rodentia e Lagomorpha (coelhos, lebres) apesar de apresentarem algumas semelhanças morfológicas que os aproximaram taxonomicamente em períodos remotos, são atualmente considerados táxons bem diferentes. Além de diferenças morfológicas, como número de incisivos e inserções musculares, dados moleculares indicaram que os lagomorfos são significativamente mais relacionados aos primatas e musaranhos do que aos roedores (Graur *et alii*, 1996).

Os **Lagomorpha** são animais plantígrados, com membros curtos e ligeiramente desiguais, possuindo garras nas falanges distais e cauda pequena ou ausente. McKenna (1982) indica como registros mais antigos de Lagomorpha *Hsiuannania* e *Mimotona*, do Paleoceno da China. As relações entre estes primeiros Lagomorpha e as formas mais tardias não são claras. Somente no Pleistoceno eles atingiram a América do Sul, onde estão representados desde esta época pelo gênero *Sylvilagus* (Wilson & Reeder, 2005).

Os **Rodentia** representam hoje cerca de 40% de todas as espécies viventes de mamíferos, sendo o grupo mais diversificado e abundante. Estão presentes em todos os continentes, exceto na Antártida, e são adaptados a todos os tipos de habitats, exceto os marinhos. A maioria tem hábitos terrestres, noturnos e vegetarianos. Predominam os representantes de pequeno tamanho, embora existam formas maiores, tanto fósseis como recentes. Roedores são importantes em muitos ecossistemas porque se reproduzem rapidamente, servindo de alimento para predadores, são dispersores de sementes e vetores de doenças.

Os caracteres mais típicos e distintivos dos roedores estão na dentição e na mecânica mastigatória, responsáveis, provavelmente, pela rápida e bem-sucedida radiação. Todos os roedores possuem um par de incisivos na arcada dentária superior e inferior, seguidos por um diastema e por um ou mais pré-molares e molares. Nenhum roedor possui mais de quatro incisivos e os caninos estão ausentes. Seus incisivos não têm raiz e crescem continuamente (hyselodontes), sendo altamente especializados para roer. As superfícies mesial e vestibular destes dentes são cobertas de esmalte, enquanto na distal a dentina está exposta e, em consequência disso, os incisivos superiores e inferiores possuem superfície oclusal desgastada em



bisel. A ação de roer, função dos incisivos, ocorre independentemente da mastigação realizada pelos outros dentes.

A morfologia da cavidade glenoide, aliada ao desenvolvimento dos músculos mastigatórios, permitem um movimento livre da mandíbula tanto em sentido látero-lateral quanto, principalmente, ântero-posterior.

São importantes os diferentes tipos de estrutura da mandíbula e de inserção das porções lateral e medial do músculo masseter, que variam e podem ser classificadas como indicado na figura 9.15. Essas características, além da histologia típica do esmalte nos incisivos, formam a base para a classificação dos roedores. A morfologia da superfície oclusal dos molares é muito variada e, dentro de cada grupo, apresenta caracteres distintivos até o nível de espécie.

A análise das faunas fósseis de roedores mostra que o grupo tem sido abundante durante todo o Cenozoico, desde o seu surgimento. Os primeiros roedores conhecidos, como o *Paramys*, aparecem no Paleoceno superior da América do Norte, entretanto sua origem parece remontar ao Cretáceo Superior, juntamente com a separação de outros placentários (Huchon *et alii*, 2000). Desde então a ordem se diversificou rapidamente, principalmente no Eoceno (Huchon *et alii*, 2002). Durante o Oligoceno e, mais tarde, no final do Mioceno, aconteceram importantes radiações.

A chegada dos roedores na América do Sul ainda causa polêmica entre os pesquisadores. Os registros fósseis mais antigos datam do Eoceno, mas formas ancestrais que os ligam aos irmãos norte-americanos ou africanos são desconhecidas. Estudos moleculares e paleontológicos indicam que as linhagens dos caviomorfos sul-americanos representam grupos monofiléticos e que estão intimamente relacionados com as formas africanas (Nedbal *et alii*, 1994; Huchon & Douzery, 2001).

É notável e de grande importância sua abundância em depósitos fossilíferos, tanto de origem sedimentar quanto em relevos cársticos. É possível, na grande maioria dos casos, determinar o paleoambiente geral e interpretar, em grande escala, as variações ocorridas através da análise de associações de roedores fósseis.

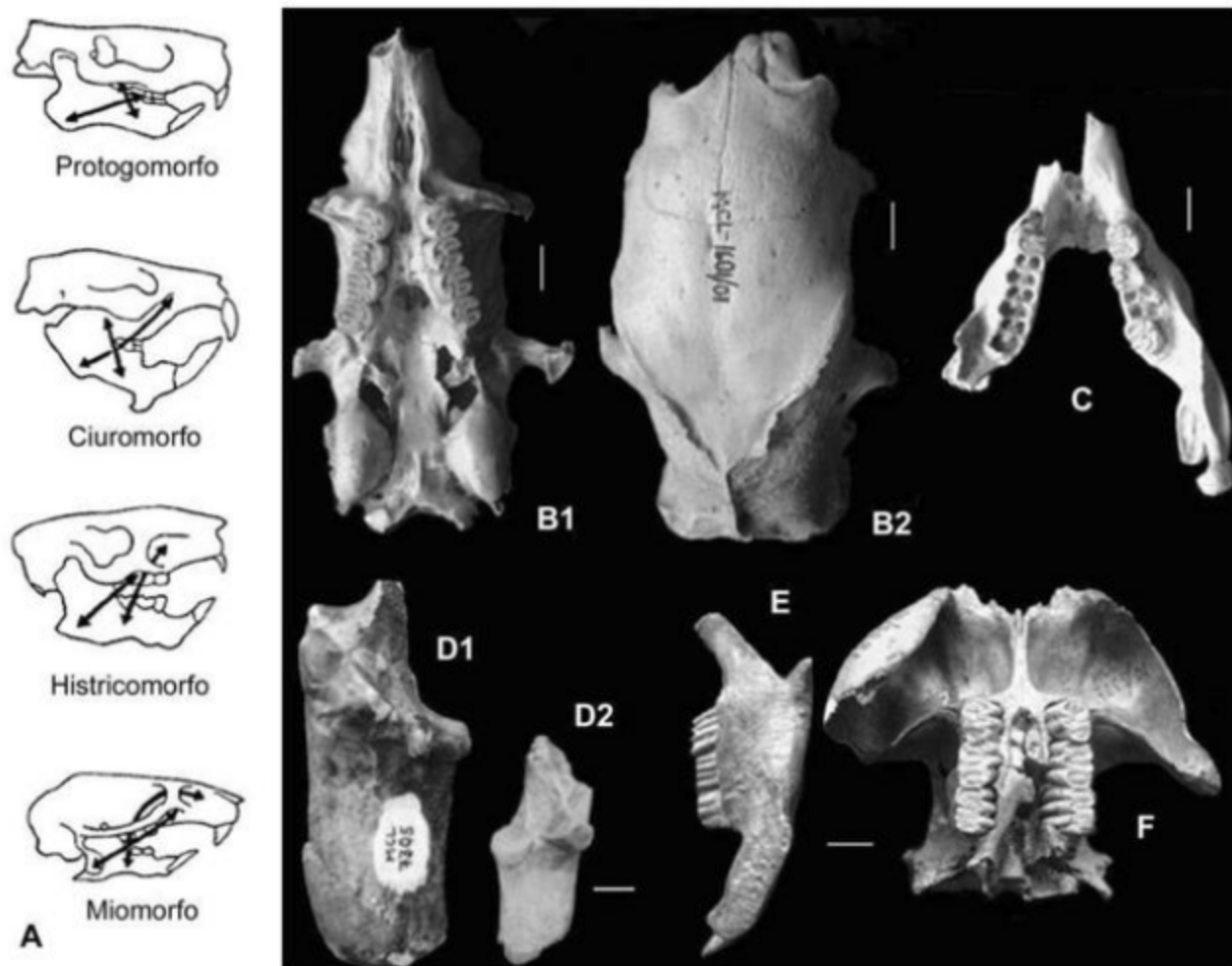
A ordem é comumente dividida em duas subordens: Sciurognatha e Hystricognatha. A primeira inclui as formas mais primitivas (esquilos, castores, ratos), cuja evolução deu-se principalmente na América do Norte. Os Hystricognatha incluem várias linhagens que se irradiaram na África e na América do Sul no Oligoceno e no Mioceno. O maior grupo é repre-

sentado pelos Caviomorpha tipicamente sul-americanos, que inclui as capivaras, porco-espinho, paca, etc. (Hadler *et alii*, 2008).

Observa-se, em algumas espécies brasileiras (p. ex. *Cuniculus paca*, *Kerodon rupestris*, *Dasyprocta* sp., *Galea* sp., *Hydrochoerus hydrochaeris* (figura 9.15), um notável aumento de tamanho que corrobora estudos realizados por Lund (1939), onde o autor lista uma série de gêneros de mamíferos fósseis com dimensões maiores que as ainda viventes (Lessa & Pessoa, 2005; Lessa *et alii*, 2005b). As demais espécies encontradas não diferem basicamente de outras relatadas para áreas restritas do semiárido, incluindo elementos característicos de ambientes secos (*Wiedomys pirrhorrhinus*, *Kerodon rupestris* e *Galea* sp.) bem como de habitats temporariamente alagados (*Pseudoryzomys* sp. e *Holochilus* sp.) (Oliveira & Lessa, 1999). Entretanto a presença de exemplares semiaquáticos, como *Myocastor* e *Hydrochoerus*, dependentes de corpos lúcticos ou lúcticos, parece indicar ambientes mais úmidos com temperaturas mais amenas, com uma provável cobertura vegetal semelhante às matas de galeria ou mesmo de cerrado, para a época dos achados.

Os mais antigos roedores encontrado no Brasil, ambos Caviomorpha, provêm do Oligoceno da Formação de Tremembé, Estado de São Paulo (Vucetich *et alii*, 1993; Vucetich & Ribeiro, 2003). Um gigante do grupo, que alcançou o tamanho de um rinoceronte, *Phoberomys burmeisteri*, foi registrado no Plioceno inferior do Brasil (Acre), da Argentina e do Peru (Negri & Ferigolo, 1999).

Estudos com pequenos mamíferos do Pleistoceno final/Holoceno no Brasil estão restritos aos levantamentos nas grutas de Minas Gerais no final do século passado e mais recentemente nas cavernas de Goiás, Bahia, São Paulo, Mato Grosso do Sul (Serra da Bodoquena), Pará e sítios arqueológicos no Rio Grande do Sul (Rodrigues & Ferigolo, 2004; Lessa *et alii*, 2008). A grande maioria é composta por espécies ainda viventes. Nas grutas da Bahia foram identificadas 20 espécies de roedores pertencentes às famílias Cricetidae (9), Caviidae (5), Erethizontidae (2), Dasyproctidae (1), Cuniculidae (1), Myocastoridae (1) e Echimyidae (1). Destas espécies, apenas duas são extintas: *Nechoerus sulcidens* e *Coendou magnus* (figura 9.15) e uma está localmente extinta, *Myocastor coypus* (Cartelle & Lessa, 1989; Lessa *et alii*, 2008).



**Figura 9.15** (A) Tipos de inserção do músculo masseter em crânios de roedores. As setas indicam o percurso deste músculo. Exemplos de Rodentia coletados no Brasil: crânio (B) e mandíbula (C) de *Coendou magnus* (MCL 1601), proveniente da Gruta de Brejões, em vista ventral (B1), dorsal (B2) e oclusal (C). Calcâneos de *Neochoerus sulcidens* (MCL 7305) (D1) e *Hydrochoerus hydrochaeris* (MCL 7242) (D2) provenientes das grutas calcárias da Bahia. Ramo mandibular esquerdo (E) e fragmento craniano de *Cuniculus paca* (MCL 7255) provenientes da Toca da Boa Vista, BA. (A) Retirado de Benton (2008). Escalas = 1 cm.

## Ungulados Terrestres

Mamíferos cujos dedos das extremidades terminam num casco são chamados de ungulados. Cascos evoluíram a partir de garras, e fornecem tração e uma base estável durante corridas. Alguns mamíferos incluídos entre os ungulados, como as baleias, não possuem casco, mas evidências mostram que os seus ancestrais os possuíam.

Os ungulados sul-americanos podem ser divididos em dois grandes grupos: os “nativos” ou

endêmicos, que aqui evoluíram a partir de imigrantes norte-americanos durante o isolamento da América do Sul por quase todo o Cenozoico. Eles alcançaram sua maior diversidade no Paleógeno, declinando progressivamente durante o Neógeno, até sua extinção no Pleistoceno. O segundo grupo está composto por formas que chegaram à América do Sul, oriundas da América do Norte, quando do soerguimento do Istmo do Panamá, durante o Plio-Pleistoceno. São denominados de ungulados invasores.



## Ungulados Nativos

### A. "Condylarthra", Litopterna, Notoungulata, Astrapotheria, Xenungulata, Notopterna e Pyrotheria

É consenso entre os pesquisadores que os ungulados nativos sul-americanos se originaram a partir de uma ou mais linhagens de ungulados norte-americanos que "invadiram" o continente sul-americano durante um breve contato entre as Américas do Norte e do Sul ocorrido durante o final do Cretáceo/início do Paleoceno. Com exceção da ordem "Condylarthra", presente e muito mais diversificada na América do Norte, as demais são todas endêmicas da América do Sul.

Os mais antigos "Condylarthra" registrados na América do Sul foram encontrados no Paleoceno inferior da Bolívia (idade Tiupampense), e todas as espécies foram incluídas em famílias norte-americanas (Muizon & Cifelli, 2000). Em todas as demais localidades da América do Sul, as espécies já se encontravam bem diferenciadas do estoque ancestral norte-americano e passaram a ser classificadas em uma das famílias endêmicas sul-americanas.

Os "Condylarthra" distinguem-se dos demais ungulados pela retenção de muitos caracteres primitivos, como fórmula dentária completa, pré-molares bem distintos dos molares e cinco dedos nas extremidades (figura 9.16). Eram pequenas ou médias, com dentes bunodontes e braquiodontes, e apresentavam dieta herbívora ou omnívora. A maioria possui falange ungueal sugestiva da presença de um casco, mas as formas primitivas ainda apresentavam garras. Eram plantígrados ou semidigitígrados. Os fósseis mais antigos foram encontrados no Paleoceno inferior da América do Norte, região onde foram mais abundantes e diversificados.

A inexistência de caracteres derivados compartilhados por todos os táxons desta ordem, e a inclusão dentre os "condilartros" dos prováveis ancestrais de

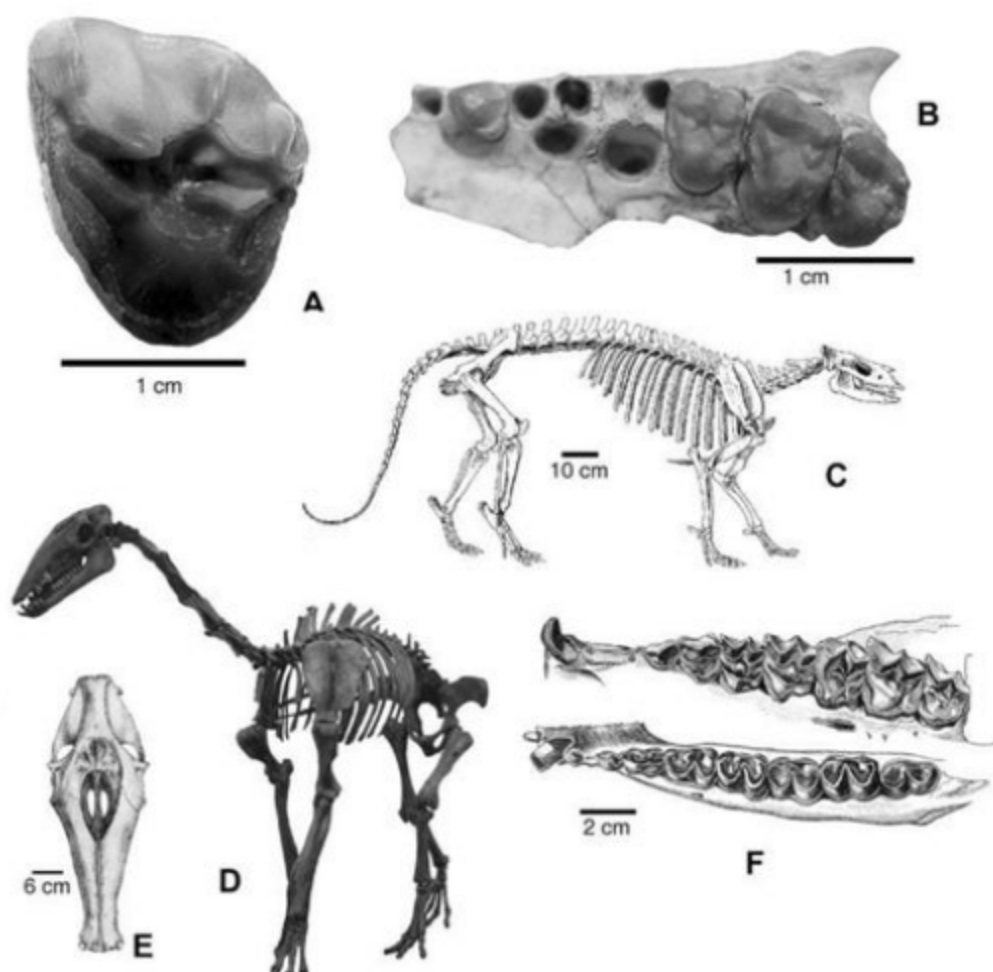
diversos grupos de ungulados sul e norte-americanos, tornam esta ordem um agrupamento artificial, motivo pelo qual deve ser citada sempre entre aspas.

Destaca-se, dentre as famílias de condilartros sul-americanos, a família Sparnotheriidae, a única com dentição derivada e morfologia pós-craniana primitiva. Esta família, originalmente posicionada na ordem Litopterna, foi transferida para a ordem "Condylarthra" por Cifelli (1983a), que considerou a dentição das espécies desta família aberrantemente especializada e convergente com a dos Macraucheniidae. Também, estudos com ossos tarsais da Bacia de Itaboraí (Cifelli, 1983b) e demais ossos pós-cranianos (Bergqvist, 2008), revelaram que o esqueleto de *Victorlemoinea* era primitivo como o dos condilartros. A dentição dos Sparnotheriidae é semelhante à dos Meniscotheriidae norte-americanos, representando um notável caso de convergência pelo hábito herbívoro.

Os Litopterna ocuparam na América do Sul, durante quase todo o Terciário, o mesmo nicho ecológico ocupado pelos cavalos e camélídeos na América do Norte. As quatro famílias desta ordem possuem morfologia dentária relativamente distinta, mas foram agrupados numa mesma ordem por compartilharem diversas características nos membros. Das três famílias registradas no Brasil, os Macraucheniidae são os mais bem conhecidos (figura 9.16). São formas robustas, com morfologia dentária bastante especializada, mas esqueleto pós-craniano um tanto primitivo. O caráter mais distinto desta família é o posicionamento posterior da abertura nasal (figura 9.16). Diversos autores associam esta feição à presença de uma probóscide.

Os Proterotheriidae são formas mais gráceis, com dentes bunolofodontes e pequenas presas formadas a partir de incisivos (figura 9.16). O esqueleto está modificado para permitir o desenvolvimento de altas velocidades. Uma das formas, *Thoatherium*, atingiu o estágio monodáctilo quase perfeito no Mioceno superior (Scott, 1910), antes dos cavalos, representando um notável caso de convergência com estes.





**Figura 9.16** "Condylarthra" (A-C) e Litopterna (D-F). (A) Terceiro molar superior esquerdo de *Victorlemoinea prototypica* (MN 1472V), da Bacia de Itaboraí. Notar semelhança com mesmo dente de *Diadiaphorus majusculus* (E). (B) Parte esquerda de maxilar com segundo pré-molar e os três molares de *Paulacoutoia protocenica* (MN 4094V), da Bacia de Itaboraí. (C) Esqueleto do "Condylarthra" norte-americano *Phenacodus*. (D) Réplica do esqueleto de *Xenorhinotherium bahiense* em exibição no Museu de História Natural de Taubaté/SP. (E) Crânio de *Macrauchenia patachonica*, em vista dorsal, mostrando deslocamento posterior da abertura nasal. (F) Dentes superiores e inferiores de *Diadiaphorus majusculus*. (A, B) Fotografias de Adriana Moreira. (C) Retirado de Rose (2006). (E) Retirado de Scott (1910). (F) Retirado de Cartelle & Lessa (1989).

Os Protolipternidae são os litopternas mais primitivos. Ainda possuem dentes bunodontes como os "Condylarthra", mas seu esqueleto pós-craniano já apresenta diversas características presentes nos litopternas mais derivados (Bergqvist, 2005), motivo pelo qual foram incluídos nesta ordem.

Fósseis de "condylarthras" no Brasil só foram encontrados na Bacia de Itaboraí. Os Didolodontidae são mais frequentes e diversificados que os Sparnotheriodontidae, do qual se conhece apenas

uma espécie. Os Protolipternidae, com tamanho aproximado ao de um rato, são os ungulados mais abundantes na Bacia de Itaboraí. Fósseis de Proterotheriidae estão presentes nas bacias de Itaboraí e Taubaté, nesta última por uma forma ainda indeterminada (Soria & Alvarenga, 1989). Os Macraucheniiidae são muito frequentes nos depósitos pleistocênicos. Um esqueleto completo coletado na Bahia revelou ser a forma brasileira genericamente distinta da argentina (Cartelle & Lessa, 1988).

A ordem **Notoungulata** representa o maior e mais diversificado agrupamento de ungulados tipicamente sul-americanos, com formas terrestres e anfíbias, pequenas como um gato ou grandes como um hipopótamo (figura 9.17). A dentição é lofodonte, mas nas formas primitivas ainda é possível se observar cúspides parcialmente individualizadas. Nas formas mais derivadas estão presentes fortes cristas e os dentes são hipsodontes, mas às vezes de crescimento contínuo (hipselodontes). As formas primitivas apresentam o número placentário original completo de dentes (44), mas nas formas mais tardias houve redução de incisivos, caninos e pré-molares. As patas são essencialmente Mesaxônias (dedos ímpares).

As três subordens possuem tamanho e hábitos bem distintos. Estas formas foram incluídas no mesmo grupo por compartilharem de região auditiva expandida. Na subordem **Notioprogonia** foram posicionados as formas mais primitivas, a maioria de pequeno tamanho. Os **Tyotheria** lembram os roedores na presença de incisivos de crescimento contínuo. Eram os notoungulados que apresentavam esqueleto mais avançado, sendo as formas mais cursoriais, ainda que alguns fossem saltadores. Os **Toxodonta** eram os notoungulados de maior tamanho, com a dentição mais hipsodonte e morfologicamente mais derivada, ainda que no esqueleto pós-craniano fossem mais primitivos que os **Tyotheria** (figura 9.17).

Os **Astrapotheria** melhor conhecidos são formas grandes, com membros posteriores mais delgados que os anteriores, pré-maxila curta e sem dentes, e caninos grandes, sendo o superior maior e de crescimento contínuo. O posicionamento posterior da narina sugere a presença de uma probóscide.

O único astrapotéria brasileiro pertence à família **Astrapotheriidae**. Seus dentes lofodontes são indicativos de uma dieta herbívora (figura 9.17), e os poucos ossos pós-cranianos sugerem que ele possuía habilidade escavadora. Segundo Cifelli (1983a), os **Astrapotheria** teriam possuído um ancestral distinto dos demais ungulados sul-americanos.

A ordem **Xenungulata** abriga dois gêneros presentes apenas no Itaboraense (Paleoceno superior) da Argentina, Brasil e Colômbia. **Carodnia** difere dos demais ungulados sul-americanos por seu grande tamanho e por possuir incisivos em forma de cisel, caninos grandes e agudos, e demais dentes bilofodontes. Seus membros são delgados e as extremidades semidigitigradas e pentadactilas. A forma colombiana é a mais primitiva, com bilofodontia ainda incipiente, sendo possivelmente o estoque ancestral do grupo (figura 9.18).

**Carodnia vieirai**, da Bacia de Itaboraí, é o mais antigo mamífero sul-americano a ter seu esqueleto reconstituído e montado em posição de vida (figura 9.18). A reconstituição revelou que seus membros e extremidades anteriores são bem mais robustos que os posteriores, uma condição similar à observada em **Astrapotherium magnum**. Esta similaridade vai de encontro à proposta filogenética de Avilla (2006) na qual **Xenungulata** e **Astrapotheria** são grupos-irmãos.

Os pirotérios são animais de grande porte, com corpo longo, mas membros pequenos e colunares. **Pyrotherium** é o gênero melhor conhecido, sendo considerado um fóssil-guia da idade-mamífero Deseadense (figura 9.18). Este gênero apresenta dois pares de incisivos superiores, e um par inferior, especializados como pequenas presas; dentes pós-caninos bilofodontes, além de especializações no tarso. A região nasal sugere a presença de uma probóscide. As relações dos **Pyrotheria** com os demais ungulados são duvidosas, tendo eles já sido relacionados aos **Notoungulata**, **Proboscidea** e **Xenungulata**.

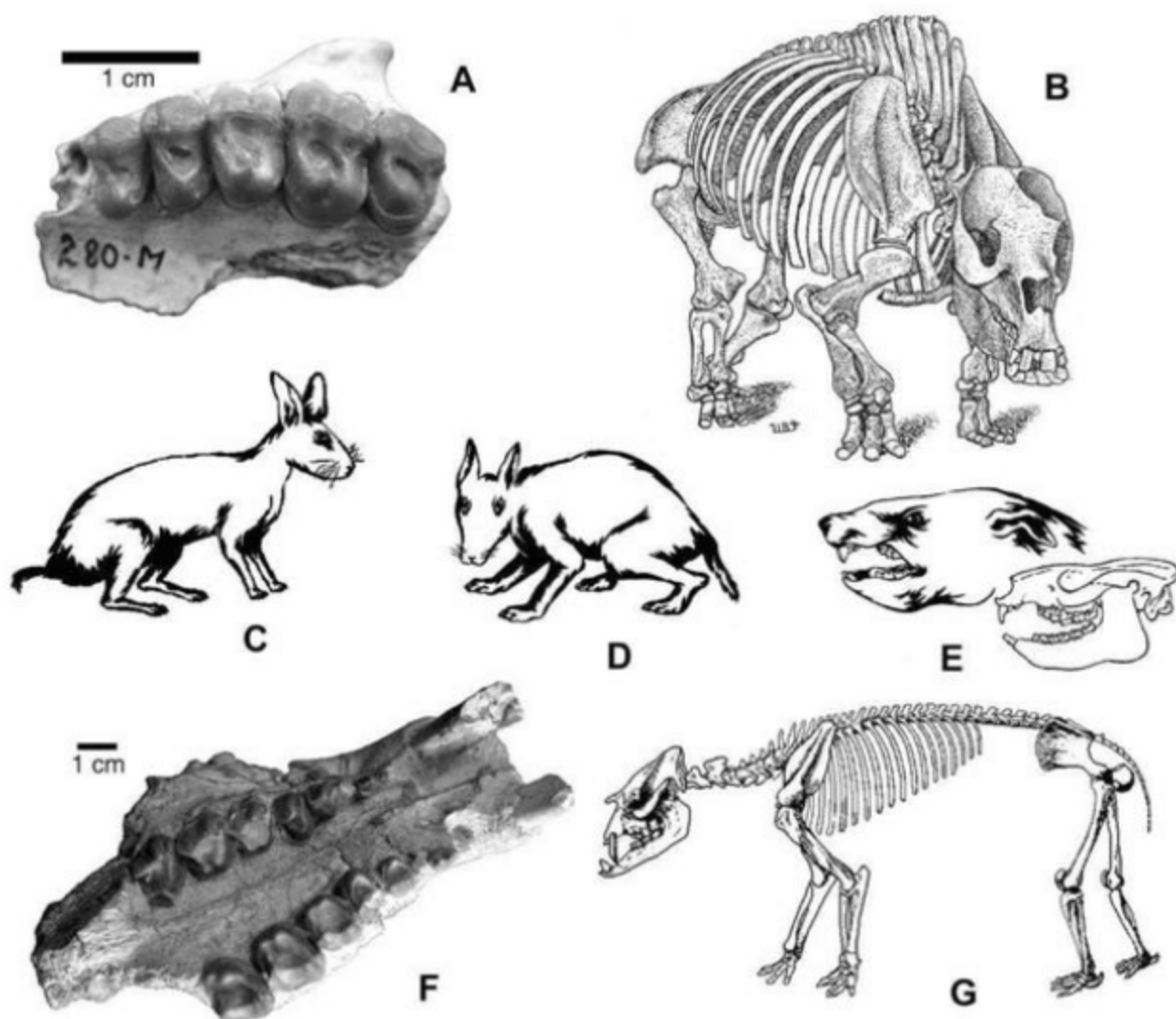
Das cinco famílias de notoungulados com fósseis no Brasil, restos de **Oldfieldthomasiidae** e **Henricosborniidae** só foram encontrados na Bacia de Itaboraí, sendo a primeira família mais abundante que a segunda. Os **Leontinidae** e **Notohippidae** procedem da Bacia de Taubaté, a primeira família também mais frequente que a segunda. Os **Toxodontidae** são os fósseis mais comuns nos depósitos pleistocênicos, e sua presença é sugestiva de cursos d'água, em virtude de seu provável hábito anfíbio.

**Tetragonostylops** é o único **Astrapotheria** conhecido no Brasil. Seus fósseis são restritos à Bacia de Itaboraí, onde é muito frequente no calcário cinza que preenche a bacia (Paula-Couto, 1952). Seu tamanho deve ter se aproximado ao de um cão de médio porte.

Os **Xenungulata** estão representados no Brasil apenas por **Carodnia**, cujos fósseis são também restritos à Bacia de Itaboraí. Difere dos demais táxons presentes na bacia pelo seu grande tamanho, equivalente ao de uma anta.

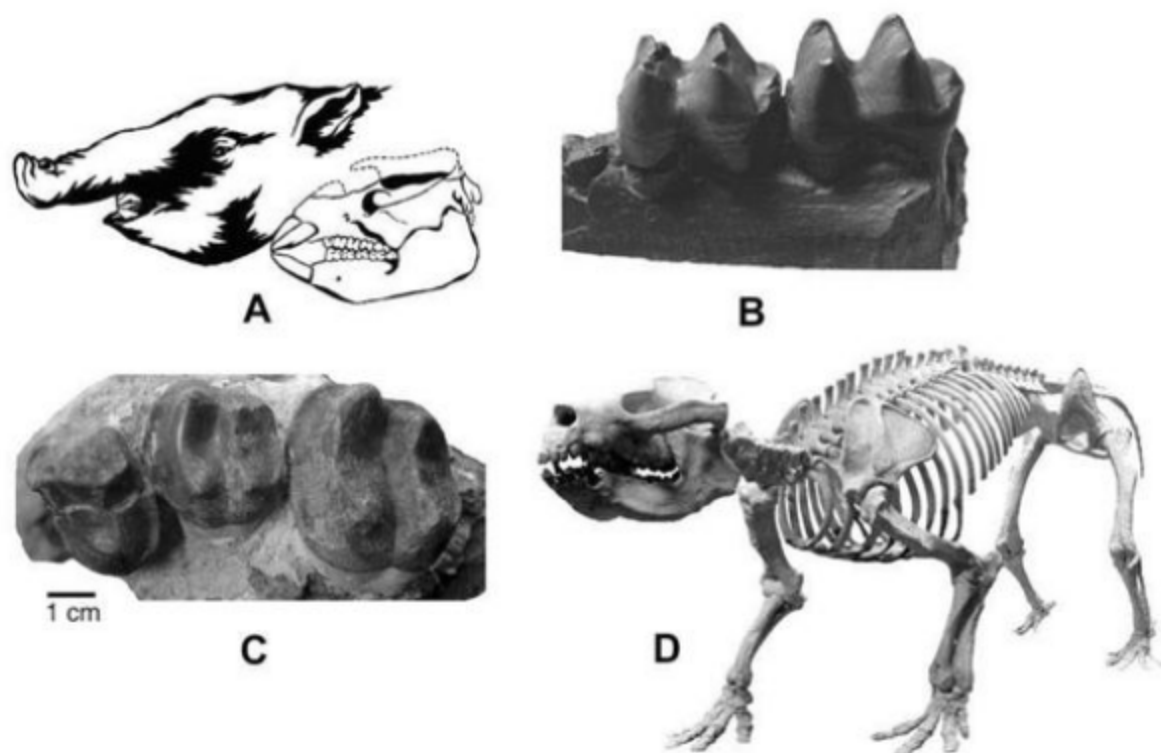
A ordem **Notopterna** é a única de mamíferos endêmicos não registrada no Brasil. Ela foi proposta por Soria (1989a, b) sobre dentes encontrados na Argentina, e a ordem menos diversa e com menos abundante. Agrupa ungulados de tamanho pequeno a médio, com dentes braquiodontes, sem mesóstilo e com um grande parástilo.





**Figura 9.17** Notoungulata (A-E) e Astrapotheria (F, G). (A) Parte esquerda de maxilar com terceiro e quarto pré-molares e todos os molares de *Colbertia magellanica* (DGM 280M), da Bacia de Itaboraí. (B) Esqueleto de *Toxodon platensis*. (C) Reconstituição em vida de *Paedotherium*. (D) *Propachyruchos*. (E) *Notostylops*. (F) Crânio incompleto em vista palatal de *Tetragonostylops apthomasi* (DGM 355M), da Bacia de Itaboraí. (G) Esqueleto de *Astrapotherium magnum*. (A) Fotografia de Adriana Moreira. (B, G) Retirado de Paula-Couto (1979). (C-E) Retirados de Simpson (1980).





**Figura 9.18** *Pyrotheria* (A, B) e *Xenungulata* (C, D). (A) Crânio e sua reconstituição de *Pyrotherium* de acordo com Simpson (1980). (B) Fragmento mandibular com dois molares (PI 5332) de *Grifodon*. (C) Fragmento esquerdo de maxilar com o quarto pré-molar e os dois primeiros molares (DGM 335M) de *Carodnia vieirai*. (D) Réplica do esqueleto de *C. vieirai* em exibição no Museu da Geodiversidade/RJ.

## Ungulados Invasores (figura 9.19)

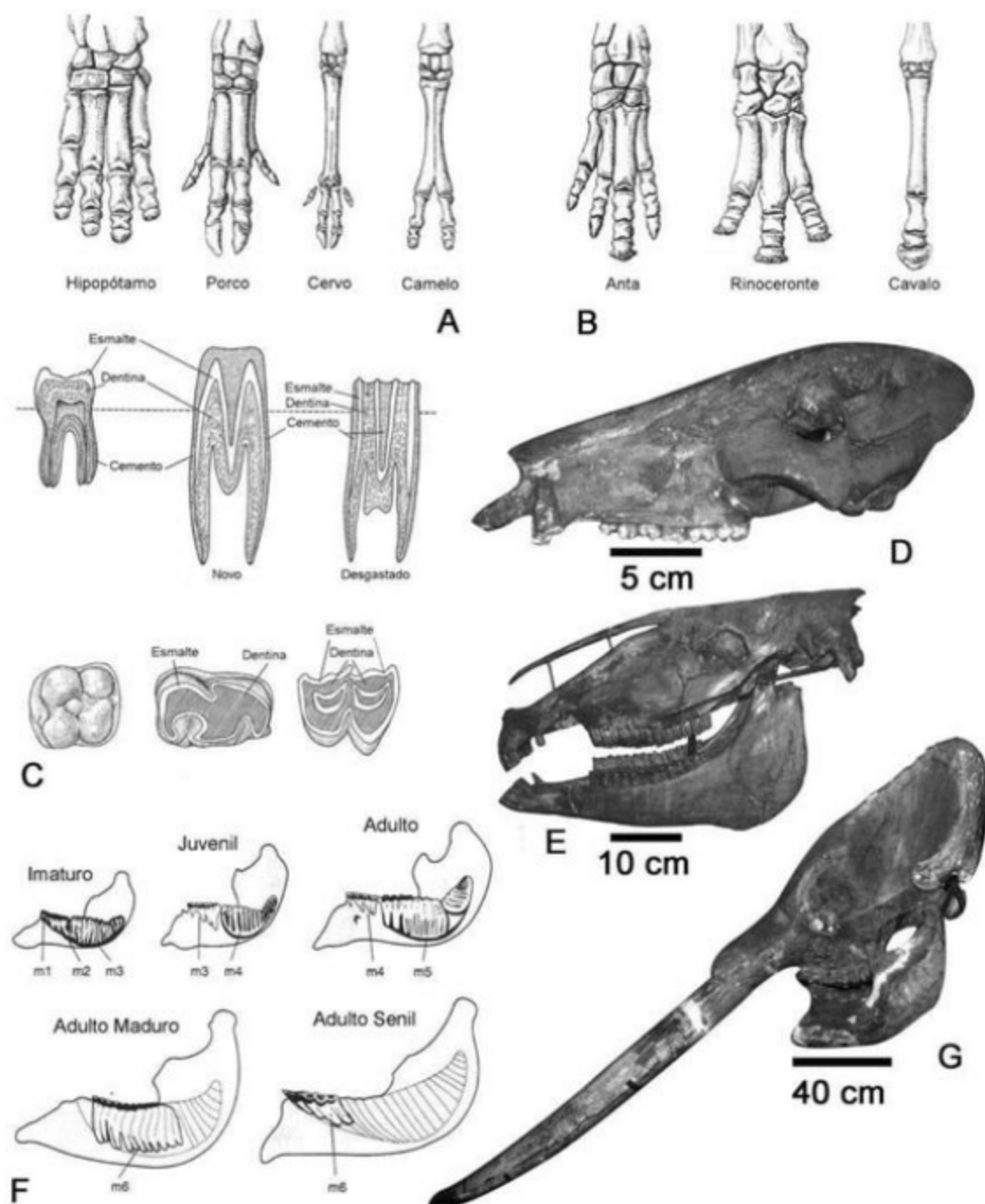
### A. Cetartiodactyla, Perissodactyla e Proboscidea

A ordem Artiodactyla não pode ser considerada monofilética sem que se inclua os cetáceos (baleias, golfinhos, etc.), e dessa forma é consenso entre os autores que para se respeitar essa relação o nome “Artiodactyla” não é mais válido, e em substituição deve-se utilizar Cetartiodactyla (Cetacea + Artiodactyla; Agnarsson & May-Collado, 2008). Contudo, neste capítulo utilizaremos o termo “artiodáctilos” (entre aspas e aportuguesado) para os Cetartiodactyla terrestres, pois no escopo deste capítulo os cetáceos são abordados na seção “Mamíferos Aquáticos”.

Dentre os ungulados provenientes da América do Norte, os “artiodáctilos” são os mais diversificados, e atualmente mais amplamente distribuídos e os dominantes. Caracterizam-se fundamentalmente pela presença de dedos pares. Algumas formas não apre-

sentam incisivos superiores, em outras há hipertrofia dos caninos e na maioria há diastema entre o canino e os pré-molares. Nas formas mais avançadas os molares são hipsodontes e selenodontes. A maioria possui chifres e galhadas, estruturas anatômicas importantes na diferenciação de gêneros e espécies.

Os “artiodáctilos” se originaram no Eoceno inferior, muito provavelmente a partir dos Condylarthra norte-americanos (Rose, 1982), tendo sofrido uma irradiação onde destaca-se uma locomoção cada vez mais cursorial e digitígrada. As formas recentes de “artiodáctilos” podem ser divididas em quatro táxons: os suiformes (porcos e pecari), os Hippopotamidae (hipopótamos), tilópodes (camelos e lhamas) e ruminantes (girafas, cervos, antílopes e bovídeos). Os dois primeiros apresentam dentição braquiódonte e bunódonte, e os demais braquiódonte e selenódonte. Os Tylopoda são os Cetartiodactyla mais basais, e juntos formam o grupo-irmão do táxon que inclui duas linhagens: uma representada pelos Suiformes e Ruminantia e a outra pelos Hippopotamidae e Cetacea (Agnarsson & May-Collado, 2008).



**Figura 9.19** (A) Autopódios anteriores direitos de quatro artiodáctilos. (B) Autopódios anteriores direitos de três perissodáctilos. (C) Altura das coroas dentárias e superfícies oclusais. Primeira linha, da esquerda para a direita: dente braquiodonte, dente hipsodonte sem desgaste e dente hipsodonte desgastado. Segunda linha, da esquerda para a direita: dente bunodonte, dente lofodonte e dente selenodonte. (D) "Artiodáctilo" fóssil do Brasil, crânio do Tayassuidae *Catagonus stenocephalus* em vista lateral esquerda. (E) Perissodactyla fóssil do Brasil, crânio e mandíbula do Equidae *Hippidion principale* em vista lateral esquerda. (F) Sequência de substituição dentária em mandíbulas (em vista lateral) do elefante africano, *Loxodonta africana*. (G) Proboscidea fóssil da América do Sul, crânio e mandíbula do Gomphotheriidae, *Stegomastodon platensis* em vista lateral esquerda. (A, B, F) Modificado de Vaughan (2000). (C) Modificado de Kardong (2006). (D) Fotografia de Germán Gasparini. (E) Fotografia de Fernando Sicuro. (G) Fotografia de Dimila Mothé.



A grande irradiação dos Cetartiodactyla durante o Eoceno médio-superior está possivelmente relacionada com a tendência a uma dentição mais selenodonte, que possibilitou o melhor processamento de plantas mais resistentes. A continuidade deste sucesso entre os Tylopoda e os Ruminantia deve ser atribuída aos avanços na estrutura e na função do trato digestivo (Carroll, 1988). As mais notáveis modificações na locomoção dos camélídeos, os primeiros Tylopoda, coincidem com o domínio das estepes e gramíneas, e também são correlatas com mudanças para dentes de coroa mais alta, capazes de processar uma vegetação mais abrasiva. Apesar de Suiformes não ser o táxon mais basal entre os "artiodáctilos", estes conservaram uma dentição bunodonte e morfologia pós-craniana consideradas "primitivas". Além disso, também perderam as adaptações do trato digestório anterior e, talvez por isso, todas as formas são omnívoras (não especializadas; Prothero & Schoch, 2002). Os porcos são originários do Velho Mundo, tendo sido trazidos para o Novo Mundo (América do Norte e do Sul) pelos colonizadores europeus. Os ruminantes são os "artiodáctilos" dominantes e melhor adaptados à ingestão de plantas abrasivas (gramíneas, principalmente), com estômago provido de quatro compartimentos. Os cervídeos perderam os incisivos superiores e, com raras exceções, apenas os machos possuem galhadas, que correspondem a prolongamentos ósseos. Nos bóvidos os chifres são ocos, formados exclusivamente de queratina, com crescimento contínuo e mais propriamente chamados de cornos.

No Brasil, *Paleolama* é o "artiodáctilo" mais comum, sendo restos deste gênero pleistocênico comuns em toda a Região Nordeste. Como as lhamas são habitantes de regiões frias, sua presença em áreas hoje áridas é indicativa de um clima pretérito mais ameno. Os Tayassuidae, também de idade pleistocênica, só foram encontrados nas grutas da Bahia e de Minas Gerais, enquanto os Cervídeos são mais comuns nos depósitos pleistocênicos brasileiros, principalmente na Região Nordeste. A maioria destes foi identificada pela morfologia das galhadas (Cartelle, 1994).

Junto com os Cetartiodactyla, os Perissodactyla (cavalos, antas, rinocerontes) formam os dois principais grupos de grandes herbívoros atuais. Além disso, esses táxons também possuem uma relação de grupo-

irmão nas filogenias mais atuais (Murphy *et alii*, 2001). Os cavalos representam a linhagem mais basal do grupo (Norman & Ashley, 2000). Provavelmente, originaram-se durante o Eoceno inferior na América do Norte a partir de algum "Condylarthra" holártico, onde sofreram uma notável irradiação adaptativa relacionada ao aumento corporal, à área oclusal dos dentes, ao alongamento do focinho e à redução do número de dedos. Caracterizam-se por possuir dedos ímpares, sendo o mediano mais longo e os laterais reduzidos. A única exceção são as antas (Tapiridae), que possuem quatro dedos nas mãos e três nos pés.

A história evolutiva dos cavalos é aparentemente a melhor conhecida, em função de apresentarem um registro fóssil bastante completo e contínuo. A partir das formas mais basais, representadas por *Hyracotherium*, a história evolutiva dos cavalos registra um aumento progressivo no tamanho corpóreo, maior complexidade do cérebro, redução dos dedos laterais, transferindo a sustentação para o dedo médio; molarização dos pré-molares e aumento do tamanho da coroa dos dentes.

Dois gêneros de equídeos, *Hippidion* e *Equus*, foram encontrados como fósseis nos depósitos pleistocênicos brasileiros. O primeiro é mais raro e robusto, tendo sido menos cursorial do que *Equus*, único gênero atual. As antas também estão registradas no Pleistoceno brasileiro (Cartelle, 1994).

Os Proboscidea fazem parte de uma das linhagens mais basais dentre os placentários (Eutheria), os Afrotheria, que ainda agrupam os sirênios (que serão tratados na seção "Mamíferos Aquáticos") e outras formas exclusivas do continente africano. Além de agrupar os atuais elefantes, também fazem parte de Proboscidea os já extintos mamutes e mastodontes. O nome se refere à presença de uma longa tromba (proboscide). Outro caráter distintivo é a presença de presas formadas por grandes incisivos. Os elefantes adultos só possuem dois molares, que são substituídos de trás para a frente, conforme vão sendo desgastados (substituição horizontal). Seis conjuntos de molares são formados para serem gastos por toda a vida.

Os proboscídeos se originaram no Paleoceno Superior, na África e na Ásia (Shoshani & Tassy, 1996). Entretanto, as formas mais basais do grupo mais se pareciam com hipopótamos, provavelmente viviam nas



margens de antigos mares internos, podendo, inclusive, ser semiaquáticos. A partir dos grupos mais basais, a principal tendência evolutiva do grupo, com algumas exceções, foi o aumento do tamanho (membros longos, grandes crânios e dentes) e o desenvolvimento de incisivos (marfim) e tromba. Os mastodontes evoluíram separadamente da linhagem que deu origem aos mamutes e elefantes, e aparentemente conservaram características “primitivas”, como, por exemplo, uma dentição braquiodonte e bunodonte. Os mastodontes são animais omnívoros e possuem uma ampla distribuição latitudinal. A análise de sua paleodietas possibilitará recuperar informações muito precisas da cobertura vegetal da época e do lugar onde viviam.

No Brasil registra-se apenas uma espécie de mastodonte, *Stegomastodon waringi*. Juntamente com a preguiça terrícola gigante *Eremotherium laurillardii*, o mastodonte brasileiro é o mamífero fóssil mais comum em sítios pleistocênicos. Desse, destaca-se o sítio de Águas de Araxá, na região do Triângulo Mineiro, no Estado de Minas Gerais, sudeste do Brasil, por apresentar um acúmulo de exemplares de todas as faixas etárias de *Stegomastodon waringi*, desde filhotes até adultos senis (Mothé *et alii*, 2010).

## Mamíferos Aquáticos

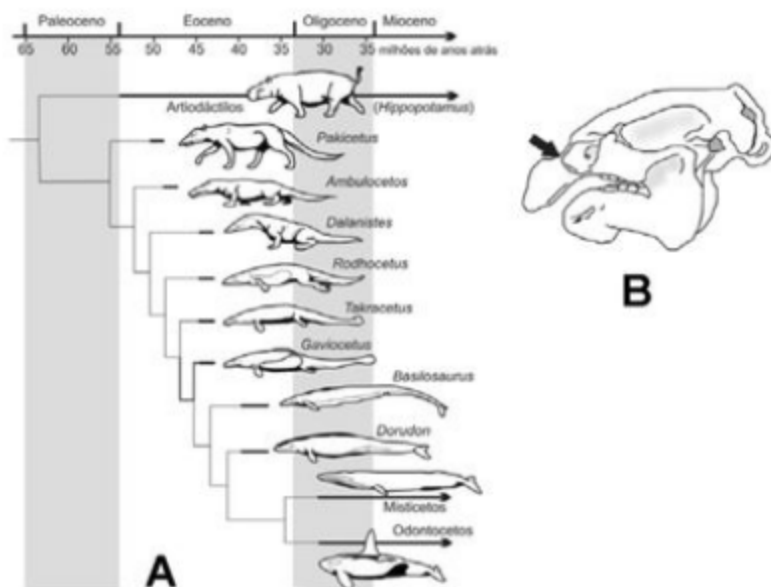
### A. Cetacea, Sirenia

Os mais notáveis mamíferos adaptados à vida aquática estão agrupados entre os Cetacea (Cetartiodactyla), subordem que inclui alguns dos maiores animais que já viveram. Durante sua evolução, eles experimentaram grandes modificações relacionadas à mudança de vida da terra para a água. São formas com corpo alongado, ossos porosos, membros torácicos curtos e dedos longos, envolvidos por membranas interdigitais, formando nadadeiras. Os membros posteriores desapareceram, ficando apenas pequenos vestígios de ossos pélvicos sob a pele. A cauda é grandemente desenvolvida. As aberturas nasais migraram para o topo do crânio, permitindo a respiração enquanto na superfície da água.

Os cetáceos compartilham uma ancestralidade comum com o clado formado por Anthracotheria (mamíferos já extintos, encontrados na Ásia, principalmente) e Hippopotamidae (Boisserie *et alii*, 2004), e essa relação é suportada por dados moleculares combinados aos morfológicos.

Os primeiros registros do grupo datam do Eoceno inferior, tendo sido encontrados no Paquistão (Thewissen & Hussain, 1994). A história evolutiva dos cetáceos tem atraído a atenção dos paleontólogos, principalmente por apresentar indícios de que a evolução pode também ocorrer em etapas, como argumentava Darwin em “A origem das espécies”. Até os primeiros anos do século XXI, a maioria dos paleontólogos acreditava que os cetáceos eram mais proximamente relacionados aos mesoniquídeos, grupo extinto de ungulados do Hemisfério Norte. Diferentemente, os pesquisadores que estudam a filogenia dos mamíferos a partir do DNA consideram os Hippopotamidae (hipopótamos) como o grupo mais proximamente relacionado aos cetáceos (figura 9.20). Recentemente, estudos paleontológicos da morfologia dos tarsos de cetáceos basais e hipopótamídeos têm contribuído para o argumento em favor de uma relação próxima entre os Artiodactyla e os cetáceos. Outros estudos vão além, sugerem que a não inclusão de Cetacea no clado Artiodactyla, torna o grupo parafilético, e propõem um novo clado para respeitar essa relação, o Cetartiodactyla.

Os mais antigos fósseis de cetáceos são agrupados, muito por conveniência, em um clado conhecido como Archacoceti. Os arqueocetos apresentam diversas características que as baleias e golfinhos atuais não possuem. Seus dentes, como aqueles da maioria dos mamíferos terrestres, principalmente, apresentam formas distintas em determinadas regiões da arcada dentária (baleias e golfinhos modernos podem não apresentar dentes, ou possuem dentes que são todos virtualmente idênticos em formato e tamanho). Os arqueocetos mantêm a condição ancestral das aberturas nasais na região próxima ao extremo anterior do rostrum, como nos mamíferos terrestres, e não no topo do crânio, como nos cetáceos viventes. Alguns ainda retêm boa parte dos membros posteriores, que muito provavelmente eram funcionais; nos arqueocetos mais basais, esses membros e a pélvis eram articulados às vértebras sacrais. Porém, nos mais recentes, os membros e a pélvis, apesar de ainda existirem, não apresentavam articulações com o restante do esqueleto.



**Figura 9.20** (A) Árvore filogenética apresentando a hipótese de evolução dos cetáceos a partir dos Hippopotamidae. Esquema da vista lateral de um crânio de Sirenia com o eye-socket indicado pela seta. (B) Modificado de Dawkins (2009).

O mais basal representante dos Archaeoceti e melhor preservado é, sem dúvida, *Pakicetus* (figura 9.20), do Eoceno médio do Paquistão. Apesar de ser conhecido apenas por seu crânio, outras espécies de arqueocetos foram encontradas nas mesmas localidades, porém em rochas de idade um pouco mais recentes, e possuem pós-crânio, como é o caso de *Rodhocetus* (figura 9.20). Estudos detalhados indicam que esses primeiros cetáceos já eram aquáticos, apesar de apresentarem membros desenvolvidos.

Rochas do Eoceno final dos Estados Unidos apresentaram restos do que parecia ser a comprovação dos mitos dos marinheiros de que os oceanos eram povoados por serpentes marinhas gigantes. E assim, com base nesses fósseis, foi descrito *Basilosaurus* ("Lagarto-rei" em grego; figura 9.20). Contudo, o paleontólogo Richard Owen notou que o exemplar apresentava dentes com raízes duplas, típica de mamíferos, renomeando-o como *Zeuglodon* ("dentes unidos"). Todavia, o nome *Basilosaurus* teria prioridade nas regras nomenclaturais da zoologia, sendo assim mantido. O corpo bastante alongado, por isso associado ao mito das serpentes marinhas, e membros posteriores muito reduzidos e não articulados ao resto do esqueleto, ajudaram a posicionar o *Basilosaurus* muito próximo às linhagens atuais de cetáceos. Também, por

apresentarem uma distribuição bastante ampla, que incluía Estados Unidos, Egito e Austrália, os fósseis de *Basilosaurus* auxiliaram os geólogos a traçarem os limites do "Mar" de Thetis, um importante paleo-oceano que se estabeleceu entre a Gondwana e a Laurásia durante o Eoceno.

Os cetáceos modernos podem ser agrupados em dois grandes grupos: os Odontoceti (Orcas, golfinhos e botos com dentes, carnívoros) e os Mysticeti (baleias com barbatanas, planctófagos).

Os Sirenia são os únicos mamíferos aquáticos estritamente herbívoros, atualmente representados pelos peixes-bois (ou manatins) e os dugongos (ou vacas-marinhas). Superficialmente lembram os cetáceos no corpo fusiforme, membros torácicos transformados em nadadeiras e cauda horizontal (figura 9.20). Diferem daqueles pela presença de ossos densos e pesados (paquióstóticos), e ausência de canal medular nos ossos longos. A presença de costelas paquióstóticas é o caráter mais diagnóstico do grupo.

Os primeiros sirênios, encontrados no Eoceno inferior da Hungria, possuíam membros posteriores desenvolvidos, e, por isso, sugere-se que seriam semi-aquáticos. Novacek (1992) aponta o eye-socket, uma cavidade na região anterior à órbita (figura 9.20), como o único atributo morfológico para a relação próxima en-



tre os sirênios e os proboscídeos, esse clado é batizado de Tethytheria, e também ganha suporte em estudos moleculares (Murphy *et alii*, 2001). Adicionalmente, Cox (2006) aponta uma série de atributos morfológicos da região orbitária que sustentam uma relação próxima para os Afrotheria.

Nos estados do Rio de Janeiro e de São Paulo, baleias sub-recentes representam um importante registro das variações do nível do mar nos últimos 10 mil anos. O mais antigo cetáceo fóssil brasileiro, o golfinho *Plicodontina*, foi descoberto no Mio-Plioceno do Estado do Acre. Restos pleistocênicos de *Eubalena* e *Balenoptera* foram coletados no litoral do Rio Grande do Sul, graças ao retrabalhamento pelas ondas do mar dos fósseis da Formação Chuf (Souza-Cunha *et alii*, 1992). Peixes-bois e vacas-marinhas foram encontrados no Mioceno do Acre (Formação Solimões) e Pará (Formação Pirabas) (Paula-Couto, 1979; Ranzi, 2000).

## Os Primatas e a Evolução do Homem

A ordem **Primates** atualmente está dividida em duas subordens: Strepsirrhini e Haplorrhini (Willson & Reeder, 2005). A primeira inclui, em sua maioria, espécies arbóreas com características mais primitivas. São conhecidos como lêmures, lóris e “ai-ai”, com distribuição geográfica restrita a Madagascar, e sudeste da África e da Ásia (Vaughan, 1986). Já os Haplorrhini são mais amplamente distribuídos e conhecidos como símios e tarsiões (macacos do Velho e do Novo Mundo, respectivamente). Os macacos do Velho Mundo (ou Catarrhinos) possuem focinho longo, narinas unidas e voltadas para baixo e cauda reduzida ou ausente. Os macacos do Novo Mundo (ou Platyrrhinos) ou ainda, primatas neotropicais, possuem focinho curto, nariz achatado e narinas voltadas para os lados (Reis *et alii*, 2008).

A história da ordem **Primates** é documentada por um registro fóssil rico, e os modelos de interpretação com base nestes fósseis tendem a melhorar à medida que novas informações e novas técnicas de análise tornam-se disponíveis. Esse registro pode ser resumido como uma série de radiações adaptativas, a primeira das quais ocorreu no Mesozoico. Os primatas foram um dos primeiros ramos da radiação adaptativa dos mamíferos que se desenvolveu após o Jurássico. Esta radiação adaptativa conduziu a um conjunto di-

versificado de “primatas arcaicos” (Plesiadapiformes). O fóssil mais antigo deste grupo é o *Purgatorius*, registrado através de dentes e fragmentos cranianos recuperados em depósitos do Cretáceo e do Paleoceno da América do Norte (Buckley, 1997).

Ainda no Paleoceno e no início do Eoceno ocorrem a segunda e a terceira adaptações adaptativas do grupo. A segunda deu origem aos ancestrais dos primatas modernos e a terceira ao grupo dos antropóides (Simiiformes).

Os primeiros registros fósseis dos Simiiformes são do Eoceno, mas no Oligoceno os catarrinos já são encontrados na África e os platirrinos na América do Sul.

No Brasil, destacam-se os registros de Ceboidea pleistocênicos feitos por Herluf Winge, publicados no período de 1895-1896, para os fósseis coletados por Peter Lund em 1843, em cavernas do Estado de Minas Gerais; e os apresentados por Cartelle & Hartwig (1996), para cavernas do Estado da Bahia. Achados recentes no Mioceno superior da Formação Solimões registram a presença do mais antigo membro da subfamília Atelinae e do maior platirrino conhecido (Kay & Cozzuol, 2006).

No Velho Mundo, a irradiação dos antropóides foi bem mais extensa e terrestre. Os catarrinos se dividem nos Cercopithecoidea (p. ex. babuínos e mandris) e Hominoidea. A superfamília Hominoidea reúne, além dos homínídeos, os pongídeos e os halobatídeos, conhecidos na África desde o início do Mioceno inferior. Os pongídeos (orangotangos, chimpanzés e gorilas) são primatas desprovidos de cauda, com membros locomotores anteriores longos.

Entre os pongídeos atuais (orangotangos, chimpanzés e gorilas) encontra-se o mais antigo Hominoidea, *Dryopithecus* (= *Proconsul*) do Mioceno inferior da África (Brunet *et alii*, 2002). Apresentava um mosaico de caracteres entre os macacos e o homem, o que parece indicá-lo como o grupo ancestral destas duas formas.

Os homínídeos provavelmente se separaram dos pongídeos há mais de 6 Ma, no final do Mioceno superior, distinguindo-se daqueles pelo aumento da capacidade cerebral, pela tendência à redução do peso específico craniano e por adaptações ao bipedalismo, tais como perda do dedo oponível nos pés, alongamento das pernas, redução dos braços e mudanças no crânio devido ao seu novo posicionamento no topo da coluna (Radinsky, 1987; figura 9.21).



A história evolutiva dos homínídeos ainda é controversa, devido ao registro descontínuo e escasso, e às diversas reinterpretações a partir de cada nova descoberta, gerando dados discordantes. Assim, a filogenia da família Hominidae apresentada na figura 9.21 não necessariamente representa a hipótese de consenso.

*Sahelanthropus tchadensis* é, atualmente, o mais antigo e primitivo membro da família Hominidae conhecido, estando próximo da separação dos homínídeos com os chimpanzés (Brunet *et alii*, 2002). Os seis fragmentos crânio-dentários foram encontrados no Mioceno superior (6-7 Ma) da África Central, demonstrando que os primeiros homínídeos apresentavam uma distribuição geográfica maior do que convencionalmente esperado (leste da África).

A linhagem ancestral do homem moderno é ainda controversa, mas dentre seus representantes mais antigos encontra-se *Ardipithecus ramidus*, um pouco mais jovem que *S. tchadensis*, tendo vivido há 4,4 Ma, na Etiópia. Tinha uma capacidade craniana de 410 cm<sup>3</sup>, ou seja, três vezes menor que a do *Homo sapiens*. Centenas de restos fósseis destes animais indicam que eram organismos bípedes, habitantes de áreas florestadas e comedores de plantas tipo C3 (White *et alii*, 2009).

Na mesma região africana e com uma diferença de quase um milhão de anos, surgem os primeiros registros do gênero *Australopithecus*. Eram eretos, com pouco mais de 1 m de altura, com braços longos e pernas curtas. Sua grande mandíbula e o pequeno volume cerebral (aproximadamente 450 cc) os aproximava dos pongídeos, enquanto seus dentes anteriores, relativamente pequenos e retangulares, em muitos se assemelhavam aos do homem. Eram provavelmente caçadores e de hábito alimentar onívoro. A mais famosa das espécies, *Australopithecus afarensis*, é também conhecida por "Lucy".

O gênero *Homo* surgiu por volta de 2,5 milhões de anos, a partir de *Australopithecus afarensis*. Caracteriza-se pela arcada dentária semicircular, sem diastema entre os incisivos e os caninos (Radinsky, 1987). Dentre as espécies mais primitivas encontra-se *Homo habilis*, com aproximadamente 1,50 m de altura e capacidade craniana de cerca de 500 cc. Sua testa era reduzida e com marcante proeminência supraciliar. Já possuía habilidades com instrumentos rudes de pedra lascada e dieta onívora.

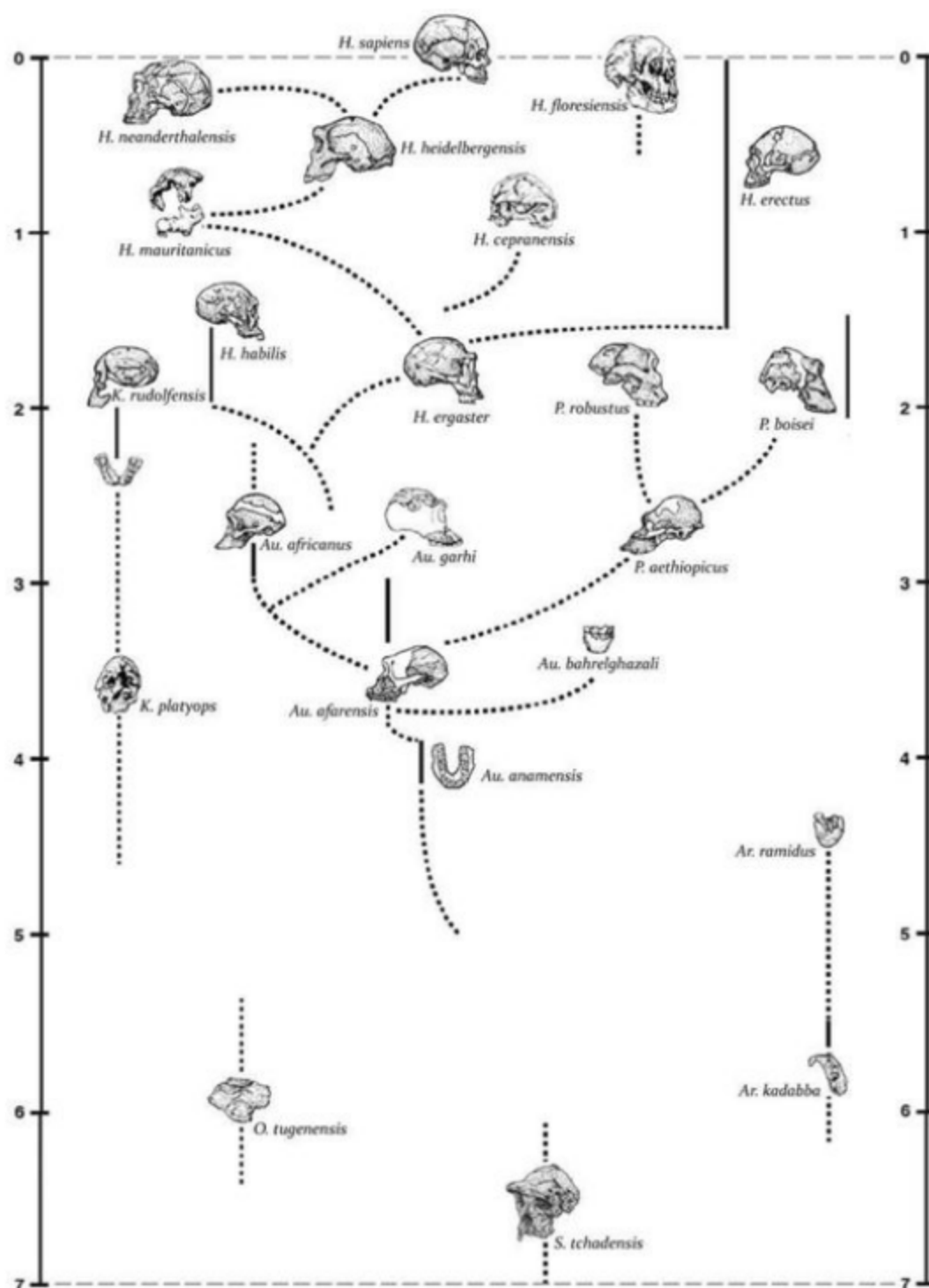
Há cerca de 2,4 milhões de anos, *Homo habilis* foi substituído por *Homo erectus*, e dois importantes marcos na história dos homínídeos foram estabelecidos. O primeiro é relacionado com o desenvolvimento cultural, através do uso de ferramentas de pedra mais

elaboradas e, principalmente, do uso do fogo, capacitando a espécie humana a modificar profundamente o meio. O segundo marco diz respeito às mudanças na distribuição geográfica. *Homo erectus* foi considerado, durante muito tempo, o primeiro a conquistar áreas além da África. Sua estatura era similar a nossa (alguns com até 1,70 m), mas sua capacidade craniana variava de 775 a 1.250 cc. Seus ossos cranianos são mais espessos, a face muito grande e seus dentes são comparáveis ao do homem moderno.

Achados recentes na Geórgia (Ásia), sugerem que o primeiro ser humano a emigrar da África seria uma criatura mais primitiva que o *H. erectus* (Gore, 2002). Esta descoberta complica o modelo de que *H. erectus*, um ser de cérebro grande, teria sido o primeiro a realizar a longa marcha até a Eurásia.

Entre *Homo erectus* e *Homo sapiens* há registros de formas "arcaicas" contemporâneas e de relações ainda duvidosas. É o caso do Homem de Neandertal, atualmente com *status* de espécie, *H. neanderthalensis*. Apresentava a região supraciliar pronunciada e faces grandes e prognatas, e registro fóssil restrito à Europa. No final do Pleistoceno provavelmente esta espécie conviveu com os primeiros indivíduos do *H. sapiens*.

Fósseis de *Homo sapiens* são conhecidas há pelo menos 100 mil anos. Na Europa, as primeiras formas descobertas foram denominadas "Homem de Cro-Magnon", cuja idade estimada é de 35 mil anos. Viveram em período glacial e refugiavam-se em abrigos e grutas. Eram caçadores e a eles associa-se a confecção de pinturas e esculturas. *H. sapiens* teria atingido a América do Norte pelo Estreito de Bering entre 20 e 30 mil anos (Carroll, 1988). Na Austrália há datações da ocupação humana com cerca de 40 mil anos, e na América do Sul, os restos mais antigos até então conhecidos (16 mil anos) foram encontrados na Venezuela, porém há vestígios de fogueira no sítio Toca do Boqueirão da Pedra Furada, Piauí, com idade máxima de 60 mil anos. Na Austrália existem datações de ocupações humanas com cerca de 40 mil. Novas descobertas no Brasil parecem alterar a datação para a ocupação humana na América do Sul. Os vestígios mais antigos da presença de espécies ancestrais do homem moderno no continente foram encontrados na Bacia de Itaboraí, no sítio arqueológico Morro da Dinamite. A idade deste sítio é controversa, mas segundo a arqueóloga Maria Beltrão, as características dos artefatos encontrados (figura 9.21) foram associadas ao *Homo ergaster*, que viveu há pelo menos 1 Ma (Pleistoceno médio; Bergqvist *et alii*, 2009).



**Figura 9.21** Um possível esquema de relações filogenéticas da família Hominidae. Linhas sólidas indicam a distribuição estratigráfica. Números indicam milhões de anos. Notar que várias espécies de homínidos conviveram ao mesmo tempo. Ar = *Ardipithecus*; Au = *Australopithecus*; H = *Homo*; K = *Kenyanthropus*; O = *Orrorin*; P = *Paranthropus*; S = *Sahelanthropus*. Retirado de Tattersall (2008).



As mudanças climáticas e ambientais, principalmente aquelas ocasionadas pelas glaciações nos últimos 2 Ma, desempenharam um importante papel na evolução dos homínidos. Em épocas glaciais, muitas áreas estavam ligadas por pontes de terra, o que possibilitou a colonização de novas áreas.

De acordo com as teorias tradicionais, o homem cruzou as geleiras do Alaska, chegando à América do Norte há cerca de 11.500 anos. Novas descobertas no Chile e no Brasil sugerem que os primeiros homens do continente habitaram a América do Sul, e teriam vindo de barco da Austrália ou Europa.

Segundo alguns estudiosos, o continente americano começou a ser povoado há 30.000, 50.000 ou até 60.000 anos. Estudos moleculares (Bonatto & Salzano, 1997) e morfológicos (Neves *et alii*, 2005) apresentam modelos distintos de ocupação da América, sugerindo a existência de ondas migratórias ocorridas em períodos diferentes, resultado da carência de vestígios deixados por estes pioneiros. Dos povos mais antigos, os arqueólogos encontraram restos de carvão, objetos de pedra, desenhos e pinturas em cavernas e partes de esqueletos. Os vestígios mais antigos da presença do homem no continente foram encontrados em São Raimundo Nonato, Piauí, Brasil (figura 9.22), com idade variando de 5 a 60 mil anos, permitindo a conclusão de que eram caçadores e usavam o fogo para cozinhar, atacar e defender-se dos inimigos, pelos utensílios encontrados (Guidon *et alii*, 1998). O homem primitivo brasileiro deixou suas marcas por todo o país, e hoje a arte rupestre e os importantes achados arqueológicos compõem o acervo de vários museus.

O "Homem de Lagoa Santa", encontrado em uma gruta no Estado de Minas Gerais, segundo Cartelle (1994) teria idade aproximada de 10-12 mil anos.

## Carnívoros

### A. Carnivora, Creodonta

Os verdadeiros carnívoros são aqueles que apresentam uma dentição secodont, com um par especializado de dentes chamados carnassiais ou carniceiros: dentes com lâminas longitudinais cortantes e afiladas. Esta

característica também está presente em uma ordem extinta muito generalizada, os **Creodonta**, cujos dentes carniceiros, ligeiramente diferenciados, equivaliam aos molares superiores 1 e/ou 2, e aos inferiores 2 ou 3. Na ordem **Carnivora**, que inclui os felinos, canídeos, hienas, ursos, focas, leões-marinhos, os carniceiros correspondem ao quarto pré-molar superior, e ao primeiro molar inferior (figura 9.23). Isto é indicativo que o hábito carnívoro evoluiu separadamente em ambas as ordens.

Os Creodonta foram os carnívoros dominantes durante a maior parte do Paleógeno. No Oligoceno foram substituídos pelos Carnivora, embora tenham persistido nas faunas africanas e asiáticas até o final do Mioceno, voltando a aparecer, efemeramente, durante o Mioceno médio na Europa (Melendez, 1990). Possuíam um crânio alongado que, ao contrário dos Carnivora, apresentava fortes cristas sagital e occipital. A bula timpânica raramente se ossificava. O corpo era alongado e a cauda desenvolvida. Os membros eram comumente pentadáctilos, sendo a maioria das formas plantígrada e algumas digitígradas. As falanges ungueais estão fendidas para a inserção de garras.

As duas famílias de creodontes, Oxyaenidae e Hyaenodontidae, apareceram no Paleoceno superior. A primeira inclui formas geralmente menores. Os últimos registros fósseis são do final do Mioceno (Kemp, 2005).

É grande a diversidade dos Carnivora, tanto entre as formas extintas quanto entre as atuais (Wesley-Hunt, 2005). Além de serem os predadores terrestres dominantes, os carnívoros invadiram os habitats marinhos também com sucesso no final do Paleógeno. As formas terrestres (fissipédios) e aquáticas (pinipédios) eram antigamente agrupadas em duas subordens distintas. Os primeiros aparecem no registro fóssil a partir do Paleoceno, e os aquáticos a partir do Mioceno. As famílias modernas começaram a se irradiar provavelmente no final de Eoceno, porém poucos restos são conhecidos até o Oligoceno inferior, quando muitos grupos modernos já estavam claramente estabelecidos (Carroll, 1988).

O arco zigomático é forte e, junto com as cristas sagitais, formam a base de inserção dos potentes músculos mandibulares. As órbitas se comunicam francamente com as fossas temporais. Todas as famílias modernas se diferenciam dos primitivos Miacidae e Viverravidae pela ossificação da bula timpânica, embora esta estrutura apresente diferentes padrões evolutivos em cada família. Entre os carnívoros modernos dois grandes grupos são reconhecidos com base



na estrutura da bula timpânica: os Feliformia (=Aeluroida), e os Caniformia (=Arctoidea). A ossificação da bula estava provavelmente associada com o aumento da capacidade auditiva.

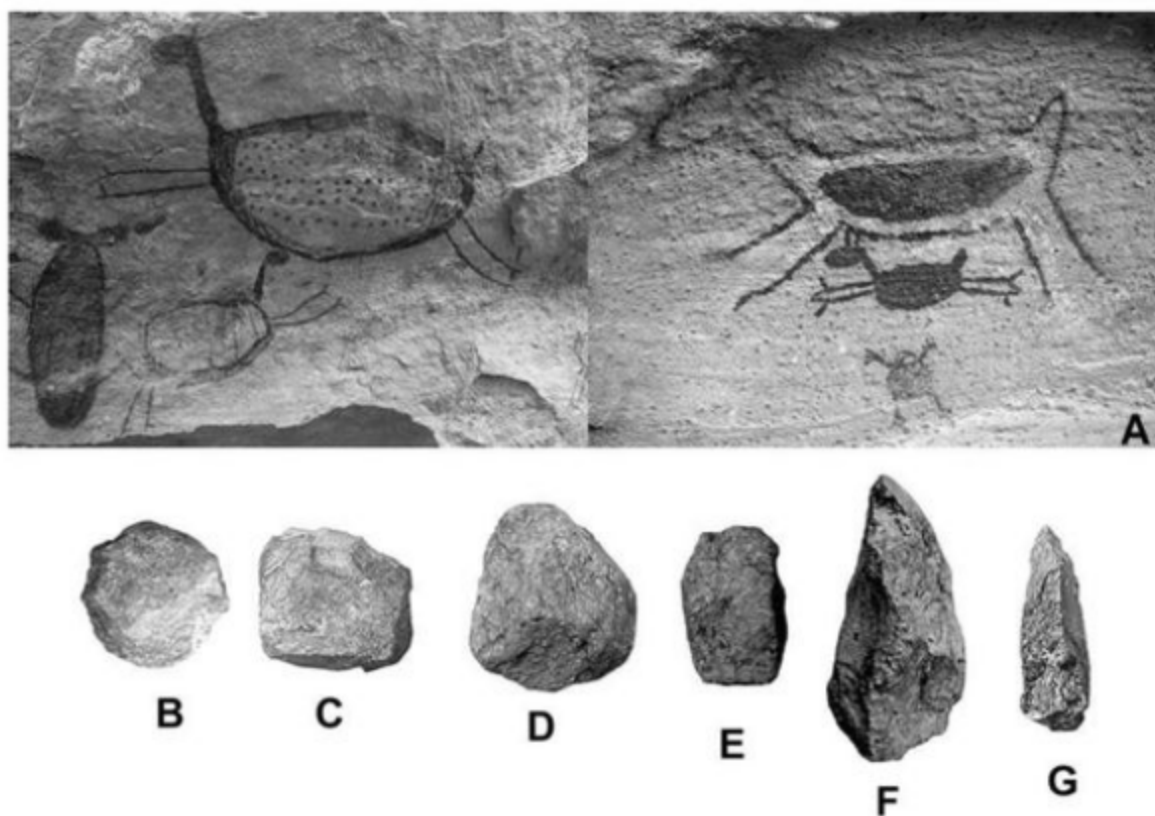
Os incisivos são relativamente pequenos e mais ou menos pontudos. Os caninos são fortes, pontudos e, às vezes, atinge um desenvolvimento descomunal. Os dentes carniceiros, modificação mais importante na dentição, são geralmente os maiores da série dentária. Variações no número e morfologia dos molares são encontradas entre algumas famílias.

O esqueleto pós-craniano dos carnívoros é menos modificado que na maioria dos mamíferos, sendo pouco especializado. A coluna vertebral em conjunto denota uma grande flexibilidade. A clavícula é rudimentar ou ausente, com exceção dos felinos. No carpo, escafoide e semilunar estão fundidos com o osso central. As extremidades são penta ou tetradáctilas, plantígradas, semiplantígradas ou digitígradas. Neste

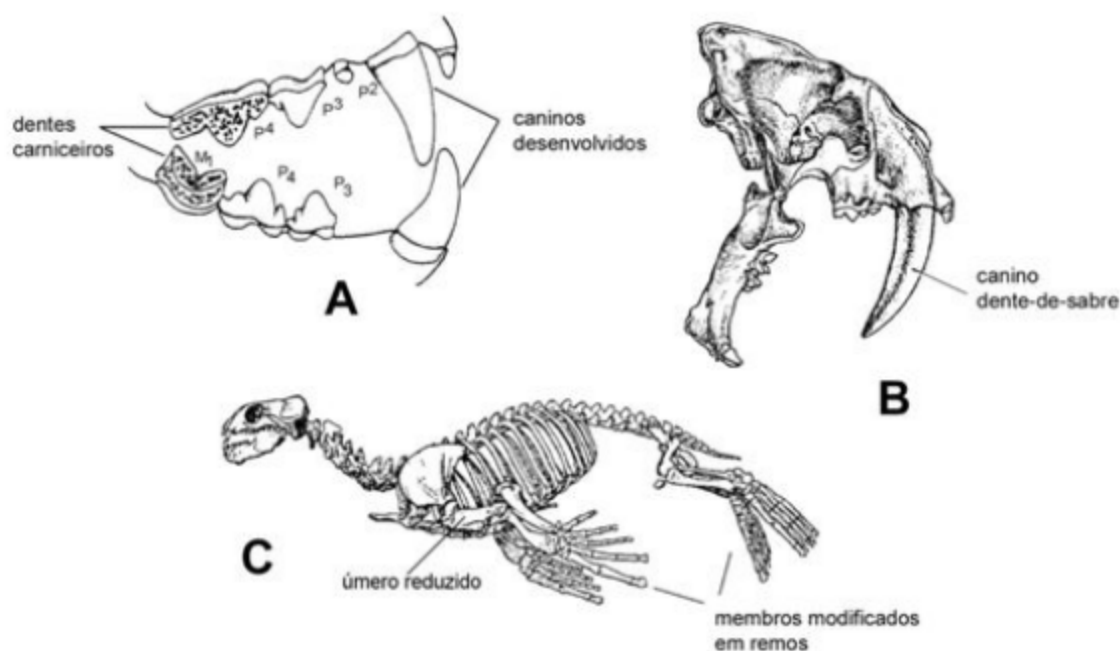
último caso ocorre redução ou desaparecimento do quinto dedo e as garras são retráteis.

Os leões-marinhos, focas e seus afins (famílias Phocidae e Otariidae) apresentam estrutura típica de carnívoros, mas com especializações relacionadas ao habitat aquático, como, por exemplo, membros transformados em nadadeiras (figura 9.23). São atualmente classificados entre os caníformes. Alcançaram a América do Sul apenas no Pleistoceno, originários da América do Norte.

Segundo Rodrigues *et alii* (2004) os primeiros registros de carnívoros “fissipédios” na América do Sul são do Mioceno superior (Huayqueriense) e os de pinipédios do Mioceno médio. A partir do Plioceno (Marplatense), são encontrados representantes dos Canidae e dos Mustelidae e a partir do Ensenadense, os Felidae e Ursidae. Os Arctoidea alcançaram a América do Sul apenas no Pleistoceno, originários da América do Norte.



**Figura 9.22** Pinturas e artefatos elaborados pelo homem pré-histórico brasileiro. (A) Pintura rupestre em sedimentos da Formação Ipú, Serra da Capivara, Piauí. (B-G) Artefatos utilizados pelo homem pré-histórico encontrados no Morro da Dinamite, Bacia de Itaboraí: (B) *Chopper* discoidal. (C) *Chopper*. (D) Biface cordiforme com bisel terminal. (E) Lasca de percussão violenta. (F) Pic-biface com gume sinuoso. (G) Biface retangular com gume retilíneo. (B) Modificado de Bergqvist *et alii* (2006).



**Figura 9.23** (A) Dentição de um felino. (B) Crânio de *Smilodon populator* (tigre-dentes-de-sabre). (C) Esqueleto de um leão-marinho. (A, B) Retiradas de Benton (2008). (C) Retirada de Melendez (1990).

A história paleontológica dos felinos é bem conhecida. As mais antigas formas ancestrais ocorrem na Ásia, Europa e América do Norte. Eram muito primitivas e ainda estavam longe dos tipos especializados mais recentes, cujas modificações se deram principalmente na estrutura do crânio e do sistema dentário. A conhecida especialização dos caninos superiores em dentes-de-sabre evoluiu independentemente entre as subfamílias de felinos, não sendo também exclusiva dos animais deste grupo. Entre os mamíferos tal especialização aparece pelo menos em dois outros grupos (*Thylacosmilus*, um marsupial e *Apataelurus*, um creodonte).

No Brasil existem vários registros pleistocênicos de gêneros recentes de canídeos, procionídeos, felídeos e mustelídeos. Exemplares de carnívoros foram principalmente coletados nos estados do Sudeste e do Nordeste brasileiro (Lessa *et alii*, 1998).

Os tigres-dentes-de-sabre são conhecidos desde o Oligoceno mas sua presença na América do Sul limita-se ao Pleistoceno. *Smilodon populator* é a espécie mais típica, tendo habitado o Brasil

naquela época (Cartelle & Abuhid, 1989). Espécies recentes dos gêneros *Felis* e *Panthera* são assinaladas para o Pleistoceno em cavernas brasileiras (Cartelle, 1994).

Rodrigues *et alii* (2004) citam para o Rio Grande do Sul a ocorrência de restos quaternários de Felidae (*Smilodon populator*), de Ursidae Tremarctinae, de pinípedios (*Arctocephalus*) e de Otariidae (cf. *Otaria byronia*).

Estudos com carnívoros pleistocênicos/holocênicos em grutas calcárias da Bahia indicaram uma composição faunística mais representativa do que a atual. Tal fato pode estar relacionado às condições climáticas mais favoráveis naquela época e que esta fauna pode ter vivido na região até um passado não tão remoto, antes do desaparecimento da cobertura vegetal mais exuberante e o aumento da aridez (Lessa *et alii*, 1998).

Três espécies de carnívoros pleistocênicos estão extintas no Brasil: *Smilodon populator* (tigre-dentes-de-sabre), *Procyon troglodytes* (lobo das cavernas) e o *Arctotherium brasiliense* (urso da cara curta; Lessa *et alii*, 1998).



## Distribuição Estratigráfica

Os primeiros mamíferos foram encontrados no Triássico Superior, mas, no Brasil, o fóssil mais antigo de um mamífero data do Cretáceo Superior (Formação Adamantina, Bacia do Paraná).

O registro Cenozoico de mamíferos é muito incompleto. Fóssis paleógenos provêm apenas de duas localidades, uma do Paleoceno e outra do Oligoceno, ambas localizadas na Região Sudeste. Fóssis Neógenos também são escassos, tendo sido recuperados apenas em poucas localidades na Região Norte brasileira, de idade miocênica e pliocênica. Já fóssis pleistocênicos são muito abundantes e encontrados em quase todos os estados brasileiros.

Todos os fóssis paleógenos brasileiros provêm da Bacia de São José de Itaboraí (Paleoceno superior), no Estado do Rio de Janeiro, e da Bacia de Taubaté (Oligoceno superior), no Estado de São Paulo. Apesar do seu pequeno tamanho, milhares de fóssis em excelente estado de preservação foram coletados na Bacia de Itaboraí, a grande maioria deles em fissuras que cortavam o calcário que preenche esta bacia. A Bacia de Itaboraí é o mais antigo registro brasileiro do início da irradiação dos mamíferos ocorrida após a extinção dos dinossauros. Os mamíferos procedentes da Formação Tremembé, Bacia de Taubaté, são bem menos numerosos, e com poucas exceções, procedem de níveis argilosos bentônicos.

Restos neógenos são muito frequentes na Bacia do Acre (Formação Solimões), em vários afloramentos ao longo dos rios Acre, Juruá e Purus principalmente. Um único achado de idade miocênica, um mamífero marinho, foi encontrado na Formação Pirabas, em afloramento localizado na Plataforma Bragantina.

Fóssis pleistocênicos são encontrados por quase todo o Brasil, sendo mais frequentes na Região Nordeste. Nesta região, os depósitos mais comuns são tanques (depressão natural de forma alongada, formada em rochas do embasamento pela ação das águas), cacimbas (depressões artificiais criadas pelo homem para armazenar água em regiões áridas) e cavernas calcárias. Estas últimas são principalmente comuns nos estados da Bahia e Minas Gerais, onde foram coletados esqueletos completos em excelente estado de preservação. Muitos dos mamíferos pleistocênicos coletados no Rio Grande do Sul procedem das praias no sul do

Brasil, tendo sido lá jogados em consequência do retrabalhamento pelas ondas, dos fóssis presentes na Formação Santa Vitória.

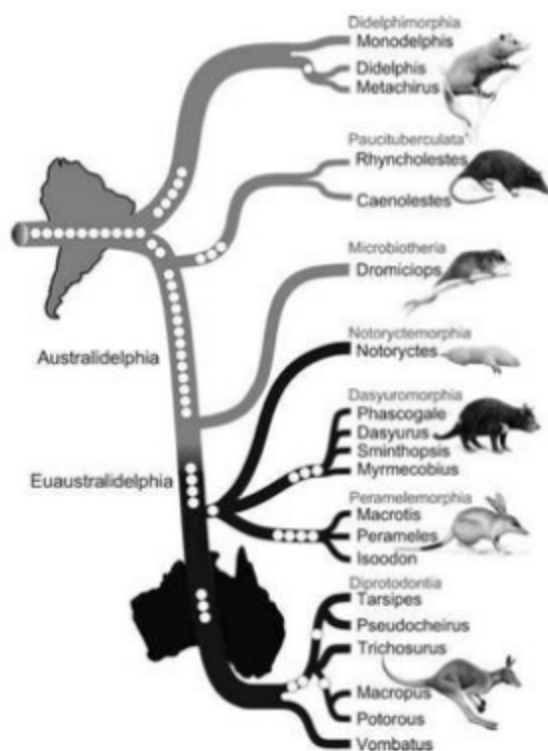
Mais informações sobre a distribuição geográfica e cronoestratigráfica da biodiversidade de famílias de mamíferos que ocorrem no Brasil podem ser encontradas em Bergqvist & Almeida (2004).

## Paleobiogeografia

Os Eutheria têm sido considerados o grupo-irmão dos Metatheria. O eutério mais antigo conhecido provém de rochas chinesas de 125 milhões de anos atrás (Ji *et alii*, 2002) e as evidências existentes sugerem uma origem asiática para os metatérios (Luo *et alii*, 2002), e que alguns metatérios basais proximamente relacionados ao grupo-coronal dos marsupiais habitaram a América do Sul (Muizon *et alii*, 1997).

Acredita-se que as ordens atuais de marsupiais australianos evoluíram de um ancestral, ou ancestrais, que dispersou a partir da América do Sul, via Antártica, muito provavelmente durante o Cretáceo Superior ou Paleoceno inferior, e essas ordens divergiram antes do Oligoceno superior (Archer *et alii*, 1999). Recentes análises filogenéticas sustentam fortemente o monofiletismo de Australidelphia, um clado pangondwânico que inclui todas as ordens de marsupiais australianos modernos, como também os microbiotérios sul-americanos (representados atualmente por um único gênero, *Dromiciops*), onde esse é considerado o clado mais basal (Nilsson *et alii*, 2010; figura 9.24). Contudo, não são todos os pesquisadores que concordam com esta proposta biogeográfica, e uma alternativa bastante interessante foi proposta em um estudo baseado nos mais antigos fóssis de Australidelphia encontrados na Austrália. Nessa, os autores argumentam que os marsupiais atribuídos à Australidelphia encontrados nos estratos paleocênicos sul-americanos de Tiupampa (Bolívia) e Itaboraí (Brasil) estão equivocadamente identificados, como foi também destacado por Ladevèze (2007). Assim, o registro inequívoco mais antigo do grupo na América do Sul seria *Microbiotherium tehuelchum*, do Mioceno inferior da fauna de Santa Cruz na Argentina. Dessa forma, é sugerido que a presença de microbiotérios na América do Sul seria o resultado de dispersão desse grupo a partir da Gondwana Leste (Beck *et alii*, 2008).





**Figura 9.24** Árvore filogenética para os marsupiais. As linhas cinzas representam a distribuição das espécies sul-americanas e as linhas negras os marsupiais australianos. Modificado de Nilsson *et alii* (2010).

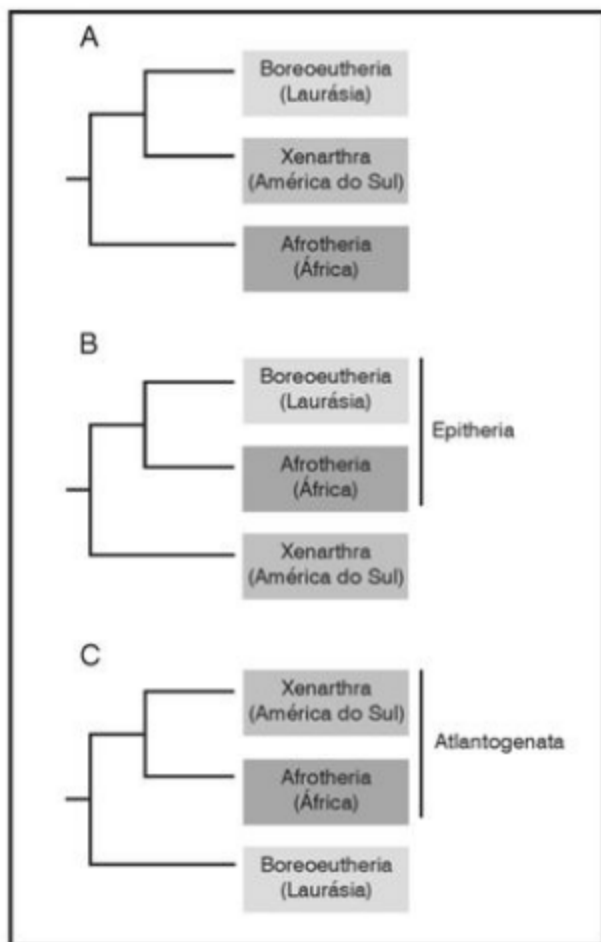
Um estudo molecular recente sugeriu uma origem gondwânica para os Eutheria (Murphy *et alii*, 2003). Contudo, poucos fósseis fora da Laurásia são atribuídos a Eutheria. Esses são suficientemente bem conhecidos na América do Sul, e permitem concluir que é improvável que qualquer grupo coronal dos Theria estava presente neste momento (Archibald, 2003). No estudo conduzido por Woodburne *et alii* (2003), diversos táxons gondwânicos são atribuídos a Eutheria – *Asfaltomylos* do Jurássico Médio da Argentina; *Ambondro* do Jurássico Médio de Madagascar e *Bishops* e *Ausktribosphenos*, do Cretáceo Inferior da Austrália. Todavia, Archibald (2003) rejeita todas essas atribuições argumentando que há uma falha subjacente na análise, e vai mais além, indicando um fragmento de dente de Madagascar como o único Theria da Gondwana (Krause, 2001). Os Eutheria também são registrados para a Índia durante o Cretáceo Superior (Prasad *et alii*, 1994). Entretanto, acredita-se que esses mamíferos sejam de origem laurásica, e alcançaram o subcontinente indiano durante o Cretáceo Su-

perior quando esse já estava praticamente ancorado à Ásia (Thewissen & McKenna, 1992; Prasad *et alii*, 1994).

Placentalia é o grupo coronal de Eutheria, sendo composto por todos os eutérios viventes e seus ancestrais comuns mais recentes. Estimativas, a partir de análises moleculares, posicionam a origem de Placentalia entre 101 e 108 milhões de anos atrás (Eizirik *et alii*, 2001; Murphy *et alii*, 2003). Essas datas correspondem à divergência mais basal entre o clado superordinal Afrotheria e outros placentários (Murphy *et alii*, 2003; figura 9.25). A próxima divergência ocorrida entre Xenarthra e Boreoeutheria, é posicionada entre 88 e 100 milhões de anos; e, entre os boreoeutérios, os clados Laurasiatheria e Euarchontoglires teriam sua divergência ocorrendo entre 79 e 88 milhões de anos atrás (Archibald, 2003).

Apesar de a topologia que representa as relações entre as principais linhagens dos Placentalia apresentada acima ser atualmente a mais aceita (figura 9.25), outras duas alternativas são eventualmente encontradas na literatura corrente. Essas apresentam suas principais diferenças nas relações entre os Afrotheria e Xenarthra, e desses com os demais placentários. A opção mais tradicional argumenta que os Xenarthra representam a linhagem mais basal de Placentalia, sendo esse o grupo-irmão do clado Epitheria, principalmente, sustentado por dados morfológicos (McKenna, 1975; figura 9.25). A terceira alternativa reconhece um clado monofilético envolvendo Xenarthra e Afrotheria, grupo-irmão dos demais placentários, denominado Atlantogenata (Hallström *et alii*, 2007; figura 9.25). Ao se assumir qualquer um desses três argumentos, distintos padrões biogeográficos são evidenciados. Contudo, em qualquer uma das três opções os placentários mais basais possuem uma origem gondwânica. Certamente essa hipótese é menos marcante se adotarmos o “cenário” Atlantogenata, pois o ancestral da dicotomia Atlantogenata/Boreoeutheria poderia estar tanto na Gondwana, quanto na Laurásia. Todavia, esse cenário vai de encontro com as estimativas de datações para a origem dos placentários (entre 101 e 108 milhões de anos atrás), pois a dicotomia Atlantogenata/Boreoeutheria estaria associada à fragmentação entre Gondwana e Laurásia, estimada entre 160 e 170 milhões de anos atrás. Por outro lado, os outros dois cenários exigem a inclusão de linhagens “fantasmas”, pois o registro fóssil mais antigo para Xenarthra é o dasipodídeo *Riostegotherium yanezi*, do Paleoceno supe-

rior da Bacia de São José de Itaboraí, no Rio de Janeiro (Bergqvist *et alii*, 2004), e os Afrotheria mais antigos, pertencentes a clados com representantes vivos, são ainda mais recentes, do Eoceno inferior do norte da África (Gheerbrant *et alii*, 2002). Entretanto, se considerarmos Afrotheria como parte de Paenungulata, como é tradicionalmente reconhecido, esse clado mais abrangente também compreenderia os extintos Embrithopoda, registrados na África, Ásia e Europa (McKenna & Bell, 1997). Assim, os mais antigos representantes da linhagem dos Paenungulata teriam ocorrido no Paleoceno inferior da Ásia (McKenna & Manning, 1977).



**Figura 9.25** Hipóteses alternativas envolvendo a ordem dos clados entre os mamíferos placentários. (A) Afrotheria como grupo-irmão dos outros clados de mamíferos placentários. (B) Xenarthra como grupo-irmão dos outros clados de mamíferos placentários. (C) Xenarthra e Afrotheria reunidos em um clado e esse como grupo-irmão dos outros clados de mamíferos placentários. Modificado de Nishihara *et alii* (2009).

O Boreoeutheria é o clado superordinal mais diverso dos Placentalia (figura 9.25), e já estava presente desde o Cretáceo Superior da Ásia (Archibald & Deutschman, 2001). Seus dois principais clados, Euarchontoglires e Laurasiatheria (figura 9.25), representados naquele momento por zalambdalestídeos e zelestídeos, respectivamente, são encontrados nesse continente entre 85 e 90 milhões de anos (Archibald, 2003). Esse registro fóssil está de acordo com as estimativas moleculares da divergência Euarchontoglires/Laurasiatheria, que se encontra entre 79 e 88 milhões de anos atrás (Janke *et alii*, 2002; Murphy *et alii*, 2003). Todavia, a presença do grupo coronal dos placentários durante o Cretáceo Superior ainda não é universalmente aceita pelos paleontólogos (Archibald, 2003).

Murphy *et alii* (2003) forneceu a descrição mais explícita do cenário para a história inicial da biogeografia dos placentários. Esses autores chamaram de hipótese do “Jardim do Éden” a ideia de que a radiação dos placentários, pelo menos nos estágios iniciais, ocorreu na Gondwana (figura 9.26). Dessa forma, os Eutheria estabeleceram uma distribuição pangeica por volta de 173-176 milhões de anos atrás, após sua divergência dos metatérios (figura 9.26). A fragmentação do Pangea, por volta de 160 a 170 milhões de anos atrás, teria deixado eutérios basais na Laurásia, como, por exemplo, *Prokennalestes*, e o ancestral mais recente do grupo coronal dos placentários na Gondwana (figura 9.26). A divergência mais basal, Afrotheria na África e Xenarthra + Boreoeutheria na América do Sul (figura 9.26), teria ocorrido há cerca de 105 milhões de anos, assim, concordando com a vicariância entre África e América do Sul estimada entre 100 e 120 milhões de anos atrás. Murphy *et alii* (2003) sustentam a ideia de que Afrotheria é o clado mais basal do grupo coronal Eutheria. Finalmente, houve uma dispersão transemisférica dos Boreoeutheria após sua divergência dos Xenarthra entre 88 e 100 milhões de anos (figura 9.26). Contudo, Archibald (2003) não corrobora a hipótese de “Jardim do Éden” para a diversificação dos placentários, e aponta seus contra-argumentos: (1) o registro fossilífero não sustenta o cenário proposto; (2) algumas teorias biogeográficas antigas de origem, que atualmente são totalmente descartadas, estão implícitas nesse cenário e (3) existe uma explicação biogeográfica mais simples para o padrão de disjunção entre os grandes clados de eutérios. E o crítico segue argumentando que a única evidência que sustenta a hipótese de “Jardim do Éden” é a aparentemente si-

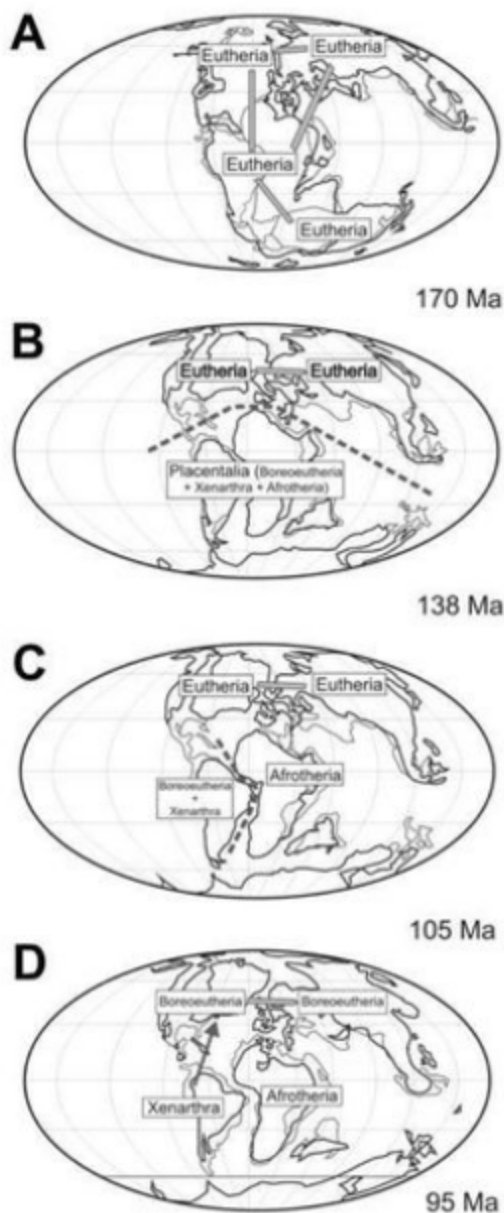


milaridade na sincronia da divergência entre Afrotheria e Xenarthra + Boreoeutheria em 105 milhões de anos atrás, e a fragmentação da África e da América do Sul entre 100 e 120 milhões de anos (Smith *et alii*, 1994). Assim, Archibald (2003) conclui que baseado nos três problemas apresentados na hipótese "Jardim do Éden", essas duas similaridades temporais nos eventos devem ser apenas coincidências. Além disso, o autor propõe uma alternativa mais parcimoniosa a essa hipótese, onde a origem dos placentários teria ocorrido na Laurásia (figura 9.27), com apenas dois eventos biogeográficos (contra três na hipótese "Jardim do Éden"): a dispersão dos Afrotheria para a África e a dispersão dos Xenarthra para a América do Sul (figura 9.27). Além disso, apesar de quase nenhum Theria coronal ser conhecido na Gondwana antes do Cenozoico, mamíferos tribosfênicos são conhecidos a partir do Jurássico Superior ou Cretáceo Inferior na Austrália, América do Sul e Madagascar. Luo *et alii* (2002) concluíram que apesar de em um nível taxonômico mais abrangente esses táxons gondwânicos formarem um clado-irmão mais distante com os mamíferos tribosfênicos da Laurásia, a condição tribosfênica teria surgido separadamente nos hemisférios sul e norte. Concluindo, se esse for o caso, ou os clados gondwânicos e laurásicos formam uma linhagem tribosfênica (monofilética), ou mamíferos com dentição tribosfênica aparentemente possuíam uma distribuição pangeica com o surgimento tardio dos Theria tribosfênicos (incluindo ambos Eutheria e Metatheria) na Laurásia (Archibald, 2003).

A curiosa história dos mamíferos sul-americanos está diretamente relacionada aos grandes períodos de isolamento pelo qual passou a América do Sul, tanto como parte da Gondwana, quanto como um continente já diferenciado. No entanto, sua maior peculiaridade está relacionada à existência de esporádicas rupturas do isolamento e a processos migratórios transcontinentais.

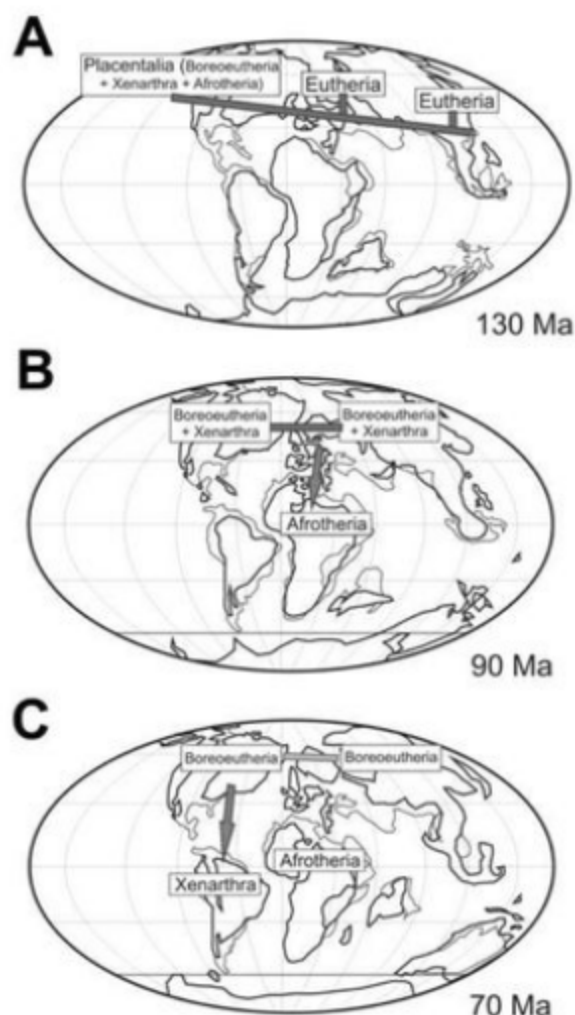
A América do Sul é o único continente onde são encontrados mamíferos terrestre, vivos e fósseis, originados no Pangea, Laurásia, leste Gondwana (Antártida, Tasmânia, Nova Guiné, Nova Zelândia, Nova Caledônia, Madagascar e Índia) e na oeste Gondwana (África e América do Sul). Entretanto, surpreendentemente, nenhuma das ordens de mamíferos sul-americanos parece ter se originado neste continente, quando esse diferenciou-se como tal.

Dessa forma, processos geológicos permitiram que mamíferos terrestres imigrantes, principalmente, atuassem como um dos processos que selecionaram a fauna atual de mamíferos da América do Sul. Esses imigrantes são representados pela clássica terminologia de Simpson (1980), onde três "estratos faunísticos" ajudam na compreensão da história evolutiva dos mamíferos sul-americanos.



**Figura 9.26 (A-D)** Hipótese biogeográfica "Jardim do Éden" para a origem dos Eutheria e Placentalia na Gondwana. Modificado de Murphy *et alii* (2003).





**Figura 9.27 (A-C)** Hipótese biogeográfica alternativa para a origem dos Eutheria e Placentalia na Laurásia. Modificado de Archibald (2003).

Até o Cretáceo Inferior, a Gondwana estava isolado da Laurásia, e aqui se diferenciaram mamíferos não tribosfênicos e pré-tribosfênicos que, com uma exceção, se extinguíram na passagem Cretáceo-Paleoceno. A afiliação sulista da América do Sul como parte da Gondwana é evidenciada por expressivos registros fossilíferos, como, por exemplo, um extinto monotremado, alguns simetrodotes e um grupo distinto de multituberculados. O primeiro registro claramente evidencia uma conexão com o continente australiano, enquanto os outros dois são provavelmente relacionados a imigrantes norte-americanos. Dessa forma, acredita-se que durante o Cretáceo Inferior, até no máximo o Paleoceno inferior, a conexão da

Gondwana com a Laurásia foi reestabelecida. Do início do Paleoceno, até aproximadamente o Eoceno superior, a América do Sul esteve isolada como uma grande ilha (**1º Estágio de Isolamento**), possibilitando a diferenciação dos primeiros mamíferos autóctones sul-americanos.

Simpson (1980) reconhece para esse primeiro estrato faunístico três "estoques" básicos como "fundadores essenciais" da idade dos mamíferos na América do Sul: os marsupiais, os Xenarthra e pelo menos um grupo de ungulados. Ainda, registros do Paleoceno inferior da Bolívia permitiram a adição a esse estoque fundador dos pantodontes e "insetívoros", que foram rapidamente compartilhados pelas Américas do Sul e do Norte (Marshall & Muizon, 1988). Os Xenarthra sempre foram considerados os únicos placentários originados na América do Sul. Entretanto, nos jazimentos eopaleocênicos sul-americanos estes não estão registrados como fósseis. Esta ausência pode ser sugestiva de que os ancestrais dos Xenarthra não estavam presentes na América do Sul nesta época, e, como os demais mamíferos, seriam, portanto, formas alóctones. Além disso, Avilla (2006) sugere que os ungulados sul-americanos não formam um clado monofilético, argumentando que pelo menos mais de um estoque ancestral de ungulados estava presente no "primeiro estrato".

O longo 1º Estágio de Isolamento foi interrompido pela entrada dos roedores há aproximadamente 35 milhões de anos (Eoceno/Oligoceno). Recentes estudos moleculares favorecem a ideia de uma conexão com a África, através do qual, possivelmente também imigraram os primatas do grupo dos Platyrrhini. Além disso, muitos autores também incluem as toninhas e morcegos Phyllostomidae nesse estrato (Webb, 1999). A associação migratória desses táxons é reconhecida por Simpson (1980) como o "segundo estrato". No entanto, como o registro fossilífero dos primatas é posterior ao dos roedores, é possível que ambos representem eventos imigratórios heterocrônicos, contrapondo-se às ideias de Simpson.

O 2º Estágio de Isolamento começou após a imigração dos elementos faunísticos do segundo estrato. Neste período registrou-se uma mudança taxonômica e ecológica mais drástica na composição das comunidades de mamíferos. Principalmente, os herbívoros braquiodontes desapareceram, passando a dominar aqueles com dentição hipsodonte. O que pode ser indicativo de uma mudança na composição

florística, muitos sugerem uma expansão das áreas de gramíneas. Este segundo estágio só foi quebrado entre 4 e 3 milhões de anos (Plioceno inferior), com a restauração do Istmo do Panamá, quando ocorreu o “Grande Intercâmbio Faunístico das Américas” entre as Américas do Norte e do Sul (ver Stehli & Webb, 1985). Os grupos que migraram entre as duas Américas (figura 9.28) eram predominantemente mamíferos adaptados à savana, sugerindo a existência de um corredor de savana onde hoje existe uma floresta tropical úmida. Contudo, nos últimos anos vêm sendo registrados mamíferos de origem centro e norte-americana na América do Sul antes da imposição do istmo, o que fez com que muito pesquisadores contra-argumentassem, especialmente, sobre a sincronia do grande intercâmbio. Cabe destacar, que dentre esses registros prévios estão, sobretudo, os carnívoros procionídeos do Mioceno superior da Argentina, um

proboscídeo do Mioceno superior do Peru e vértebras de proboscídeos do Plioceno inferior da Argentina (Reguero *et alii*, 2007; Campbell *et alii*, 2010). Entretanto, os defensores do Grande Intercâmbio Biótico das Américas acusam uma falha nas datações dos estratos que contêm esses fósseis (Woodburne, 2010).

Todos os atuais ungulados e carnívoros (com exceção de alguns poucos marsupiais carnívoros) são descendentes de imigrantes norte-americanos, e a maioria descendentes daqueles que chegaram durante o grande intercâmbio.

No Brasil, os primeiros registros de mamíferos (roedores e carnívoros) oriundos do grande intercâmbio são encontrados na Formação Solimões, no Estado do Acre.



**Figura 9.28** O estabelecimento da ponte intercontinental entre as Américas do Sul e do Norte, no final do Plioceno, e o “Grande intercâmbio faunístico”. (1) Edentata. (2) Rodentia. (3) Marsupialia. (4) Notoungulata. (5) Carnivora. (6) Perissodactyla. (7) Artiodactyla. (8) Proboscidea. (9) Lagomorpha. Modificado de Cartelle (1994).

## Aplicações

Através da morfologia dos dentes e do esqueleto pós-craniano, os mamíferos podem ser bons indicadores paleoambientais, sugerindo a existência pretérita de campos abertos, savanas ou cerrados e florestas, assim como de maior ou menor quantidade de corpos d'água. Cavalos e macrauchenídeos, por exemplo, requerem campos abertos, adequados para o desenvolvimento de velocidade na corrida; a descoberta de grandes edentados (preguiças e gliptodontes) na região amazônica revelou que, há alguns milhares de anos,

aquela região era coberta por savanas. As marcas provocadas pelo desgaste nos dentes de mamíferos auxilia na identificação do paleoambiente pretérito.

Todas as idades do Cenozoico continental sul-americano foram baseadas na sucessão das associações de mamíferos encontradas na Argentina, principalmente na Patagônia (figura 9.29). A Bacia de Itaboraí, por exemplo, foi datada como Paleoceno superior (idade Itaboraiense), por correlação com os mamíferos argentinos. Da mesma forma, as faunas-loais do Acre têm sido tentativamente datadas com base nos mamíferos encontrados.

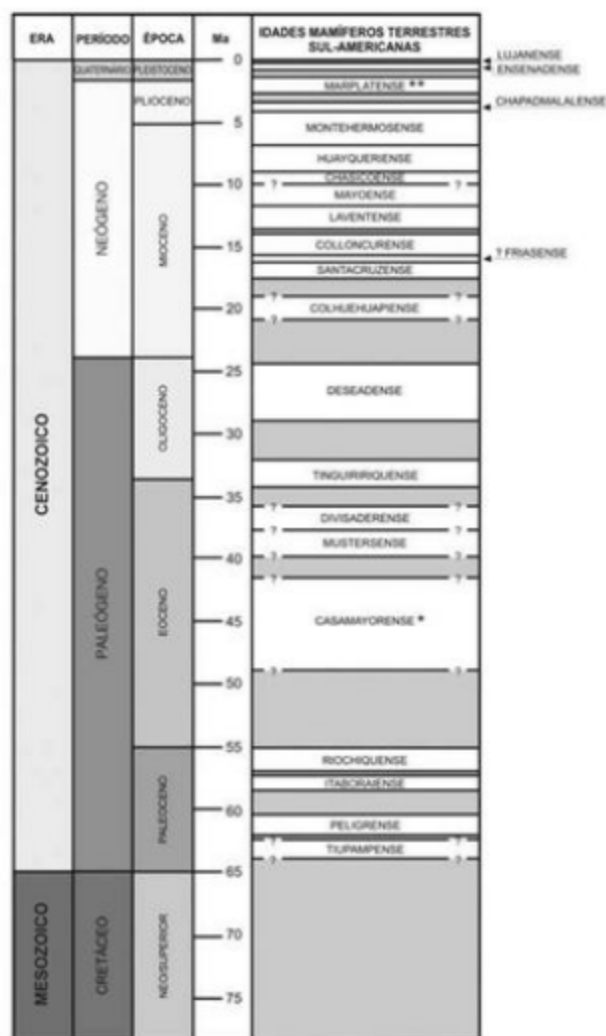


Figura 9.29 Idades Mamíferos-Terrestres Sul-americanas (SALMAS). Retirado de Bergqvist *et alii* (2006).



## Referências

- AGNARSSON, I. & MAY-COLLADO, L. J. 2008. The phylogeny of Cetartiodactyla: the importance of dense taxon sampling, missing data, and the remarkable promise of Cytochrome b to provide reliable species-level phylogenies. *Molecular Evolution and Phylogenetics*, 48: 964-985.
- AMEGHINO, F. 1907. Notas sobre uma pequena colección de huesos de mamíferos procedentes de las grutas calcáreas de Iporanga em el Estado de São Paulo – Brazil. *Revista do Museu Paulista*, 7: 59-124.
- ARCHER, M.; FLANNERY, T. F.; RITCHIE, A. & MOLNAR, R. 1985. First Mesozoic mammal from Australia – an Early Cretaceous monotreme. *Nature*, 318: 363-366.
- ARCHIBALD, J. D. & DEUTSCHMAN, D. 2001. Quantitative analysis of the timing and origin of extant placental orders. *Journal of Mammalian Evolution*, 8: 107-124.
- ASHER, R. J.; BENNETT, N. & LEHMANN, T. 2009. The new framework for understanding placental mammal evolution. *BioEssays*, 31: 853-864.
- AVILLA, L. S. 2006. *Sistemática de Astrapotheria, Pyrotheria e Xenungulata (Mammalia: Ungulata: Uistatheriamorpha)*. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Tese de Doutorado, 212 p.
- BENTON, M. J. 2008. *Paleontologia de vertebrados*. São Paulo, Atheneu Editora, 446 p.
- BERGQVIST, L. P. 2005. Postcranial synapomorphies supporting the monophyly of the Order Litopterna. In: CONGRESSO LATINO-AMERICANO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, 2, Rio de Janeiro. *Boletim de Resumos*, p. 48-49.
- BERGQVIST, L. P. 2008. Postcranial Skeleton of the Upper Paleocene (Itaboraian) "Condylarthra" (Mammalia) of Itaboraí Basin, Brazil. In: SARGIS, E. & DAGOSTO, M. (eds.). *Mammalian Evolutionary Morphology: A Tribute to Frederick S. Szalay*, Springer Science + Business Media B.V., p. 107-133.
- BERGQVIST, L. P. & ALMEIDA, E. B. 2004. Biodiversidade de mamíferos fósseis brasileiros. *Revista Universidade de Guarulhos, Geociências*, 9(6): 54-68.
- BERGQVIST, L. P.; ABRANTES, E. A. L. & AVILLA, L. S. 2004. The Xenarthra (Mammalia) of São José de Itaboraí Basin (upper Paleocene, Itaboraian), Rio de Janeiro, Brazil. *Geodiversitas*, 26(2): 323-337.
- BERGQVIST, L. P.; MOREIRA, A. L. & PINTO, D. R. 2006. *Bacia de São José de Itaboraí – 75 anos de história e ciência*. Rio de Janeiro, Companhia de Pesquisa de Recursos Minerais/Serviço Geológico do Brasil (CPRM/SBG), 83 p.
- BERGQVIST, L. P.; MANSUR, K.; RODRIGUES, M. A.; RODRIGUES-FRANCISCO, B. H.; PEREZ, R. & BELTRÃO, M. C. 2009. Bacia São José de Itaboraí, RJ – O berço dos mamíferos no Brasil, SIGEP 123. In: WINGE, M.; SCHOBENHAUS, C.; SOUZA, C. R. G.; FERNANDES, A. C. S.; BERBERT-BORN, M. & QUEIROZ, E. T. (eds.). *Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil*, v. 2. Brasília: Serviço Geológico do Brasil – CPRM, p. 413-432.
- BERTINI, R. J.; MARSHALL, L. G.; GAYET, M. & BRITO, P. 1993. Vertebrate faunas from the Adamantina and Marília formation (upper Bauru Group, late Cretaceous, Brazil) in their stratigraphic and paleobiogeographic context. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 188(1): 71-101.
- BOISSERIE, J. R.; LIHOREAU, F. & BRUNET, M. 2004. The position of Hippopotamidae within Cetartiodactyla. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102: 1.537-1.541.
- BONAPARTE, J. F. & PASCUAL, R. 1987. Los mamíferos (Eutheria, Allotheria y Theria) de la Formación Los Alamitos, Campaniano de Patagonia, Argentina. In: CONGRESO LATINOAMERICANO DE PALEONTOLOGIA, 3, La Paz. *Anales*. La Paz, v. 1, p. 361-378.
- BONATTO, S. L. & SALZANO, F. M. 1997. Diversity and age of the four major mtDNA haplogroups and their implications for the peopling of the New World. *American Journal of Human Genetics*, 61: 1.413-1.423.
- BUCKLEY, G. 1997. A new species of *Purgatorius* (Mammalia; Primatomorpha) from the lower Paleocene Bear Formation, Crazy Mountains Basin, South-Central Montana. *Journal of Paleontology*, 71: 149-155.
- BRUNET, M.; GUY, F.; PILBEAM, D.; MACKAY, H. T.; LIKIUS, A. & DJIMBOUMALBAYE, A. 2002. A new hominid from the upper Miocene of Chad, central Africa. *Nature*, 418: 145-151.
- CARROLL, R. L. 1988. *Vertebrate paleontology and evolution*. New York, W. H. Freeman and Company, 698 p.

- CARTELLE, C. 1994. *Tempo passado: mamíferos do Pleistoceno de Minas Gerais*. Belo Horizonte, Editora Palco, 131 p.
- CARTELLE, C. & ABUHID, V. S. 1989. Novos espécimens brasileiros de *Smilodon populator* Lund, 1842 (Carnivora, Machairodontinae): morfologia e conclusões taxonômicas. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 11, Curitiba. *Anais*. Curitiba, SBP, v. 1, p. 607-620.
- CARTELLE, C. & ABUHID, V. S. 1994. Chiroptera do Pleistoceno final-Holoceno da Bahia. *Acta Geologica Leopoldensia*, 17: 429-440.
- CARTELLE, C. & HARTWIG, W. C. 1996. A new extinct primate among the Pleistocene megafauna of Bahia, Brazil. *Proceedings National Academy of Sciences*, 93: 6.405-6.409.
- CARTELLE, C. & LESSA, G. 1988. Descrição de um novo gênero e espécie de Macraucheniiidae (Mammalia, Litopterna) do Pleistoceno do Brasil. *Paulacoutiana*, 3: 3-26.
- CARTELLE, C. & LESSA, G. 1989. Presença de *Myocastor coypus* (Molina, 1782), Rodentia, Myocastoridae, do Pleistoceno final-Holoceno, no centro-oeste da Bahia. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 11, Curitiba. *Anais*. Curitiba, SBP, p. 583-591.
- CASE, J. A.; GOIN, F. J. & WOODBURNE, M. O. 2005. "South American" Marsupials from the Late Cretaceous of North America and the Origin of Marsupial Cohorts. *Journal of Mammalian Evolution*, 12(3/4): 461-494.
- CIFELLI, R. L. 1983a. The Origin and Affinities of the South American Condylarthra and Early Tertiary Litopterna (Mammalia). *American Museum Novitates*, 2772: 1-49.
- CIFELLI, R. L. 1983b. Eutherian tarsals from the late Paleocene of Brazil. *American Museum Novitates*, 2761: 1-31.
- CIFELLI, R. L. & DAVIS, B. M. 2003. Marsupial Origins. *Science*, 302: 1.899-1.900.
- COX, P. G. Character evolution in the orbital region of the Afrotheria. *Journal of Zoology*, 269: 514-526.
- COZZUOL, M. A.; GOIN, F.; REYES, M. & RANZI, A. 2006. The oldest species of *Didelphis* (Mammalia, Marsupialia, Didelphidae), from the Late Miocene of Amazonia. *Journal of Mammalogy*, 87(4): 663-667.
- CZAPLEWSKI, N. J. & CAMPBELL Jr., K. E. 2004. A possible bat (Mammalia: Chiroptera) from the ?Eocene of Amazonian Peru. In: CAMPBELL Jr., K. E. (ed.). The Paleogene Mammalian Fauna of Santa Rosa, Amazonian Peru. *Natural History Museum of Los Angeles County, Science Series*, 40: 141-144.
- CZAPLEWSKI, N. J. & C. CARTELLE 1998. Pleistocene bats from cave deposits in Bahia, Brazil. *Journal of Mammalogy*, 79: 784-803.
- DUCROCQ, S.; BUFFETAUT, E.; BUFFETAUT-TONG, H.; JAEGER, J.-J.; JORGKANJANASOOTORN, Y. & SUTEETHORN, V. 1992. First fossil flying lemur: a dermopterian from the Late Eocene of Thailand. *Paleontology*, 35(2): 373-380.
- FLANNERY, T. F.; ARCHER, M.; RICH, T. H. & JONES, R. 1995. A new family of monotremes from the Cretaceous of Australia. *Nature*, 377: 418-420.
- FLYNN, J. J.; PARRISH, J. M.; RAKOTOSAMIMANANA, B.; SIMPSON, W. F. & WISS, A. E. 1999. A Middle Jurassic mammal from Madagascar. *Nature*, 401: 57-60.
- FRACASSO, M. P. A. & SALLES, L. O. 2005. Diversity of Quaternary bats from Serra da Mesa (State of Goiás, Brazil). *Zootaxa*, 817: 1-19.
- GAUDIN, T. J.; EMRY, R. J. & WIBLE, J. R. 2009. The Phylogeny of Living and Extinct Pangolins (Mammalia, Pholidota) and Associated Taxa: A Morphology Based Analysis. *Journal of Mammalian Evolution*, 16: 235-305.
- GHEERBRANT, E.; TASSY, P. & DOMNING, D. 2002. Origin, timing, and relationships of Paenungulata. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22(supl. 3): 58A.
- GOIN, F. J. 1995. Los Marsupiales. In: ALBERDI, M. T.; LEONE, G. & TONNI, E. P. (eds.). *Evolución biológica y climática de la región Pampeana durante los últimos cinco millones de años*. Madrid: Monografías del Museo Nacional de Ciencias Naturales, p. 163-179.
- GOIN, F. J. & CANDELA, A. M. 1996. New early Eocene polydolopimorphian (Mammalia, Marsupialia) from Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16(2): 292-296.
- GORE, R. 2002. Dawn of Humans: People like us. *National Geographic* (July), p. 90-117.
- GRAUR, D.; DURET, L. & GOUY, M. 1996. Phylogenetic position of the order Lagomorpha (rabbits, hares and allies). *Nature*, 379: 333-335.
- GUIDON, N.; PEYRE, E.; GUERIN, C. & COPPENS, Y. 1998. Des restes humains pleistocènes dans la grotte du Garrincho, Piauí, Brésil. *Earth Planetary Sciences*, 327: 355-360.



- GUROVICH, Y. & BECK, R. 2009. The Phylogenetic Affinities of the Enigmatic Mammalian Clade Gondwanatheria. *Journal of Mammal Evolution*, 16: 25-49.
- HADLER, P.; VERZI, D. H.; VUCETICH, M. G.; FERIGOLO, J. & RIBEIRO, A. M. 2008. Caviomorphs (Mammalia, Rodentia) from the Holocene of Rio Grande do Sul State, Brazil: systematics and paleoenvironmental context. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 11(2): 97-116.
- HADLER, P.; FERIGOLO, J. & GOIN, F. J. 2009. Mamíferos de pequeno porte (Didelphimorphia, Chiroptera e Rodentia) do Pleistoceno final/Holoceno do Brasil, com ênfase no Rio Grande do Sul. In: RIBEIRO, A. M.; BAUERMANN, S. G. & SCHERER, C. S. (orgs.). *Quaternário do Rio Grande do Sul, integrando conhecimentos*. Porto Alegre, Sociedade Brasileira de Paleontologia. Série Monografias da Sociedade Brasileira de Paleontologia, p. 155-170.
- HALLSTRÖM, B. M.; KULLBERG, M.; NILSSON, M. A. & JANKE, A. 2007. Phylogenomic data analyses provide evidence that Xenarthra and Afrotheria are sister groups. *Molecular Biology and Evolution*, 24(9): 2.059-2.068.
- HOPSON, J. A. 1994. Synapsid evolution and the radiation of nonentherian mammals. In: PROTHERO, D. R. & SCHUCH, R. M. (eds.). *Major features of vertebrate evolution*. Short Courses in Paleontology, 7. The Paleontological Society, p. 190-219.
- HUCHON, D.; CATZEFLIS, F. M. & DOUZERY, E. J. P. 2000. Variance of molecular datings, evolution of rodents and the phylogenetic affinities between Ctenodactylidae and Hystricognathi. *Proceedings of the Royal Society*, 267(1441): 393-402.
- HUCHON, D. & DOUZERY, E. J. P. 2001. From the old world to the new world: a molecular chronicle of the phylogeny and biogeography of hystricognath rodents. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 20: 238-251.
- HUCHON, D.; MADSEN, O.; SIBBALD, M. J. J. B.; AMENT, K.; STANHOPE, M. J.; CATZEFLIS, F.; DE JONG, W. W. & DOUZERY, E. J. P. 2002. Rodent phylogeny and a timescale for the evolution of Glires: evidence from an extensive taxon sampling using three nuclear genes. *Molecular Biology and Evolution*, 19: 1.053-1.065.
- JANKE, A.; MAGNELL, O.; WIECZOREK, G.; WESTERMAN, M. & ARNASON, U. 2002. Phylogenetic analysis of 18S rRNA and the mitochondrial genomes of the wombat, *Vombatus ursinus*, and the spiny anteater, *Tachyglossus aculeatus*. Increased support for the Marsupionta hypothesis. *Journal of Molecular Evolution*, 54: 71-80.
- KARDONG, K. V. 2006. *Vertebrates: Comparative Anatomy, Function, Evolution*. 5th Edition. New York, McGraw-Hill, 782 p.
- KAY, R. F. & COZZUOL, M. A. 2006. New platyrrhine monkeys from the Solimões Formation (late Miocene, Acre State, Brazil). *Journal of Human Evolution*, 50: 673-686.
- KEMP, T. S. 2005. *The Origin and Evolution of Mammals*. New York, Oxford University Press, 331 p.
- KIELAN-JAWOROWSKA, Z.; CIFELLI, R. L. & LUO, Z.-X. 2004. *Mammals from the age of dinosaurs: origin, evolution and structure*. New York, Columbia University Press, 630 p.
- KIELAN-JAWOROWSKA, Z. & GAMBARYAN, P. P. 1994. Postcranial anatomy and habits of Asian multituberculate mammals. *Fossils and Strata*, 36: 1-92.
- KOENIGSVALD, W. & HOFMANN, S. 2009. Ein berühmtes Faultier. *Fossilien*, 5: 274-280.
- KRIEKS, J. O.; CHURAKOV, G.; KEIFMANN, M.; JORDAN, U.; BROSIUS, J. & SCHMITZ, J. 2006. *Retroposed elements as archives for the evolutionary history of placental mammals*. *PLoS Biology*, 4: 537-543.
- KRUSAT, G. 1991. Functional morphology of *Haldanodon exspectatus* (Mammalia, Docodontia) from the Upper Jurassic of Portugal. In: KIELAN-JAWOROWSKA, Z.; HEINTZ, N. & NAKREM, H. A. (eds.). *Fifth Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota*. Contributions from the Paleontological Museum, University of Oslo, 363: p. 37-38.
- LEE, M. S. Y. & CAMENS, A. B. 2009. Strong morphological support for the molecular evolutionary tree of placental mammals. *Journal of Evolutionary Biology*, 22: 2.243-2.257.
- LESSA, G.; CARTELLE, C.; FARIA, H.D. & GONÇALVES, P. R. 1998. Novos achados de mamíferos carnívoros do Pleistoceno Final-Holoceno em grutas calcárias do Estado da Bahia. *Acta Geologica Leopoldensia*, 21(46/47): 157-169.



- LESSA, G.; CARTELLE, C. & FRACASSO, M. P. A. 2005a. Fossil bats of Brazil. In: CONGRESSO LATINO-AMERICANO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, 2, Rio de Janeiro, 2005. *Boletim de Resumos*. Rio de Janeiro, p. 153-155.
- LESSA, G.; GONÇALVES, P. R. & PESSÔA, L. M. 2005b. Variação geográfica em caracteres cranianos quantitativos de *Kerodon rupestris* (Wied, 1820) (Rodentia, Caviidae). *Arquivos do Museu Nacional*, 63(1): 75-88.
- LESSA, G. & PESSÔA, L. M. 2005. Variação ontogenética e sexual em caracteres cranianos de *Kerodon rupestris* (Wied, 1820) (Rodentia: Caviidae). *Arquivos do Museu Nacional*, 63(3): 599-618.
- LESSA, G.; CARTELLE, C. & MANDUCA, E. 2008. Reevaluation of Rodent Assemblages from Pleistocene/Holocene of Bahia, Brazil: Morphologic and environmental considerations. In: CONGRESSO LATINO-AMERICANO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, 3, Neuquén, 2008. *Libro de Resúmenes*. Neuquén, p. 137.
- LUND, P. W. 1840. Nouvelles recherches sur la faune fossile du Brésil (extraits d'une lettre adressée aux rédacteurs, et datée de Lagoa Santa, 1er Avril 1840). *Annales des Sciences Naturelles*, 2e série, Zoologie, 13: 310-319.
- LUO, Z.-X.; CIFELLI, R. L. & KIELAN-JAWOROWSKA, Z. 2001. Dual origin of tribosphenic mammals. *Nature*, 409: 53-57.
- LUO, Z.-X.; CROMPTON, A. W. & SUN, A.-L. 2001. A new mammal from the Early Jurassic and evolution of mammalian characteristics. *Science*, 292: 1535-1540.
- LUO, Z.-X.; JI, Q.; WIBLE, J. R. & YUAN, C.-X. 2003. An Early Cretaceous Tribosphenic Mammal and Metatherian Evolution. *Science*, 302: 1934-1940.
- LUO, Z.-X.; KIELAN-JAWOROWSKA, Z. & CIFELLI, R. 2002. In quest for a phylogeny of Mesozoic mammals. *Acta Palaeontologica Polonica*, 47: 1-78.
- LUO, Z.-X.; KIELAN-JAWOROWSKA, Z. & CIFELLI, R. L. 2002. In quest for a phylogeny of Mesozoic mammals. *Acta Palaeontologica Polonica*, 47: 1-78.
- MARSHALL, L. G. & MUIZON, C. de 1988. The dawn of the age of mammals in South America. *National Geographic Research*, 4(1): 23-55.
- MARTIN, T. & NOWOTNY, M. 2000. The docodont *Haldanodon* from the Guimarota Mine. In: MARTIN, T. & KREBS, B. (eds.). *Guimarota: A Jurassic Ecosystem*, Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich, 91-96.
- McKENNA, M. C. 1975. Toward a phylogenetic classification of the Mammalia. In: LUCKETT, W. P. & SZALAY, F. S. (eds.). *Phylogeny of the Primates*. Cambridge, Cambridge University Press, p. 21-46.
- McKENNA, M. C. 1982. Lagomorph interrelationships. *Geobios*, memoire special, 6: 213-222.
- McKENNA, M. C. & MANNING, E. 1977. Affinities and paleobiogeographic significance of the Mongolian Paleogene genus *Phenacolophus*. *Geobios*, Mem. Special, 1: 61-85.
- McKENNA, M. C. & BELL, S. K. 1997. *Classification of mammals above the species level*. New York, Columbia University Press, 631 p.
- MELLENDEZ, B. 1990. *Paleontología III: mamíferos (1ª parte)*. Madrid, Paraninfo S. A., 338 p.
- MONTELLANO, M.; WEIL, A. & CLEMENS, W. A. 2000. An exceptional specimen of *Cimexomys judithae* (Mammalia, Multituberculata) from the Campanian Two Medicine Formation of Montana, and the phylogenetic status of *Cimexomys*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20: 333-340.
- MOTHÉ, D.; AVILLA, L. S. & WINCK, G. R. 2010. Population structure of the gomphothere *Stegomastodon waringi* (Mammalia: Proboscidea: Gomphotheriidae) from the Pleistocene of Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 82(4): 803-816.
- MUIZON, C. 1998. *Mayulestes ferox*, a borhyaenoid (Metatheria, Mammalia) from the early Paleocene of Bolivia. Phylogenetic and palaeobiologic implications. *Geodiversitas*, 20(1): 19-142.
- MUIZON, C. & CIFELLI, R. L. 2000. The "condylarths" (archaic Ungulata, Mammalia) from the early Paleocene of Tiupampa, (Bolivia): implications on the origin of the South American ungulates. *Geodiversitas*, 22(1): 47-150.
- MUIZON, C. & CIFELLI, R. L. 2001. A new basal "didelphoid" (Marsupialia, Mammalia) from the early Paleocene of Tiupampa (Bolivia). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 21(1): 87-97.
- MURPHY, W. J.; EIZIRIK, E.; O'BRIEN, S. J.; MADSEN, O.; SCALLY, M.; DOUADY, C. J.; TEELING, E.; RYDER, O. A.; STANHOPE, M. J.; de JONG, W. W. & SPRINGER, M. S. 2003. Resolution of the early placental mammal radiation using Bayesian phylogenetics. *Science*, 294: 2348-2351.

- NEDBAL, M. A.; ALLARD, M. W. & HONEYCUTT, R. L. 1994. Molecular systematics of hystricognath rodents: evidence from the mitochondrial 12S rRNA gene. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 3: 206-220.
- NEGRI, F. R. & FERIGOLO, J. 1999. Anatomia craniana de *Neopibelemba ambrosettianus* (Ameghino, 1889) (Rodentia, Caviomorpha, Neopibelembidae) do Mioceno Superior-Plioceno, Estado do Acre, Brasil, e revisão das espécies do gênero. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Série Ciências da Terra*, 11: 3-80.
- NEVES, W. A.; HUBBE, M.; HUBBE, M. O. R.; OKUMURA, M. M. M.; GONZÁLEZ, J. R.; FIGUTI, L.; EGGERS, S. & BLASIS, P. A. D. 2005. A new early Holocene human skeleton from Brazil: implications for the settlement of the New World. *Journal of Human Evolution*, 48(4): 403-414.
- NILSSON, M. A.; ARNASON, U.; SPENCER, P. B. S. & JANKE, A. 2004. Marsupial relationships and a timeline for marsupial radiation in South Gondwana. *Gene*, 340: 189-196.
- NISHIHARA, H.; MARUYAMAB, S. & OKADAA, N. 2009. Retroposon analysis and recent geological data suggest near-simultaneous divergence of the three superorders of mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(13): 5.235-5.240.
- NOVACEK, M. 1992. Higher Level Phylogeny of Eutherian Mammals. *Systematic Biology*, 41: 58-73.
- NORMAN, J. E. & ASHLEY, M. V. 2000. Phylogenetics of Perissodactyla and tests of the molecular clock. *Journal of Molecular Evolution*, 50: 11-21.
- OLIVEIRA, E. V. & BERGQVIST, L. P. 1998. New Paleocene armadillo from the São José de Itaboraí basin, Rio de Janeiro, Brazil. *Publicaciones Especiales de la Asociación Paleontológica Argentina*, 5: 35-40.
- OLIVEIRA, E. V. & GOIN, F. J. 2006. Marsupiais do Início do Terciário do Brasil: Origem, Irradiação e História Biogeográfica. In: CÁCERES, N. C. & MONTEIRO-FILHO, E. L. A. (orgs.). Os marsupiais do Brasil: biologia ecologia e evolução. Campo Grande, Editora da Universidade Federal do Mato Grosso do Sul, p. 299-320.
- OLIVEIRA, J. A. & LESSA, G. 1999. Análise preliminar da fauna de roedores murídeos (Mammalia, Sigmodontinae) do Pleistoceno final - Holoceno das grutas calcárias do noroeste da Bahia. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 14, Crato, 1999. *Anais*. Crato, SBP, p. 81.
- PASCUAL, R.; ARCHER, M.; ORTIZ-JAUREGUIZAR, E.; PRADO, J. L.; GODTHIELP, H. & HAND, S. J. 1992. First discovery of monotremes in South America. *Nature*, 356: 704-705.
- PASCUAL, R.; GOIN, F. J.; GONZÁLEZ, P.; ARDOLINO, A. & PUERTA, P. F. 2000. A highly derived docodont from the Patagonian Late Cretaceous: evolutionary implications for Gondwanan mammals. *Geodiversitas*, 22(3): 395-414.
- PASCUAL, R. & GELFO, J. N. 2001. *Peligrotherium tropicalis* (Mammalia, Dryolestida) from the early Paleocene of Patagonia, a survival from a Mesozoic Gondwanan radiation. *Geodiversitas*, 23(3): 369-379.
- PAULA-COUTO, C. 1956. Une chauve-souris fossile des argiles feuilletées Pleistocènes de Tremembé, État de São Paulo (Brésil). In: CONGRÈS INTERNATIONALE DU QUATERNAIRE, 4, 1956. *Actes*, vol. 1, p. 343-347.
- PAULA-COUTO, C. 1979. *Tratado de paleomastozoologia*. Rio de Janeiro, Academia Brasileira de Ciências, 590 p.
- POUGH, F. H.; JANIS, C. M. & HEISER, J. B. 2002. *Vertebrate life*, 6<sup>th</sup> ed., New Jersey, Prentice Hall, 699 p.
- PROTHERO, D. R. & SCHUCH, R. M. 2002. *Horns, tusks, and flippers: The evolution of hoofed mammals*. New York, The Johns Hopkins University Press, 384 p.
- RADINSKY, L. B. 1987. *The evolution of vertebrate design*. Chicago, The University of Chicago Press, 188 p.
- RANZI, A. 2000. *Paleoecologia da Amazônia*. Florianópolis, Editora da UFSC, 101 p.
- RAUHUT, O. W. M.; MARTIN, T. & ORTIZ-JAUREGUIZAR, E. O. 2002. The first Jurassic mammal from South America. *Nature*, 416: 165-168.
- REGUERO, M. A.; CANDELA, A. M. & ALONSO, R. N. 2007. Biochronology and biostratigraphy of the Uquia Formation (Pliocene - early Pleistocene, NW Argentina) and its significance in the Great American Biotic Interchange. *Journal of South American Earth Sciences*, 23: 1-16.
- REIS, N. R.; PERACCHI, A. L. & ANDRADE, F. R. (Ed.) 2008. *Primates brasileiros*. Londrina, Technical Books, 260 p.
- RICH, T. H.; VICKERS-RICH, P.; CONSTANTINE, A.; FLANNERY, T. F.; KOOL, L. & VAN KLAVEREN, N. 1997. A Tribosphenic mammal from the Mesozoic of Australia. *Science*, 278: 1.438-1.442.



- RODRIGUES, P. H. & FERIGOLO, J. 2004. Roedores pleistocênicos da planície costeira do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 7(2): 231-238.
- RODRIGUES, P. H. & FERIGOLO, J. 2005. Dados preliminares sobre os Chiroptera do Quaternário do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. In: CONGRESSO LATINO-AMERICANO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, 2, Rio de Janeiro, 2005. *Boletim de Resumos*. Rio de Janeiro, SBP, p. 212.
- RODRIGUES, P. H.; PREVOSTI, F. J.; FERIGOLO, J. & RIBEIRO, A. M. 2004. Novos materiais de Carnívora do Pleistoceno do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 7(1): 77-86.
- ROSE, K. D. 1982. Skeleton of *Diacodexis*, the oldest known artiodactyl. *Science*, 216: 621-623.
- ROSE, K. D. 2006. The beginning of the age of mammals. Baltimore, the John Hopkins University Press, 428 p.
- ROSE, K. D. & ARCHIBALD, J. D. (eds.). 2005. *The rise of placental mammals: origin and relationships of the major extant clades*. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 259 p.
- ROWE, T. B. 1993. Phylogenetic systematics and the early history of mammals. In: SZALAY, F. S.; NOVACEK, M. J. & MCKENNA, M. C. (eds.). *Mammal Phylogeny: Mesozoic Differentiation, Multituberculates, Monotremes, Early Therians, and Marsupials*, Springer-Verlag, New York, p. 129-145.
- SCOTT, W. B. 1910. *Litopterna of the Santa Cruz beds*. Princeton: The University of Princeton (Reports of the Princeton University Expedition to Patagonia, 1896-1899, v. 7, parte 1), p. 1-156.
- SHOSHANI, J. & TASSY, P. 1996. *The Proboscidea: Evolution and Palaeoecology of Elephants and Their Relatives*. Oxford: University of Oxford Press, 472 p.
- SIMMONS, N. B. & GEISLER, J. H. 1998. Phylogenetic relationships of *Icaronycteris*, *Archaeonycteris*, *Hassianycteris* and *Palaeochipteryx* to extant bat lineages, with comments on the evolution of echolocation and foraging strategies in Microchiroptera. *Bulletin of American Museum of Natural History*, 235: 1-182.
- SIMPSON, G. G. 1945. The principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 85: 1-350.
- SIMPSON, G. G. 1980. *Splendid isolation: The curious history of South American mammals*. New Haven, Yale University Press, 266 p.
- SMITH, A. G.; SMITH, D. G. & FUNNELL, B. M. 1994. *Atlas of Mesozoic and Cenozoic Coastlines*. Cambridge, Cambridge University Press, 103 p.
- SORIA, M. F. 1989a. Notopterna: un nuevo orden de mamíferos ungulados eógenos de América del Sur. Parte I. Los Amilnedwardsidae. *Ameghiniana*, 25(3): 245-258.
- SORIA, M. F. 1989b. Notopterna: un nuevo orden de mamíferos ungulados eógenos de América del Sur. Parte II. *Notonychops powelli* gen. et sp. nov. (Notonychopidae nov.) de La Formación Rio Loro (Paleoceno Medio) provincia de Tucumán, Argentina. *Ameghiniana*, 25(3): 259-272.
- SORIA, M. F. & ALVARENGA, H. M. F. 1989. Nuevos restos de mamíferos de La cuenca de Taubaté, Estado de São Paulo, Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 61(2): 157-175.
- SOUZA-CUNHA, F. L.; BERGQVIST, L. P. & CAPILLA, R. 1992. Cetáceos fósseis e sub-recientes da coleção de paleovertebrados do Museu Nacional. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro, 64(3): 277-288.
- STEARN, C. W. & CARROLL, R. L. 1989. *Paleontology: the record of life*. New York, John Wiley & Sons, Inc, 453 p.
- STEHLI, F. G. & WEBB, S. D., 1985. *The great American biotic interchange*. New York, Plenum Press, 531 p.
- STORER, T. I. & USINGER, R. L. 1979. *Zoologia Geral*, 5a Edição. São Paulo, Companhia Editora Nacional, 757 p.
- TATTERSALL, I. 2008. An evolutionary framework for the acquisition of symbolic cognition by *Homo sapiens*. *Comparative Cognition and Behavior Review*, 3: 99-114.
- TEELING, E. C.; SPRINGER, M. S.; MADSEN, O.; BATES, P.; O'BRIEN, S. J. & MURPHY, W. J. 2005. A molecular phylogeny for bats illuminates biogeography and the fossil record. *Science*, 307: 580-584.
- TEJEDOR, M. F.; CZAPLEWSKI, N. J.; GOIN, F. J. & ARAGÓN, E. 2005. The oldest record of south american bats. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25(4): 990-993.
- THEWISSEN, J. G. & BABCOCK, S. K. 1991. Distinctive cranial and cervical innervations of wing muscles: New evidence for bat monophyly. *Science*, 251: 934-936.



- THEWISSEN, J. G. & BABCOCK, S. K. 1992. The origin of flight in bats. *BioScience*, 42: 340-345.
- THEWISSEN, J. G. M. & HUSSAIN, M. A. 1994. Fossil evidence for the origin of aquatic locomotion in Archaeocete whales. *Science*, 263: 210-212.
- TRAJANO, E. & VIVO, M. 1991. *Desmodus draculae* Morgan, Linares and Ray, 1988, reported for Southeastern Brasil, with paleoecological comments. *Mammalia*, 55: 456-459.
- VAUGHAN, T. A. 1986. *Mammalogy*. 3<sup>a</sup> ed., Saunders College Publishing, Fort Worth, 576 p.
- VAUGHAN, T. A.; RYAN, J. M. & CZAPLEWSKI, N. J. 2000. *Mammalogy*. 4<sup>a</sup> ed., Orlando, Saunders College Publishing, 565 p.
- VUCETICH, M. G. & RIBEIRO, A. M. 2003. A new and primitive rodent from the Tremembé Formation (Late Oligocene) of Brazil, with comments on the morphology of the lower premolars of caviomorph rodent. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 5: 73-82.
- VUCETICH, M. G.; SOUZA-CUNHA, F. L. & ALVARENGA, H. 1993. Un roedor Caviomorpha de la Formación Tremembé (Cuenca de Taubaté), estado de São Paulo. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 65(3): 157-175.
- WADDELL, P. J.; OKADA, N. & HASEGAWA, M. 1999. Towards Resolving the Interordinal Relationships of Placental Mammals. *Systematic Biology*, 48(1): 1-5.
- WALKER, W. F. & LIEM, K. F. 1994. *Functional anatomy of the vertebrates: an evolutionary perspective*. 2<sup>nd</sup> Edition. Fort Worth, Saunders College Publishing, 788 p.
- WATERS, P. D.; DOBIGNY, G.; WADDELL, P. J. & ROBINSON, T. J. 2007. Evolutionary history of LINE-1 in the major clades of placental mammals. *PLoS ONE*, 2: 1-7.
- WEBB, S. D. 1999. Isolation and Interchange: A Deep History of South American Mammals. In: EISENBERG, J. F. & REDFORD, K. H. (eds.). *Mammals of the Neotropics: The Central Neotropics – Ecuador, Peru, Bolivia, Brasil*. Chicago, The University of Chicago Press, p. 13-19.
- WHITE, T. D.; ASFAW, B.; BEYENE, Y.; HAILE-SELASSIE, Y.; LOVEJOY, C. O. & WOLDEGABRIEL, G. 2009. *Ardipithecus ramidus* and the Paleobiology of Early Hominids. *Science*, 326(64): 75-86.
- WILDMAN, D. E.; UDDIN, M.; OPAZO, J. C.; LIU, G.; LEFORT, V.; GUINDON, S.; GASCUEL, O.; GROSSMAN, L. I.; ROMERO, R. & GOODMAN, M. 2007. Genomics, biogeography and the diversification of placental mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(36): 14.395-14.400.
- WILSON, D. E. & REEDER, D. M. (eds.). 2005. *Mammal species of the world: A Taxonomic and Geographic Reference*. 3<sup>a</sup> ed., Baltimore, The Johns Hopkins University Press, v. 1 e 2, 2.142 p.
- WOODBURNE, M. O. 2010. The Great American Biotic Interchange: Dispersals, Tectonics, Climate, Sea Level and Holding Pens. *Journal of Mammalian Evolution*, p. 1-20.
- YOUNG, J. Z. 1981. *The life of vertebrates*. 3<sup>th</sup> Edition. Oxford, Clarendon Press, 645 p.

# PALEOBOTÂNICA





## CONCEITOS E PERSPECTIVAS

Margot Guerra Sommer  
Etiene Fabbrin Pires



As plantas terrestres, que constituem hoje 90% da biomassa global, atingiram o atual estágio de desenvolvimento em um intervalo de tempo inferior a 500 Ma. As evidências fósseis dessa evolução, registradas pela Paleobotânica, todavia, são esporádicas e incompletas. Mesmo assim, ao comparar o testemunho fornecido por plantas diminutas como, por exemplo, *Cooksonia* do Siluriano (cerca de 430 Ma) e as imponentes árvores do tipo *Lepidodendron* do Carbonífero (cerca de 320 Ma), com potenciais vínculos filogenéticos entre si, pode-se inferir que processos evolutivos no reino vegetal foram relativamente rápidos e intensos. Todavia, as mais expressivas modificações e inovações evolutivas são restritas a pequenos intervalos no tempo geológico (Tiffney, 1985).

A integração de dados paleobotânicos com outros de natureza paleontológica, tectônica, biogeográfica e paleoclimática indica que a escala de tempo macroevolutiva das plantas não é coincidente com os processos evolutivos que caracterizam o reino animal, pautado por grandes eventos de extinção em massa (Traverse, 1988). Hipóteses muito recentes têm relacionado a ocorrência de pulsos de altas concentrações de gases-estufa, especialmente o aumento nos teores de CO<sub>2</sub> atmosférico, desencadeados principalmente em pulsos tectônicos, como fatores cruciais para

a evolução das plantas, ao provocar períodos de estresse abiótico extrínseco global (Willis & McElwain, 2002).

A integração com outros setores do conhecimento geocientífico tem permitido também, de maneira ampla, o reconhecimento da composição de diferentes biomas ao longo do tempo e das relações de casualidade que geraram alterações expressivas na sua composição.

Tendo em vista as múltiplas abordagens que envolvem atualmente os estudos de plantas fósseis, a paleobotânica torna-se uma ciência com objetivos muito mais amplos do que aqueles propostos quando de sua definição por Lester Ward (1885). O termo paleobotânica resulta da composição de duas palavras gregas (*palaio*= antigo; *botané*= planta) e caracterizava originalmente um ramo da ciência que envolvia basicamente o estudo descritivo de vegetais fósseis. Na atual concepção, enquadra-se melhor na definição de Tiffney (1985), que a caracteriza como “a área da ciência que estuda os organismos vegetais sob todas as formas conhecidas de fossilização ou de vestígios nas rochas, considerando-se a interação sinérgica dos organismos com seus ambientes de vida, no curso do tempo geológico”.

Essa ciência oferece perspectiva fundamental através da qual podem ser estabelecidas hipóteses não

testáveis por outros métodos. Sob um enfoque atual, corresponde a um campo interdisciplinar de estudos, cujo principal objetivo é proporcionar subsídios à compreensão da origem, evolução e diversificação das plantas através das idades geológicas, permitindo inferir uma perspectiva histórica da evolução do Reino Vegetal na dinâmica do sistema biótico na Terra. Tal compreensão é essencial para testes de modelos relacionados à filogenia e biodiversidade. A moderna análise paleobotânica compreende, além daqueles estudos inclusos classicamente dentro da visão tradicional (sistemática, morfologia, anatomia, evolução, diversificação e geologia de carvão), também a visão integrativa que inclui os modernos ramos da paleobiologia, análises de mecanismos evolutivos e de morfologia funcional, paleoecologia e dinâmica de ecossistemas, paleobiogeografia, paleoclimatologia e tafonomia, relacionando-se estreitamente com geoquímica orgânica e estudos de recursos energéticos.

Através da integração de estudos biológicos e geológicos das biotas terrestres, a pesquisa em paleobotânica subsidia políticas através do fornecimento de base de dados a partir da qual podem ser tomadas decisões nas áreas de conservação, ecologia e validação de modelos climáticos quanto ao aquecimento global. Essa base de dados fundamenta-se no fato de que as plantas são os organismos mais sensíveis às modificações climáticas em escala continental, constituindo-se em um testemunho contundente de modificações climáticas que afetaram e afetam o ambiente terrestre, oferecendo oportunidades de testar dados fornecidos por análises em ambiente marinho.

As plantas, por se constituírem nos produtores primários dominantes em todos os ecossistemas terrestres, fornecem a energia da qual todos os animais terrestres dependem. Dado esse *status* ecológico singular, as plantas fósseis são um marco central para a compreensão da organização e do funcionamento das paleocomunidades, como também da evolução dos ecossistemas terrestres através do tempo. Dessa forma, o registro fóssil demonstra a ocorrência de eventos

físicos e padrões evolutivos que não estão representados no mundo moderno. A ignorância de tais padrões históricos tem frequentemente impedido sua incorporação em modelos evolutivos e ambientais. Para que atinjam os objetivos propostos nessa concepção moderna de estudos, os paleobotânicos devem ser treinados não somente em taxonomia, mas também em sedimentologia, bioestratigrafia, ecologia e climatologia.

É importante salientar, todavia, que as instigantes metas interdisciplinares que atualmente podem ser atingidas utilizando-se a paleobotânica como elemento indispensável não podem prescindir dos alicerces sólidos fornecidos pelas taxonomia e filogenia.

A abordagem estabelecida ao longo dos diferentes capítulos referentes à temática "Paleobotânica" procurou oferecer uma visão geral dos diferentes grupos vegetais com registro fóssil, oferecendo, também, uma perspectiva filogenética, quando possível. Objetivou-se, dessa forma, oferecer aos estudantes que iniciam sua trajetória em estudos paleobotânicos uma base taxonômica inicial que permita situá-los dentro de um contexto muito amplo.

O sistema de classificação aqui adotado não é único e, em cada uma das seções que seguem, optou-se por seguir distintos autores. A presente abordagem inicia-se pelas Plantas Terrestres.

## Referências

- TIFFNEY, B. H. (ed.). 1985. *Geological factors and the evolution of plants*. New Haven, Yale University Press, 294 p.
- TRAVERSE, A. 1988. *Paleopalynology*. Dodrecht, Springer, 2ª ed., 814 p.
- WARD, L. F. 1885. Sketch of paleobotany. US Geological Survey Annual Report, 5: 357-452.
- WILLIS, K. J. & McELWAIN, J. C. 2002. *The evolution of plants*. Oxford University Press, 378 p.

## Briófitas

Nelsa Cardoso  
Roberto Iannuzzi



A origem da flora terrestre vascularizada remonta ao Ordoviciano e início do Siluriano e representou um significativo evento na evolução da história da vida sobre o planeta Terra. Esse passo permitiu a diversificação de uma flora autotrófica que possibilitou as condições necessárias para a diversificação de toda a fauna heterotrófica (Behrensmeyer *et alii*, 1992).

Características morfológicas, ontogenéticas e moleculares sugerem que as plantas terrestres formam um grupo monofilético caracterizado por uma série de sinapomorfias (características diagnósticas) como (i) esporófito multicelular o qual depende do gametófito durante estágio inicial de desenvolvimento, (ii) meiose espórica, (iii) esporos com paredes super-resistentes, (iv) presença de uma camada de células estéreis no entorno do arquegônio e do anterídio, (v) meristema apical com mais de dois planos de divisão e (vi) tamanho e arquitetura do genoma. De fato, existem lacunas no registro paleobotânico, mas dentro das evidências, até então encontradas, provavelmente múltiplas foram as linhagens originadas das primeiras plantas terrestres, porém, nem todas sobreviveram até hoje (Kenrick & Crane, 1997).

As briófitas formam um grupo considerado, ecologicamente, intermediário entre as algas verdes e as plantas vasculares. Segundo Hoffmeister (1851), as

briófitas poderiam ter dado origem às plantas traqueófitas pela complexidade cada vez maior do esporófito, entretanto, o registro fóssil não permite conclusões muito claras a respeito.

Atualmente, as briófitas estão distribuídas entre 900 gêneros compostos por 25.000 espécies, enquanto entre os fósseis ocorrem menos de 100 espécies distribuídas entre o Paleozoico e o Mesozoico (Meyen, 1987). O registro fóssil de briófitas é normalmente raro devido à falta de tecidos de resistência potencialmente fossilizáveis nesses vegetais, o que mantém muitas lacunas sobre as suas origens (Taylor & Taylor, 1993). Para alguns autores, essas plantas teriam se originado de um ancestral relacionado às algas verdes, as Chlorophyta, enquanto outros defendem sua derivação de representantes de Rhyniopsida que teriam sofrido degeneração (Chandra, 1995).

### Morfologia

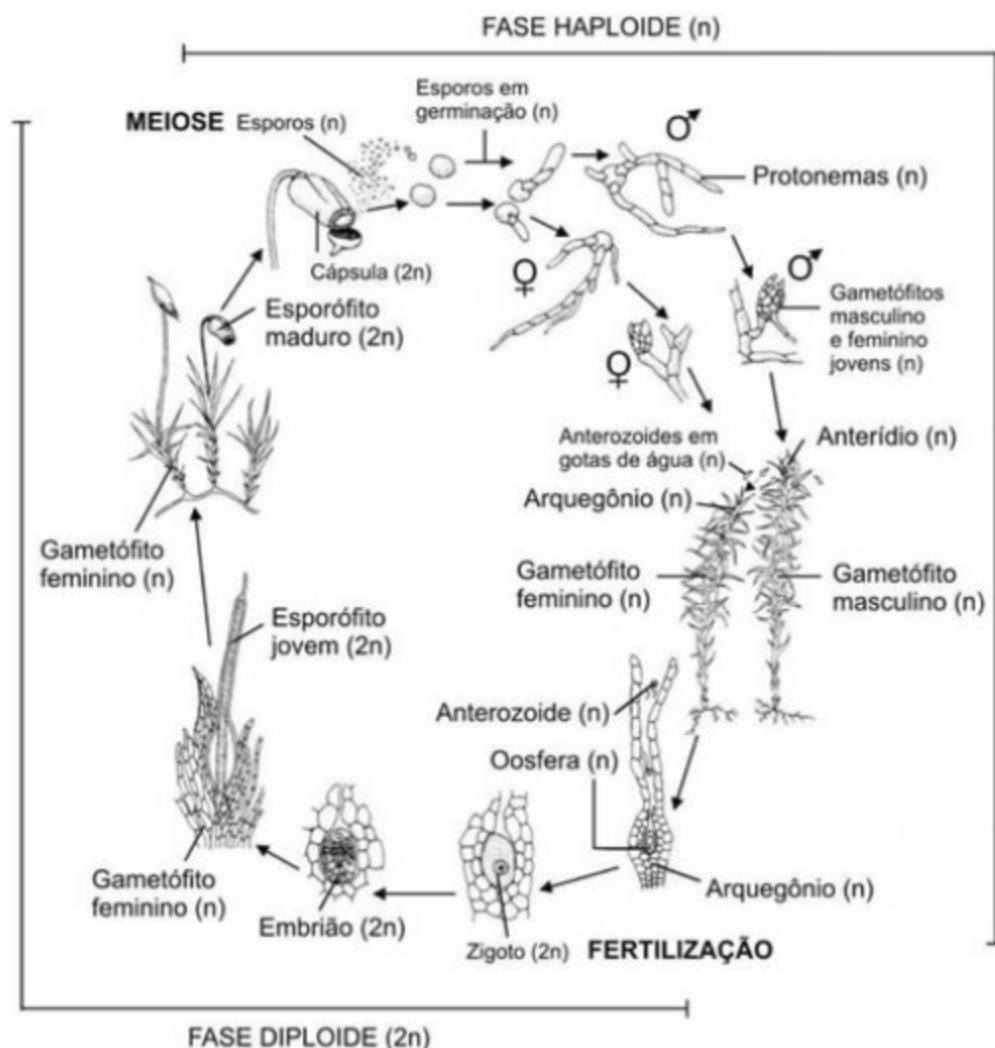
São caracterizadas como plantas herbáceas de pequeno porte, avasculares, comumente conhecidas como musgos, hepáticas e antóceros. Apresentam marcada alternância de fases/gerações, onde a planta adulta é o gametófito haploide de vida livre e perma-



nente, sobre o qual se desenvolve um esporófito diploide, efêmero e nutricionalmente dependente do gametófito (figura 11.1). São plantas, em geral, epífitas, algumas rupícolas ou terrícolas, extremamente dependentes da umidade atmosférica, também com representantes aquáticos (Michel, 2001).

Os gametófitos podem ser talosos ou folhosos, sempre clorofilados, com rizoides, podendo apresentar reprodução vegetativa por crescimento ou propágulos. Sua reprodução é oogâmica e os gametas se desenvolvem no interior de gametângios, sendo a oosfera interna ao arquegônio e os anterozoides aos

anterídios. A reprodução sexuada origina esporófitos diploides, com esporângios produtores de esporócitos, os quais sofrem meiose tornando-se esporos aptos a originarem novos gametófitos haploides (figura 11.1). O esporófito é caracterizado pela presença de uma base mergulhada no gametófito, conhecida como pé, pela seta que pode ser hialina, i.é. transparente, ou não, a qual eleva uma única cápsula ou esporângio. As plantas atuais estão posicionadas em três divisões: Marchantiophyta, Anthoceroophyta e Bryophyta (Raven, 2007), e serão abordadas através de suas ordens mais expressivas.



**Figura 11.1** Ciclo de vida de uma briófito em geral (no caso, *Polytrichum* sp.). Note a fase haploide (n) de formação de gametas e a fase diploide (2n) de formação de esporos (n) a partir da meiose (modificado de Margulis & Schwartz, 2001).

## Classificação

Apesar de as classificações botânicas (Raven, 2007; Judd *et alii*, 2008) e paleobotânicas tradicionais serem mais amplamente conhecidas, neste capítulo adotar-se-á a classificação proposta por Kenrick & Crane (1997), uma vez que ela é a única que aplica técnicas de sistemática filogenética (= análise cladística) baseada tanto na morfologia dos táxons atuais como dos fósseis de plantas, como já foi salientado no capítulo anterior. Além disso, para a classificação das briófitas não ocorre nenhuma mudança significativa ao se utilizar o sistema classificatório de Kenrick & Crane (1997) em relação a todos os outros, sendo que as três grandes divisões estabelecidas para as briófitas permanecem inalteradas. Ocorre apenas uma maior hierarquização da classificação, uma vez que as divisões passam a ser incluídas em três superdivisões: Marchantiomorpha, Anthocerotomorpha e Bryomorpha.

## Classificação Cladística das Briófitas

### INFRRREINO EMBRIOBIOTAS

#### Superdivisão Marchantiomorpha

##### Divisão Marchantiophyta

###### Classe Marchantiopsida

- Ordem Marchantiales
- Ordem Jungermanniales
- Ordem Metzgeriales
- Ordem Sphaerocarpales
- Ordem Monocleales
- Ordem Calobryales

#### Superdivisão Anthocerotomorpha

##### Divisão Anthocerophyta

###### Classe Anthoceropsida

- Ordem Anthocerotales

#### Superdivisão Bryomorpha

##### Divisão Bryophyta

###### Classe Bryopsida

- Subclasse Andreaeidae
  - Ordem Andreaeales
  - Ordem Takakiales
  - Ordem Andreaebryales
- Subclasse Bryidae
  - Ordem Bryales
- Subclasse Polytrichidae
  - Ordem Polytrichales

- Subclasse Sphagnidae
  - Ordem Sphagnales
- Subclasse Tetraphidae
- Subclasse Buxbaumiidae

## A. Superdivisão Marchantiomorpha

### Divisão Marchantiophyta

#### Classe Marchantiopsida

(Siluriano Inferior/Devoniano Superior–Atual)

Nesta classe são encontradas plantas com gametófitos talosos e/ou folhosos, fotossintetizantes, sendo que o esporófito, não fotossintetizante, pode ser reconhecido pela seta hialina e a cápsula que se abre em valvas, bem como pela presença de elatérios, internos a essas, que ajudam na dispersão dos esporos. Nas talosas, o talo é achatado, dorsiventralmente organizado e dicotomicamente ramificado. Fixa-se ao substrato pelos rizoides, ou como no caso das aquáticas, apresenta escamas flutuantes (Joly, 2002).

Cladisticamente, as Marchantiopsida são caracterizadas (i) pela ocorrência de corpos oleíferos, (ii) feições típicas da ultraestrutura de seus anterozoides e, possivelmente, (iii) pela presença de ácido lunulárico (Kenrick & Crane, 1997). Tendo em vista essas feições, percebe-se que o registro fóssil não contribui com informações significativas para os estudos cladísticos neste grupo. Isto se deve à baixa representatividade das Marchantiopsida no registro geológico e à reduzida potencialidade de preservação dos organismos, gerando fósseis normalmente, sem conservação de caracteres anatômicos. Junte-se a isso, a ausência de formas-chave, tanto viventes quanto pretéritas, que apresentem características significativas para o entendimento da evolução do grupo. Neste sentido, a monofilia das distintas ordens encontradas em Marchantiopsida é questionável.

#### Ordem Marchantiales

A ordem **Marchantiales** (figura 11.2A) apresenta marcada diferenciação de tecidos, representada por câmaras aeríferas internas e por poros superficiais. Essas plantas são comumente encontradas em solo úmido e sombrio, como no caso de *Marchantia* e *Lunaria* ou em lagos como *Ricciocarpus*, apresentando pouca resistência fora do ambiente úmido.



## Ordem Jurgermaniales

Na ordem *Jurgermanniales* (figura 11.2B) são encontrados representantes folhosos, com filídios (expansões similares a folhas) em disposição lateral e sem diferenciação interna de tecidos, sendo que os representantes dessa ordem são, na sua maioria, epífitos, tendo desenvolvido adaptações à coleta e permanência de água em estruturas, tais como lóbulos e anfigastros encontrados no gênero *Frulania*, os quais são destacados como uma terceira fileira de filídios, porém em disposição ventral.

## Ordem Metzgeriales

A ordem *Metzgeriales* (figura 11.2C) inclui plantas de aspecto delicado e transparente, sem diferenciação interna de tecidos, epífitas ou rupícolas, como é o caso dos gêneros *Metzgeria* e *Symphyogyna*, com certa resistência à falta de umidade.

O gênero *Hepaticites*, incluído em *Metzgeriales* pela sua forma talosa, foi assinalado na Bolívia para depósitos do Grupo Ambo, Lago Titicaca, Formação Siripaca, considerados de idade Eocarbonífera tardia (Cardoso & Iannuzzi, 2004).

## B. Superdivisão Anthocerotomorpha

### Divisão Anthocerophyta

#### Classe Anthoceropsida

##### Ordem Anthocerotales

(Siluriano Superior/Cretáceo Superior-Atual)

A ordem *Anthocerotales* é comumente representada por três gêneros *Anthoceros*, *Phaeoceros* e *Dendroceros*. Esse grupo é o mais controverso entre as briófitas, uma vez que apresenta de um a dois cloroplastos por célula no gametófito, característica observada em algas, enquanto o esporófito apresenta estômatos, característica própria de plantas mais complexas (figura 11.2D).

Têm sido apontadas como feições distintivas do grupo (i) o formato das células apicais, (ii) a existência de pirenoídes nos cloroplastos, (iii) a ocorrência de anterídio endógenos e a presença de (iv) células de mucilagem em (v) cavidades do talo com colônias de

cianobactérias do gênero *Nostoc*. Outras sinapomorfias incluem: a) arquegônios situados em cavidades; b) divisão vertical do zigoto; c) ocorrência de meristema na base do esporângio; d) detalhes da ultraestrutura dos anterozoides. Entretanto, o registro fóssil das *Anthocerotopsida* é pobre e não tem contribuído com informações relevantes para elucidação das relações de parentesco (ou filogenia) do grupo estabelecidas a partir das análises cladísticas modernas (Kenrich & Crane, 1997).

Portando gametófito exclusivamente taloso, são plantas muito sensíveis à falta de umidade, sendo encontradas em ambientes muito úmidos, próximos a córregos em lugares sombrios, ou mesmo em solos no interior de matas úmidas e frias. O esporófito em *Anthocerotales* é verde, tem cápsula alongada que se abre em fendas longitudinais. Alguns autores consideram que esse esporófito não desenvolveu uma seta propriamente dita, apresentando crescimento contínuo do esporângio.

A maior parte do registro de fósseis com afinidades com *Anthocerotales* ocorre através de esporos, como os gêneros *Streelispore* e *Aneurospora*, do final do Siluriano (Richardson, 1985) ou de *Phaeoceros* para o Cretáceo. Um único fóssil permineralizado de esporófito de *Notothylas*, do final do Carbonífero na Índia foi registrado por Taylor & Taylor (1993).

## C. Superdivisão Bryomorpha

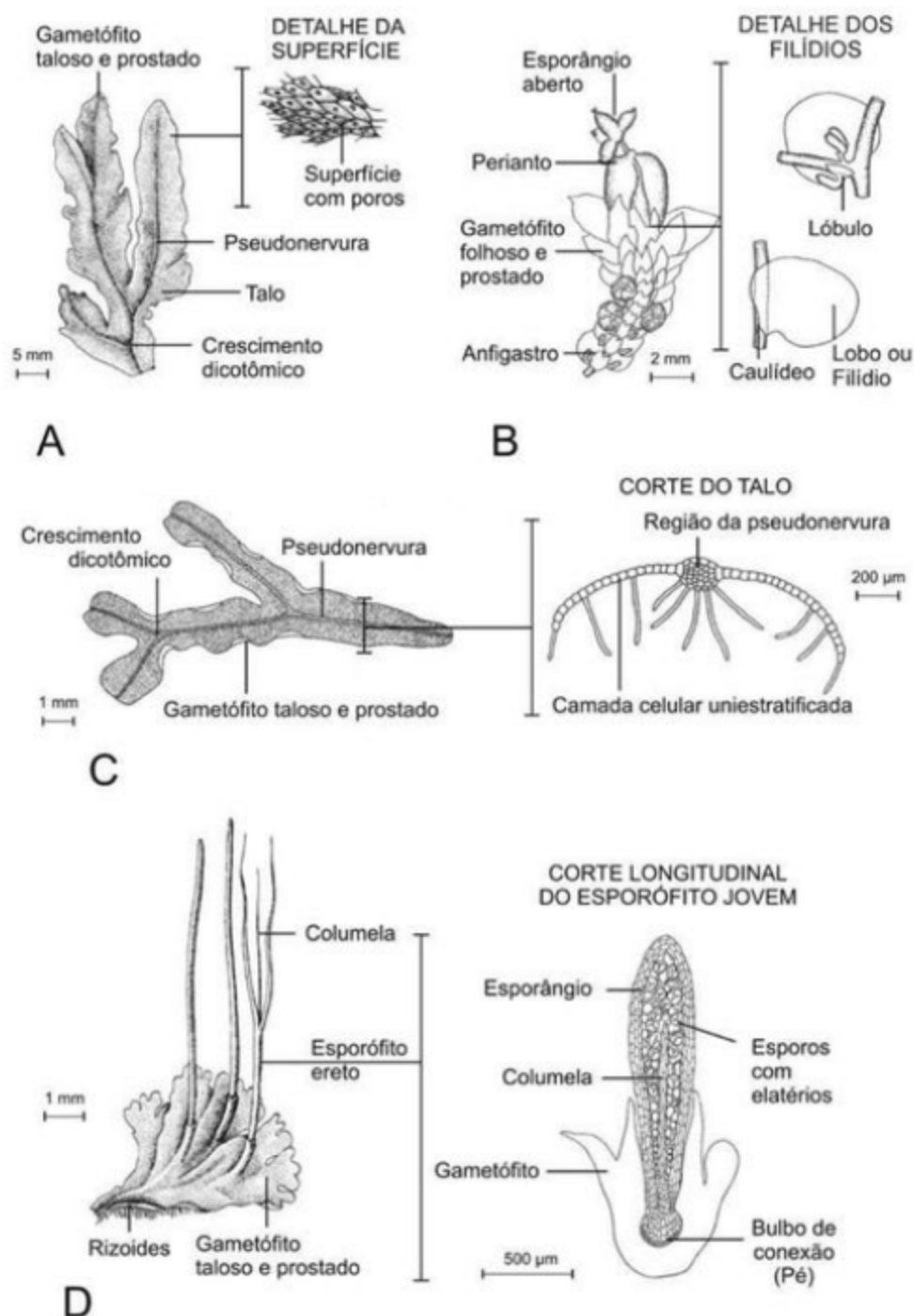
### Divisão Bryophyta

#### Classe Bryopsida

(Siluriano Médio/Devoniano Inferior-Atual)

Na classe *Bryopsida* estão incluídas plantas que compartilham com as vasculares um ancestral comum mais recente do que com antóceros ou hepáticas. Com um gametófito exclusivamente folhoso, tais plantas são conhecidas como musgos verdadeiros e seu esporófito apresenta uma seta, na maioria das ordens, alta e rígida, a qual porta uma cápsula que apresenta diferentes mecanismos de liberação dos esporos, compostos por estruturas triangulares e serrilhadas, semelhantes a dentes, formando um peristômio que controla a saída dos esporos (figura 11.3A-D). Os filídios estão dispostos em três fileiras espiraladas ao longo do caulídeo (talo ereto) (Clarke & Duckett, 1979).





**Figura 11.2** Briófitas das superdivisões Marchantiomorpha e Anthocerotomorpha. (A) Ordem Marchantiales: representante atual *Marchantia gracilis*, gametófito dicotômico contendo poros na superfície para trocas gasosas (modificado de Stewart & Rothwell, 1993). (B) Ordem Jungermanniales: representante atual *Frullania* sp., gametófito folhoso (lobos ou filídios) com esporângio aberto em valvas (modificado de Michel, 2001). (C) Ordem Metzgeriales: representante atual *Metzgeria* sp., gametófito dicotômico composto por uma única camada de células em espessura (modificado de Michel, 2001). (D) Ordem Anthocerotales: representante atual *Anthoceros* sp., gametófito taloso (modificado de Stewart & Rothwell, 1993) e esporófito com esporângio e columela central (modificado de Kenrich & Crane, 1997).

Embora as briófitas sejam designadas como avasculares, a existência de sistema inicial de condução nestas plantas é particularmente discutível a partir da presença de hidroides e o leptoides na seta do esporófito de alguns representantes de Bryopsida. Essas estruturas lembram o xilema e floema de plantas vasculares primitivas, representando provavelmente tentativas de um estágio inicial de vascularização.

Em termos de características distintivas (sinapomorfias), as Bryopsida distinguem-se por (i) apresentar rizoides gametofíticos multicelulares, (ii) "folhas" nos gametófitos (= briófitas folhosas) e (iii) pelas feições exclusivas na ultraestrutura dos anterozoides (Kenrich & Crane, 1997). No entanto, assim como ocorre com os demais grupos briofíticos, o registro fóssil de Bryopsida é pobremente documentado e, por isso, não contribui para elucidar a posição sistemática do grupo já estabelecida com base nas análises cladísticas recentes (Kenrich & Crane, 1997).

A classe Bryopsida, segundo a classificação de Kenrick & Crane (1997), é composta das seguintes subclasses: *Andreaeidae*, *Bryidae*, *Polytrichidae*, *Sphagnidae*, *Tetraphidae* e *Buxbaumiidae*. Apenas as quatro primeiras subclasses, com registro fóssil, serão abordadas a seguir.

*Sporogonites* foi descrita por Gerrienne *et alii* (2006) para depósitos da Formação Furnas, da Bacia do Paraná, no Paraná, com idade Devoniano inicial.

O gênero *Dwayka*, originalmente descrito para a África do Sul e classificado como uma possível Bryopsida por seus talos folhosos, foi assinalado no Brasil para depósitos do Grupo Itararé, da Bacia do Paraná, considerados de idade Carbonífero final (Munc & Bernardes-de-Oliveira, 2007).

#### Subclasse Andreaeidae

A subclasse *Andreaeidae* é composta de três ordens: *Takakiales*, *Andreales* e *Andreaebryales*. No entanto, apenas as *Andreales*, por possuir registro fóssil, será tratada aqui.

#### Ordem Andreales

A ordem *Andreales* (figura 11.3A) é representada por *Andreaea* e *Andreaebryum*, gêneros que ocorrem em regiões árticas e montanhosas do hemisfério norte, frequentemente, sobre rocha calcária ou granítica. Com gametófito prostrado e dicotomicamente ramificado e esporófito com pé, seta curta e cápsula, sendo que esta última abre-se em quatro fendas ou valvas quando madura, apresentando um pseudopódio, ou seja, um prolongamento do gametófito, onde fica preso o esporófito.

#### Subclasse Bryidae

#### Ordem Bryales

A ordem *Bryales* (figura 11.3B) inclui plantas de tamanho reduzido quando comparadas às demais dentro da classe Bryopsida, cerca de 1 a 2 cm, como no caso de *Bryum*, apresentando filídios macios, delicados e sensíveis à falta de umidade. Pode ser epífita ou rupícola e sua cápsula pode apresentar duas fileiras de dentes, uma interna e outra externa, as quais funcionam como um dispositivo de liberação de esporos ao controlar a sua saída, liberando apenas aqueles suficientemente maduros para germinar no ambiente.

A espécie fóssil *Mucites plumatus* proveniente do Carbonífero inicial (Miller, 1982) possui afinidades com *Bryales*, sendo sua forma folhosa associada a um musgo.

#### Subclasse Polytrichidae

#### Ordem Polytrichales

Na ordem *Polytrichales* (figura 11.3C) são encontrados representantes com até 50 cm de altura, com filídios rígidos e resistentes a períodos de seca. São rupícolas ou terrícolas e, neste último caso, uma fina camada de solo é suficiente para o seu desenvolvimento, mesmo que não preserve muita umidade, em local pouco sombreado. No caso do gênero *Polytrichum*, sua cápsula possui uma única fileira de dentes e, internamente a esta, há uma membrana porosa, o epifragma, por onde saem os esporos aptos à germinação no meio ambiente (lembrando o movimento do sal ao sair de um salcero).



## Subclasse Sphagnidae

### Ordem Sphagnales

A ordem *Sphagnales* inclui o gênero *Sphagnum*, comumente conhecido como musgo de turfeira, o qual apresenta gametófito e ramos folhosos, cercados por folíolos com alta capacidade de absorção de água. O esporófito fica preso a um pseudopódio, enquanto seu esporângio abre-se de maneira única: ao absorver ar atmosférico, a pressão interna faz com que a cápsula espirre os esporos a uma grande distância da planta-mãe. É própria de ambientes frios de altitude e solos que sejam ao mesmo tempo encharcados e ensolarados (figura 11.3D). Formas relacionadas a *Protosphagnum* são raras no registro fóssil (figura 11.4B).

As áreas de turfeira, que atualmente limitam-se a 1% da superfície terrestre, servem como depósitos de pólen, esporos e sementes e até mesmo corpos de animais ao longo do tempo geológico, uma vez que formam pacotes livres da ação de bactérias devido à produção de ácidos esterilizantes. As turfeiras, na superfície, armazenam grande quantidade de carbono, uma vez que não há decomposição em sua área de domínio, e a turfa pode ser usada como combustível industrial. Nas turfeiras atuais, a presença de *Sphagnum* contribui de forma importante para a manutenção do pH ácido.

## Distribuição Estratigráfica e Paleobiogeográfica

Geograficamente as briófitas tem ampla distribuição, ocorrendo desde o ártico até o Antártida, sendo predominantes em regiões tropicais e subtropicais, com representantes que variam entre poucos milímetros até aqueles com 50 a 100 cm de comprimento.

Para a divisão Marchantiophyta, representantes fósseis são confirmados desde o Devoniano e, provavelmente, o exemplar mais antigo é atribuído a *Pallavicinites devonicus* (= *Hepaticites devonicus* Hueber) do Devoniano Superior de Nova York (Miller, 1982). Em geral é difícil o reconhecimento de uma briófita fóssil, sendo os esporos mais facilmente preservados

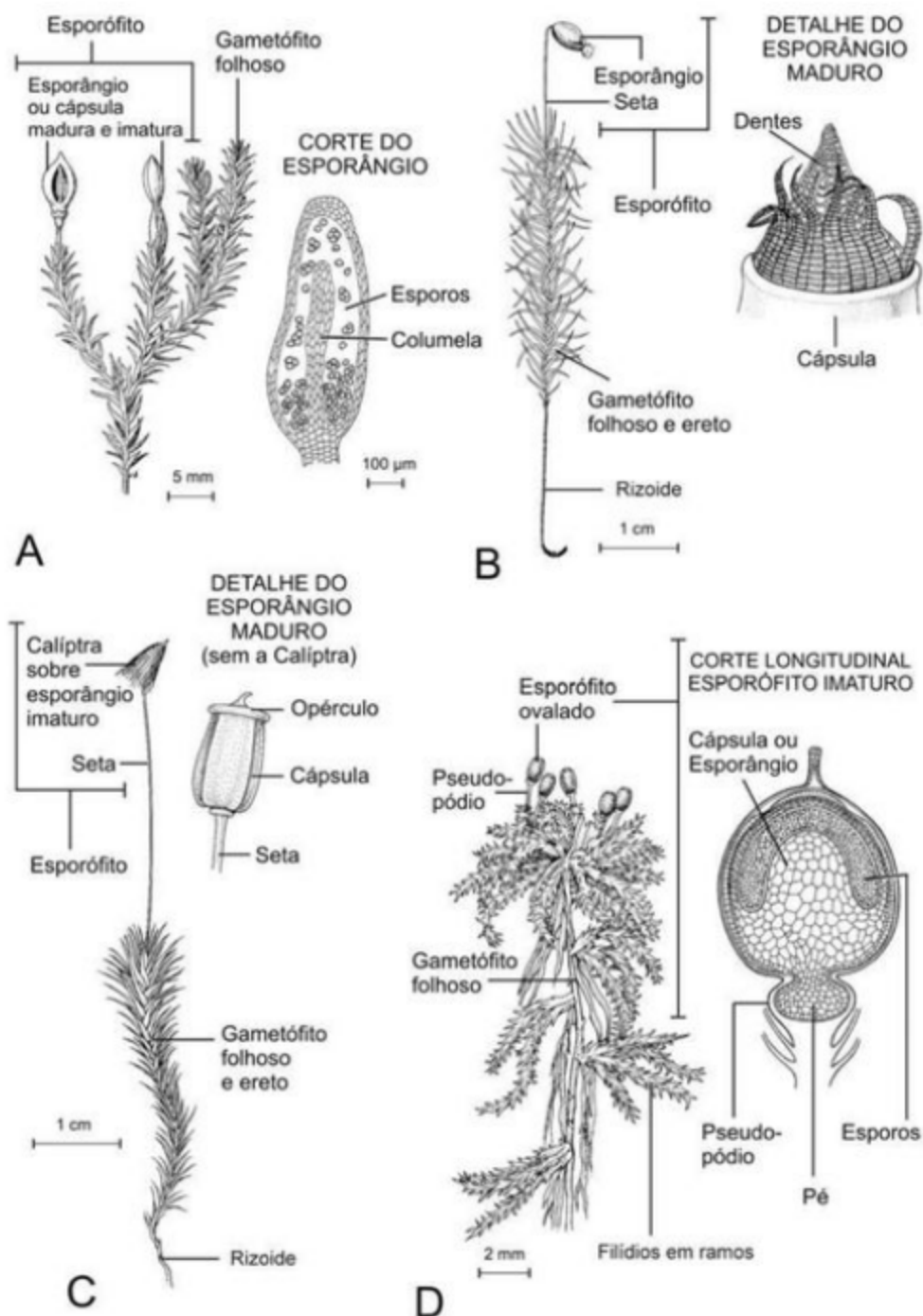
e, portanto, mais comumente encontrados, mas sua identificação taxonômica é difícil. Os esporos mais antigos podem ser atribuídos a plantas similares às briófitas. O gênero fóssil *Sporogonites* (figura 11.4A), descrito originalmente para depósitos do início do Devoniano da Noruega, é representado por talos com até 5 cm de altura, com esporângio acróstico e atribuído à divisão Bryophyta. Já foi considerado um tipo primitivo de antóceros, guardada sua forma, um tanto interessante, que mostra um talo coberto com diversos esporófitos, similar ao que ocorre em *Anthoceros*. *Longfenshania* é outro exemplo de fóssil raro, com estreita relação com as hepáticas, como o caso de *Hepaticites simpliciformis* (figura 11.4D), gênero taloso proveniente do Carbonífero Inferior da Bolívia (Cardoso & Iannuzzi, 2004).

*Marchantiolites*, um gênero do Cretáceo inicial de Montana, apresenta poros em sua superfície e, consequentemente, talo pluriestratificado, tal como *Marchantia* e gêneros afins atuais, posicionados dentro da ordem Marchantiales (Taylor & Taylor, 1993).

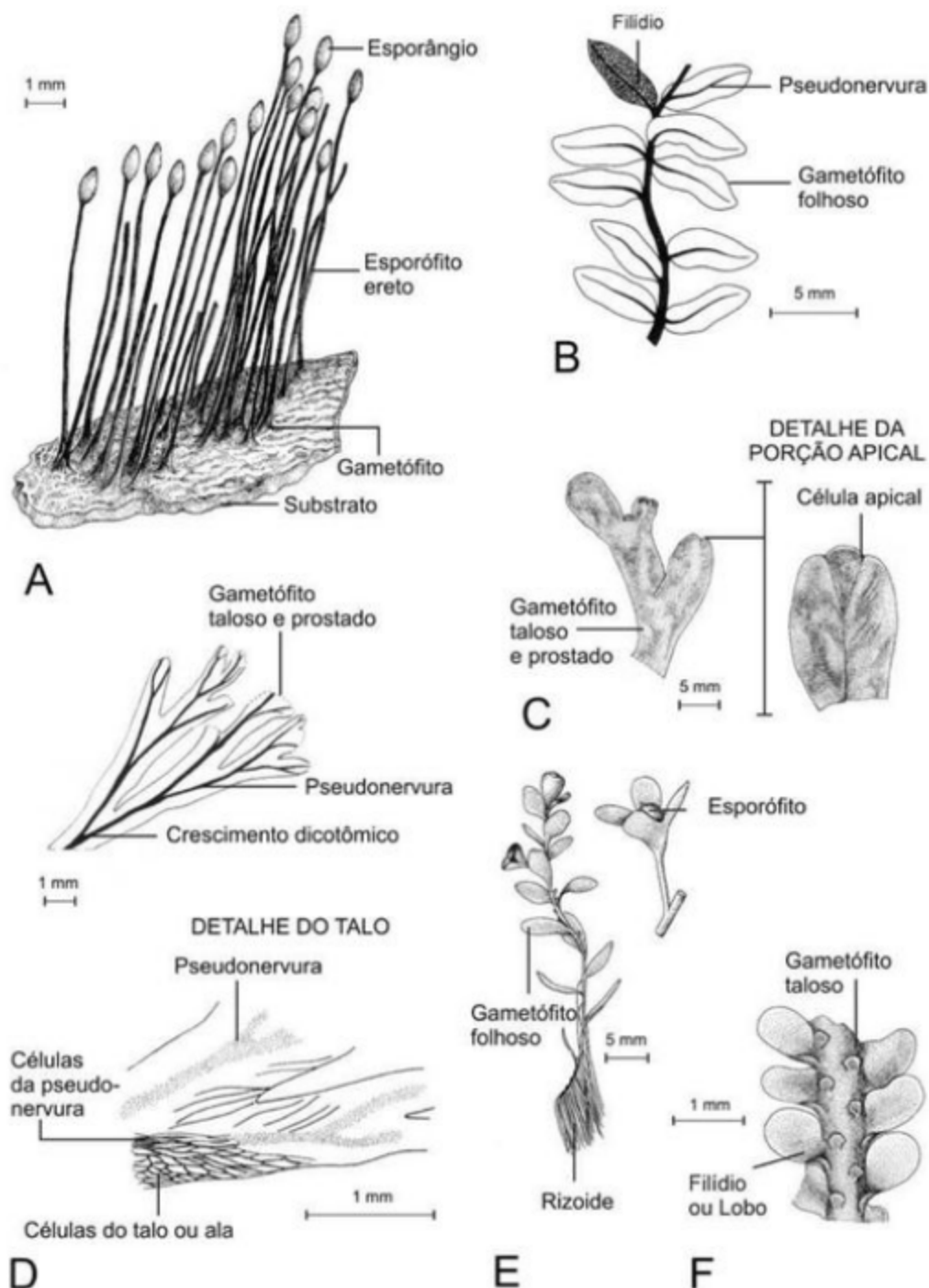
Para a divisão Bryophyta, o registro mostra-se menos completo quando comparado às hepáticas. *Muscites*, um gênero encontrado em rochas do Carbonífero inicial e tardio da França e Triássico da África, possui eixo com filídios lanceolados, helicoidalmente arrançados. Musgos fósseis são relatados também em rochas do Permiano da Sibéria, incluindo um exemplar da ordem Sphagnales, *Protosphagnum*, embora apresente filídios costados, característica ausente nas espécies atuais de *Sphagnum*. Para a mesma época, registros provenientes da Rússia foram incluídos dentro de diversas ordens de musgos, tais como Dricranales, Pottiales, Funariales Hypnales e Leucodontales (Taylor & Taylor, 1993).

Na Antártica, espécimes permineralizados do Permiano são atribuídos ao gênero *Merceria*, com clara relação com Bryales devido à delicadeza no tecido dos filídios. Para o Mesozoico, os registros são mais raros e consistem em compressões, tais como *Tricostium* e *Aulacomnium*, formas do Jurássico com filídios imbricados, alongados e helicoidalmente dispostos. Entre os representantes de Anthocerophyta, três tipos de esporos triletes, circulares e ornamentados são registrados para o Cretáceo e relatados com o gênero *Phaeoceros* (Taylor & Taylor, 1993).





**Figura 11.3** Briófitas da Superdivisão Bryomorpha. (A) Ordem Andreales: representante atual *Andreaea petrophila*, gametófito folhoso e esporófito com esporângios contendo columela (modificado de Kenrick & Crane, 1997). (B) Ordem Bryales: representantes atuais, gametófito folhoso de *Dawsonia superba* e detalhe de esporângio maduro de *Fontinalis antipyretica* do esporófito com dentes no peristômio (modificado de Judd *et alii*, 2008). (C) Ordem Polytrichales: representante atual *Polytrichum* sp., gametófito folhoso e esporófito ereto com esporângio coberto por calíptra, composto de cápsula e opérculo (modificado de Kenrick & Crane, 1997). (D) Ordem Sphaginales: representante atual *Sphagnum squarrosum*, gametófito folhoso com esporângio ovalado e esporângios com esporos (modificado de Kenrick & Crane, 1997).



**Figura 11.4** Briófitas fósseis. (A) Classe Bryopsida: Reconstrução de *Sporogonites exurberanus* mostrando esporófitos eretos portando esporângios terminais, Devoniano Inferior da Bélgica (modificado de Stewart & Rothwell, 1993). (B) Reconstrução de *Protosphagnum nervatum* do Permiano da Rússia (modificado de Taylor & Taylor, 1993). (C) Fragmento de talo de *Thalites willsi*, mostrando detalhe das células apicais, Carbonífero Superior (modificado de Stewart & Rothwell, 1993). (D) Fragmento de talo de *Hepaticites simpliciformis*, mostrando os distintos tipos de células encontrados na pseudonervura e no talo ou ala (modificado de Cardoso & Iannuzzi, 2004). (E) Reconstrução de *Naiadita lanceolata*, mostrando hábito folhoso e esporófito reduzido na região apical, Triássico da Inglaterra (modificado de Stewart & Rothwell, 1993). (F) Fragmento de talo de *Hepaticites kidstoni*, mostrando a superfície inferior com estruturas tipo folhas (= filídios), Carbonífero Superior (modificado de Stewart & Rothwell, 1993).

## Aplicações e Ecologia

Ecologicamente, as briófitas são importantes sob o aspecto de pioneirismo nos ambientes, deixando-os propícios à instalação de novos grupos vegetais e animais. Com uma fase gametofítica permanente, mantêm a umidade no microambiente, favorecendo o acúmulo de sedimentos e partículas orgânicas sobre o substrato, o que favorece a germinação de sementes e a formação de micro-habitats para os demais grupos. Outro aspecto refere-se a sua sensibilidade ao meio ambiente, servindo como bioindicadores das condições ambientais, auxiliando na detecção de elementos químicos no substrato onde ocorrem, ou mesmo, da poluição no ar atmosférico, algumas podem, ainda, apresentar propriedades antissépticas, antibióticas, ou mesmo causar dermatite alérgica.

Inicialmente, hepáticas e antóceros foram considerados como um grupo intermediário entre as algas verdes e as plantas vasculares, mas, atualmente através da bioquímica e dados moleculares, sabe-se que tais plantas tem origem distinta. De fato, as briófitas mais antigas são do grupo das hepáticas, datadas do Devoniano, enquanto os musgos verdadeiros aparecem em rochas do Carbonífero inicial, apresentando-se bem estabelecidos durante o Permiano, com algumas ordens mantidas até os dias atuais. No entanto, o registro de musgos é mais claro do que os de antóceros, o qual está baseado somente em esporos, provenientes do Cretáceo. Percebe-se, contudo, que a maioria das briófitas encontradas no Terciário tem registro entre as espécies modernas, informação que traz subsídios à hipótese de que as famílias modernas tenham surgido em tal época (Cardoso & Iannuzzi, 2004).

A teoria sobre a origem e a evolução do grupo não está totalmente esclarecida, pois o registro fóssil é insuficiente para uma conclusão, mas é possível afirmar que as formas mais antigas nos remetem, provavelmente, a um ancestral similar às briófitas, que obteve sucesso na conquista do ambiente continental, alternando fases de produção de gametas (fase gametofítica) e produção de esporos (fase esporofítica). Isso demonstra o importante papel dessas plantas no estudo sobre a conquista e o domínio da vida nos ambientes terrestres neste planeta.

## Referências

- BEHRENSMEYER, A. K.; DAMUTH, J. D.; DIMICHELE, W.; POTTS, R.; SUESS, H. D. & WING, S. (eds.). 1992. *Terrestrial ecosystems through time. Evolutionary Paleocology of Terrestrial Plants and Animals*. The University of Chicago Press, Chicago, 568 p.
- CARDOSO, N. & IANNUZZI, R. 2004. Briófitas fósseis do Carbonífero da Bolívia. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 7: 111-116.
- CHANDRA, S. 1995. Bryophytic remains from the early Permian sediments of India. *The Palaeobotanist*, 43(2): 16-48.
- CLARKE, G. C. S. & DUCKETT, J. G. 1979. *Bryophyte Systematics*. Systematics Association and British Bryological Society, London, 582 p.
- GERRIENNE, P.; DILCHER, D. L.; BERGMASCHI, S.; MILAGRES, I.; PEREIRA, E. & RODRIGUES, M. A. C. 2006. An exceptional specimen of the early land plant *Cooksonia paranensis*, and a hypothesis on the life cycle of the earliest eutracheophytes. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 142(3-4): 123-130.
- HOFFMEISTER, W. 1851. *Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen, und der Samenbildung der Conifer*. Leipzig, 240 p.
- JOLY, A. B. 2002. *Botânica: Introdução à Taxonomia Vegetal*. 13ª ed., Editora Nacional, Rio de Janeiro, 778 p.
- JUDD, W. S.; CAMPBELL, C. S.; KELLOGG, E. A.; STEVENS, P. F. & DONOGHUE, M. J. 2008. *Sistemática Vegetal, Um enfoque filogenético*, 3ª ed., Artmed Editora, Porto Alegre, 612 p.
- KENRICK, P. & CRANE, P. R. 1997. *The origin and Early Diversification of Land Plants. A Cladistic Study*. Smithsonian series in comparative studies evolutionary biology. Smithsonian Institution Press, Washington & London, 441 p.
- MARGULIS, L. & SCHWARTZ, K. V. 2001. *Cinco Reinos. Um guia ilustrado dos filós da vida na Terra*. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro, 497 p.
- MEYEN, S. 1987. *Fundamentals of Paleobotany*. Chapman and Hall, Londres, 432 p.
- MICHEL, E. L. 2001. *Hepáticas Epífitas sobre o Pinheiro-Brasileiro no Rio Grande do Sul*. Editora da UFRGS, Porto Alegre, 191 p.
- MILLER, H. A. 1982. Bryophyte evolution and geography. *Biological Journal of Linnean Society*, 18: 145-196.
- MUNE, S. E. & BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C. 2007. Revisão da taoflora interglacial neocarbonífera de Monte Mor, SP (Subgrupo



- Itararé), nordeste da Bacia do Paraná. *Revista Brasileira de Geociências*, 37: 32-45.
- RAVEN, P. H.; EVERT, R. F. & EICHHORN, S. E. 2007. *Biologia Vegetal*. 7ª ed., Guanabara Koogan, Rio de Janeiro, 830 p.
- RICHARDSON, J. B. 1985. Lower Palaeozoic sporomorphs: their stratigraphical distribution and possible affinities. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, B309: 201-205.
- STEWART, W. S. & ROTHWELL, G. W. 1993. *Paleobotany and Evolution of Plants*. 2ª ed., Cambridge University Press, Cambridge, 521 p.
- TAYLOR, T. N. & TAYLOR, E. L. 1993. *The Biology and Evolution of Fossil Plants*. Prentice-Hall Inc., New Jersey, 782 p.



## TAXA COM AFINIDADES INCERTAS

Margot Guerra Sommer  
Etiene Fabbrin Pires



Estão incluídos neste grupo organismos com registro geológico do Ordoviciano ao Devoniano, com características morfoanatômicas que sugerem hábito terrestre pelo menos em uma parte do ciclo de vida, sem que, contudo, esteja esclarecida sua afinidade. Esses *taxa* são incluídos na divisão Nematophyta.

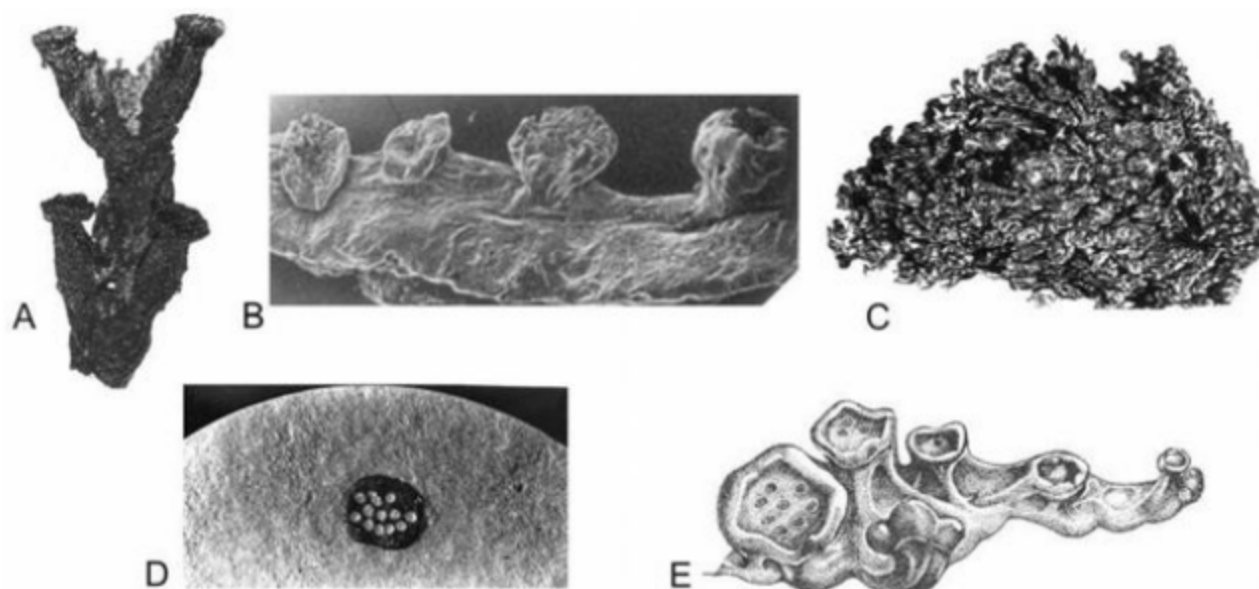
*Spongiophyton* (Mesodevonian) consiste em estruturas taloides (diâmetro 25 mm), comprimidas dorsiventralmente, ramificadas dicotomicamente, com ápices arredondados, recobertas por membrana orgânica semelhante à cutícula. A inferência de que esses talos cresciam em ambientes secos foi estabelecida com base na presença de poros em uma das superfícies do talo, onde a membrana é mais espessa. Marcas de paredes de células retangulares ocorrem impressas na superfície interna dessas membranas. Pequenos ramos partem dessa superfície (figura 12.1A, B, C). Segundo Chaloner *et alii* (1974), esses poros apresentam similaridade com aqueles encontrados em *Marchantites* e funcionariam na troca de gases, talvez representando um estágio inicial na formação de estômatos. Gensel *et alii* (1991), a partir de material procedente do Eodevonian do Canadá, fornecem importantes evidências a respeito do hábitat e do hábito dessas plantas. Dados morfológicos associados a dados sedimentológicos indicaram que *Spongiophyton* ocorria em densas colônias de hábito rasteiro em ambientes litorâneos associados a estuários. É sugerido um hábito dorsiventral em hábitat terrestre.

Guerra-Sommer (1993) registra a presença de *Spongiophyton* no Devoniano da Bacia do Paraná e estabelece considerações paleoecológicas e bioestratigráficas a respeito do gênero.

*Protosalvinia* (*Forestia*) é um organismo do Devoniano que tem sido vinculado a pteridófitas, algas, briófitas ou à vegetação semiaquática. Apresenta uma ampla variação morfológica, desde formas semi-circulares até clavadas (figura 12.1D, E), com diâmetros que atingem até 1 cm. Phillips *et alii* (1972) sugerem que essas formas representariam diferentes fases de crescimento de um único indivíduo, sendo que o talo ficaria mais clavado e desenvolveria depressões contendo esporos em estágios nas fases finais de desenvolvimento. Os conceptáculos hipodermis localizados no final dos talos contêm tétrades de esporos grandes (200 µm) com paredes espessadas (Niklas & Phillips, 1976). Taylor & Taylor (1987) demonstraram, através de estudos de ultraestrutura de parede, que os esporos resultaram de meioses, mas a presença de esporopolenina não foi constatada. Tem sido atribuída a esses organismos uma afinidade com algas, porém com estruturas adaptadas à vida em ambiente terrestre, sendo considerado um caso de convergência evolutiva. Niklas (1976), com base em evidências bioquímicas, sugere uma afinidade de *Protosalvinia* com Phaeophyceae.

Melo & Loboziak (2003) registram a ocorrência da *Zona Protosalvinia* no Devoniano da Bacia do Amazonas.





**Figura 12.1** Taxa com afinidades incertas. (A, B, C) *Spongiophyton* (modificado de Gensel *et alii*, 1991). (D) *Protosalvinia*. (E) Reconstituição de *Protosalvinia*, que combina características de *Protosalvinia ravenna* e *P. arnoldii* (modificado de Stewart, 1983).

*Orestovia* corresponde a talos comprimidos procedentes do Devoniano e tem sido considerada intermediária entre *Protosalvinia* e plantas terrestres. Ao longo da extensão desses eixos ocorrem, internamente, estruturas semelhantes a traqueídeos, portando espessamentos de anelares a reticulados na parede interna. Na superfície externa dos tubos ocorrem espessamentos irregulares, aos quais tem sido atribuída função secretora. Estômatos com orientação longitudinal ocorrem dispersos entre os tubérculos.

*Nemathotallus* apresenta finas incrustações com alguns centímetros de diâmetro, recobertas por delicada cutícula, que é franjada na superfície interna. Presos a essa superfície interna da cutícula ocorrem, frequentemente, tubos lisos. Perfurações ornamentadas ocorrem ocasionalmente nas cutículas, para as quais tem sido sugerida uma função semelhante a estômatos. Cutículas dispersas com padrões semelhantes às encontradas em *Nemathotallus* têm sido registradas em rochas do intervalo Ordoviciano–Devoniano. Outras funções potenciais desses poros seriam de liberação de gametas e de respostas a injúrias (Edwards & Rose, 1984).

Eixos silicificados, que atingem até 90 centímetros de diâmetro, procedentes do Devoniano, com superfície externa lisa ou ornamentada por costelas, não

ramificados, identificados com *Protaxites*, têm sido incluídos tentativamente em Phaeophyta. Seções delgadas revelaram uma constituição anatômica pseudoparenquimática, formada por tubos orientados longitudinalmente, organizados em dois tipos morfológicos. Os que apresentam diâmetro reduzido (9  $\mu$ m) ramificam-se, enquanto os maiores (diâmetro até 50  $\mu$ m), dispersos, apresentam paredes espessas, estriadas e com material orgânico formando placas anastomosadas. Associada à parede externa ocorre uma bainha de hifas. Lacunas dispersas no pseudoparênquima contêm em seu interior restos de tecido e hifas, sendo-lhes atribuída uma origem resultante da ação de parasitas. Análises ultraestruturais dos tubos menores revelaram a presença de septos com perfurações; os tubos maiores têm sido comparados aos tubos crivados das algas Phaeophyta. Análises quimiotaxonômicas têm sugerido uma grande afinidade desses organismos com algas, porém a presença de cutina e suberina indica hábito terrestre. Niklas & Smocovitis (1983) concluem que essas plantas representariam grupos algálicos em processo de adaptação ao ambiente terrestre no Devoniano, mas que não sobreviveram.

*Parka* é muito semelhante à *Coleochaete*, uma alga atual que tem sido considerada protótipo das plantas terrestres. Os espécimes de *Parka* caracterizam-se por

formato oval, margens onduladas e diâmetro de até 0,7 centímetro. A presença de impressões de células na superfície de espécimes comprimidos sugere organização pseudoparenquimatosa. Na superfície dos talos ocorrem estruturas discoidais chamadas de esporângios, muitos deles contendo corpos considerados como esporos, sem marca trilete. As características ultraestruturais desses esporos levaram Hemsley (1990) a compará-los com os de hepáticas.

## Referências

- CHALONER, W. G.; MENSAH, M. K. & CRANE, M. D. 1974. Non-vascular land plants from the Devonian of Ghana. *Palaeontology*, 17: 925-947.
- EDWARDS, D. & ROSE, V. 1984. Cuticles of *Nematothallus*: A further enigma. *Bot. J. Linn. Soc.*, 88: 35-54.
- GENSEL, P. G.; CHALONER, W. G. & FORBES, W. H. 1991. *Spongiophyton* from the Lower Devonian of New Brunswick and Quebec, Canada. *Palaeontologym*, 34: 149-168.
- GUERRA-SOMMER, M. 1993. *Spongiophyton* nas bacias intracratônicas brasileiras: considerações paleoecológicas e bioestratigráficas. *Pesquisas em Geociências* (UFRGS), 20(1): 70-77.
- HEMSLEY, A. R. 1990. *Parka decipiens* and land plant spore evolution. *Histological Biology*, 4: 39-50.
- MELO, J. H. G. & LOBOZIAK, S. 2003. Devonian-Early Carboniferous miospore biostratigraphy of the Amazon Basin, Northern Brazil. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 124(3-4): 131-202.
- NIKLAS, K. J. 1976. The chemotaxonomy of *Parka decipiens* from the lower Old Red Sandstone, Scotland (UK). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 21: 205-217.
- NIKLAS, K. J. & PHILLIPS, T. L. 1976. Morphology of *Protosalvinia* from the Upper Devonian of Ohio and Kentucky. *American Journal of Botany*, 63: 9-29.
- NIKLAS, K. J. & SMOCOVITIS, V. 1983. Evidence for a conducting strand in early Silurian (Llandoveryan) plants: implications for the evolution of the land plants. *Paleobiology*, 9: 126-137.
- PHILLIPS, T. L.; NIKLAS, K. J. & ANDREWS, H. N. 1972. Morphology and vertical distribution of *Protosalvinia* (*Forestia*) from the New Albany Shale (Upper Devonian). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 14: 171-196.
- STEWART, W. N. 1983. *Paleobotany and the evolution of plants*. New York, Cambridge University Press, 405 p.
- TAYLOR, W. A. & TAYLOR, T. N. 1987. Spore wall ultrastructure of *Protosalvinia*. *American Journal of Botany*, 74: 437-443.





## PTERIDÓFITAS

Roberto Iannuzzi

Nelsa Cardoso



As plantas vasculares terrestres existem há pelo menos 430 milhões de anos, sendo as Pteridófitas atuais plantas sem sementes que descendem de grupos primitivos vascularizados como Rhyniopsida. Pteridófitas são popularmente conhecidas como “samambaias”, embora aí estejam incluídos também grupos distintos, tais como cavalinhas e licófitas. São plantas, em geral, terrícolas, rupícolas ou epífitas, tendo também representantes aquáticos. Apresentam marcada alternância de fases/gerações, com o esporófito diploide, permanente e de vida livre, sendo nutricionalmente dependente do gametófito somente durante a fase inicial do seu desenvolvimento (Raven *et alii*, 2001; Tryon & Tryon, 1982).

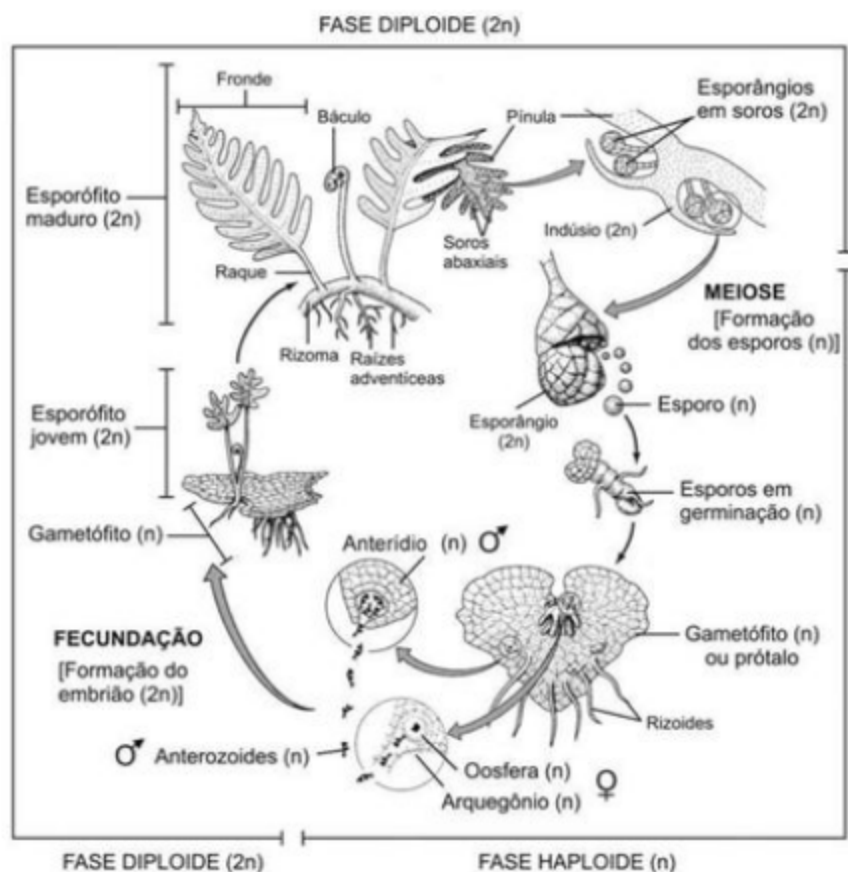
### Morfologia

O esporófito produz esporos em estruturas especializadas chamadas esporângios, as quais podem ter formas variadas de acordo com a espécie. O gametófito, também chamado prótalo, é haploide, clorofilado e possui rizoides, porém, tem vida curta e é totalmente dependente da umidade no meio para efetuar a fecundação. Sua reprodução é oogâmica e os gametas se desenvolvem no interior de gametângios, sendo a oosfera interna ao arquegônio e os anterozoides

internos aos anterídios. A reprodução sexuada gera células diploides – esporócitos – as quais, ao sofrerem meiose, internamente aos esporângios presos ao esporófito, originam esporos que se desenvolvem em um novo gametófito haploide quando em contato com substrato adequado (figura 13.1). As plantas atuais estão posicionadas em três classes: Lycopsidea, Equisetopsida e Filicopsida (Kenrick & Crane, 1997).

### Classificação

Apesar de as classificações botânicas (Raven *et alii*, 2001; Judd *et alii*, 2009) e paleobotânicas tradicionais serem mais amplamente conhecidas (Taylor & Taylor, 1993; Stewart & Rothwell, 1993), neste capítulo adotar-se-á a classificação proposta por Kenrick & Crane (1997), como adaptada por Willis & McElwain (2002), uma vez que ela é a única que aplica técnicas de sistemática filogenética (= análise cladística) baseada tanto na morfologia dos táxons atuais como dos fósseis de plantas esporofíticas. Porém, dentro da subclasse Polypodiidae foi utilizada, tanto em nível de ordem como de famílias, a classificação adotada por Taylor & Taylor (1993), tendo em vista que a proposta por Kenrick & Crane (1997) não detalha em nível de famílias o grupo das Polypodiidae.



**Figura 13.1** Ciclo de vida de uma pteridófita homosporada (no caso, *Polypodium* sp.). Note a fase haploide (n) que inicia com a formação de esporos haploides a partir da meiose, e termina com a fecundação dos gametas dando início à fase diploide (2n). O conjunto composto pelos esporângios e o tecido protetor, este quando presente, é denominado de indúcio, constitui um soro. Apesar de ambas as fases darem origem a indivíduos independentes e fotossintéticos, apenas o esporófito possui raízes e tecidos vasculares (modificado de Judd *et alii*, 2009).

## Classificação Cladística das Pteridófitas Atuais e Formas Afins

### INFRARREINO EMBRIOBIOTAS

#### Superdivisão Polysporangiomorpha

#### Divisão Tracheophyta

##### Classe Rhyniopsida †

#### Subdivisão Lycophytina

##### Classe Lycopsidea

##### Ordem Drenaphycales †

##### Ordem "Lycopodiales"

##### Ordem Protolpidodendrales †

##### Ordem Selaginellales

##### Ordem Isoetales

#### Classe Zosterophyllopsida †

##### Ordem Sawdoniales †

##### Família Sawdoniaceae †

##### Família Barinophytaceae †

##### Família "Glosslingiaceae" †

##### Família Hsuaceae †

#### Subdivisão Euphyllophytina

#### Infradivisão Moniliformopses

##### Classe "Cladoxylopsida" †

##### Subclasse "Cladoxyliidae"

##### Subclasse Stauropteridae

##### Subclasse Zygopteridae

##### Classe Equisetopsida

##### Classe Filicopsida

##### Subclasse Ophioglossidae

##### Subclasse Psilotidae

Subclasse Marattiidae

Subclasse Polypodiidae

Ordem Ficales

Família Botryopteridaceae †

Família Anachoropteridaceae †

Família Psalixochlaenaceae †

Família Sermayaceae †

Família Tedeaceae †

Família Osmundaceae

Família Schizaceae

Família Gleicheniaceae

Família Dicksoniaceae

Família Cyatheaceae

Família Matoniaceae

Família Loxomataceae

Família Dipteridaceae

Família Polypodiaceae

Família Tempskyaceae †

Ordem Marsileales

Ordem Salviniaceae

† grupos extintos

## Divisão Tracheophyta

As traqueófitas são constituídas por dois grupos bem definidos: o das Rhyniopsida e o das “Eutracheophyta” (Tracheidaceae *sensu* Bremer, 1985), grupo informal que reúne todas as plantas vasculares viventes, além da maioria das formas fósseis (figura 13.2). As traqueófitas são caracterizadas por possuir células condutoras de água com espessamentos anulares ou helicoidais e pela deposição lignina nas superfícies internas das paredes dos traqueídes. As Rhyniopsida são um grupo basal extinto de plantas vasculares composto por plantas do tipo *Rhynia* (figura 13.3A) e definido como no item abaixo. Já “Eutracheophyta”, por sua vez, distingue-se (i) pelas paredes espessas e lignificadas de seus traqueídes, (ii) pela presença de pequenas aberturas irregulares entre os espessamentos ou mesmo dentro das pontuações em seus traqueídes, (iii) pela ocorrência de um **esteroma** em seus talos (= zona periférica do caule constituída de camadas de células de parede espessada, resistentes à decomposição, equivalente ao córtex das plantas lenhosas) e (iv)

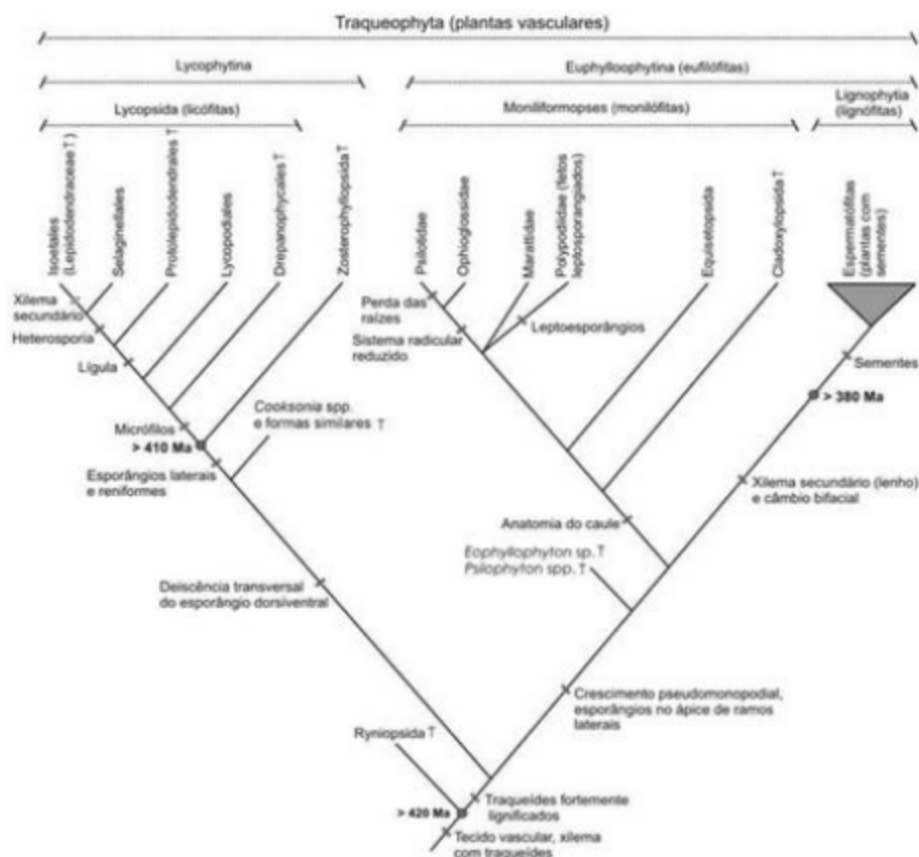
pela especialização do mecanismo de deiscência dos esporângios em distintos tipos de abertura (Kerinc & Crane, 1997).

As “Eutracheophyta” abarcam vários grupos, como o das Lycophytina, que compreende todas as Lycopsida (= licófitas) e as extintas Zosterophyllopsida, e o das Euphyllophytina (= eufilófitas), que corresponde a todas as plantas vasculares viventes e formas fósseis basais que incluem plantas do tipo *Psilophyton* (= Trimerophytina *sensu* Banks, 1975) (figura 13.2). Além disso, formas primitivas do tipo *Cooksonia* (figura 13.3B e C), antes consideradas como ancestrais de todas as demais plantas terrestres, têm sido incluídas recentemente entre “Eutracheophyta” (Kerinc & Crane, 1997; Willis & McElwain, 2002; Judd *et alii*, 2009), mas como táxons-irmãos das Lycophytina. As relações de parentesco e características diagnósticas dos principais táxons e grupos de plantas vasculares são apresentadas no cladograma da figura 13.2.

## A. Classe Rhyniopsida (Devoniano Inferior–Superior)

Corresponde a um grupo pobremente entendido de plantas vasculares considerado como um grupo-irmão das “Eutracheophyta”. As Rhyniopsida, também denominadas informalmente de riniófitas, são diferenciadas: (i) por seu tipo distinto de ramificação adventícia (= tipo *Rhynia*), onde pequenas projeções hemisféricas dão origem a ramos laterais sem continuidade dos feixes vasculares, (ii) pela existência de uma camada de abscisão ou isolamento na base do esporângio, (iii) pela conexão do esporângio a um tapete de células formando um tecido e (iv) pela presença de traqueídes do tipo S, exclusivos deste grupo (Kerinc & Crane, 1997). Apesar de não ser equivalente às Rhyniophytina *sensu* Banks (1975b), pois não inclui gêneros anteriormente relacionados às riniófitas, como *Horneophyton*, *Aglaophyton* e *Cooksonia*, compreende *Rhynia gwynne-vaughanii* (figura 13.3A), uma das espécies mais bem conhecidas da famosa localidade de Rhynie Chert, na Escócia, *Huvenia kleui*, *Stockmansella langii* e outras formas normalmente colocadas no gênero *Taeniocrada*.





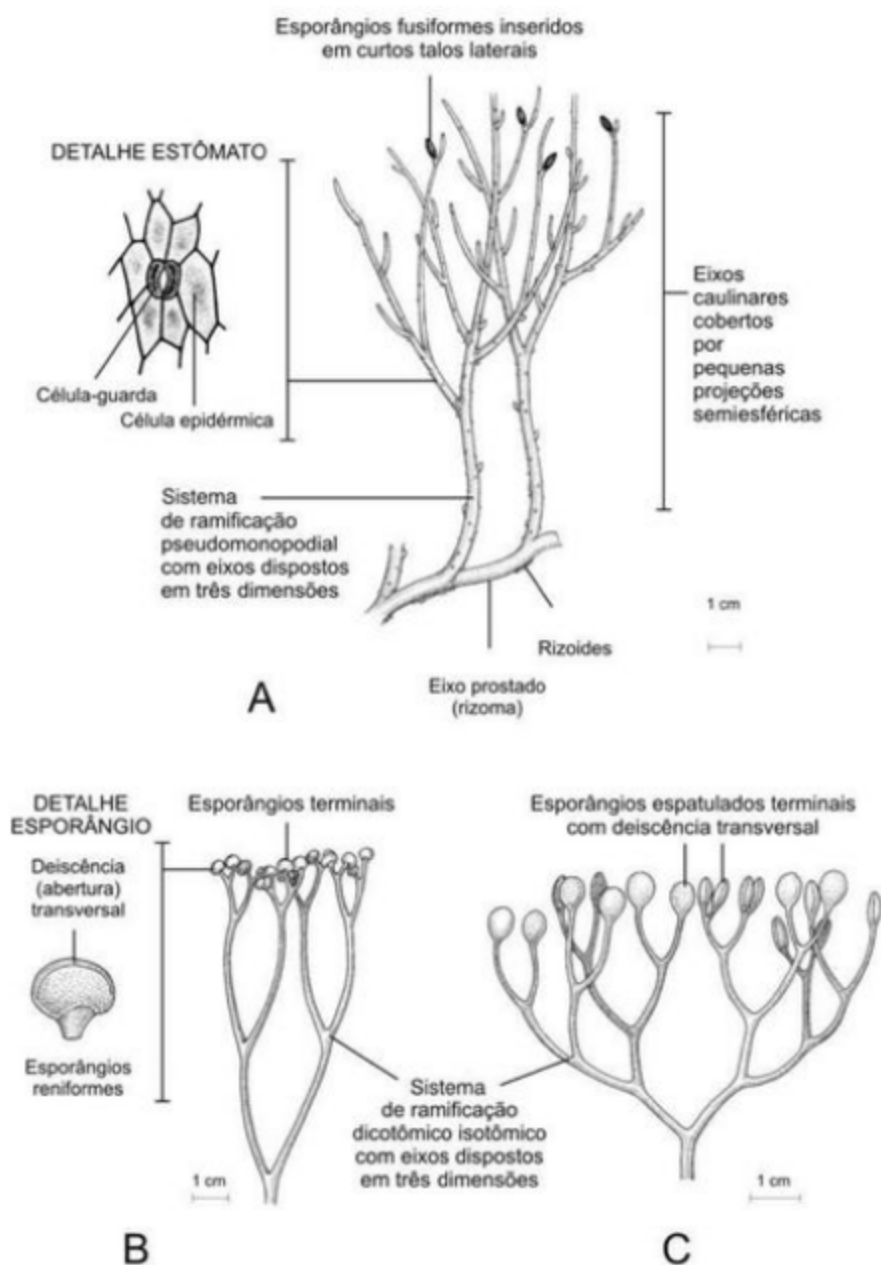
**Figura 13.2** Filogenia das traqueófitas (plantas vasculares) e os principais caracteres diagnósticos (= sinapomorfias) dos principais grupos ou clados. Note a posição basal das Rhyniopsida e a separação precoce entre a linhagem das Lycophytina (zosterófitas e licófitas) e a das demais plantas vasculares ou Euphyllophytina (eufilófitas). Dentro das Euphyllophytina identificam-se dois grupos, os das Moniliformopses ou monilófitas que corresponde a plantas sem sementes, e o das Lignophytia ou lignófitas que representa as plantas com sementes. Note a posição basal dos gêneros *Psilophyton* e *Eophyllophyton* em relação às eufilófitas. Legenda: Ma = milhões de anos atrás; † = clado ou táxon extinto (modificado de Judd *et alii*, 2009, a partir de dados de Kenrick & Crane, 1997).

### Subdivisão Lycophytina

(Siluriano Superior–Atual)

As Lycophytina correspondem a todas as licófitas viventes ou extintas (= Lycopsida), e ao grupo-irmão extinto das Zosterophylloids, representado pelas plantas do tipo *Zosterophyllum* (figura 13.2). O grupo é definido (i) pela presença de esporângios mais ou menos reniformes, (ii) pela marcada dorsiventralidade de seus esporângios, (iii) pela

deiscência isovalvada (uma valva) ao longo da margem distal dos esporângios, (iv) pelo conspícuo espessamento celular ao longo da linha de deiscência dos esporângios, (v) por seus esporângios inseridos lateralmente sobre curtos pedicelos, e (vi) pela diferenciação em um xilema exarco (Kenrick & Crane, 1997). Apesar de pertencer às Lycophytina, a espécie *Zosterophyllum myretonianum* não é incluída em nenhum clado dentro desta subdivisão por Kenrick & Crane (1997).



**Figura 13.3** Representante das Rhyniopsida e outras plantas vasculares basais. (A) Reconstrução de *Rhynia gwynne-vaughanii*, mostrando o hábito herbáceo com eixo prostrado (= rizoma) e eixos aéreos ornados por pequenas projeções semiesféricas e suportando, em curtos talos laterais distais, esporângios fusiformes, detalhe de um estômato com suas células encontrado nos eixos aéreos, Devoniano Inferior da Escócia (modificados de Kenrick & Crane, 1997, e Stewart & Rothwell, 1993). (B) Reconstrução de *Cooksonia caledonica*, apresentando o sistema primitivo de ramificação simpodial (dicotômico isotômico) e detalhe do esporângio reniforme terminal, Devoniano Inferior da Escócia. (C) Reconstrução de *Uskiella spargens*, mostrando o sistema de ramificação simpodial e esporângios espatulados terminais isovalvados (deiscência transversal), Devoniano Inferior (A e B modificados de Kenrick & Crane, 1997).

## B. Classe Lycopsidea (Siluriano Superior–Atual)

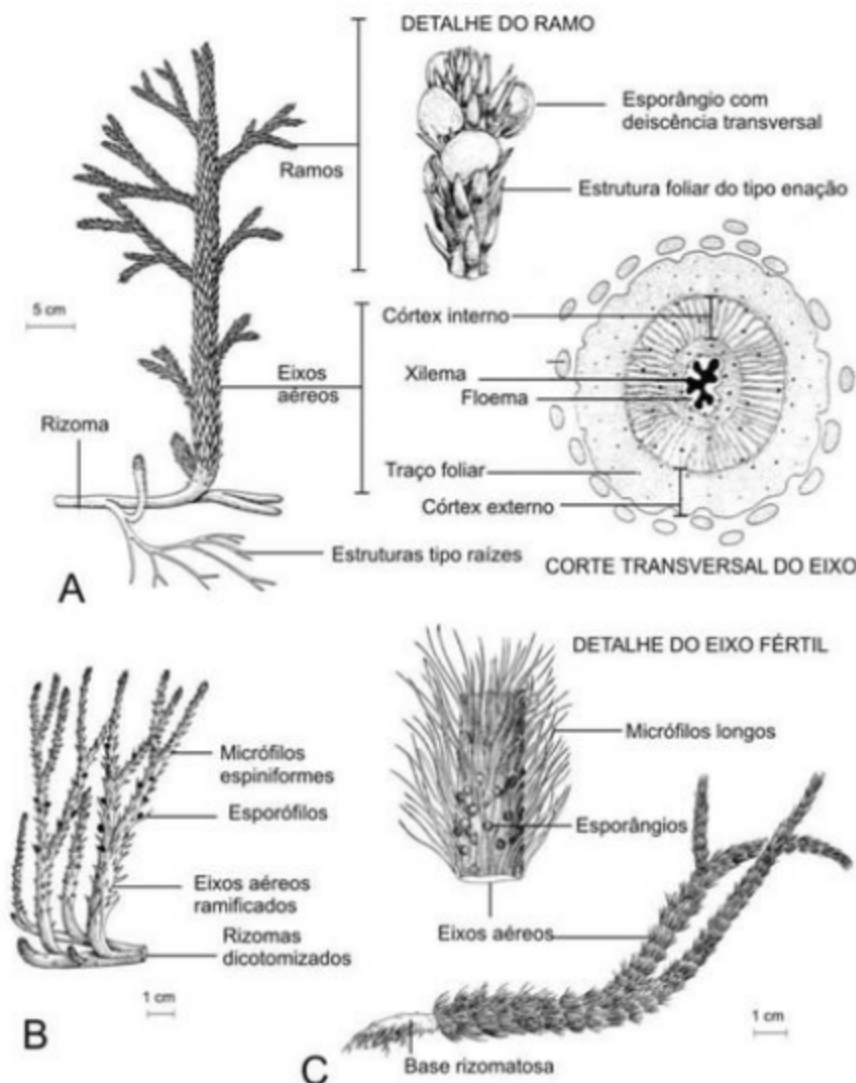
As Lycopsidea foram um grupo muito importante, abundante e diversificado durante o Neopaleozoico, especialmente no intervalo Carbonífero–Permiano. Compunham-se de elementos que ocupavam todos os estratos, desde plantas herbáceas até arbóreas dominantes, constituindo-se muitas vezes nos indivíduos de maior porte e biomassa das comunidades. Atualmente, no entanto, são representados por apenas três famílias: Lycopodiaceae, Selaginellaceae e Isoetaceae. As Lycopsidea são definidas pelas seguintes feições (ou sinapomorfias): (i) presença de **micrófilos**; (ii) feixe do xilema estelado ou sifonostélico (= com cavidade medular); (iii) vascularização foliar; (iv) ocorrência de

**esporófilos** (= estreita associação dos esporângios com as folhas) e (v) perda da vascularização dos esporângios.

### Ordem Drepanophycales (Siluriano Superior–Devoniano Superior)

As Drepanophycales correspondem a umas poucas formas ancestrais que compartilham algumas feições diagnósticas de Lycopsidea e por isso foram colocadas como um grupo basal da classe. Distinguem-se dos demais grupos, no entanto, apenas pela ocorrência de pequenos bulbos laterais (Kenrick & Crane, 1997). Entre seus representantes estão formas designadas aos gêneros *Asteroxylon*, *Baragwanathia* e *Drepanophycus*, este último que dá nome ao grupo (figura 13.4).

**Figura 13.4** Licófitas fósseis da ordem Drepanophycales. (A) Reconstrução de *Asteroxylon mackiei*, mostrando o hábito herbáceo da planta com eixo prostrado (= rizoma), detalhe de ramo fértil suportando esporângios globosos e corte transversal do eixo aéreo, do Devoniano Inferior da Escócia. (B) Reconstrução de *Drepanophycus spinaeformis*, mostrando o hábito herbáceo da planta na qual de eixos prostrados dicotômicos (= rizomas) partem eixos aéreos também dicotômicos, Devoniano Inferior (A e B modificados de Stewart & Rothwell, 1993). (C) Reconstrução de *Baragwanathia longifolia* do Siluro–Devoniano da Austrália (modificado de Willis & McElwain, 2002).





**Ordem "Lycopodiales"**

(Devoniano Superior–Atual)

Em termos de classificação cladística, este é um grupo pobremente definido, sendo que sua monofilia está baseada apenas em seu tipo de esporo. Deste modo, diferenciam-se por apresentar as paredes dos esporos com morfologia "foveolada-fossulada" (Kenrick & Crane, 1997). Na prática, são normalmente distinguidas por serem as únicas licófitas viventes que não apresentam *lígulas* nos micrófilos (ver Ordem Protolépido-dendrales) e possuem um único tipo de esporo (= homósporo ou isósporo), apresentando, portanto, homosporia ou isosporia. As formas atuais mais comuns correspondem aos gêneros que pertencem à Família Lycopodiaceae, conhecidos popularmente como licópódios, dentre os quais se destacam: *Huperzia*, *Dyphasiastrum*, *Phlegmariurus*, *Lycopodiella* e *Lycopodium*, que dá nome ao grupo (figura 13.5A). Em termos de táxons fósseis, o mais conhecido é *Lycopodites*.

Dolianiti foi o primeiro a descrever formas referentes ao gênero *Lycopodites* no Brasil, identificadas para sedimentos do Grupo Curuá da Bacia do Amazonas, do Devoniano Médio (Dolianiti, 1967). Mais recentemente, formas atribuídas a *Lycopodites* foram descritas para depósitos do Grupo Itararé e da Formação Rio Bonito, da Bacia do Paraná, ambos de idade Permiano inicial, por Salvi *et alii* (2008).

**Ordem Protolépido-dendrales**

(Devoniano Médio–Superior)

Protolépido-dendrales é um grupo extinto, basal, pouco compreendido, cuja monofilia é apenas suportada pela presença de micrófilos característicos, divididos. Outras características do grupo são (i) ocorrência de ramificação anisotômica, (ii) de células epidérmicas do esporângio não sinuadas, e (iii) de deiscência radial dos esporângios. Juntamente com as Selaginellales e Isoetales (figura 13.5B e C), constituem-se em um dos três grupos de licófitas que apresentam *lígulas* e, portanto, são *liguladas* (figura 13.6). As *lígulas* correspondem a pequenas projeções em forma de escama presentes na face adaxial da base ou axila dos micrófilos de certas licófitas (figura 13.6) (Raven *et*

*alii*, 2001). São representantes do grupo as formas classificadas em *Leclercqia* (figura 13.7A), *Minarodendron*, *Haskinsia*, *Archeosigillaria* e *Colpodexylon*.

Restos fragmentados de caules relacionados às Protolépido-dendrales, tais como *Paleostigma*, *Archeosigillaria* e *Protolépido-dendron*, foram assinalados para a base da Formação Pimenteiras, Devoniano Médio da Bacia do Parnaíba, nordeste do Brasil. Outra forma possivelmente atribuída a este grupo, classificada em *Haplostigma*, também foi encontrada nas bacias do Parnaíba, na Formação Cabeças de idade Devoniano final, e do Paraná, na Formação Ponta Grossa do Devoniano médio (síntese em Dolianiti, 1972).

**Ordem Selaginellales**

(Carbonífero Inferior–Atual)

As Selaginellales são consideradas um grupo monofilético caracterizado (i) por seus esporângios mais ou menos esféricos, (ii) pelo mecanismo de deiscência distal e transversal dos esporângios, (iii) pela presença de quatro megásporos por megasporângio, (iv) pela suspensão do estelo em uma cavidade por células endodérmicas trabeculares e (v) pelos seus micrósporos equinados (Kenrick & Crane, 1997). Outra característica distintiva do grupo é a ocorrência de heterosporia, ou seja, a produção de dois tipos de esporos: micrósporos e megásporos (figura 13.6). Este modelo de reprodução é utilizado também pelas Isoetales (figura 13.5B). Não se pode esquecer que são, juntamente com as Protolépido-dendrales e Isoetales, um dos três grupos de licófitas liguladas. Principais gêneros atuais são *Selaginella* (figura 13.5C), que denomina o grupo, e *Stachygynandrum* e *Tetragonostachys*.

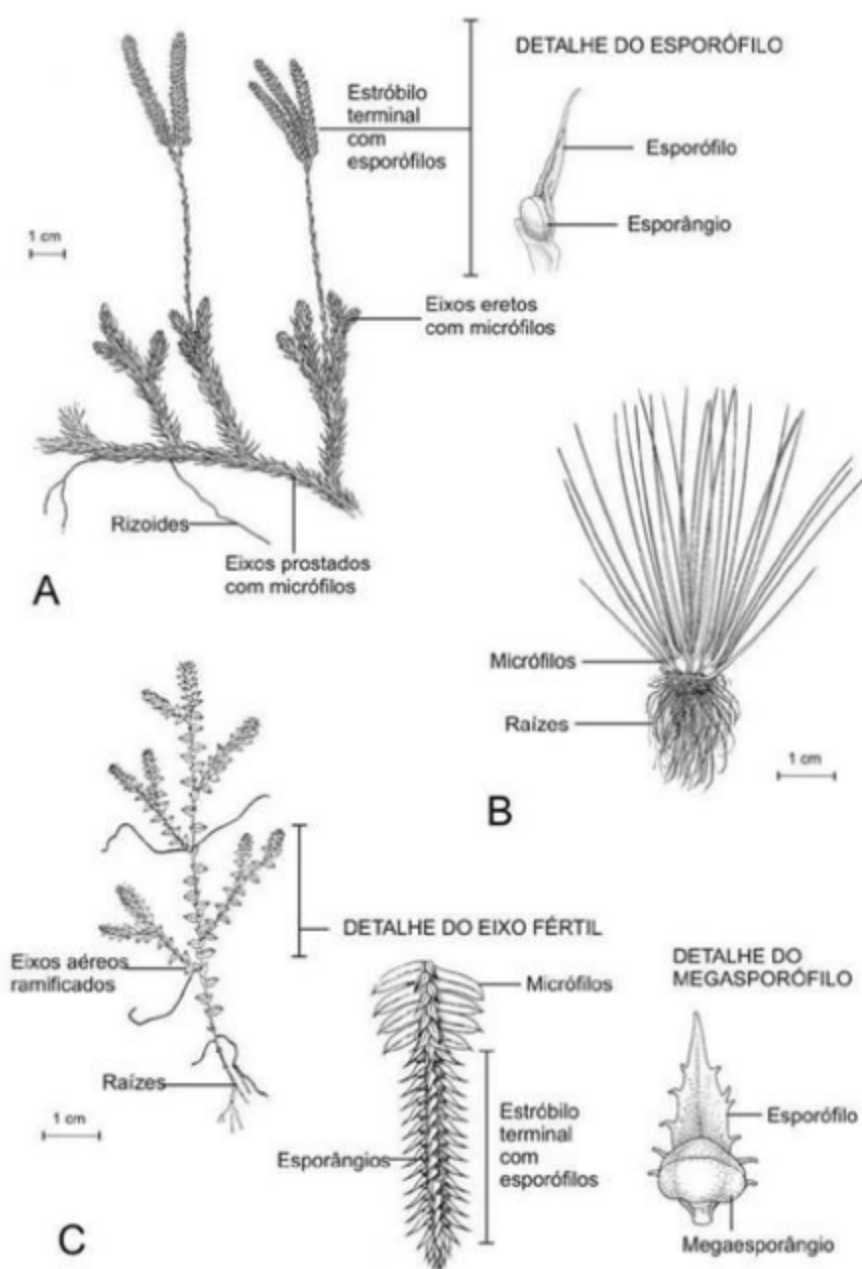
**Ordem Isoetales**

(Devoniano Superior–Atual)

As Isoetales formam com as Selaginellales os únicos grupos de licófitas liguladas e heterosporadas. Atualmente, é representado por apenas um gênero vivente, o *Isoetes*. O grupo distingue-se de todos os demais, segundo Kenrick & Crane (1997), por apresentar (i) câmbio unifacial (que promove o crescimento secundário do xilema), (ii) xilema monarca na raiz e

(iii) um crescimento bipolar que envolve o desenvolvimento de um sistema radicular do tipo "rizomórfico". No sistema do tipo "rizomórfico" cada eixo radicular ou rizoide contém um único feixe vascular **monarca** conectado a um dos lados de uma grande cavidade central, a qual é circundada por córtex. As licófitas que possuem este tipo de sistema radicular (denominado rizomorfo) são também denominadas de "licófitas rizomórficas".

As licófitas rizomórficas compreendem todas as espécies de *Isoetes* (figura 13.5B) e as licófitas arborescentes extintas, representando assim um grupo que varia de formas pseudo-herbáceas (atual *Isoetes*) a grandes elementos arbóreos. Os principais gêneros extintos atribuídos a essas licófitas foram *Paurodendron*, *Lepidodendron*, *Sigillaria*, *Diaphorodendron*, *Lepidophloios*, *Chaloneria*, *Pleuromeia* (figura 13.7B) e *Nathorstiana* (figura 13.7D).



**Figura 13.5** Licófitas viventes das ordens Lycopodiales, Selaginellales e Isoetales. (A) Representante atual de *Lycopodium clavatum*, mostrando o hábito herbáceo com eixos prostados e estróbilos terminais, além de detalhe do esporófilo (modificado de Kenrick & Crane, 1997). (B) Representante atual de *Isoetes bolanderi*, note o encurtamento do caule de onde partem as raízes e os tufos de micrófilos (modificado de Kenrick & Crane, 1997). (C) Representante atual de *Selaginella* sp., mostrando hábito e detalhes dos estróbilos e do megasporófilo (modificado de Judd *et alii*, 2009 e Kenrick & Crane, 1997).

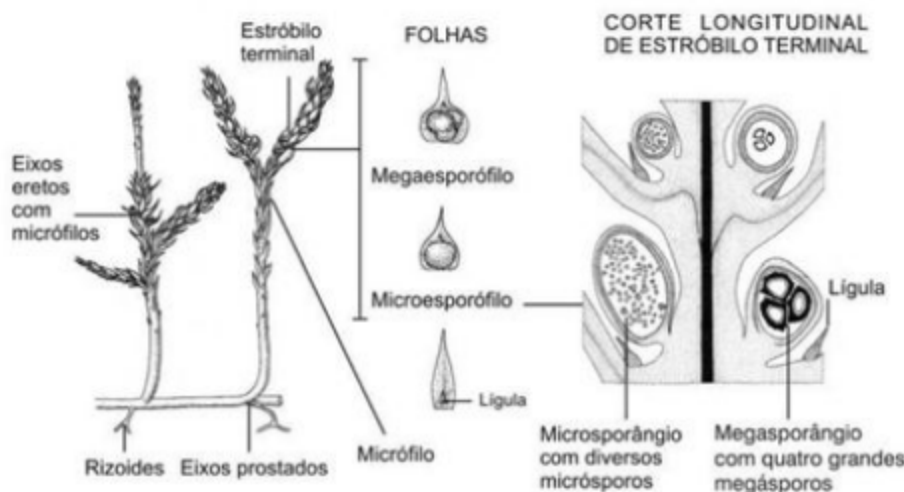


Formas dos gêneros *Bumbudendron*, *Brasilodendron* (figura 13.7C) e *Lycopodiopsis*, que na atual proposta sistemática são classificados entre as Isoetales, foram assinaladas para o Paleozoico Superior da Bacia do Paraná, no Brasil. Há a ocorrência de restos de *Bumbudendron*, *Brasilodendron* e *Lycopodiopsis* em depósitos do Carbonífero final do Grupo Itararé (Rösler, 1978; Millan, 1987), além disso, caules de *Brasilodendron* foram encontrados em estratos da sobrejacente Formação Rio Bonito, do Permiano inicial, onde são muito comuns e abundantes (Iannuzzi & Souza, 2005; Mune & Bernardes-de-Oliveira, 2007). Restos atribuíveis a *Lycopodiopsis* foram também assinalados para os níveis da Formação Teresina, do Permiano Médio (Rohn & Rösler, 2000).

### Família Lepidodendraceae (Carbonífero Superior–Permiano Inferior)

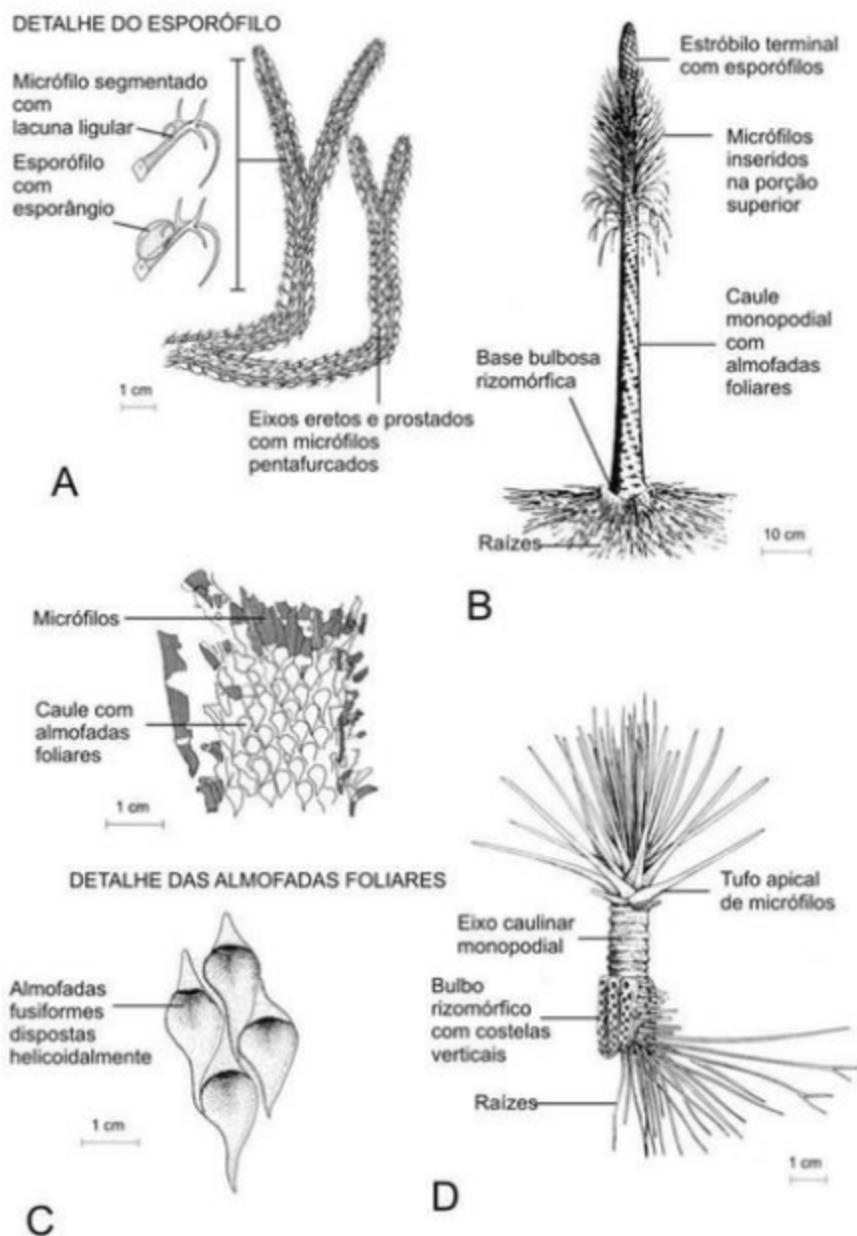
Constitui-se na mais famosa família de licófitas arbórescentes que predominaram nos pântanos do Carbonífero tardio da Europa e da América do Norte, expandindo-se para a Ásia, onde sobreviveram até o início do Permiano. Tendo em vista a significativa quantidade de matéria orgânica acumulada, acredita-se que tenham composto mais de dois terços de toda a biomassa existente na época (Willis & McElwain, 2002). O gênero mais conhecido é *Lepidodendron*, para

o qual foram estabelecidas mais de 100 espécies (figura 13.8A). As formas de *Lepidodendron* consistiam em indivíduos arbóreos que cresciam entre 10 e 35 metros, podendo alcançar até cerca de 50 metros de altura (Stewart & Rothwell, 1993). Há caules com diâmetros superiores a 1 metro, os quais eram eretos (= monopodiais) até o topo, onde bifurcavam várias vezes formando uma coroa de ramos distais cobertos de folhas filiformes longas (chegavam até cerca de 1 metro) e univervadas (= micrófilos), classificadas no morfôgênero *Cyperites* quando destacadas. As folhas eram inseridas diretamente no caule em áreas rômbricas, arranjadas de forma espiralada, denominadas de “almofadas foliares” e, quando descartadas, deixavam uma marca nas almofadas conhecida como “cicatriz foliar”. As almofadas apresentavam ainda pequenas cavidades ovais denominadas de parquírios, cuja função permanece desconhecida. O sistema vascular variava do tipo protostélico a sifonostélico, dependendo da porção da planta e apresentava crescimento secundário do xilema nas formas gigantes. O sistema radicular era único, constituído de eixos rizomáticos (= rizomorfos) que irradiavam do caule central, bifurcando-se algumas vezes e suportando, em disposição helicoidal, as raízes. Quando encontrado à parte, estes tipos de rizomas ou rizomorfos são denominados de *Stigmaria*. Eram plantas heterosporadas e os esporófilos arranjados em cones originados nas extremidades dos ramos distais, denominados de *Lepidostrobus*. Outros representantes bem conhecidos desta família são as formas classificadas em *Sigillaria* (figura 13.8B), *Diaphorodendron* e *Lepidophloios*.

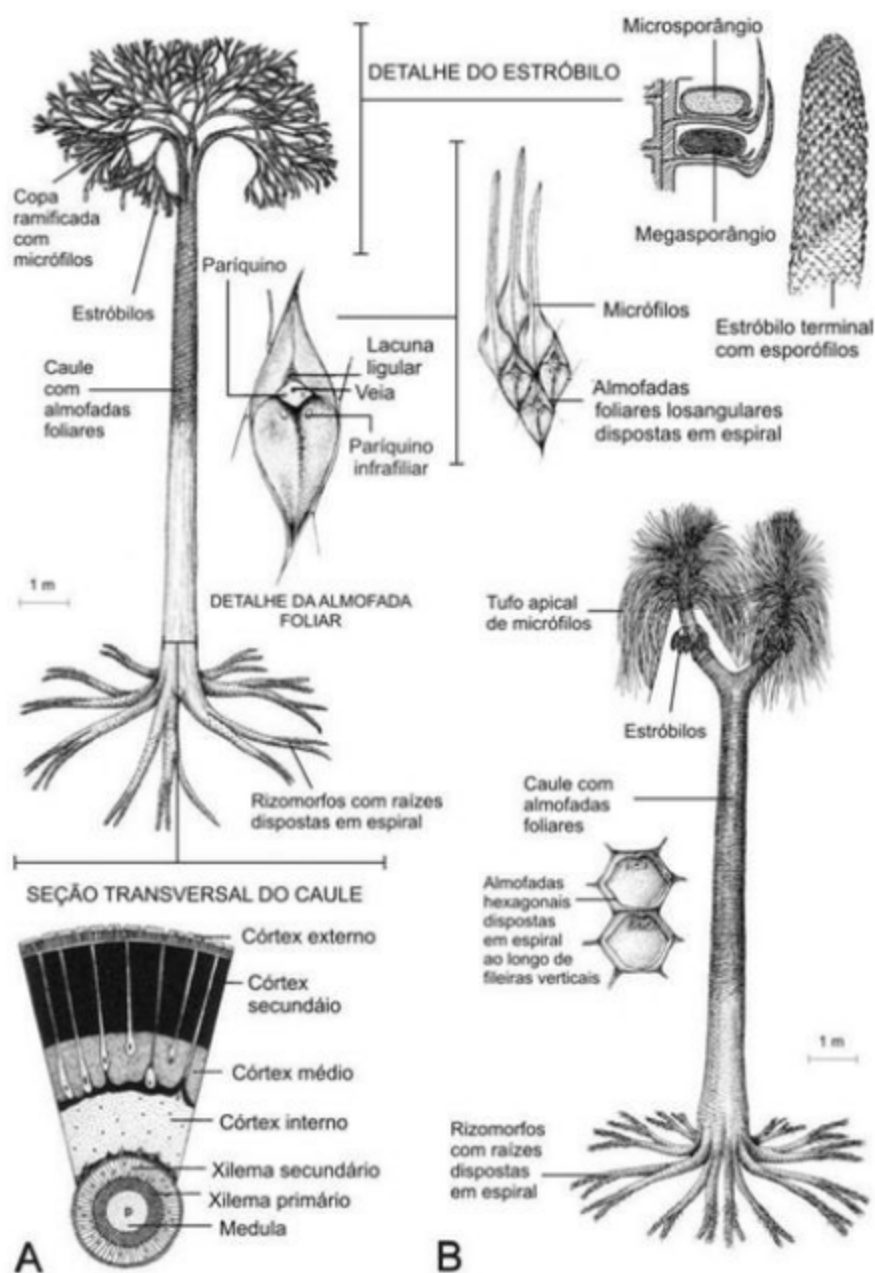


**Figura 13.6** Heterosporia em licófitas. Representante atual de *Selaginella* sp., mostrando hábito herbáceo da planta, detalhes das folhas estéreis (micrófilos) e férteis (esporófilos, i.e., micro e megasporófilos) e corte transversal de estróbilo terminal suportando micro e megasporângio (modificado de Stewart & Rothwell, 1993).





**Figura 13.7** Licófitas fósseis. (A) Reconstrução de *Leclercqia complexa*, mostrando hábito herbáceo da planta com eixos folhosos, no detalhe o micrófilo ligulado e um esporófilo, Devoniano Inferior (modificado de Kenrick & Crane, 1997). (B) Reconstrução *Pleuromeia sternbergi*, mostrando o hábito arbóreo da planta de caule sem bifurcações e estróbilo terminal característico, Triássico. (C) Caule de *Brasilodendron pedroanum*, com detalhe das almofadas foliares fusiformes de base sinuosa, Permiano Inferior do Brasil (modificado de Chaloner *et alii*, 1979). (D) Reconstrução de *Nathorstiana arborea*, mostrando o hábito arbóreo-arbustivo desta planta de caule curto e bulbo segmentado do Cretáceo Inferior (C e D modificados de Stewart & Rothwell, 1993).



**Figura 13.8** Licófitas fósseis da família Lepidodendraceae. (A) Reconstrução de *Lepidodendron* sp., mostrando o hábito arbóreo da planta, detalhes da almofada foliar, micrófilos e estróbilos biesporangiados (micro e megasporângios) e corte transversal do caule delineando os vários tipos de córtex, Carbonífero Superior. (B) Reconstrução de *Sigillaria* sp., mostrando o hábito arbóreo da planta e detalhes da almofada foliar; note a copa pouco ramificada e suportando longos micrófilos, Carbonífero Superior (A e B modificados de Stewart & Rothwell, 1993).

## C. Classe Zosterophyllopsida (Siluriano Superior–Devoniano Inferior)

As Zosterophyllopsida são um grupo de plantas totalmente extintas que foi muito diversificado e abundante durante o Devoniano. O grupo é caracterizado (i) por seu crescimento circinado e (ii) por seu exclusivo arranjo dos esporângios em duas fileiras lineares. Em Zosterophyllopsida, a maior parte dos táxons está contida dentro da Ordem Sawdoniales, exceto pela espécie *Zosterophyllum divaricatum* (figura 13.9A) que foi incluída apenas em nível de classe por Kenrick & Crane (1997).

### Ordem Sawdoniales (Siluriano Superior–Carbonífero Inferior)

As Sawdoniales são definidas (i) por sua ramificação pseudomonopodial, (ii) por seu sistema de ramificação planar e (iii) pela presença de eixos subordinados associados às dicotomias no sistema axial principal (Kenrick & Crane, 1997).

O grupo compreende quatro distintos subgrupos: a) Sawdoniaceae, composto por táxons espinhosos como o gênero *Sawdonia* que denomina todo o grupo; b) Barinophytaceae, um grupo de zosterófitas heterosporadas do Devoniano final; c) Glosslingiaceae, caracterizado por seus esporângios auriculares; d) Hsuaceae, um grupo mais derivado, onde ramos laterais suportam esporângios terminais o que demonstra uma significativa modificação do padrão de arranjo primitivo dos esporângios em duas fileiras, típico das Sawdoniales.

Seus principais representantes são formas classificadas em *Sawdonia*, *Barinophyton* e *Glosslingia* e *Hsua* (figura 13.9B–D).

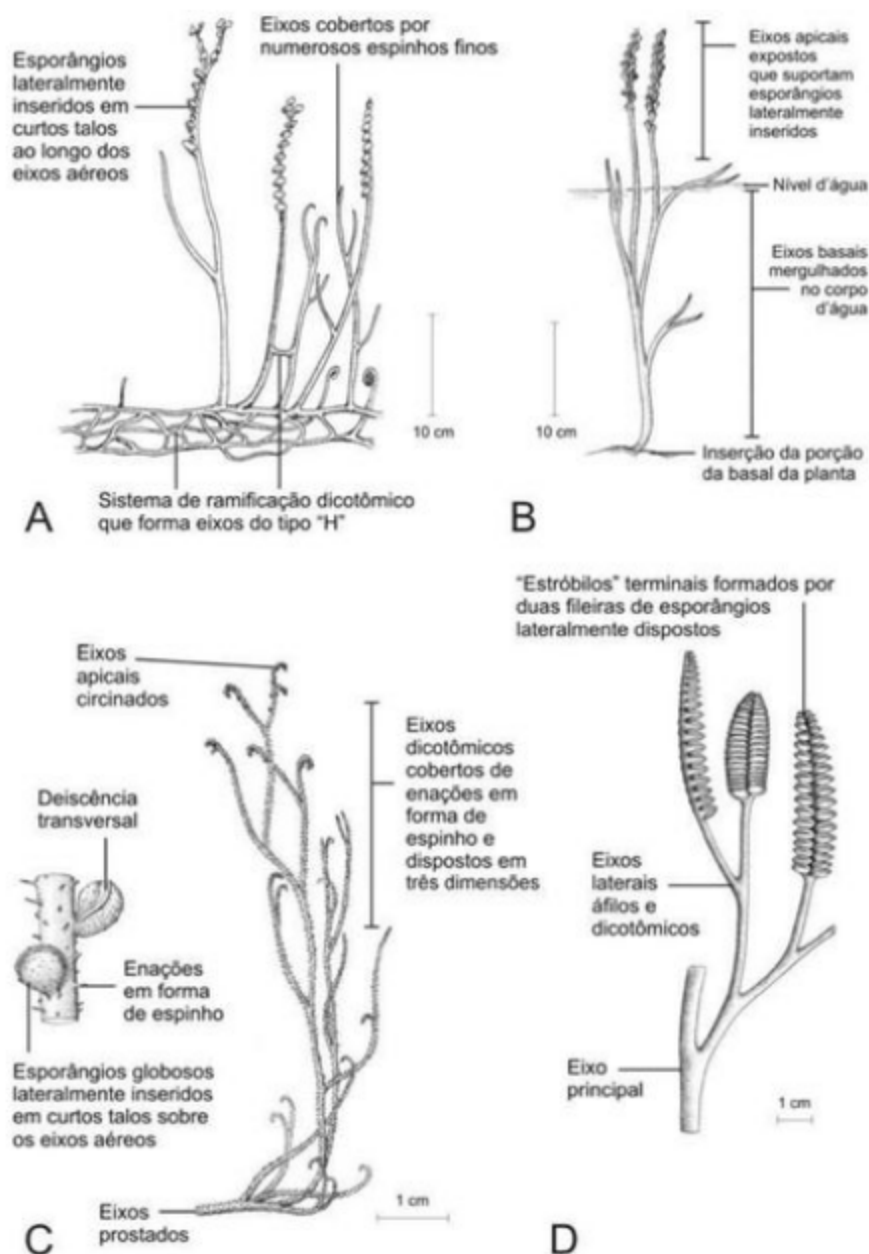
### Subdivisão Euphyllophytina (Devoniano Inferior–Atual)

As Euphyllophytina, ou eufilófitas, correspondem a todas as plantas vasculares viventes, exceto as licófitas, e incluem ainda formas fósseis basais de plantas do tipo *Psilophyton* (figura 13.2), conhecidas na literatura como Trimerófitas (Kenrick & Crane, 1997). É um grupo bem definido por apresen-

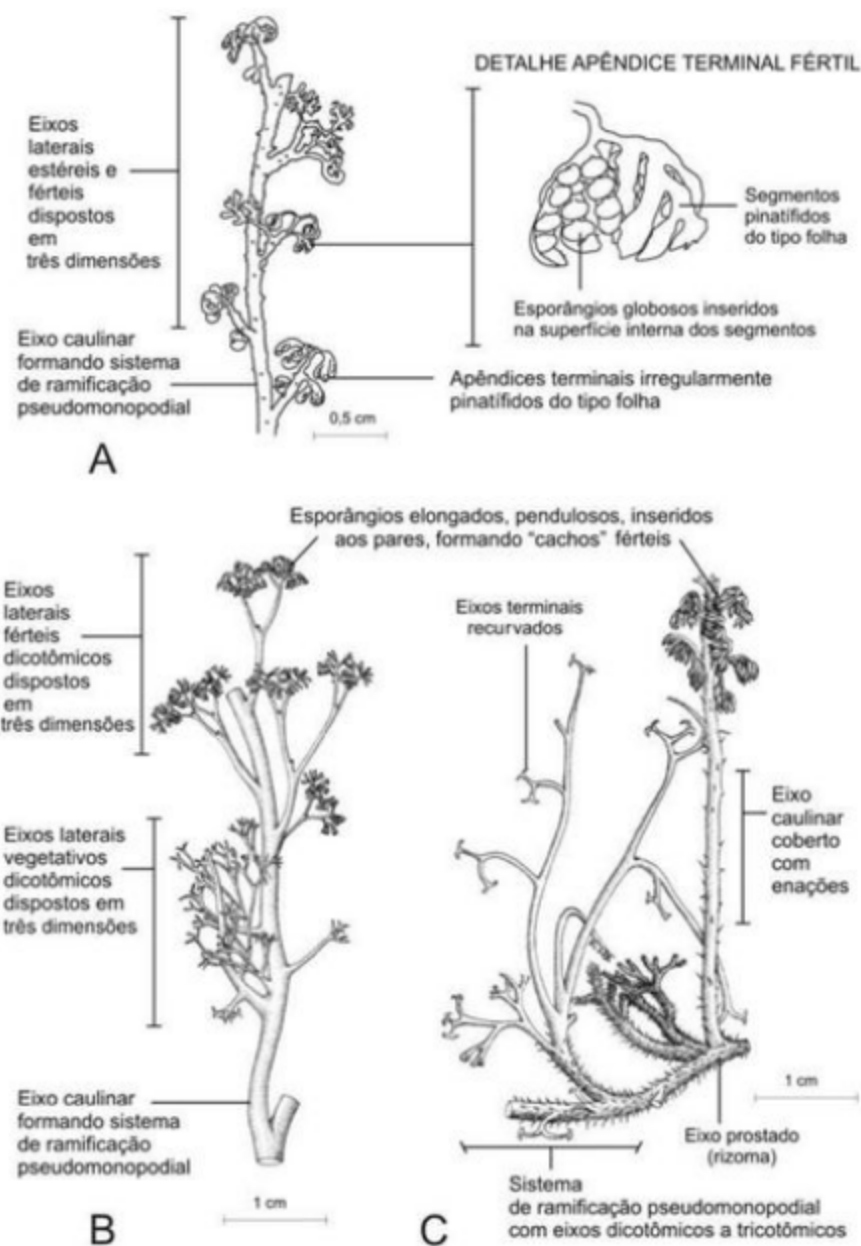
tar as seguintes características (ou sinapomorfias): a) sistema de ramificação pseudomonopodial ou monopodial, b) ramos laterais arranjados basicamente de forma helicoidal, c) presença de ramos vegetativos distais do tipo pínula (que nos táxons basais não são totalmente planares), d) os ápices dos ramos apresentam-se recurvados, e) células do metaxilema apresentam pontuações areoladas com espessamentos do tipo escalariformes, f) deiscências dos esporângios ao longo de um lado através de uma única fenda, g) xilema radialmente alinhado ao longo dos eixos maiores, h) esporângios reunidos aos pares em cachos terminais (Kenrick & Crane, 1997). Esta última feição pode ser considerada a mais relevante para reconhecer todo o grupo, pois a partir da especialização das zonas férteis nos representantes mais basais (p. ex. *Psilophyton dawsonii*), compostas de esporângios terminais pareados densamente agrupados, parecem ter derivado os esporangióforos peltados das Equisetopsida, os esporângios suportados pelas folhas das Filicopsida e os órgãos polínicos e as cúpulas contendo sementes das primeiras plantas com semente.

As Euphyllophytina mostram uma notável variação em termos de diversidade morfológica, ao se comparar, por exemplo, as Equisetopsida atuais com as Orchidaceae, indicando que o grupo alcançou uma extrema divergência evolutiva ao longo do tempo. Este grau de diferenciação do grupo torna-se mais acentuado se comparado com seu grupo-irmão, as Lycophytina, que se apresentam claramente como um clado bastante conservador (figura 13.2). Os representantes mais basais do grupo são as espécies extintas *Eophyllophyton bellum*, *Psilophyton dawsonii* e *P. crenulatum* (figura 13.10), do Devoniano inicial, as quais não foram formalmente incluídas em nenhum clado supragenérico por Kenrick & Crane (1997). Estes táxons são conhecidos como trimerófitas e eram classificados na Subdivisão Trimerophytina por Banks (1975), na Classe Trimerophytosida por Stewart & Rothwell (1993) e na Classe Trimerophyta por Taylor & Taylor (1993). No entanto, Kenrick & Crane (1997) consideraram, através de sua análise cladística, que as "Trimerófitas" são um grupo parafilético e, portanto, não compõem um clado válido. Por isso, o grupo foi desmembrado, sendo que boa parte dos táxons originalmente atribuídos às trimerófitas está incluída aqui (figuras 13.2 e 13.10), outros ficaram mais próximos às plantas produtoras de sementes (= espermafitas), como *Pertica*.





**Figura 13.9** Representantes das Zosterophylloids. (A) Reconstrução de *Zosterophyllum divaricatum*, mostrando o hábito herbáceo da planta e as características ramificações em H e esporângios inseridos lateralmente sobre talos, Devoniano Inferior (modificado de Willis & McElwain, 2002). (B) Reconstrução de *Zosterophyllum rhenanum*, indicando um hábito semiaquático da planta, Devoniano Inferior. (C) Reconstrução de *Sawdonia ornata*, mostrando um sistema de ramificação pseudomonopodial e eixos terminais circinados, note também as enações em forma de espinhos e esporângios globosos laterais aos eixos, Devoniano Inferior (B e C modificados de Stewart & Rothwell, 1993). (D) Reconstrução da porção distal do eixo lateral fértil de *Barinophyton citrulliforme*, mostrando esporângios reunidos em fileiras formando uma espécie de "estróbilos", Devoniano Inferior (modificado de Kenrick & Crane, 1997).



**Figura 13.10** Representantes basais das Euphyllophytina. (A) Reconstrução de parte da planta *Eophyllophyton bellum*, mostrando em detalhe os apêndices terminais férteis divididos em segmentos terminais pinatifidos (= pinas semisegmentadas) que suportam esporângios globosos, Devoniano Inferior da China (modificado de Gang & Gensel, 2001). (B) Reconstrução de *Psilophyton dawsonii*, apresentando eixos estéreis e férteis arranjados em um sistema de ramificação pseudomonopodial e esporângios inseridos aos pares e reunidos em "cachos", Devoniano Inferior do Canadá. (C) Reconstrução de *Psilophyton crenulatum*, destacando o sistema de ramificação com eixos dicotômicos a tricotômicos, eixos terminais curvados e esporângios reunidos em "cachos", Devoniano Inferior do Canadá (B e C modificados de Stewart & Rothwell, 1993).

### Infradivisão Moniliformopses (Devoniano Médio–Atual)

Este grupo contém todas as formas viventes das chamadas **pteridófitas**, popularmente conhecidas como samambaias, ou fetos (Filicopsida), e cavalinhas (Equisetopsida), bem como seus antepassados diretos (*Cladoxylopsida*) (figura 13.2). A feição morfológica que distingue este grupo dos demais é a ocorrência de um **protoxilema mesarco** confinado aos lobos externos do xilema da planta. São também denominados de “**monilófitas**” pelos botânicos modernos (Judd *et alii*, 2009).

### D. Classe *Cladoxylopsida* (Devoniano Médio/Superior–Permiano Inferior)

As *Cladoxylopsida* são consideradas como pré-fetos ou samambaias primitivas ou basais do Paleozoico. Na realidade, representantes como *Pseudosporochnus* (figura 13.11A) são consideradas por alguns autores como possíveis formas ancestrais de grupo viventes de fetos, como Marattiales, Ophioglossales, Osmundaceae e Schizaeaceae (Kenrick & Crane, 1997) (figura 13.2). A característica mais distintiva do grupo refere-se (i) ao formato **clepsidroide** (= em ampulheta) do xilema, mas tendem a possuir (ii) megáfios compostos complexos, derivados de sistemas de ramificação modificados, (iii) nenhum crescimento secundário e (iv) esporângios inscritos nos topos, nas margens ou nas superfícies abaxiais (= inferiores) dos segmentos ou pínulas (Kenrick & Crane, 1997).

O grupo subdivide-se em: a) Subclasse “*Cladoxyliidae*”, considerado como um grupo de pré-fetos, pois abarca as formas mais basais; b) Subclasse *Stauropteridae*, que representa formas arbustivas com frondes ou segmentos sem lâmina foliar desenvolvida; c) Subclasse *Zygopteridae*, relacionada a formas onde ocorre xilema secundário, uma feição incomum aos fetos em geral, como visto antes.

Os principais táxons conhecidos são *Pseudosporochnus* e *Cladoxylon* (figura 13.11A e B), que

denomina todo o clado, ambos incluídos em “*Cladoxyliidae*”; *Stauropteris* entre as *Stauropteridae* (figura 13.11D); *Rhacophyton* e *Zigopteris* em *Zygopteridae* (figura 13.11C).

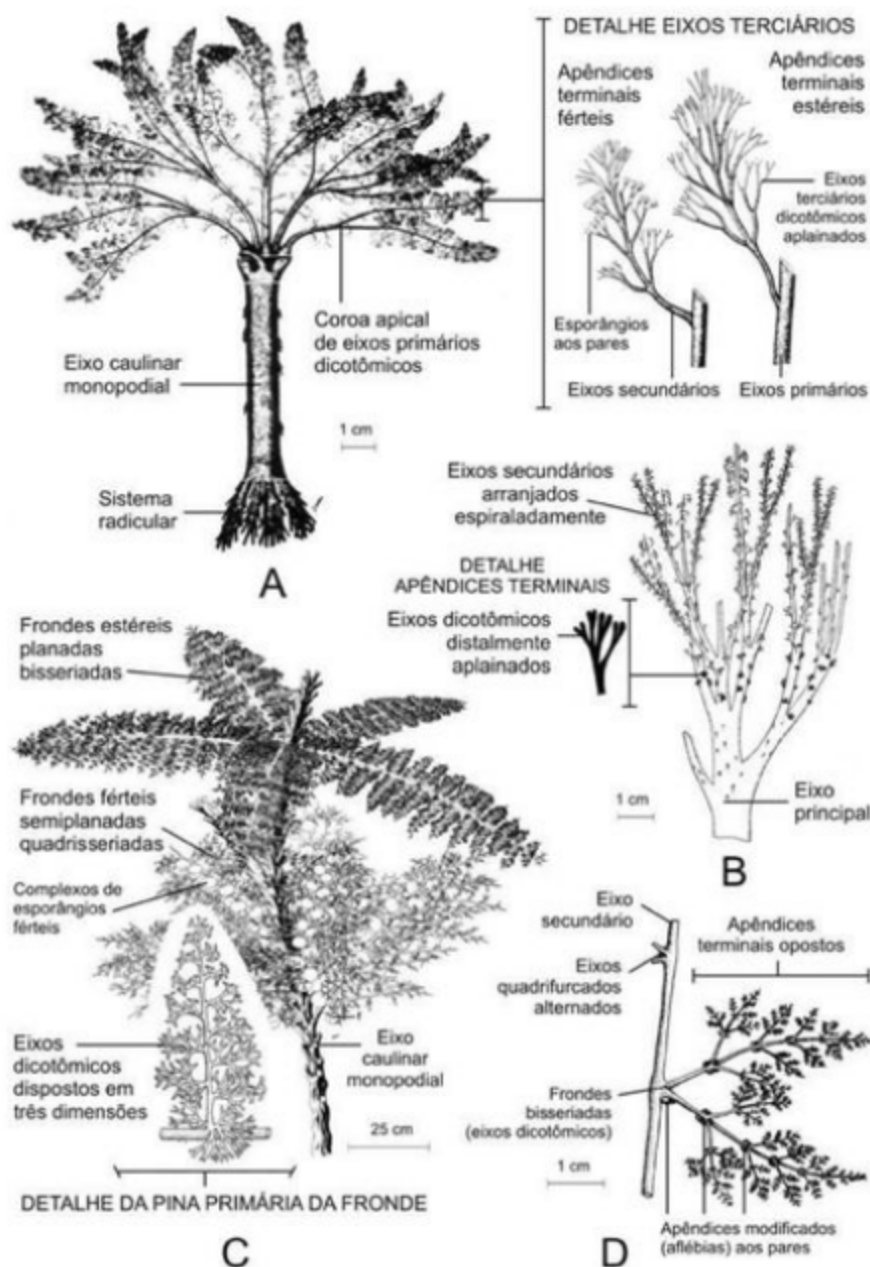
Na Formação Motuca, Permiano da Bacia do Parnaíba, registrou-se a presença de *Dernbachia*, considerada um possível representante da subclasse *Zygopteridae* (Caputo *et alii*, 2005; Dias-Brito *et alii*, 2009).

### E. Classe Equisetopsida (Devoniano Médio–Atual)

As Equisetopsida incluem as cavalinhas atuais, relacionadas à Família Equisetaceae e representadas por um único gênero vivente, o *Equisetum* (figura 13.12). São também conhecidas como “**articuladas**” por terem seus caules, ramos e rizomas divididos em segmentos, denominados **entrenós** ou regiões internodais, que se conectam nos nós ou regiões nodais, dando origem a um sistema de ramificação articulado (figura 13.12). Semelhante às Lycopsida, este grupo foi abundante e diversificado durante o Neopaleozoico (intervalo Carbonífero–Permiano), quando se compunha desde plantas arbóreas de grande porte até herbáceo-arbustivas, como as atuais formas de *Equisetum*.

Como grupo (ou clado), define-se por (i) apresentar apêndices verticilados (que partem dos nós), (ii) pela morfologia característica dos **esporangióforos** (talos modificados para carregar um ou mais esporângios), (iii) pela morfologia do **estelo** (sifonostelo), (iv) pela alternância regular de apêndices nos sucessivos nós, (v) pelas folhas do tipo “**micrófilo**” (= megáfios reduzidos e uninervados), (vi) pela ocorrência de **câmbio** unifacial (o qual é perdido em Equisetaceae, figura 13.2) e (vii) pela presença de um **perisporo** nos esporos (= envoltório presente em torno do corpo do esporo) (Kenrick & Crane, 1997). Bateman (1991) inclui ainda como feições distintivas do grupo: a) ocorrência de um estelo medulado, b) presença de estróbilos operculados, c) espessamentos da parede colunar na epiderme do esporângio.



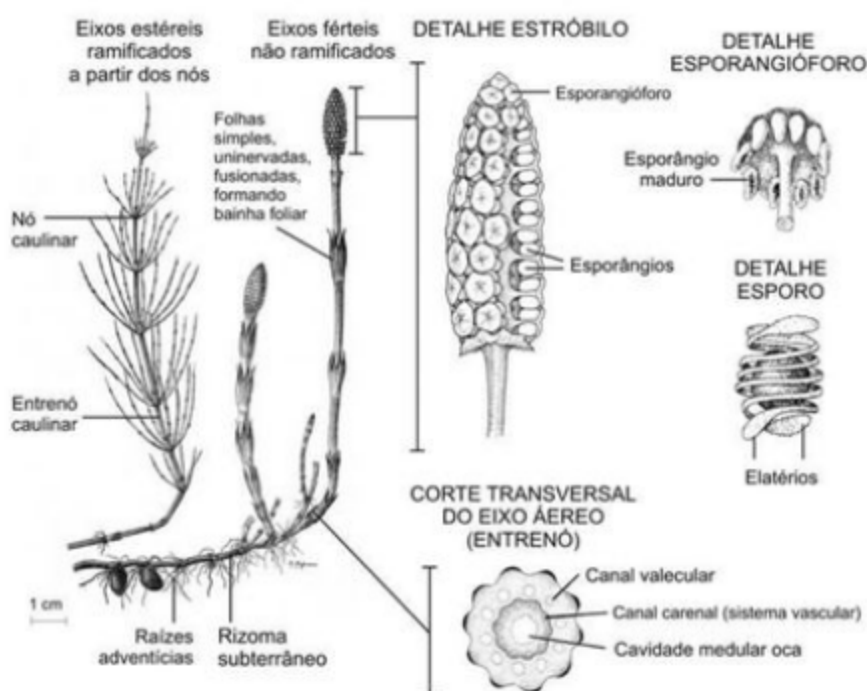


**Figura 13.11** Representantes das Cladoxylopsida. (A) Reconstrução de *Pseudosporochnus nodosus*, mostrando um sistema de ramificação monopodial que suporta uma coroa de eixos secundários dicotômicos e apêndices terminais dicotômicos aplainados, Devoniano Médio. (B) Reconstrução de *Cladoxylon scoparium*, com eixos secundários inseridos em espiral suportando apêndices terminais dicotômicos, digitiformes e aplainados, Devoniano Médio. (C) Reconstrução de *Rhacophyton ceratangium*, apresentando o arranjo espiralado das frondes estéreis e férteis sobre o eixo principal (= sistema monopodial) e detalhes da pina primária que suporta alternadamente eixos terminais várias vezes dicotômicos de arranjo tridimensional, Devoniano Médio. (D) Reconstrução de parte da planta *Stauropteris burntislandica*, de hábito arbustivo, com sistema quadrifurcado que dá origem a dois eixos e duas aflébias (apêndices modificados) por ramificação e apêndices terminais opostos e sem lâmina foliar, Carbonífero Inferior (todos modificados de Stewart & Rothwell, 1993).

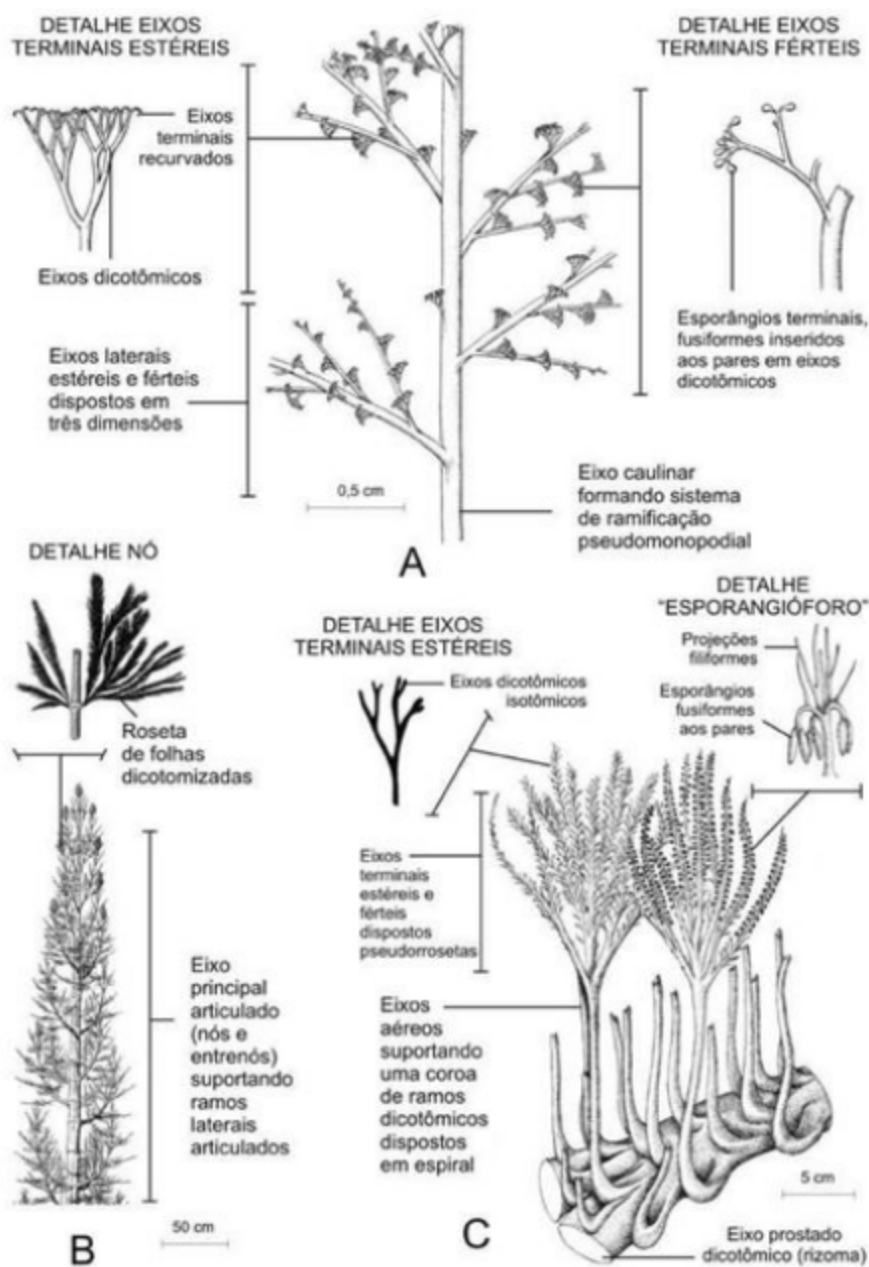
O grupo se originou possivelmente de uma planta como *Ibyka*, do Devoniano Médio (figura 13.13A). Entre as formas basais, assinaladas no Devoniano final e consideradas como os primeiros representantes das Equisetopsida, estão as *Hyenia* e *Pseudobornia*, esta última já apresentando caules nitidamente articulados (figura 13.13B e C). Na transição do Devoniano para o Carbonífero surgem as **Archaeocalamitaceae** que são apontadas como grupo ancestral das formas incluídas na ordem Equisetales. As porções vegetativas desse grupo são comumente classificadas em *Archaeocalamites* spp. (figura 13.14A).

Evidências de Equisetopsida foram registradas em abundância no Paleozoico Superior da Bacia do Paraná e incluem: restos de *Annularia*,

*Paracalamites*, *Phyllothea*, *Stephanophyllites* e *Notocalamites* e *Schizoneura* entre o Carbonífero final e o Permiano final, em depósitos do Grupo Itararé e formações Rio Bonito, Teresina e Rio do Rasto (Rösler, 1978; Rohn & Rösler, 2000; Iannuzzi & Souza, 2005; Mune & Bernardes-de-Oliveira, 2007). Para o Paleozoico da Bacia do Parnaíba, encontraram-se restos de *Calamites*, no Carbonífero final da Formação Piauí, e *Calamites* (= *Paracalamites*) e *Arthropitys* no Permiano inicial a final das formações Pedra-de-Fogo e Motuca (Dolianiti, 1972; Iannuzzi & Scherer, 2001; Dias-Brito *et alii*, 2009). No Triássico Médio da Bacia do Paraná, na Formação Santa Maria, foram encontrados caules assinalados ao gênero *Neocalamites* (Guerra-Sommer *et alii*, 1999, 2000).



**Figura 13.12** Representante atual de *Equisetum* sp., mostrando o hábito herbáceo da planta, com rizoma emitindo os eixos aéreos estéreis e férteis, em detalhe o arranjo e a estrutura dos estróbilos e seus esporangióforos peltados e, em corte, a arquitetura interna do caule com a típica medula oca e os canais carenais valeculares (modificado de Joly, 2002; Stewart & Rothwell, 1993; Kerinck & Crane, 1997).



**Figura 13.13** Representantes basais das Equisetopsida. (A) Reconstrução de *Ibyka amphikoma*, mostrando sistema de ramificação pseudomonopodial com eixos laterais dispostos espiraladamente e detalhes dos eixos terminais estéreis recurvados e férteis com esporângios terminais aos pares, Devoniano Médio dos Estados Unidos. (B) Reconstrução da porção superior de *Pseudobornia ursina*, apresentando eixos articulados (nós e entrenós) e detalhe do nó com roseta de folhas dicotômicas, Devoniano Superior. (C) Reconstrução de *Hyenia elegans*, planta herbácea de rizomas e eixos aéreos dicotômicos que suportam em curtas espirais ou pseudorosetas eixos terminais estéreis e férteis dicotômicos, sendo os férteis compostos por eixos que se assemelham a esporangióforos e suportam esporângios terminais aos pares, Devoniano Médio (todos de modificados de Stewart & Rothwell, 1993).



## Ordem Equisetales

### Família Calamitaceae

(Carbonífero Superior–Permiano Inferior)

Representa a família das cavalinhas arbóreas gigantes que coexistiram com as licófitas arborescentes gigantes (= *Lepidodendraceae*) durante o mesmo intervalo de tempo (Permo–Carbonífero), tendo habitado as mesmas áreas geográficas e os mesmos ambientes pantanosos onde ocorreram aquelas licófitas. Na realidade, essas cavalinhas gigantes também contribuíram com uma fração significativa da matéria orgânica acumulada nos depósitos de carvão do hemisfério norte (Willis & McElwain, 2002), representando, possivelmente, o segundo grupo em termos de quantidade de biomassa produzida. *Calamites* foi sem dúvida o gênero mais importante desta família (figura 13.14B). As formas de *Calamites* constituíam-se em indivíduos que atingiam até cerca de 20 metros de altura, com grossos caules articulados de medula central bem desenvolvida (= tipo *sifonostélico*) e crescimento secundário do xilema (do tipo *Arthropitys*), do qual partiam ramos articulados e/ou folhas. As folhas eram relativamente pequenas, lanceoladas ou em forma de agulha e uninervadas (= semelhante aos micrófilos das licófitas), arrançadas em rosetas (ou verticilos) de até 40 folhas por nó. Quando destacados, os ramos folhosos são classificados nos gêneros *Annularia* (figura 13.14B) e *Asterophyllites* (Stewart & Rothwell, 1993). Os caules nasciam de um sistema de rizomas articulados gigantes (do tipo *Pinnularia*), dos quais também partiam as raízes, semelhante ao sistema do atual *Equisetum*. Pelo menos algumas formas de Calamitaceae arborescente eram, aparentemente, heterosporadas, e nestas formas os esporângios estavam reunidos através de seus **esporangióforos** em estruturas do tipo **estróbilo** ou

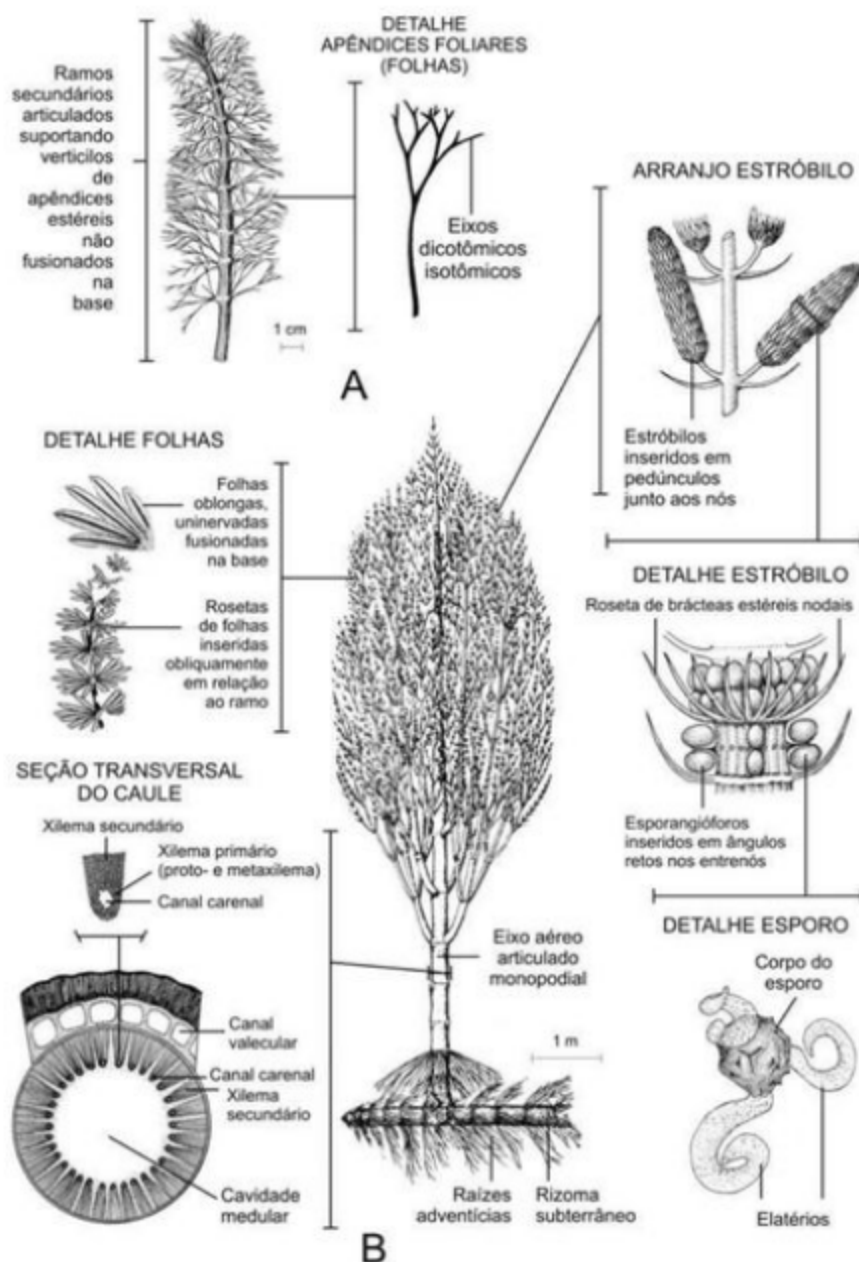
**cone**. Existiam cones inseridos de várias formas nos caules e ramos e, portanto, de diferentes disposições e arranjos, de tal forma que os tipos constituem distintos morfogêneros, a saber: *Calamostachys* (figura 13.14B), *Palaeostachya*, *Mazostachya*, entre outros.

## Ordem Sphenophyllales

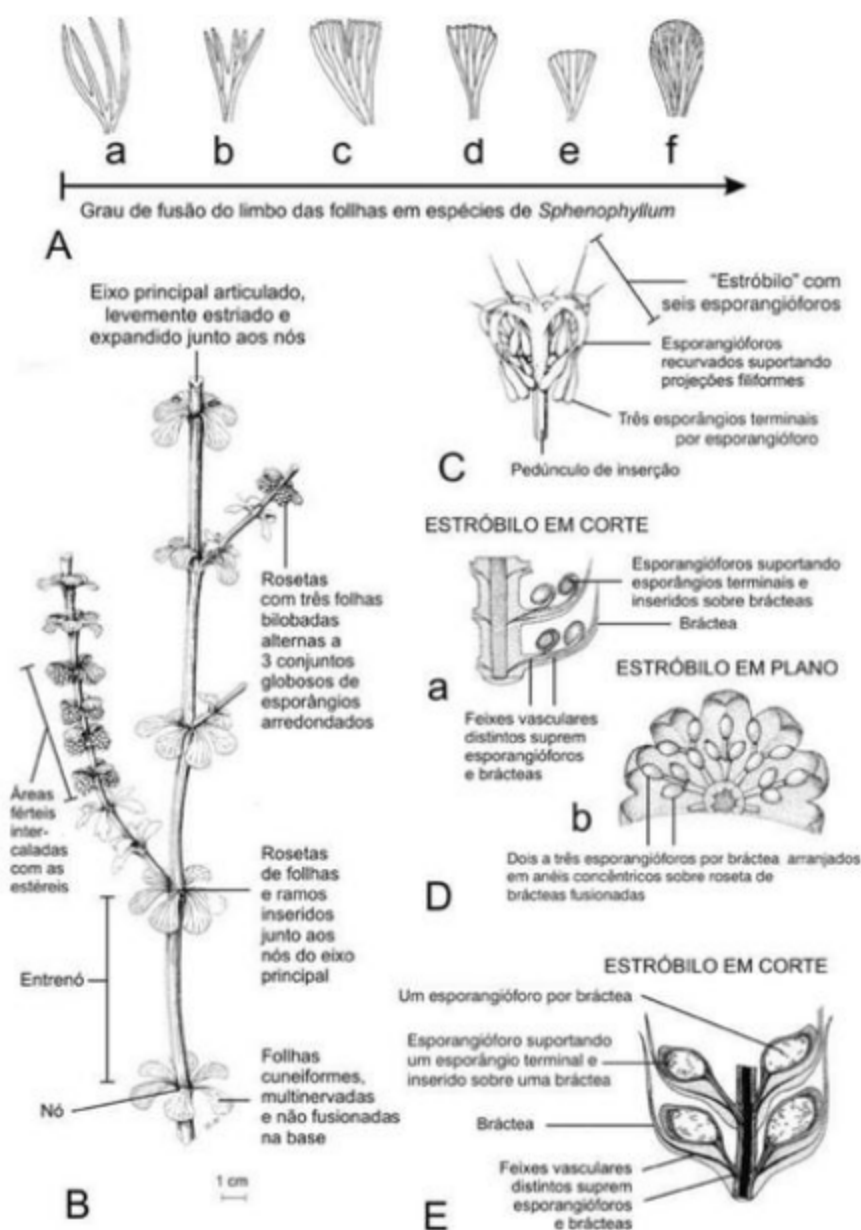
(Devoniano Superior–Permiano Superior)

As Sphenophyllales são um grupo restrito ao Paleozoico e distinguem-se por: a) serem formas sempre herbáceo-arbustivas, b) com folhas de formato cuneiforme a espatulado, de lâminas inteiras a profundamente dissecadas e multinervadas, normalmente classificadas em *Sphenophyllum* (figura 13.15A e B), c) possuir um sistema vascular protostélico trirradiado único (sistema **actinostélico**) que dá origem, em algumas espécies, a xilema secundário (Stewart & Rothwell, 1993). Apesar de apresentarem um sistema de ramificação articulado como o das esfenófitas, com os folíolos e estruturas reprodutivas inseridas junto aos nós, muitos questionam a relação das Sphenophyllales com as demais esfenófitas (figura 13.15B-E), sugerindo que existe a possibilidade de estarem mais relacionadas a alguns grupos de licófitas e afins (zoosterófitas). Deste modo, poderiam constituir um grupo à parte, distinto de outros (Stewart & Rothwell, 1993; Kenrick & Crane, 1997).

A favor da relação com as esfenófitas, Kenrick & Crane (1997) citam as semelhanças que garantem sua vinculação com as Equisetopsida: (i) apêndices arrançados em rosetas (= articulados), (ii) folhas do tipo micrófilo, (iii) tipo de xilema secundário, (iv) presença de esporangióforos suportando os esporângios, (v) (vi) e pela presença de **perisporo** (camada externa da exina frouxa). Esta visão é compartilhada e adotada aqui.



**Figura 13.14** Esfenófitas fósseis das famílias Archaeocalamitaceae e Calamitaceae. (A) Reconstrução de um ramo secundário de *Archaeocalamites* que suporta verticilos apêndices foliares (= esporófilos) junto aos nós, do Carbonífero Inferior. (B) Reconstrução de *Calamites* sp., mostrando o hábito arbóreo da planta e detalhes do arranjo dos estróbilos nos ramos e dos esporangióforos em relação às brácteas nos estróbilos do tipo *Calamostachys*, salientando a presença de elatérios nos esporos e de folíolos uninervados do tipo *Annularia*, além de corte transversal delineando ao sistema vascular que apresenta as características cavidade medular e canais carenais e valecular, Carbonífero Superior (modificados de Stewart & Rothwell, 1993; Meyen, 1987).



**Figura 13.15** Representantes da ordem Sphenophyllales. (A) Folhas de diferentes espécies de *Sphenophyllum* arranjadas (da esquerda para a direita) para mostrar o aumento no grau de fusão do limbo, (a) *S. myriophyllum*, (b) *S. cuneifolium*, (c) *S. majus*, (d) *S. cuneifolium*, (e) *S. emarginatum*, (f) *S. verticillatum*, note que uma mesma espécie, e. g. *S. cuneifolium*, pode apresentar limbos com distintos graus de fusão, Carbonífero. (B) Reconstrução de parte da planta *Lilpopia raciborskii*, de hábito arbustivo, mostrando caules finos e longos, articulados (nós e entrenós) que suportam junto aos nós dos caules secundários, folhas do tipo *Sphenophyllum* e conjuntos globosos de esporângios, Permiano Inferior. (C) Detalhe do cone de *Eviostachya* sp. composto de seis esporangióforos que suportam esporângios terminais e apresentam projeções filiformes, Devoniano Superior. (D) Detalhes do cone de *Bowmanites dawsonii*, (a) um corte longitudinal da estrutura apresentando a vascularização independente das brácteas e a inserção adaxial (= sobre) dos curtos esporangióforos nas brácteas com seus esporângios terminais em posição anátropa (recurvada em relação ao eixo do esporangióforo), (b) uma vista transversal do cone mostrando os esporangióforos dispostos em dois anéis concêntricos formando cerca de três esporângios por bráctea, Carbonífero. (E) Detalhes do cone de *Sphenostrobus thompsonii*, corte longitudinal da estrutura que indica vascularização independente das brácteas e a inserção adaxial (= sobre) de um curto esporangióforo por bráctea, note os esporângios terminais em posição ortótropa, i.é, reta em relação ao eixo do esporangióforo (A, B, D, E modificados de Stewart & Rothwell, 1993; (C) modificado de Taylor & Taylor, 1993).



Sphenophyllales são relativamente abundantes em intervalos restritos do Paleozoico Superior da Bacia do Paraná, incluindo principalmente, caules que suportam folhas do tipo *Sphenophyllum*, encontrados desde o Carbonífero final até o Permiano final, em depósitos do Grupo Itararé e formações Rio Bonito e Rio do Rasto (Rösler, 1978; Rohn & Rösler, 2000; Iannuzzi & Souza, 2005; Mune & Bernardes-de-Oliveira, 2007). Para o Paleozoico da Bacia do Parnaíba, encontraram-se restos de *Sphenophyllum* no Permiano inicial a final das formações Pedra de Fogo e Motuca (Iannuzzi & Scherer, 2001; Dias-Brito *et alii*, 2009).

## F. Classe Filicopsida (Carbonífero Inferior–Atual)

As Filicopsida incluem as **pteridófitas** (ou plantas **esporofíticas**) mais conhecidas, popularmente denominadas de samambaias ou fetos. É o grupo de pteridófitas mais bem-sucedido hoje em dia, perfazendo cerca de 20% de todas as plantas terrestres do planeta. Apesar de não ser um grupo muito antigo, quando comparado aos demais, tornou-se o mais importante e significativo representante das plantas produtoras de esporos ou **esporofíticas**.

Cladisticamente, o grupo abrange os atuais fetos **leptosporangíados** (ver abaixo) e os incluídos nas ordens Ophioglossales e Marattiales (figura 13.2) e distingue-se dos demais por possuir (i) **megáfílos** do tipo **fronde**, (ii) **vernação circinada** (menos pronunciada em Ophioglossales e perdida em Psilotaceae) e (iii) rizoides septados sob o **gametófito** (Kenrick & Crane, 1997). As frondes são a característica que mais reconhecidamente identifica as Filicopsida. Uma fronde é constituída basicamente de raque (= eixo de sustentação) e pina (= limbo ou mesófilo) que pode ser subdividida em unidades menores denominadas “**pínulas**” (figura 13.1). Conforme o número de raques presentes, a fronde pode ser mono- (= uma raque), bi- (= duas raques), tri- (= três raques) ou quadripinadas (= quatro raques), estas últimas são comuns em formas de hábito arbóreo das famílias **Dicksoniaceae** e **Cyatheaceae** que possuem frondes enormes, de alguns metros de comprimento (ver mais adiante).

Atualmente, a classe Filicopsida é representada pelas ordens Marattiales, Ophioglossales, Filicales

(para alguns autores esta ordem ainda é dividida em diversas outras ordens), Marsileales e Salviniaceae. Dentre as ordens citadas é possível, ainda, distinguir evolutivamente dois grupos devido à origem e a formação de seus esporângios, sendo consideradas pteridófitas **eusporangíadas** as ordens Marattiales e Ophioglossales (figura 13.2) por conterem esporângios com paredes pluricelulares, os quais têm sua formação a partir de mais de uma célula que sofrem divisões periclinais e anticlinalis, formando um tecido espesso e pluricelular. Em contrapartida, são consideradas pteridófitas **leptosporangíadas** (figura 13.2) as ordens Filicales, Marsileales e Salviniaceae, as quais têm esporângios transparentes, tendo sua formação a partir de uma única célula que se divide transversal ou obliquamente, dando origem a um tecido uniestratificado, o qual permite a visualização dos esporos contidos, internamente, ao esporângio (Raven *et alii*, 2001).

Há um vasto registro de Filicopsida *incertae sedis* no Paleozoico Superior do Brasil, onde foram registradas em abundância. Na Bacia do Paraná, ocorrem restos de *Pecopteris*, *Sphenopteris* e *Neomariopteris* entre o Permiano inicial e o final, em depósitos das formações Rio Bonito, Teresina e Rio do Rasto (Rösler, 1978; Bernardes-de-Oliveira, 1980; Rohn & Rösler, 2000; Iannuzzi & Souza, 2005). Para a Bacia do Parnaíba, registraram-se fósseis de *Pecopteris* no Carbonífero final da Formação Piauí e Permiano inicial a final das formações Pedra de Fogo e Motuca (Dolianiti, 1972; Iannuzzi & Scherer, 2001; Dias-Brito *et alii*, 2007). No Triássico médio da Bacia do Paraná, há a presença de *Cladophlebis* e *Tetraptilon* na Formação Santa Maria (Guerra-Sommer *et alii*, 1999).

### Subclasse Ophioglossidae

#### Ordem Ophioglossales (Paleoceno–Atual)

Ophioglossales é uma ordem eusporangíada, tal como Marattiales, com gêneros comuns em áreas temperadas do Hemisfério Norte, bem como nos trópicos de todo o mundo, com uma única folha produzida a cada ano, a partir do rizoma. Essa folha é constituída de duas partes, uma vegetativa e outra fértil, com até duas fileiras de esporângios. Seus esporângios possuem grande número de esporos, os quais são altamente resistentes, pro-

duzindo gametófitos subterrâneos tuberosos, alongados, com inúmeros rizoides, assemelhando-se aos de Psilotaes por serem associados a fungos endofíticos. Os gêneros constituintes dessa família são *Helminthostachys*, *Ophioglossum* e *Botrychium*. Curiosamente, a espécie *Ophioglossum reticulatum* tem o maior número cromossômico encontrado em qualquer organismo vivo, com o complemento diploide de cerca de 1.260 cromossomos (Taylor & Taylor, 1993).

#### Família Botryopteridaceae (Carbonífero Inferior–Permiano)

Os representantes dessa família são conhecidos desde o início do Carbonífero até o Permiano, aos quais são atribuídos registros fósseis de folhas megáfilas com distribuição vascular em um único plano, isto é, em simetria bilateral, sendo seus esporângios pedicelados. O gênero tipo *Botryopteris* (figura 13.17A) é, frequentemente, encontrado em rochas associadas a camadas de carvão da Europa e Estados Unidos, apresentando protostele, raízes diarcas e esporângios com mais de uma camada de células na parede, sendo seus esporos homosporados. Até pouco tempo acreditava-se que o gênero *Botryopteris* possuía caule rizomatoso de hábito terrestre, mas recentes descobertas demonstraram a existência de algumas espécies epífitas (Taylor & Taylor, 1993; Tryon & Tryon, 1982; Stewart & Rothwell, 1983).

Na Formação Motuca, Permiano da Bacia do Parnaíba, registraram-se fósseis da família Botryopteridaceae, representados pela presença de *Botryopteris* (Caputo *et alii*, 2005; Dias-Brito *et alii*, 2009).

#### Subclasse Psilotidae

#### Subclasse Psilotaes

#### Família Psilotaceae (Atual)

As Psilotaceae ou psilófitas constituem um grupo bastante restrito que inclui apenas dois gêneros, *Psilotum* e *Tmesipteris*, com 15 espécies. Apesar de não apresentarem um registro fóssil, é importante ressaltá-las pela sua aparência que remonta um dos grupos mais primitivos dentre as traqueófitas viventes, com uma possível descendência direta do grupo das primeiras plantas terrestres ou riniófitas (ver capítulo anterior). Esta hipótese era fruto da semelhança externa apresentada, principalmen-

te, pelas espécies de *Psilotum* com as plantas do tipo *Rhynia*, pois elas são plantas herbáceas que não possuem raízes e seus caules são formados por talos fotossintetizantes desnudos, aparentemente áfilos e dicotômicos. No entanto, a análise de outros caracteres morfológicos e estruturais, químicos e genético-moleculares demonstrou recentemente que as psilófitas são, na realidade, fetos leptosporangiados mais relacionados às Ophioglossales (Judd *et alii*, 2009). Portanto, a simplicidade estrutural das espécies de *Psilotum* pode ser atribuída a uma redução associada à ocorrência de micotrofismo (micorrizas endofíticas), epifitismo e estresse hídrico e, neste sentido, a ausência de raízes e folhas seria uma condição derivada neste grupo.

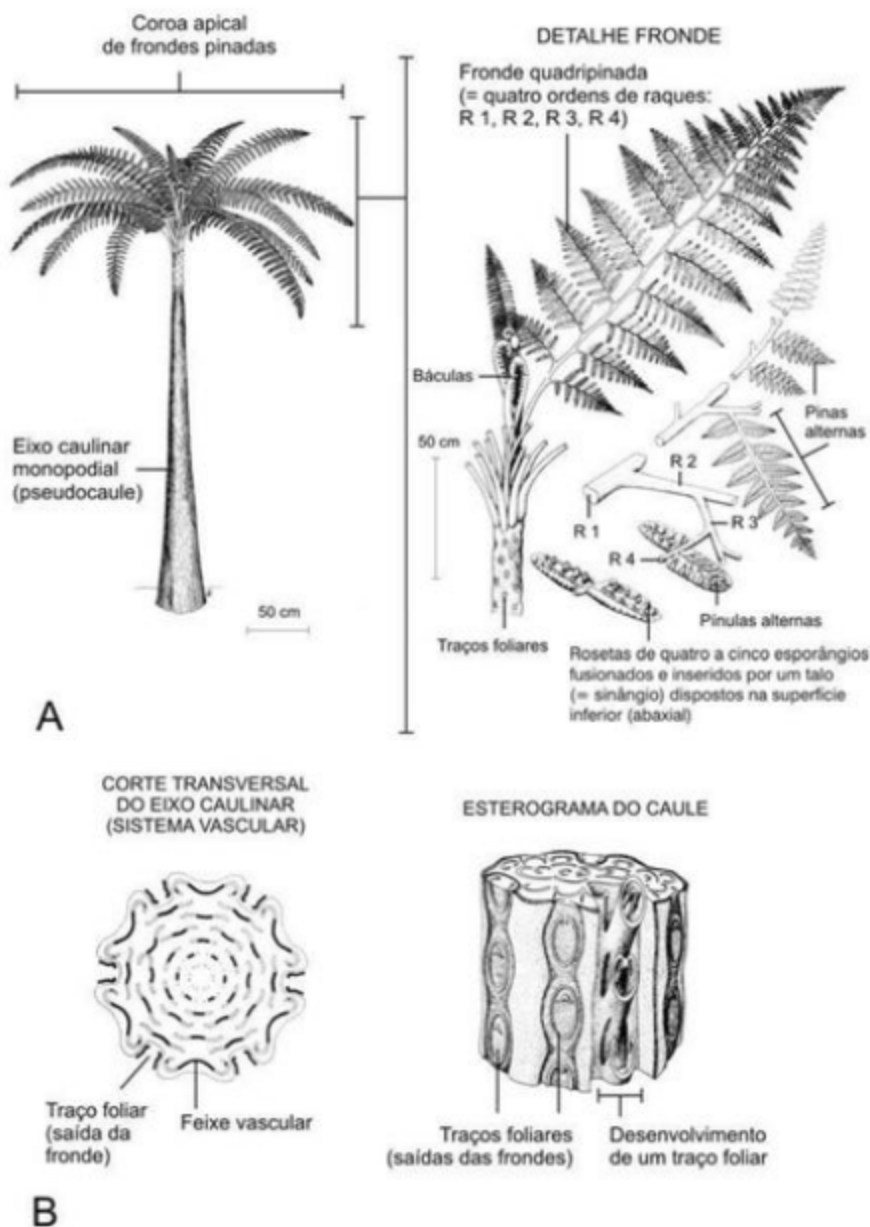
#### Subclasse Marattiidae

#### Ordem Marattiales (Carbonífero Inferior–Atual)

As Marattiales, como ordem eusporangiada, apresenta frondes/folhas megáfilas, i.e., com nervuras secundárias, planares e segmentadas, com forma semelhante às atuais samambaias. A família Marattiaceae possui, atualmente, seis gêneros distribuídos em 200 espécies, entre estes *Eupodium*, *Marattia* e *Angiopteris*. Embora, atualmente apresente representantes herbáceos, sua origem remonta desde o Carbonífero, representada por *Psaronius* (figura 13.16), um gênero pteridofítico e arbóreo, já extinto (Rothwell, 1991). Essa ordem divide caracteres ancestrais com Ophioglossales, tais como a presença de eusporângios, i.e., seus esporângios as distinguem das pteridófitas atuais, as quais são ditas leptosporangiadas, por possuírem paredes espessas, com duas ou mais camadas de células.

Na Bacia do Paraná, ocorrem restos de Marattiales que correspondem a frondes férteis comprimidas classificadas em *Asterotheca* (associados a pínulas do tipo *Pecopteris* – figura 13.16A) e pseudocauls atribuídos aos gêneros *Psaronius* (figura 13.16A e B) e *Tietea*, entre o Permiano inicial e o final, em depósitos das formações Rio Bonito, Teresina e Rio do Rasto (Rösler, 1978; Rohn & Rösler, 2000; Iannuzzi & Souza, 2005). Para a Bacia do Parnaíba, registraram-se também esses mesmos táxons, i.e., *Pecopteris*, *Psaronius* e *Tietea*, para o Carbonífero final da Formação Piauí e Permiano inicial a final das formações Pedra-de-Fogo e Motuca (Dolani, 1972; Iannuzzi & Scherer, 2001; Dias-Brito *et alii*, 2009).





**Figura 13.16** Fetos fósseis eusporangiatos da ordem Marattiales. (A) Reconstrução de *Psaronius* sp., com cerca de três metros, note os detalhes das grandes frondes quadripinadas (R 1: raque primária, R 2: raque secundária, R 3: raque terciária, R 4: raque quaternária) suportando pínulas estéreis do tipo *Pecopteris* e férteis do tipo *Asterotheca* (compressões-impressões)/*Scolecopteris* (petrificações). (B) Detalhes do sistema vascular de *Psaronius* sp., em corte transversal e esterograma tridimensional, note os traços foliares e suas diferentes aparências, em corte longitudinal, junto à superfície do caule durante o seu desenvolvimento ontogenético (A e B modificados de Stewart & Rothwell, 1993).



### Subclasse Polypodiidae (Carbonífero Inferior–Atual)

Esta subclasse inclui a maior parte das samambaias conhecidas na atualidade. Além disso, o grupo inclui duas ordens de samambaias aquáticas heterosporadas: **Marsileales** e **Salvineales**.

### Ordem Filicales (Carbonífero Inferior–Atual)

Considerada a maior ordem da Classe Filicopsida, com pelo menos 10.500 espécies distribuídas em 320 gêneros, dentro de 35 famílias, diferem das ordens Ophioglossales e Marattiales, anteriormente abordadas, por possuírem esporângios **leptosporangiatos**, ou seja, com paredes transparentes por serem constituídos por apenas uma camada de células. Seus gametófitos, normalmente, são epígeos e monoicos originados de esporos homosporados. Com uma acentuada fase esporofítica, seus esporófitos possuem rizomas sifonostélicos, produzindo novos conjuntos de folhas a cada ano (Tryon & Tryon, 1982).

Nessa ordem encontram-se as únicas plantas vasculares sem sementes que possuem megáfilos, entendidos como frondes ou folhas com venação secundária e alta capacidade de captação da luz solar. Os esporângios estão localizados, na maioria das espécies, no dorso, i.e., superfície adaxial da fronde.

Em se tratando de representantes fósseis e viventes, várias famílias são incluídas, a saber: **Botryopteridaceae**, **Anachropteridaceae**, **Psalixochlaenaceae**, **Sermayaceae**, **Tedeaceae**, **Osmundaceae**, **Schizaeaceae**, **Gleicheniaceae**, **Dicksoniaceae**, **Cyatheaceae**, **Matoniaceae**, **Loxomataceae**, **Dipteridaceae**, **Polypodiaceae** e **Tempskyaceae**. A seguir serão abordados apenas os grupos mais comumente encontrados no registro fóssil e/ou de maior interesse.

Em depósitos do Terciário, há várias referências à presença de restos fragmentados de frondes samambaias não identificados em diferentes depósitos através do país. No Quaternário de Goiás, foi assinalada a presença de *Pteridium* e *Blechnum* em Goiás (Cardoso & Iannuzzi, 2006).

### Família Osmundaceae (Carbonífero Superior–Atual)

Considerada uma família primitiva e intermediária entre as pteridófitas eusporangiatas e leptosporangiatas, é aceita como grupo basal para muitas outras famílias de felicíneas. Restos fósseis datam do Carbonífero e Permiano tardio, sendo atualmente representada por três gêneros: *Osmunda* mundialmente distribuída, *Todea* própria do Sul da África e *Leptopteris* do oeste da Polinésia e Nova Guiné, ao todo são 16 espécies que variam desde formas arborescentes a caules rizomatosos. A evolução da família não é muito clara, pois, ainda existem muitas lacunas entre os achados fósseis, os quais são constituídos, na sua maioria, de caules petrificados de *Grammatopteris* (figura 13.17B) e *Osmundocaulis*, já esporângios e esporos são comuns em rochas do Mesozoico. Osmundaceae é considerada mais moderna que Ophioglossaceae ou Marattiaceae devido ao seu caráter leptosporangiatado, porém o grande tamanho do seu esporângio, bem como o tipo rudimentar do ânulo são caracteres considerados primitivos. Os representantes atuais da família têm caule ereto a decumbente, dicotomicamente ramificado, ou no caso das arborescentes, não se ramifica. Folhas megáfilas de um a dois metros, pinadas, com tricomas durante a fase jovem, são plantas homosporadas (Taylor & Taylor, 1993; Tryon & Tryon, 1982; Stewart, 1983).

Na Formação Motuca, Permiano da Bacia do Parnaíba, registraram-se fósseis de prováveis Osmundaceae, classificados como *Grammatopteris* (figura 13.17B) (Caputo *et alii*, 2005; Dias-Brito *et alii*, 2009).

### Família Schizaeaceae (Carbonífero Inferior–Atual)

Os representantes dessa família têm hábito terrestre ou saxícola, caule horizontal a longo-reptante, densamente coberto por tricomas, folhas megáfilas podendo ser escandentes com até 10 m de comprimento, como no gênero *Ligodium*, ou diferenciada com pínulas férteis e esporos monoletes, como *Schizae*, ou

mesmo em pínulas com cachos de esporângios, sem soros definidos, como no caso de *Anemia*. O indúcio, quando presente é formado por tecido marginal, enquanto os esporângios são sésseis e possuem ânulo apical e deiscência longitudinal, sendo seus esporos triletes. Todos os gêneros são homosporados e próprios do continente americano, com exceção de *Mohria* que ocorre na África, Madagascar e ilhas próximas.

Schizaeaceae tem origem no Jurássico ou mesmo antes, tendo relações filéticas com muitas famílias, entre estas Pteridaceae, Vittariaceae, Marsileaceae, Salviniaceae, Hymenophyllaceae e Dicksoniaceae. *Senftenbergia* é um gênero fóssil do Carbonífero ao qual é atribuído esporângio com ânulos apical e deiscência longitudinal, com folhagem pecopterídea. *Klukia* é outro gênero fóssil, com folhagem pecopterídea e bipinada, datado para o Jurássico, o qual possui delicados tricomas sobre as pínulas estéreis, enquanto sobre as férteis se agrupam soros de seis a 14 esporângios com ânulo bisseriado, com até 400 esporos triletes e sulcados (Taylor & Taylor, 1993; Tryon & Tryon, 1982; Stewart, 1983).

No Cretáceo inicial da Bacia do Araripe, no Membro Crato da Formação Santana, foi registrada a ocorrência de formas incluídas em *Anemia*.

#### Família Gleicheniaceae (Carbonífero Superior–Atual)

No presente, essa família é representada por apenas dois gêneros *Gleichenia* e *Dicranopteris*, com um total de 130 espécies, distribuídas no Velho Mundo, na Ásia e nas Américas. São plantas terrestres, com caule horizontal a decumbente, ou mesmo longo-reptante, coberto por tricomas ou escamas, folhas megáfilas escandentes, podendo medir até 10 m, isomórficas, com lâmina pinada apresentando pseudodicotomia. Seus esporângios apresentam morfologia bem distinta, são achatados, com pedicelos curtos, apresentando ânulo equatorial e oblíquo e deiscência longitudinal, dispondo-se em número de dois a 15 por soro, conforme a espécie, com indúcio ausente, porém, protegidos por escamas. Ambos os gêneros são homosporados e seus esporos podem ser monoletes a triletes. Em sua história evolutiva, Gleicheniaceae ocupa posição paralela à Schizaeaceae

e é representada por *Oligocarpia* no Carbonífero. Para o Permiano da China foram encontradas compressões de frondes que remetem à Gleicheniaceae com até 30 esporângios por soro, os quais apresentam ânulo equatorial, contendo até 206 esporos triletes. Frondes do Mesozoico que mostram dicotomias são assinaladas ao gênero *Gleichenites* (figura 13.17C). O material está associado a uma flora *roof-shale* que remete a um paleopântano com vigência de ambiente ácido, onde vigoram condições semelhantes às do ambiente atual ocupado por *Dicranopteris* na China (Taylor & Taylor, 1993; Stewart, 1983; Tryon & Tryon, 1982).

#### Família Dicksoniaceae (Jurássico Superior–Atual)

Uma das poucas famílias de pteridófitas com hábito arbóreo e aspecto primitivo, de caule ereto com mais de seis metros de altura e mais de um metro de diâmetro. A espessura do caule é explicada pelo emaranhado de raízes adventícias que perfazem um revestimento externo ocupando a maior parte dessa espessura, enquanto suas frondes tripinadas, com até três metros de comprimento crescem como uma coroa, no ápice do caule. Seus pecíolos são curtos a longos, densamente revestidos por tricomas macios na base, e os soros arredondados e marginais, com indúcio de aspecto bilabiado, formado pela margem do segmento, e esporângios longo-pedicelados. Sua distribuição atual perfaz o sul do México, Américas Central e do Sul e Antilhas em altitudes que variam de 1 500 a 3 500 m (Taylor & Taylor, 1993; Stewart, 1983; Tryon & Tryon, 1982). Atualmente são cinco os gêneros representantes dessa família: *Culcita*, *Cibotium*, *Dicksonia*, ocorrentes nos trópicos, *Thyrsopteris* na Ilha Juan Fernandez e *Cystodium* na Malásia. *Culcita* possui um indúcio separado em duas partes, com um receptáculo, o que demonstra uma condição primitiva, em contrapartida ao indúcio com fusão parcial ou completa, ao qual é atribuída uma condição derivada (Collinson, 2001).

Dicksoniaceae teve ampla distribuição durante o Jurássico, quando espécies de *Coniopteris* estiveram entre os elementos dominantes no exemplo da flora de Yorkshire, com pelo menos seis gêneros, nos quais estão incluídos *Dicksonia*, *Culcita*, *Eboracia* e *Coniopteris*. Tal diversidade, no passado, e a distinção entre os gêneros atuais sugerem uma longa história evolutiva com evi-



dência de extinções dentro do grupo. Muitas são as opções de enquadramento para os gêneros da atual família Dicksoniaceae, os quais já foram dispostos em famílias distintas, de acordo com o gênero tipo, tais como *Tyrsopteris* em Tyrsopteridaceae e *Culcita* em Culcitaceae, mas neste texto é assumida a família Dicksoniaceae para todos os cinco gêneros já citados (Taylor & Taylor, 1993; Stewart, 1983; Tryon & Tryon, 1982).

### Família Cyatheaceae (Jurássico Superior–Atual)

Nesta família estão incluídos seis gêneros de pteridófitas arbóreas, a saber: *Sphanopteris*, *Alsophila*, *Nephrolepis*, *Trichopteris* e *Cnemidaria*, sendo algumas com mais de 20 m de altura, possuindo frondes em uma coroa no ápice do caule, tendo mais de cinco metros de comprimento, sendo que algumas produzem espinhos ao longo do pecíolo. Dentro de indúsios em forma de xícara, ou mesmo não indusiados, seus soros possuem esporângios com ânulo oblíquo e deiscência transversal. Todos os gêneros ocorrem nos trópicos. Seu registro fóssil é encontrado desde o Jurássico e, na maioria das vezes, se dá através de caules petrificados com anatomia evidente, como *Cyathocaulis* do Cretáceo. O achado mais antigo refere-se à espécie *Ogoracaulis banksii*, do Jurássico Tardio da Tasmânia. *Alsophilocaulis*, também permineralizado, foi encontrado na Argentina, em amostra silicificada do Terciário, enquanto *Alsophilites* e *Cyathea tyrmensis* foram descritos, para a mesma época, através de impressões de folhas férteis. As evidências morfológicas indicam certa afinidade desta família com Lophoriaceae e Dicksoniaceae (Taylor & Taylor, 1993; Stewart, 1983; Tryon & Tryon, 1982).

Alguns estudos comprovaram que *Cyathea arborea*, como pioneira em áreas abertas, pode crescer até 30 cm por ano, vivendo pelo menos 35 anos, já *Alsophila bryophila*, espécie de floresta nebulosa de altitude, tem crescimento lento com cerca de 5 cm por ano, porém, vive mais de 130 anos. Os membros de Cyatheaceae produzem uma grande quantidade de esporos, com espécies chegando a 125<sup>10</sup> esporos, em pelo menos 35 anos de vida. Essa alta produtividade reflete sua grande capacidade de dispersão, sendo en-

contradas fontes de dispersão com até 1 500 km de distância das plantas-filhas (Tryon & Tryon, 1982).

### Família Polypodiaceae (Jurássico Superior–Atual)

Família com distribuição cosmopolita, com cerca de 40 gêneros, sendo 12 nas Américas, incluindo 1.000 ou mais espécies, sendo quase todas epífitas, com soros não indusiados, arredondados, frequentemente com paráfises, tricomas ou escamas para proteção do mesmo. Como são muitos os gêneros incluídos nessa família, a classificação costuma ser muito controversa e muda de um autor para outro. Aqui, Polypodiaceae segue a classificação proposta por Tryon & Tryon (1982), na qual é dividida em três tribos: Polypodieae, Loxogrammeae e Grammitideae. Os gêneros americanos atuais são: *Grammitis*, *Microgramma*, *Dicranoglossum*, *Polypodium*, *Selaginopteris*, *Neurodium*, *Marginariopsis*, *Platynerium*, *Pleopeltis*, *Loxogramme*, *Niphidium* e *Campyloneuron*. Os gêneros são homosporados e seus esporos são monoletes, com exceção de *Grammitis* que possui esporos triletes. Não é exigente quanto às condições ambientais, sendo muito comum como epífitas em árvores de parques e calçadas, mostrando-se tolerante à poluição urbana. A mesma controvérsia para classificar os gêneros vivos afeta a classificação de gêneros fósseis, pois não há inteira concordância entre taxonomistas e paleobotânicos quanto a essa família. Assim, para os tipos fósseis foram definidos quatro grupos: Dennstaedtioides, Adiantoides, Aspidioides e Polipoides. Polipodiáceas fósseis incluem compressões e rizomas preservados em rochas do Cretáceo, encontradas na região de Utah, relacionadas ao gênero *Drynaria*, hoje existente no sul da Ásia (Tryon & Tryon, 1982).

### Família Tempskyaceae (Cretáceo Inferior–Médio)

Essa é uma família extinta do Mesozoico conhecida através de seus troncos silicificados, muito comuns em depósitos do Cretáceo inicial e médio. O gênero *Tempskya* é datado para o Satoniano, final do



Cretáceo do Japão. São troncos com 50 cm a um metro de diâmetro, com raízes adventícias e provável altura de seis metros, seu caule é dicotomicamente ramificado e possui pequenos pecíolos. As raízes são ramificadas em profusão e apresentam numerosos pelos. A anatomia sugere que as folhas eram pequenas, abundantes e sésseis, crescendo em uma coroa no ápice do caule, similar à *Dicksonia*. Ainda baseado em aspectos anatômicos, foi possível definir dois grupos dentro desse gênero, um com caules de até 15 mm de diâmetro, formando falsos troncos, com pequenos troncos internos e abundante parênquima no xilema, e outro grupo com caules menores, de até 8 mm e pouco parênquima no xilema. Apesar de terem sido encontrados esporos isolados e vários restos de esporângios associados aos caules de *Tempskya* (figura 13.17D), nenhum indicou a sua posição na folhagem, pois esta não estava presente entre os restos fósseis (Taylor & Taylor, 1993; Stewart, 1983; Tryon & Tryon, 1982).

### Ordem Marsileales

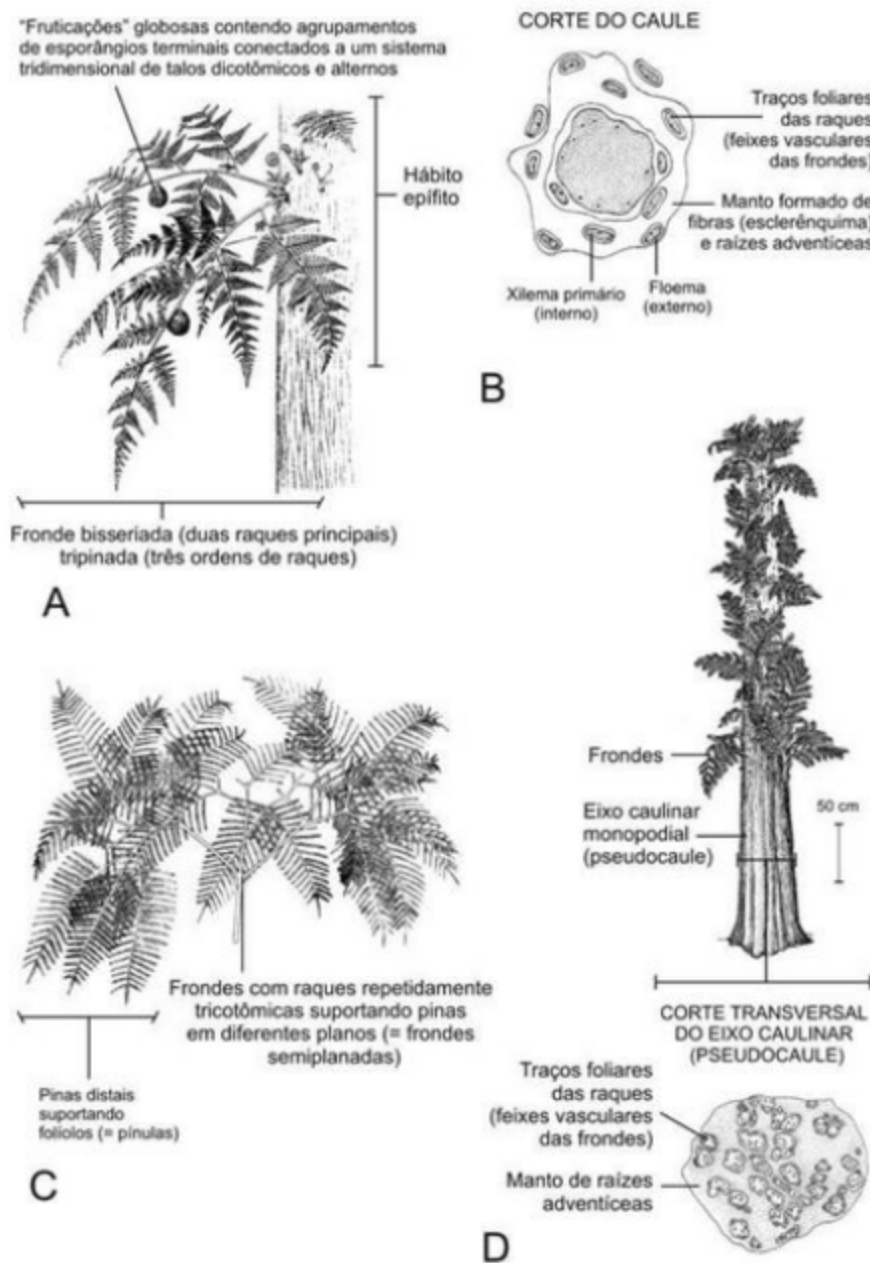
(Cretáceo–Atual)

A ordem Marsileales representa uma das duas ordens heterosporadas de pteridófitas aquáticas, nas quais estão incluídas 67 espécies de plantas viventes. Para a família Marsileaceae são considerados os gêneros *Marsilea*, *Regnellidium* e *Pilularia*.

São plantas rizomatosas, herbáceas, classificadas como macrófitas aquáticas, seu hábito permite que

permaneçam presas no fundo de corpos d'água temporários, podendo sobreviver com a presença ou ausência de lâmina d'água. As folhas são pequenas e bilobadas em *Regnellidium*, quadrilobadas em *Marsilea* e sem lâmina em *Pilularia*. Em todas estas, os esporângios ficam em soros protegidos por indúcio dentro de estruturas esféricas muito resistentes, conhecidas como esporocarpos, os quais são de origem foliar e guardam esporângios de dois tipos. Os megasporângios, os quais produzem, cada um, um único esporo feminino ou megásporo e os microsporângios, os quais produzem vários esporos masculinos ou micrósporos. Esporocarpos são muito eficientes em manter os esporos longe de qualquer intervenção do meio ambiente externo, tal como dessecação, preservando-os por décadas, mesmo quando são retirados da planta no ambiente natural e armazenados em ambiente artificial. Neste caso os megásporos são cerca de 13 vezes maiores que os micrósporos que possuem 45 µm de diâmetro.

Tais plantas tem como seu hábitat preferido as áreas de planície costeira, sendo que *Marsilea* e *Pilularia* têm distribuição bastante ampla quando comparadas a *Regnellidium*, o qual se encontra em risco de extinção uma vez que é endêmico, sendo encontrado restrito apenas ao sul da América do Sul, em parte de Santa Catarina e Rio Grande do Sul no Brasil, e nordeste da Argentina (Tryon & Tryon, 1982). Durante o Cretáceo sua distribuição era mais ampla, uma vez que ocupava áreas da Índia e dos Estados Unidos, conforme indica o registro fóssil do gênero conhecido como *Rodeites* e de megásporos, micrósporos e esporocarpos fósseis de *Regnellidium*.



**Figura 13.17** Fetos fósseis leptosporangiados das famílias Botryopteridaceae, Osmundaceae, Gleicheniaceae e Tempskyaceae. (A) Reconstrução de *Botryopteris forensis* de hábito epífita, vivendo sobre um caule de *Psaronius*, mostrando frondes bisseriadas e tripinadas que suportam agrupamentos de até milhares de esporângios terminais, Carbonífero Superior. (B) Corte transversal de um caule de *Grammatopteris rigolloti*, mostrando detalhes do sistema vascular, note o grande diâmetro do cilindro vascular central (protostelete) de onde partem em uma frouxa espiral os traços dos feixes vasculares das frondes, Permiano Inferior. (C) Reconstrução de *Gleichenites coloradensis*, mostrando a arquitetura tridimensional da fronde com raques tricotômicas, Cretáceo dos Estados Unidos. (D) Reconstrução de *Tempskya* sp., feto arbóreo de até 4,5 m de altura, mostrando detalhe do sistema vascular em corte transversal, note os traços dos feixes vasculares das frondes dispersos aleatoriamente no manto de raízes adventícias, Cretáceo dos Estados Unidos (todos modificados de Stewart & Rothwell, 1993).



### Ordem Salviniales (Cretáceo Superior–Atual)

Nesta ordem estão incluídas pteridófitas aquáticas heterosporadas, as quais não permanecem presas ao fundo de corpos d'água, mas flutuam, sendo representadas por duas famílias, Salviniaceae e Azollaceae. São 16 espécies distribuídas em dois gêneros de tamanho pequeno, *Salvinia* e *Azolla*. O primeiro é composto por duas folhas aéreas bilobadas e uma filiforme submersa. *Salvinia* desenvolve-se em águas eutrofizadas, entupindo represas devido a sua alta taxa reprodutiva, quando não por esporos, através de seu eficiente crescimento vegetativo. Em *Azolla*, um grupo de folhas associadas à cianobactéria *Anabaena*, fica emerso, enquanto um rizoma permanece sob a água ajudando a planta a flutuar. Devido à associação com a cianobactéria essa planta é utilizada em culturas de arroz em toda a Ásia, pois, acaba enriquecendo com nitrogênio as plantações. Ambos os gêneros produzem esporocarpos, porém, estes são menores e menos resistentes do que os de Marsileaceae, por serem cobertos apenas pela parede do indúcio, além de não serem mistos, isto é, existe um esporocarpo para produzir micrósporos e outro para produzir megásporos. O registro fóssil é representado pelos gêneros *Azolla*, *Azollopsis*, *Ariadnaesporites*, *Salvinia*, *Parazolla* e *Glomesporites*. *Salvinia stewartii* e *Azolla* foram encontradas em rochas do Canadá, do Cretáceo tardio, sendo que os espécimes incluem megásporos grandes e micrósporos triletes (Tryon & Tryon, 1982).

### Distribuição Estratigráfica e Paleobiogeográfica

As licófitas (= Classe Lycopsidea) são o grupo vivo de plantas terrestres mais antigo que se conhece (figuras 13.2 e 13.18). No registro, elas aparecem praticamente simultâneas às primeiras rinófitas, entre o final do Siluriano e início do Devoniano, através da ocorrência de formas herbáceas atribuídas a *Baragwanathia* (figura 13.4C), em distintos sítios ao redor do mundo (Willis & McElwain, 2002). A partir do Devoniano Médio, as licófitas começam a se diversificar e expandir geograficamente, até que no final deste período já apresentavam formas arbóreas nas regiões tropicais. São justamente formas de hábito arbóreo (= licófitas rizomórficas), principalmen-

te as relacionadas à Família Lepidodendraceae, da Ordem Isoetales (figura 13.2), que se tornam um dos grupos vegetais mais abundantes e diversificados presentes em terrenos baixos (planícies) no intervalo Carbonífero–Permiano. Licófitas arbórescentes gigantes predominaram nos pântanos do Carbonífero tardio e Permiano precoce da América do Norte, Europa e Ásia. Outras formas arbórescentes de menor porte, também classificadas em Isoetales (p. ex. *Brasilodendron*, figura 13.7C), predominaram nos ambientes úmidos (pântanos, banhados e outros ambientes próximos aos corpos d'água) ao redor do globo. Sem dúvida este intervalo foi o auge da expansão geográfica e da diversificação do grupo como um todo. A partir do início do Permiano tardio começa um declínio acentuado das formas arbórescentes que se continua através do Mesozoico, sendo que as últimas licófitas arbóreo-arbustivas são registradas no Cretáceo (p. ex. *Nathorstiana*). No Triássico, surgem as primeiras Isoetales semelhantes às atuais espécies do gênero *Isoetes*, uma forma pseudo-herbácea, única sobrevivente de toda uma dinastia de licófitas gigantes do Paleozoico. Formas herbáceas, como as das ordens Lycopodiales e Selaginellales, apresentam um registro escasso e fragmentário não tendo sofrido mudanças morfológicas significativas desde seu surgimento no Devoniano tardio–Carbonífero precoce. Por isso, elas são consideradas grupos conservadores, em termos evolutivos, e de pouca aplicabilidade na bioestratigrafia. As licófitas arbórescentes, pelo contrário, foram elementos relevantes nos zoneamentos fitoestratigráficos estabelecidos para os depósitos terrestres do intervalo Carbonífero–Permiano da América do Norte e da Europa (Cleal, 1991), dada sua abundância, diversidade e evolução ao longo das sucessões estratigráficas. É digna de nota a utilização da presença de *Pleuromeia* e formas afins (*Cylomeia*) como fósseis índices, mundialmente reconhecidos, para determinar o início do Triássico (Looy *et alii*, 1999).

As zosterófitas (= Classe Zosterophylloids) são tão antigas quanto as licófitas tendo surgido também no final do Siluriano / início do Devoniano (figuras 13.2 e 13.18). Expandiram-se rapidamente durante o início do Devoniano, sendo comuns em sedimentos deste período em todas as regiões do globo. Entraram em declínio a partir do final do Devoniano, sendo pouco comuns em regiões tropicais no Carbonífero precoce, quando se extinguíram. Por apresentarem (i) hábito



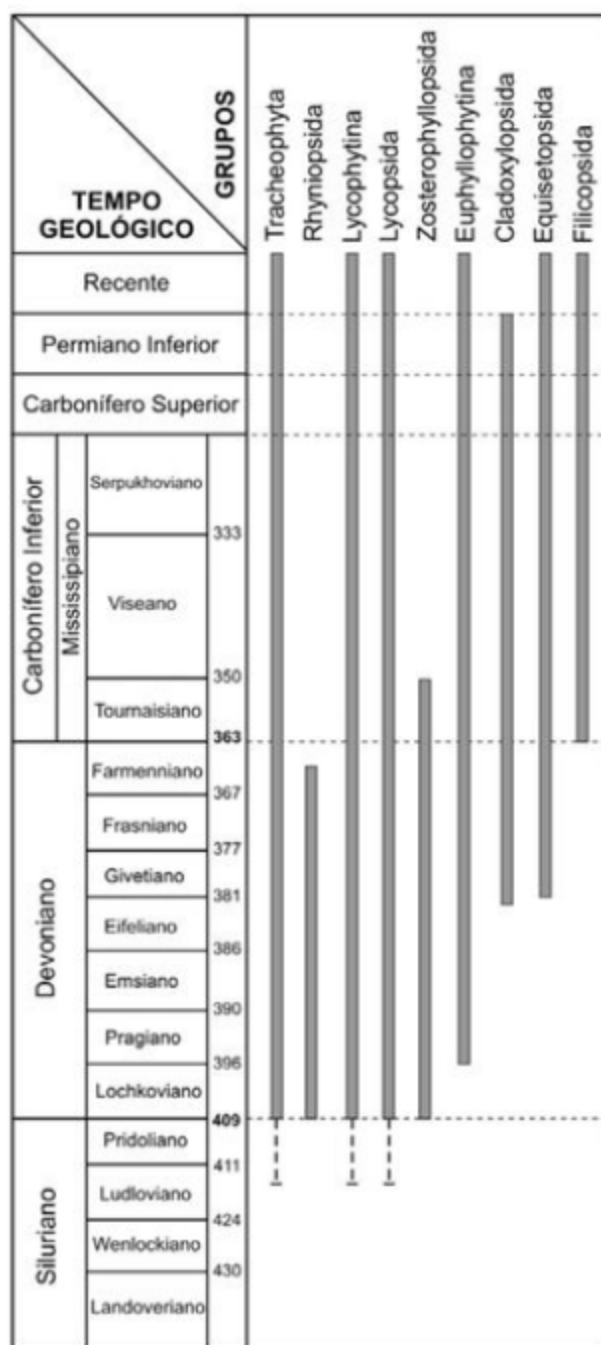
semiaquático, vivendo à beira dos corpos d'água, (ii) serem abundantes no registro e (iii) apresentarem certa diversidade, foram utilizadas no zoneamento fitoestratigráfico proposto por Banks (1980) para o Devoniano da Laurásia.

As esfenófitas (= Classe Equisetopsida) surgem no Devoniano médio, expandindo-se rapidamente para todos os continentes ao final deste período (figura 13.18). O grupo tornou-se abundante e diversificado durante o Neopaleozoico (intervalo Carbonífero–Permiano), quando se compunha desde plantas arbóreas de grande porte até herbáceo-arbustivas, como as atuais espécies de *Equisetum*. Ao final do Carbonífero precoce, a partir de representantes das Archaeocalamitaceae, surgem as primeiras esfenófitas arbóreas da família Calamitaceae que se tornam gigantes no Carbonífero tardio. As Calamitaceae coexistiram com as licófitas arborescentes gigantes (= Lepidodendraceae) ocorrendo nas mesmas áreas geográficas tropicais e habitados os mesmos ambientes pantanosos. Com a diminuição dos ambientes que sustentavam as licófitas e esfenófitas arborescentes gigantes, houve também o concomitante declínio das Lepidodendraceae e Calamitaceae até o seu extermínio total no Permiano precoce (Stewart & Rothwell, 1993; Willis & McElwain, 2002). Formas herbáceo-arbustivas com folhas do tipo *Phyllothea* e *Schizoneura* tornaram-se quase cosmopolitas durante os intervalos Carbonífero–Permiano e Permiano–Jurássico, respectivamente. Plantas que suportavam folhas do tipo *Annularia* (figura 13.14B) também apresentam ampla distribuição geográfica entre o Carbonífero Superior e o Permiano Inferior (Stewart & Rothwell, 1993; Taylor & Taylor, 1993). As Sphenophyllales são outro grupo de esfenófitas herbáceo-arbustivas que se tornou cosmopolita no intervalo Neocarbonífero–Neopermiano, ao final do qual se extinguem (Stewart & Rothwell, 1993; Taylor & Taylor, 1993). Enquanto as Sphenophyllales não sobreviveram à extinção da passagem do Permiano–Triássico. Outro grupo familiar, o das modernas Equisetales, representado por fósseis denominados como *Equisetites*, apesar de ter surgido no

Paleozoico, passa a ser comum justamente após o limite Permiano–Triássico, transformando-se paulatinamente, ao longo do Mesozoico, no tipo de esfenófitas mais frequentemente encontrada nas associações de plantas fósseis. Os grupos de esfenófitas herbáceo-arbustivas são distintos por (i) terem vivido à beira dos corpos d'água, (ii) serem relativamente abundantes e (iii) apresentarem boa diversidade, sendo utilizados como elementos auxiliares dos diferentes zoneamentos fitoestratigráficos propostos para o intervalo Carbonífero–Permiano da América do Norte e da Europa (Cleal, 1991).

Deve-se destacar que durante o Carbonífero e o Permiano as esfenófitas herbáceo-arbustivas foram o grupo vegetal dominante dos habitats existentes junto aos corpos d'água doce através do globo (DiMichele & Hook, 1992). Este domínio perdurou através do Mesozoico, mostrando um lento declínio entre o Triássico e o Jurássico, até que no Cretáceo elas perdem espaço nestes nichos para as angiospermas semiaquáticas e herbáceo-arbustivas emergentes. De tal forma que no início do Cenozoico o grupo estava reduzido ao único gênero vivente, *Equisetum* spp.

Os representantes das pteridófitas eusporangiadas modernas (= classe Filicopsida) surgiram nos trópicos durante Carbonífero precoce (figura 13.18), sendo representados por formas relacionadas à Ordem Marattiales (figuras 13.2 e 13.16). Na passagem do Carbonífero para o Permiano, estas formas expandiram-se para todas as regiões do planeta. Também nas regiões tropicais do Carbonífero tardio surgem as pteridófitas leptosporangiadas mais basais (figura 13.2), assinaladas à família Osmundaceae, que se expandem e tornam-se mais cosmopolitas apenas a partir do início do Permiano, assim como ocorreu com as Marattiales. Deste modo, com o término da glaciação Permo–Carbonífera ocorrida na Gondwana e consequente aquecimento global, houve a oportunidade para que as pteridófitas destes dois grupos colonizassem as terras extratropicais, tornando-se os fetos dominantes e típicos do Paleozoico (DiMichele & Hook, 1992; Iannuzzi & Rösler, 2000).



**Figura 13.18** Distribuição estratigráfica dos principais clados de "pteridófitas" abordados, com ênfase no surgimento dos grupos. Colunas cinzas = possíveis ocorrências; linhas tracejadas = ocorrências duvidosas (modificado de Kerinck & Crane, 1997).

Durante o início Mesozoico, ocorreu uma fase de transição dentro das pteridófitas, na qual várias famílias modernas de fetos leptosporangiados apareceram pela primeira vez, tendo algumas uma distribuição mais restrita do que outras. Todavia, os gêneros modernos têm sua localização concentrada, principalmente na zona tropical. Quando diferentes localidades do planeta são plotadas e ligadas ao padrão de pluviosidade e umidade, é percebido que as leptosporangiadas ocorrem em localidades entre 30° e 60°, estando mais concentradas próximas aos 30° e não ocorrendo no cinturão seco, ou seja, próximo à região equatorial. Isso parece confirmar a existência, durante o Mesozoico de três regiões climáticas, uma ao norte, entendida como um cinturão equatorial seco, com estreitas bandas com chuvas sazonais, outra ao sul desse cinturão, como uma faixa equatorial seca e a terceira entendida como uma larga banda úmida que ocorre tanto ao norte quanto ao sul desse cinturão sazonal (Skog, 2001).

As pteridófitas leptosporangiadas, provavelmente, originaram-se em áreas úmidas subtemperadas e não nos trópicos, preferindo ainda hoje esse tipo de ambiente, ocupando durante os eventos iniciais de dispersão para os trópicos, primeiro as partes mais altas ou os ambientes ao longo da linha costeira. Isso é observado, por exemplo, no caso de membros das famílias Mattoniaceae, Dicksoniaceae e Cyatheaceae, as quais segundo registros fósseis de localidades na Colômbia apresentavam-se como plantas de terras baixas que ao longo da paleocosta forma preferindo as regiões mais frias e altas para se situar. Parece que a circulação atmosférica, durante o Cretáceo, possibilitou a dispersão de esporos ao longo da região equatorial e através dos hemisférios (Collinson, 2001).

Poucas áreas do planeta apresentam macrorrestos de pteridófitas cenozoicas, a saber: Círculo Polar Ártico, América do Norte, Europa e Austrália, enquanto em áreas como Américas Central e do Sul, África, Índia e Sudeste da Ásia as pteridófitas fósseis são pouco representadas. Na Antártica, desde o Permiano, são encontrados registros de pteridófitas *sensu stricto*, sendo que para o Triássico são relatadas famílias, tais como Dipteridaceae, Marattiaceae, Mattoniaceae e Dicksoniaceae (Cunha *et alii*, 2008).



Durante o Quaternário, macrorrestos de pteridófitas, embora mais raros do que o registro polínico, são representados no Brasil por alguns gêneros, tais como *Lastrea*, *Blechnum* e *Pteridium* (Cardoso & Iannuzzi, 2006).

## Aplicações e Ecologia

As pteridófitas, devido a dependência d'água para completar seu ciclo reprodutivo, são normalmente associadas à umidade. É sabido que as pteridófitas, em especial, as samambaias, são bastante comuns em ambientes úmidos. No entanto, há atualmente samambaias adaptadas a climas sazonalmente úmidos e mesmo semiáridos, mostrando que através do tempo o grupo conseguiu avançar sobre os ambientes mais secos (Tryon & Tryon, 1982). Em termos paleofitogeográficos, o aumento na diversidade e frequência de pteridófitas nas associações de plantas fósseis é utilizado como indicativo da ocorrência de climas quentes e úmidos, ou seja, tropicais e equatoriais. Realmente, apesar de as samambaias serem comuns em florestas temperadas úmidas, elas sempre apresentam baixa diversidade, sendo compostas por poucas espécies abundantes, quando comparadas com a composição do grupo nas florestas tropicais (Tryon & Tryon, 1982; DiMichele & Hook, 1992; Willis & McElwain, 2002). Pode-se concluir, portanto, que mesmo sendo a ocorrência das pteridófitas como característica paleoecológica indicativa de umidade, outros dados paleobotânicos (composição total das associações) e geológicos (indicadores paleoambientais e paleoclimáticos) devem ser levados em consideração antes de se inferir o nível de umidade ou o tipo de regime climático ao qual uma determinada paleocomunidade esteve submetida. Dessa forma, as pteridófitas auxiliam nas interpretações paleoecológicas, mas isoladamente não são suficientes para definir as condições paleoambientais reinantes.

## Referências

- BANKS, H. P. 1975. Reclassification of Psilophyta. *Taxon*, 24: 401-413.
- BANKS, H. P. 1980. Floral assemblages in the Siluro-Devonian. In: DILCHER, D. L. & TAYLOR, T. N. (eds.). *Biostratigraphy of fossil plants*. Dowden, Hutchinson & Ross, Stroudsburg, EUA, p. 1-24.
- BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. 1980. Taoflora Eogondvânica da Formação Rio Bonito (Camada Irapuá), Bacia do Paraná, Brasil. In: CONGRESSO ARGENTINO DE PALEONTOLOGIA Y BIOESTRATIGRAFIA, 2/CONGRESSO LATINOAMERICANO DE PALEONTOLOGIA, 1, *Actas*, Buenos Aires, v. 6, p. 69-88.
- BATEMAN, R. M. 1991. Palaeobiological and phylogenetic implications of anatomically-preserved *Archaeocalamites* from Dinantian of Oxford Bay and Loch Humphrey Burn, southern Scotland. *Palaeontographica B*, 223: 1-59.
- BREMER, K. 1985. Summary of green plant phylogeny and classification. *Cladistics*, 1: 369-385.
- CAPUTO, M. V.; IANNUZZI, R. & FONSECA, V. M. M. 2005. Bacias Sedimentares Brasileiras. Bacia do Parnaíba. *Phoenix*, 7(81): 1-6.
- CARDOSO, N. & IANNUZZI, R. 2006. *Pteridium catalensis* sp. nov., uma nova pteridófitas fóssil do Complexo Carbonático Catalão I, Goiás. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 9: 303-310.
- CHALONER, W.; LEISTIKOW, K. & HILL, A. 1979. *Brasilodendron* gen. nov. and *B. pedroanum* (Carr.) comb. nov., Permian lycopod from Brazil. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 28(2): 117-136.
- CLEAL, C. J. (ed.). 1991. *Plant fossils in geological investigation. The Palaeozoic*. Ellis Horwood, New York, 233 p.
- COLLINSON, M. 2001. Cretaceous ferns and their distribution. *Brittonia*, 53(2): 173-235.
- CUNHA, M. B.; DUTRA, T. L. & CARDOSO, N. 2008. Uma Dicksoniaceae fértil no Eoceno da Ilha King George, Península Antártica. *Gaea*, 4(1): 1-13.
- DIAS-BRITO, D.; ROHN, R.; CASTRO, J. C.; DIAS, R. R. & RÖSSLER, R. 2009. Floresta Petrificada do Tocantins Setentrional. In: WINGE, M.; SCHOBENHAUS, C.; SOUZA, C. R. G.; FERNANDES, A. C. S.; BERBERT-BORN, M.; QUEIROZ, E. T. & CAMPOS, D. A. (eds.). *Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil. Volume II*, p. 337-354.
- DIMICHELE, W. A. & HOOK, R. W. 1992. Paleozoic Terrestrial Ecosystems. In: BEHERNSMEYER, A. K.; DAMUTH, J. D.; DIMICHELE, W. A.; POTTS, R.; SUES, H. D. & WING, S. L. (eds.).



- Terrestrial Ecosystems through Time*. University of Chicago Press, Chicago & London, p. 205-325.
- DOLIANITI, E. 1967. Uma licopodiacea do Devoniano do Amazonas. In: SIMPÓSIO SOBRE A BIOTA AMAZÔNICA, 1, Atas, Belém, CNPq, p. 141-144.
- DOLIANITI, E. 1972. Relações entre as floras paleozoicas do Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 44 (suplemento): 113-117.
- GUERRA-SOMMER, M.; CAZZULO-KLEPZIG, M. & IANNUZZI, R. 1999. The Triassic taphoflora of the Paraná Basin, southern Brazil: a biostratigraphic approach. *Journal of African Earth Sciences*, 29: 243-255.
- GUERRA-SOMMER, M.; CAZZULO-KLEPZIG, M.; BOLZON, R. T.; ALVES, L. S. & IANNUZZI, R. 2000. Floras Triássicas do Rio Grande do Sul: Flora *Dicroidium* e Flora *Araucarioxylon*. In: HOLZ, M. & De ROS, L. F. (eds.). *Paleontologia do Rio Grande do Sul*. Editora da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, p. 85-106.
- IANNUZZI, R. & RÖSLER, O. 2000. Floristic migration in South America during the Carboniferous: phytogeographic and biostratigraphic consequences. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 161: 71-94.
- IANNUZZI, R. & SCHERER, C. M. S. 2001. Vegetais fósseis carbonificados na Formação Pedra-de-Fogo, Bacia do Parnaíba, TO-MA: significado paleoambiental. In: SIMPÓSIO SOBRE A BACIA DO ARARIPE E BACIAS INTERIORES DO NE, II, Crato, 1997, *Comunicações: resumos e trabalhos científicos*, Tipoprogresso Ltda., Fortaleza, p. 129-139.
- IANNUZZI, R. & SOUZA, P. A. 2005. Floral succession in the Lower Permian deposits of the Brazilian Paraná Basin: an up-to-date overview. In: LUCAS, S. G. & ZIEGLER, K. E. (eds.). *The Nonmarine Permian*. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 30: 144-149.
- JOLY, A. B. 2002. *Botânica: Introdução à Taxonomia Vegetal*. 13ª ed., Editora Nacional, Rio de Janeiro, 778 p.
- JUDD, W. S.; CAMPBELL, C. S.; KELLOGG, E. A.; STEVENS, P. F. & DONOGHUE, M. J. 2009. *Sistemática Vegetal, Um enfoque filogenético*. 3ª ed., Artmed Editora, Porto Alegre, 612 p.
- KENRICK, P. & CRANE, P. R. 1997. *The origin and Early Diversification of Land Plants. A Cladistic Study*. Smithsonian series in comparative studies evolutionary biology. Smithsonian Institution Press, Washington & London, 441 p.
- LOOY, C. V.; BRUGMAN, W. A.; DILCHER, D. L. & VISSCHER, H. 1999. The delayed resurgence of equatorial forests after the Permian-Triassic ecologic crisis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 96: 13.857-13.862.
- MEYEN, S. 1987. *Fundamentals of Paleobotany*. Chapman & Hall, Londres, 432 p.
- MILLAN, J. H. 1987. Os pisos florísticos do carvão do Subgrupo Itararé do Estado de São Paulo e suas implicações. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 10, *Anais*, Sociedade Brasileira de Paleontologia, Rio de Janeiro, v. 2, p. 832-857.
- MUNE, S. E. & BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C. 2007. Revisão da tafoflora interglacial neocarbonífera de Monte Mor, SP (Subgrupo Itararé), nordeste da Bacia do Paraná. *Revista Brasileira de Geociências*, 37: 32-45.
- RAVEN, P. H.; EVERT, R. F. & EICHHORN, S. E. 2001. *Biologia Vegetal*. 6ª ed., Guanabara Koogan, Rio de Janeiro, 906 p.
- ROHN, R. & RÖSLER, O. 2000. Middle to Upper Permian phytostriatigraphy of the eastern Paraná Basin. *Revista Universidade de Guarulhos*, 5(nº especial): 69-73.
- RÖSLER, O. 1978. The Brazilian eogondwanic floral succession. *Boletim do Instituto de Geociências - USP*, 9: 85-90.
- ROTHWELL, G. W. 1991. *Botryopsis forense* (Botryopteridaceae) A trunk epiphyte of the tree fern *Psaronius*. *American Journal of Botany*, 78(6): 782-788.
- SALVI, J.; JASPER, A.; RICARDI-BRANCO, F.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C. & GUERRA-SOMMER, M. 2008. The Record of the genus *Lycopodites* in the Lower Permian of Paraná Basin, Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 80(3): 553-563.
- SKOG, J. E. 2001. Biogeography of Mesozoic leptosporangiate ferns related to extant ferns. *Brittonia*, 53(2): 236-269.
- STEWART, W. N. 1983. *Palaeobotany and the Evolution of Plants*. Cambridge University Press, New York, 405 p.

- STEWART, W. S. & ROTHWELL, G. W. 1993. *Paleobotany and Evolution of Plants*. 2<sup>nd</sup> ed. Cambridge University Press, Cambridge, 521 p.
- TAYLOR, T. N. & TAYLOR, E. L. 1993. *The Biology and Evolution of Fossil Plants*. Prentice-Hall Inc., New Jersey, 782 p.
- TRYON R. M. & TRYON, A. 1982. *Ferns and Allied Plants. With special reference to Tropical America*. Springer-Verlag, New York, 896 p.
- WILLIS, K. J. & McELWAIN, J. C. 2002. *The Evolution of Plants*. Oxford University Press, Oxford, 378 p.





## GIMNOSPERMAS

Margot Guerra Sommer  
Etiene Fabbrin Pires



Evidências fornecidas pelo registro fossilífero sugerem que os grupos de plantas com sementes, representados por Cordaitales e Pteridospermophyta, se estabelecem no Carbonífero inicial (360 Ma), mas somente no Permiano (299 Ma) as gimnospermas tornam-se dominantes nos diferentes biomas globais. Essa transição florística envolveu não apenas a expansão dos dois grupos mencionados, mas também a emergência de novos grupos (e. g. Cycadophyta, Ginkgophyta, Coniferophyta). É importante salientar que a formação do supercontinente Pangeia há 300 Ma incrementou processos de continentalização e de formação de extensas áreas de terras altas, gerando novos nichos ecológicos. No Permiano Inferior, aproximadamente 60% da flora global já era composta por gimnospermas; as licopsidas e esfenopsidas arborescentes dominantes nas floras do Carbonífero estavam em franco declínio.

As Progymnospermophyta, desenvolvidas entre o Mesodevoniano e o Eocarbonífero, são extremamente importantes na história evolutiva das plantas, pois são consideradas como precursoras das plantas com sementes. Atingiram porte arbóreo, com diâmetros expressivos do caule (até 1,5 m). O padrão de crescimento secundário do lenho era muito evoluído, conforme descrevem Meyer-Berthaud *et alii* (1999) e mais semelhante a gimnospermas atuais do que aquele apre-

sentado por gimnospermas que lhe foram contemporâneas. O aparelho reprodutivo, no entanto, era conservador, caracterizado por esporângios heterosporados.

### Classificação

Foram adotados na presente seção os critérios do sistema classificatório de Taylor *et alii* (2009), ressaltando-se que o termo *Phylum* foi substituído por Divisão.

#### Divisão Progymnospermophyta †

- Ordem Archaeopteridales
- Ordem Aneurophytales
- Ordem Prototypales

#### Divisão Pteridospermophyta †

- Ordem Calamophytales
- Ordem Buxoxylales
- Ordem Lyginopteridales
- Ordem Medullosales
- Ordem Callistophytales
- Ordem Glossopteridales
- Ordem Caytoniales
- Ordem Crustospermales
- Ordem Peltaspermales
- Ordem Petriellales

**Divisão Cycadophyta**

Ordem Cycadales

Ordem Bennettitales †

Família Cycadeoidaceae

Família Williamsoniaceae

**Divisão Ginkgophyta****Outras Gimnospermas**

Ordem Czekanowskiales †

Ordem Vojnosvskyales †

Ordem Pentoxylales †

Ordem Hermanophytales †

Ordem Gigantopteridales †

Ordem Gnetales

**Divisão Coniferophyta**

Ordem Cordaitales †

Ordem Voltziales †

Família Utrichtiaceae

Família Emporiaceae

Família Manjoniaceae

Família Ullmanniaceae

Família Ferugliocladaeae

Família Buriadiaceae

Ordem Coniferales

Família Palissayaceae

Família Cheirolepidiaceae †

Família Podocarpaceae

Família Araucariaceae

Família Cupressaceae

Subfamília Cunninghamioideae

Subfamília Taiwanioidae

Subfamília Athrotaxoideae

Subfamília Sequoioideae

Subfamília Taxoidioideae †

Subfamília Cupressoideae †

Família Sciadopityaceae

Família Pararaucariaceae †

Família Pinaceae

Subfamília Pinoideae

Subfamília Piceoideae

Subfamília Abietioideae

Família Cephalotaxaceae

Família Taxaceae

† grupos extintos

**A. Divisão Progymnospermophyta**

Essa divisão inclui um grupo extinto de plantas vasculares que possuem afinidades anatômicas com as gimnospermas, mas se reproduziam através de esporos, como ocorre em pteridófitas. A divisão é composta por três ordens que se distribuem entre o Mesodevônico (Eifeliano) e o Mississippiano (Tournaisiano): Archaeopteridales (Noeggeratiales?), Aneurophytales e Protoperidiales.

As características principais do grupo são: a) hábito arbustivo a arborescente; b) ramificação pseudomonopodial; c) apêndices terminais como unidades ramificadas dicotomicamente ou lâminas foliares com venação dicotômica; d) sistema vascular de protostélico a eustélico, com xilema primário mesarco; e) xilema picnoxílico; f) esporângios fusiformes na superfície adaxial ou lateral de ramos modificados em folhas e g) formas homósporas ou heterósporas.

O grupo, considerado ancestral das espermatófitas (plantas que se reproduzem através de sementes), foi erigido por Beck (1960), que vinculou dois gêneros anteriormente descritos: *Archaeopteris*, que designava estruturas reprodutivas e vegetativas de Pteridophyta, e lenhos do tipo *Callixylon*.

Dentre as progimnospermas são reconhecidos padrões evolutivos importantes. Uma hipótese evolutiva bastante aceita é a de que as gimnospermas tenham se derivado a partir das Aneurophytales, ordem mais basal do grupo. Esta hipótese é baseada na descoberta de sementes cupuladas de idade neodevônica anexadas a eixos vegetativos com frondes típicas de Pteridospermophyta do Eocarbonífero. Contudo, anatomicamente, o sistema vascular destes eixos é protostélico, como ocorre nas Aneurophytales, sugerindo que este grupo de plantas do Neodevônico seja transicional entre as Progymnospermophyta e as primeiras Pteridospermophyta. Outra hipótese evolutiva sugere uma origem polifilética para o grupo das gimnospermas. Esta hipótese admite que as Pteridospermophyta tenham se derivado de uma aneurófitas ancestral, enquanto que as Cordaitales e Coniferales teriam se originado a partir de Archaeopteridales.

**Ordem Archaeopteridales**

(Mesodevônico–Carbonífero)

*Archaeopteris* (figura 14.1A, B, C, D) é um morfôgênero que denomina estruturas reprodutivas e



vegetativas. O talo possui medula central cercada de feixes de xilema primário. O xilema secundário consiste em traqueídeos e estreitos raios lenhosos. Os ramos férteis frequentemente ocorrem nas unidades mais basais do sistema de ramificação e, em alguns espécimes, intercalam-se aos ramos estéreis. Estróbilos terminais podem ocorrer em ramos férteis, contendo esporófilos e folhas vegetativas basais e terminais. Alguns estróbilos sustentam esporófilos contendo esporângios na face adaxial das folhas. Os esporângios possuem parede fina com deiscência longitudinal. Micrósporos variam em diâmetro de 33 a 70  $\mu\text{m}$ , psilados na superfície proximal e ornamentados com grânulos na superfície distal. Os megásporos variam de 16 a 32 unidades por esporângio, com diâmetros entre 110 e 500  $\mu\text{m}$ . A cicatriz trilete é tipicamente elevada e bastante desenvolvida. Se encontrados dispersos, os micrósporos e megásporos de *Archaeopteris* são atribuídos aos gêneros *Cyclogranisporites* e *Biharisporites*, respectivamente.

*Callixylon* (figura 14.1E, F) é a denominação para os caules de *Archaeopteris* quando encontrados desconectados das folhas. Devido ao porte arbóreo, foi inicialmente descrito e comparado aos caules gimnospermicos. Alguns espécimes chegam até 10 m de comprimento, com um diâmetro de 1,5 m. Possui eustelo com medula central cercada de um anel de feixes de xilema primário mesarco. No xilema secundário ocorrem pontoações areoladas multiseriadas nas paredes radiais dos traqueídeos, organizadas em grupos alinhados. Em poucos espécimes há presença de anéis de crescimento. A densa e compacta madeira (picnoflora) de *Callixylon* é similar ao xilema secundário das coníferas, contrastando com a madeira altamente parenquimatosa (manoxflora) característica das pteridófitas em geral.

A planta reconstruída a partir de *Archaeopteris* e *Callixylon*, de acordo com as regras de nomenclatura botânica, recebeu o nome de *Archaeopteris*, por se tratar do nome genérico primeiramente publicado. Esse fóssil vegetal possui distribuição circumpolar, tendo sido descrito para numerosas localidades do Hemisfério Norte, Estados Unidos, União Soviética, China e Europa, e Austrália no Hemisfério Sul.

*Svalbardia* corresponde à estrutura vegetativa descrita para o Neodevoniano dos Estados Unidos (figura 14.1G), podendo ser uma variação morfológica de *Archaeopteris*, com base em diversas características que se sobrepõem nos dois gêneros e na falta de estruturas reprodutivas de *Svalbardia*.

*Actinopodium* (Mesodevoniano dos Estados Unidos) é um actinostelo medulado com cunhas de xilema

mesarco e pouco xilema secundário, que tem sido identificado com o eixo principal de *Archaeopteris*.

*Actinoxylon*, descrito para o Mesodevoniano, apresenta muitas ordens de ramificação, com ramos terminais portando folhas subopostas. O sistema vascular consiste em um actinostelo com seis costelas que possui um agrupamento de protoxilema nas duas extremidades. As pontoações variam de helicoidais a circulares.

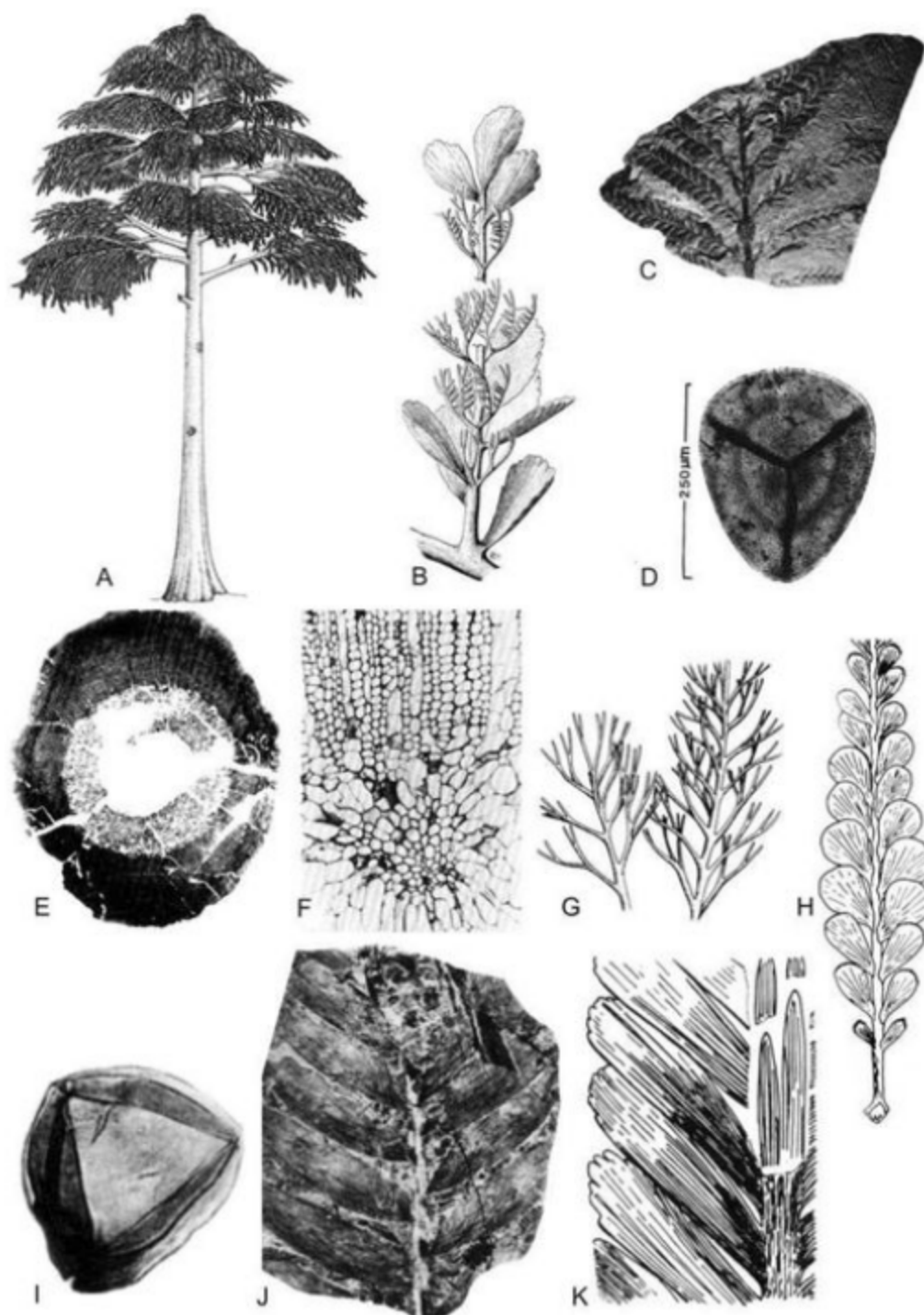
As noeggeratiáceas correspondem a um grupo de afinidade incerta incluídas na ordem Archaeopteridales por Taylor & Taylor (1993), baseando-se na organização dos órgãos reprodutivos e no grau de heterosporia do grupo. *Noeggerathia* (figura 14.1H) é a denominação genérica utilizada para brotos foliados com duas fileiras de folhas em arranjo oposto. As folhas apresentam vascularização caracterizada pela dicotomização terminal das veias. Órgãos reprodutivos caracterizados por estróbilos terminais são produzidos no final de ramos vegetativos. A organização básica dos cones biesporangiados consiste em órgãos similares a brácteas arranjados em discos semicirculares ao redor do eixo. Os esporângios são organizados em linhas localizadas na superfície superior destes discos. São conhecidos dois tipos de esporos, micrósporos triangulares triletes e megásporos triletes.

*Discinites* é um morfôgenero de cone biesporangiado paleozoico, caracterizado pela organização dos discos em roseta, com pequenos espaços entre cada disco. A margem de cada disco é repartida em segmentos cônicos e alongados. Os megásporos possuem paredes finas e os micrósporos são radiais e triletes (figura 14.1I).

*Russellites* (figura 14.1J) denomina frondes grandes pinadas ou bipinadas que morfologicamente assemelham-se muito a cicadáceas ou benetitáceas. As pinas possuem bases afiladas e veias paralelas que raramente se dicotomizam ou se anastomosam.

*Tingia* (figura 14.1K) designa uma folhagem similar a *Noeggerathia*, diferenciando-se desta por apresentar folhas maiores e anisofilias organizadas em quatro linhas verticais. As folhas na superfície superior do eixo são largas e decurrentes na base, enquanto as folhas da superfície inferior são estreitas e menos variáveis morfologicamente. A venação consiste em um único grupo na base da folha que se dicotomiza várias vezes produzindo veias paralelas. Órgãos reprodutivos anexos a *Tingia* recebem a denominação genérica *Tingiostachys*. Os cones dicotomizam-se na base e consistem em unidades férteis (esporófilos) arranjadas de forma helicoidal. Cada esporófilo apresenta um pedicelo anexado ao eixo do cone. Os esporângios localizam-se na superfície adaxial na porção proximal do pedicelo.





**Figura 14.1** Ordem Archaeopteridales. (A) Reconstituição de *Archaeopteris* (modificado de Beck, 1962). (B) Reconstituição de *Archaeopteris halliana* (modificado de Stewart, 1983). (C) *Archaeopteris macilenta* (modificado de Stewart, 1983). (D) Megásporo de *Archaeopteris* (modificado de Stewart, 1983). (E, F) Seções transversais de *Callixylon newberry* (modificado de Stewart, 1983). (G) Reconstituição de *Svalbaria banksii* (modificado de Matten, 1981). (H) Reconstituição de *Noeggerathia foliosa* (modificado de Meyen, 1987). (I) Micrósporo *Discinities* (modificado de Remy & Remy, 1956). (J) *Russellites taeniata* (modificado de Mamay, 1968). (K) Reconstituição de *Tingia crassinervis* (modificado de Meyen, 1987).

### Ordem Aneurophytales (Eodevoniense–Mesodevoniense)

Esta ordem foi inicialmente proposta com o intuito de agrupar formas ancestrais tanto de pteridófitas quanto de pteridospermófitas. É a ordem menos derivada da divisão e também a mais extensa quanto ao número de morfôgêneros descritos.

A ordem é caracterizada por: a) sistema de ramificação tridimensional, com eixo lateral helicoidal ou decussado; b) protoestele em barras ou costelas, com xilema primário mesarco; c) pontuações areoladas circulares e d) esporângios localizados em ramos terminais dicotômicos.

*Aneurophyton* (figura 14.2A, B, C) foi descrito para o Meso e o Neodevoniense de várias localidades da Europa, União Soviética e Estados Unidos. As estruturas férteis consistem em um talo que se dicotomiza, formando estruturas que se curvam em direção ao eixo principal. Cada estrutura curvilínea possui esporângios que variam em número de acordo com a espécie. Os esporos, quando dispersos, são atribuídos ao morfôgênero *Aneurospora*. O sistema vascular mesarco é triangular em seção transversal. O xilema secundário apresenta pontuações multisseriadas com bordas elípticas e raios lenhosos unisseriados.

*Eospermatopteris* (figura 14.2D) foi descrito para o Mesodevoniense dos Estados Unidos. A planta possuía cerca de 9 a 12 m de altura, apresentando volumosas frondes que produziam “sementes” nas pontas dos ramos terminais. As bases dos troncos possuem numerosas raízes radiais. Dada a associação estratigráfica entre *Eospermatopteris* e *Aneurophyton*, acredita-se que *Eospermatopteris* possa representar a base da árvore que produzia o sistema de ramificação de *Aneurophyton*.

Em *Triloboxylon* (figura 14.2E), o xilema primário caracteriza-se pela presença de protosteles mesarco. Os órgãos férteis são duas vezes dicotomizados e localizam-se em ramos vegetativos de segunda ordem ao longo do eixo principal. Diferentemente dos outros gêneros da ordem, os órgãos férteis de *Triloboxylon* localizam-se entre regiões de ramos vegetativos laterais. Cada esporângio, simples ou aos pares, localiza-se na parte distal de órgãos férteis pinados. O esporângio possui extremidades aciculadas, com deiscência longitudinal e não se conhecem os esporos.

Outros taxa, como *Proteokalon*, *Cairoa*, *Reimannia*, *Triradioxylon* e *Cecropsis*, que não apresentam estruturas reprodutivas preservadas, foram incluídos na ordem devido a similaridades com *Aneurophyton*, *Rellimia* e *Tetraxylopteris*.

### Ordem Prototypitales (Eocarbonífero)

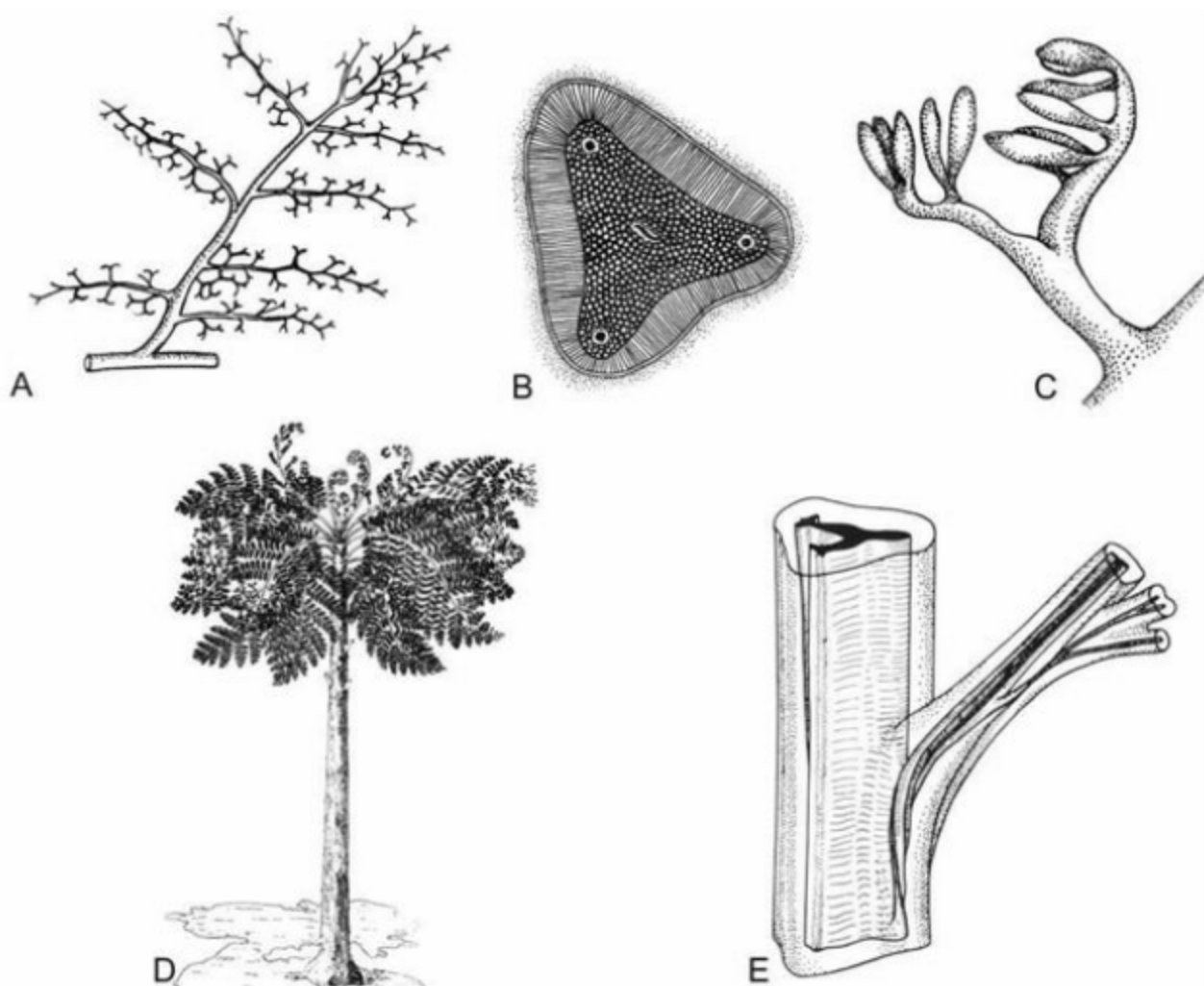
*Prototypis* apresenta medula elíptica com um par de grupos de xilema primário endarco. Possui raios lenhosos unisseriados. Os órgãos férteis são esporângios terminais, alongados, de deiscência longitudinal, localizados em ramos dicotomizados duas vezes.

## B. Divisão Pteridospermophyta

Grupo extinto de plantas vasculares, conhecido comumente como “fetos com sementes”, é considerado um filo de transição sem análogos nas floras modernas. Apresenta um conjunto de caracteres avançados, interpretados por muitos pesquisadores como primórdios da especialização angiospérmica. Tem como características o hábito de feto arborescente, com folhas estruturadas em frondes muito semelhantes às das pteridófitas, associado a padrões reprodutivos de gimnospermas, portando verdadeiras sementes. As características peculiares do padrão morfológico foliar dificultaram inferências quanto à potencial vinculação dessas frondes a grupos gimnospérmicos. Todavia, a partir de evidências inicialmente apontadas por Grand'Eury (1877), Stur (1833), Williamson (1887) e Potonié (1899), que registraram a presença de epiderme glandulífera, ostentando padrões semelhantes em diferentes órgãos vegetativos e reprodutivos dispersos, foi estabelecido o grupo das Pteridospermophyta.

O grupo inclui muitas ordens e, informalmente, é dividido em pteridospermas paleozoicas (Mississippiano ao Permiano) e mesozoicas (Triássico). São reconhecidas seis ordens paleozoicas (Calamopityales, Buteoxylales, Lyginopteridales, Medullosales, Callistophytales e Glossopteridales) e três ordens mesozoicas (Caytoniales, Corystospermales e Peltaspermales).





**Figura 14.2** Ordem Aneurophytales. (A, B, C) Reconstituições de *Aneurophyton* (modificado de Stewart, 1983); (A) Ramo lateral vegetativo. (B) Seção transversal de um ramo de segunda ordem demonstrando três costelas de protoestele mesarco com xilema secundário (mais externo). (C) Ramo fértil. (D) Reconstituição de *Eospermatopteris* sp. (modificado de Stewart, 1983). (E) Reconstituição de *Triloboxylon arnoldii* (modificado de Meyen, 1987).

### Ordem Calamopityales (Mississippiano)

Grupo descrito exclusivamente a partir de lenhos manoxílicos permineralizados para o Eocarbonífero da província euroamericana, incluídos em Pteridospermophyta. Não são registradas sementes, órgãos poliníferos ou folhagens.

A espécie-tipo é *Calamopitys americana*, com formas que não ultrapassam 4 cm em diâmetro. A porção central do caule compõe-se por uma medula mista formada por células parenquimáticas e traqueídeos. Em

seção transversal o estele é triangular e composto por cinco feixes de xilema primário mesarco, envolvido pelo xilema secundário com raios lenhosos multisseriados. O córtex, parenquimatoso, contém placas esclerenquimáticas radiais na periferia. Os traços foliares simples dividem-se em quatro eixos na base do pecíolo.

O gênero *Stenomyelon*, menos derivado, consiste em um protoestele, com metaxilema apresentando pontuações areoladas multisseriadas, setorizado em três eixos parenquimáticos. Os traços foliares são duplos e exarcos.



*Bostonia* consiste em um eixo parenquimático com grupos de células escleróticas e xilema secundário. A organização do sistema vascular é similar à organização encontrada em *Medullosa*. O xilema primário, com três bandas, é mesarco. O xilema secundário é manoxílico, com raios multisseriados.

*Kalymma* é um morfôgênero que designa pecíolos com bandas vasculares em diferentes distribuições, tamanhos e tipos de fusionamentos.

Namborindiri & Beck (1968) demonstram a importância dessa ordem para o estabelecimento de hipóteses a respeito da evolução de padrões protostélicos para eustélicos em Pteridospermophyta. Dessa forma, ocorreria, a partir de *Stenomyelon*, uma gradual dissecação do protoestele sólido através da adição de parênquima. Subsequentemente ocorreria separação tangencial do xilema secundário em distintos simpódios através do desenvolvimento filogenético de parênquima na região da medula. Tal sistema vascular corresponderia àquele encontrado no eustele de Pteridospermophyta mais derivadas, tais como *Lyginopteris* e *Heterangium*.

#### Ordem Buteoxylales (Eocarbonífero)

Esta ordem constitui-se no grupo menos conhecido entre as pteridospermas. A feição mais conspícua do grupo corresponde ao feixe vascular do pecíolo que é trilobado em seção transversal (figura 14.3A). O

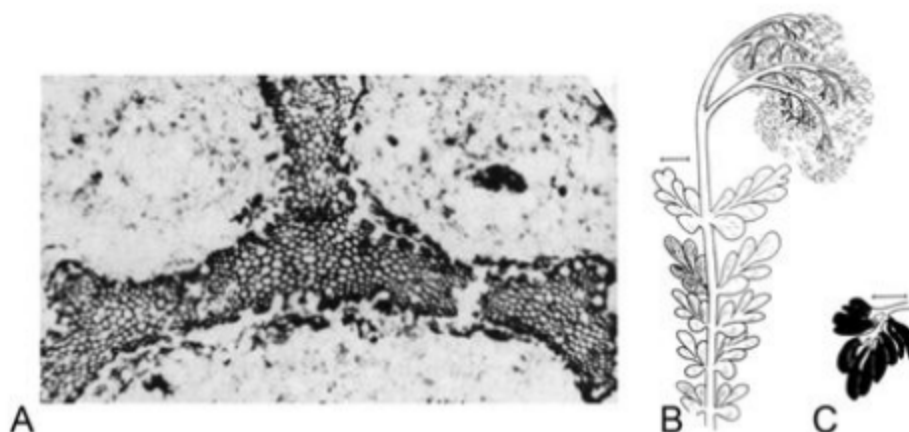
xilema primário é protostélico e o xilema é manoxílico com traqueídeos possuindo pontuações areoladas nas paredes radiais. O córtex possui organização de tipo *sparganum*. O gênero *Buteoxylon* do Eocarbonífero é o mais representativo da ordem.

*Triradioxylon* designa caules de pequeno diâmetro (cerca de 1,55 mm), com protoestele trilobado. A presença de protoxilema na porção central do protoestele e no final de cada lobo assemelha-se em organização às pteridófitas.

*Triphylopteris* (figura 14.3B, C) designa impressões foliares que podem ser classificadas também como Calamopityales. As pínulas individuais são variáveis morfologicamente, inseridas obliquamente na ráquis.

#### Ordem Lyginopteridales (Carbonífero)

Apesar de sua importância histórica no reconhecimento das pteridospermas, as Lyginopteridales são pouco conhecidas. Trata-se de um grupo artificial, heterogêneo, que apresenta como características comuns a) a produção de sementes cupuladas, frequentemente com complexas estruturas receptoras de pólen e com sistema de selamento do canal polínico; b) a presença de grupos de esporângios de deiscência central; c) pólen pequeno, uniformemente ornamentado; d) anatomia do pecíolo e do estele constantes e e) presença de esclerênquima cortical.



**Figura 14.3** Ordem Buteoxylales. (A) Seção transversal de *Buteoxylon gordonianum* (modificado de Barnard & Long, 1973). (B, C) Reconstituição *Triphylopteris uberis* (modificado de Meyen, 1987). (B) Folha fértil; (C) esporângio isolado.

*Lyginopteris* (figura 14.4A) foi estabelecido primeiramente como um morfogênero restrito a caules no Carbonífero da Europa, contudo atualmente designa a planta completa. O hábito de *Lyginopteris* é do tipo apoiante, provavelmente em parte suportado pela vegetação circundante (Gifford & Foster, 1989). Apresenta caule eustélico com 3 a 4 cm de diâmetro, e a medula grande central, parenquimática, contém ninhos de células esclerenquimáticas. O xilema primário é mesarco e o xilema secundário é pouco desenvolvido. Os raios lenhosos são uni a multissériados. Externamente a esta zona, dispõe-se o floema e o periciclo. O córtex divide-se em duas zonas; a mais interna é composta por células parenquimáticas, e a zona periférica é composta por bandas de fibras anastomosadas e orientada radialmente, estendendo-se longitudinalmente. A epiderme dos caules jovens é recoberta por glândulas multicelulares, ocorrente em todos os órgãos, com exceção das raízes. Os traços foliares originam-se no xilema primário, separando-se no córtex em um par de feixes que se fundem na base do pecíolo em forma de Y ou W. A folhagem é expressiva, com até 50 cm de comprimento, com a ráquis principal dicotômica, inserida em espiral no talo. As pínulas apresentam padrão *Sphenopteris* (figura 14.4B). As raízes adventícias, designadas como *Kaloxylon*, possuem esteles de triarcos a poliarcos, xilema secundário e células secretoras no córtex.

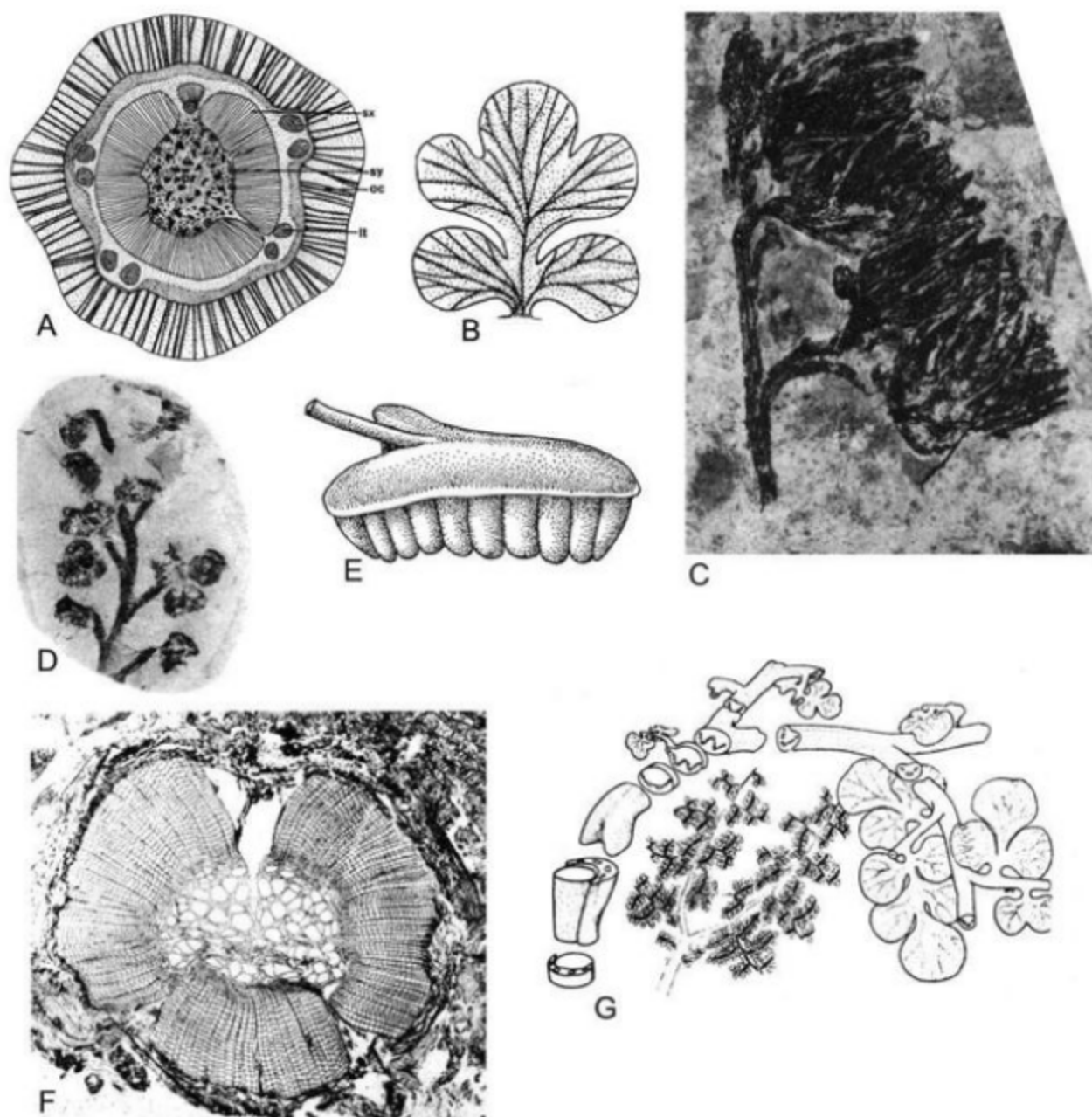
Os megasporófitos incluídos no gênero *Calymmatotheca* (figura 14.4C) correspondem a cúpulas uniovuladas, consistindo em uma série de lobos fundidos na base com porção apical com bordos livres. A superfície externa da cúpula possui papilas identificáveis com as encontradas na epiderme dos demais órgãos descritos para a planta. As sementes são denominadas *Lagenostoma* quando permineralizadas e *Lagenospermum* quando preservadas como compressões. A forma da semente é elipsoide, e o integumento é simples e fundido com o nucelo, exceto na porção distal.

Sementes e cúpulas atribuíveis ao grupo das *Lyginopteridales*, mas com padrões distintos de *Lagenostoma* são descritas como *Salpingostoma*, *Coronostoma*, *Gnetopsis* e *Calathospermum*.

As estruturas microesporangiadas (produtoras de pólen) de *Lyginopteris* têm sido incluídas, em sua maioria, no gênero *Crossotheca* (figura 14.4D, E). São compostas por pinas férteis onde se inserem pínulas opostas, laminares, reduzidas, na base das quais se associam numerosos esporângios, agrupados em sinângios. Pínulas de tipo *Pecopteris* e *Sphenopteris* têm sido encontradas em conexão orgânica com *Crossotheca*. Conforme Taylor & Taylor (1993), a ausência de *Lyginopteris* em sequências do Carbonífero dos Estados Unidos e a presença de *Crossotheca* sugere que esse gênero representa um tipo básico de microesporófito, comum a diversos gêneros de pteridospermas. *Feraxotheca* provavelmente corresponde a formas afins a *Crossotheca*, preservadas como compressões. Os gêneros *Telangium* e *Telangiopsis* correspondem a estruturas microesporangiadas com padrão mais primitivo do que de *Crossotheca*, devendo, portanto estar vinculados a outros padrões de caules.

O gênero *Heterangium* (figura 14.4F, G), registrado para o Carbonífero da Europa e dos Estados Unidos, apresenta características anatômicas do caule distintas de *Lyginopteris* e semelhantes a *Microspermopteris*, com distribuição paleogeográfica semelhante. *Sphaerostoma* corresponde a sementes atribuídas a *Heterangium*, dada a frequência com que esses gêneros são encontrados nos mesmos sítios fossilíferos. *Schopfiastrum* designa caules vinculados à folhagem de tipo *Sphenopteris* e *Mariopteris*. Caules permineralizados incluídos no gênero *Pitys* são abundantes em sequências do Carbonífero, formando densas florestas com caules de expressivo diâmetro e folhagem de tipo *Sphenopteris* e *Sphenopteridium*. A inclusão dessas formas em *Lyginopteridales*, com lenho picnoxílico, atípico para o grupo, deve-se às características diagnósticas da anatomia do pecíolo (*Lyginorachis*).





**Figura 14.4** Ordem Lyginopteridales. (A) Reconstituição da seção transversal de *Lyginopteris oldhamia*, (oc) córtex, (sy) simpódio, (sx) xilema secundário, (lt) traço foliar (modificado de Stewart, 1983). (B) Reconstituição de pínula de *Sphenopteris* (modificado de Stewart, 1983). (C) Impressão de *Calymmatotheca* (modificado de Taylor & Taylor, 1993). (D) Impressão de *Crossotheca* (modificado de Taylor & Taylor, 1993). (E) Reconstituição de pínula fértil de *Crossotheca* (modificado de Stewart, 1983). (F) Seção transversal de *Heterangium kentuckyensis* (modificado de Pigg et alii, 1987). (G) Reconstituição de *Heterangium* (folha) e *Sphenopteris* (pínulas) (modificado de Stewart, 1983).



## Ordem Medullosales

(Eocarbonífero-Permiano)

Os membros dessa ordem são geralmente reconstruídos como árvores altas (3-8 m), com diâmetros de caule de 0,50 m, portando folhas compostas, lembrando os fetos arborescentes modernos.

São registrados para a ordem: a) caules e raízes – *Medullosa*, *Sutcliffea*, *Quaestora*; b) pecíolos e folhas – *Myeloxylon*, *Neuropteris*, *Alethopteris*, *Mixoneura*, *Linopteris*, *Cyclopteris*, *Odontopteris*, *Neuraletopteris*, *Lonchopteridium*, *Macraletopteris*; c) sementes associadas a partes vegetativas ou sementes dispersas – *Trigonocarpus*, *Lonchopteris*, *Spermopteris*, *Pachytesta*, *Stephanospermum*, *Hexapterospermum*, *Rhynchospermum*; e d) órgãos produtores de pólen – *Halletheca*, *Schopfiteca*, *Sullitheca*, *Rhetinotheca*, *Dolerotheca*, *Stewartiotheca*, *Potonia*, *Paraspotheca*, *Whittlesey*, *Codonotheca* e *Aulacotheca*.

Muitas espécies do gênero *Medullosa* foram erigidas com base em pequenos fragmentos fósseis, podendo representar variações dentro de uma mesma espécie. Esse morfôgênero designou inicialmente caules preservados como permineralizações, mas atualmente é utilizado para denominar a planta, incluindo-se aí todos os órgãos dispersos a ela relacionados (figura 14.5A, B, C). Essas plantas possuíam um complexo sistema estelar composto de dois ou mais cilindros vasculares, cada um deles formado por xilema primário voltado para a margem externa do segmento vascular, contendo abundante parênquima, circundado por xilema secundário manoxílico. O número de segmentos vasculares é variável nos diferentes níveis do caule, como resultado da ramificação e fusão de segmentos. Os traqueídeos do xilema secundário ostentam extensas fileiras de pontuações areoladas. Diferentemente do que ocorre nas plantas atuais, o desenvolvimento mais extensivo desse tecido ocorre em direção ao centro do caule (Taylor & Taylor, 1993). O câmbio envolve o xilema, ocorrendo após o floema secundário, composto por fileiras de fibras, parênquima axial e células crivadas. A periderme, observada na zona cortical interna, é composta por células isodiamétricas orientadas em filas radiais. A porção mais externa do córtex é formada por parênquima cortical e abundantes canais secretores, rodeados por células epiteliais com lúmen preenchido por substância amorfa, e conjuntos de fibras esclerenquimáticas. A porção externa inferior do caule era recoberta por raízes adventícias

(diâmetro 2,5 cm) exibindo expressiva quantidade de xilema secundário.

*Myeloxylon* é um morfôgênero peciolado disperso atribuído à planta *Medullosa*, composto por grandes frondes pinadas e dicotomizadas, dispostas em espiral no caule com pecíolos com diâmetros superiores a 20 cm. Em seção transversal, o pecíolo é circular ou elíptico, composto por tecido parenquimático com numerosos canais secretores. A base foliar é reconhecida em seção transversal por uma área triangular, não vascularizada delimitada por fileiras de esclerenquima.

As pínulas, incluídas nos morfôgêneros *Neuropteris* (figura 14.5D) e *Alethopteris* (figura 14.5E), possuem uma veia média proeminente, de onde parte a venação secundária. Características anatômicas da epiderme indicam que essas plantas habitavam terras baixas e úmidas. Todavia, com base em padrões de arquitetura foliar de *Alethopteris*, outros autores sugerem habitats diferenciados, considerando o padrão das frondes influenciado por variações climáticas.

As sementes relacionadas a essa ordem ocorrem no registro fóssil geralmente vinculadas organicamente a compressões ou impressões foliares em diversos estágios de preservação. São maiores do que as sementes dos outros grupos de Pteridospermophyta e, quando permineralizadas, apresentam estruturas idênticas às sementes das atuais Cycadales.

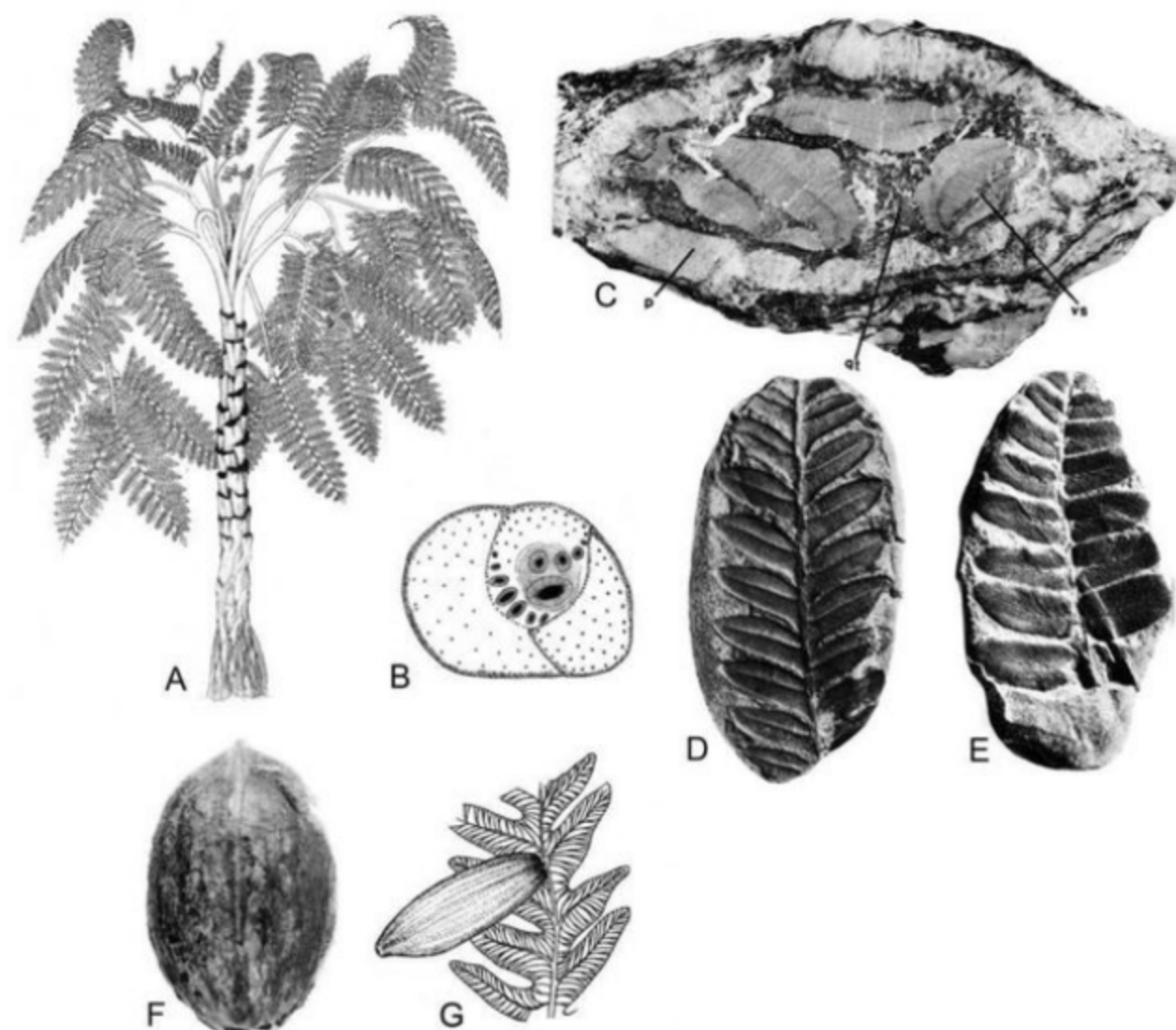
*Trigonocarpus* (figura 14.5F) é a denominação genérica de sementes longitudinalmente estriadas e radialmente simétricas associadas organicamente a *Neuropteris*. Algumas espécies são atribuídas a diferentes estágios de *Pachytesta*. *Alethopteris* possui sementes pequenas e de simetria bilateral, do tipo *Lonchopteris*.

*Spermopteris* é a denominação aplicada quando a estrutura vegetativa *Taeniopteris* preserva sementes em sua face abaxial. As sementes são ovoides, ligeiramente achatadas e estão organizadas em fileiras em cada lado da veia central.

Sementes dispersas incluídas na ordem possuem grande tamanho e apresentam três costelas longitudinais que dividem o integumento em três partes. *Pachytesta* (figura 14.5G) denomina sementes mais comumente encontradas. Megagametófitos são identificados em algumas espécies de *Pachytesta*. A membrana do megásporo contém células periféricas arranjadas em fileiras radiais, enquanto as células mais internas são poligonais. Esse arranjo tem sido relacionado a diferentes estágios de celularização.

As estruturas microesporangiadas em Medullosales são sinângios e consistem em esporângios tubulares incluídos em tecido parenquimático. Eles ocorrem como formas simples e solitárias, mas também organizados em frutificações compostas. A deiscência do esporângio ocorre em direção ao centro do órgão. Todos os órgãos produtores de pólen atribuídos à ordem Medullosales produzem polens bilaterais e monoletes, atribuídos ao morfôgênero *Monoletes*.

Taylor (1988) sugere que a evolução da semente no grupo ocorreu a partir de *Conotheca* e *Halletheca*, formados por esporângios solitários unidos pela base, para *Parasporotheca*, em que ocorre a fusão incompleta dos sacos polínicos, e após para *Halletheca*, onde se observa a fusão dos sacos polínicos. Seguem-se os estágios de plicação como em *Sullitheca* e de órgãos compostos como em *Bernaultia*.



**Figura 14.5** Ordem Medullosales. (A) Reconstituição de *Medullosa noei*, uma planta de aproximadamente 3,5 m de altura (modificado de Stewart, 1983). (B) Reconstituição da seção transversal do caule de *Medullosa primaeva* demonstrando numerosos segmentos vasculares e grandes bases foliares (modificado de Stewart, 1983). (C) Seção transversal de *Medullosa noei*, demonstrando três segmentos vasculares (vs) separados por tecido de preenchimento (gt), circundados por espessa periderme (p) (modificado de Stewart, 1983). (D) *Neuropteris* (modificado de Stewart, 1983). (E) *Alethopteris* (modificado de Stewart, 1983). (F) *Trigonocarpus*. (modificado de Taylor & Taylor, 1993). (G) Reconstituição de óvulo tipo *Pachytista* anexado a folha do tipo *Alethopteris* (modificado de Stewart, 1983).



### Ordem Callistophytales (Carbonífero)

As plantas incluídas nesse grupo correspondem a arbustos trepadores que provavelmente integravam o sub-bosque de florestas do Neocarboneífero do Hemisfério Norte.

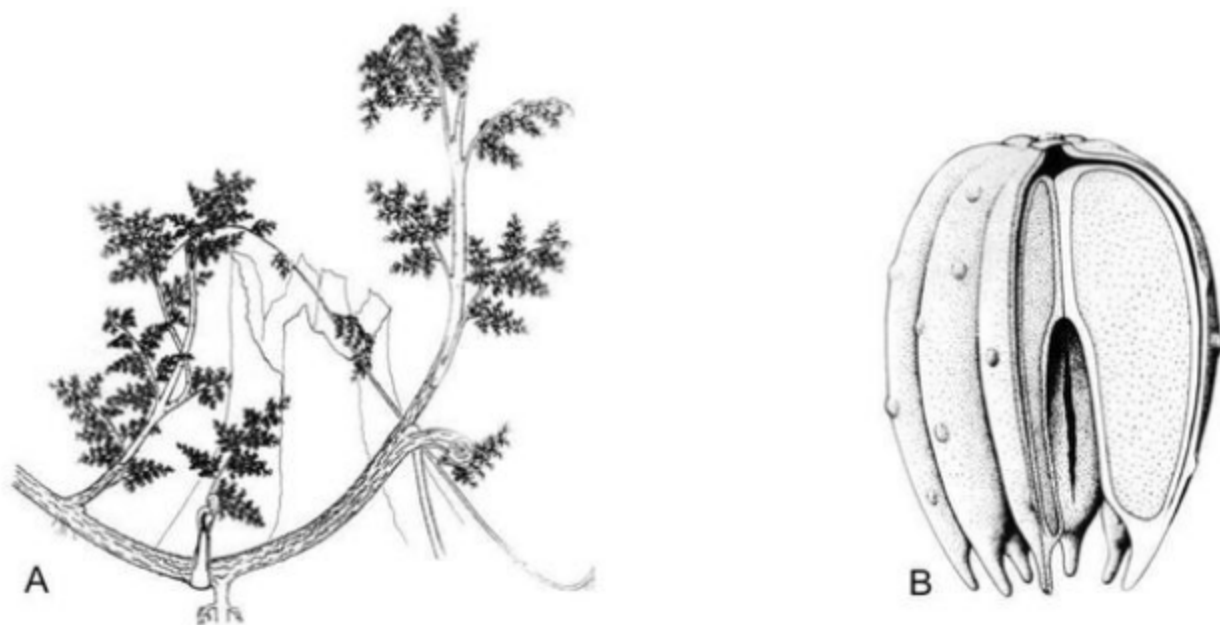
O caule é ramificado, originando-se os ramos secundários entre duas frondes na região de cada nó. As raízes adventícias prendem-se aos caules nas axilas dos ramos. No gênero *Callistophyton* (figura 14.6A), o caule possui medula parenquimática, circundada por feixes de xilema primário mesarcos ou exarcos. O metaxilema apresenta reforços reticulados e pontuações areoladas, e o xilema secundário, pontuações areoladas com abertura cruzada. O córtex é composto por uma zona interna parenquimatosa e uma zona externa com fibras intercaladas ao parênquima. Cavidades preenchidas por substância semelhante a âmbar são características também para outros órgãos do gênero.

A folhagem tem arranjo helicoidal, com frondes de bipinadas a quadripinadas, profundamente lobadas, correspondendo morfológicamente ao morfôgênero *Sphenopteris*.

Os órgãos produtores de pólen, inclusos no gênero *Idanotekion* (figura 14.6B), originavam-se na superfície abaxial de pequenas pínulas laminares de uma fronde tripinada e consistem em esporângios unidos na face proximal a uma coluna central. Sementes platispérmicas incluídas no gênero *Callospermion* têm sido atribuídas a essa ordem. Estudos anatômicos evidenciaram a presença de integumento tripartido, portando glândulas secretoras, sendo a porção distal do nucelo caracterizada como câmara polínica, com abertura micropilar.

### Ordem Glossopteridales (Permiano-Triássico)

Fósseis de Glossopteridales são abundantes em todas as sequências gondwânicas na Índia Peninsular, América do Sul, África do Sul, Austrália e Antártica, correspondendo aos componentes mais importantes da paleoflora nessas províncias no Permiano. Embora tipicamente gondwânicas, as glossopterídeas também têm sido assinaladas na Província de Catasya.



**Figura 14.6** Ordem Callistophytales. (A) Reconstituição de *Callistophyton* (modificado de Rothwell, 1975). (B) Reconstituição de *Idanotekion glandulosum* (modificado de Millay & Taylor, 1979).



O surgimento dessa ordem é classicamente relacionado à vigência de climas frios, dado que os primeiros registros ocorrem associados a climas periglaciais. Todavia, conforme referem Gastaldo *et alii* (1996), impressões de folhas simples, penadas, atribuídas ao gênero *Lesleya*, indistinguíveis de *Glossopteris*, ocorriam em áreas com secas sazonais no Hemisfério Norte no Pensilvaniano. Dessa forma, as plantas de tipo *Lesleya*, que seriam ancestrais das glossopterídeas, estariam pré-adaptadas ao clima frio sazonal vigente no Hemisfério Sul no Permiano inicial, dada sua origem em regiões tropicais sazonais secas (Leary, 1993).

As características morfoanatômicas das glossopterídeas levaram vários autores a incluí-las em diferentes grupos, desde fetos, cicis e cordaites até angiospermas. Mais recentemente, sua inclusão em Pteridospermophyta foi efetuada a partir da preservação anatômica de megasporófilos portando sementes estruturalmente preservadas (Gould & Delevoryas, 1977). Análises cladísticas (Doyle & Donoghue, 1986) inserem-nas na divisão Antophyta. Taylor & Taylor (1993) consideram que são ainda insuficientes as evidências para vincular esse grupo a qualquer outro, tanto como progenitores quanto como descendentes. Já Taylor *et alii* (2009) incluem as glossopterídeas na Divisão Pteridospermophyta, mesmo considerando que o grupo apresenta características que remetem a uma origem polifilética.

*Glossopteris* (figura 14.7) é reconstituída por Gould & Delevoryas (1977) como uma árvore de pequeno porte, portando folhas em arranjo espiral denso, formando tufos foliares, provavelmente dispostos em ramos curtos e longos, semelhantemente ao que ocorre atualmente em *Ginkgo biloba*. A planta é considerada decídua, pois têm sido coletadas numerosas folhas em fases distintas de sedimentos rítmicos depositados em ciclos estacionais (Plumstead, 1958). As folhas estão sempre ausentes nas camadas rítmicas geradas na estação mais quente (primavera-verão).

Brongniart (1828) designou como *Glossopteris* folhas lanceoladas, grandes, com margens inteiras, pecioladas, com uma conspícua veia média que chega ou não até o ápice, e veias labiais anastomosadas formando um retículo com aréolas de várias formas (figura 14.8A). Um grande número de espécies é proposto para esse morfôgênero de folha desde sua descrição

original. Todavia, a maioria delas, estabelecidas com base em impressões, corresponde a simples variações intraespecíficas ou a distintos estágios ontogenéticos de folhas que poderiam estar realcinadas a uma única planta-mãe.

Um dos epítetos mais comuns corresponde a *Glossopteris browniana*, caracterizado por um ápice arredondado, veias secundárias que formam retículos oblongo-poligonais a oblíquos. Já em *Glossopteris wilsonii*, o ápice é agudo e as veias secundárias decurrentes, com ausência de anastomoses.

A descrição das características anatômicas de folhas permineralizadas provenientes do Permiano da Austrália (Pant & Singh, 1974) e da Antártica (Pigg & Taylor, 1990) evidenciaram que a veia mediana resulta de numerosas ramificações e anastomoses do feixe vascular, que se adensam, dando ao conjunto o aspecto de veia única (figura 14.8B, C, D).

Folhas classificadas como *Gangamopteris* (figura 14.8E, H) foram consideradas distintas de *Glossopteris* dada a não definição de um feixe central e pela maior uniformidade do padrão do retículo. O padrão *Gangamopteris* tem sido considerado como indicador de ancestralidade estratigráfica, registrado mais comumente para o Eopermiano, enquanto a abundância de *Glossopteris* indicaria estratos mais recentes, relacionados ao Neopermiano. Todavia, em sequências da Gondwana Ocidental como, por exemplo, os registros efetuados para a Bacia do Paraná, o padrão *Glossopteris* ocorre desde o Sakmiano (Guerra-Sommer, 1989a).

Pant & Singh (1968) afirmam que o padrão epidérmico ocorrente na área da veia central em *Glossopteris* é distinto daquele encontrado nas folhas tipo *Gangamopteris*, o que justificaria a separação entre os gêneros. Os dois epítetos foram combinados por Kovacs-Endrody (1979), prevalecendo a denominação *Glossopteris* para formas com feixe vascular mediano e também para aquelas em que esse feixe não ocorre. Esse procedimento baseou-se em determinadas características morfológicas, principalmente na evidência de que muitas espécies de *Glossopteris* apresentavam inconspícuo feixe mediano que não permanecia até o ápice foliar. Essas diferenças de caráter apenas gradacional entre folhas gangamopterídeas e glossopterídeas também são aceitas por Rigby (1976) e Gould & Delevoryas (1977).

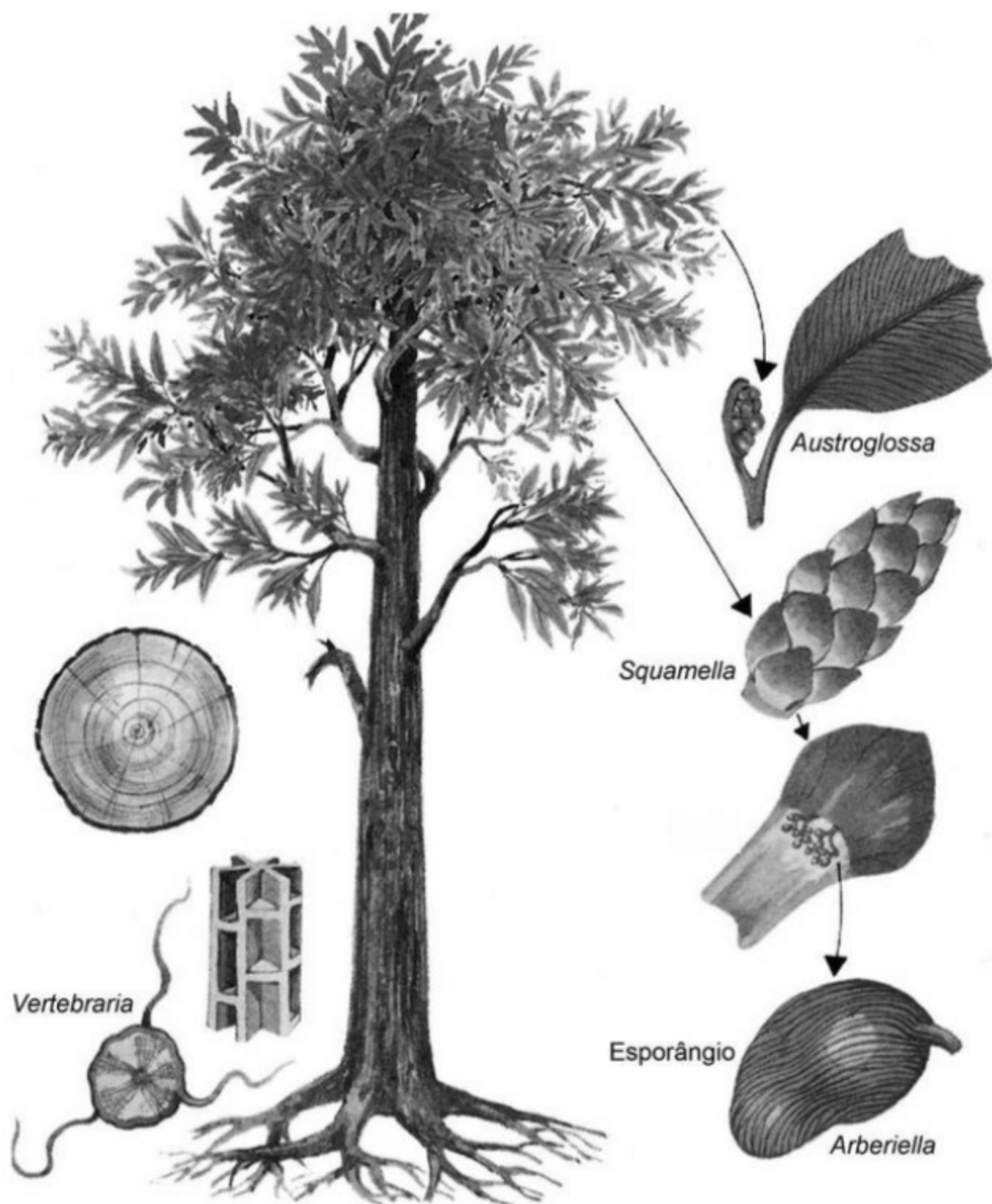
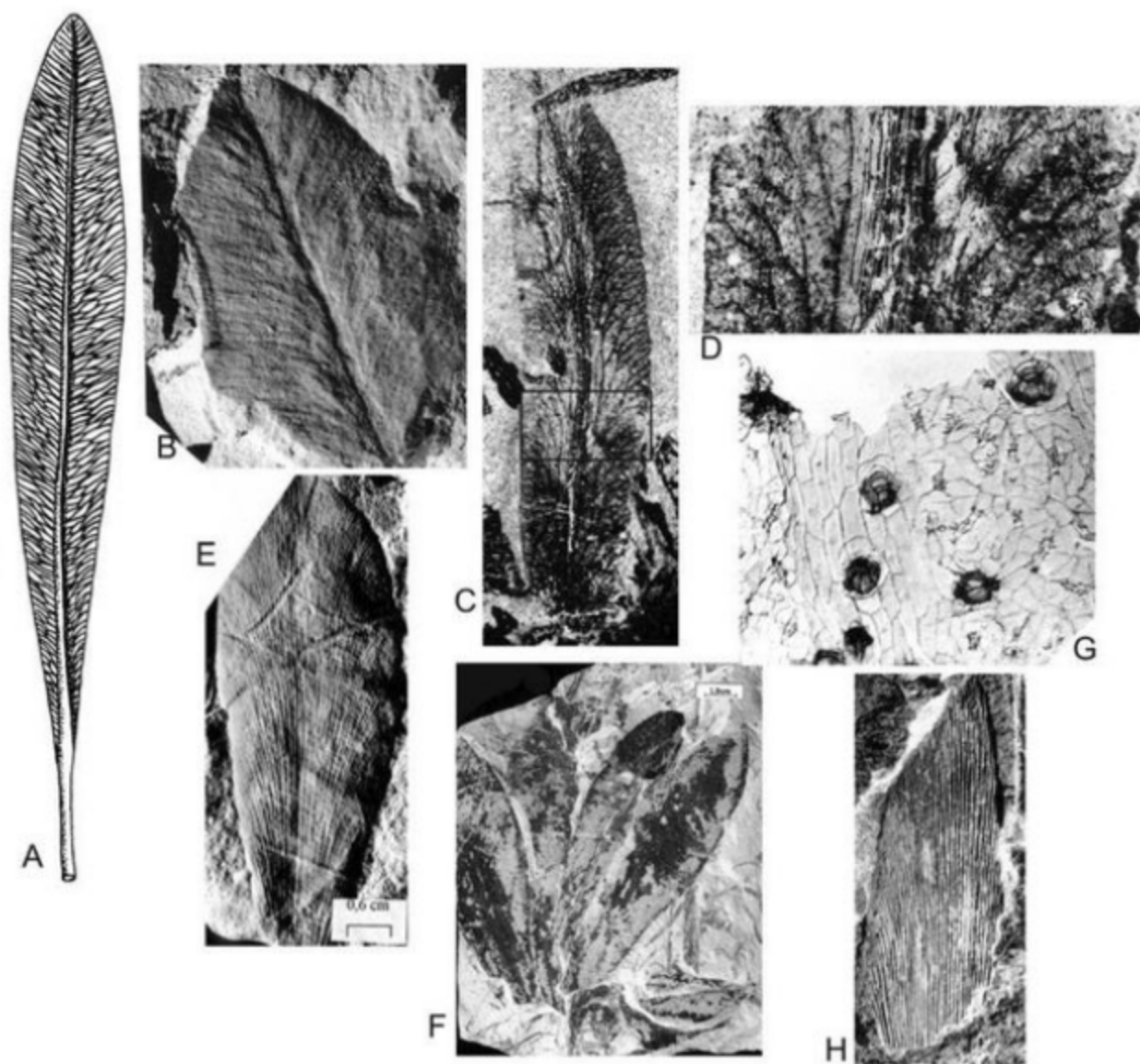


Figura 14.7 Reconstituição de *Glossopteris* (modificado de White & Frazier, 1990).



Guerra-Sommer (1988) estabelece padrões de epiderme que permitem definir quatro espécies em uma assembleia de aproximadamente 100 espécimes de *Glossopteris* provenientes de um nível de cinza vulcânica (*tonstein*) intercalada em camada de carvão, no sul da Bacia do Paraná (figura 14.8F, G). Conclui a au-

tora que notadas variações na morfologia foliar (inclusive aquelas ocorrentes no mesmo ramo) estão associadas à grande estabilidade de padrões estomáticos; as evidências tornam clara a proliferação de morfoespécies geradas a partir de análises exclusivamente baseadas em padrões morfológicos.



**Figura 14.8** Ordem Glossopteridales. (A) Reconstituição de *Glossopteris*. (B, C, D) Impressões *Glossopteris* evidenciando a veia mediana resultando de numerosas ramificações e anastomoses do feixe vascular, dando ao conjunto o aspecto de veia única; (D) detalhe de C. (E, H) *Gangamopteris*. (F, G) *Glossopteris* provenientes de nível de cinza vulcânica, intercalada em camada de carvão, no sul da Bacia do Paraná; (G) detalhe do padrão epidérmico.



No gênero *Belemnopteris*, embora o padrão de venação seja o mesmo que em *Glossopteris*, a folha é sagitada na base. Em *Rabdotaenia*, por outro lado, as veias laterais não se anastomosam e os estômatos haplocéllicos não possuem células subsidiárias diferenciadas.

Gêneros foliares menos frequentes incluídos em Glossopteridales são *Rubidgea*, *Palaeovittaria* e *Euryphyllum*. O gênero *Rubidgea* caracteriza-se pela presença de venação subparalela às vezes dicotomizada e ausência de anastomoses e nervura mediana. Singh *et alii* (2007), ao realizarem análises de padrões morfológicos associados a padrões epidérmicos em folhagens procedentes de níveis intermediários a carvões na Índia, atribuídas a *Euryphyllum* e *Noeggerathiopsis* (Cordaitales), concluíram que os padrões epidérmicos e morfológicos são muito semelhantes. Essa evidência levou à inferência de vinculações sistemáticas entre os *taxa*.

Diferentes morfologias de escamas foliares têm sido associadas à ordem Glossopteridales. As escamas que possuem morfologia romboidal são as mais comuns e, de acordo com Taylor & Taylor (1993), podem ser interpretadas como brotos, escamas estéreis de órgãos reprodutivos ou órgãos intermediários entre folhas fotossintéticas e partes foliares de órgãos reprodutivos.

Os caules de *Glossopteris* são descritos como picnóclícos e identificados ao morfôgênero *Araucarioxylon*. Esse morfôgênero é atualmente inválido e muitos dos lenhos enquadrados nesse epíteto são incluídos por Philippe & Bamford (2008) no morfôgênero *Agathoxylon*. É importante salientar também que a diagnose original de *Araucarioxylon* limitava-se a fragmentos de lenho secundário que possuem pontoações areoladas de tipo araucarioides nas paredes radiais dos traqueídeos. Essas pontoações eram comuns em caules de progimnospermas e pteridospermas. Por outro lado, em lenhos gondwânicos do Permiano, extremas variações no arranjo das pontoações radiais podem ocorrer em um mesmo espécime e até em diferentes níveis de um mesmo traqueídeo, o que dificulta sua correlação com morfôgêneros classificados apenas com base em lenho secundário. Análises anatômicas desenvolvidas em esteles completos gondwânicos permineralizados têm levado à identificação de *taxa* com medula ampla, heterogênea, formada por tecido parenquimático, com canais e células secretoras e esclerenquimáticas dispersas, associadas a feixes lenhosos mesarcos a

endarcos, e xilema secundário com pontoações areoladas em arranjo misto, desde unisseriados até multisseriados (*Polysolenoxylon*, *Barakroxylon*, *Solenopytis*, *Antarticoxylon*). Esses esteles, com características pteridospérmicas, poderiam corresponder aos caules de Glossopteridales. Esses morfôgêneros estão presentes na Formação Irati, em afloramentos no Estado do Rio Grande do Sul e São Paulo (Mussa, 1982; Guerra-Sommer & Cazzulo-Klepzig, 2000).

O gênero *Vertebraria* é considerado como a porção subterrânea de *Glossopteris* (figura 14.9A, B). Em seção transversal de fósseis permineralizados, os eixos incluem uma região central de xilema primário exarco, com espessamentos anelares, cercado por quatro a seis bandas de xilema secundário (com pontoações areoladas multisseriadas) que se irradiam da região central, separados por áreas ocas com forma petaloide. Envolvendo o xilema secundário ocorre periderme e córtex. Em seção longitudinal, as bandas radiais de xilema secundário interconectam-se por plataformas de xilema que contêm traços de raízes. A afinidade dessas estruturas com raízes é contestada por Mussa (1982), que considera os referidos traços como raízes adventícias partindo de caules possivelmente prostrados ou rizomas, denominados *Schopfiacaulia*.

A presença dos gêneros *Vertebraria* e *Schopfiacaulia* na Formação Irati da Bacia do Paraná é registrada por Mussa (1982) e Guerra-Sommer (1976).

As estruturas reprodutivas dispersas produtoras de óvulos atribuídas a Glossopteridales são diversificadas, incluindo formas unioviladas e também formas multioviladas, associadas tanto a folhas solitárias quanto a folhas compostas ou também a folhas transformadas em brácteas. As estruturas ovulíferas mais comuns possuem simetria dorsiventral e têm recebido diferentes denominações, tais como capítulo, megasporófilo, cúpula, fertiliger ou cladódio.

*Scutum* (figura 14.9C) corresponde a uma estrutura ovulífera em forma de escudo encontrada associada organicamente a folhas de *Glossopteris*. O morfôgênero porta escamas densamente arranjadas que indicam a posição original dos óvulos; na periferia das escamas ocorre uma margem estriada. Essa estrutura foi inicialmente considerada como biesporangiada, portando óvulos em uma das faces e microesporófilos na face oposta. Todavia, atualmente é considerada como portadora de óvulos em apenas uma das faces. O gênero *Ottokaria* (figura 14.9D, E) corresponde a um eixo associado a uma cabeça achatada bilateralmente,

contendo a porção adaxial um grande número de sementes, enquanto a abaxial é estéril. *Lidgettonia* (figura 14.9F) corresponde a uma folha à qual estão presos diversos megasporófilos em forma de discos, em cuja superfície inferior prendem-se as sementes de tipo *Samaropsis*, caracterizadas por expansões do integumento em forma de asas.

No gênero *Denkania*, cúpulas uniovuladas prendem-se à veia central de uma folha escamiforme por um pedicelo (figura 14.9G). As formas identificadas como *Dictyopteridium* (figura 14.9H) são compostas por um capítulo indiviso que porta inúmeros óvulos.

Megasporófilos preservados como permineralizações associados organicamente a folhas procedentes de turfeiras permineralizadas no Permiano da Antártica (Pigg & Taylor, 1990) esclareceram a identidade de estruturas reprodutivas de Glossopteridales. Elas são compostas de um megasporófilo semelhante às folhas de *Glossopteris* que parcialmente se enrola sobre as sementes presas a sua superfície adaxial. As sementes são sésseis, com as micrópilas orientadas em direção ao centro do megasporófilo. O integumento é espesso na região micropilar, que contém sementes com arquegônios e polens bissacados. Esse registro indica claramente que a estrutura portadora de óvulos correspondia a uma folha (figura 14.9I).

Estruturas microesporangiadas de Glossopteridales são raras; a mais comum corresponde a *Glossotheca* (figura 14.9J), que consiste em dois pedicelos que se prendem ao pecíolo foliar, na extremidade dos quais ocorrem aglomerados de sacos polínicos. Em *Eretmonia* (figura 14.9K), grupos de sacos polínicos prendem-se por pedicelos a uma folha escamiforme romboidal. *Arberiella* caracteriza-se pela presença de esporângios uniloculados, presos por pedúnculos frouxos e considerados por Meyen (1984) como a mais primitiva estrutura polispérmica entre as Glossopteridales. Todavia, estruturas de tipo *Arberiella* são encontradas dispersas, não permitindo inferências seguras a respeito da sua afinidade sistemática.

O gênero *Arberia* corresponde a uma estrutura ovulada composta (figura 14.9L) que tem sido relacionada a glossopterídeas (Meyen, 1986), porém estruturas com morfologia semelhante também têm sido encontradas em associação com folhagens de outros grupos vegetais, tais como Ginkgophyta.

### Ordem Caytoniales (Triássico–Cretáceo)

Os fósseis que caracterizam esta ordem foram inicialmente descritos para o Jurássico de Cayton Bay (Yorkshire, Inglaterra) e correspondem a folhagens, de distribuição cosmopolita, além de estruturas reprodutivas muito raras. Há poucos dados sobre o sistema vascular, apenas descrito a partir de pequenos eixos associados à folhagem.

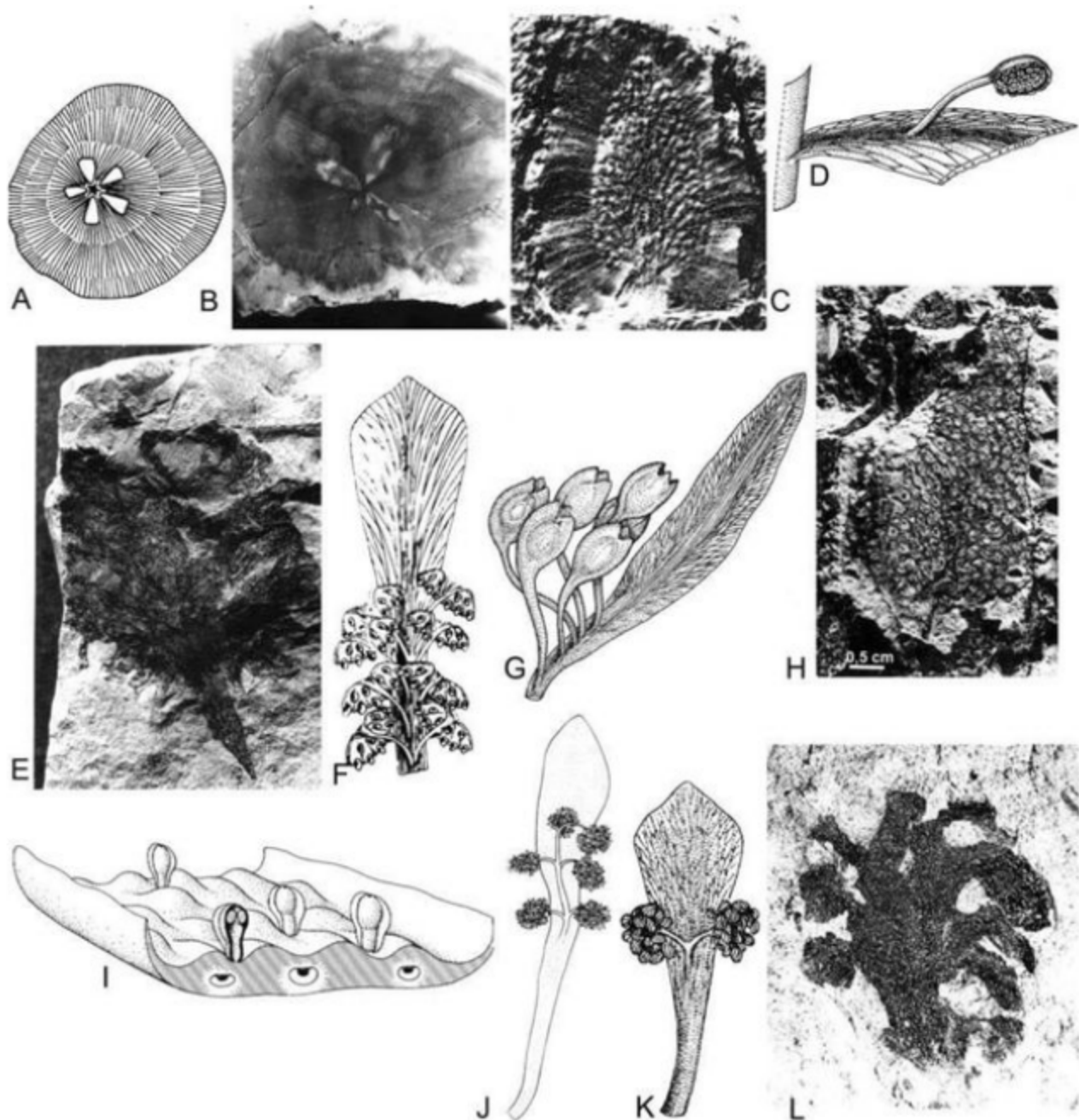
O gênero *Sagenopteris* (Neotriássico–Cretáceo) corresponde a folhas pecioladas e palmatipartidas, geralmente em quatro lóbulos oval-lanceolados. Cada segmento possui uma veia média conspícua que não atinge o ápice e veias laterais que se anastomosam formando malhas amplas.

Microesporófilos identificados como *Caytonianthus* (figura 14.10A, B) são ramificados, e os microesporângios são dispostos em segmentos distais fundidos em sinângios, contendo, cada um, de três a quatro sacos polínicos.

A estrutura portadora de óvulos caracterizada como *Caytonia* (figura 14.10C, D, E) corresponde a um eixo que porta bilateralmente cúpulas multiovuladas. As cúpulas têm contorno circular (diâmetro 4,5 mm), são recurvadas, com orifício próximo ao ponto de inserção no eixo. Em cada cúpula dispõem-se muitos óvulos ao longo da veia central. O nucelo é livre e a câmara polínica, simples. Thomas (1933) estabeleceu uma analogia entre essas cúpulas e carpelos, estabelecendo também similaridade entre o orifício e a micrópila, pois grãos de pólen foram dali resgatados. O conjunto de cúpulas foi considerado como uma flor pluricarpelada angiospérmica.

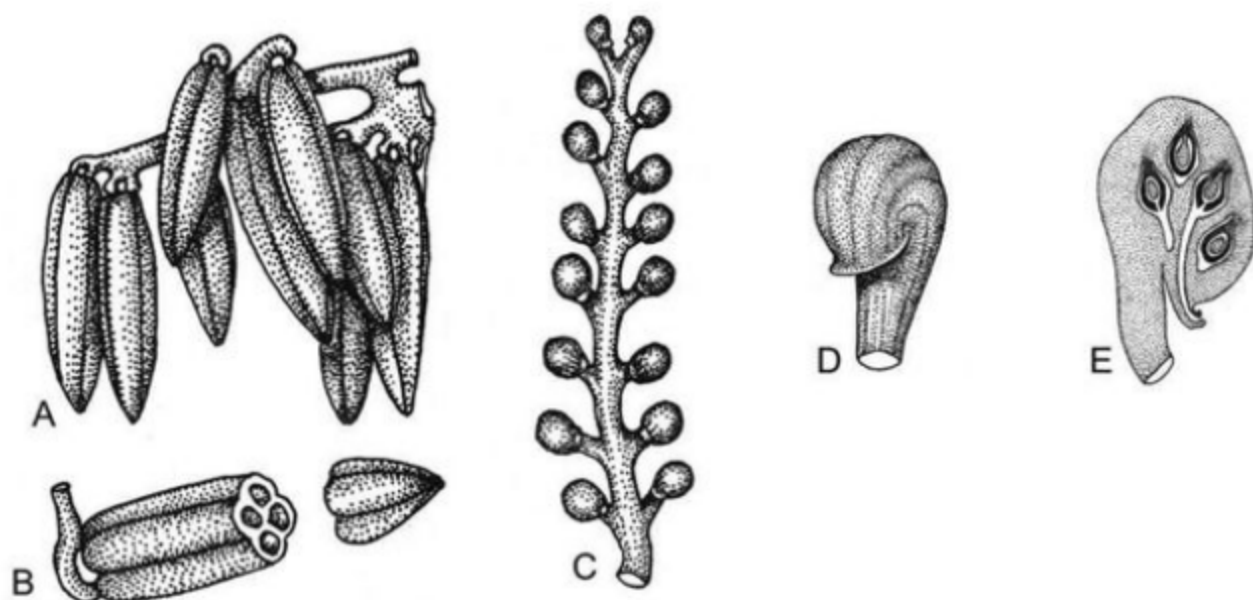
A venação retinervada também foi considerada como mais um argumento na hipótese da afinidade angiospérmica com as Caytoniales. Análises dessas estruturas evidenciaram a presença de grãos de pólen dentro das cúpulas, o que afasta a hipótese de uma função micropilar para o orifício de entrada. Adicionalmente, as características do padrão estomático das epidermes foliares em *Sagenopteris* são gimnospérmicas. Todavia, a inclusão de sementes em cúpulas representa um caráter avançado que pode ser considerado *latu sensu* um caráter que aproxima o grupo das angiospermas.





**Figura 14.9** Ordem Glossopteridales. (A) Reconstituição de seção transversal de *Vertebraria* (modificado de Stewart, 1983). (B) *Vertebraria*. (C) *Scutum*. (D) Reconstituição de *Ottokaria bengalensis* demonstrando o capítulo e o pedúnculo adnato da folha (modificado de Stewart, 1983). (E) *Ottokaria*. (F) Reconstituição de *Lidgettonia* (modificado de Taylor & Taylor, 1993). (G) Reconstituição de *Denkania* (modificado de Stewart, 1983). (H) *Dictyopteridium*. (I) Reconstituição do megaesporófilo de *Glossopteris* portando sementes na face adaxial (modificado de Taylor & Taylor, 1993). (J) Reconstituição de *Glossotheca utkalensis* (modificado de Taylor & Taylor, 1993). (K) *Eretmonia natalensis* (modificado de Stewart, 1983). (L) *Arberia*.





**Figura 14.10** Ordem Caytoniales. (A, B) Reconstituição de *Caytonianthus* (modificado de Stewart, 1983); (A) porção do microesporófilo; (B) sinângio seccionado evidenciando quatro microesporângios. (C, D, E) Reconstituições de *Caytonia* (modificado de Stewart, 1983); (C) megaesporófilo; (D) cúpula demonstrando a posição de abertura; (E) seção longitudinal de uma cúpula demonstrando a posição dos óvulos.

### Ordem Corystospermales (Triássico)

Essas plantas, inicialmente consideradas estritamente gondwânicas, foram reconstituídas com base em associações indiretas entre órgãos, as quais foram baseadas principalmente na similaridade do padrão epidérmico e na presença do mesmo tipo de pólen, presente tanto em estruturas reprodutivas masculinas quanto em câmaras polínicas de estruturas femininas (Petriella, 1983).

Na Gondwana, essa ordem é relacionada ecologicamente a diferentes tipos de associações desenvolvidas em paleoambientes de mangues e pântanos costeiros, florestas de planície de inundação, florestas xerófitas e florestas semelhantes às matas de galeria. Em determinadas áreas, essas plantas constituíam densas associações monotípicas e exclusivas, evidenciando seu caráter de vegetação pioneira.

A ordem foi instituída por Thomas (1933) com base em cúpulas portadoras de óvulos, denominadas de *Umkomasia* (figura 14.11A). Essa estrutura consiste em um eixo dicotomizado, portando pares de pínulas, com cúpulas pediceladas e recurvadas. As cúpulas são inteiras ou bilobadas, com estômatos na superfície ex-

terna. As sementes são únicas ou aos pares, elipsóides, alongadas, com um tubo micropilar longo. O gênero *Pilophorosperma*, tipo de órgão ovulado mais frequentemente reportado para esse grupo, foi sinonimizado por Holmes (1987) a *Umkomasia*. A coocorrência recorrente de folhagens de tipo *Dicroidium* e *Umkomasia* nos mesmos afloramentos levou Holmes (1987) a inferir vinculação taxonômica entre esses dois epítetos. Axsmith *et alii* (2000) comprovaram a afinidade entre esses dois gêneros através da descrição de frondes de *Dicroidium* conectadas organicamente a *Umkomasia*.

O gênero *Pteruchus* (figura 14.11B, C) corresponde a microesporófilos simples, associados a um eixo cutinizado de até 4 cm de comprimento. Cada eixo expande-se apicalmente em uma cabeça esporangífera, que porta numerosos sacos polínicos (20 a 100) com deiscência longitudinal, parcialmente protegidos por extensão de tecido da cabeça esporangífera. Esse gênero é registrado por Guerra-Sommer & Cazzulo-Klepzig (2007) para o Triássico do Rio Grande do Sul.

O hábito arbóreo entre as Corystospermales é determinado a partir da descrição de caules permineralizados atribuídos ao gênero *Rhexoxylon* (figura 14.11D, E, F), reportado para América do Sul, Áfri-

ca (Bancroft, 1913) e Antártica (Taylor, 1991). Esses caules atingiam um diâmetro considerável devido ao crescimento secundário, desenvolvido através de intensa atividade meristemática. Na porção central ocorre uma ampla medula que inclui ninhos esclerenquimáticos e parênquima organizado em grandes massas. Perifericamente ocorre um anel de xilema primário, sendo as cunhas desse tecido separadas por tecido parenquimático e ninhos de esclerênquima. O xilema secundário envolve o xilema primário em sentido centrífugo e centrípeto, formando cunhas. A pontuação dos traqueídeos é circular areolada, bisseriada a trisseriada. A superfície externa dos troncos pode apresentar cicatrizes foliares rômbricas. As folhagens de *Corystospermales* foram incluídas nos gêneros *Dicroidium*, *Xylopteris* e *Pachypteris*. A sinonimização de *Xylopteris* a *Dicroidium* foi efetuada por Archangelsky (1968), tendo como base a identidade do padrão epidérmico entre esses epítetos. As variações morfológicas das pínulas são atribuídas a variações paleoecológicas no ambiente onde essas plantas se desenvolviam.

As folhagens de tipo *Dicroidium* (figura 14.11G, H) constituem-se em frondes de pinadas a tripinadas, com ráquis principal bifurcada e pinas subopostas a decurrentes. As pínulas podem ter limbos desenvolvidos, odontopterídeos, ou então muito reduzidos, até quase filamentar. A venação varia entre os tipos esfenopterídea, odontopterídea ou mais raramente uninervada. A cutícula pode ser espessa ou fina e os estômatos anfiestomáticos com papilas frequentes.

Em *Dicroidium* (*Johnstonia*) as frondes com ráquis bifurcada, uni a tripinadas são inteiras ou lobadas e as pínulas têm venação taeniopteróide a odontopteróide. Já em *Dicroidium* (*Xylopteris*) *argentinum*, as pínulas possuem sistema de vascularização que se resume a uma só veia central (figura 14.11I).

Retallack (1977), com base em padrões fitossociológicos, define diferentes associações de plantas para o Triássico da Austrália, dominado por Pteridospermophyta. Guerra-Sommer *et alii* (1999) e Guerra-Sommer & Cazzulo-Klepzig (2007) sintetizam os resultados obtidos na análise sistemática e paleoecológica da Flora *Dicroidium* em sequências do Mesoneotriássico do sul da Bacia do Paraná (Formação Santa Maria *sensu* Bortoluzzi, 1975). Esses autores

definem que o predomínio de morfoespécies higromesófilas do gênero *Dicroidium* associadas a raras formas mesoxerófilas caracteriza tafofácies típicas de planícies de inundação em sistemas fluviais (figura 14.11H, I).

*Pachypteris* constitui-se em uma fronde com ráquis principal não bifurcada, com espessamentos epidérmicos, bi a tripinada e vinculada a caules espessos. Esse gênero tem registro em sequências jurássicas da Europa, não sendo restrito à Gondwana.

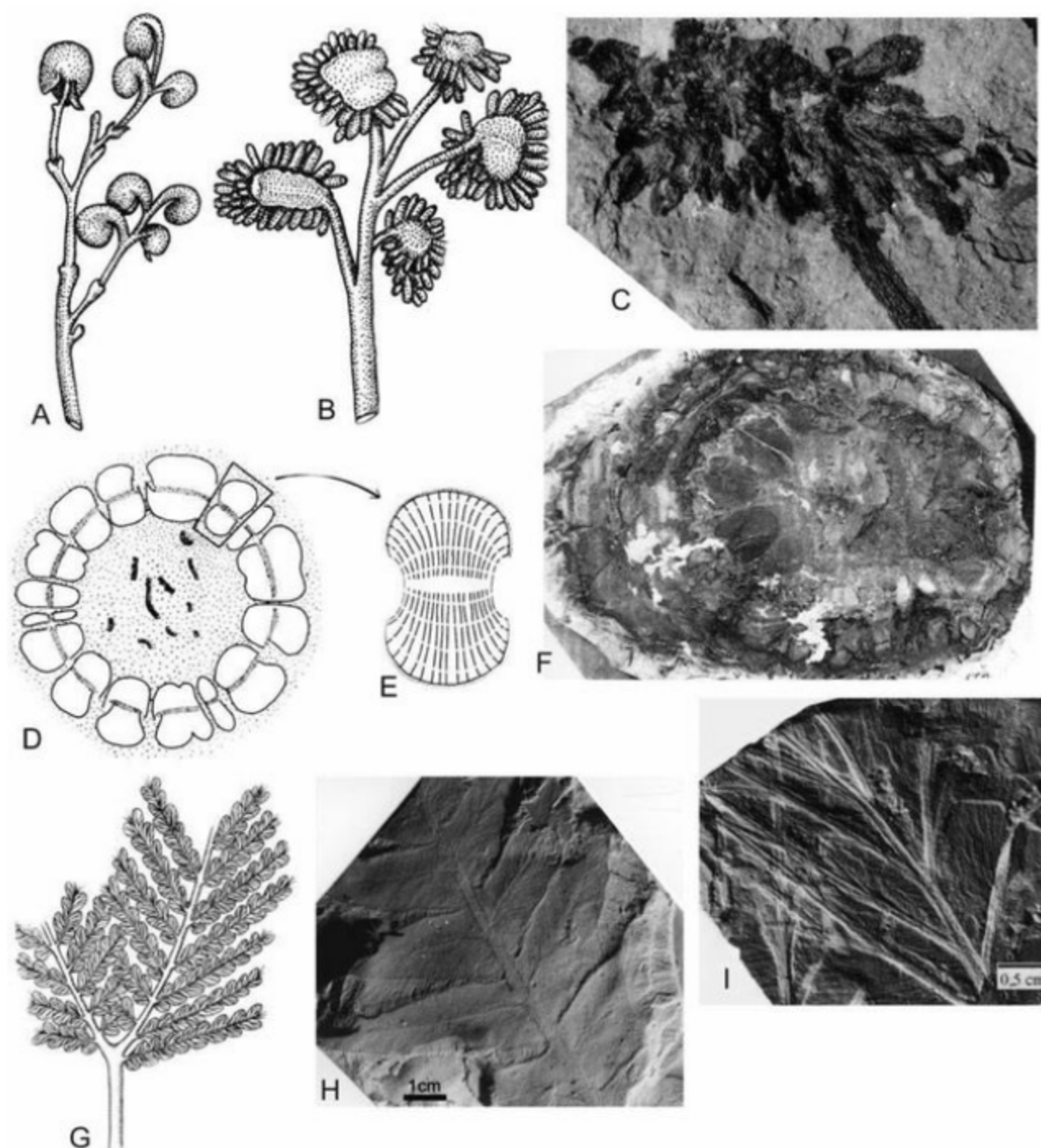
O registro de frondes de *Dicroidium* com epiderme preservada, em latitude paleotropical na província de Catasya (Jordânia), no Neopermiano, ampliou a distribuição estratigráfica dessas Pteridospermophyta mesozoicas (Hamad *et alii*, 2008). Por outro lado, esse dado permite inferir que o gênero é um dos poucos elementos florísticos não afetados pela crise biótica da transição Permiano-Triássico. Com a nova configuração tectônica vigente no Triássico e as consequentes modificações nos padrões climáticos globais, que passam a ser influenciados por estágio "greenhouse", mais homogêneo climaticamente, essas plantas teriam migrado, colonizando a região gondwânica.

### Ordem Peltaspermales (Permiano-Triássico)

Esta ordem, registrada inicialmente para o Neotriássico, distribui-se desde o Permiano até o Triássico, sendo atualmente reconhecida como cosmopolita.

*Lepidopteris* corresponde a frondes bipinadas com pinas subopostas a alternas, portando pínulas lanceoladas, raramente contraídas na base, de ápice agudo ou arredondado, com margens denteadas, dispostas obliquamente na ráquis robusta, com protuberâncias cutinizadas. A veia média robusta chega até próximo ao ápice, com veias laterais dicotomizadas. Constitui-se uma característica importante do gênero a presença de pínulas intercalares ao longo da ráquis, originadas entre as pinas primárias. Órgãos do Triássico gondwânico designados como *Antevsia*, associados à folhagem de tipo *Lepidopteris*, correspondem a micrófilos bipinados, com as últimas ramificações portando 4-12 sacos polínicos sésseis, uniloculares, com deiscência longitudinal.



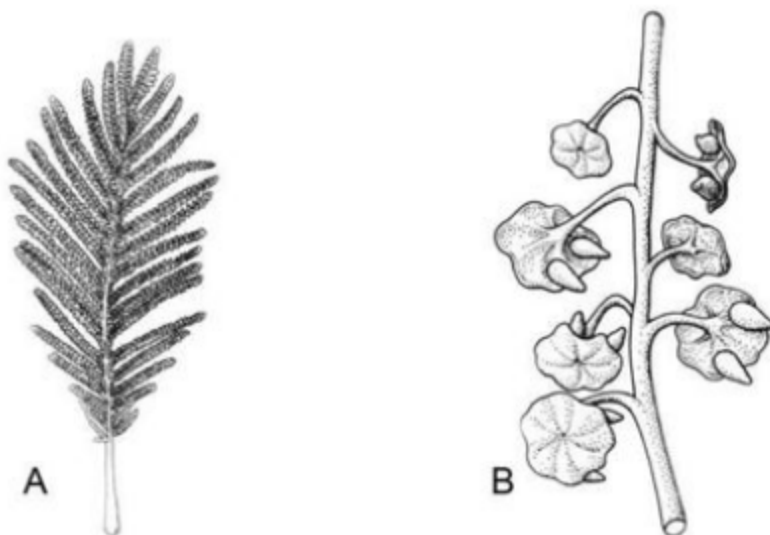


**Figura 14.11** Ordem Corystospermales. (A) Reconstituição de *Umkomasia* (modificado de Stewart, 1983). (B) Reconstituição de *Pteruchus* (modificado de Stewart, 1983). (C) *Pteruchus*. (D, E) Seções transversais de *Rhexoxylon* demonstrando as cunhas de tecido vascular com zonas de parênquima separando-as (modificado de Archangelsky & Brett, 1961). (E) xilema centrípeto e centrífugo. (F) *Rhexoxylon*. (G) Reconstituição de *Dicroidium zuberi* (modificado de Taylor & Taylor, 1993). (H) *Dicroidium*. (I) *Dicroidium* (*Xylopteris*) *argentinum*.



*Autunia* (figura 14.12A) designa folhagens de tipo *Callipteris* associadas a órgãos reprodutivos, sendo considerada marcador bioestratigráfico do limite Carbonífero-Permiano na Europa. As frondes são bi a tripinadas, com pínulas de tipo aletopterídeo. Os órgãos produtores de pólen designados como *Pterispermotrobus* correspondem a nove sacos polínicos alongados fundidos na base. As estruturas portadoras de óvulos consistem em megasporófilos com arranjo helicoidal bilateral, portando um ou dois óvulos presos à superfície inferior.

O morfôgênero *Peltaspermum* (figura 14.12B) designou originalmente estruturas ovuladas (megasporófilo) consistindo em ramos alternos em um só plano, levando na extremidade discos umbelares que portam óvulos em um anel na superfície inferior. As sementes possuem nucelo livre e micrópila proeminente. Poort & Kerp (1990) ampliam a concepção do gênero incluindo na diagnose folhagens de tipo *Lepidopteris*, órgãos polínicos de tipo *Antevsia* e órgãos portadores de sementes de tipo *Peltaspermum*.



**Figura 14.12** Ordem Peltaspermales. (A) Reconstituição de *Autunia conferta* (modificado de Kerp, 1988). (B) Reconstituição de *Peltaspermum thomasii* (modificado de Dilcher, 1979).

### Ordem Petriellales (Triássico)

Ordem definida com base no gênero de cúpula permineralizada contendo sementes provenientes do Triássico da Antártica (Taylor *et alii*, 1994). A família Kannascoppiaceae inclui folhagens de tipo *Kannascoppifolia*, estruturas produtoras de pólen *Kannascoppianthus* e estruturas ovuladas do tipo *Kannascoppia*.

### Frondes dispersas paleozoicas

Órgãos foliares constituem-se nos fósseis vegetais mais comuns em todos os períodos geológicos. A densa ocorrência de frondes isoladas fósseis no Neocarbonífero foi inicialmente atribuída exclusivamente à presença de pteridófitas, o que levou à iden-

tificação desse intervalo geológico como a "Idade dos Fetos". O reconhecimento de que o grupo das Pteridospermophyta também portava frondes morfológicamente semelhantes àquelas registradas em pteridófitas levou então à caracterização de muitas dessas frondes como morfôgêneros.

Esses morfôgêneros, designados por Boureau & Daubinger (1975) como Pteridophylla, consistem em formas estéreis, podendo representar folhagens de plantas taxonômica e filogeneticamente distintas. Essa peculiaridade pode ser exemplificada através do gênero *Sphenopteris*, o qual pode ser identificado como folhagem organicamente conectada a espécimes relacionados a pteridospermas e também a pteridófitas. Por outro lado, distintas espécies atribuídas a um mesmo morfôgênero caracterizado como Pteridophylla podem representar a variação da pínula em diferentes partes

da mesma fronde, ou mesmo distintos estágios ontogenéticos de um mesmo espécime.

Mesmo considerando as limitações aqui estabelecidas, frondes paleozoicas têm sido utilizadas como marcos bioestratigráficos. Dessa forma, um nível estratigráfico pode ser reconhecido através de uma única espécie-índice e, por outro lado, uma associação de diferentes tipos de frondes procedentes de um mesmo nível estratigráfico pode identificar com maior precisão determinadas unidades de tempo.

A arquitetura de um Pteridophylla é, na maioria dos casos, semelhante àquela ocorrente em fetos. A ramificação assume formas diversificadas, sendo o eixo principal denominado ráquis. As divisões de primeira ordem da ráquis denominam-se pinas, podendo essas estar associadas à ráquis de forma oposta, suboposta ou alterna. Quando as pinas desenvolvem-se no mesmo plano, como em fetos atuais, são caracterizadas como bisseriadas, mas em casos em que a disposição de pinas subsequentes se dá em ângulos opostos, a disposição é denominada quadrisseriada (e.g. Zygopteridales). Os segmentos foliares mais distais são as pínulas. Quando a ráquis não produz pinas, e as pínulas inserem-se diretamente no eixo principal, a fronde é considerada monopinada. Quando, porém, as pínulas originam-se das pinas, a fronde pode ser bipinada, tripinada ou quadripinada, dependendo do número de subdivisões da fronde (figura 14.13A).

Alguns dos principais morfogêneros de frondes são assim identificados:

– *Alethopteris* (figura 14.13B) – pínulas longas, dispostas em ângulos agudos na ráquis, com base decurrente na porção inferior; eixo vascular principal ramificando-se em duas veias subsidiárias encurvadas; provável vinculação a *Medullosa*.

– *Botrychiopsis* (figura 14.13C, D) – fronde bipinada com ráquis robusta, portando pínulas semi-circulares a lobadas aderidas à ráquis pela porção média da lâmina. Ausência de veia média, ou presença incipiente, na porção proximal das pínulas. Veias secundárias dicotomizando-se diversas vezes. Exclusivas do Carbonífero e do Permiano gondwânicos, com provável vinculação a pteridospermas ou pteridófitas. A ocorrência de diferentes espécies tem oportunizado o estabelecimento de relações bioestratigráficas entre diferentes níveis sedimentares no Eopermiano da Bacia do Paraná (Jasper *et alii*, 2003).

– *Eusphenopteris* (figura 14.13E) – pínulas trilobadas, com margens inteiras, arredondadas. Pínula basal algumas vezes é mais ampla. Eixo vascular dicotomiza-se repetidamente até o ápice da pínula; típica de floras do Carbonífero da Argentina; provável vinculação a Pteridospermophyta.

– *Lobopteris* (figura 14.13F) – ampla fronde com pínulas dispostas em ângulos de 60°, com morfologia semelhante a *Pecopteris*; eixo vascular central com veias laterais dicotomizando-se em três níveis; a presença ocasional de marcas de esporângios sugere afinidade com Marattiales.

– *Mariopteris* (figura 14.13G) – pínulas associadas ao eixo em ângulos inclinados, com bordas lisas, tendendo a multilobadas. A partir de uma veia basal partem múltiplas veias que se dicotomizam repetidamente até o ápice. Vinculação provável à Pteridospermophyta.

– *Neuropteris* (figura 14.13H) – pínulas alongadas com base constrita e ápice arredondado; apresenta veia central de onde partem veias laterais encurvadas que se dicotomizam. Provável vinculação à *Medullosa*.

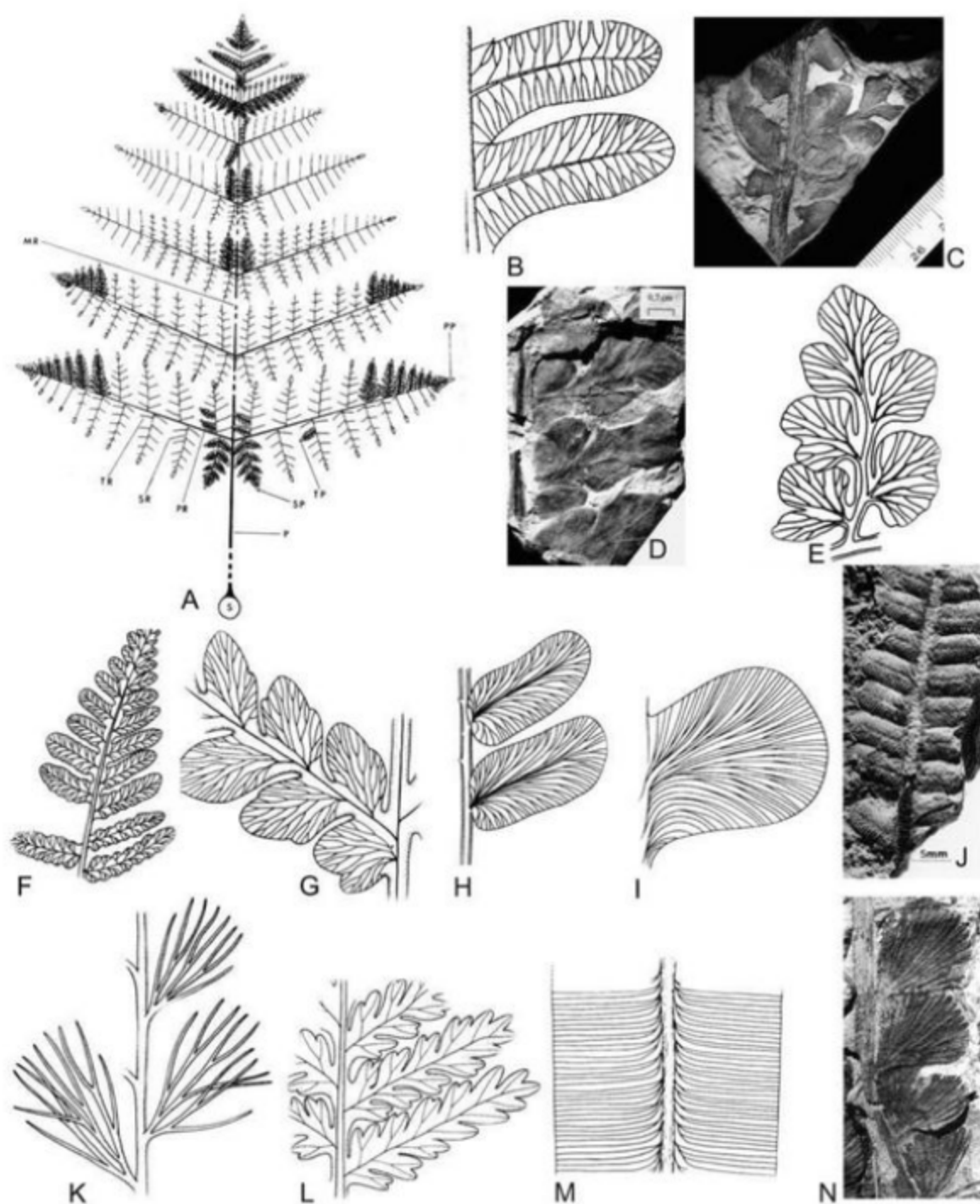
– *Odontopteris* (figura 14.13I) – pínulas pequenas associadas ao eixo da pina em toda sua extensão, podendo ocorrer leve constrição; múltiplas veias penetrando a base da pínula e dicotomizando-se muitas vezes até atingir o ápice. Provável vinculação à Pteridospermophyta.

– *Pecopteris* (figura 14.13J) – pínulas pequenas, alongadas, associadas ao eixo da pina em toda extensão, com margens paralelas; veia central estendendo-se até a extremidade da pínula; veias laterais em ângulo reto ou levemente arqueadas, dicotomizando-se às vezes junto à margem. Provável vinculação à Marattiales (*Psaronius*).

– *Rhodesia* (figura 14.13K) – segmentos delicados, com lâmina restrita ou ausente, que se ramificam dicotomicamente. Provável vinculação à Pteridospermophyta (*Heterangium*).

– *Sphenopteris* (figura 14.13L) – pínulas constritas na base, com formato oval, margens lobadas e veia central reta ou levemente flexionada; veias laterais em ângulo, ingressando nos lobos com veias simples ou dicotomizadas. Vinculação a pteridófitas ou pteridospermófitas.





**Figura 14.13** Frondes dispersas paleozoicas. (A) Esquematização de uma pina. (B) Reconstituição de *Alethopteris* (modificado de Taylor & Taylor, 1993). (C, D) *Botrychiopsis*. (E) Reconstituição de *Eusphenopteris* (modificado de Taylor & Taylor, 1993). (F) Reconstituição de *Lobatopteris micromiltonii* (modificado de Wagner, 1958). (G) Reconstituição de *Mariopteris* (modificado de Taylor & Taylor, 1993). (H) Reconstituição de *Neuropteris* (modificado de Taylor & Taylor, 1993). (I) Reconstituição de *Odontopteris* (modificado de Taylor & Taylor, 1993). (J) *Pecopteris*. (K) Reconstituição de *Rhodea* (modificado de Taylor & Taylor, 1993). (L) Reconstituição de *Sphenopteris* (modificado de Taylor & Taylor, 1993). (M) Reconstituição de *Taeniopteris* (modificado de Taylor & Taylor, 1993). (N) *Nothorhacopteris* (modificado de Iannuzzi & Rösler, 2000).



– *Taeniopteris* (figura 14.13M) – amplas folhas com veia central proeminente, de onde partem veias secundárias em ângulos de 70°, dicotomizando-se uma vez antes de atingir a margem da lâmina; a presença de pequenas sementes associadas à face abaxial em espécimes do Carbonífero sugere afinidade com cicas. No Mesozoico, o morfôgênero tem sido associado à Bennettitales (*Williamsoniella*).

– *Nothorhacopteris* (figura 14.13N) – frondes pinadas com pínulas de várias formas, desde triangulares até subcirculares, inteiras ou muito lobadas. A venação é dicotômica com intercalação de veias de menor e maior calibre. Vinculação à Progimnospermophyta.

### Frondes dispersas mesozoicas

O Mesozoico é conhecido como a “Idade das *Cycas*”, dada a abundância de fósseis relacionados a Cycadales e Bennettitales. A folhagem desses dois grupos de plantas, frequentemente indiscernível por padrões morfológicos, pode ser distinguida através de padrões epidérmicos evidenciáveis em análises cuticulares. Enquanto o padrão estomático haplocélico é comum em Cycadales, o padrão sindetocélico é típico de Bennettitales (figura 14.14A). Uma breve descrição de alguns gêneros de Pteridophylla comuns no mesozoico é efetuada abaixo.

– *Cladophlebis* (figura 14.14B, C) – frondes bipinadas, com pinas alternas dispondo-se em ângulos de 70°; pínulas lanceoladas com bordos lisos ou levemente crenulados, levemente achatados no ponto de inserção. Vinculação a *Osmunda*.

– *Coniopteris* (figura 14.14D) – frondes bipinadas portando pínulas acuminadas; pínulas férteis portando soros na parte marginal, associadas a terminalizações da venação. Vinculação a Dicksoniaceae.

– *Ctenis* (figura 14.14E) – pinas muito amplas (14 cm), associadas a uma ráquis robusta em ângulos agudos; veias paralelas dicotomizadas e às vezes interconectadas; vinculação a Cycadales.

– *Nilssonia* (figura 14.14F) – folhas lanceoladas com ocasionais segmentações em diferentes tamanhos e formas. A lâmina assenta-se na face superior da ráquis, podendo recobri-la; veias simples partem da veia central em ângulos retos. Esse morfôgênero é registrado por Guerra-Sommer *et alii* (2008) para a Formação Santa Maria (Triássico da Bacia do Paraná).

– *Nilssoniopteris* (figura 14.14G) – semelhante à *Nilssonia*, mantendo o mesmo padrão de venação, porém com lâmina indivisa; o padrão estomático sindetocélico sugere afinidade com Bennettitales.

– *Otozamites* (figura 14.14H) – pinas ovais, com base constrita e assimétrica e lobo anterior pronunciado, associadas à superfície superior da ráquis; veias com padrão divergente, às vezes paralelo.

– *Zamites* (figura 14.14I) – pinas lineares a lanceoladas associadas à porção superior da ráquis; bases das pinas constritas, venação paralela ou levemente divergente.

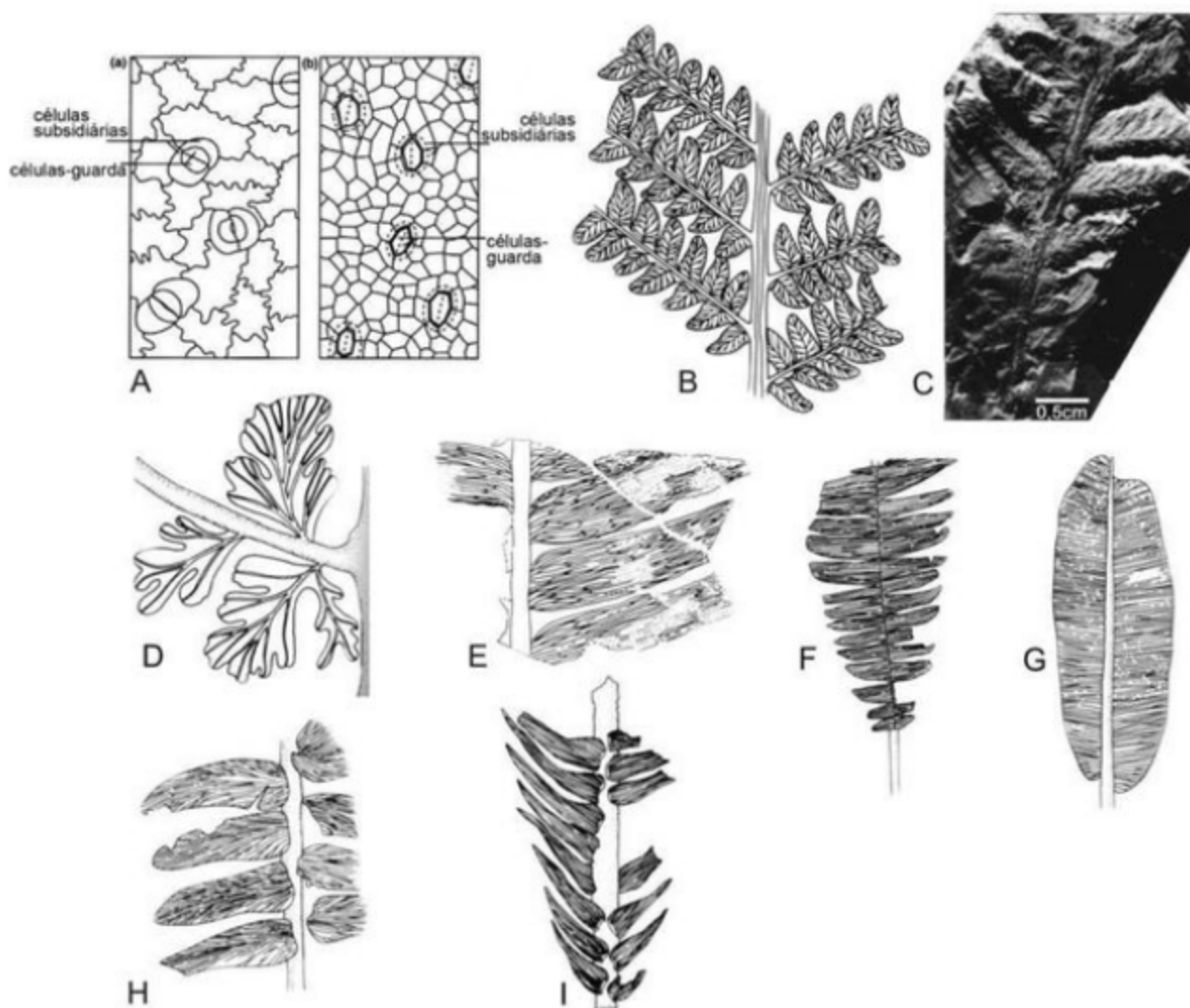
## C. Divisão Cycadophyta

Essa divisão inclui a ordem Cycadales, com representantes atuais, e a ordem Bennettitales (Cycadeoidales), exclusivamente fóssil.

### Ordem Cycadales

(Neocarbonífero–Recente)

Esse grupo de plantas atuais teve sua expressão máxima no Mesozoico, denominado comumente como a “Idade das *Cycas*”. Formas fósseis atribuíveis ao grupo são registradas para diferentes latitudes no intervalo Triássico–Jurássico, porém atualmente os gêneros remanescentes têm ocorrência restrita à América do Sul, África do Sul, Austrália, México, América Central e partes da Ásia oriental. A distribuição isolada de gêneros morfológicamente muito distintos corresponde a relictos de populações ancestrais mais extensivas ou decorrência da deriva continental.



**Figura 14.14** Frondes dispersas mesozoicas. (A) Diferenças entre padrões de epiderme e estômatos; (A) benetitáceas – sindetocélico. (B) Cicadáceas – haplocélico (modificado de Willis & McElwain, 2002); (B) reconstituição de *Cladophlebis* (modificado de Harris, 1964). (C) *Cladophlebis*. (D) Reconstituição de *Coniopteris* (modificado de Harris, 1961). (E) Reconstituição de *Ctenis* (modificado de Harris, 1964). (F) Reconstituição de *Nilssonia tenucaulis* (modificado de Harris, 1964). (G) Reconstituição de *Nilssoniopteris major* (modificado de Harris, 1969). (H) Reconstituição de *Otozamites* (modificado de Harris, 1969). (I) Reconstituição de *Zamites* (modificado de Harris, 1969).

As *cycas* ocorrentes nas floras atuais apresentam as seguintes características gerais:

- a) troncos muito reduzidos (*Stangeria*) até colunares (*Macrozamia*), recobertos superficialmente por uma densa camada de bases foliares, com folhas dispostas apicalmente, formando uma coroa no centro da qual se dispõem os órgãos reprodutores;

- b) lenhos compostos por ampla medula, córtex e um delicado cilindro vascular, com xilema primário eustélico e xilema secundário formado por traqueídeo com pontoações areoladas, presença expressiva de parênquima associado ao lenho (manoxílico), e traços foliares duplos que envolvem em semicírculo o córtex até introduzir-se nas bases foliares;



c) folhas pinadas, raramente bipinadas (e. g. *Bowenia*), grandes. Em alguns gêneros (e. g. *Cycas*) ocorre venação circinada, tal como ocorre nas frondes dos fetos. Os diferentes padrões de venação ocorrentes nessa ordem têm se constituído em característica utilizável no reconhecimento genérico. Dessa forma, em *Cycas* ocorre uma única e proeminente veia mediana e ausência de veias laterais, sendo a translocação de líquidos efetuada por tecido de transfusão. Já em *Stangeria*, da veia mediana partem veias laterais dicotomizadas e muito densas, formando ocasionalmente anastomoses. Nos demais gêneros, o sistema consiste em uma série de veias longitudinais que se dicotomizam. As células epidérmicas têm paredes retas e os estômatos são haplocélicos. As raízes em todos os gêneros são apogeuotróficas, formando massas na base do caule;

d) aparelho reprodutivo dioico, com estróbilos microesporangiados e macroesporangiados originando-se em plantas distintas. Os estróbilos estruturam-se em cones compactos, com um eixo central portando esporófilos em inserção espiralada. Excepcionalmente em *Cycas*, os megasporófilos são originados em coroas circundando o ápice do caule, portando bilateralmente óvulos em número variável.

A origem do grupo é controversa, pois análises cladísticas indicam que a origem remonta ao Paleozoico, a partir de Pteridospermophyta (Medullosales), porém as *cycas* atuais são dioicas, evidência essa que impede tais vinculações filogenéticas.

Mamay (1976) sugeriu que as cicas primitivas possuíam folhas simples. Formas de tipo *Taeniopteris* associadas a estruturas reprodutivas do tipo *Spermopteris* (figura 14.15A) e *Phasmatocycas* (figura 14.15B, C) do Paleozoico teriam evoluído para formas pinadas no Cenozoico. A descoberta de folhas pinadas, associadas a megasporófilo de tipo *Crossozamia*, semelhantes a *Cycas* no Permiano da China, assinala, por outro lado, a existência de dois grupos precursores. Outra hipótese seria a de que a origem do grupo remontaria ao Carbonífero, o que é sugerido pela presença de folhas de tipo *Lesleya*, semelhante à *Taeniopteris*, que tem sido considerada um possível megasporófilo dada a presença de fileiras de óvulos paralelos à borda do eixo foliar. Gao & Thomas (1989) apresentam, por outro

lado, uma sugestão de evolução do megasporófilo a partir de *Crossozamia*, que resultaria nas formas atuais *Zamia* e *Cycas*.

Caules permineralizados são representados pelos gêneros *Antarticycas* (Mesotriássico, Antártica), *Lyssoxylon* (Triássico, Estados Unidos), *Michellioa* (Triássico, Argentina).

*Lasiostrobus* consiste em cones permineralizados de Cycadales procedentes de estratos do Neocarbonífero. A reconstituição elaborada por Taylor & Millay (1979) de megasporófilo do Permiano, identificado como *Archaeocycas*, caracteriza óvulos dispostos em pares opostos ao longo de um eixo, parcialmente envoltos pela lâmina do esporófilo (figura 14.15D).

A partir de fragmentos de caules, folhas e cones procedentes do Triássico, Delevoryas & Hope (1971) reconstituem *Leptocycas* (figura 14.15E) com caules muito delgados (5 cm de diâmetro), atingindo 1,5 metro de comprimento e portando, no ápice, folhas pinadas de tipo *Pseudocatenis*. A epiderme, com estômatos haplocélicos, é tipicamente de Cycadales.

Pequenos cones cilíndricos portadores de pólen, compostos por microesporófilos arranjados distalmente, provenientes do Jurássico, são atribuídos ao gênero *Androstrobus* (figura 14.15F). Cones portadores de óvulos procedentes de *Androstrobus* são denominados como *Beania*. Essas estruturas consistem em um eixo portando megasporófilos bem separados, cada um dos quais com uma porção peltada expandida. Preso à superfície interna de cada megasporófilo, ocorrem dois óvulos sésseis ortótopos. As folhas associadas são identificadas a *Nilssonia*. A disposição dos órgãos produtores de óvulos e polens não é conhecida.

Lenhos atribuídos a Cycadales têm sido registrados desde o Triássico e caracterizam-se pela presença de medula ampla, com ductos mucilaginosos, xilema secundário manoxílico caracterizado por pontuações areoladas multisseriadas, representados pelos gêneros *Lyssoxylon* e *Michellioa*.

### Ordem Bennettitales (Triássico–Cretáceo)

Essas plantas têm registro estratigráfico restrito ao Mesozoico, mais restritamente ao intervalo Triássico–Cretáceo, em ambos os hemisférios. Seu hábito foi muito semelhante ao das *cycas* atuais; as frondes, por outro lado, diferem apenas pela presença



de estômatos sindetocélicos. Anatomicamente, essa semelhança também é grande, observando-se, porém, a ausência de traços foliares contornantes em Benettitales. A característica que permite distinguir esses dois grupos vegetais corresponde aos órgãos reprodutivos, que em Benettitales estão estruturados em pequenos cones biesporangiados, ou mais raramente monoesporangiados, sendo as formas monoesporangiadas menos derivadas.

A classificação aqui adotada é sugerida por Watson & Sincock (1992), que subdividem a ordem em duas famílias, distintas entre si pela distribuição estratigráfica, hábito e organização do aparelho reprodutivo.

### Família Cycadeoidaceae

O gênero *Cycadeoidea* é cosmopolita e constitui-se no táxon mais conhecido dessa família, representado mais abundantemente por caules permineralizados, tipicamente cilíndricos a colunares, geralmente não ramificados, com menos de 1 metro de altura (figura 14.16A). Sua superfície é recoberta por bases foliares dispostas helicoidalmente e pelos multicelulares, os quais formam um adensamento (rametum) na base dos caules. Frondes imaturas de tipo *Zamites* foram encontradas associadas a caules de *Cycadeoidea*. Em seção transversal, o cilindro vascular de *Cycadeoidea* é composto por uma extensa medula com canais secretores, xilema primário endarco, xilema secundário formado por traqueídeos com reforços escalariformes e raios vasculares uni e bisseriados. Envolvendo o cilindro vascular ocorre um amplo córtex com células parenquimáticas delgadas e tecido secretor. Os traços foliares são arqueados, passando a um formato de C no córtex, com tecido secundário. O adensamento dos traços foliares forma um pseudocilindro na porção externa do caule.

Os cones, na família Cycadeoidaceae, crescem em ramos laterais curtos ou pedúnculos dispostos entre bases foliares estéreis, não ultrapassando a superfície do tronco. Eram biesporangiados, consistindo em uma coroa de estruturas microesporangiadas que envolve um receptáculo em forma de domo, ao qual se prendem numerosos óvulos cercados por escamas interseminais (figura 14.16B).

No início do século XIX foi considerada a hipótese de que esse grupo de plantas seria ancestral às angiospermas. Essa hipótese fundamentou-se na estrutura do aparelho reprodutivo, que seria semelhante a uma flor primitiva. Todavia, Delevoryas (1968) caracteriza o cone maduro como uma estrutura fechada, que afastaria a similaridade com angiospermas. O estudo de Crepet (1974), baseado em cones em diferentes estágios de desenvolvimento, evidenciou a natureza biesporangiada dessas estruturas, eliminando dúvidas a respeito do processo de polinização. Características estruturais dos microesporófilos sugerem que eles não se abriam quando maduros, desintegrando-se internamente, sugerindo autopolinização. Todavia, evidências de interação planta-inseto têm sugerido que os insetos poderiam ter atuado como polinizadores secundários.

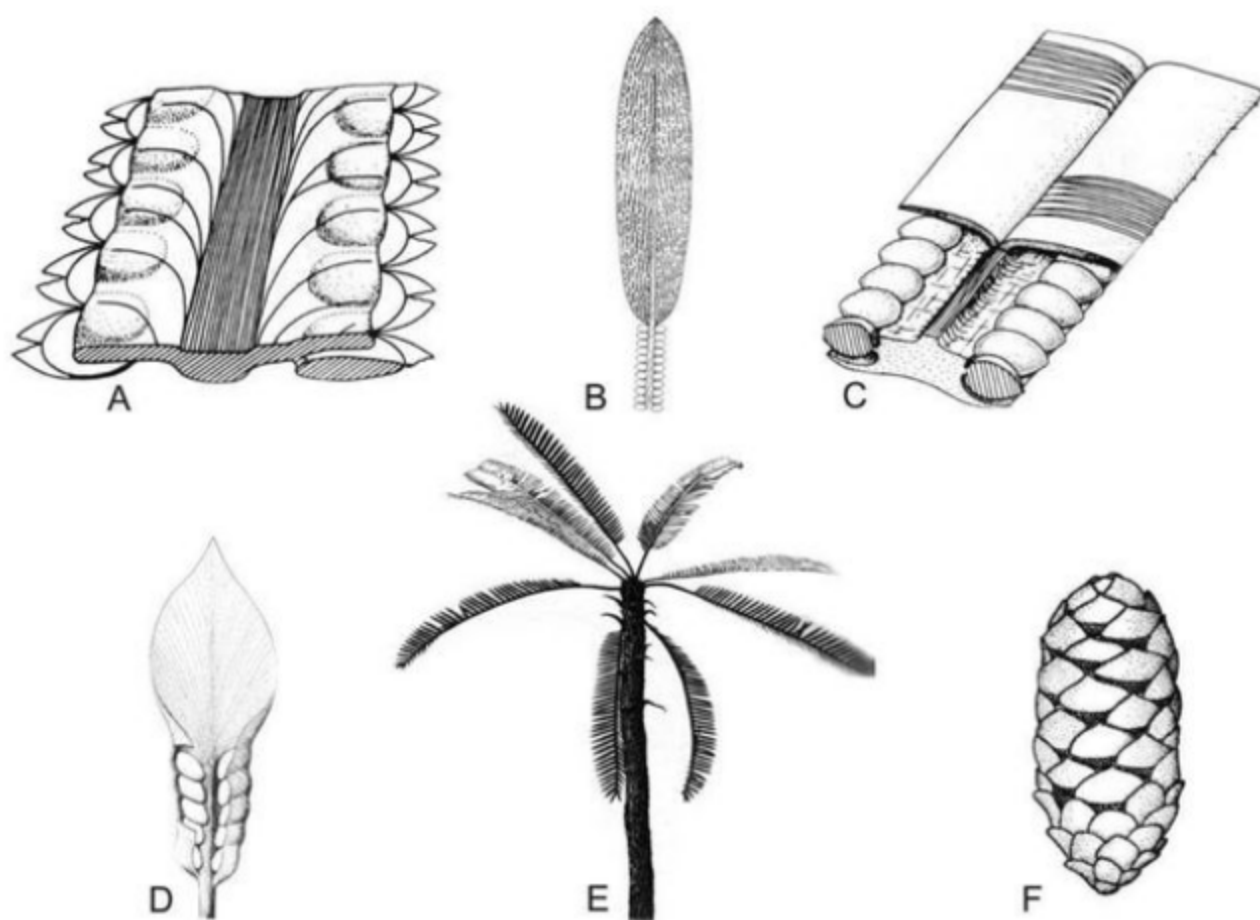
### Família Williamsoniaceae

As plantas que compõem essa família distinguem-se das Cycadeoidaceae pela presença de cones que partem do eixo principal ou de ramos laterais, associados individualmente a um longo pedúnculo recoberto por brácteas. Alguns representantes dessa família adotaram a estratégia biesporangiada enquanto outros produziam apenas óvulos ou sacos polínicos.

*Williamsonia seawardiana*, uma das formas mais conhecidas, corresponde a um caule permineralizado (Jurássico da Índia) que possuía até 2 m de altura. O caule é recoberto por bases foliares com disposição helicoidal e, em sua porção distal, dispõe-se uma coroa de frondes pinadas relacionadas ao morfôgênero *Ptilophyllum*. Os cones ocorrem associados a ramos laterais.

A denominação *Williamsonia* (figura 14.16C) tem sido também utilizada para designar cones ovulados preservados como impressões e compressões, bem como permineralizações com estrutura interna preservada. O cone é arredondado e consiste em um receptáculo em forma de domo, portando numerosas sementes associadas a densas escamas interseminais. Os tubos micropilares das sementes ultrapassam o nível das escamas. Uma coroa de brácteas associa-se basalmente ao receptáculo.

O gênero *Williamsonia* é registrado por Guerra-Sommer & Cazzulo-Klepzig (2007) para o Rio Grande do Sul.



**Figura 14.15** Ordem Cycadales. (A) Reconstituição de *Spermopteris coriacea* com a conexão típica de suas sementes (modificado de Cridland & Morris, 1960). (B, C) Reconstituição de *Phasmatocycas*; (B) megaesporófilo de *Phasmatocycas kansana* (modificado de Mamay, 1978); (C) megaesporófilo com sementes anexadas à folha (modificado de Gillespie & Pfefferkorn, 1986). (D) Reconstituição do megaesporófilo *Archaeocycas* com a lâmina parcialmente englobando as sementes (modificado de Taylor & Millay, 1979). (E) Reconstituição de *Leptocycas gracilis* (modificado de Delevoryas & Hope, 1971). (F) Reconstituição de *Androstobus manis* (modificado de Delevoryas, 1962).

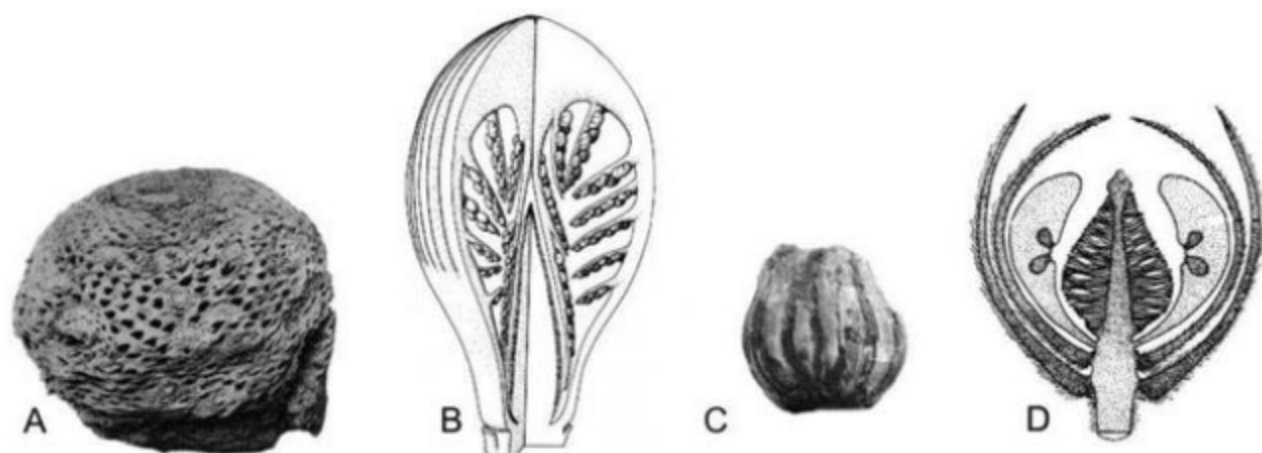
*Williamsoniella* (figura 14.16D), procedente do Jurássico, corresponde a caules delgados subdicotomizados, portadores de folhas taeniopterídericas atribuídas por Harris (1969) ao gênero *Niksonia*. Os cones biesporangiados desenvolviam-se na face axial das folhas e também entre duas folhas. O cone é composto na parte externa por uma coroa de segmentos lanceolados, livres até a base, convexos e caducos. Um verticilo de microesporófilos carnosos, pinados, portando sinângios

em duas séries, envolvia um receptáculo reduzido onde se dispunham óvulos intercalados com brácteas estéreis.

O gênero *Wielandiella*, do Neotriássico, apresenta estrutura reprodutiva muito semelhante à *Williamsoniella*, relacionado a folhagens de tipo *Anomozamites*.

Outros gêneros que apresentam estruturas reprodutivas afins a *Williamsoniaceae* correspondem a *Vardekloeftia*, descrito para o Neotriássico e *Weltrichia*, descrito para o Jurássico.





**Figura 14.16** Ordem Bennettitales. (A) *Cycadeoidea* (modificado de Archangelsky, 1970). (B) Reconstrução de um cone de *Cycadeoidea* demonstrando os microesporófilos em diversos planos (modificado de Crepet, 1974). (C) Reconstrução do estróbilo bisporangeado de *Cycadeoidea* (modificado de Gifford & Foster, 1989). (D) Reconstituição do cone de *Williamsoniella*, em seção longitudinal (modificado de Stewart, 1983).

#### D. Divisão Ginkgophyta (Permiano–Recente)

Grupo representado atualmente por uma única espécie, *Ginkgo biloba*, considerada por alguns autores um fóssil vivo. Formas com morfologia muito semelhante à forma atual remontam à Era Mesozoica, sendo, nesse intervalo, numerosos os registros de folhagens de Ginkgophyta, em distintos níveis estratigráficos e latitudes diversas. Embora registros de formas consideradas afins ocorram desde o Permiano, ocorrências abundantes e efetivas são confirmadas no Jurássico, declinando a partir do Neocretáceo e remanesecendo como espécie relictual em floras atuais.

O porte de *G. biloba* é arborescente, atingindo até 29 metros de altura. Observa-se marca do dimorfismo na ramificação, de caráter reversível, ocorrendo a emissão de ramos curtos a partir da face axial das folhas de ramos longos. Os caules são picnoxílicos, com medula e córtex pouco desenvolvidos. O xilema primário é endarco, e as paredes radiais dos traqueídeos apresentam pontuações arcoladas agrupadas em uma ou duas séries verticais, nesse último caso, com disposição oposta. Ocorre uma grande variabilidade no padrão das margens foliares em uma mesma planta, ocorrendo desde folhas inteiras até profundamente lobadas. Essa variação está relacionada à posição da folha dentro do sistema de ramificação.

O sistema de venação é formado por dois feixes vasculares que penetram no pecíolo e atingem o limbo; cada feixe corresponde a um lóbulo principal que se divide dicotômica e sucessivamente ao longo do limbo. *G. biloba* é uma planta dioica. As estruturas microesporangiadas desenvolvem-se nas axilas das folhas dos ramos curtos. Presos ao eixo do estróbilo dispõem-se numerosos esporangióforos, cada um portando de dois a quatro microesporângios (sacos polínicos) no topo. A presença de anterozoides móveis constitui um caráter ancestral. As estruturas ovulíferas originam-se nas axilas foliares e são formadas por um pedúnculo no extremo do qual ocorre um óvulo funcional e outro abortado. Estruturas pluriovuladas geram-se às vezes pela ramificação do pedúnculo originando um óvulo terminal no topo de cada ramificação. Evidências fornecidas pela presença de *G. yimaensis* (figura 14.17A) em estratos jurássicos da China confirmam que o grupo mantém morfologia estável desde o Mesozoico (Zhou & Zhang, 1989).

Essa divisão está representada por uma única ordem, Ginkgoales. O fóssil mais antigo com características ginkgoíticas corresponde a *Trichopitys* (figura 14.17B), do Eopermiano. Esse fóssil porta ramos longos com folhas de formato não laminar em arranjo helicoidal. Cada folha divide-se dicotomicamente em diversos segmentos longos portando uma veia, com margens paralelas. Ao longo do eixo vegetativo ocorrem zonas de concentração de estruturas férteis que par-



tem das axilas foliares. Na espécie *T. heteromorfa*, essas estruturas são compostas por um eixo a partir do qual partem eixos secundários em arranjo helicoidal, no topo dos quais se dispõe um óvulo recurvado e achatado.

*Polyspermophyllum* (figura 14.17C), descrito para o Eopermiano da Patagônia (Argentina), apresenta estruturas férteis e vegetativas que são atribuídas a Ginkgophyta. A folhagem, disposta em arranjo helicoidal, é composta por folhas lineares, portando uma única veia. As estruturas portadoras de óvulos consistem em eixos que se dividem dicotomicamente, sendo que os últimos segmentos, encurvados, portam um óvulo terminal. Estruturas reprodutivas definidas como *Arberia*, compostas por ráquis pinado portador de óvulos terminais, são comuns em sedimentos associados a camadas de carvão gondwânico e têm sido também consideradas afins a Glossopteridales. Todavia, Archangelsky & Cúneo (1990) reportam a associação orgânica dessa forma com folhagem de tipo *Ginkgoophyllum*.

Muitas espécies atribuídas ao gênero *Ginkgoites* (figura 14.17D) foram assim denominadas por apresentar semelhanças morfológicas com as folhas de *G. biloba*. *Ginkgoites* tem sido descrito para o Neopermiano e Mesozoico em todas as províncias paleoflorísticas (e. g. *G. antarctica*). Essa denominação, contudo, não é recomendada, pois a definição genérica abrange as imensas variações morfológicas encontradas no padrão foliar (Harris & Millington, 1974). O gênero *Sphenobaiera* define folhas com limbo palmado, sem pecíolo, que se dividem dicotomicamente em diversos segmentos, com margens paralelas e ápices arredondados. Essas formas têm distribuição cosmopolita desde o Permiano até o Cretáceo (figura 14.17E). Impressões foliares de *Sphenobaiera* e *Ginkgoites* são registradas por Guerra-Sommer *et alii* (1999) para a Flora *Dicroidium* do Triássico da Bacia do Paraná. Ainda a presença de lenhos silicificados atribuíveis a Ginkgophyta também para o Triássico do Rio Grande do Sul é registrada por Bardola *et alii* (2009), relacionados ao gênero *Baieroxylon*.

O gênero *Baiera* (Neotriássico–Cretáceo) identifica folhas pecioladas de contorno semicircular, flabeliformes, fendidas até a base, formando duas metades que se bifurcam repetidamente em numerosos

segmentos de margens paralelas. A venação é aberta e dicotômica e os segmentos distais possuem no máximo quatro veias (figura 14.17F).

A ocorrência de estruturas reprodutivas fósseis atribuídas a Ginkgophyta é muito restrita comparativamente à abundância de estruturas vegetativas. O gênero *Karkenia* registrado para o Neojurássico–Cretáceo corresponde a uma estrutura ovulífera composta por um eixo central alongado ao qual se prendem até uma centena de óvulos redondos a ovais com diversos níveis de cutículas envolvendo o megásporo, pedunculados (anátropos) e irregularmente dispostos.

A presença de folhas dispersas atribuídas a *Ginkgoites* e *Sphenobaiera* nos mesmos afloramentos de onde procedem as estruturas reprodutivas tem levado à inferência de uma vinculação botânica entre os gêneros.

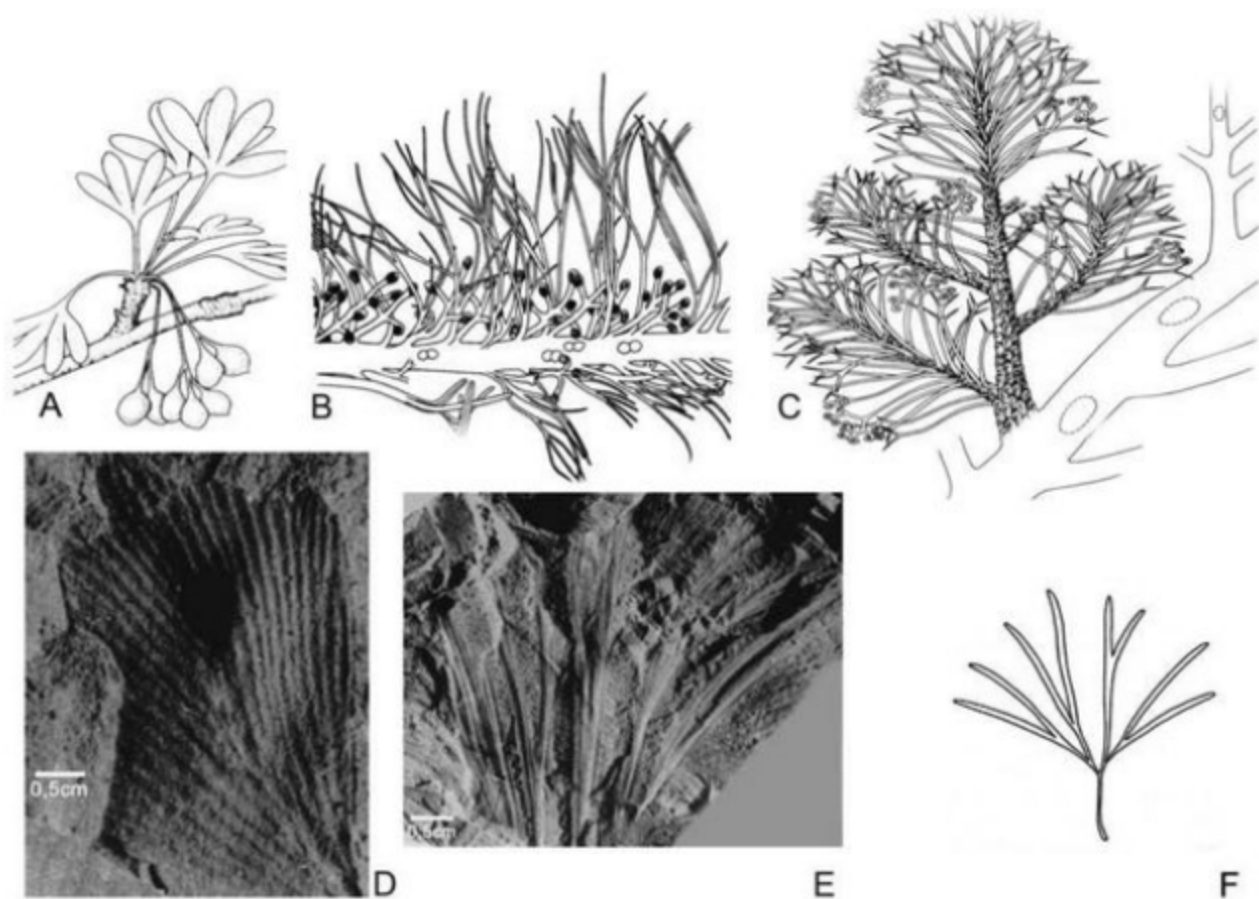
A origem desse grupo tem sido relacionada às Cycadales, Pteridospermophyta paleozoicas, Coniferales e Cordaitales, ou como um grupo monofilético desenvolvido a partir de grupos ancestrais de Coniferales.

## E. Outras Gimnospermas

### Ordem Czekanowskiales (Jurássico–Cretáceo)

Com distribuição estratigráfica restrita ao intervalo Jurássico–Cretáceo, essa ordem tem sido frequentemente relacionada a Ginkgoales ou a Pteridospermophyta paleozoicas. Krassilov (1977) considera uma possibilidade de relação deste grupo com angiospermas. Os fósseis correspondem a estruturas vegetativas denominadas *Czekanowskia*, *Solenites*, *Sphenarium* e a cones ovulados de tipo *Leptostrobus* e *Ixostrobus*.

Em *Czekanowskia*, as folhas dispostas nos braquiblastos dividem-se dicotomicamente em ângulos agudos em segmentos lineares até filiformes, possuindo uma veia simples que, a partir da base, dicotomiza-se diversas vezes até atingir as margens. Essa característica tem sido utilizada como distintiva em relação às folhas de Ginkgophyta, que possuem dois feixes vasculares.



**Figura 14.17** Divisão Ginkgophyta. (A) Reconstituição de *Ginkgo yimaensis* (modificado de Zhou & Zhang, 1989). (B) Reconstituição de ramo fértil de *Trichopitys heteromorpha* (modificado de Andrews, 1961). (C) Reconstituição de *Polyspermophyllum* (modificado de Archangelski & Cúneo, 1990). (D) *Ginkgoites*. (E) *Sphenobaiera*. (F) Reconstituição de *Baiera* (modificado de Harris & Millington, 1974).

*Leptostrobus* (figura 14.18A) corresponde a um cone ovulado, cujo eixo central é recoberto por pequenas folhas em forma de escamas. No setor médio e superior do eixo ocorrem apêndices férteis dispostos em espiral. Esses apêndices, quase sésseis, têm formato de cápsula achatada composta por duas valvas, com as faces externas frequentemente crenuladas. A margem externa das valvas é parcialmente enrolada de forma a proteger os óvulos inclusos. Esses óvulos, em número de um a cinco por valva, são invertidos, com a micrópila voltada para o eixo do cone. Espécimes desse gênero foram coletados nos mesmos afloramentos de onde procediam folhagens de *Czekanowskia*, *Solenites* e *Sphenobaiera*.

#### Ordem Vojnosvskyales (Neocarbonífero–Eopermiano)

Esses fósseis, com distribuição estratigráfica do Neocarbonífero ao Eopermiano, foram incluídos por Meyen (1984) em Cordaitales, enquanto Krassilov & Burago (1981) o relacionam às angiospermas. O gênero *Vojnosvskyia* (figura 14.18B) é composto por um eixo de diâmetro robusto (2 cm), em cuja superfície destacam-se cicatrizes que marcam a posição original das folhas flabeliformes de tipo *Nephropsis* com venação paralela. Os ramos férteis distribuíam-se esparsamente entre a folhagem, inferindo-se que deveriam portar óvulos e órgãos portadores de polens. As sementes dispõem-se na porção basal e os microesporófilos na região apical do cone.



### Ordem Pentoxylales (Jurássico–Cretáceo)

A excelente preservação estrutural de diversos órgãos desse grupo de plantas do Jurássico–Cretáceo tem oportunizado inferências de vinculações com diferentes grupos gimnospermicos (e. g. Bennettitales, Ginkgophyta, Gnetales e Angiospermae).

Plantas caracterizadas como *Pentoxylon* (figura 14.18C) são reconstituídas como arbustos com ramificação estruturada em ramos longos e curtos. A superfície externa dos ramos curtos é recoberta por almofadas foliares romboidais, com arranjo helicoidal. As folhas são longas (20 cm) com uma veia central proeminente, características que permitem identificá-las ao morfôgênero *Taeniopteris*. Análises morfoanatômicas permitiram definir parâmetros relacionados ao sistema de vascularização foliar e de emissão de traços foliares, bem como caracterizar o padrão estomático da epiderme. Esses dados levaram ao estabelecimento do gênero *Nipaniophyllum* para a folhagem de *Pentoxylon*.

O órgão produtor de grãos de pólen denominado *Sahnia* (figura 14.18D) consiste em um receptáculo ovalado do qual se originam estruturas filamentosas (microesporófilos) que podem se ramificar, na extremidade das quais se ocorrem muitos sacos polínicos. Os cones ovulíferos designados como *Carnoconites* (figura 14.18E) consistem em um eixo central que se ramifica, terminando cada ramificação em uma cabeça que contém aproximadamente 20 óvulos ortrótopos em arranjo helicoidal.

O sistema vascular é eustélico; em seção transversal podem ser observados cinco segmentos concêntricos envolvendo a medula. Cada um dos eixos xilemáticos é composto por xilema primário mesarco que é envolvido por xilema secundário. O lenho é picnoxílico com pontuações areoladas uni a bisseriadas, e os raios lenhosos são unisseriados altos. A medula e o córtex são de natureza parenquimática, com ninhos de células escleróticas.

### Ordem Hermanophytales (Neojurássico)

Ordem definida com base em lenhos permineralizados incluídos em um único gênero, *Hermanophyton*. Apesar de não ser reconhecida sua afinidade sistemática, Arnold (1962) compara esse gênero com *Rhexoxylon*, incluído em *Corystospermales*.

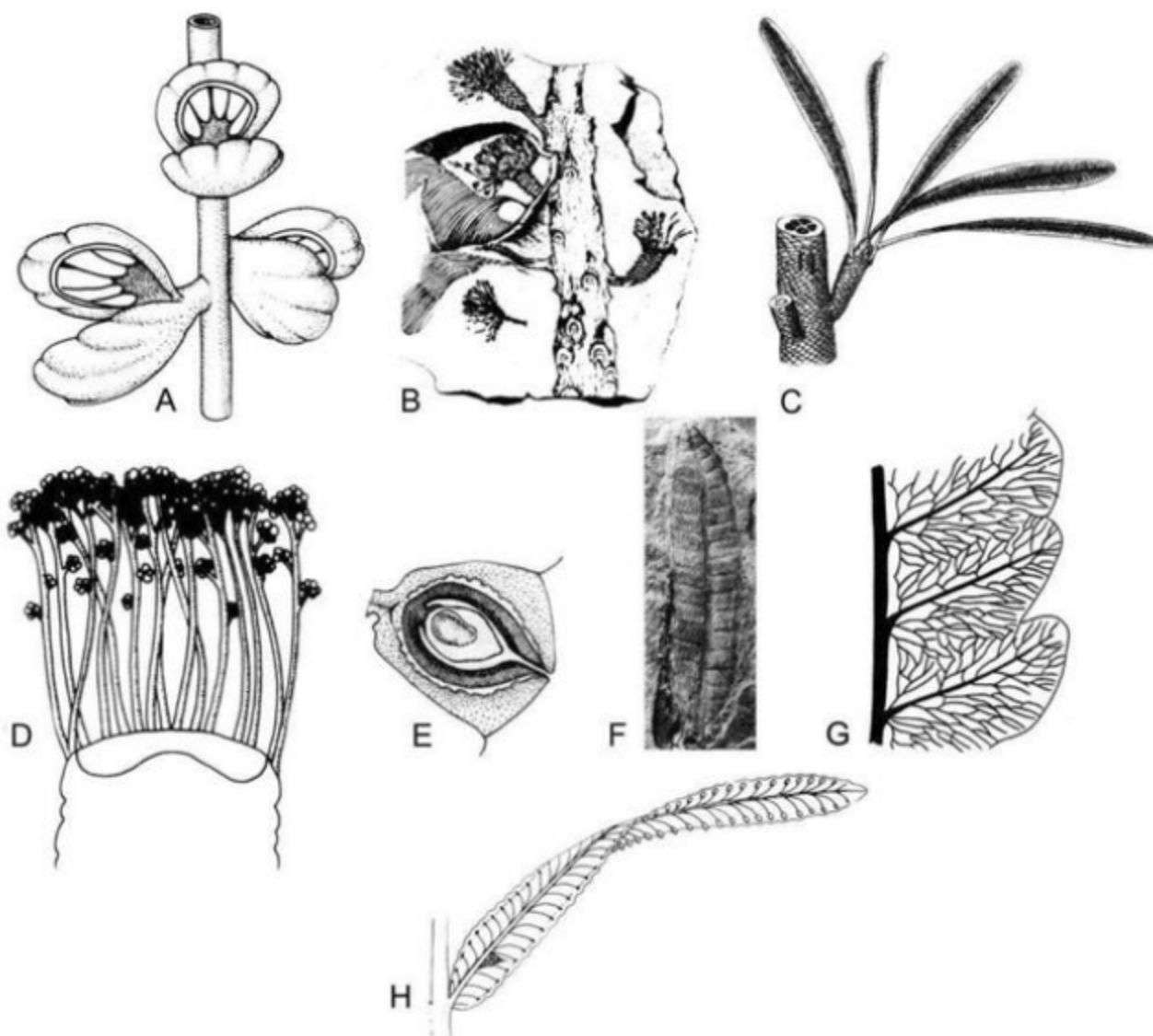
### Ordem Gigantopteridales (Permiano)

Grupo de fósseis definido principalmente a partir de impressões foliares do Permiano e do Triássico das províncias de Cataysia e Norteamericana. A ausência de informações a respeito dos órgãos reprodutivos dificulta sua relação com outros grupos de plantas, tendo sido efetuadas inferências a respeito de vinculações com *Pteridospermophyta*, *Caytoniales* e *Ginkgophyta*.

Os diferentes tipos foliares caracterizam-se por constituírem folhas muito grandes, com padrão de venação dicotomizada (e. g. *Gigantopteris*, *Gigantopteridium*), pinadas (*Delnortea* – figura 14.18F) ou bipinadas (*Gigantonoclea* – figura 14.18G), ocorrendo padrões reticulados a partir de anastomoses e coalescência. As margens da lâmina foliar podem ser lisas ou crenuladas.

Órgãos reprodutivos associados a folhas de tipo *Gigantonoclea* são descritos para o Permiano da China, caracterizados como uma fila de pequenas sementes posicionadas nas bordas da veia central, originadas na porção adaxial da folha, com a micrópila exposta na superfície abaxial. A essa associação entre órgão foliar e reprodutivo foi atribuída a denominação *Gigantonomia* (figura 14.18H). Sinângios originados na face inferior de *Gigantonoclea* foram identificados como *Gigantotheca*. Os sacos polínicos distribuem-se em filas lineares em relação à veia central, podendo expandir-se para a venação secundária.





**Figura 14.18** Outras gimnospermas. (A) Reconstituição de *Leptostrobus cancer* (modificado de Harris & Miller, 1974). (B) Reconstituição de *Vojnosvskya paradoxa* (modificado de Mamay, 1978). (C) Reconstituição de *Pentoxylon* (modificado de Sahni, 1948). (D) *Sahnia* (modificado de Taylor, 1988). (E) Diagrama da seção longitudinal de *Camoconites* (modificado de Stewart, 1983). (F) *Delnortea abbottiae* (modificado de Mamay et alii, 1986). (G) Reconstituição de *Gigantonoclea* (modificado de Wang Zi-Qiang, 1999). (H) Reconstituição de *Gigantonomia fukienensis* (modificado de Li & Yao, 1983).

### Ordem Gnetales

Esse grupo de plantas, com escassos representantes atuais e também muito raros fósseis, restringe-se a três gêneros: *Ephedra*, *Gnetum* e *Welwitschia*, as quais até recentemente eram incluídas na família Gnetaceae, ordem Gnetales. A tendência atual, todavia, consiste em enquadrá-los respectivamente nas ordens Ephedrales, Gnetales e Welwitschiales, cada uma consistindo em uma única família, com um único gênero.

Os três gêneros possuem em comum os seguintes caracteres morfológicos: a) estróbilos microesporangiados e megaesporangiados compostos; b) tubo micropilar formado por integumentos do óvulo; c) vasos no xilema secundário; d) ápice dos ramos tunicados; e) filotaxia decussada e f) embriões com dois cotilédones. Essas plantas, por outro lado, diferem entre si marcadamente com relação à organização estrobilar, desenvolvimento e estrutura dos gametófitos feminino e masculino, métodos de fertilização e tipo de embriogênese.

O gênero *Ephedra* está confinado a regiões áridas de ambos os hemisférios. A maioria das espécies é arbustiva, profusamente ramificada, com aspecto articulado, pois as folhas são pequenas, frequentemente escamiformes e decíduas, e distribuem-se em verticilos. As folhas são vascularizadas por um par de traços foliares que não se ramificam nem se anastomosam ao longo da lâmina. O caule é eustélico e cada folha é suprida por um traço de simpodial adjacente. No xilema secundário pode-se observar a condição transicional entre pontuações areoladas intactas e perfurações areoladas foraminadas, evidenciando clara transição de típicos traqueídeos para vasos.

As plantas são dioicas, muito raramente monoicas. Os estróbilos microesporangiados consistem em pares de brácteas, sendo as mais inferiores estéreis, enquanto as superiores associam-se a ramos microesporangiados, os quais consistem em um eixo contendo pares de brácteas, que envolvem o microesporófilo, com esporângios que variam em número de acordo com a espécie.

O cone ovulífero consiste em um eixo portando pares de brácteas em arranjo decussado, a maioria das quais é estéril. Os cones na maioria das espécies contêm apenas dois óvulos, ocorrentes nas axilas das brácteas mais superiores. Esses óvulos são resguardados por dois integumentos, sendo o integumento externo resultante da fusão de bracteólas e o integumento interno gerador do tubo micropilar. O grão de pólen de *Ephedra* é elipsoidal e ornamentado.

O gênero *Gnetum* habita florestas tropicais da Ásia, norte da América do Sul e África e algumas ilhas do Pacífico. A maioria das espécies são lianas, sendo raras as espécies arbustivas ou arbóreas. O caule é eustélico, com xilema primário apresentando traqueídeos com reforços escalariformes e helicoidais; o xilema secundário é constituído por traqueídeos avançados, ou vasos primitivos, possuindo grandes perfurações circulares ou elípticas que lembram os vasos especializados de angiospermas. Todavia, esse tipo de perfuração é relacionada a uma evolução distinta das angiospermas em um processo de convergência evolutiva.

A folhagem de *Gnetum* apresenta um marcado contraste morfológico em relação a *Ephedra*. As folhas são arranjadas em pares; a forma foliar e o padrão de venação pinado-reticulado apresenta muita semelhança com as folhas simples de muitas dicotiledôneas.

Os estróbilos de *Gnetum* estruturam-se como eixos compostos por nós internos. No estróbilo

microesporangiado ocorrem duas brácteas fundidas em um nó, formando uma estrutura semelhante a uma cúpula que envolve parcialmente numerosos ramos férteis. Cada ramo fértil é composto por duas bracteólas fundidas que envolvem um microesporófilo composto geralmente por dois microesporângios.

Em cada nó do estróbilo megaesporangiado, a cúpula sustenta uma coroa de oito, dez ou mais óvulos. Cada óvulo é envolvido por estruturas concêntricas, respectivamente, o envelope interno e externo e o integumento. A presença de núcleos livres junto à micrópila tegumentar que se unem ao núcleo do espermatozoide gerando o embrião representa um progresso evolutivo que tem vinculado essas plantas à origem das angiospermas.

O gênero *Welwitschia* corresponde a uma planta monotípica e xerófita, concentrada em áreas áridas de costa e de savana do sudoeste africano. O caule é maciço, côncavo, atingindo apenas alguns centímetros em altura, podendo ultrapassar 1 metro em diâmetro. A raiz é axial, aprofundando-se por muitos metros no solo. Os órgãos fotossintéticos permanentes restringem-se a um par de folhas achatadas, fenestradas na região terminal, com crescimento ilimitado em comprimento, dada a presença de um meristema basal em cada segmento foliar. O tipo de venação é peculiar ao gênero. As folhas jovens são vascularizadas por dois e após, quatro feixes, aos quais se associam feixes laterais à medida que a folha amplia sua largura. As folhas adultas são percorridas por inúmeras veias longitudinais, interconectadas por veias oblíquas, que podem se anastomosar formando aréolas irregulares ou fundir-se. O xilema consiste em traqueídeos e vasos; os vasos possuem grandes perfurações nas paredes terminais.

*Welwitschia* é uma planta dioica e os cones microesporangiados e megaesporangiados são compostos, originando-se na porção apical de eixos oriundos do córtex apical. O estróbilo microesporangiado (cone polínico) consiste em quatro filas de brácteas. Na axila de cada bráctea, o ramo fértil consiste em duas bracteólas laterais não fundidas, duas bracteólas fundidas formando um envelope, seis microesporangióforos fundidos na base (contendo cada um três esporângios fundidos), e um óvulo central estéril. O estróbilo megaesporangiado (cone ovulífero) apresenta morfologia semelhante ao microesporangiado, formado a partir de quatro brácteas imbricadas. Na axila de cada bráctea, um par de bracteólas envolve um óvulo com integumento muito desenvolvido. Nas sementes



maduras, as bracteólas fundidas que circundam o óvulo produzem extensões em forma de asas que ajudam na dispersão.

### Gnetales Fósseis

Por muito tempo, os únicos órgãos de Gnetophyta com representação fóssil eram polens dispersos em estratos de idade Cretáceo no norte da Gondwana e sul da Laurásia, incluídos nos gêneros *Ephredripites* e *Equisetospores*. Um importante marco estratigráfico no Aptiano-Albiano do Brasil foi delimitado a partir de uma palinoflora altamente diversificada onde as gnetófitas são de particular importância. A ausência de megafósseis desse grupo poderia estar relacionada ao fato de que as plantas eram adaptadas a ambientes áridos e também porque a morfologia foliar propicia identificações equivocadas com folhagem de angiospermas.

O registro de *Drewia potomacensis* (figura 14.19A), que corresponde a um ramo foliar e estruturas férteis associadas para o Cretáceo da América do Norte, representa um dos raros megafósseis do grupo. Os grãos de pólen procedentes das mesmas rochas são similares aos modernos grãos de *Weltwischia*. *Dinophyton* (figura 14.9B) corresponde a uma estrutura posteriormente relacionada a estróbilos férteis, descrita para o Triássico da América do Norte e que tem sido associada a Gnetophyta.

A presença de polens de tipo *Ephedrites-Gnetaceapollenites* (figura 14.19C) no interior de câmaras polínicas de estrutura reprodutiva em forma de roseta procedente do Cretáceo Inferior da Mongólia permite sugerir afinidades desse pólen disperso com gnetófitas.

## F. Divisão Coniferophyta

### Ordem Cordaitales

(Eocarbonífero-Permiano)

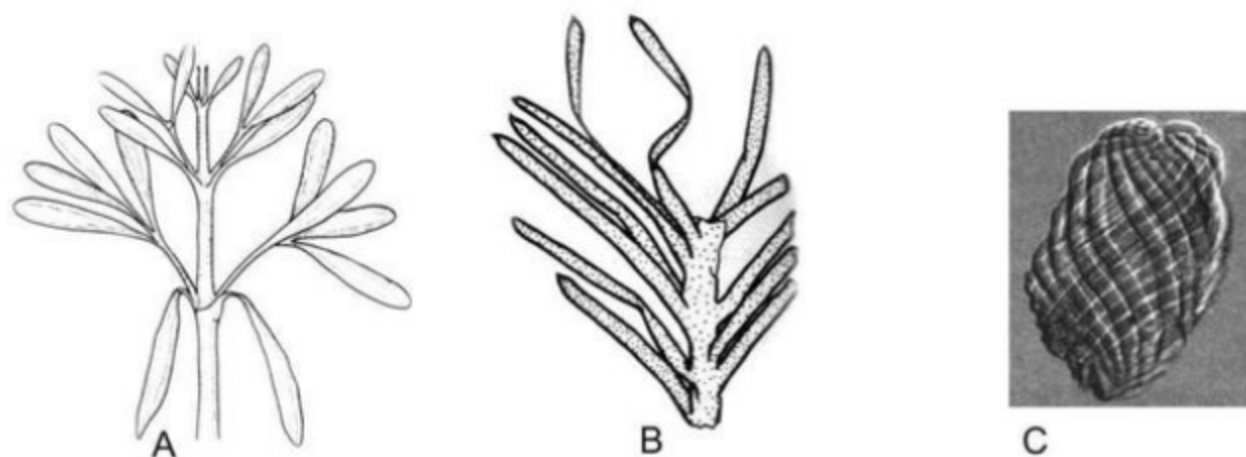
Essas plantas constituíram um grupo diversificado nas associações vegetais do intervalo Carbonífero-Permiano, eram cosmopolitas e diferentes formas adaptaram-se a distintos habitats. As árvores eram monopodiais, de hábito arborescente ou arbustivo,

adaptadas a ambiente de mangue, pântanos de terras baixas e também pântanos geradores de turfa. Mais recentemente, foi registrada sua presença nas proximidades de regiões costeiras, às margens de mares epicontinentais na província euroamericana. Embora a denominação *Cordaites* tenha sido inicialmente utilizada para designar a folhagem, ela tem sido utilizada atualmente para designar a planta reconstituída (figura 14.20A, B).

O gênero *Pennsylvanioxylon* foi proposto para incluir todos os lenhos até então sob a designação genérica de *Cordaites*. O gênero *Cordaitoxylon* designa lenhos eustélicos formados por feixes de xilema primário simpodial que envolvem ampla medula parenquimática, onde ocorrem ocasionalmente células secretoras e também lacunas horizontais discoidais amplas. Moldes medulares dessas medulas diafragmadas são denominados como *Artisia*. Todavia, esse táxon tem sido caracterizado como um morfôgênero, pois esse tipo de septação medular tem sido registrado para outros grupos gimnospermicos e até angiospermicos. O xilema primário é endarco, composto por discretos simpódios de traqueídeos que se dispõem ao final dos feixes de xilema secundário, com reforços anelares. O xilema secundário é picnoxílico, com ausência de parênquima lenhoso e canais de resina. Os traqueídeos exibem pontoações areoladas multisseriadas nas seções radiais (figura 14.20C, D, E) e raios lenhosos unisseriados. Já em *Mesoxylon*, a arquitetura vascular é não simpodial e as septações medulares estão ausentes. O xilema primário é mesarco, ocorrem raios bisseriados e os traqueídeos do xilema secundário apresentam pontoações areoladas multisseriadas. Esses gêneros, de acordo com os critérios de Rothwell (1988), estariam relacionados a distintos padrões reprodutivos.

Fragmentos isolados de lenho secundário, com ocorrência cosmopolita caracterizados pela presença de pontoações araucarianas na face radial dos traqueídeos, pontoações araucarioides nos campos de cruzamento e raios lenhosos predominantemente unisseriados têm sido denominados *Dadoxylon*. Todavia, a manutenção deste gênero não recebe aval científico, tendo sido considerado como sinônimo júnior de *Pinites*, também invalidado. Portanto sua vinculação com grupos vegetais tais como Cordaitales, Coniferales ou Progymnospermophyta não se aplica.





**Figura 14.19** Ordem Gnetales. (A) Reconstituição de *Drewria potomacensis* (modificado de Crane & Upchurch, 1987). (B) Reconstituição de *Dinophyton spinosus* (modificado de Ash, 1970). (C) Polens de tipo *Ephedrites - Gnetaceapollenite* (modificado de Bernardes-de-Oliveira et alii, 2007).

As folhas, designadas como *Cordaite*s, têm formato lanceolado a espatulado e obovado, com margens inteiras, ápices arredondados e bases acuneadas, com venação paralela e ocasionais dicotomias; seu arranjo nos ramos é helicoidal, podendo ocorrer heterofilia em um mesmo ramo. Suas dimensões variam desde 10 a 20 cm até 1 m de comprimento, com venação paralela que excepcionalmente se dicotomiza. O padrão epidérmico de *Cordaite*s mais distintivo do gênero são as bandas fibrosas entre as veias. Os estômatos distribuem-se em faixas longitudinais, abaxiais ou anfiestomáticas.

A maioria das *Cordaitales* de Angara apresenta peculiaridades na anatomia foliar e no aparelho reprodutivo, o que as enquadraria em um grupo distinto das formas procedentes da província Euroamericana. Dessa forma, *Rufloia*, com morfologia semelhante a *Cordaite*s, caracteriza-se pela presença de carenas longitudinais abaxiais contendo estômatos e ausência de esclerênquima entre as veias. Células epidérmicas com papilas dispõem-se ao longo das margens das bandas estomáticas.

O táxon *Noeggerathiopsis* (figura 14.20F) foi erigido para caracterizar folhas de *Cordaitales* gondwânicas. Essas folhas apresentam padrão epidérmico distinto em relação às formas nórdicas, caracterizado pela ausência de bandas fibrosas entre as veias, e o arranjo disperso dos estômatos.

Raízes permineralizadas de *Cordaite*s são designadas como *Amyelon*. As raízes protostélicas são

bilobuladas a pentalobuladas. A ocorrência de estruturas que correspondem provavelmente a aerênquima na porção externa do floema e também a evolução para sifinostele são evidências de afinidade com raízes tipo estaca em zonas pantanosas.

O morfogênero *Cordaianthus* (figura 14.20G) designa estruturas reprodutivas monoesporangiadas, microesporangiadas (produtoras de pólen) e megasporangiadas (produtoras de óvulos) consideradas estróbilos compostos ou inflorescências frouxas. Ambas desenvolviam-se entre os ramos distais e eram compostas por um eixo primário alongado, de onde partiam brácteas, na axila das quais se originavam os cones. Em *C. concinnus*, o cone fértil consistia de muitas brácteas estéreis, sendo somente as brácteas distais férteis (figura 14.20H). Cada bráctea fértil possuía seis sacos polínicos, fusionados na base. Grãos de pólen extraídos dos sacos polínicos são monossacados, idênticos a grãos dispersos classificados como *Florinites*. Em algumas formas ocorria o alongamento da escama fértil durante o desenvolvimento do óvulo, favorecendo a polinização (figura 14.20I).

O cone ovulado também consistia em escamas (brácteas) arranjadas helicoidalmente, sendo que seis a oito escamas distais eram férteis, cada uma possuindo um ou mais óvulos bilateralmente simétricos dispostos em escamas dicotomizadas.

Sementes fósseis platisspérmicas, com três camadas de integumento com expansões laterais em forma de asas, designadas como *Cardiocarpus* e

*Mitrospermum* são associadas a estruturas reprodutivas de tipo *Cordaianthus*. O gênero *Cordaicarpus* designa sementes idênticas a *Cardiocarpus*, porém preservadas sob forma de impressões.

Os cones microesporangiados associados a folhas angáricas de tipo *Rufforia* são morfologicamente muito diferentes de *Cordaianthus*. Dessa forma, *Cladostrobus* consiste em microesporófilos arranjados helicoidalmente com lâminas distais romboidais. O cone ovulífero designado *Suchoviella* consiste em um eixo de 4 cm de comprimento com sementes helicoidalmente arranjadas, achatadas com expansões em forma de asa próxima à chalaza, incluídas no gênero *Samaropsis* (figura 14.20J).

Impressões foliares atribuídas a *Cordaites* são comuns no Permiano da Bacia do Paraná (Guerra-Sommer *et alii*, 2008). Já as compressões foliares têm padrões epidérmicos que mais se assemelham às formas angáricas de tipo *Rufforia* (Guerra-Sommer, 1989b). Sementes de tipo *Cordaicarpus* e *Samaropsis* são muito abundantes no Permiano da mesma bacia (Souza & Iannuzzi, 2007; 2009).

### Ordem Voltziales (Neocarbonífero–Triássico)

Estão incluídas nesse grupo plantas com porte arbóreo e arbustivo, normalmente perenes, com raras formas decíduas, portando folhas predominantemente escamiformes, monoicas ou dioicas, com lenhos pinoxílicos, que se distribuem em 53 gêneros e aproximadamente 550 espécies (Meyen, 1986). Os critérios utilizados na definição das diferentes famílias têm se baseado, principalmente nas características dos cones ovulados, utilizando-se, complementarmente, características vegetativas.

### Família Utrechtiaceae (Neocarbonífero–Eopermiano)

Essa designação abrange as famílias Lebachiaceae (Florin, 1938) e Walchiaceae (Clement-Westerhof, 1988). As formas incluídas nesse grupo têm como característica comum a presença de caule retilíneo (ortotrópico) e folhas escamiformes que se

dispõem em arranjo helicoidal, com bases decurrentes. A organização do cone composto ovulado tem sido utilizada como característica mais importante na definição da família. Os órgãos reprodutivos caracterizam-se como estróbilos que se dispõem nas terminalizações dos ramos laterais, monoesporangiados.

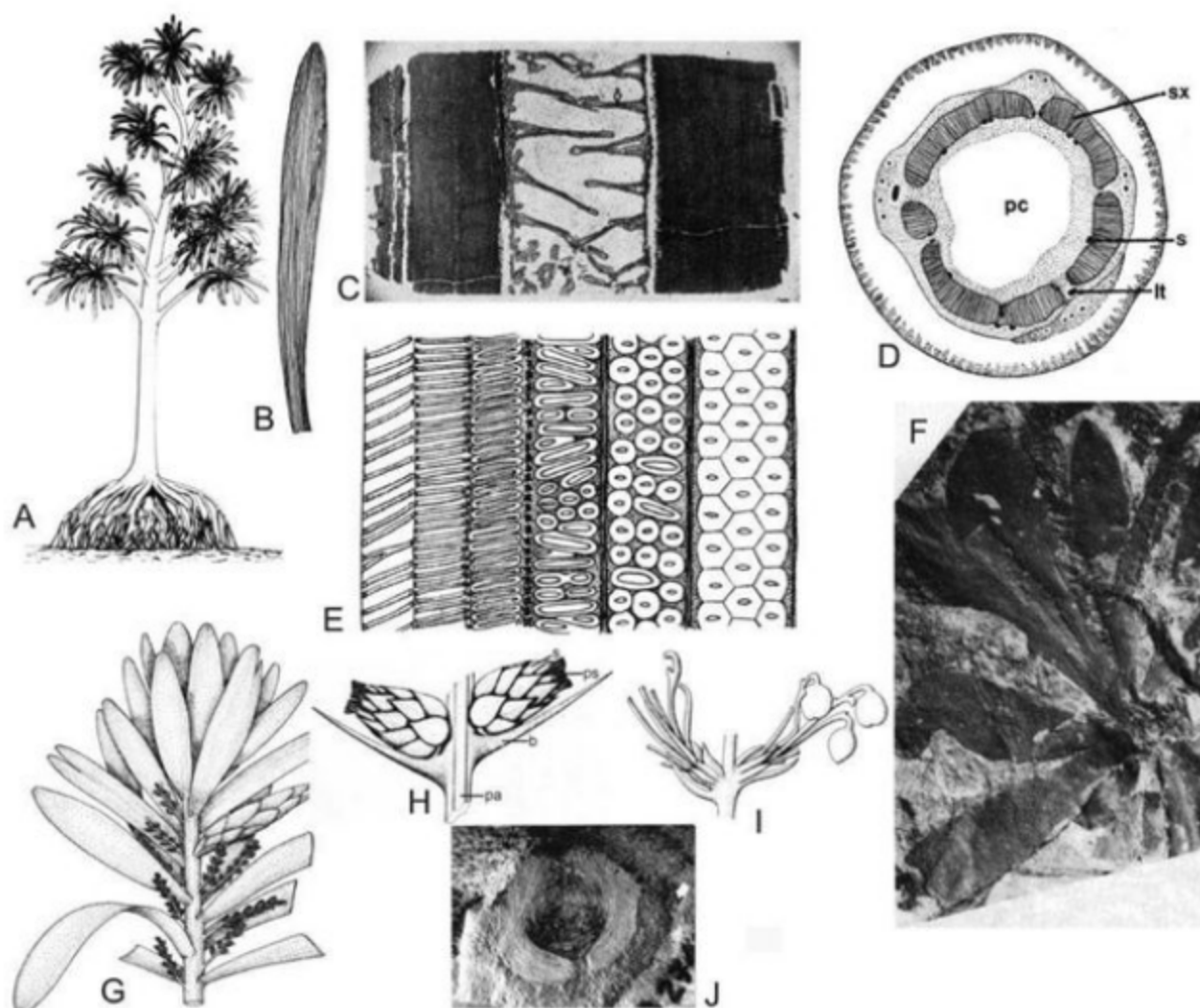
*Utrechia* (*Lebachia*) *piniformis* (figura 14.21A), da qual deriva o nome da família, foi descrita para o Permiano da Alemanha. Corresponde a ramos laterais, portando folhas escamiformes, que podem apresentar heterofilia, sendo então bifurcadas no ápice, com arranjo helicoidal e com vascularização através de veia única central. Elas portam estômatos com disposição anfiestomática. Os caules eram eustélicos e os canais de resina ausentes. *U. floriniformis* define cones ovulados, estruturados em ramos curtos e escamas ovais a obovadas com bases cordadas.

As folhas de *Ernestiodendron* cresciam em ângulos agudos em relação ao eixo (figura 14.21B), sendo vascularizadas por uma veia simples, anfiestomáticas. Os estômatos haplocélicos, com células subsidiárias papiladas, dispõem-se em filas simples com orientação longitudinal frouxa. Os cones ovulíferos possuem aproximadamente 30 escamas com disposição helicoidal, bífidas, mas somente as quatro escamas proximais são férteis.

As folhas de *Lebachia* são decurrentes e inclinadas em relação ao eixo do ramo (figura 14.21C), anfiestomáticas, com estômatos haplocélicos dispostos em filas duplas com arranjo longitudinal. O cone ovulado é compacto, elipsoidal a cilíndrico. Brácteas com arranjo espiral e ápice bifurcado dispõem-se ao longo do eixo; apenas uma escama é fértil, voltada para o eixo central e terminalizada por um óvulo simples, ereto, com simetria bilateral (figura 14.21D, E).

O morfogênero *Walchia* (Neocarbonífero–Permiano) compreende impressões de ramos vegetativos dos quais os padrões epidérmicos não podem ser resgatados; quando presentes, esses padrões permitem a inclusão em diferentes gêneros. O morfogênero *Walchiostrobus* é utilizado para identificar cones isolados com uma só escama fértil por ramo (figura 14.21F). Quando o padrão epidérmico dos cones isolados permite uma correlação com os órgãos vegetativos de Utrechtiaceae, as formas ficam incluídas no morfogênero *Walchianthus*.





**Figura 14.20** Ordem Cordaitales. (A) Reconstituição de uma planta cordaitácea (modificado de Stewart, 1983). (B) Reconstituição de *Cordaites principalis* (modificado de Stewart, 1983). (C) Seção radial de *Cordaioxylon transversa*, demonstrando a medula septada. (D) Reconstituição de um diagrama transversal de um ramo jovem de *Pennsylvanioxylon* sp, demonstrando (pc) cavidade central, (sx) xilema secundário, (s) simpódio axial, (lt) traço foliar (modificado de Stewart, 1983). (E) Diagrama da seção radial de *Pennsylvanioxylon*, realizada no lenho circundante à medula, com elementos espiralados do protoxilema, pontoações escalariformes e areoladas transicionais do metaxilema, e pontoações areoladas alternas multisseriadas no xilema secundário (modificado de Stewart, 1983). (F) *Noeggerathiopsis* (modificado de Taylor & Taylor, 1993). (G) Reconstituição de um ramo cordaitáceo portando folhas e ramos férteis denominados *Cordaianthus* (modificado de Stewart, 1983). (H) Reconstituição de *Cordaianthus concinnus* demonstrando (pa) eixo primário, (b) bráctea, (s) escamas férteis, (ps) sacos polínicos (modificado de Stewart, 1983). (I) Reconstituição de *Cordaianthus* composto por estróbilos com dois cones, portando óvulos (modificado de Taylor & Millay, 1979). (J) *Samaropsis*.



Os cones polínicos dessa família localizam-se na porção terminal dos ramos laterais, do mesmo modo que os cones ovulíferos. Eles consistem em um eixo central cercado por microsporófilos em arranjo helicoidal, em cuja superfície inferior dispõem-se dois microsporângios alongados com deiscência longitudinal. Os polens são monossacados e incluem-se nas denominações *Potonesporites* e *Nuskoisporites*, utilizando-se a sistemática para *sporae dispersae* (Visscher *et alii*, 1986).

#### Família Emporiaceae (Neocarbonífero)

Essa família, proposta por Mapes & Rothwell (1991) para o Neocarbonífero, compreende eixos vegetativos que possuem folhas simples ou bifidas nos penúltimos ramos. A epiderme caracteriza-se pela presença de papilas e pelos. Os cones ovulíferos, designados como *Emporia lockardii* compreendem um eixo envolto por brácteas bifidas em arranjo helicoidal. Na axila de cada bráctea ocorre um ramo fértil achatado que contém aproximadamente 30 escamas estéreis e de uma a cinco escamas férteis, que se vinculam a um óvulo platispermico. Grãos de pólen do tipo *Potonesporites* foram preservados nas câmaras polínicas maduras e imaturas. Embriões policotiledôneos foram descritos para algumas sementes.

#### Família Manjoniceae (Neopermiano)

Embora os órgãos vegetativos dessas plantas assemelhem-se ao padrão das demais coníferas do Permiano, não ocorre aqui a estruturação em cone, e os óvulos distribuem-se em posição adaxial e lateral em relação ao eixo do ramo fértil.

Em *Pseudovoltzia* do Neopermiano da Europa, os cones ovulíferos são compostos por cinco escamas orientadas em diferentes planos. Três destas escamas, as mais centrais, portam cada uma um óvulo reflexo e

adnato. Essas escamas férteis são fusionadas entre si e também com as escamas estéreis mais externas (figura 14.21G, H, I, J). Os gêneros *Manjonica* e *Dolomitia* também estão incluídos nessa família.

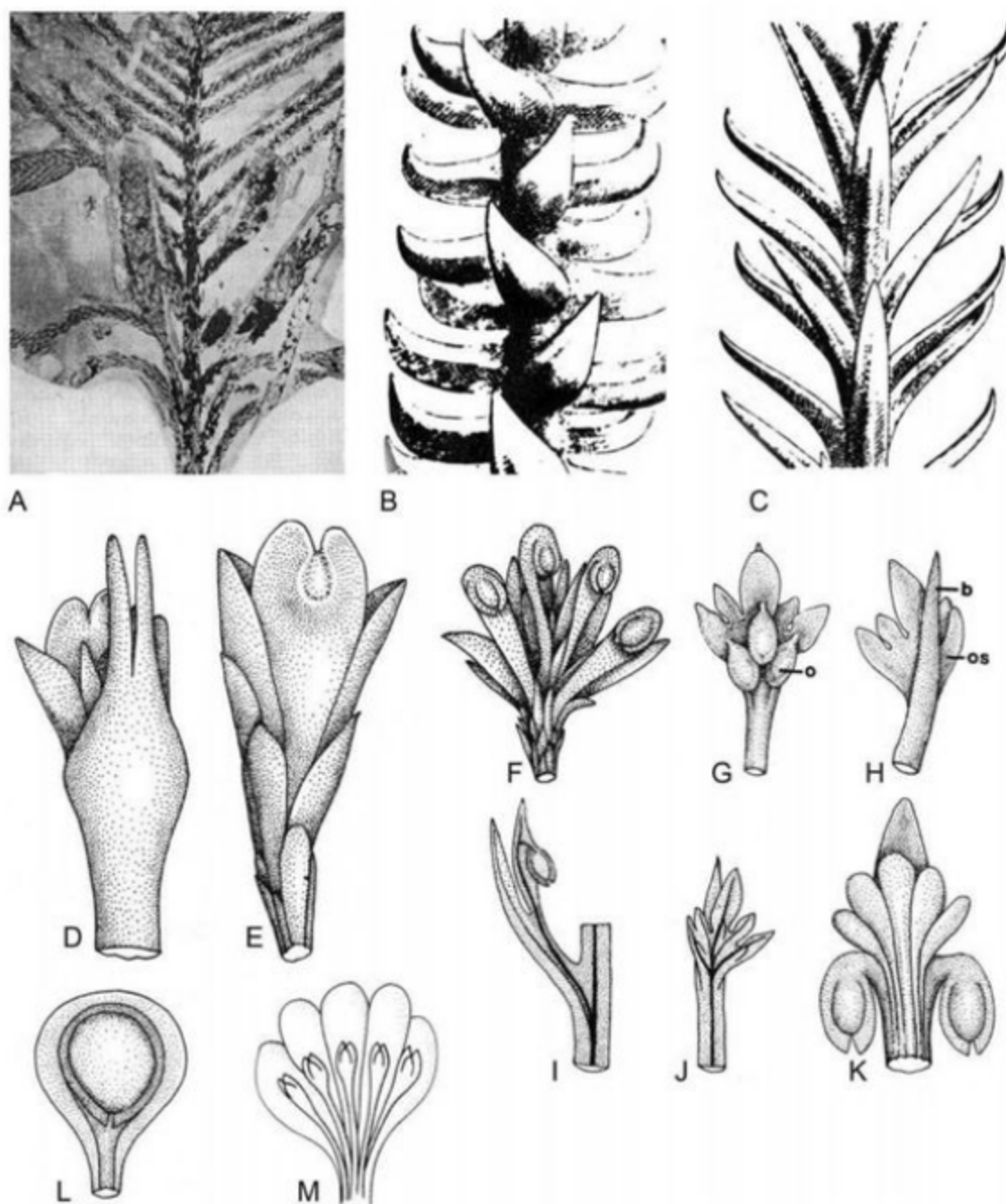
#### Família Ullmanniaceae (Permiano-Triássico)

*Glyptolepis* (figura 14.21K) é um gênero de cone ovulado reconhecido para o Permiano e o Triássico. As formas permianas apresentam um eixo secundário planado com simetria bilateral, portando dois óvulos invertidos, lateralmente dispostos em relação a seis lóbulos estéreis. Essa unidade se dispõe na axila de uma bráctea. Os ramos vegetativos portam folhas decurrentes, lanceoladas a ovais, longas, em média com 8 cm de comprimento. As células epidérmicas são papilosas e os estômatos, monocíclicos e anficíclicos, são distribuídos em filas irregulares (Florin, 1944).

No gênero *Ullmannia*, os cones ovulíferos são compostos por um óvulo simples invertido sobre a superfície adaxial de uma escama ovulífera que se associa a uma bráctea (figura 14.21L). Os polens são monossacados reticulados (Taylor & Taylor, 1993).

Taylor & Taylor (1993) consideram como morfogêneros alguns *taxa* do Permiano-Triássico e Jurássico previamente incluídos na família Voltziaceae (*Glyptolepis*—figura 14.21K, *Florinostrobus*, *Tricranolepis*, *Aethephyllum*, *Masculostrobus*, *Voltziopsis*) enquanto em antigas classificações, os gêneros relacionados às famílias Utrechtiaceae, Manjoniceae e Ullmanniaceae estavam incluídos na família Lebachiaceae.

O gênero *Voltziopsis* é registrado para o Permiano-Triássico gondwânico e designa ramos vegetativos e cones com sementes. A folhagem é dimórfica, compreendendo pequenas folhas escamiformes, triangulares e folhas alongadas e projetadas. Os cones ovulíferos desenvolviam-se na porção terminal de ramos curtos. Cada estróbilo é composto aproximadamente por 25 brácteas, cada uma unida a uma escama ovulífera pentalobada, cada lobo contendo um óvulo recurvado (figura 14.21M).



**Figura 14.21** Ordem Voltziales. (A) *Utrechtia piniformis* (modificado de Arnorld, 1947). (B) Reconstituição de *Ernestiodendron* (modificado de Stewart, 1983). (C) Reconstituição de *Lebachia* (modificado de Stewart, 1983). (D, E) Reconstituição de uma bráctea de *Lebachia piniformes* (modificado de Stewart, 1983), em (D) face abaxial demonstrando brácteas bufurcadas, e em (E) face adaxial de um ramo secundário com escamas espiraladas e um óvulo ereto. (F) Reconstituição de um ramo secundário de *Walchiostrobus* com óvulos recurvados (modificado de Stewart, 1983). (G, H, I, J) Reconstituições de *Pseudovoltzia liebeana* (modificado de Stewart, 1983); (G) escama ovulífera com três óvulos recurvados (o); (H) face abaxial do complexo bráctea-escama, demonstrando a bráctea (b) e escamas ovulíferas (os); (I) diagrama do complexo bráctea-escama demonstrando a vascularização e (J) vascularização da escama ovulífera. (K) Reconstituição de *Glyptolepsis* (modificado de Stewart, 1983). (L) Reconstituição de *Ullmannia* (modificado de Stewart, 1983). (M) Reconstituição da vista adaxial de uma escama lobada de *Voltziopsis africana* portando cinco óvulos (modificado de Miller, 1977).



### Família Ferugliocladaeae (Eopermiano)

Archangelsky & Cúneo (1987) instituíram essa família para caracterizar um grupo de coníferas gondwânicas, até o presente registradas apenas em território da Argentina no Eopermiano. Os órgãos vegetativos são representados por eixos que se interconectam organicamente a ramos secundários, portando folhas aciculares com uma única veia média. Os cones férteis ovulados são terminais, compostos por brácteas estéreis dispostas densamente de forma helicoidal, envolvendo um único óvulo ortótropo, platispermico. Na espécie-tipo *Ferugliocladus riojanum* as sementes caracterizam-se pela presença de ápices bifidos. Os cones produtores de pólen também são terminais e pequenos (2 cm de comprimento), desconhecendo-se a disposição dos sacos polínicos. Os polens são do tipo *Cannanoropolis*. No gênero *Urgatecladus* (figura 14.22A, B) ocorre padrão de organização idêntico àquele ocorrente em *Ferugliocladus*, exceto pela ausência de micrópila bifida.

A estruturação do cone ovulífero é caracterizada pela ausência de escamas estéreis subtendidas. A hipótese apresentada por Archangelsky & Cúneo (1987) é de fusão entre escamas férteis e estéreis, não observável, portanto, nas compressões fósseis. Segundo Taylor & Taylor (1993), esse tipo de organização sugere um ancestral comum tal qual é inferido para as coníferas contemporâneas do Hemisfério Norte, quando essas escamas teriam se fundido formando uma estrutura achatada. Outra teoria, segundo os mesmos autores, é de que o óvulo de Ferugliocladaeae teria se desenvolvido a partir de um ancestral portando óvulos axilares ortótropos. *Genoites*, um fóssil gondwânico, tem sido considerado hipoteticamente como ancestral de *Ferugliocladus*. Nesse táxon, nos ramos helicoidalmente distribuídos, dispõem-se folhas bifidas, em arranjo helicoidal, portando, algumas delas, nas regiões axilares, óvulos ortótropos. A redução desse padrão poderia gerar evolutivamente cones com características semelhantes a *Ferugliocladus* e *Urgatecladus*.

Face às características morfológicas peculiares das estruturas ovuladas dessa família, Taylor & Taylor (1993) lançam a hipótese de que mais de um grupo poderia estar envolvido na evolução inicial das coníferas. Uma evidência importante com relação à inferência de padrões evolutivos mais desenvolvidos

para as Ferugliocladaeae seria a adaptação ecológica desse grupo a habitats mais diversificados em relação aos grupos do Hemisfério Norte na borda equatorial.

*Coricladus quiteriensis* é uma conífera de afinidade incerta, exclusiva da porção sul da Bacia do Paraná, descrita por Jasper *et alii* (2005). Os ramos vegetativos portam ramos principais áfilos, conectados organicamente com ramos de primeira, segunda e terceira ordens que portam folhas simples, homomórficas, sésseis, com base decurrente e ápice lanceolado. Os cones ovulados localizam-se no ápice de ramos que partem também do ramo principal áfilo, portando folhas com a mesma morfologia dos ramos estéreis, porém mais esparsas. Os cones são compostos por quatro brácteas estéreis associadas a quatro brácteas ovulíferas, com inserção decurrente, ápices bifidos, dispostas em torno do eixo, cada uma portando duas sementes em posição anátropa (figura 14.22C, D, E, F).

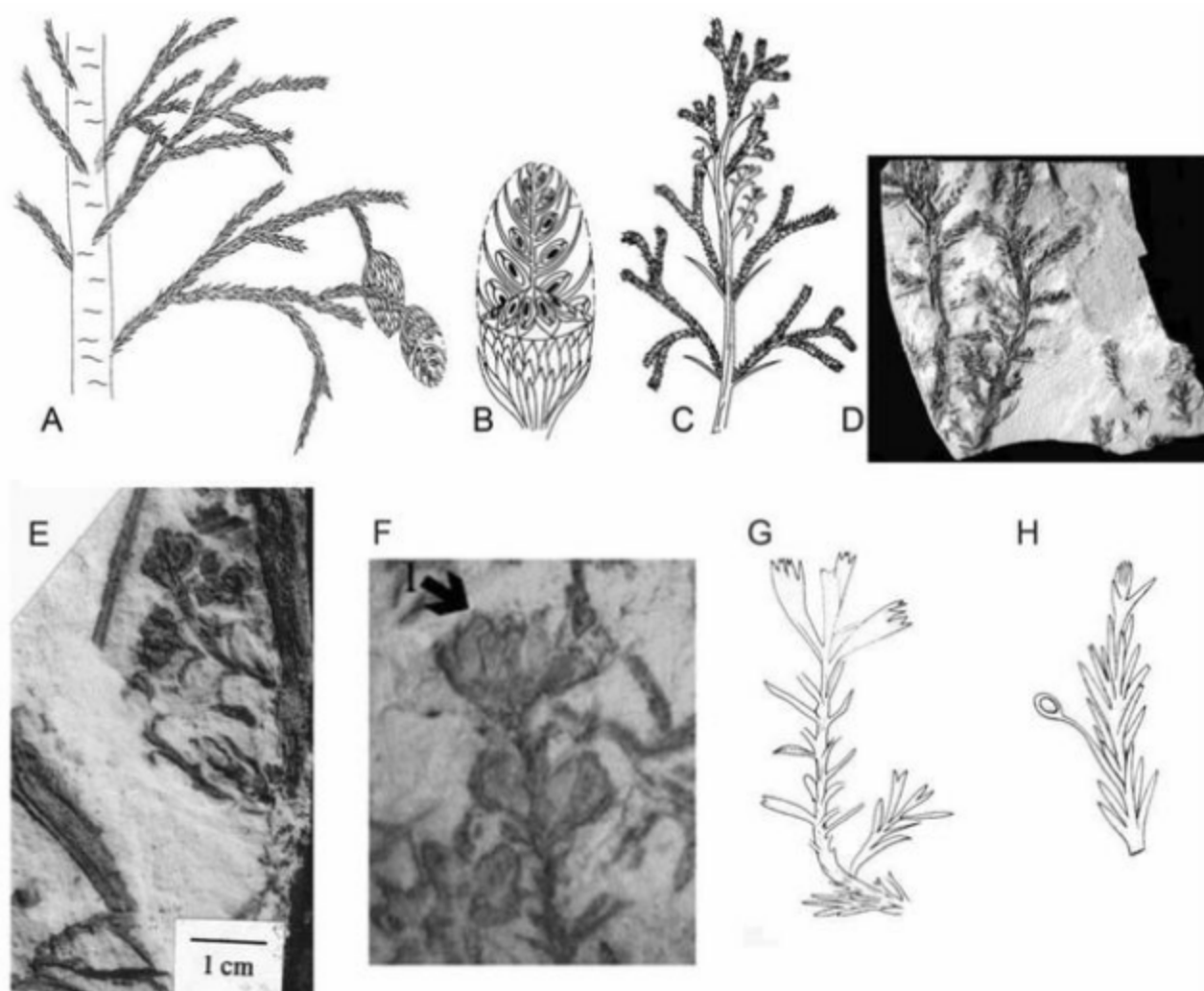
### Família Buriadiaceae (Eopermiano)

Constituem junto com as Ferugliocladaeae um grupo de coníferas com semelhança estrutural, registradas para o Eopermiano da Gondwana. Os ramos portam folhas helicoidalmente dispostas, decurrentes na base, com ápices agudos simples ou bifidos (figura 14.22G, H). Os estômatos, ausentes na face adaxial, são haplocélicos, com células subsidiárias papiladas formando canopia e dispõem-se em bandas longitudinais. Uma característica diagnóstica importante constitui-se na presença de papilas alongadas ao longo das margens foliares. Nos ramos de *Buriadia heterophylla*, o xilema secundário é picnoxílico, ocorrendo pontuações areoladas uni a multisserriadas nas paredes radiais dos traqueídeos.

Os óvulos não se agregam em cones, mas distribuem-se ao longo do ramo associados aos pedicelos que substituem a emissão de folhas. As sementes são platispermicas, invertidas, com uma micrópila proeminente e curva. Polens monocolpados foram observados no nucelo em alguns espécimes. O tegumento e o nucelo são fundidos na base.

A característica mais distintiva das Buriadiaceae constitui-se na ocorrência de óvulos reflexos e isolados, enquanto nas Ferugliocladaeae eles são ortótropos e agregados em cones.





**Figura 14.22** Família Ferugliocladales. (A, B) Reconstruções de *Ugarteciadus genoensis* (modificado de Archangelsky & Cúneo, 1987); (A) sistema de ramificação com cones femininos e gemas vegetativas; (B) seção radial e transversal do cone feminino. (C, D, E, F) *Coriocladius quiteriensis* (modificado de Jasper *et alii*, 2005); (C) reconstituição do sistema de ramificação; (E, F) detalhe do ramo reprodutivo. (G, H) Reconstruções de *Buriadia heterophylla* (modificado de Pant & Nautiyal, 1967); (G) ramo; (H) ramo com semente lateral.

### Ordem Coniferales (Triássico–Recente)

#### Coníferas modernas

A hipótese mais aceita atualmente a respeito da origem das coníferas modernas (excetuando-se as Taxaceae), definida por Willis & McElwain (2002), indica uma relação com prévias inferências estabelecidas por Florin (1951), vinculando-as às Utrechtiaceae (Lebachiaceae). Esse grupo teria sido,

portanto, intermediário entre as Cordaitales e as modernas Coniferales.

Essa vinculação, embora com suporte cladístico (Rothwell *et alii*, 2005), permanece ambígua. Doyle (2006) indica que as Cordaitales e as coníferas modernas constituem clados separados, enquanto outros autores, tais como Rothwell & Serbet (1994), postulam uma origem monofilética, sendo que Hilton & Bateman (2006) defendem uma origem polifilética para esse grupo.

### Família Palissyaaceae

Esse grupo de plantas, com distribuição estratigráfica restrita (Triássico–Jurássico) tem como representante mais comum, o gênero *Palissya*, uma planta supostamente lenhosa, com ramos alternos e folhas uninérveas helicoidalmente dispersas, hipostomáticas. Cones ovulados ocorriam na porção terminal dos ramos (figura 14.23A) portando folhas vegetativas na base. A semelhança entre cones de *Palissya* e formas atuais de *Cephalotaxus* poderia levar a uma relação entre esses taxa (Schweitzer, 1963), porém Delevoryas & Hope (1981) defendem uma relação independente para esses cones.

### Família Cheirolepidiaceae

Essas plantas, cuja origem ainda é obscura, têm sido relacionadas a diferentes famílias modernas (Taxodiaceae, Cupressaceae, Araucariaceae). Hilton & Bateman (2006) consideram-nas como um grupo extinto de coníferas.

Reconstituições paleoambientais efetuadas com base em distribuição palinológica têm indicado o domínio desse grupo de plantas no Mesozoico em regiões costeiras, de climas quentes, em baixas latitudes. Por outro lado, análises baseadas em microfósseis têm demonstrado que essas plantas eram monodominantes em ambientes xerófilos, hipersalinos (Francis, 1983), compondo também biomas mais complexos, associados a ambientes fluviais. Alguns gêneros atingiam porte arbóreo, enquanto outros eram arbustivos. As reconstituições têm sido baseadas na vinculação orgânica entre diferentes órgãos e também na identidade do padrão cuticular, associada ao padrão polínico unificador relacionado ao grão de pólen de tipo *Classopollis*. Este morfotáxon, com distribuição estratigráfica do Neotriássico ao Neocretáceo, designa os grãos de pólen provenientes de cones de Cheirolepidiaceae, embora alguns autores utilizem a designação *Carolina* ou *Circulina*. Esses grãos são esféricos, com uma carena subequatorial (rímula) que envolve o grão, ornamentado por delicados espinhos. A região mais espessa da parede ocorre logo acima da rímula. Na face proximal ocorre uma marca trirradiada, e o polo distal é ornamentado por um crioporo.

O táxon *Pseudofrenelopsis* (figura 14.23B), referido originalmente para Eocretáceo da Inglaterra

(Watson, 1977; Alvin *et alii*, 1981), tem sido reconstituído como uma árvore com base em associações indiretas com lenhos designados como *Protopodocarpoxylon*, os quais podem apresentar inconspícuos anéis de crescimento com lenho final muito restrito. As bases foliares, em algumas espécies, envolvem o nó em uma bainha contínua, e têm forma triangular, com comprimentos médios de 2 mm. Os bordos foliares são recobertos por dentes ou papilas unicelulares.

Cones masculinos do tipo *Classostrobus comptonensis* foram associados ao gênero a partir de identidade epidérmica. Eles são compostos por um eixo central ao qual são associados microesporófilos peltados dispostos helicoidalmente. Os sacos polínicos portam grãos de pólen de tipo *Classopollis*. Os cones ovulíferos são referidos principalmente ao gênero *Hirmerella* (figura 14.23C) composto por brácteas e escamas ovulíferas dispostas helicoidalmente.

*Tomaxellia* (figura 14.23D) corresponde a um táxon que inclui ramos, cones portadores de sacos polínicos e cones ovulados, descrito originalmente para o Eocretáceo da Argentina. Embora a semelhança da morfologia do gênero lembre superficialmente a folhagem de formas modernas, como *Sequoia* e *Taxodium*, ocorrem significativas diferenças no padrão epidérmico desses gêneros. Embora o arranjo dos microesporófilos seja desconhecido, o pólen é de tipo *Classopollis*. Os cones ovulíferos, associados à folhagem, possuem 3 cm de comprimento e consistem em um complexo de brácteas e escamas dispostos helicoidalmente. As brácteas são decurrentes na base e parcialmente soldadas às escamas, que apresentam bordos lobados. Cicatrizes duplas na base da escama indicam provavelmente a inserção dos óvulos.

A folhagem de Cheirolepidiaceae tem sido comparada a diferentes morfogêneros registrados para o Mesozoico. Dessa forma, folhagens de tipo *Brachypylum* (figura 14.23E) e *Pagiophyllum* (figura 14.23F) apresentam uma base escamiforme e topo livre e acuneado ou arredondado. A epiderme caracteriza-se pela presença de estômatos anficíclicos, levemente aprofundados, sendo a cutícula muito espessa. Por outro lado, no padrão *Frenelopsis* (figura 14.23G), descrito para o Neocretáceo e Neojurássico, as folhas são dispostas em tufo sobre ramos segmentados. Nesse tipo, as bases foliares de cada segmento formam um cilindro sem a ocorrência de suturas. Em *Frenelopsis alata* emergem três folhas em cada nó, sendo que em



*F. treixirae* o número se reduz para duas folhas opostas. O registro de eixos lenhosos com folhagem descrita como *F. ramosissima*, associada a cones ovulíferos e cones polínicos, sugere para Axsmith & Jacobs (2005) que as Cheirolepidiaceae podiam atingir 20 m de altura.

Registros dos gêneros *Brachyphyllum* e *Plagiophyllum* são efetuados por Wilberger *et alii* (2004) para o Triássico sul-rio-grandense.

Gêneros do Eocretáceo que apresentam provável afinidade com Cheirolepidiaceae são *Androvetia*, *Cupressinocladus*, *Glenrosa* e *Tarphyderma*. O padrão epidérmico de todas essas formas, onde ocorrem estômatos dispostos em bandas e incluídos em depressões, cercados por papilas, remete a ambientes xerófilos, sendo que para *Tarphyderma* é sugerido por Archangelsky & Taylor (1986) que os complexos estomáticos poderiam ser adaptados a habitats onde ocorriam frequentes quedas de cinza vulcânica.

Nas bacias cretáceas do nordeste brasileiro são encontrados diversos gêneros de Cheirolepidiaceae (Bernardes-de-Oliveira *et alii*, 2007).

### Família Podocarpaceae

Essas coníferas constituem atualmente um grupo composto por grande número de gêneros, morfologicamente diversificados. Sua ocorrência restrita ao Hemisfério Sul, América Central e México levou Woltz (1986) a relacionar sua distribuição atual ao rifteamento da Gondwana. A história geológica do grupo remonta ao Eotriássico, todavia, sua presença no Hemisfério Norte, embora rara, sugere uma distribuição cosmopolita.

As ocorrências mais antigas do grupo, relacionadas ao táxon *Rissikia*, são na África do Sul, Austrália, Chile e Argentina (Hill & Brodribb, 1999; Troncoso *et alii*, 2000). Esse gênero apresenta ramos com cicatrizes foliares que indicariam deciduidade; na base de cada ramo ocorrem várias folhas escamiformes, sendo que nas porções remanescentes os ramos portam folhas achatadas, helicoidalmente dispersas, com 1 cm de comprimento. Os estômatos estão dispostos em quatro fileiras na face abaxial, com células-guarda dispostas em cavidades rasas, ocorrendo papilas nas células subsidiárias, as quais se arqueiam sobre as células-guarda. Os cones polínicos, com 1 cm de comprimento, contêm aproximadamente 25 microesporófilos, cada um com 2 sacos polínicos alongados, abaxiais. Os grãos

de pólen apresentam similaridade com *Taeniasporites* na nomenclatura de *spora dispersae*. Os cones ovulíferos atingem 6 cm de comprimento e compõem-se por um sistema de bráctea-escama, que contém, em cada um, dois óvulos alongados.

O gênero *Trisacocladus* reúne folhagens e cones de podocarpáceas provenientes do Eocretáceo da Argentina. Já *Squamastrobis* (figura 14.23H) engloba cones ovulíferos e polínicos associados a folhagens do tipo *Brachyphyllum*. Os polens são enquadrados no tipo *Podocarpidites*.

O gênero *Lindleycladus*, registrado para o Eocretáceo do Brasil, corresponde a ramos portando folhas alongadas dispostas helicoidalmente, sendo a epiderme caracterizada pela presença de fileiras de estômatos com orientação longitudinal. No gênero *Podozamites* (figura 14.23I), registrado para o mesmo intervalo estratigráfico, a orientação dos estômatos é transversal.

Lenhos e folhas permineralizadas procedentes do Triássico da Antártica, designados como *Notophyllum*, têm sido relacionados a podocarpáceas atuais dada a presença de tecido de transfusão junto aos feixes vasculares e esclereides no mesófilo foliar. Essas folhas têm semelhança com compressões gondwânicas triássicas designadas como *Heidiphyllum* (figura 14.23J).

Fragmentos de lenhos permineralizados incluídos em diferentes morfogêneros (*Podocarpoxylon*, *Phyllocladoxylon*, *Metapodocarpoxylon*) têm sido relacionados a podocarpáceas atuais. Todavia, conforme referem Philippe & Bamford (2008), relações estreitas desses morfotaxa com formas atuais devem ser evitadas.

### Família Araucariaceae

Esta família compreende um grupo monofilético de coníferas representado por três gêneros, *Araucaria*, *Agathis* e *Wollemia*, atualmente restritos ao Hemisfério Sul e Ásia Austral, e com registro geológico dominante também no Hemisfério Sul e escasso no Hemisfério Norte durante o Mesozoico. Embora sua presença seja inferida no Paleozoico, somente no Jurássico ocorre seu clímax, sendo que a partir do Cretáceo inicia-se o declínio de sua ocorrência, acompanhado da crescente restrição geográfica (Kunzmann, 2007a, b). A inferência de que a Patagônia teria sido o centro de distribuição genérica de *Araucaria* estabelecida por Del Fueyo & Archangelsky (2002) baseia-se no fato de que três



(Columbea, Bunya, Eutacta) das quatro linhagens presentes nas floras atuais têm registro nessa região no Mesozoico.

As araucariáceas atuais são grandes árvores com 10 a 35 m de altura, perenifólias, com tronco reto e quase cilíndrico e coroas altas com ramos pseudo-verticilados. Possuem folhas simples, alternas, espiraladas, lineares a lanceoladas, coriáceas.

O gênero *Araucarites* foi inicialmente usado para designar cones, escamas isoladas e ramos com provável afinidade araucariana, mas atualmente a designação é utilizada apenas para caracterizar cones. Todavia, conforme referem Taylor *et alii* (2009), as espécies *A. cutchensis* do Jurássico-Cretáceo da Índia e *A. rudicula* da Floresta Petrificada do Arizona não apresentam lígula, característica comum nos cones de araucariáceas atuais.

*Doliosrobis* designa fragmentos de partes vegetativas e reprodutivas procedentes do Cretáceo e Cenozoico relacionadas ao gênero atual *Agathis* (Kvacek, 2002).

Ramos incluídos no morfogênero *Brachyphyllum* procedentes do Jurássico de Yorkshire (Inglaterra) foram associados por Harris (1979) a estruturas reprodutivas vinculadas a *Araucarites*, dados os padrões epidérmicos comuns.

Os mais representativos espécimes atribuídos a Araucariaceae provêm da Patagônia argentina (Floresta Petrificada de Cerro Cuadrado, Jurássico Médio, Formação La Matilde). Aí ocorrem, magnificamente preservados através do processo de permineralização por sílica, cones de *Araucaria mirabilis* (figura 14.23K), esféricos, consistindo em um eixo central e um complexo de brácteas-escamas com arranjo helicoidal. Cada unidade consiste em uma escama ovulífera subtendida por uma bráctea lenhosa. O eixo dos cones contém uma medula parenquimatosa, cercada por emissões fusionadas que se separam em níveis superiores. O complexo bráctea-escama é vascularizado por feixes duplos, dirigidos à bráctea e à escama, onde ocorrem associados canais de resina. A escama ovulífera porta uma semente parcialmente incluída em sua face superior. As sementes maduras alongadas possuem integumento composto por sarcotesta parenquimatosa, esclerotesta fibrosa e endotesta apenas parcialmente preservada.

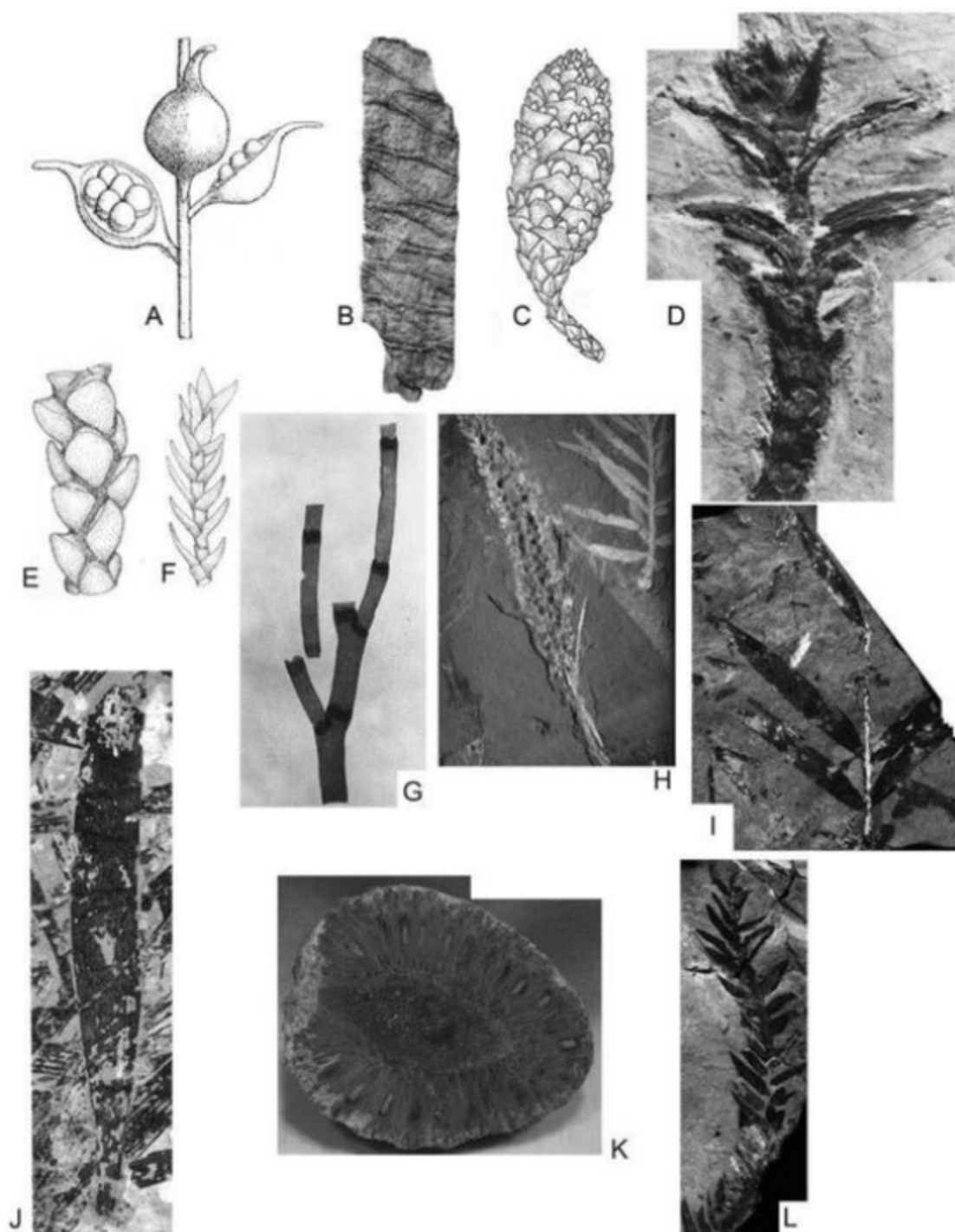
Folhagens de araucariáceas representadas por *A. alexandrensis* (figura 14.23L) e *A. chamberisii* associadas a cones ovulíferos são descritas por Cantrill & Falcon-Lang (2001) para o Albiano da Antártica.

Cones polínicos designados como *Alkastrobis* são registrados para o Aptiano da Patagônia. Os sacos polínicos são associados à face abaxial de microesporófilos peltados, e os grãos de pólen são do tipo *Cyclusphaera*, diferentes de *Balmeiopsis* e *Araucariacites*, polens dispersos atribuídos a Araucariaceae.

*Taxa* correspondentes a cones e folhagens identificados no Cretáceo da Nova Zelândia são relacionados por Chambers *et alii* (1998) ao atual gênero *Wollemia*. Segundo esses autores, a presença nesses estratos de grãos de pólen dispersos do tipo *Dilwynites*, muito semelhante ao grão produzido atualmente por *Wollemia nobilis*, reforçam a afinidade.

A presença de cones ovulíferos (*A. vulgaris*) e folhagens (*Yezonia vulgaris*), provenientes de Hokkaido, atribuídos a Araucariaceae (Ohsawa *et alii*, 1995) representa a primeira evidência da linhagem Eutacta do gênero *Araucaria* no Hemisfério Norte (Taylor *et alii*, 2009).

Lenhos permineralizados incluídos no gênero *Araucarioxylon* ocorrentes principalmente no Triássico foram incluídos nessa família. Todavia, a excessiva diversificação das características anatômicas incluídas em diferentes diagnoses específicas acabou por caracterizá-lo como um táxon coletivo com características demasiadamente amplas. Por esse motivo, Bamford & Philippe (2001) invalidam esse epíteto e consideram que lenhos fósseis com características araucarianas devem ser enquadrados no gênero *Agathoxylon*. Esse padrão lenhoso é composto por pontoações araucarioides nas paredes radiais dos traqueídeos, podendo ser uni, bi ou plurisseriadas, predominantemente alternas e raramente subopostas, com campos de cruzamento com pontoações araucarioides. Este gênero é comum nas imponentes "Florestas Petrificadas" do Arizona, nos Estados Unidos (Formação Chinle, Neotriássico) como também na "Floresta Petrificada" de Cerro Cuadrado, Jurássico Médio (Zamuner & Falaschi, 2005).



**Figura 14.23** Coníferas modernas. (A) Reconstituição de *Palyssia elegans* (modificado de Parris *et alii*, 1995). (B) *Pseudofrenelopsis* (Zhiyan & Zhou, 1983). (C) Reconstituição de *Hirmerella* (modificado de Stewart, 1983). (D) *Tomaxellia* (modificado de Kunzmann *et alii*, 2006). (E) Reconstituição de *Brachyphyllum* (modificado de Stewart, 1983). (F) Reconstituição de *Pagiophyllum* (modificado de Stewart, 1983). (G) *Frenelopsis alata* (modificado de Kvacek, 2000). (H) *Squamastrobus* (modificado de Archangesky & Del Fueyo, 1989). (I) *Podozamites*. (J) *Heidiphyllum* (modificado de Taylor *et alii*, 2009). (K) *Araucaria mirabilis* (modificado de: [www.fossilmuseum.net/.../Araucariab.htm](http://www.fossilmuseum.net/.../Araucariab.htm)). (L) *A. alexandrensis* (modificado de Cantrill & Falcon-Lang, 2001).



## Família Cupressaceae

O mais expressivo número de gêneros (30) de coníferas atuais está incluído na família Cupressaceae, com ampla distribuição geográfica atual. *Sequoiadendron giganteum*, um dos representantes atuais da família, constitui-se em uma das plantas que atingem maior porte em ambiente terrestre, atingindo 115 m de altura e 8 m de diâmetro. É adotada aqui a classificação proposta por Stockey *et alii* (2005), que subdivide a família em seis subfamílias que apresentam registro fóssil, Cunninghamioideae, Taiwanoioideae, Athrotaxoideae, Sequoioideae, Taxoidioideae e Cupressoideae.

As principais características da família são: a) plantas perenes, com folhas pequenas, escamiformes, lineares, que se inserem de forma oposta ou helicoidal nos ramos; b) cones polínicos com microesporófilos helicoidalmente dispostos, cada um com três a seis sacos polínicos; c) cones ovulados pequenos com brácteas geralmente maiores que a escama ovulífera, a qual é fusionada com, geralmente, dois a três óvulos por escama e d) pólen esférico, monoporado.

Alguns gêneros antes atribuídos à família Cupressaceae atualmente são classificados na família Cheirolepidiaceae. Duas características vegetativas distinguem as famílias, a presença de papilas derivadas de células epidérmicas e espessamentos cuticulares, denominados anéis de Florin, circundando o poro dos estômatos em *taxa* cupressoides.

### Subfamília Cunninghamioideae

O gênero *Cunninghamiostrobus* (figura 14.24A) corresponde a um cone ovulado do Cretáceo, associado a folhas lanceoladas, muito semelhantes ao gênero atual *Cunninghamia*, representado desde o Oligoceno (figura 14.24B). As folhas são helicoidalmente arranjadas e contêm canais de resina arranjados em anéis ao redor do tecido vascular. As folhas contêm ainda mesófilo paliádico rodeado por hipoderme fibrosa. Os cones fósseis possuem uma combinação de características dos atuais gêneros *Athrotaxis*, *Taiwania* e *Cunninghamia*. Sugere-se que estes cones representem um grupo de coníferas extinto que geograficamente foi amplamente distribuída durante o Neocretáceo ao Oligoceno.

### Subfamília Taiwanoioideae

Esta subfamília é muito rara no registro fóssil. Dois gêneros de cones permineralizados, procedentes do Japão, de idade cretácea, são classificados para a família, *Parataiwanian* e *Mikasaostrobus*.

### Subfamília Athrotaxoideae

*Athrotaxis* é um dos mais conhecidos gêneros fósseis da família Cupressaceae. Procedente de Montana (EUA) e Canadá, de idade cretácea (Aptiano), é um gênero que designa impressões e compressões. A planta reconstituída é pequena, com folhas escamiformes com cerca de 2 mm de comprimento. Os estômatos são confinados à face abaxial. Cones polínicos, em posição terminal em ramos laterais, são simples e contêm microesporófilos helicoidalmente arranjados, cada um portando dois sacos polínicos. As escamas bracteais e ovulíferas são fusionadas, produzindo uma semente por escama. Algumas espécies do gênero apresentam características de *taxa* modernos, sugerindo uma irradiação da família durante o Eocretáceo.

### Subfamília Sequoioideae

O gênero *Miki* (figura 14.24C) tem sido considerado como fóssil vivo, sendo inicialmente proposto a partir de material fóssil, e posteriormente identificado em floras atuais na China (Li, 1964). A história deste gênero fornece uma boa visão de como as características de plantas atuais podem ser utilizadas para a interpretação de formas fósseis. O gênero foi descrito em 1941 para designar partes vegetativas e cones do Plioceno. A principal característica de *Miki glyptostroboideis* corresponde a ramos folhosos decíduos em pares opostos. Os espécimes possuem folhas escamiformes opostas, pecioladas, com estômatos arranjados em fileiras paralelas em ambos os lados das folhas. Em *Sequoia* e *Taxodium*, as escamas ovulíferas são arranjadas helicoidalmente.

Espécimes de uma árvore não identificada procedente da China central foram comparados com as descrições publicadas de *Metasequoia*, constatando-se que pertenciam ao mesmo gênero.



### Subfamília Taxodioidae

A espécie *Taxodium wallisii* (figura 14.24D) designa fósseis silicificados de idade Neocretáceo provenientes de Alberta, Canadá. A espécie designa ramos preservados tridimensionalmente, portando folhas dimórficas tanto taxodioides, isto é, triangulares em seção transversal com base decurrente e quilha abaxial, quanto cupressoides, com ápice recurvado. Tanto os cones polínicos quanto os ovulíferos estão anexados a ramos folhosos. Os cones polínicos são pequenos e arranjados em panículos. O microesporófilo é peltado, com cinco a nove sacos polínicos pêndulos arranjados em duas fileiras. O pólen é pequeno (20 µm), apresentando uma papila. As características deste fóssil são semelhantes às das plantas atuais dos gêneros *Glyptostrobus* e *Cryptomeria*.

*Glyptostrobus* denomina espécimes de órgãos vegetativos (figura 14.24E) e reprodutivos (figura 14.24F) que representam os principais componentes da formação de biomassa dos carvões do Neógeno na Europa Central e Leste, sendo uma das formas típicas de habitats pantanosos do Eoceno na América do Norte.

O gênero *Parataxodium* denomina tanto cones polínicos e ovulíferos quanto ramos folhosos de idade cretácea, procedentes do Alaska. Em *P. wigginsii* ocorrem ramos longos e curtos. As folhas apresentam arranjo alternado e possuem uma pequena haste que as fixa aos ramos. Os cones ovulíferos possuem 1,3 cm de comprimento, são arranjados helicoidalmente e apresentam escamas achatadas. As compressões de cones polínicos possuem 2 mm de comprimento.

Espécimes permineralizados do Neocretáceo do Canadá são designadas como *Drumhelleria kurmanniae* e correspondem a ramos foliares portadores de cones polínicos. Cada microesporófilo compreende um canal resinoso simples e dois sacos polínicos, com pequenos grãos de pólen (12-16 µm). O arranjo axilar dos cones é similar a *Taxodium*, o número de sacos polínicos é similar ao de *Sequoia* e *Sequoiadendron*. Os cones de *D. kurmanniae* são similares aos cones polínicos de *Taxodium* e *Metasequoia*, o que permite a inferência de uma origem comum dos taxa.

*Fokienia bravenescgensis*, descrito para o Paleoceno do Canadá, consiste em ramos pinados que portam quatro folhas escamiformes. Os cones ovulíferos consistem em oito a 10 escamas peltadas, com cerca

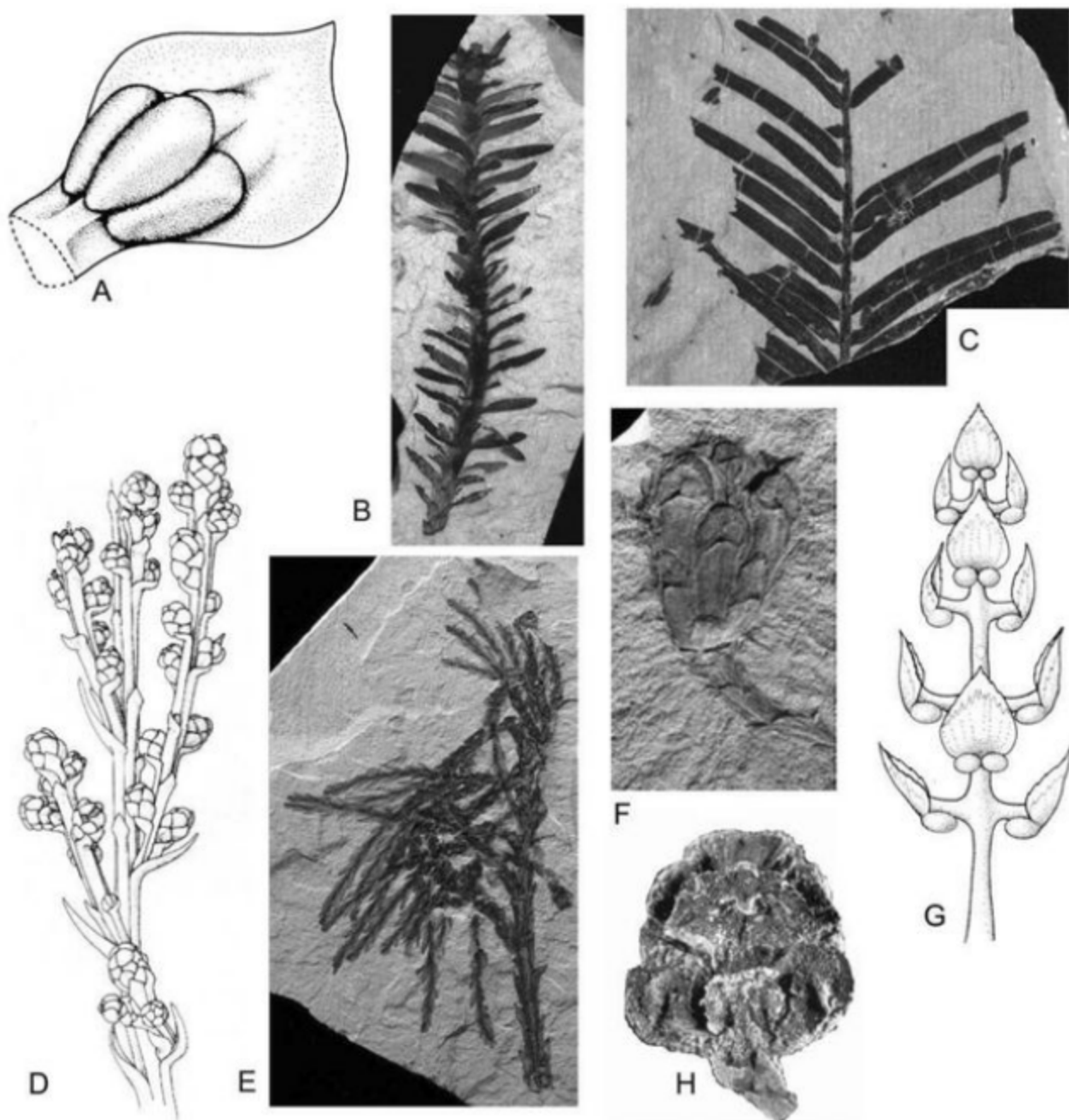
de 6 mm de comprimento, dispondo-se aos pares, correspondendo a partes vegetativas e reprodutivas. O cone fóssil identifica-se como de *Fokienia*, forma atual, monotípica, endêmica do sudoeste da Ásia. Embora similares, a morfologia das partes vegetativas é diferenciada. McIver & Basinger (1990) propõem duas teorias sobre este tema. A primeira é de que a morfologia vegetativa neste táxon era muito mais diversificada no passado, com a manutenção de uma forma na atualidade; a segunda, de que as partes vegetativas continuaram a evoluir através do Cenozoico enquanto os órgãos reprodutivos permaneceram relativamente conservados.

*Mesocyparis* (figura 14.24G), do Paleoceno do Canadá, consiste em um ramo com folhas escamiformes decussadas, com cones e sementes associadas. Os ramos são pinados e as folhas possuem similaridades com o gênero *Thuja*. Os cones ovulíferos são semelhantes ao gênero *Chamaecyparis*, com três a seis pares decussados de escamas ovulíferas, sendo que a última escama possui os óvulos.

*Sewardiodendron* (figura 14.24H) designa um gênero jurássico que foi primeiramente classificado como Taxodioidae. Consiste em uma planta lenhosa com folhas helicoidalmente arranjadas. Os estômatos, hipostomáticos, dispõem-se em bandas distintas, com células subsidiárias possuindo uma papila arqueada. Cones ovulíferos de *Sewardiodendron* são descritos para o Jurássico Médio da China. Os cones estão associados a ramos foliares. A porção superior da escama ovulífera é lobada na margem distal e carrega seis óvulos invertidos na face adaxial. Os cones polínicos são associados aos mesmos ramos, sendo pequenos (4 mm de comprimento), com três sacos polínicos alongados na face abaxial. A planta é reconstituída como um arbusto ou pequena árvore com ramos decíduos devido à presença de cutícula fina e à posição das gemas axilares.

*Austrohamia*, proveniente do Jurássico da Argentina, denomina galhos, ramos foliares e cones polínicos e ovulíferos, que possuem características que as incluem nas cupressáceas basais.

Os gêneros *Cryptomeriopsis* e *Elatidopsis* são utilizados para denominar morfotaxa de folhas taxodioides. *Cryptomeriopsis* designa folhas cretáceas anfiestomáticas com bandas de estômatos adaxiais, enquanto *Elatidopsis* designa folhas similares, porém lanceoladas e epiestomáticas.



**Figura 14.24** Coníferas modernas. (A) Reconstituição de *Cunninghamiostrobus yubariensis* (modificado de Ohana & Kimura, 1995). (B) *Cunninghamia marquetii* (modificado de Axelrod, 1998). (C) *Metasequoia* sp. (modificado de Taylor *et alii*, 2009). (D) Reconstituição de *Taxodium wallisii* (modificado de Aulenback & LePage, 1998). (E) *Glyptostrobus* sp. (modificado de [www.ucmp.berkeley.edu/.../glyptostrobus.jpg](http://www.ucmp.berkeley.edu/.../glyptostrobus.jpg)). (F) Cones ovulíferos *Glyptostrobus* (modificado de [www.ucmp.berkeley.edu/.../glyptostrobus.jpg](http://www.ucmp.berkeley.edu/.../glyptostrobus.jpg)). (G) Reconstituição de *Mesocyparis borealis* (modificado de McIver & Basinger, 1987). (H) *Sewardiodendron laxum* (modificado de Yao *et alii*, 1998).



### Subfamília Cupressoideae

Folhas cretáceas e cenozoicas morfológicamente relacionadas a *Widdringtonia* têm sido citadas para diversas localidades. As folhas de *W. americana* são heterófilas, escamiformes, que se inserem em ramos longos, enquanto as folhas jovens se inserem em ramos curtos (figura 14.25A). Cones ovulíferos são globosos e consistem em quatro escamas ovulíferas com uma face irregular.

Folhas de *Fitzroya acutifolia* são conhecidas no Oligoceno–Mioceno da Tasmânia. Os fósseis indicam que o gênero foi muito distribuído na Gondwana, diferentemente da distribuição atual do gênero, restrita a florestas do sul do Chile e Argentina.

*Tetraclinis* consiste em um gênero monotípico atual. Os fósseis ocorrem desde o Oligoceno, na América do Norte, como sementes, cones ovulíferos e ramos folhosos. Os ramos são achatados, com folhas dimórficas, portando quatro escamas foliares em pseudo-roseta. As folhas possuem ápices arredondados a obtusos, e são anfiestomáticas, com estômatos monocíclicos. As escamas ovulíferas são produzidas em pares opostos, e cada semente possui duas amplas asas cordiformes. Fósseis deste táxon são comuns no Cenozoico da Europa, denominados *T. salicornioides* por suas similaridades com o gênero atual *Tetraclinis*.

O gênero atual *Thuja* é registrado no Neocretáceo do Alaska através de ramos com cones ovulíferos associados. Os cones ovulíferos de *T. smileya* são morfológicamente idênticos aos encontrados atualmente no gênero *Thuja*.

Lenhos fósseis distribuídos mundialmente, desde o Cretáceo até o Cenozoico, têm sido atribuídos à família Cupressaceae, sendo *Taxodioxydon* o mais comumente citado.

*Margeriella cretacea* inclui madeiras silicificadas e folhas provenientes do Neocretáceo da Califórnia. As folhas são helicoidalmente arrançadas, sésseis, anfiestomáticas, com 4 cm de comprimento. A madeira consiste em traqueídeos com uma simples fileira de pontuações e raios baixos. Em geral, a anatomia do lenho é similar ao gênero *Cupressinoxylon*.

*Taxodioxydon* é um gênero conhecido no Cretáceo e *Glyptostroboxylon* é conhecido desde o Paleoceno até o Eoceno, ocorrendo como lenho *in situ* em florestas petrificadas da Bélgica. Os lenhos não possuem canais resiníferos, e os campos de cruzamento variam de glyptostroboides a taxoides. Outros gê-

neros descritos para esta família são *Widdringtonioxylon*, *Thujoxydon*, *Libocedroxylon* e *Juniperoxylon*. O lenho associado à folhagem *Tetraclinis* é incluído no gênero *Tetraclinioxylon*.

### Família Sciadopityaceae

*Sciadopitys verticillata* é uma espécie atual de conífera perene, endêmica do Japão, caracterizada pela presença de cladódios que funcionam como folhas; possui lenho sem parênquima axial, com um tipo exclusivo de vascularização do complexo bráctea-escama. Essas características e a presença de sementes aladas e pólen monossacado têm levado alguns autores a incluírem essa espécie em Cupressaceae, enquanto outros as consideram como uma família individualizada.

São gêneros fósseis representantes do grupo *Sciadopitophyllum*, ramos folhosos que ocorrem desde o Neocretáceo ao Paleoceno; *Sciadopityostrobus*, cone ovulado proveniente do Neocretáceo do Japão; *Sciadopityoides*, folha do Cretáceo da Groenlândia; *Oswaldheeria*, folha procedente do Cretáceo da Sibéria e do Ártico.

### Família Pararaucariaceae

Nesta família inclui-se uma única espécie, *Pararaucaria patagonica* (figura 14.25B), que consiste em um pequeno cone do Jurássico ocorrente na floresta petrificada Cerro Cuadrado, na Argentina. Este táxon apresenta características de cupressáceas e pináceas. Os cones são lenhosos, apresentando brácteas e escamas ovulíferas fusionadas. Cada escama possui uma semente alada, achatada, com cerca de 6 mm de comprimento. As asas da semente possuem linhas anastomosadas de pelos.

### Família Pinaceae

Constitui a mais expressiva dentre as famílias de gimnospermas atuais em termos de número de espécies (250 espécies). A família inclui árvores e arbustos, algumas com mais de 100 metros de altura, e muitos taxa amplamente distribuídos, como *Abies*, *Picea*, *Tsuga* e *Pinus*.



A origem da família é incerta, tal como ocorre com as demais famílias de coníferas atuais. A evolução dos fósseis atribuídos à família sugere que, no Cretáceo, a família era bastante diversificada. Dada a presença de folhas e cones atribuídos ao gênero *Pinus* no registro fóssil, acredita-se que este gênero era um elemento presente no início do desenvolvimento da família.

Os gêneros desta família possuem como características comuns: a) folhas lineares; b) lenho picnófilo e resinífero; c) cones ovulíferos e polínicos na mesma planta com cones femininos grandes, portando escamas ovulíferas arranjadas helicoidalmente, cada qual portando duas sementes na face superior; d) estróbilos pequenos compostos por esporófilos arranjados helicoidalmente, cada microesporófilo possui dois sacos polínicos alongados na face abaxial; e) em alguns membros, os polens são bissacados com parede ornamentada internamente por endorretículos.

Com base nas características de cone e sementes, Farjon (1990) subdivide a família em três subfamílias com representação no registro fóssil: Pinoideae, Piccoideae e Abietoideae.

### Subfamília Pinoideae

*Compsostrobus* (figura 14.25C) designa cones ovulados do Neotriássico dos EUA, preservados como compressões. O maior cone possui cerca de 10 cm de comprimento, com brácteas em arranjo frouxo e escamas ovulíferas. As escamas são espatuladas, com duas sementes na face superior. Da porção distal das sementes partem tubos micropilares. Em associação com os cones ovulíferos ocorrem ramos com folhas lineares.

*Prepinus*, de idade cretácea, denomina ramos curtos e bases foliares aciculares, que poderiam representar, segundo alguns autores, um estágio transicional entre as cordaitáceas paleozoicas e as pináceas. Contudo, estudos anatômicos não comprovam essas hipóteses.

As espécies atuais do gênero *Pinus* são divididas em dois subgêneros monofiléticos, confirmados por estudos baseados em sequências de DNA, *Strobus*, com um feixe vascular por folha e *Pinus*, com duas bandas vasculares por folha. Estes subgêneros são divididos em seções e subseções. Características foliares de formas fósseis indicam que estas subseções não eram representadas no Neocretáceo. Axelrod (1986) sugere que as subseções do gênero *Pinus* originaram-se no Neocretáceo-Paleógeno, associadas à formação de no-

vos habitats que foram inicialmente secos e edaficamente pobres.

Folhas permineralizadas do gênero são registradas desde o Cretáceo. *Pinus haberoensis* designa folhas de idade Neocretáceo provenientes do Japão. As folhas são organizadas em fascículos de três a quatro, e cada folha contém um par de bandas vasculares associadas a seis a oito canais de resina. *Pinus* e *Prepinus* são conhecidos para o Cretáceo na América do Norte, ocorrendo em associação com cones polínicos descritos como *Amboystrobus cretacicum*, que possuem cerca de 2,5 cm com dois sacos polínicos abaxiais por microesporófilo e pólen eussacado, monossulcado (figura 14.25D).

Fósseis silicificados pertencentes ao gênero são conhecidos do Mioceno da América do Norte, e incluem sementes, cones polínicos e ovulíferos, e pequenos ramos. No Plioceno, os fósseis do gênero possuem maior número de características que se assemelham às modernas subseções do gênero. *Pityostrobus* (figura 14.25E) é um gênero de cone preservado estruturalmente que não possui correlação com o gênero moderno, abrangendo uma combinação de características anatômicas de outros taxa.

*Pseudoaraucaria* (figura 14.25F) designa cones ovulíferos que possuem em cada escama do cone duas sementes separadas por tecido, semelhante ao que ocorre em *Araucaria*.

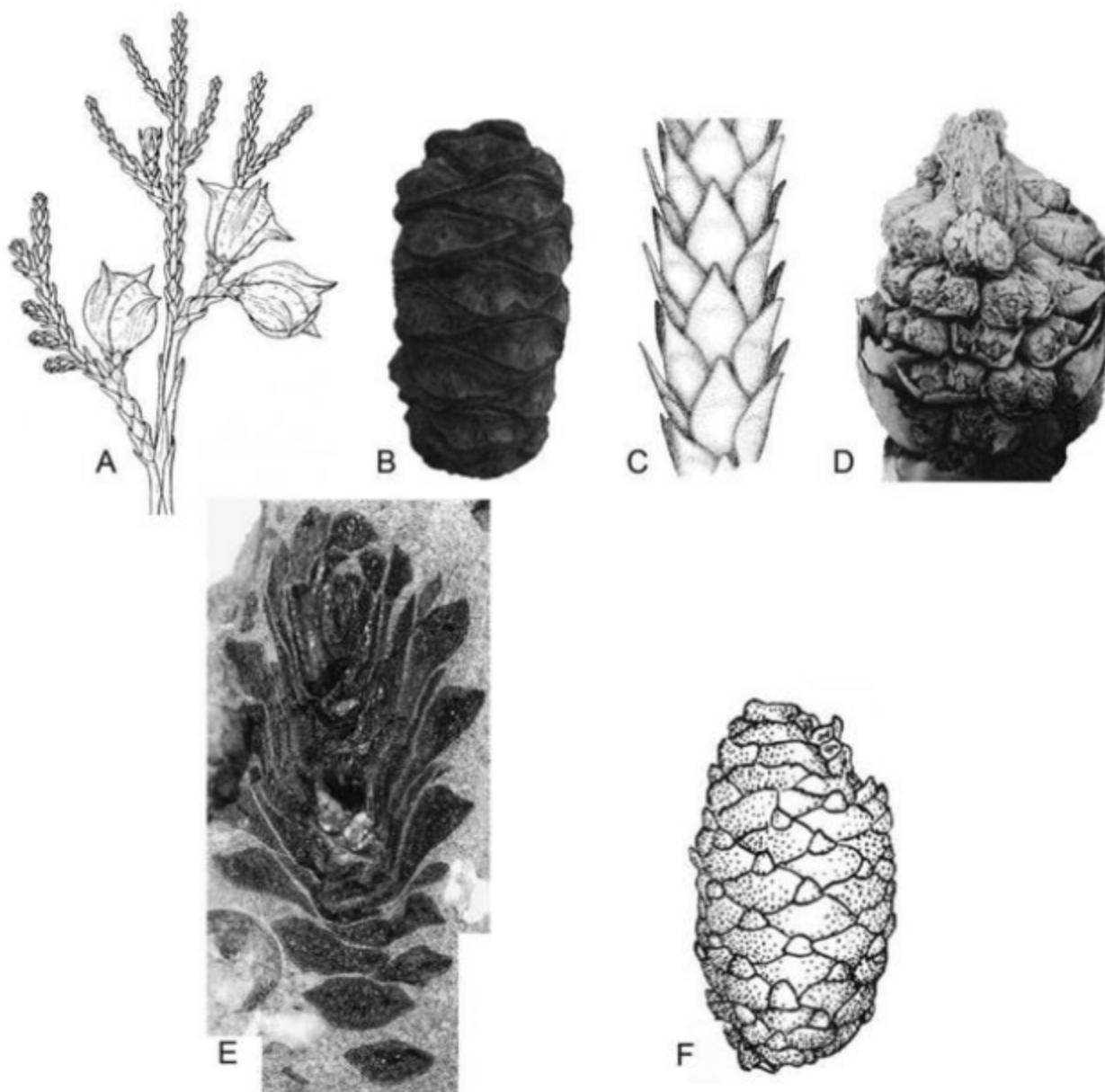
No Paleógeno, os cones assemelham-se muito ao gênero atual. *Pinus arnoldii* designa cones silicificados do Eoceno da Inglaterra. Características, tais como a posição abaxial dos canais de resina nas escamas ovulíferas, ápices foliares inflados e forte curvatura das bandas vasculares nas folhas aproximam sistematicamente a espécie fóssil do subgênero atual *Pinus*. Nas mesmas assembleias ocorrem caules, pequenos ramos e sementes organizadas em fascículos e folhas. Os estômatos são epiestomáticos e organizados em duas a três fileiras. Os caules possuem anéis de crescimento bem desenvolvidos e abundantes canais resiníferos. *Pinus allisonii* designa folhas anfiestomáticas que possuem estômatos em fascículos, vascularizadas por duas bandas separadas por uma banda de fibras.

O registro fóssil de lenho pináceo ocorre desde o Mioceno, com a espécie *Pinuxylon woolardii*, que designa fragmentos lenhosos petrificados provenientes dos EUA. O lenho é muito similar ao subgênero *Strobus*, com anéis de crescimento distintos, raios heterogêneos com oito a 21 células de altura.

O registro mais antigo do gênero *Larix* provém do Canadá (Eoceno), através da espécie *Larix altoborealis*, que designa partes vegetativas e reprodutivas mumificadas. O sistema de ramificação é dimórfico, com braquiblastos possuindo cerca de 70 folhas em cada fascículo. Os cones ovulíferos são solitários, e as escamas ovulíferas, que possuem

duas sementes aladas, fixam-se por uma delicada bráctea.

Atualmente o gênero é dividido em duas categorias morfológicas de acordo com o comprimento da bráctea. Brácteas grandes são geograficamente restritas, enquanto as formas de brácteas curtas são mais distribuídas e incluem todos os fósseis descritos até hoje.



**Figura 14.25** Coníferas modernas. (A) Reconstituição de *Widdringtonia americana* (modificado de McIver, 2001). (B) *Pararaucaria patagonica* (modificado de <http://petrifiedwoodmuseum.org/Images/PararCone130.jpeg>). (C) Reconstituição de *Compsostrobus neotericus* (modificado de Delevoryas & Hope, 1975). (D) *Amboystrobus cretacicum* (modificado de Gandolfo et alii, 2001). (E) Seção longitudinal de *Pityostrobus milleri* (modificado de Falder et alii, 1998). (F) Reconstituição de *Pseudoaraucaria heeri* (modificado de Stewart, 1983).



### Subfamília Piceoideae

Os membros desta subfamília são perenes, caracterizados pela presença de pulvinos bem desenvolvidos, que correspondem a entumescimentos (almofadas) na base das folhas. As folhas são individualmente anexadas ao caule, sendo achatadas e helicoidalmente dispostas. São descritas muitas formas fósseis atribuídas a *Piceae* provenientes do Hemisfério Norte de idade cenozoica. Estudos de muitas espécies fósseis em comparação com formas atuais sugerem que a morfologia da bráctea é um importante caráter de identificação de espécies, podendo ser utilizada também em estudos filogenéticos. Folhas permineralizadas do gênero são quadrangulares em seção transversal, anfiestomáticas.

### Subfamília Abietoideae

*Abiocalis* denomina caules do Cretáceo estruturalmente preservados com características anatômicas semelhantes ao táxon moderno *Abies*. As características do lenho são similares aos gêneros atuais *Abies* e *Keteleeria*, incluindo espessamentos espiralados nas paredes dos traqueídeos e padrão dos raios similar ao de *Cedroxylon*. A presença de gemas nos espécimes fósseis sugere afinidades com a família Pinaceae. Associados aos caules, mas não anexados a estes, ocorrem folhas do tipo *Elatocladus*.

*Cedrus alaskensis*, do Eocretáceo do Alaska, possui padrão comparável ao ocorrente em lenhos de *Cedrus*. O lenho contém largos anéis de crescimento, com os traqueídeos hexagonais no lenho inicial, canais de resina horizontalmente orientados, pontuações opostas com grandes tórus, presença de crássulas, raios lenhosos simples e baixos.

*Tsuga* é um gênero atual distribuído na América do Norte e Ásia. Os diferentes morfotaxa atribuídos ao gênero, provenientes de diferentes partes da planta, ocorrem desde o Neocretáceo. A morfologia e a anatomia da escama ovulífera são utilizadas na identificação das espécies, e a diminuição do tamanho dos cones durante o Mioceno é interpretada como resposta ao aquecimento climático global.

### Família Cephalotaxaceae

Atualmente esta família é representada pelo gênero *Cephalotaxus*, que inclui seis espécies de pequenas árvores e arbustos. As folhas são opostas e aciculares, e muitas das espécies são dioicas. Os pequenos cones ovulados produzem um ou dois óvulos cretos, morfologicamente semelhantes a taxáceas. Os cones polínicos possuem três a oito sacos polínicos por microesporófilo. Os grãos de pólen são pequenos e caracterizados por um leptoma pequeno e distal.

*Thomasiocladus* designa impressões e compressões jurássicas provenientes da Inglaterra. Somente partes vegetativas são conhecidas, consistindo em ramos com folhas lineares helicoidalmente dispostas. Os estômatos hipostomáticos são haplocélicos e arranjados em raios, com células subsidiárias contendo uma pequena papila. Estruturas reprodutivas são designadas como *Cephalotaxospermum* e *Cephalotaxites*.

### Família Taxaceae

Os membros atuais desta família são arbustos ou pequenas árvores perenes, com folhas helicoidalmente dispostas, organizado em quatro ou cinco gêneros e 20 espécies. Os cones polínicos contêm microesporófilos com três a nove sacos polínicos. Os membros do grupo diferem das coníferas por apresentar de um a dois óvulos simples terminais em um ramo modificado. Abaixo dos óvulos inserem-se as escamas, que são simples e não organizadas como o complexo escama-bráctea das coníferas. No gênero *Taxus*, o óvulo é parcialmente recoberto por um envelope carnososo. O pólen do grupo é monossacado.

A origem do grupo é incerta, pois os fósseis atribuídos à família possuem características muito semelhantes ao gênero atual. Análises moleculares filogenéticas sugerem que, juntamente com a família Cephalotaxaceae, a família Taxaceae forma um clado basal.

*Palaeotaxus* designa partes vegetativas e reprodutivas de idade Eojurássica. As folhas consistem em acículas lineares semelhantes ao gênero atual, hipostomáticas; os estômatos haplocélicos são arran-



jados em dois raios e as células subsidiárias não possuem papilas ou tricomas. As paredes das células são finas com espessamentos irregulares, característica que diferencia *taxa* atuais e fósseis. Os ramos reprodutivos, localizados na axila de folhas vegetativas, são radialmente simétricos em seção transversal. O eixo do cone é coberto com escamas acuminadas helicoidalmente dispostas, terminando em um óvulo elipsoide.

*Tomharrisia* inclui folhas hipostomáticas, com estômatos monocíclicos circundados por quatro a seis papilas, de idade Cretáceo.

*Marskea* denomina folhas jurássicas idênticas ao gênero atual *Taxus*. O órgão ovulado consiste em um óvulo terminal com 7 mm de comprimento e 3 cm de diâmetro. O eixo do óvulo é liso, exceto perto da base da semente, onde se inserem escamas. Os polens são similares ao gênero atual *Torreya*.

Outros gêneros fósseis, comuns em florestas mesofíticas, são atribuídos à família, designando diferentes partes da planta, tais como *Poteridium* (ramos ovulíferos jurássicos), *Vesquia* (sementes), *Amentotaxus* (folhas cenozoicas).

*Taxaceoxylon* denomina lenhos com anéis de crescimento distintos, com pontuações unisseriadas e raios homogêneos.

Pires & Guerra-Sommer (2004) registram a ocorrência da família no Brasil (Triássico, Bacia do Paraná, Rio Grande do Sul) através da espécie *Sommerxylon spiraleus*, que designa fragmentos de lenho com medula heterocelular, composta por parênquima e esclerênquima, xilema primário endarco, xilema secundário com pontuações unisseriadas e espessamentos espiralados.

## Referências

- ALVIN, K. L.; FRASER, C. J. & SPICER, R. A. 1981. Anatomy and palaeoecology of *Pseudofrenelopsis* and associated conifers in the English Wealden. *Palaeontology*, 24: 759-778.
- ANDREWS, H. N. 1961. *Studies in paleobotany*. New York & London, J. Wiley, 487 p.
- ARCHANGELSKY, S. 1968. Studies on Triassic fossil plants from Argentina. IV. The leaf genus *Dicrodium* and its possible relation to *Rhexoxylon* stems. *Palaeontology*, 11: 500-512.
- ARCHANGELSKY, S. 1970. *Fundamentos de Paleobotánica*. La Plata: Universidad Nacional de la Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Serie Técnica y Didáctica nº 11, 347 p.
- ARCHANGELSKY, S. & BRETT, D. W. 1961. Studies on Triassic fossil plants from Argentina. I. *Rhexoxylon* from the Ischigualasto Formation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 244B: 1-19.
- ARCHANGELSKY, S. & CÚNEO, R. 1987. Ferugliocladaeae, a new conifer family from Permian of Gondwana. *Review of Paleobotany and Palynology*, 51: 3-30.
- ARCHANGELSKY, S. & CÚNEO, R. 1990. *Polyspermophyllum*, a new Permian gymnosperm from Argentina, with considerations about the Dicranophyllales. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 63: 117-135.
- ARCHANGELSKY, S. & DEL FUEYO, G. 1989. *Squamastrobis* gen. n., a fertile podocarp from the early Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 59: 109-126.
- ARCHANGELSKY, S. & TAYLOR, T. N. 1986. Ultrastructural studies of fossil plant cuticles. II. *Tarphyderma* gen. n., a Cretaceous conifer from Argentina. *American Journal of Botany*, 73: 1577-1587.
- ARNOLD, C. A. 1947. *An Introduction to Paleobotany*. New York, McGraw-Hill, 433 p.
- ARNOLD, C. A. 1962. A *Rhexoxylon*-like stem from the Morrison Formation of Utah. *American Journal of Botany*, 49: 883-886.
- ASH, S. R. 1970. *Dinophyton*, a problematical new plant genus from the Upper Triassic of the south-western United States. *Palaeontology*, 13: 646-663.
- AULENBACK, K. R. & LEPAGE, B. A. 1998. *Taxodium wallisii* sp. nov.: First occurrence of *Taxodium* from the Upper Cretaceous. *International Journal of Plant Sciences*, 159: 367-390.
- AXELROD, D. I. 1986. Cenozoic history of some western American pines. *Annals of the Missouri Botanic Garden*, 73: 565-641.
- AXELROD, D. I. 1998. *The Oligocene Haynes Creek Flora of Eastern Idaho*. Berkeley, University of California Press, 99 p.
- AXSMITH, B. J. & JACOBS, B. F. 2005. The conifer *Frenelopsis ramosissima* (Cheirolepidiaceae) in the Lower Cretaceous of Texas: Systematic, biogeographical, and palaeoecological implications. *International Journal of Plant Sciences*, 166: 327-337.
- AXSMITH, B. J.; TAYLOR, E. L.; TAYLOR, T. N. & CÚNEO, N. R. 2000. New perspectives on the

- Mesozoic seed fern order *Corystospermales* based on attached organs from the Triassic of Antarctica. *American Journal of Botany*, 87: 757-768.
- BAMFORD, M. K. & PHILIPPE, M. 2001. Jurassic-early Cretaceous Gondwanan homoxylous woods: a nomenclatural revision of the genera with taxonomic notes. *Review of palaeobotany and Palynology*, 113: 287-297.
- BANCROFT, N. 1913. *Rhexoxylon africanum*, a new medullosean stem. *Trans. Linn. Soc. London, Ser. 2 Bot.*, 8: 87-103.
- BARDOLA, T. P.; DEGANI-SCHMIDT, I. & GUERRA-SOMMER, M. 2009. Lenhos de Ginkgophyta em florestas petrificadas do Triássico Superior sulrio-grandense. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 12(2): 139-148.
- BARNARD, P. D. W. & LONG, A. G. 1973. On the structure of a petri?ed stem and some associated seeds from the Lower Carboniferous rocks of East Lothian, Scotland. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 69: 91-108.
- BECK, C. B. 1960. Connection between *Archaeopteris* and *Callixylon*. *Science*, 131: 1.524-1.525.
- BECK, C. B. 1962. Reconstructions of *Archaeopteris* and further consideration of its phylogenetic position. *American Journal of Botany*, 49: 373-382.
- BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M.; MOHR, B.; DINO, R.; GUERRA-SOMMER, M.; GARCIA, M. J. & SUCERQUIA, P. A. 2007. As floras mesofíticas brasileiras no cenário paleoflorístico mundial. 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*, volume 1, Rio de Janeiro, Interciência, p. 203-242.
- BORTOLUZZI, C. A. 1975. Étude de quelques empreintes de la flore gondwanienne du Brésil. In: CONGRÈS NATIONAL DES SOCIÉTÉS SAVANTES, 95(III), Reims. *Actes...* Reims: S. Savantes, p. 171-187.
- BOUREAU, E. & DOUBINGER, J. 1975. *Traité de Paléobotanique, Tome IV, Fase 2, Pteridophylla (Première Partie)*. Paris, 768 p.
- BRONGNIART, A. 1828. *Historie des Végétaux Fossiles ou Recherches Botaniques et Géologiques sur les végétaux Renfermés dans diverses couches du globe*. Paris, G. Duffon & Ed. D'Ocagne, 2v.
- CANTRILL, D. J. & FALCON-LANG, H. 2001. Cretaceous (Late Albian) coniferales of Alexandre Island. Antarctica. 2. Leaves, reproductive structures and roots. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 115: 119-145.
- CHAMBERS, T. C.; DRINNAN, A. N. & MCLOUGHLIN, S. 1998. Some morphological features of *Wollemi* pine (*Wollemia nobilis*: Araucariaceae) and their comparison to Cretaceous plant fossils. *International Journal of Plant Sciences*, 159: 160-171.
- CLEMENT-WESTERHOF, J. A. 1988. Morphology and phylogeny of Paleozoic conifers: In: BECK, C. B. (ed.). *Origin and evolution of Gymnosperms*, New York, Columbia University Press, p. 298-327.
- CRANE, P. R. & UPCHURCH, G. R. Jr. 1987. *Dreweria potomacensis* gen. et. sp. nov., an Early Cretaceous member of Gnetales from the Potomac Group of Virginia. *American Journal of Botany*, 74: 1.722-1.736.
- CREPET, W. L. 1974. Investigations of North America cycadeoids: the reproductive biology of Cycadeoidea. *Palaeontographica B*, 148: 144-159.
- CRIDLAND, A. A. & MORRIS, J. E. 1960. *Spermopteris*, a new genus of pteridosperms from the Upper Pennsylvanian series of Kansas. *American Journal of Botany*, 47: 855-859.
- DEL FUEYO, G. M. & ARCHANGELSKY, A. 2002. *Araucaria grandifolia* Feruglio from Lower Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research*, 23: 265-277.
- DELEVORYAS, T. 1962. *Morphology and Evolution of Fossil Plants*. New York, Holt, Rinehart and Winston, 189 p.
- DELEVORYAS, T. 1968. Investigations of North American cycadeoids: structure, ontogeny and phylogenetic considerations of cones of Cycadeoidea. *Palaeontographica*, 121B: 122-133.
- DELEVORYAS, T. & HOPE, R. C. 1971. A new Triassic cycad and its phyletic implications. *Postilla* (Peabody Museum Yale University), 150: 1-21.
- DELEVORYAS, T. & HOPE, R. C. 1975. *Voltzia andrewsii*, n. sp. an Upper Triassic seed cone from North Carolina, USA. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 20: 67-74.
- DELEVORYAS, T. & HOPE, R. C. 1981. More evidence for conifer diversity in the Upper Triassic of North Carolina. *American Journal of Botany*, 68: 1003-1007.



- DILCHER, D. L. 1979. Early angiosperm reproduction: An introductory report. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 27: 291-328.
- DOYLE, J. A. 2006. Seed ferns and the origin of angiosperms. *Journal of Torrey Botanical Society*, 133: 169-209.
- DOYLE, J. A. & DONOGHUE, M. J. 1986. Seed plant phylogeny and the origins of angiosperms: an experimental cladistic approach. *The Botanical Review*, 52: 321-431.
- FALDER, A. B.; ROTHWELL, G. W.; MAPES, G.; MAPES, R. H. & DOGUZHAIEVA, L. A. 1998. *Pityostrobus milleri* sp. nov., a pinaceous cone from the Lower Cretaceous (Aptian) of southwestern Russia. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 103: 253-261.
- FARJON, A. 1990. Pinaceae: Drawings and descriptions of the genera. *Regnum Vegetabile*, 121: 1-330.
- FLORIN, R. 1938. Die Koniferen des Oberkarbons und des Unteren Perms. *Palaeontographica B*, H1: 1-62.
- FLORIN, R. 1944. Die Koniferen des Oberkarbons und des unteren Perms. Sechtes Heft. *Palaeontographica B*, 85: 366-456.
- FLORIN, R. 1951. Evolution in Cordaites and Conifers. *Acta Horti Bergiani*, 15: 285-388.
- FRANCIS, J. E. 1983. The dominant conifer of the Jurassic Purbeck Formation, England. *Palaeontology*, 26: 277-294.
- GANDOLFO, M. A.; NIXON, K. C. & CREPET, W. L. 2001. Turonian Pinaceae of the Raritan Formation, New Jersey. *Plant Systematics and Evolution*, 226: 187-203.
- GAO Z. B. & THOMAS, A. 1989. Occurrence of earliest cycads in the Permian of China and its bearing on their evolution. *Chinese Science Bulletin*, 34: 766-769.
- GASTALDO, R. A.; WALTHER, H.; RABOLD, J. & FERGUSON, D. 1996. Criteria to distinguish parautochthonous leaves in Cenophytic alluvial channel-fills. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 91: 1-21.
- GIFFORD, E. M. & FOSTER, A. S. 1989. *Morphology and evolution of vascular plants*. 3<sup>a</sup> ed. New York, W.H. Freeman and Company.
- GILLESPIE, W. M. & PFEFFERKORN, H. W. 1986. Taeniopterid lamina on *Phasmatocycas* megasporophylls (Cycadales) from the Lower Permian of Kansas, U.S.A. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 49: 99-116.
- GOULD, R. E. & DELEVORYAS, T. 1977. The biology of *Glossopteris*: evidence from petrified seed-bearing and pollen-bearing organs. *Alcheringa*, 1: 387-99.
- GRAND'EURY, C. F. 1877. Mémoire sur la flore Carbonifère du département de la Loire et du centre de la France. *Mém. Acad. Sci. Inst. Nat. de France*, 24(1): 1-624.
- GUERRA-SOMMER, M. 1976. *Vertebraria* (Royle) Schopf 1965, Un genre présent dans la Formation Irati du Rio Grande do Sul (Brésil). In: CONGRES NATIONAL DES SOCIÉTÉS SAVANTES, 101, Lille. *Actes*, 1976. p. 51-68.
- GUERRA-SOMMER, M. 1988. *Padrões Epidérmicos da Flora Glossopteris na Jazida do Faxinal (Formação Rio Bonito, Kunguriano, RS): Implicações Taxonômicas, Bioestratigráficas, Paleoecológicas e Paleogeográficas*. Tese de Doutorado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 372 p.
- GUERRA-SOMMER, M. 1989a. Megafloras ocorrentes em horizontes associados a carvão no Rio Grande do Sul. *Acta Geológica Leopoldensia*, 29(12): 93-122.
- GUERRA-SOMMER, M. 1989b. *Rufloia* Meyen em sedimentos gondwânicos sul-rio-grandenses (Formação Rio Bonito, Supergrupo Tubarão). *Pesquisas em Geociências (UFRGS)*, 22: 129-184.
- GUERRA-SOMMER, M. & CAZZULO-KLEPZIG, M. 2000. As floras gondwânicas do Paleozoico Superior do Rio Grande do Sul. In: HOLZ, M. & DE ROS, L. F. (org.). *Paleontologia do Rio Grande do Sul*. Porto Alegre: Editora da Universidade – UFRGS, p. 67-84.
- GUERRA-SOMMER, M. & CAZZULO-KLEPZIG, M. 2007. A flora *Dicroidium*, um importante estágio na sucessão paleoflorística do na Bacia do Paraná, Brasil. 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, Interciência, v. 1, p. 189-201.
- GUERRA-SOMMER, M.; CAZZULO-KLEPZIG, M.; JASPER, A.; KALKREUTH, W.; MENEGAT, R. & BARBOZA, E. G. 2008. Paleoecological patterns at the coal roof-shale transition in an outcrop of the Permian Brazilian Gondwana. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 11: 11-26.



- GUERRA-SOMMER, M.; CAZZULO-KLEPZIG, M. & IANNUZZI, R. 1999. The Triassic taphoflora of the Paraná Basin, Southern Brazil: a biostratigraphical approach. *Journal of African Earth Sciences*, 29: 243-255.
- HAMAD, A. A.; KERP, H.; VÖRDING, B. & BANDEL, K. 2008. A Late Permian flora with *Dicroidium* from the Dead Sea region, Jordan. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 149(3-4): 85-130.
- HARRIS, T. M. 1961. *The Yorkshire Jurassic Flora. I. Thallophyta-Pteridophyta*. London, British Museum (Natural History), 212 p.
- HARRIS, T. M. 1964. *The Yorkshire Jurassic Flora. II. Caytoniales, Cycadales and Pteridosperms*. London, British Museum (Natural History), 191 p.
- HARRIS, T. M. 1969. *The Yorkshire Jurassic Flora. III. Bennettitales*. London, British Museum (Natural History), 186 p.
- HARRIS, T. M. 1979. *The Yorkshire Jurassic Flora. V. Coniferales*. London, British Museum (Natural History).
- HARRIS, T. M. & MILLER, J. 1974. *The Yorkshire Jurassic Flora. IV. Czekanowskiales*. London, British Museum (Natural History). Cap. 2, p. 79-150.
- HARRIS, T. M. & MILLINGTON, W. 1974. Gynkgoales. In: HARRIS, T. M.; MILLINGTON, W. & MILLER, J. (eds.). *The Yorkshire Flora*, British Museum (Natural History), London.
- HILL, R. S. & BRODRIBB, T. J. 1999. Southern conifers in time and space (dedicated to the memory of L.A.S. Johnson, a great Australian botanist). *Australian Journal of Botany*, 47: 639-696.
- HILTON, J. & BATEMAN, R. M. 2006. Pteridosperms are the backbone of seed-plant phylogeny. *Journal of the Torrey Botanical Society*, 133: 119-168.
- HOLMES, W. B. K. 1987. New corystosperm ovulate fructifications from the Middle Triassic of eastern Australia. *Alcheringa*, 11: 165-173.
- IANNUZZI, R. & RÖSLER, O. 2000. Floristic migration in South America during the Carboniferous: Phytogeographic and biostratigraphic implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 161: 71-94.
- JASPER, A.; GUERRA-SOMMER, M.; CAZZULO-KLEPZIG, M. & MENEGAT, R. 2003. The *Botrychiopsis* genus and its biostratigraphic implications in Southern Paraná Basin. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 75(4): 513-535.
- JASPER, A.; RICARDI-BRANCO, F. & GUERRA-SOMMER, M. 2005. *Coricladus quiteriensis* gen. et sp. nov., a new conifer in Southern-Brazil Gondwana (Lower Permian, Paraná Basin). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 77(1): 157-168.
- KERP, J. H. F. 1988. Aspects of Permian palaeobotany and palynology. X. The west- and central European species of the genus *Autunia* Krasser emend. Kerp (*Peltasperma*) and the form-genus *Rhachiphyllum* Kerp (callipterid foliage). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 54: 49-360.
- KOVACS-ENDRODY, E. 1979. A re-evaluation of the venation structure of *Glossopteris*. *Annals of Geological Survey of Pretoria*, 12: 107-41.
- KRASSILOV, V. A. 1977. Contributions to the knowledge of the Caytoniales. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 24: 155-178.
- KRASSILOV, V. A. & BURAGO, V. I. 1981. New interpretation of *Gaussia* (Vojnovskyales). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 32: 227-237.
- KUNZMANN, L. 2007a. New investigations on *Araucaria* Jussieu from the European Cretaceous. *Palaeontographica*, 276B: 97-131.
- KUNZMANN, L. 2007b. *Araucariaceae* (Pinopsida): Aspects in palaeobiogeography and palaeodiversity in the Mesozoic. *Zoologischer Anzeiger*, 246: 257-277.
- KUNZMANN, L.; MOHR, B. A. R.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C. & WILDE, V. 2006. Gymnosperms from the Lower Cretaceous Crato Formation (Brazil). II. *Cheilepodiaceae*. *Fossil Record*, 9(2): 213-225.
- KVACEK, Z. 2002. Novelities on *Doliosirobus* (*Doliosirobaceae*), an extinct conifer genus of the European Paleogene. *Casopis Národního Muzea, Rada Přírodovědná*, 171: 131-175.
- KVAÈEK, J. 2000. *Frenelopsis alata* and its microsporangiate and ovuliferous reproductive structures from the Cenomanian of Bohemia (Czech Republic, Central Europe). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 112: 51-78.
- LEARY, R. L. 1993. Comparison of the early Pennsylvanian Euramerican fossil plant *Lesleya* with the Permian *Glossopteris* of South America. In: CONG. INT. STRATIGR. GEOL. CARBONIFERE/PERMIEN, 12, Buenos Aires 1991, 2, p. 107-116.
- LI, H. L. 1964. *Metasequoia*, a living fossil. *American Scientist*, 52: 93-109.

- LI, X. & YAO, Z. 1983. Fructifications of gigantopterids from South China. *Palaeontographica*, 185B: 11-26.
- MAMAY, S. H. 1968. *Russellites*, new genus, a problematical plant from the Lower Permian of Texas. *U.S. Geological Survey Professional Paper* 593I: 1-15.
- MAMAY, S. H. 1976. Paleozoic origin of the cycads. *U.S. Geological Survey Professional Paper*, 934: 1-48.
- MAMAY, S. H. 1978. Vojnovskyales in the Lower Permian of North America. *Palaeobotanist*, 25: 290-297.
- MAMAY, S. H.; MILLER, J. M.; ROHR, D. M. & STEIN, W. E. Jr. 1986. *Delnortea*, a genus of Permian plants from west Texas. *Phytologia*, 60: 345-346.
- MAPES, G. & ROTHWELL, G. W. 1991. Structure and relationships of primitive conifers. *N. Jb. Geol. Paläont.*, 183: 269-287.
- MATTEN, L. C. 1981. *Svalbardia banksii* sp. nov., from the Upper Devonian (Frasnian) of New York State. *American Journal of Botany*, 68: 1383-1391.
- McIVER, E. E. 2001. Cretaceous *Widdringtonia* Endl. (Cupressaceae) from North America. *International Journal of Plant Sciences*, 162: 937-961.
- McIVER, E. E. & BASINGER, J. F. 1987. *Mesocyparis borealis* gen. et sp. nov.: Fossil Cupressaceae from the early Tertiary of Saskatchewan, Canada. *Canadian Journal of Botany*, 65: 2338-2351.
- McIVER, E. E. & BASINGER, J. F. 1990. Fossil seed cones of *Fokienia* (Cupressaceae) from the paleocene Ravenscrag Formation of Saskatchewan, Canada. *Canadian Journal of Botany*, 68: 1609-1618.
- MEYEN, S. V. 1984. Basic features of gymnosperm systematics and phylogeny as evidenced by the fossil record. *Botanical Review*, 50: 1-112.
- MEYEN, S. V. 1986. *Fundamentals of Palaeobotany*. Chapman and Hall, Cambridge, 432 p.
- MEYEN, S. V. 1987. *Fundamentals of Palaeobotany*. New York, Chapman & Hall, 432 p.
- MEYER-BERTHAUD, B.; SCHELECKLER, S. E. & WENDT, J. 1999. *Archaeopteris* is the earliest known modern tree. *Nature*, 398: 700-701.
- MILLAY, M. A. & TAYLOR, T. N. 1979. Paleozoic seed fern pollen organs. *Botanical Review*, 45: 301-375.
- MILLER, C. N. Jr. 1977. Mesozoic conifers. *Botanical Review*, 43: 218-280.
- MUSSA, D. 1982. *Lignitaflores permianas da Bacia do Paraná (Estados de São Paulo e Santa Catarina)*. São Paulo. Tese de Doutorado em Geociências, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, 2 v., 463 p.
- NAMBORINDIRI, K. K. & BECK, C. B. 1968. A comparative study of the primary vascular system of conifers. I. Genera with helical phyllotaxis. *American Journal of Botany*, 55: 447-457.
- OHANA, T. & KIMURA, T. 1995. Further observations of *Cunninghamiostrobus yubariensis* Stopes and Fujii from the Upper Yezo Group (Upper Cretaceous), Hokkaido, Japan. *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan*, 178: 122-141.
- OHSAWA, T.; NISHIDA, H. & NISHIDA, M. 1995. *Yezonia*, a new section of *Araucaria* (Araucariaceae) based on permineralized vegetative and reproductive organs of *A. vulgaris* comb. nov. from the Upper Cretaceous of Hokkaido, Japan. *Journal of Plant Research*, 108: 25-39.
- PANT, D. D. & NAUTIYAL, D. D. 1967. On the structure of *Buriadia heterophylla* (Feistmantel) Seward & Sahni and its fructification. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 252B: 27-48.
- PANT, D. D. & SINGH, R. S. 1968. On the genus *Gangamopteris* McCoy. *Palaeontographica B*, 124(4-6): 83-101.
- PANT, D. D. & SINGH, R. S. 1974. On the stem and attachment of *Glossopteris* and *Gangamopteris* leaves. Part II – structural features. *Palaeontographica B*, 147: 42-73.
- PARRIS, K.; DRINNAN, A. N. & CANTRILL, D. J. 1995. *Palissya* cones from the Mesozoic of Australia and New Zealand. *Alcheringa*, 19: 87-111.
- PETRIELLA, B. 1983. Sinopsis de las *Corystospermaeae* (Corystospermales, Pteridospermophyta) de la Argentina. III. Troncos y chrono-stratigrafía. *Ameghiniana*, 20: 41-46.
- PHILIPPE, M. & BAMFORD, M. K. 2008. A key to morphogenera used for Mesozoic conifer-like woods. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 148: 184-207.
- PIGG, K. B.; TAYLOR, T. N. & STOCKEY, R. A. 1987. Paleozoic seed ferns: *Heterangium kentuckyensis* sp. nov., from the Upper Carboniferous of North America. *American Journal of Botany*, 74: 1.184-1.204.
- PIGG, K. B. & TAYLOR, T. N. 1990. Permineralized *Glossopteris* and *Dicroidium* from Antarctica. In: TAYLOR, T. N. & TAYLOR, E. L. (eds.). *Antarctic Paleobiology – Its Role in the Reconstruction of Gondwana*, New York, Springer-Verlag, p. 164-172.
- PIRES, E. F. & GUERRA-SOMMER, M. 2004. *Sommerxylon spiralis* from Upper Triassic in



- southernmost Paraná Basin (Brazil): a new taxon with taxacean affinity. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 76: 595-609.
- PLUMSTEAD, E. P. 1958. Further frutifications of the Glossopteridae and a provisional classification based on them. *Transactions of the Geological Society of South Africa*, Johannesburg, 61: 51-76.
- POORT, R. J. & KERP, J. H. F. 1990. Aspects of Permian palaeobotany and palynology. XI. On the recognition of true peltasperms in the Upper Permian of Western and Central Europe and a reclassification of species formerly included in *Peltaspermum* Harris. *Review of Paleobotany and Palynology*, 63: 197-225.
- POTONIE, H. 1899. *Lehrbuch der Pflanzenpalaeontologie mit besondere Rücksicht auf die Bedürfnisse des Geologen*. Dümmler, Berlin.
- REMY, W. & REMY, R. 1956. *Noeggerathiotrobus vicinalis* E. Weiss und Bemerkungen zu ähnlichen Fruchtifikationen. *Abhandlungen der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin, Biologie*, 2: 1-11.
- RESTALLACK, G. J. 1977. Triassic palaeosols in the Upper Narrabeen Group of New South Wales. Part II: Classification and reconstruction. *Journal of Geological Society of Australia*, 24: 19-36.
- RIGBY, J. F. 1976. Chinese Paleozoic Plants – a problem for the paleobotanists? *Taxon*, Utrecht, 25: 339-40.
- ROTHWELL, G. W. 1975. The Callistophytaceae (Pteridospermopsida): I. Vegetative structures. *Palaeontographica*, 151B: 171-196.
- ROTHWELL, G. W. 1988. Cordaitales. In: BECK, C. B. (ed.). *Origin and evolution of Gymnosperms*, New York, Columbia University Press, p. 273-297.
- ROTHWELL, G. W. & SERBET, R. 1994. Lignophyte phylogeny and the evolution of spermatophytes: a numerical cladistic analysis. *Systematic Botany*, 19: 443-482.
- ROTHWELL, G. W.; MAPES, G. & HERNÁNDEZ-CASTILLO, G. R. 2005. *Hanskerpia* gen. nov. and phylogenetic relationships among among the ancient conifers (Voltziales). *Taxon*, 54: 733-750.
- SAHNI, B. 1948. The Pentoxyleae: A new group of Jurassic gymnosperms from the Rajmahal Hills of India. *Botanical Gazette*, 110: 47-80.
- SCHWEITZER, H. J. 1963. Der weibliche Zapfen von *Pseudovoltzia liebeana* und seine Bedeutung für die Phylogenie der Koniferen *Palaeontographica*, 113B: 1-29.
- SINGH, J.; GOSWAMI, S. & CHANDRA, S. 2007. Occurrence of Cordaitales from lower Gondwana sediments of Ib-River Coalfield, Orissa, India: An Indian scenario Kamal. *Journal of Asian Earth Sciences*, 29: 666-684.
- SOUZA, J. M. & IANNUZZI, R. 2007. Sementes do gênero *Samaropsis* Goeppert no Permiano Inferior da Bacia do Paraná, sul do Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 10(2): 95-106.
- SOUZA, J. M. & IANNUZZI, R. 2009. The genus *Cordaicarpus* Geinitz in the Lower Permian of the Paraná Basin, Rio Grande do Sul, Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 12(1): 5-16.
- STEWART, W. N. 1983. *Paleobotany and the evolution of plants*. New York, Cambridge University Press, 405 p.
- STOCKEY, R. A.; KVACEK, J.; HILL, R. S.; ROTHWELL, G. W. & KVACEK, Z. 2005. Fossil record of Cupressaceae s.lat. In: FARJON, A. (ed.). *A monograph of Cupressaceae and Sciadopitys*, Royal Botanic Gardens Kew, p. 54-68.
- STUR, D. R. J. 1883. Zur morphologie und Systematik der Culm und Carbonfarne. *Kunigl. Acad. Wiss. Wien Sitzungsber.*, 88: 633-846.
- TAYLOR, T. N. 1988. Pollen and pollen organs of fossil gymnosperms: Phylogeny and reproductive biology. In: BECK, C. B. (ed.). *Origin and evolution of Gymnosperms*, New York, Columbia University Press, p. 117-217.
- TAYLOR, E. L. 1991. The occurrence of a *Rhexoxylon*-like stem in Antarctica. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 147: 183-189.
- TAYLOR, D. W. & MILLAY, A. M. 1979. Pollination biology and reproduction in early seed plants. *Review of palaeobotany and Palynology*, 27: 328-355.
- TAYLOR, T. N.; DEL FUEYO, G. & TAYLOR, E. L. 1994. Permineralized seed fern cupules from the Triassic of Antarctica: Implications for cupule and carpel evolution. *American Journal of Botany*, 81: 666-677.
- TAYLOR, T. N. & TAYLOR, E. L. 1993. *The biology and evolution of fossil plants*. 1<sup>st</sup> ed. Englewood Cliffs, Prentice Hall, 982 p.
- TAYLOR, T.; TAYLOR, E. & KRINGS, M. 2009. *Paleobotany: The biology and evolution of fossil plants*. New York, Elsevier, 1230 p.
- THOMAS, H. H. 1933. On some pteridospermous from the Mesozoic rocks of South Africa. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, 222B: 193-265.



- TRONCOSO, A. S.; GNAEDINGER, S. & HERBST, R. 2000. *Heidiphyllum*, *Rissikia* y *Desmiophyllum* (Pinophyta, Coniferales) en el Triásico Del norte Chico de Chile y sur de Argentina. *Ameghiniana*, 37: 119-125.
- VISSCHER, H.; KERP, J. H. F. & CLEMENT-WESTERHOF, J. A. 1986. Aspects of Permian palaeobotany and palynology. VI. Towards a flexible system of naming Palaeozoic conifers. *Acta Botanica*, 34: 87-99.
- WAGNER, R. H. 1958. *Lobatopteris alloiopteroides*, una nueva especie de Pecopteridea del Estefaniense a Español. *Estudios Geológicos*, 14: 6-107.
- WANG, Z.-Q. 1999. *Gigantonoclea*: An enigmatic Permian plant from North China. *Palaeontology*, 42: 329-373.
- WATSON, J. 1977. Some Lower Cretaceous conifers of the Cheirolepidiaceae from the USA. and England. *Palaeontology*, 20: 715-749.
- WATSON, J. & SINCOCK, C. A. 1992. Bennettiales of the English Wealden. *Monograph of the Palaeontographical Society*, 588, 227 p.
- WHITE, M. E. & FRAZIER, J. 1990. *The Flowering of Gondwana*. New Jersey, Princeton University Press, 256 p.
- WILBERGER, T. P.; DUTRA, T. L. & STRANZ, A. F. 2004. Ramos foliares do complexo *Pagiophyllum-Brachyphyllum-Cyparissidium* em níveis do Triássico Superior da Bacia do Paraná no Rio Grande do Sul – Brasil. In: REUNIÃO DE PALEOBOTÂNICOS E PALINÓLOGOS/MEETING OF PALEOBOTANISTS AND PALINOLOGISTS, 11, Gramado, *Boletim de Resumos*, p. 154.
- WILLIAMSON, W. C. 1887. On the organization of the fossil plants of the Coal-Measures, part 13: *Heterangium tilaeoides* (Williamson) and *Kaloxylon hookeri*. *Phil. Trans. Royal Society of London*, B178: 289-304.
- WILLIS, K. J. & McELWAIN, J. C. 2002. *The evolution of plants*. Oxford University Press, 378 p.
- WOLTZ, P. 1986. Part I – Les *Podocarpus* (s.l.), *origins et evolution. Étude des plantules; Comparaisons avec familles de conifères de l'hémisphère sud*. Thèse présentée à La Faculté des Sciences et Techniques Université de Saint Jérôme pour obtenir Le grade de Docteur Es-Sciences, 195 p.
- YAO, X.; ZHOU, Z. & ZHANG, B. 1998. Reconstruction of the Jurassic conifer *Sewardiodendron laxum* (Taxodiaceae). *American Journal of Botany*, 85: 1289-1300.
- ZAMUNER, A. B. & FALASCHI, P. 2005. *Agathoxylon matildense* n. sp., leño araucariaceo del Bosque Petrificado del Cerro Madre e Hija, Formación La Matilde (Jurásico medio), provincia de Santa Cruz, Argentina. *Ameghiniana*, 42: 339-346.
- ZHOU Z. 1983. A heterophyllous conifer from the Cretaceous of east China. *Palaeontology*, 26: 789-811.
- ZHOU Z. 1983. A heterophyllous conifer from the Cretaceous of east China. *Palaeontology*, 26: 789-811.
- ZHOU, Z. & ZHANG, B. 1989. A Middle Jurassic *Ginkgo* with ovule-bearing organs from Henan, China. *Palaeontographica*, 211B: 203-216.



# A CONQUISTA DO AMBIENTE TERRESTRE PELAS PLANTAS

Margot Guerra Sommer  
Etiene Fabrin Pires



Willis & McElwain (2002) caracterizam grandes modificações que se impuseram tanto ao paleoambiente quanto às plantas na transição água-terra, as quais são a seguir sintetizadas.

## Pré-Requisitos Ambientais para a Terrestrialização

Os pré-requisitos ambientais envolvidos na transição do ambiente aquático em direção à terrestrialização incluíram a formação e a estabilização de ambientes costeiros, a formação de solos e o desenvolvimento de condições climáticas e atmosféricas toleráveis.

O Cambriano e o Ordoviciano foram períodos de intensa atividade tectônica, resultando em reorganização das placas continentais. Nesse intervalo, altos níveis de  $\text{CO}_2$  atmosférico e de intemperismo das rochas por chuva ácida e ácidos orgânicos produzidos por elementos microbiais e líquens constituíram-se em importantes processos no desenvolvimento inicial de solos (Berner, 1991, 1994; Willis & McElwain, 2002). Evidências geológicas indicam que, aproximadamente ao final do Ordoviciano (440 Ma), espessuras apreciáveis de solos já estavam desenvolvidas em ambientes costeiros.

Se, por um lado, o alto teor de  $\text{CO}_2$  atmosférico constituiu-se em fator vantajoso para o desenvolvimento de solos, por outro, associado às altas temperaturas globais, constituiu em séria limitação à terrestrialização das plantas. Todavia, ao final do Ordoviciano, o modelo proposto por Berner (1998) indica uma redução do  $\text{CO}_2$  atmosférico, causada principalmente pela diminuição da emissão de gases vulcânicos e pelo aumento da captura de carbono orgânico, ocasionado pelo sepultamento de microplâncton em sedimentos marinhos. O modelo proposto indica condições áridas em áreas do interior do continente e condições de monções nas regiões costeiras (L.E. Graham, 1993). Esse padrão de temperatura global sugere condições de clima favorável para colonização do ambiente terrestre em algumas áreas do globo (Willis & McElwain, 2002).

## Mudanças Evolutivas nas Plantas

Paralelamente às modificações das condições ambientais, grandes modificações evolutivas ocorreram na estrutura, morfologia e estratégia reprodutiva necessárias ao desenvolvimento em ambiente terrestre (i.e., *Rhynia* – figura 15.1A, B). Essas mudanças, que ocorreram entre o Mesordoviciano e o Eossiluriano, po-



dem ser evidenciadas pelo desenvolvimento de células especializadas para transporte de água e nutrientes, medidas de proteção contra dessecação, suporte mecânico e modo reprodutivo que não dependesse predominantemente do meio aquático.

O mais antigo registro geológico de esporos em tétrades data do Ordoviciano (Gray *et alii*, 1982). A ocorrência de esporos isolados com marca trilete é registrada no Eossiluriano (Taylor & Taylor, 1993). O significado da marca trilete nos esporos, que comprova sua origem a partir de tétrades (figura 15.1C, D), constitui-se em importante evidência de redução na dependência do meio aquático para a reprodução, dada a vigência mais ampla de uma fase esporofítica (2n) em relação à fase gametofítica (n). O maior desenvolvimento do estágio esporofítico ocorre em condições de grande decréscimo da disponibilidade hídrica, tanto durante a produção quanto na disseminação de esporos. Dessa forma, ambientes mais secos teriam imposto pressão seletiva que atuaria favoravelmente na amplificação da fase esporofítica.

O surgimento da esporopolenina na parede dos esporos constitui-se em um fator decisivo no processo de terrestrialização das plantas. A esporopolenina é um complexo polímero composto, que propicia resistência à dessecação e oferece proteção contra radiações aos polens e esporos de plantas vasculares e também de algumas não vasculares. Dessa forma, oportunizou-se a dispersão em longa distância pelo vento e, conseqüentemente, o estabelecimento de comunidades intracontinentais (Willis & McElwain, 2002).

A cutícula (figura 15.1E) é uma camada lipídica de polímeros insolúveis que recobre e impregna as paredes das células epidérmicas, presente nas partes aéreas das plantas atuais, prevenindo contra dessecação, ataque microbiano e abrasão. A presença de cutículas isoladas em sedimentos ocorre desde o Siluriano, sugerindo terrestrialização nesse intervalo (Gray & Shear, 1992). Essa membrana, por outro lado, tem papel decisivo na regulação do ingresso de gases ( $\text{CO}_2$  e  $\text{O}_2$ ) na planta. A solução inicial adotada foi a de uma membrana fina, lisa, tal qual ocorre em musgos atuais. A presença de fragmentos isolados de cutículas com ornamentações e afinidade incerta, resgatadas por Edwards (1986) após processos de maceração em sedimentos do Eodevoniano, resultou na sua classificação dentro do grupo *Cosmochlaina*, dentro de um sistema classificatório artificial. A estruturação de estômatos na epiderme (figura 15.1E) a partir do Siluriano-

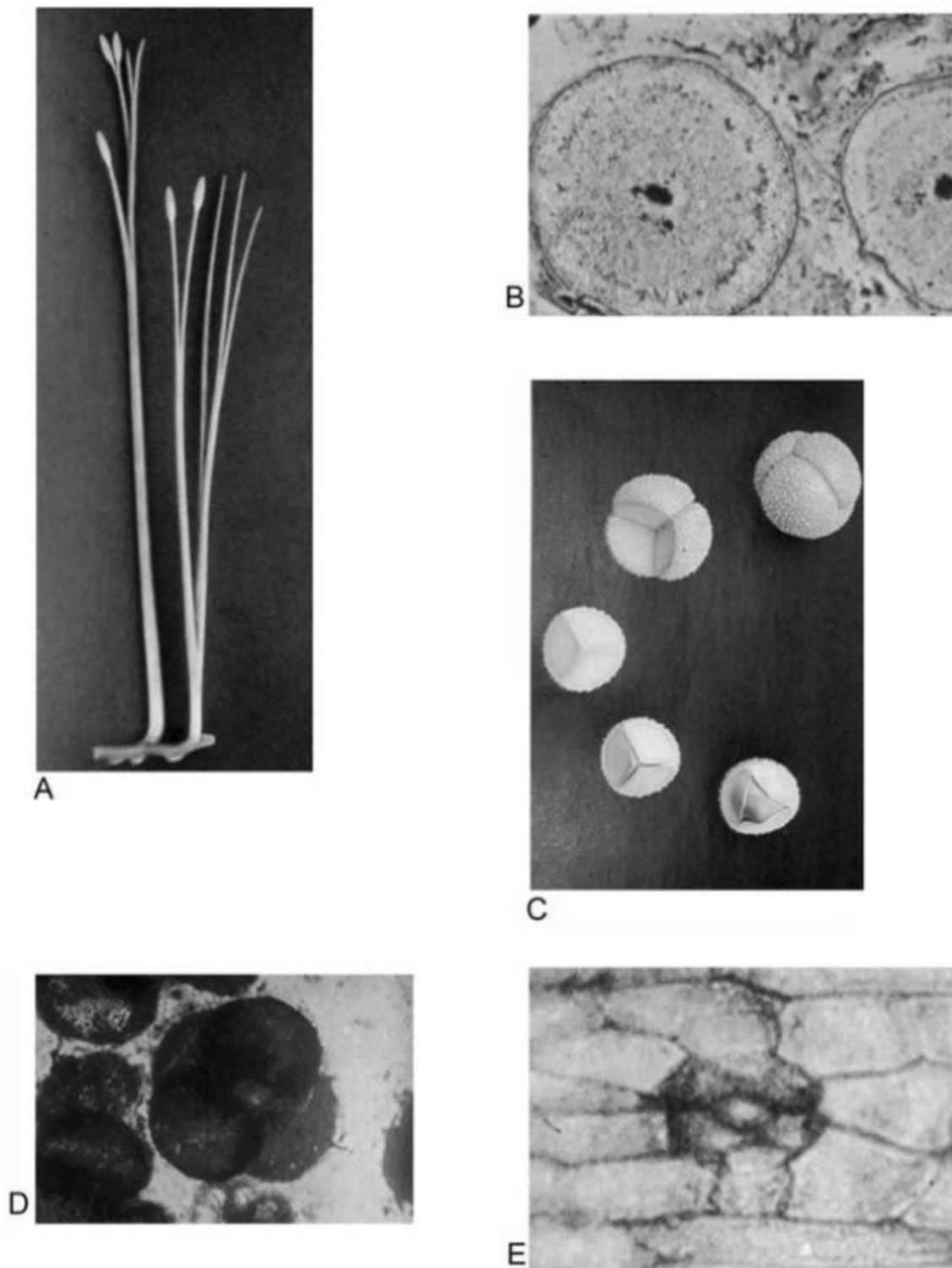
Devoniano constituiu-se em uma solução mais sofisticada à regulação dos gases. Relações entre a densidade estomática e concentrações de  $\text{CO}_2$  atmosférico têm sido demonstradas desde o Devoniano (McElwain & Chaloner, 1996; McElwain *et alii*, 1999; Beerling *et alii*, 2009).

## Especialização Celular para Obtenção de Água e Nutrientes

A terrestrialização também exigiu das plantas o desenvolvimento de células especializadas para a distribuição e a condução de água e nutrientes na planta. A presença de fragmentos de tubos com espessamentos, dispersos em sedimentos, é detectável desde o Neordoviciano-Siluriano (Vavrdová 1988; Gray & Shear, 1992). Essas estruturas têm sido consideradas como indicativas da evolução do sistema de condução das plantas e têm sido classificadas, artificialmente, em dois grupos. Um deles inclui tubos com diâmetro reduzido (até 20  $\mu\text{m}$ ) e comprimentos de 50  $\mu\text{m}$ , lisos, não septados e não ramificados, semelhantemente aos que ocorrem em briófitas atuais (figura 15.2A, a1 e a2). O segundo grupo inclui tubos com a presença de espessamentos anelares-espinalados na superfície externa, com comprimentos mais expressivos (até 200  $\mu\text{m}$ ) (figura 15.2A, a3 e a4). Tem sido sugerido que esses tubos com espessamentos provavelmente tenham contido lignina, devendo então ser classificados como traqueídeos, embora essa evidência não tenha ainda sido caracterizada bioquimicamente (Thomas, 1986). Burgess (1991) sugere uma afinidade de muitos desses tubos com Nematophyta, cujas afinidades ainda permanecem incertas (figura 15.2A, a3).

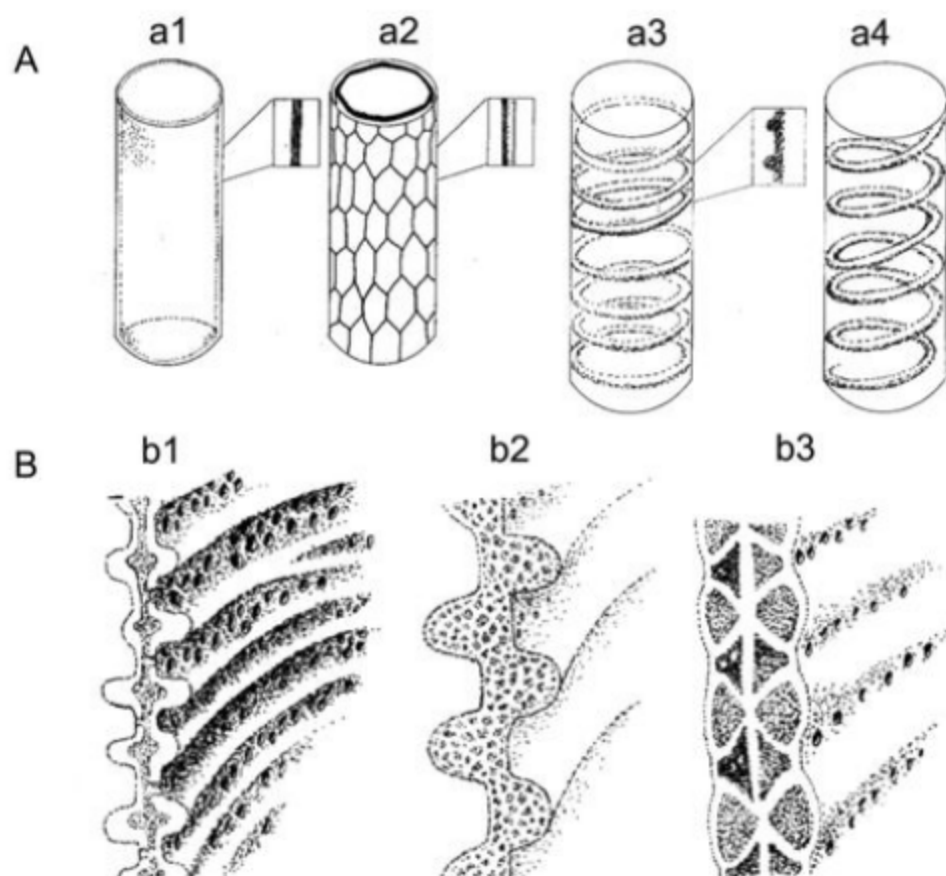
Kenrick & Crane (1997) identificaram três tipos de traqueídeos em plantas primitivas, distinguíveis a partir da construção da parede celular, em plantas do Eodevoniano assim definidos (figura 15.2B):

- a) tipo-G (*Lycophytina* basais), com espessamento anelar-reticular (figura 15.2B, b1);
- b) tipo-S (*Rhyniopsida*), com espessamento helicoidal que parece combinar características de traqueídeos e hidróides, esses últimos típicos de musgos (figura 15.2B, b2);
- c) tipo-P (*Euphylllophytina* basais), com pontuações escalariformes (figura 15.2B, b3).



**Figura 15.1** Evidências fósseis de terrestrialização. (A) Reconstituição da planta *Rhynia*. (B) Organização protostélica em *Rhynia*. (C) Esporos em arranjo tetraédrico, esporos simples com marca trilete. (D). Fotografia de tétrade de *Rhynia*. (E) Epiderme de *Rhynia* com estômato.





**Figura 15.2** Desenvolvimento do sistema condutor. (A) Estrutura de tubos e traqueídeos fósseis em comparação com plantas atuais. (a1) hidroide de musgo atual com a face interna lisa; (a2) tubo proveniente do fóssil *Aglaophyton major*; (a3) traqueídeo de planta vascular atual; (a4) tubo siluriano com espessamentos espiralados na face interna, medindo até 200  $\mu\text{m}$  de comprimento (modificado de Willis & McElwain, 2002). (B) Estrutura da parede celular de tubos e traqueídeos primitivos; três tipos de traqueídeos são reconhecidos de acordo com a construção da parede celular (b1) tipo-G, parede celular com espessamentos anelares-reticulados; (b2) tipo-S, parede celular com espessamentos helicoidais que combinam características de traqueídeos verdadeiros e hidroide de musgo; (b3) tipo-P, parede celular com pontoações escalariformes (modificado de Willis & McElwain, 2002).

## Suporte Mecânico

No processo de terrestrialização, com a perda de sustentação fornecida pela água, adaptações fizeram-se também necessárias para o suporte mecânico das plantas. Niklas (1986), através de cálculos biomecânicos em plantas do Devoniano, concluiu que o modo mais simples de atingir a razão ideal entre área e volume para interceptação da luz, troca de gases e crescimento indeterminado corresponde à forma achatada dorsiventralmente. Essa é a morfologia de muitas hepáticas atuais e algumas algas verdes (e. g. *Coleochaete*). No registro fóssil, *Parka descipiens*, uma das formas consideradas como ancestral das plantas

vasculares, atende a essa premissa biomecânica (Willis & McElwain, 2002).

O estabelecimento do porte ereto exigiu adaptações representadas pelo desenvolvimento de um cilindro condutor central, o **estele**, para o transporte efetivo de água e nutrientes na planta. O registro fóssil indica que houve uma gradativa complexidade no estele que é manifesta em três tipos principais: a) **protoste**, encontrado nas plantas vasculares primitivas e em Lycophyta e Sphenophyta menos derivadas (figura 15.3A, a1); b) **sifonoste**, que começa a ocorrer por volta de 395 Ma e é encontrado nas Filicophyta, Lycophyta e algumas Sphenophyta (figura 15.3A, a2); c) **euste**, com registro geológico a partir de 380 Ma, é



composto por distintos feixes de xilema e floema, separados por parênquima. Esses feixes podem arranjar-se em círculos ou dispersos no caule (figura 15.3A, a3). Esse tipo de estruturação já é registrado nas Progimnospermophyta, precursoras das plantas com sementes.

## Evolução no Sistema de Ancoragem

Uma exigência importante no processo de terrestrialização foi a estruturação de um sistema de ancoragem que permitisse a retirada de água e minerais do solo. A presença de marcas dicotômicas com diâmetros de 2 cm e 90 cm de comprimento em paleossolos do Eodévoniano (Elick *et alii*, 1998) constituiu-se na primeira evidência inequívoca de **raízes**. As raízes inicialmente eram indiferenciadas em relação às partes aéreas, ocorrendo sua especialização, provavelmente, após o recobrimento total sob os paleossolos (Taylor & Taylor, 1993). Durante o Devoniano e o Carbonífero, evidências fornecidas por paleossolos (Bockelie, 1994) indicam que diferentes tipos de raízes se estruturaram, refletindo a necessidade de ancoramento e suporte e também as diferentes condições ambientais em que as plantas viveram (Thomas & Spicer, 1987). Esses sistemas de raízes contribuíram de forma relevante na prevenção da erosão, aumentando a espessura do perfil de solos maduros (Algeo & Scheckler, 1999).

## O Surgimento das Florestas

No Devoniano–Neocarbonífero, a transformação dos modelos climáticos globais, ocasionada pelo deslocamento do polo em relação à Gondwana, geração de cadeias de montanhas e diminuição de teores de CO<sub>2</sub> atmosférico, foi acompanhada de evoluções importantes no sistema vascular, de suporte e reprodutivo nas plantas. A vegetação global evoluiu nesse intervalo desde associações de formas rasteiras a arbustivas até a formação de florestas com árvores de porte expressivo.

Conforme já referem Robinson (1991) e Berner (1998), é interessante observar que as inovações que possibilitaram a geração de áreas florestadas ocorreram

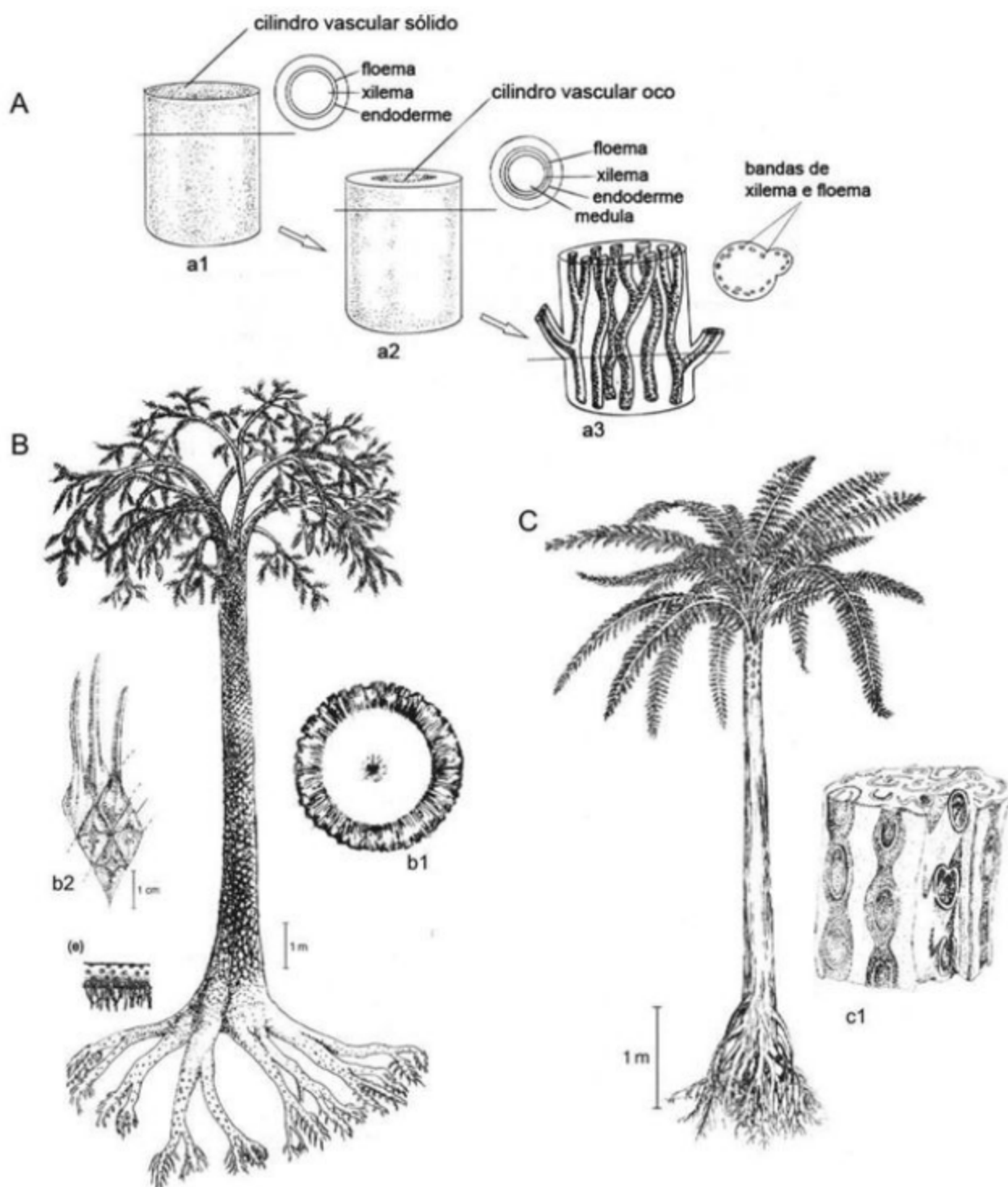
durante intervalo dramático de clima, com evolução de um clima global com altas temperaturas e altos teores de CO<sub>2</sub> atmosférico, para outro padrão de climas glaciais com um rápido declínio de CO<sub>2</sub>. Willis & McElwain (2002) sugerem que essas mudanças climáticas não constituíram meramente um palco para a evolução; o padrão evolutivo das plantas nesse intervalo foi decisivo na alteração dos climas globais, pois a terrestrialização resultou em contribuição para a diminuição de teores de CO<sub>2</sub> atmosférico que, por sua vez, foram decisivos para o resfriamento global.

## Estratégias de Espessamento do Caule

A forma mais comum de espessamento dos caules constituiu-se no acréscimo de xilema e na constituição do **xilema e floema secundários** a partir da atuação do câmbio vascular, o que parece ter ocorrido por volta do Mesodévoniano, possibilitando que plantas do tipo *Archaeopteris* atingissem porte de 30 metros (Raven *et alii*, 1992; Meyer-Berthaud *et alii*, 1999).

Formas alternativas de alcançar maior espessura foram o desenvolvimento de córtex secundário (Taylor & Taylor, 1993) e o desenvolvimento de sólidas bases foliares, como em *Lepidodendron* (figura 15.3B). Outro mecanismo de suporte corresponde ao desenvolvimento de abundantes raízes-escora, tal como ocorre em *Psaronius* (figura 15.3C).

Os cálculos de Niklas (1997) evidenciaram que o espessamento do tecido condutor (xilema), visando dar suporte mecânico para atingir alturas expressivas, acabaria por representar uma barreira entre tecidos fotossintetizantes e condutores de água. Dessa forma, a partir de determinada altura, tornou-se necessária a compartimentação entre órgãos fotossintetizantes e órgãos destinados ao suporte mecânico e condução de água (Niklas, 1986). A gradativa complexidade do estele associada à inovação representada por mecanismos de suporte (**colênquima, córtex, esclerênquima**) e a evolução das folhas são elementos considerados como mecanismos decisivos no processo de obtenção do porte arbóreo, sendo, portanto, responsáveis pela estratificação das florestas nos ecossistemas terrestres (Algeo & Scheckler, 1999).



**Figura 15.3** Desenvolvimento do sistema de suporte. (A) Diferenças morfológicas entre os principais tipos de estele ocorrentes em plantas fósseis (a1) protosteles; (a2) sifonosteles; (a3) eusteles (modificado de Willis & McElwain, 2002). (B) Reconstituição de *Lepidodendron* (b1) seção transversal do caule demonstrando o córtex; (b2) padrão da casca com folhas (modificado de Willis & McElwain, 2002). (C) Reconstituição de *Psaronius* (c1) porção do caule demonstrando cicatrizes circulares decorrentes da abscisão das frondes (modificado de Willis & McElwain, 2002).

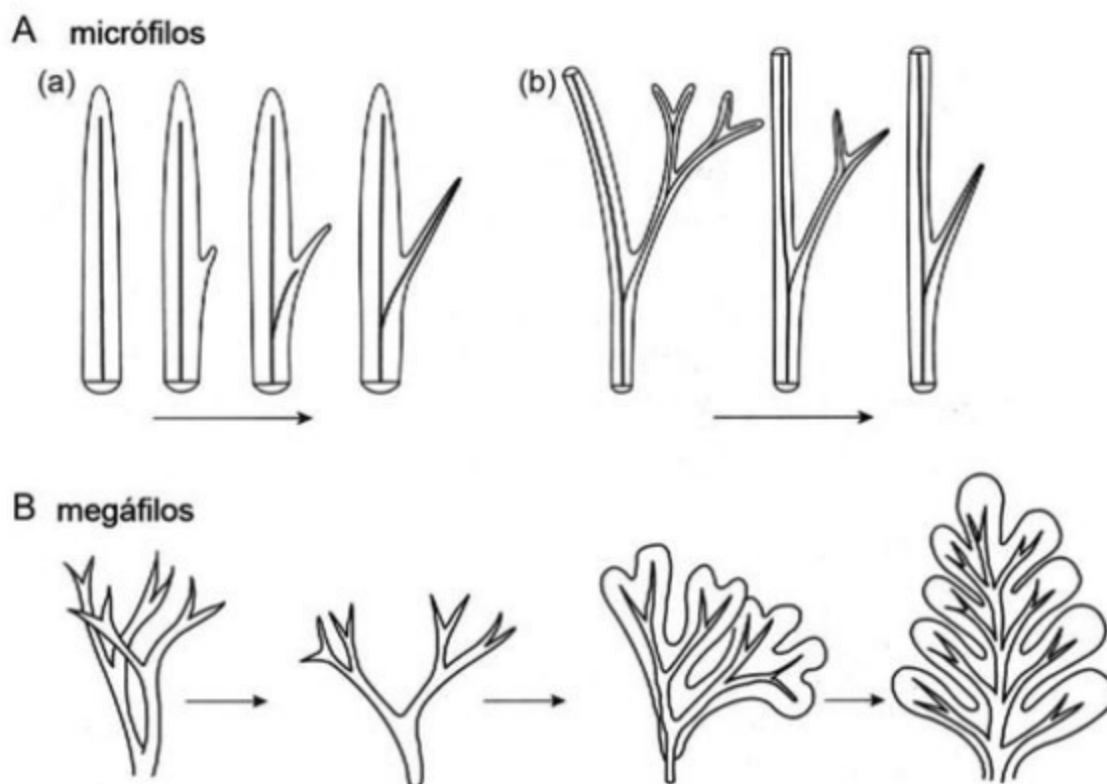
## Origem das Folhas

O surgimento de folhas, que otimizaram o processo fotossintetizante, ocorre a partir do Mesodevoniano, definindo-se, então, o padrão micrófilo e megáfilo, que persiste até a atualidade.

Os micrófilos normalmente crescem diretamente do caule e possuem veia central única não ramificada, sendo associados a protosteles. Duas teorias explicam sua origem. A **Teoria da Enação** (Bower, 1935) propõe sua origem a partir de espinhos do caule das plantas primitivas (c. g. *Sawdonia*). O crescimento lateral do tecido vascular (venação) tornaria os espinhos mais espessos originando os micrófilos. A **Teoria do**

**Teloma**, expressa por Zimmermann (1952), sugere que os micrófilos representam o final de um processo evolutivo de redução de ramos associados à planação dos mesmos (figura 15.4A). Esse tipo de folhagem é encontrado atualmente em *Lycopodium* e no morfôgênero fóssil *Baragwanathia*.

Os megáfilos são associados por um pecíolo a caules sifonostélicos e eustélicos. De acordo com a Teoria do Teloma, os megáfilos teriam se originado pela fusão de ramos vegetativos com tecido não diferenciado, originando um retículo entre os ramos. A vascularização do megáfilo incluiria a venação dos ramos que lhes deram origem, sendo, portanto, complexa (figura 15.4B).



**Figura 15.4** Evolução foliar. (A) Formação dos micrófilos de acordo com (a) Teoria da Enação; (b) Teoria do Teloma (modificado de Willis & McElwain, 2002). (B) Formação dos megáfilos de acordo com a Teoria do Teloma (modificado de Willis & McElwain, 2002).



## Evolução de Estratégias Reprodutivas

A **homosporia** corresponde ao processo reprodutivo das primitivas plantas vasculares, o qual se caracteriza pela produção de somente um tipo morfológico de esporos. A **heterosporia** como estratégia reprodutiva consiste na produção de esporos diferenciados morfológica e funcionalmente.

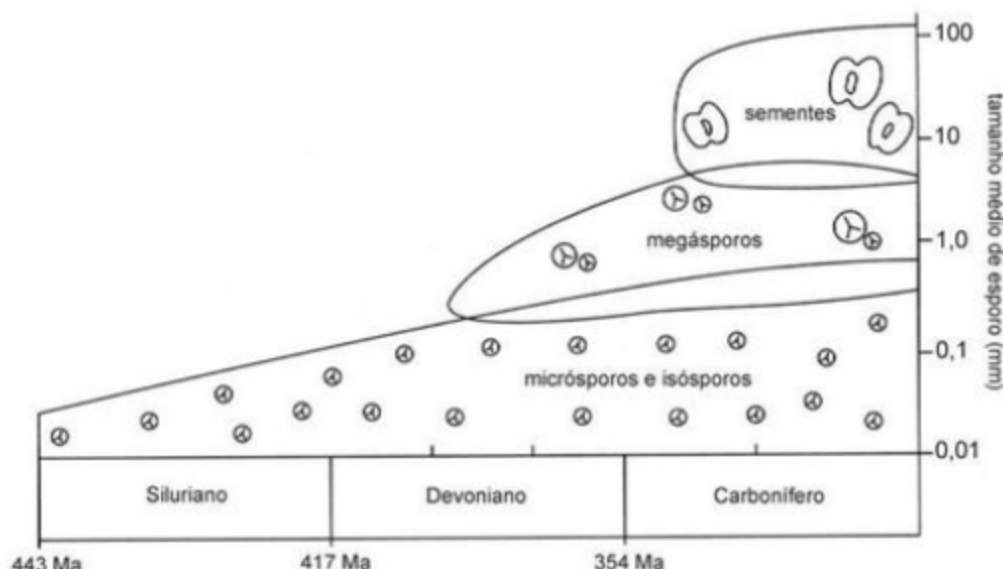
O registro fóssil indica que a produção de megásporos e micrósporos ocorreu desde o Eodevoniano (figura 15.5). A transição de homosporia para heterosporia é considerada uma das mais importantes estratégias evolutivas no processo de desenvolvimento das plantas com sementes (figura 15.6). Tem sido postulado que os megásporos são os precursores dos óvulos, enquanto os micrósporos seriam os precursores do grão de pólen.

A teoria mais aceita atualmente para a origem do megásporo é aquela expressa por Thomas & Spicer (1987) segundo a qual o megásporo originar-se-ia por mutação dentro de um esporângio.

O gênero *Barinophyton*, incluído no grupo Barinophytopsida por Meyen (1987), de afinidade incerta, fornece evidências sobre o elo entre estratégias evolutivas envolvendo homosporia e heterosporia, pois caracteriza-se por portar eixos nus, com ramos alternos, e espigas laterais formadas por duas fileiras de esporângios bissexuados que portam megásporos (com cerca de 900  $\mu\text{m}$  de diâmetro) e micrósporos triletes (com cerca de 50  $\mu\text{m}$  de diâmetro).

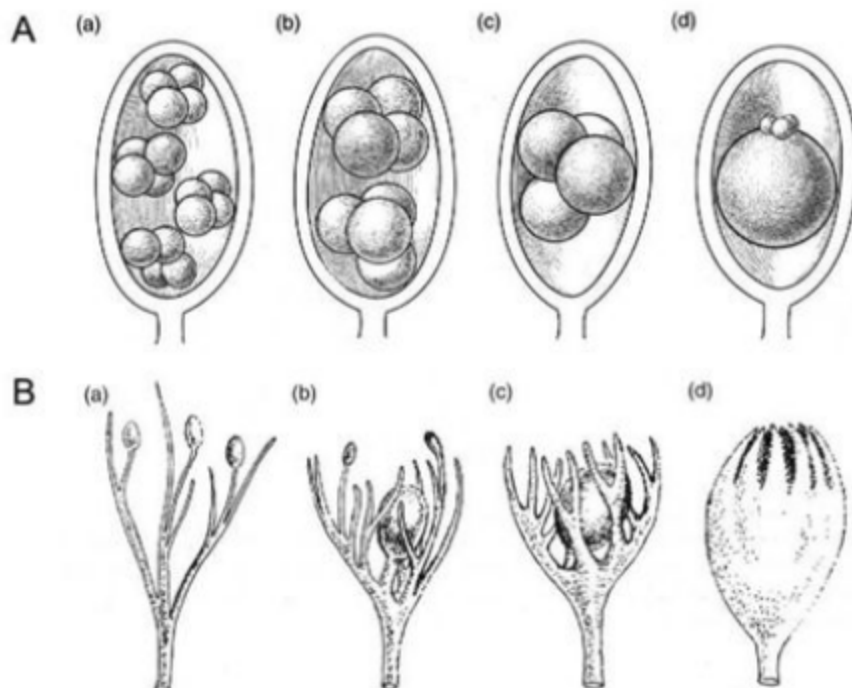
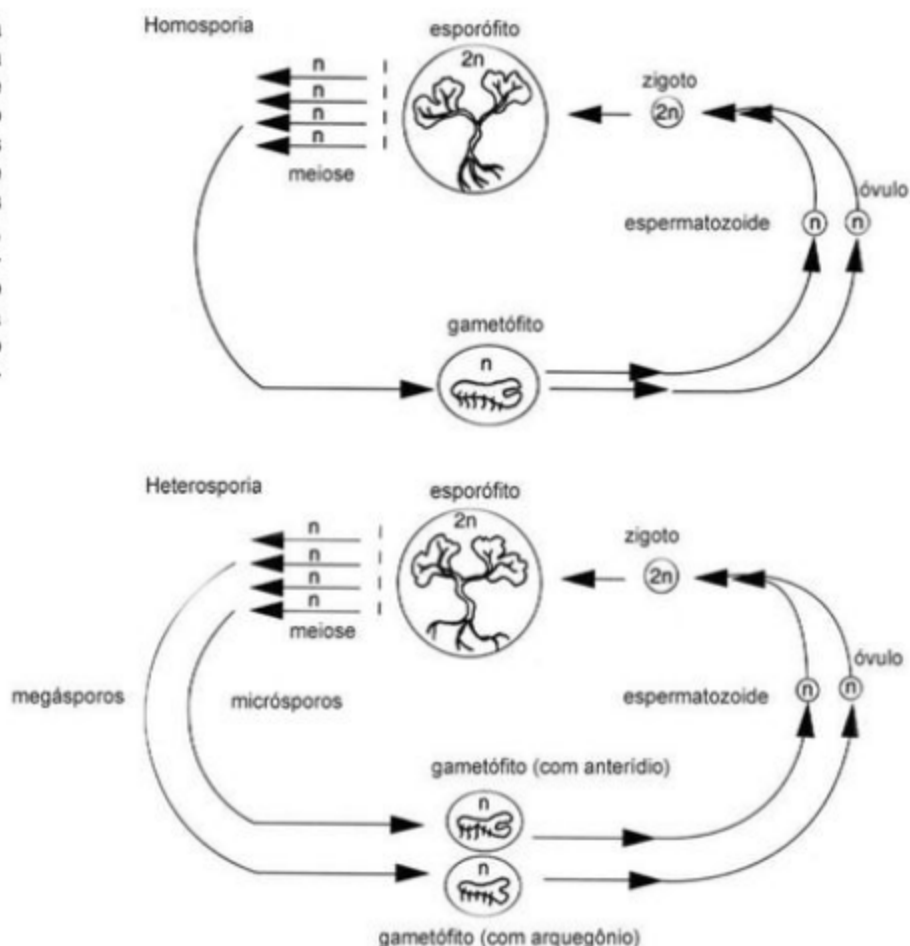
Ao final do Devoniano, evidências fósseis demonstram que o processo de heterosporia levou à degeneração de três células haploides que resultariam em esporos, sendo que apenas uma dá origem ao megásporo funcional (figura 15.7A), tal qual ocorre em plantas heterósporas atuais.

O registro de *Cystosporites devonicus* é uma evidência de redução para um megásporo grande e simples. A presença de megásporos semelhantes aos registrados em *Cystosporites*, sempre em associação orgânica com estruturas de tipo *Lepidocarpus*, vinculadas a Lycophyta, levou Taylor & Taylor (1993) a inferirem que, desde o Devoniano, ocorria a retenção de um único megásporo funcional em plantas que ainda não tinham adquirido o estágio de sementes.



**Figura 15.5** Transição entre homosporia e heterosporia. Representação do tamanho dos esporos através do tempo geológico (modificado de Willis & McElwain, 2002).

**Figura 15.6** Ciclos de vida nas plantas vasculares. Diagrama esquemático com a transição de homosporia para heterosporia no ciclo de vida de plantas vasculares levando ao desenvolvimento de plantas produtoras de sementes (modificado de Willis & McElwain, 2002). A teoria mais aceita atualmente para a origem do megásporo é aquela expressa por Thomas & Spicer (1987) segundo a qual o megásporo originar-se-ia por mutação dentro de um esporângio.



**Figura 15.7** Desenvolvimento do megásporo e integumento. (A) Diagrama esquemático indicando o provável desenvolvimento de um simples megásporo funcional em um megaesporângio (modificado de Willis & McElwain, 2002). (B) Desenvolvimento de semente revestida a partir de teloma estéril (modificado de Willis & McElwain, 2002).

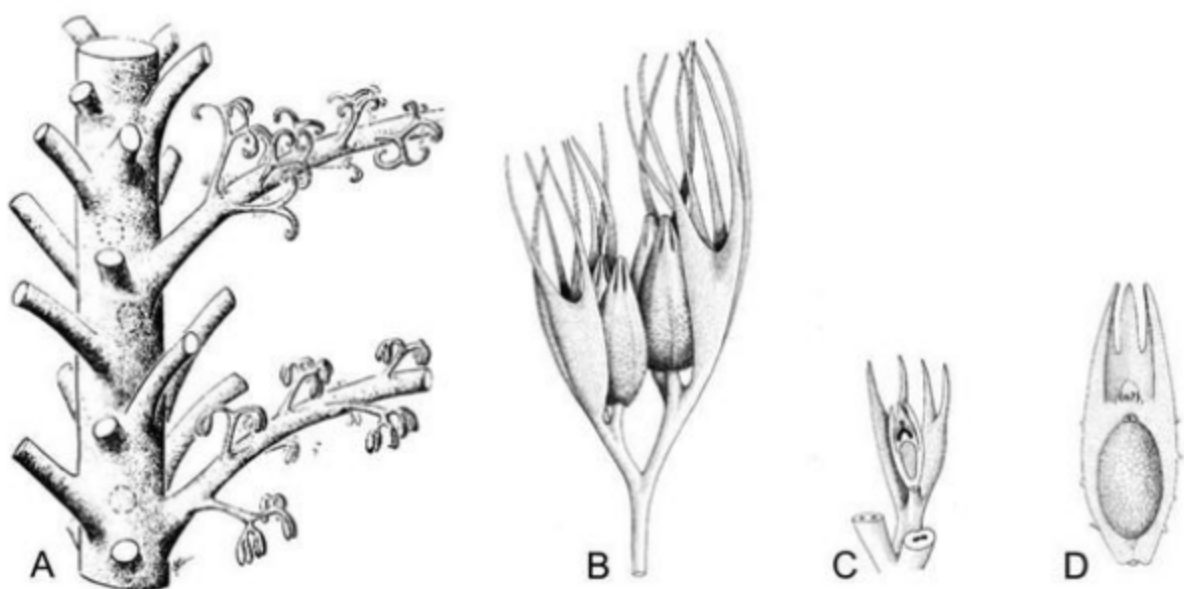
## O Surgimento da Semente

O desenvolvimento do hábito de reprodução através de **semente** é o mais complexo processo de reprodução sexuada das plantas vasculares, e seu desenvolvimento é o acontecimento mais importante na história evolutiva das plantas terrestres.

A retenção do megásporo no megasporângio foi o primeiro estágio na constituição do **pré-óvulo**. O segundo passo envolve o desenvolvimento do **integumento**. De acordo com a Teoria do Teloma, o integumento resultaria do envolvimento do megasporângio por ramos terminais estéreis que podem coalescer somente na parte basal, na parte mediana ou em toda a sua extensão, ficando a extremidade oposta livre e alongada denominada de **lagenostoma** (figura 15.7B). O conjunto megásporo/espórângio denomina-se **nucelo**. Esses conjuntos ocorrem envolvidos por **cúpulas** pediceladas, podendo ocorrer mais do que quatro óvulos em uma cúpula, a qual seria também o

resultado da fusão de ramos do sistema vegetativo (Willis & McElwain, 2002). O termo **óvulo** é utilizado quando a evolução do órgão reprodutivo gerou a **câmara polínica**, uma depressão que se origina pela degeneração das células apicais do lagenostoma, contendo a **goteira de polinização**, que produz coloide para reter os grãos de pólen e é terminalizada por um orifício, a **micrópila**.

São registrados para o Devoniano dois tipos básicos de sementes (figura 15.8) que estão vinculadas provavelmente a duas linhas evolutivas: a) sementes **platispérmicas** com simetria bilateral, longitudinalmente achatadas, apresentando duas unidades planas caracterizadas informalmente como "asas", produzidas pelo integumento. Essas sementes não apresentavam cúpula e localizavam-se inicialmente em eixos nus em Calamopityales (e. g. *Spermolithus devonicus*) e b) sementes **radispérmicas**, que apresentavam simetria radial e cúpula com processos tegumentares livres não conformados em asas. Ocorrem em Lagenostomales (e. g. *Lagenostoma* – figura 15.9).



**Figura 15.8** Heterosporia e sementes do Devoniano. (A) Reconstituição de *Chaleuria cirrosa* (modificado de Stewart, 1983). (B, C, D) Reconstituições de *Archaeosperma arnoldii*, (C) demonstrando o complexo cúpula-pré-óvulo. (D) Porção do pré-óvulo com megásporo, nucelo (n?) e integumento (modificado de Stewart, 1983).



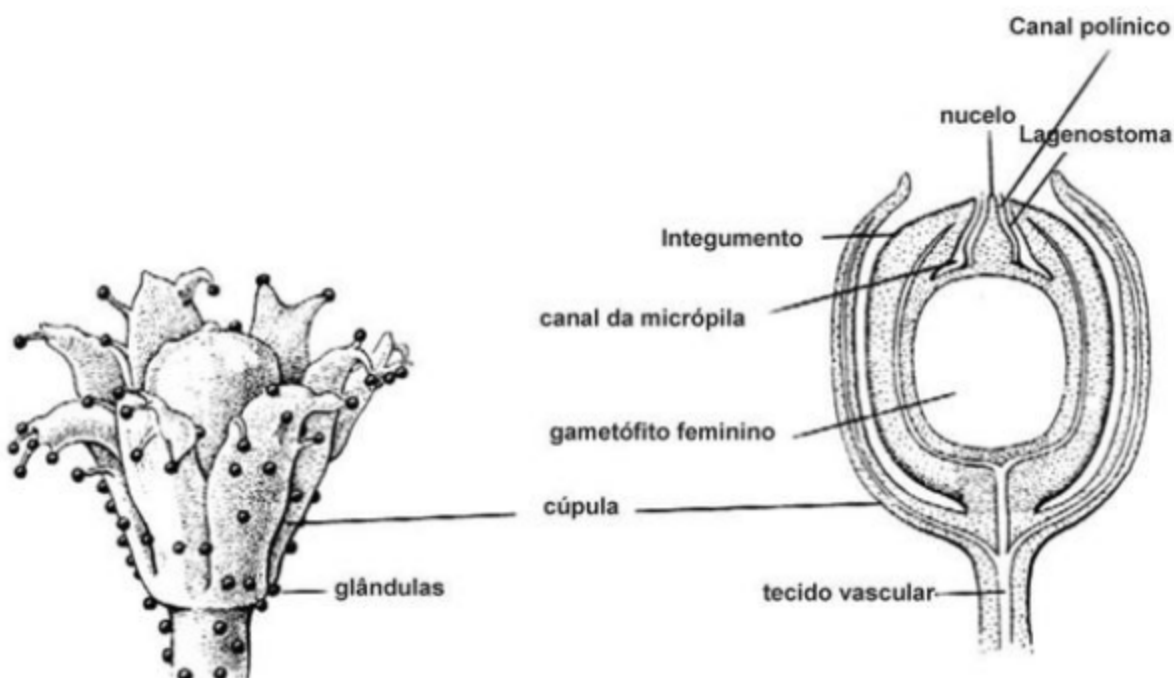


Figura 15.9 Caracterização da semente de *Lagenostoma ovoides*. Caracterização da semente (modificado de Gifford & Foster, 1988).

*Elkinsia polymorpha* corresponde a uma Pteridospermophyta produtora de sementes com simetria radial, descrita para o Neodevoniano dos Estados Unidos, onde se observa a ausência de micrópila e os lobos tegumentários são frouxamente arranjados ao redor do ápice do nucelo. Este tipo de organização indica adaptações à polinização abiótica por anemofilia e é denominado de *hidraspérmica*, definida inicialmente com base nas características estruturais de *Hydrasperma tenuis*. A presença desse padrão hidraspérmico em diferentes taxas levou à hipótese de uma origem monofilética para as gimnospermas (Doyle & Donoghue, 1986).

Todavia, *Coumiasperma remyi*, do Eocarbonífero da França, não apresenta organização hidraspérmica, e a polinização é considerada como hidrófila. Sendo assim, dois tipos de processos reprodutivos são identificados no início do desenvolvimento das sementes, podendo significar o surgimento do hábito semente mais de uma vez na história evolutiva e a origem polifilética das gimnospermas (Taylor & Taylor, 1993).

A partir do Eocarbonífero, o registro fóssil, com base principalmente em sementes dispersas, indica que o hábito semente estabeleceu-se em diversos grupos de plantas.

A simetria do óvulo e as características estruturais e morfológicas do integumento são os principais critérios utilizados na classificação de sementes dispersas (Seward, 1917). Embora este sistema seja artificial, ele tem permitido o estabelecimento de diferentes padrões evolutivos, incluídos em três ordens:

- Trigonocarpales:** sementes grandes, radialmente simétricas, com nucelo conectado ao integumento somente pela base. Alguns membros deste grupo possuem tecido vascular no integumento e no nucelo (c. g. *Trigonocarpus*, *Pachytesta*); podem ter sido produzidas por Medullosales.
- Cardiocarpales:** sementes platispérmicas, com uma câmara polínica simples e tecido vascular presente somente no integumento, tipicamente produzidas por plantas das ordens Coniferales (*Ferugliocladus*) e Cordaitales (*Cardiocarpus*, *Samaropsis*).
- Lagenostomales:** sementes pequenas com integumento coalescido ao nucelo, com exceção da região apical (c. g. *Lagenostoma lomaxii*). O tecido vascular está confinado à região central do integumento e, em muitas

espécies, o receptor de pólen é complexo. Algumas sementes estruturavam-se em cúpulas. A maioria das sementes do Eocarbonífero está incluída nesse grupo.

A ocorrência de grãos de pólen no registro fóssil surge no Fameniano. O pólen distingue-se do esporo tanto estruturalmente quanto pela forma de liberação dos gametas. Nas plantas heterósporas atuais, os micrósporos liberam gametas flagelados desde o poro proximal (abertura trilete), os quais nadam até o arquegônio para fertilização. O grão de pólen produz um tubo polínico desde sua face distal, através do qual os gametas são transferidos até o óvulo.

Dois tipos básicos de grãos de pólen são registrados desde o Neocarbonífero (Traverse, 1988). Os polens sacados (mono ou bissacados), com germinação na face distal, são morfológicamente semelhantes aos grãos de pólen das atuais gimnospermas. Os grãos monoletes consistem em um grão simples com uma sutura longitudinal na face distal, provavelmente por onde ocorria a germinação.

Evidências no registro fóssil indicam que no Neodevoniano o integumento e a micrópila tinham função inicial de proteção contra dissecação e predadores, além de garantir maior eficiência na polinização (Niklas, 1997), dada a sua aerodinâmica que facilitou a captura de grãos transportados pelo vento. Finalmente, esse tipo de estrutura garantiu também a dispersão das sementes maduras a partir da planta-mãe (Chaloner, 1967) aumentando o potencial de sobrevivência da vegetação pioneira nos nichos terrestres (Algeo & Scheckler, 1999).

## Tendências Evolutivas

Comparando similaridades bioquímicas entre plantas terrestres atuais e algas, Bell (1992) evidenciou que a enzima glicolato-desidrogenase, presente nas plantas superiores, encontra similaridade apenas com Charophyceae. Graham (1990) encontrou também identificação entre os dois grupos através da enzima Cu-Zn superóxido-dismutase, que elimina danos provocados por radicais livres na célula.

A presença de esporopolenina na parede dos esporos fósseis, também indicativa de terrestrialização, é encontrada em zigotos de *Spirogyra*, *Chara*, e *Coleochaete* (L.E. Graham, 1993). Estruturas similares

à cutícula, por outro lado, foram resgatadas de *Coleochaete*. Evidências moleculares nos genes tRNA em Chlorophyta demonstraram a existência de grande similaridade de distribuição em *Spirogyra*, *Nitella* e *Coleochaete*, sugerindo uma maior afinidade desses gêneros com plantas superiores do que outros grupos de algas verdes (Manhart & Palmer, 1990). É sugerido que esses íntrons foram provavelmente adquiridos pelo genoma do cloroplasto aproximadamente entre 400 e 500 Ma atrás.

Um exemplo muito citado por suas semelhanças com plantas superiores é *Fritschella* (Chlorophyceae), que é composta por um sistema prostrado que se desenvolve sepultado na lama, o qual produz um nódulo de células que serve como órgão perene e um sistema ereto que corresponde a um talo multicelular (Bell, 1992). Análises ultraestruturais de zoósporos, meiósporos e gametas de Charophyceae indicaram similaridades com plantas terrestres vasculares e não vasculares.

Embora *Chlorokybus* e *Klebsormidium* sejam Charophyceae que ocupam habitats terrestres, *Coleochaete* distingue-se por apresentar variações morfológicas dentro de um espectro ecológico. Dessa forma, espécies taloides ocupam nichos de águas rasas, enquanto formas filamentosas habitam ambientes de águas mais profundas. J. Graham (1993) sugere que essa plasticidade morfológica possivelmente constituiu-se em vantagem competitiva quando da conquista do ambiente terrestre.

Evidências fósseis também fornecem subsídios para a inferência de vinculação evolutiva entre as Charophyceae e as plantas terrestres, em particular pela semelhança entre *Parka desciens* e *Coleochaete*. Análises químicas realizadas em *Parka* demonstraram a presença de esteranos, atualmente presentes em plantas terrestres e Chlorophyta (Niklas, 1976).

Traçando uma vinculação evolutiva entre plantas vasculares e não vasculares com base em evidências geológicas, morfológicas e moleculares, Willis & McElwain (2002) sugerem, com base em análises cladísticas realizadas por diferentes autores, que todas as plantas terrestres, vasculares e não vasculares, podem ser divididas em dois amplos clados. Duas linhagens basais emergem das Eutracheophytina; as Lycophytina subdividiram-se em Zoosterophylloids e Lycopsida, e as Euphyllophytina subdividiram-se no clado *Psilophyton*, extinto, e no clado que gerou as filicopsidas, os equisetos e as plantas com sementes.



## Referências

- ALGEO, T. J. & SCHECKLER, S. E. 1999. Terrestrial-marine teleconnections in the Devonian: links between the evolution of land plants, weathering processes, and marine anoxic events. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 353: 113-130.
- BEERLING, D. J.; FOX, A. & ANDERSON, C. W. 2009. Quantitative uncertainty analyses of ancient atmospheric CO<sub>2</sub> estimates from fossil leaves. *American Journal of Science*, 309: 775-787.
- BELL, P. R. 1992. *Green plants: their origin and diversity*. Cambridge, University Press, 315 p.
- BERNER, R. A. 1991. A model for atmospheric CO<sub>2</sub> over Phanerozoic time. *American Journal of Science*, 291(4): 339-376.
- BERNER, R. A. 1994. 3GEOCARB-II – A revised model of atmospheric CO<sub>2</sub> over Phanerozoic time. *American Journal of Science*, 294(1): 56-91.
- BERNER, R. A. 1998. The carbon cycle and CO<sub>2</sub> over Phanerozoic time: the role of land plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 353(1365): 75-82.
- BOCKELIE, J. F. 1994. Plant roots in core. In: DONOVAN, S. K. (ed.). *The palaeobiology of trace fossils*, p. 177-199.
- BOWER, F. O. 1935. *Primitive land plants*. London, Macmillan, 611 p.
- BURGESS, N. D. 1991. Silurian cryptospores and miospores from the type Llandovery area, south-west Wales. *Paleontology*, 34: 575-599.
- CHALONER, W. G. 1967. Spores and land plants evolution. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 1: 89-93.
- DOYLE, J. A. & DONOGHUE, M. J. 1986. Seed plant phylogeny and the origins of angiosperms: an experimental cladistic approach. *The Botanical Review*, 52: 321-431.
- EDWARDS, D. S. 1986. *Aglaophyton major*, a non-vascular land-plant from the Devonian Rhynie Chert. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 93: 173-204.
- ELICK, J. M.; DRIESE, S. G. & MORA, C. I. 1998. Very large plant and root traces from Early to Middle Devonian: implications for early terrestrial ecosystems and atmospheric p(CO<sub>2</sub>). *Geology*, 26: 143-146.
- GIFFORD, E. M. & FOSTER, A. S. 1989. *Morphology and Evolution of vascular plants*, 3<sup>a</sup> ed., New York, W. H. Freeman, 626 p.
- GRAHAM, J. 1993. Major Paleozoic land plant evolutionary bio-events. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Paleocology*, 104: 153-169.
- GRAHAM, L. E. 1990. Meiospore formation in charophicean algae. In: BLACKMORE, S. & KNOX, A. (eds.). *Microspores: evolution and ontogeny*, Academic Press, p. 43-54.
- GRAHAM, L. E. 1993. *Origin of land plants*. New York, Wiley, 304 p.
- GRAY, J.; MASSA, D. & BOUCOT, A. J. 1982. Caradocian land plant microfossils from Libya. *Geology*, 10: 197-201.
- GRAY, J. & SHEAR, W. 1992. Early life on land. *American Scientist*, 80: 444-456.
- KENRICK, P. & CRANE, P. R. 1997. *The origin and early diversification of land plants*. Washington. Smithsonian Institution Press, 456 p.
- McELWAIN, J. C.; BEERLING, D. J. & WOODWARD, F. I. 1999. Fossil Plants and Global Warming at the Triassic-Jurassic Boundary. *Science*, 285(5432): 1386-1390.
- McELWAIN, J. C. & CHALONER, W. G. 1996. The fossil cuticle as a skeletal record of environmental change. *Palaios*, 11(4): 376-388.
- MANHART, J. R. & PALMER, J. D. 1990. The gain of two chloroplast tRNA introns marks the green algal ancestors of land plants. *Nature*, 345: 268-207.
- MEYEN, S. V. 1987. Geography of macroevolution in higher-plants. *Zhurnal Obshchei Biologii*, 48: 291-309.
- MEYER-BERTHAUD, B.; SCHECKLER, S. E. & WENDT, J. 1999. Archaeopteris is the earliest known modern tree. *Nature*, 398: 700-701.
- NIKLAS, K. J. 1976. The chemotaxonomy of *Parka decipiens* from the lower Old Red Sandstone, Scotland (UK). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 21: 205-217.
- NIKLAS, K. J. 1986. Evolution of plants shape: design constraints. *Tree*, 1: 67-72.
- NIKLAS, K. J. 1997. *The evolutionary biology of plants*. Chicago, The University of Chicago Press, 449 p.
- RAVEN, P. H.; EVERT, R. F. & EICHHORN, S. E. 1992. *Biology of plants*. 5<sup>a</sup> ed. New York, Worth Publishers, 791 p.



- ROBINSON, J. M. 1991. Phanerozoic atmospheric reconstructions: a terrestrial perspective. *Paleogeography, Paleoclimatology, Palaeoecology*, 97: 51-62.
- SEWARD, A. C. 1917. *Fossil Plants*. Cambridge, Cambridge University Press, vol. 1, 452 p.
- STEWART, W. N. 1983. *Paleobotany and the evolution of plants*. New York, Cambridge University Press, 405 p.
- TAYLOR, T. N. & TAYLOR, E. L. 1993. *The biology and evolution of fossil plants*. 1<sup>st</sup> ed. Englewood Cliffs, Prentice Hall, 982 p.
- THOMAS, B. A. 1986. The biochemical analysis of fossil plants and its use in taxonomy and systematics. In: SPICER, R. A. & THOMAS, B. A. (eds.). *Systematic and taxonomic approaches in paleobotany*. Oxford: Clarendon Press, 309 p.
- THOMAS, B. A. & SPICER, R. A. 1987. *The evolution and palaeobiology of land plants*. 1<sup>st</sup> ed. London, Croom Helm, 309 p.
- TRAVERSE, A. 1988. *Paleopalynology*. 2<sup>nd</sup> ed. Dordrecht, Springer, 814 p.
- VAVRDOVÁ, M. 1988. Further acritarchs and terrestrial plant remains from the Late Ordovician at Hlásná Třebaň (Czechoslovakia). *Casopis Mineral. Geol.*, 33: 1-10.
- WILLIS, K. J. & McELWAIN, J. C. 2002. *The evolution of plants*. Oxford University Press, 378 p.
- ZIMMERMANN, W. 1952. Main results of the "telome theory". *Palaeobotany*, 1: 456-470.

# A ORIGEM E A EVOLUÇÃO DAS ANGIOSPERMAS

Mary Elizabeth Cerruti Bernardes-de-Oliveira  
Sandra Eiko Mune



Das seis divisões informais de plantas vasculares viventes, cinco, ou seja, as psilófitas, as licófitas, as esfenófitas, as filicófitas e as gimnospermas são grupos relictuais, que tiveram seus respectivos apogeu num passado geológico distante. Somente as angiospermas estão hoje desfrutando de uma fase de maturidade próxima ou correspondente ao seu apogeu.

São as formas dominantes do Reino Plantae no mundo atual, incluindo cerca de 460 famílias e envolvendo, aproximadamente, 260 000 espécies ou mais. Isto significa dizer que se trata do grupo mais diversificado de organismos fotossintetizantes do planeta. Esse domínio iniciou-se há 100 milhões de anos, durante o Neocretáceo, e ampliou-se na Era Cenozoica até os dias atuais.

Todavia, a origem das angiospermas continua sendo um dos maiores problemas insolúveis para a paleobiologia moderna.

O ponto central de qualquer discussão sobre a origem e a evolução das angiospermas é a definição precisa do que é, realmente, uma angiosperma e quais são as **características que podem ser consideradas primitivas** nesse grupo.

Por definição, Angiospermae é um grupo de plantas espermatófitas, isto é, portadoras de sementes e floríferas. Seus óvulos são envolvidos por carpelos (fo-

lhas modificadas que se fundem lateralmente constituindo ovário, estilete e estigma). Uma vez fecundados, esses óvulos tornam-se sementes no interior de frutos.

Estruturalmente, as angiospermas (com sua polinização feita, principalmente, por animais, tais como insetos, aves e morcegos) constituem o grupo vegetal melhor adaptado para o ambiente continental. Entretanto, podem ser adaptadas a uma variedade mais ampla de habitats desde águas salgadas até águas doces e desertos, desde planícies em nível do mar até altas montanhas, desde regiões tropicais até regiões polares.

Constituem um grupo monofilético e entre as características que melhor delimitam a angiospermia e que são usadas para separar esse grupo vegetal dos demais estão: a presença de um ovário, de flores, de elementos condutores especializados no xilema (vasos), no floema (tubos crivados), dupla fecundação, óvulos bitegmentados, presença de endospermia e de grãos de polens tectados. Seus gametófitos são reduzidos em relação aos das gimnospermas; o megagametófito feminino (saco embrionário), frequentemente, é formado por sete células (sendo uma delas constituída de dois núcleos polares, havendo ainda três antípodas e duas células sinérgides junto à oosfera, o gameta feminino). O microgametófito masculino é

tricelular (duas células gaméticas e uma célula do tubo polínico). A dupla fecundação envolve os dois gametas masculinos do microgametófito maduro (grão de pólen), resultando:

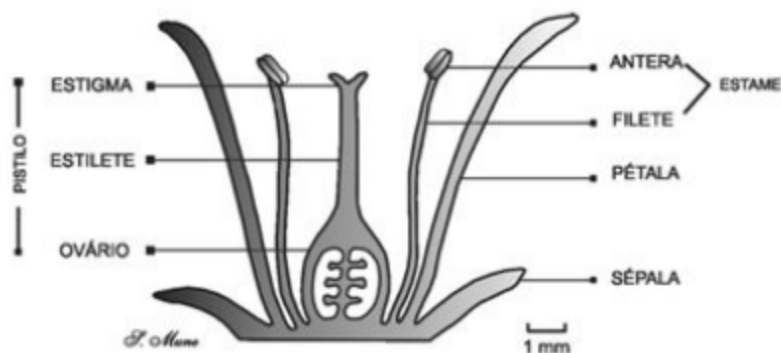
- a) no zigoto (constituído pela união de um gameta masculino e da oosfera, no interior do óvulo) que se desenvolverá no embrião;
- b) no núcleo endospermico primário (união do outro gameta masculino com os núcleos polares), que se desenvolverá num tecido nutritivo triploide especial – o endosperma (figuras 16.1 a 16.7).

A diversidade incomparável das angiospermas acaba resultando em algumas formas desprovidas dessa ou daquela característica. Por outro lado, a maioria

dessas feições não são exclusividade do grupo, podendo ser cada uma delas compartilhada separadamente, com diferentes grupos vegetais. Assim, se constitui como característica, possivelmente, exclusiva e comum a todas as angiospermas, a **formação de endosperma** (tecido triploide), conforme Friedman (1992).

A dupla fecundação, que foi, por muito tempo, considerada como uma feição única da angiospermia, também ocorre nas gimnospermas *Ephedraceae*. Entretanto, neste caso, não há desenvolvimento do tecido endospermico.

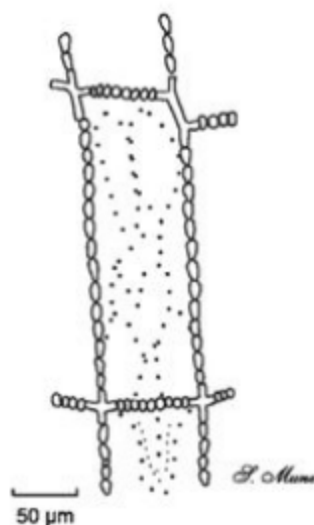
Cabe ressaltar que a aquisição de um carpelo e o desenvolvimento de um fruto a partir dele constituem-se em um caráter distintivo para a maioria dos *taxa* angiospermicos.



**Figura 16.1** Corte longitudinal de flor esquemático, mostrando suas partes principais: sépalos, pétalas, estame (filete + antera) e pistilo (ovário + estilete + estigma). Modificado de Oliveira (1996).



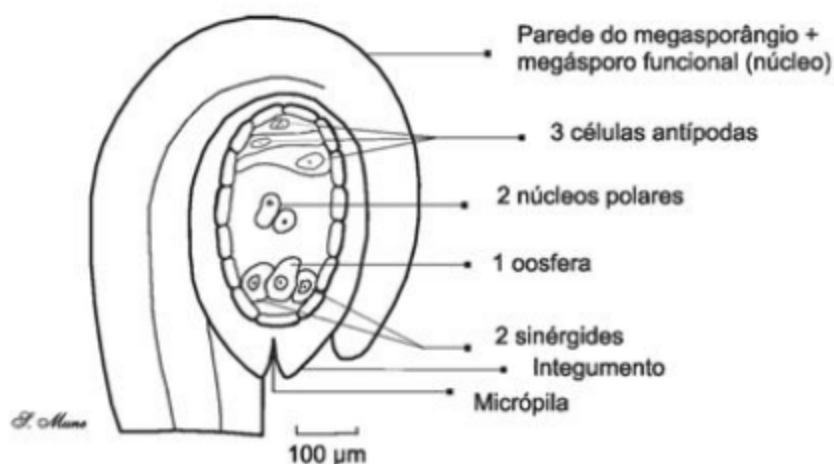
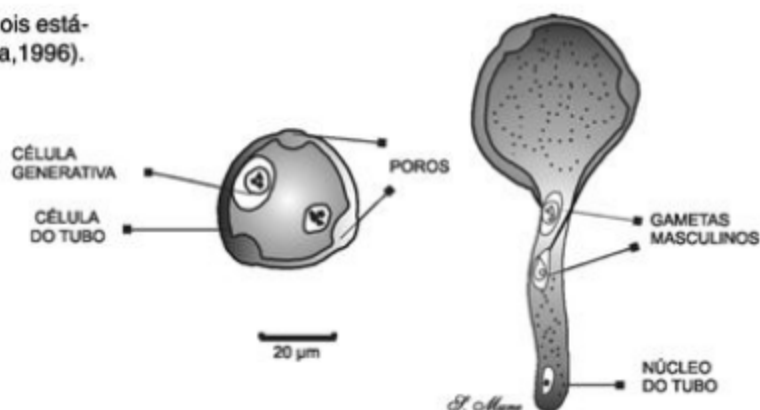
**Figura 16.2** Vaso condutor xilemático (modificado de Raven *et alii*, 1996).



**Figura 16.3** Tubos crivados do floema (modificado de Rawitscher, 1976).

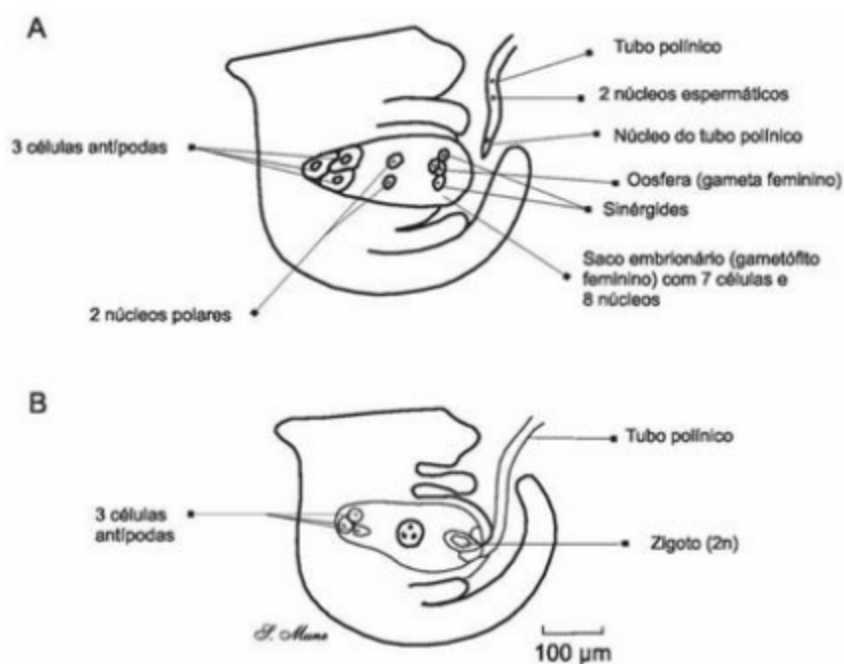


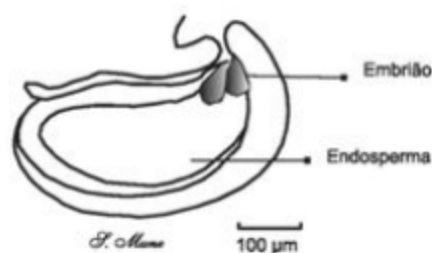
**Figura 16.4** (A e B) Grãos de pólen em dois estágios de desenvolvimento (modificado de Oliveira, 1996).



**Figura 16.5** Megagametófito feminino ou óvulo bitementado, ainda não fecundado, com 7 células e 8 núcleos: 3 antípodas, 2 núcleos polares, 2 sinérgides e 1 oosfera (modificado de Bold, 1972).

**Figura 16.6** (A) e (B) Fecundação do óvulo pelo grão de pólen, em dois estágios (modificado de Raven et alii, 1996).





**Figura 16.7** Esquema de semente exibindo embrião e endosperma (modificado de Raven *et alii*, 1996).

## A Classificação das Angiospermas

A designação **Angiosperma** (angion= vaso e sperma= semente) foi cunhada no século XVII para as plantas que guardavam suas sementes em frutos. Posteriormente, em diferentes sistemas de classificação, as plantas com flores e frutos foram designadas: Subdivisão Angiospermae ou Subdivisão Magnoliophytina ou Classe Magnoliopsida ou ainda Filo Magnoliophyta. Atualmente, pelo Sistema APG II (2003), as angiospermas, apesar de monofiléticas, não receberam ainda uma designação formal, sendo referidas como **clado das Angiospermas**. Envolve dois subgrupos distintos: um grado formado por angiospermas basais (**ANITA**) e um clado denominado **EUANGIOSPERMAS**, composto por: **Magnoliídeas** (6%), **Monocotiledôneas** (19%) e **Eudicotiledôneas** ou **Tricolpadas** (75%).

### A. Grado das Angiospermas Basais ou Grado ANITA

Na investigação de relações filogenéticas entre as angiospermas, através de várias análises genéticas, entre 1990 e 2007, chegou-se ao reconhecimento de um grado basal formado por dois cladoss: o clado *Amborella*-Nymphaeales, que constituiria o provável início da linhagem angiospérmica e o clado seguinte, constituído de Illiciales, Trimeniaceae e Austrobaileyaceae. Das iniciais dos nomes desses grupos vegetais chegou-se à designação **ANITA** para o grado. Dentro do grupo ninfaleano foi, recentemente, incluída a família Hydatellaceae (Saarela *et alii*, 2007). Hoje, o grado basal é pobre em número de espécies e seu registro fóssil também não exibe grande diversidade. Logo, a gran-

de diversificação das angiospermas só foi conseguida tardiamente.

Nas angiospermas basais, o saco embrionário não obedece ao padrão geral angiospérmico (sete células e oito núcleos): o de *Amborella* é composto de oito células e nove núcleos; o das Nymphaeales e o das Austrobaileyales só possuem um núcleo polar na célula central, logo, provavelmente, são desprovidos de dupla fecundação e de endospermia triploide. *Amborella trichopoda*, conforme Friedman (2006), é uma planta muito especial, pois possui um núcleo central a mais, isto é, uma célula extra, estéril, no seu saco embrionário. Assim, poderia estar exibindo um vestígio de um ancestral. *Amborella* é considerado o gênero-irmão para todas as demais angiospermas viventes. Trata-se de um arbusto, com xilema sem vasos, com flores pequenas unissexuais, amarelo-esverdeadas, polinização cruzada e frutos vermelhos, que cresce em substratos inferiores de florestas pluviais da Nova Caledônia, Pacífico Sul (figura 16.8). O reconhecimento da presença de ninfaleanas no Eocretáceo (Friis *et alii*, 2001), época em que os registros indubitáveis de angiospermas aparecem, corrobora essa posição basal do grupo. Fóssis de Nymphaeales foram registrados nas camadas eocretáceas da Formação Crato (Chapada do Araripe) no Brasil, por Mohr *et alii* (2008), sob a designação *Pluricarpellaria peltata* (figura 16.31).

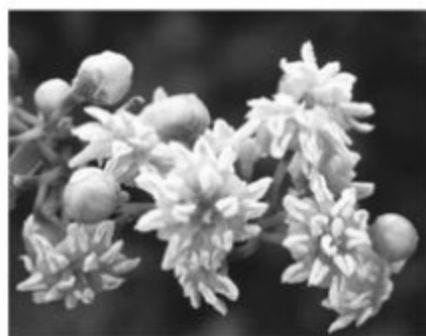
**Chloranthaceae** – plantas aromáticas de família monofilética, com pequenas flores, bissexuadas e zigomorfas, e folhas serradas, com quatro gêneros, herbáceos, arbustivos e arbóreos. Grupo de registro fóssil muito antigo teve a flor de seu gênero *Chloranthus* como um exemplo de flor de angiosperma primitiva. Atualmente, por filogenia molecular, essa família é considerada em posição, ligeiramente, acima do grado **ANITA**. O grão de pólen eocretáceo *Clavatipollenites* é, duvidosamente, atribuído à família, mas *Asteropollis* do Cretáceo Superior é relacionado com certeza a *Hedyosmium* (Friis *et alii*, 2005). Flores de clorantáceas foram registradas no Cretáceo Inferior dos EUA e Cretáceo Superior da Suécia.

### B. Clado Euangiospermas: Magnoliídes

As **magnoliídeas** representam 6% das angiospermas viventes e incluem as formas mais primitivas do clado **Euangiospermas**. Constituem um grupo reconhecido pelo APG II (2003) a envolver as

ordens: Laurales, Magnoliales, Canellales e Piperales. São consideradas como um grupo-irmão para as Monocotiledôneas e Eudicotiledôneas. Têm as seguintes características:

**Folhas** – de forma variada, inteiras ou lobadas, pecioladas, simples, de venação pinada, com veias de ordem superior algo caóticas (figura 16.9).



**Figura 16.8** *Amborella trichopoda*, espécie-irmã das demais angiospermas viventes, arbusto com flores pequenas e unissexuadas, de polinização cruzada, comum nos substratos de florestas pluviais da Nova Caledônia.



**Figura 16.9** Folha de *Annona* sp. magnoliídea ocorrente na Formação Entre-Córregos, Paleógeno da bacia de Aiuruoca (MG). Extraído de Franco-Delgado & Bernardes-de-Oliveira (2004).

**Presença de células oleíferas** – com óleos voláteis (origem do cheiro da noz-moscada, pimenta-do-reino e folhas de louro).

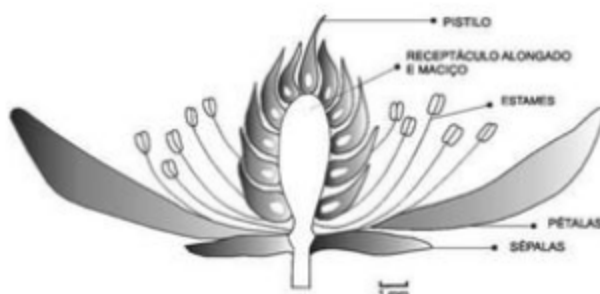
**Flores** – Há dois grupos de magnoliídeas: o das lenhosas e o das herbáceas.

As *magnoliídeas lenhosas* (figura 16.10) têm, geralmente, flores grandes e bissexuais, com muitas peças florais livres, dispostas helicoidalmente sobre um eixo floral longo. Entre elas destacam-se as magnoliáceas (*Magnolia*), as lauráceas (louro) e as anonáceas (fruta-do-conde, graviola).

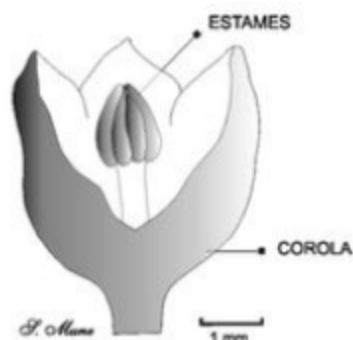
As *magnoliídeas herbáceas ou paleoervas* (figura 16.11) têm geralmente, flores pequenas, unissexuais, apresentando poucas peças florais e carpelos unidos. Entre elas destacam-se as piperáceas (pimenta-do-reino) e as aristolokiáceas (papo-de-peru).

**Grãos de pólen** – com uma só abertura, ou seja monocolpados (figura 16.12).

No Brasil, há ocorrência de Laurales no Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe: *Araripia florifera*, e no Cenozoico, em várias bacias. As Magnoliales, muito diversificadas no cenozoico brasileiro, também estão presentes na paleoflora eocretácea do Crato, com a espécie *Endressinia brasiliana* (Mohr & Bernardes-de-Oliveira, 2004) (figura 16.33).

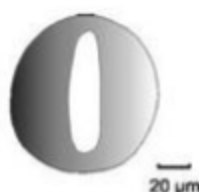


**Figura 16.10** Esquema de flor da magnoliídea lenhosa, grande e bissexuada, com muitas peças florais e dispostas helicoidalmente (modificado de Bold, 1972).



**Figura 16.11** Esquema de flor de magnoliídea herbácea, pequena e unissexuada, com poucas peças florais (*Viola* sp.). Modificado de Barroso (1978).





**Figura 16.12** Grão de pólen monocolpado (desenho de S. Mune).

### C. Clado Euangiospermas: Monocotyledones

As monocotiledôneas (22% das Euangiospermas) constituem um clado com cerca de 56.000 espécies. Caracterizam-se por apresentar:

**Caules** – desprovidos de câmbio vascular (responsável por crescimento secundário), apresentam feixes vasculares primários em disposição dispersa ou alcatória (figura 16.13), ou seja, tem sistema vascular atactostélico.

**Folhas** – cotiledôneas únicas e demais folhas normalmente, apresentando venação paralelinérvia (figura 16.14).

**Flores** – com elementos florais em número normalmente, múltiplos de 3 (figura 16.15).

**Grãos de pólen** – com uma só abertura: monossulcados, monoporados ou ulcerados (figura 16.12), com exina tectada.

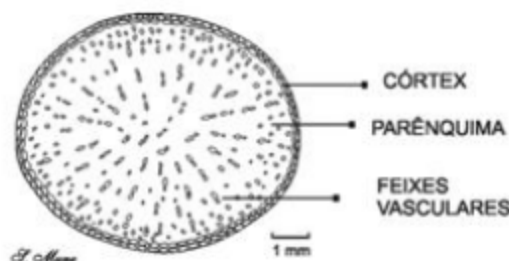
De todas essas feições, são típicas para as monocotiledôneas: possuir um só cotilédono e corpos proteicos triangulares nos elementos de tubos crivados.

Entre elas destacam-se: gramíneas ou poáceas (gramas, milho, arroz, bambus), as liliáceas (os lírios), as aráceas (os antúrios) e as arcaceae/palmae (as palmeiras).

Por evidências bioquímicas e morfológicas, devem ter-se originado de magnolídeas herbáceas do tipo aristolochiáceas ou piperáceas.

A relação filogenética das monocotiledôneas com as demais angiospermas ainda não está clara. Com base em certas feições morfológicas como: trimeria floral, apocarpia, estrutura caulinar atactostélica, vasos presentes apenas nas raízes, grãos de pólen monossulcados, aproximam-se das ninfceais. Alguns botânicos supõem que as monocotiledôneas teriam surgido a partir de formas aquáticas como essas angiospermas basais. Mas, estruturas, como sistema vascular atactostélico, venação pinada em alguns ca-

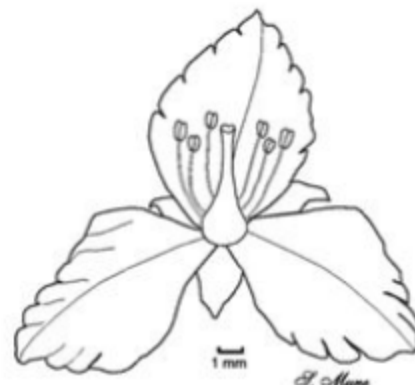
los (acoráceas e dioscoreáceas), um só cotilédono e plastídeos nos elementos de tubos crivados associados a corpos proteicos triangulares, são mais sugestivas de ligações com piperaleas. Assim, *Acorus* estaria na raiz das monocotiledôneas que teriam como grupo-irmão as piperaleas.



**Figura 16.13** Corte transversal de caule esquemático de monocotiledônea (modificado de Raven et alii, 1996).



**Figura 16.14** Folha de monocotiledônea esquemática com venação paralelinérvia (desenho de S. Mune).



**Figura 16.15** Flor de monocotiledônea esquemática com peças florais em múltiplos de 3: sépalas, pétalas e estames (modificado de Oliveira, 1996).

## D. Clado Euangiospermas: Eudicotyledones

As **eudicotiledôneas** – constituem uma classe com cerca de 190.000 espécies. São muito mais diversificadas que as demais angiospermas e caracterizam-se por apresentar:

**Raízes** – pivotantes.

**Caules** – com câmbio vascular resultando em crescimento secundário, com feixes vasculares primários dispostos em anel (figura 16.16).

**Folhas** – geralmente, em arranjo reticulado.

**Flores** – com elementos florais em número, geralmente, múltiplo de 4 ou 5 (figura 16.17).

**Grãos de pólen** – tricolpados, tricolporados ou triporados: sua principal sinapomorfia (figura 16.18).

**Plântula** – com dois cotilédones.

Incluem árvores e arbustos como ipês, quaresmeiras, mangueiras, macieiras, laranjeiras, goiabeiras, cactos e azaléas, além da maioria das ervas não lenhosas, tais como erva-doce, salsa, agrião, alface, aboboreira e margaridas.

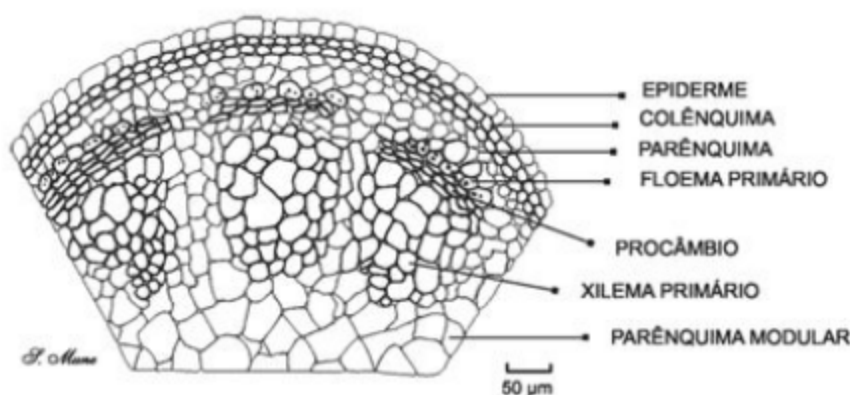


Figura 16.16 Corte transversal de caule esquemático de eudicotiledônea jovem (modificado de Oliveira, 1996).

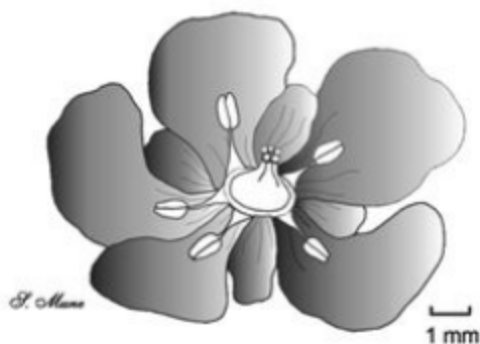


Figura 16.17 Flor de eudicotiledônea com elementos florais em múltiplos de 4 ou 5 (modificado de Stewart & Rothwell, 1993).



Figura 16.18 Grão de pólen com três aberturas (triporado) típico das eudicotiledôneas (desenho de S. Mune).

## Tentativas para Descobrir o Grupo Ancestral das Angiospermas – Métodos de Estudo da Origem e Evolução

Com a finalidade de descobrir e entender a origem e a evolução das angiospermas primitivas, técnicas filogenéticas e bioquímicas têm sido empregadas na análise de angiospermas viventes e fósseis.

### A. Análises Cladísticas ou Filogenéticas (Crane, 1985)

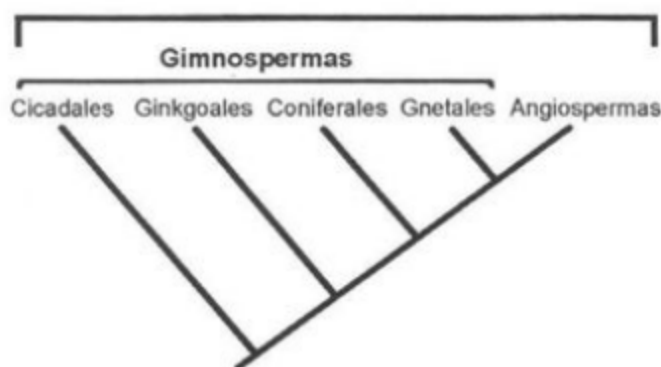
Tendo-se em vista que os ancestrais das angiospermas ainda não foram descobertos ou não foram registrados no documentário fóssil, busca-se definir, através da cladística ou análise filogenética, os principais clados ou ramos das plantas com sementes viventes e esclarecer suas linhagens evolutivas.

Considerando-se apenas as relações filogenéticas entre as quatro divisões de gimnospermas atuais e as angiospermas, Raven *et alii* (1996) apresentam o quadro da figura 16.19. Por esse cladograma, verifica-se que as características morfoanatômicas que definem

as gimnospermas (tais como as sementes e o xilema secundário) também são compartilhadas pelas angiospermas (simplesiomórficas), evidenciando origem comum e maior proximidade com gnetófitas, dada principalmente pelo caráter de dupla fecundação. Entretanto, desde o final dos anos 1990, as relações filogenéticas dos cinco grandes grupos de espermatófitas (Cycadales, *Ginkgo*, Coniferales, Gnetales e Angiospermas) passaram a ser determinadas, exclusivamente, por estudos filogenéticos moleculares. Nesses estudos, foram considerados plastídeos, núcleos e mitocôndrios e acabaram por indicar monofilia para as gimnospermas, ainda que sejam discutíveis até agora suas relações internas, tipo inclusão ou não de Gnetales em coníferas.

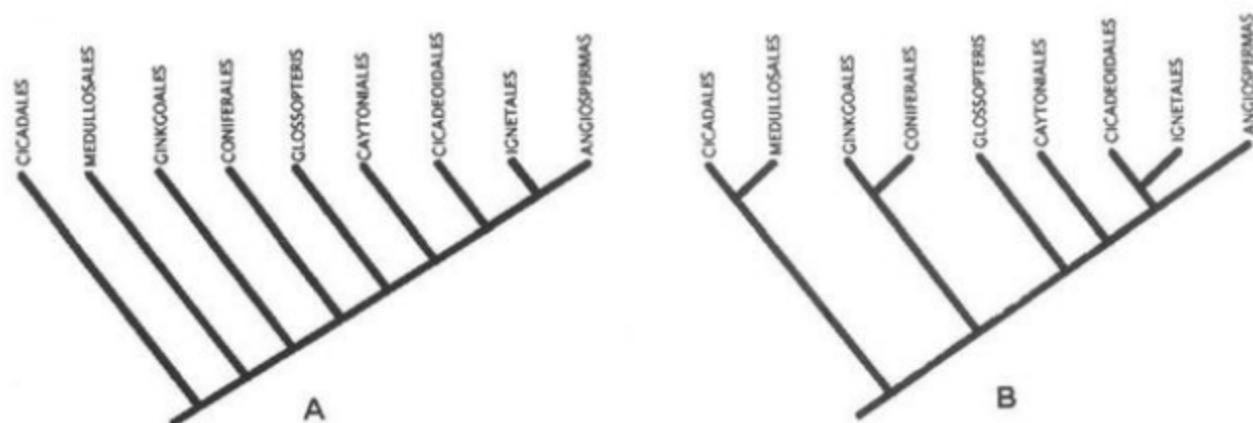
Através do documentário fóssil, tem-se buscado, nos diferentes grupos gimnospermicos, aqueles que apresentam estruturas produtoras de óvulos, com maiores possibilidades de transformarem-se em ovários.

Segundo Raven *et alii* (1996) incluindo, na análise cladística, os grupos fósseis de plantas com sementes aparentados com os atuais ou inteiramente extintos, pode-se reconhecer homologias e esclarecer hipóteses sobre relações evolutivas, chegando-se a dois cladogramas possíveis (figura 16.20A e B).



**Figura 16.19** Relações filogenéticas entre as quatro divisões de gimnospermas viventes e angiospermas (modificado de Raven *et alii*, 1996).





**Figura 16.20** Relações filogenéticas possíveis entre grupos vivos e extintos de espermatófitas (modificado de Raven *et alii*, 1996).

Várias das características clássicas das angiospermas já foram observadas em outros grupos de plantas vasculares. Por exemplo: vasos são conhecidos em algumas gimnospermas (Gnetales-efedráceas) e progimnospermas, enquanto outras gimnospermas (como Caytoniales) incluíam seus óvulos em uma cúpula. Glossopteridales também protegiam seus óvulos por valvas e apresentavam venação penínervia e anastomosada em suas folhas.

De uma maneira ou de outra, os dois grupos mais próximos das Angiospermas, cladisticamente falando, seriam as Bennettitales (Cycadeoidales) e as Gnetales (*Gnetum*, *Ephedra*, *Welwitschia*).

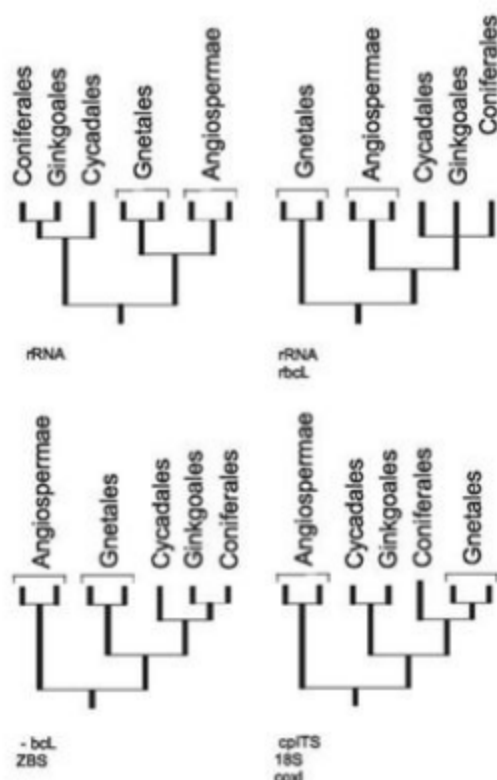
As cicadeoidales ou benetitales, grupo extinto do Mesozoico, que têm relações próximas com as gnetales e angiospermas, apresentavam como essas, estruturas reprodutivas semelhantes a flores (hermafroditas, nesse caso). Nas gnetales, observa-se dupla fecundação (sem formação, contudo, de tecido endospermático triploide). Essa característica, que se crê exclusiva das angiospermas, não pode ser ainda distinguida no documentário fóssil.

Algumas sinapomorfias relativas a órgãos reprodutores definem as angiospermas como grupo monofilético: estames com dois pares de sacos polínicos, anteras com uma camada subepidérmica (endotélio) que permite abertura de microsporângio; microgametófitos (grãos de pólen) com três núcleos e megagametófito com oito núcleos; carpelos especializados providos de estigma; presença de um endosperma triploide originado de dupla fecundação.

## B. Métodos Bioquímicos (Martin *et alii*, 1989)

Análises filogenéticas exclusivamente moleculares começaram a ser usadas mais intensamente a partir dos anos 1990 tendo em vista definir mais claramente as relações entre os cinco grandes grupos vivos de espermatófitas (Cicadales, Ginkgoales, Coniferales, Gnetales e Angiospermas). A grande maioria dos estudos é baseada em regiões de plastídeo, nuclear e mitocondrial, indicando uma origem comum para as espermatófitas. Entretanto, por dados moleculares as angiospermas tiveram sua posição em relação às gimnospermas, várias vezes mudada nos cladogramas, aproximando-se ou distanciando-se das Gnetales, Coniferales e Cicadales (figura 16.21).

Análises de estruturas celulares, aplicadas a ninféáceas (grupo da vitória-régia, ninfea e narciso), têm demonstrado que essas plantas possuem características intermediárias entre as demais angiospermas e as gimnospermas. Mais especificamente, fazendo análise do DNA de *Nuphar polysepalum* (Williams & Friedman, 2002) descobriram que esta espécie de ninféacea tem endosperma diploide, intermediário, portanto, ao das gimnospermas (que é haploide) e ao das angiospermas (que é triploide). Esse fato colocaria essas magnoliídeas herbáceas (paleoervas), possivelmente, na qualidade de elo de ligação entre os dois grupos e a diploidia endospermática como plesiomórfica em relação à triploidia da maioria das angiospermas.



**Figura 16.21** Cladogramas baseados em análise filogenética molecular mostrando as possíveis relações entre os cinco grandes grupos de espermatófitas atuais (modificado de De Soltis *et alii*, 2005).

## Como e Quando Surgiram as Angiospermas – Origem e Evolução da Flor

As primeiras teorias sobre a origem das angiospermas tiveram a origem da flor como ponto de partida fundamental (Dilcher, 1979).

Uma dessas correntes foi designada de teoria **pseudoantial** ou **pseudoântica** ou do **pseudanto**. Considerava a flor como homóloga a um órgão reprodutivo unissexuado de uma gimnosperma (Wettstein, 1935).

As flores primitivas, segundo essa ideia, deveriam ser pequenas, polinizadas pelo vento (anemófilas), unissexuadas e simples. Elas seriam, frequentemente, agregadas sobre eixos longos como inflorescências e possuiriam um único carpelo, que incluiria um só óvulo, com um único tegumento. Segundo a teoria

pseudoantial, vários grupos de amentíferas (= plantas portadoras de amentilho ou amento, i.é, inflorescência em forma de espiga ou ramo pendente com flores pequenas e unissexuadas, por exemplo, Fagales e Juglandales) representariam angiospermas primitivas (figura 16.22).

Ainda hoje, muitos defendem que o ancestral comum das angiospermas possuiria flores pequenas, simples, unissexuadas, de simetria bilateral e de carpelos com um ou poucos óvulos, sem coloração atrativa (desnecessária na anemofilia) e com pétalas e sépalas pouco diferenciadas entre si. Essa ideia ganha fundamentação, agora, com pesquisas genéticas feitas com a espécie *Arabidopsis thaliana* (pequena erva daninha da família Brassicaceae) por Pelaz *et alii* (2000). Essas pesquisas evidenciam que pétalas, estames e carpelos se transformam em sépalas na ausência de um trio de genes que atuam no desenvolvimento da flor (SEPALLATA/ SEP 1/2/3) em associação com outros. Esses genes normalmente ausentes nas folhas, quando introduzidos nelas, permitem que se transformem em peças florais (figura 16.23).

Com base nesta teoria, muitos consideraram as Chloranthaceae na origem das angiospermas e colocaram-nas na transição de Gnetales para Angiospermas.

Uma segunda corrente, que goza de maior aceitação, é a teoria **euantial** ou **euântica** (Arber & Parkin, 1907; 1908). Segundo essa teoria, a flor angiospérmica primitiva seria homóloga a um estróbilo bissexuado, com numerosas partes portando grãos de pólen e partes portando óvulos, em arranjo helicoidal. O perianto seria conspícuo e a polinização se faria, principalmente, por besouros (entomofílica como o é em Welwitschiaceae, por exemplo), (figura 16.24).

Essa teoria busca fundamentação nas magnoliídeas lenhosas (*Magnolia* e outros gêneros afins) como exemplos de um tipo de flor primitiva vivente (figura 16.25).

Com base nessa teoria, acredita-se que as angiospermas primitivas possuíam lenho desprovido de vasos, estames foliáceos, grãos de pólen monossulcados, carpelos numerosos e parcialmente fechados, partes florais livres e arranjadas helicoidalmente. Essa teoria sustenta que a maioria das angiospermas primitivas pertenceu ao complexo ranaliano, um grupo dentro das Magnoliidae (Takhtajan, 1980).

Teoria Pseudoantial ou Pseudoântica ou do Pseudanto

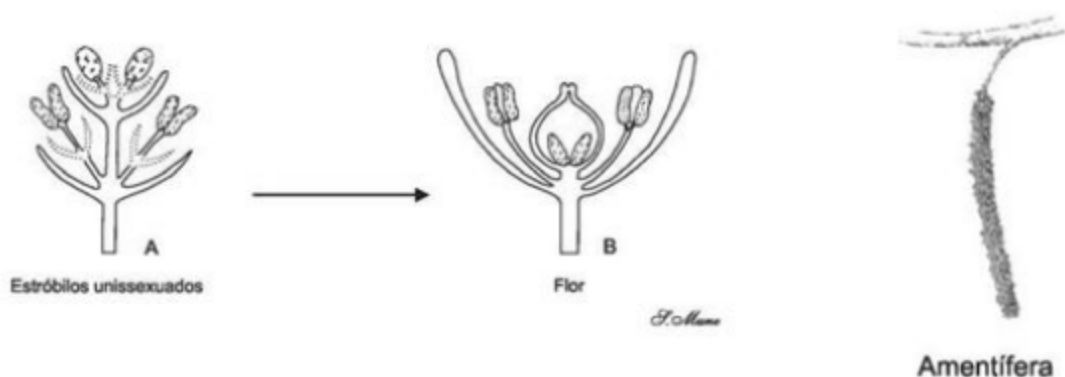


Figura 16.22 Teoria do Pseudanto e um candidato à primeira angiosperma.

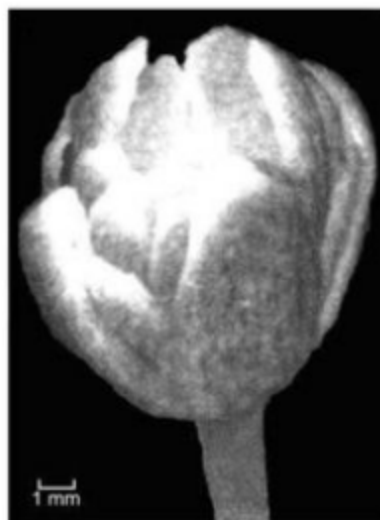


Figura 16.23 Flor primitiva tipo *Arabidopsis* (modificado de Pelaz *et alii*, 2000).

Teoria Euantial ou Euântica ou Antostrobilar

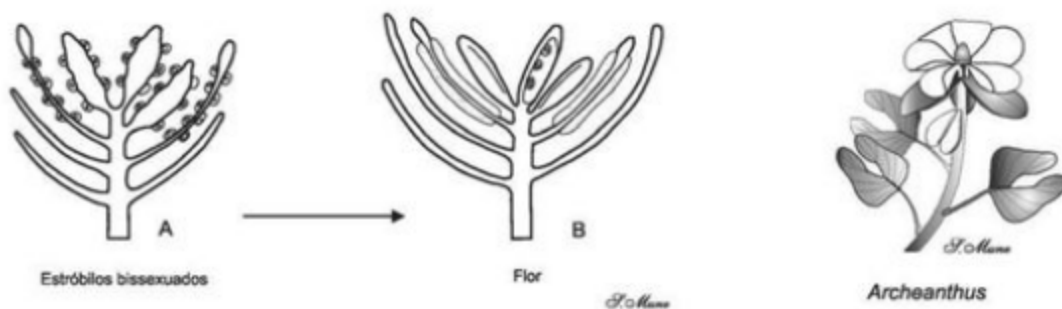


Figura 16.24 Teoria Antostrobilar e um candidato à primeira angiosperma.



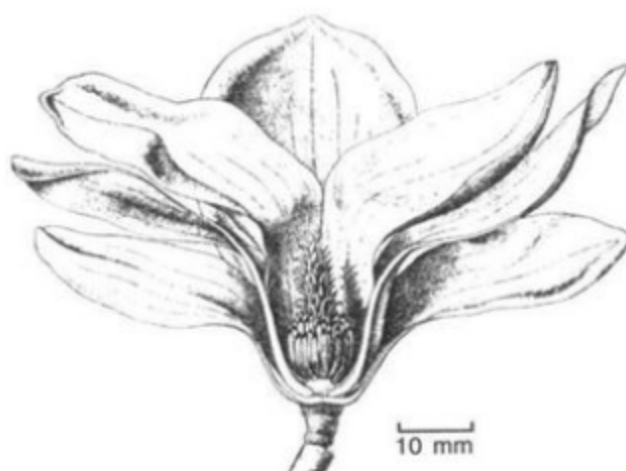


Figura 16.25 Flor primitiva tipo Magnoliidae (modificado de Gola *et alii*, 1965).

Mais recentemente, passou-se a considerar como as angiospermas mais primitivas ou basais aquelas do grupo designado ANITA (Qio *et alii*, 1999). As plantas desse grupo caracterizam-se por apresentar uma combinação de feições que incluem flores pequenas, com poucos órgãos helicoidalmente arranjados em numerosas tépalas, estames laminares com amplos filamentos, muitos carpelos individuais, folhas alternas, e grãos de pólen monoaperturados, com polinização por insetos. Esse grupo inclui Amborellaceae, Nymphaeales e Austrobaileyales (incluindo Illiciaceae/Schisandraceae, Trimiaceae e Austrobaileyaceae). Dentre essas *taxa*, Amborellaceae seria o mais basal (figura 16.8). Acima do grupo ANITA são colocadas as linhagens das magnoliídeas, ceratofiláceas, clorantáceas, monocotiledôneas e eudicotiledôneas (Friis *et alii*, 2006). Um esquema da árvore filogenética evidenciando os grupos basais (ANITA) e as magnoliídeas pode ser visto na figura 16.26.

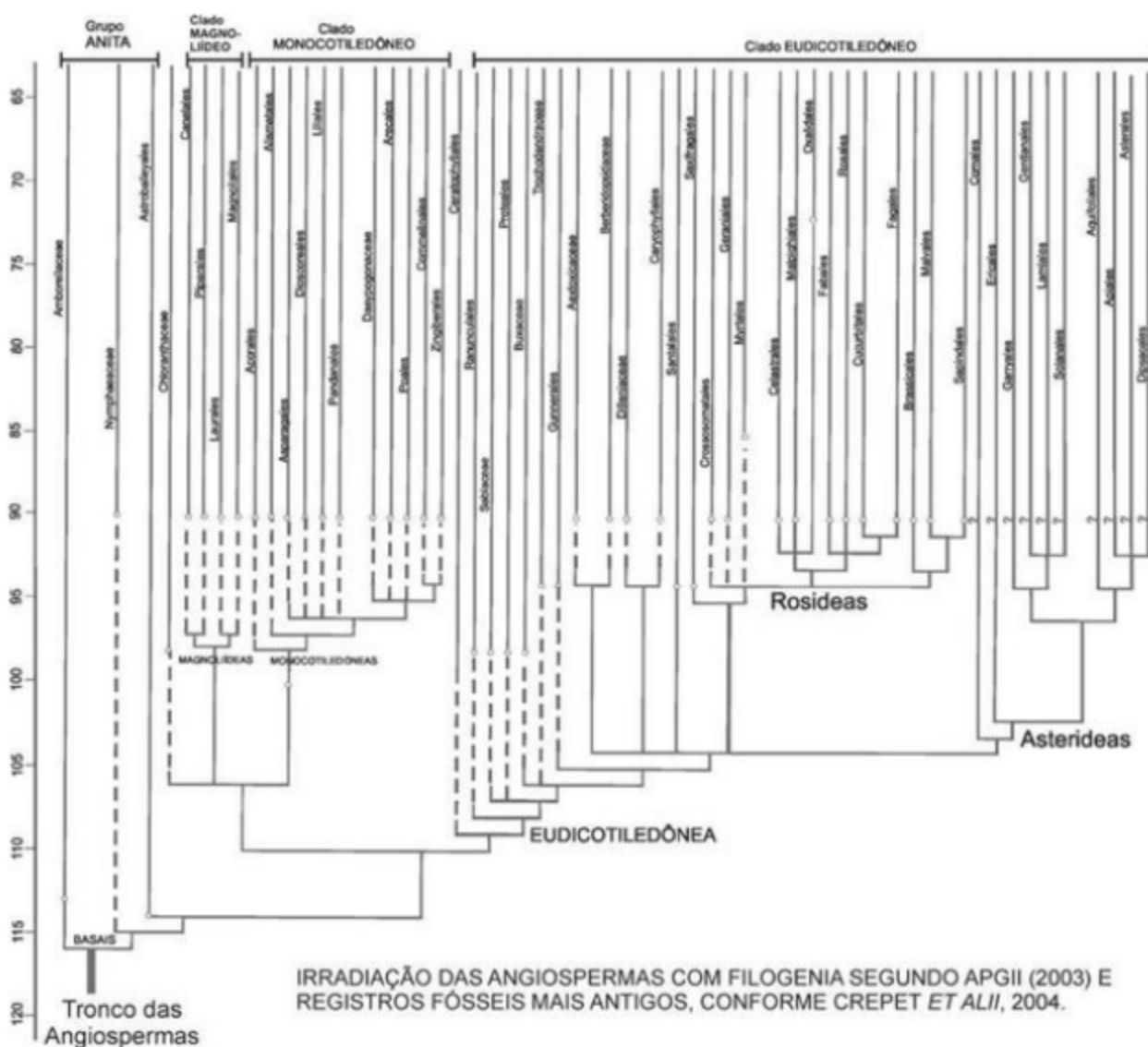
Muitos morfologistas de angiospermas estabeleceram conjuntos de critérios para definir a primitividade, baseados em estudos de angiospermas atuais. Depois voltaram-se para o passado, buscando no documentário fóssil os ancestrais que pudessem satisfazer esses critérios. Assim, o documentário fóssil tornou-se desapontador, pois nem sempre se ajustava a esses critérios e nem sempre se mostrava claro quanto a “elos de ligação”.

Como resultado desse tipo de abordagem, tanto fetos como a maioria dos grandes grupos gimnospermas (Pteridospermales, Caytoniales, Coniferales, Cycadeoidales, Gnetales, Glossopteridales e Pentoxylales) têm sido propostos várias vezes como ancestrais das angiospermas.

Durante os anos 1980 e 1990, muitas pesquisas envolvendo a evolução inicial e a história subsequente das angiospermas foram desenvolvidas por vários pesquisadores. Muitos desses estudos tornaram-se possíveis graças à descoberta de um grande número de flores cretáceas e um melhor entendimento das sequências sedimentares onde foram achadas (ver Friis *et alii*, 2006).

Os grãos de pólen fornecem informações inestimáveis sobre padrões biogeográficos e composição vegetacional durante as fases iniciais de radiação das angiospermas, mas as fontes fundamentais para o entendimento dos padrões evolutivos e de radiação são os meso e os macrofósseis. Órgãos reprodutivos com detalhes estruturais preservados são particularmente úteis.

As primeiras angiospermas experimentaram uma grande variedade de métodos de reprodução. Algumas formas foram polinizadas na água, outras pelo vento e outras ainda por animais. Aquelas polinizadas por vetores animais são as que se diversificaram extremamente. A associação entomofilia e angiospermas primitivas está bem fundamentada (Dilcher, 2000).



IRRADIAÇÃO DAS ANGIOSPERMAS COM FILOGENIA SEGUNDO APGII (2003) E REGISTROS FÓSSEIS MAIS ANTIGOS, CONFORME CREPET *ET ALII*, 2004.

**Figura 16.26** Irradiação das angiospermas com filogenia segundo APG II (2003) e registros fósseis mais antigos, conforme Crepet *et alii* (2004).

O registro de megafitofósseis oferece diferentes pontos de vista sobre as angiospermas primitivas. A Formação Yxian (do limite Barremiano–Aptiano, Nordeste da China) e a Formação Santana (Neoptiano do Nordeste do Brasil) possuem angiospermas preservadas mostrando que grandes estruturas reprodutivas, provavelmente flores vistosas, estavam presentes na história inicial do grupo (Dilcher, 2000). Já o estudo de flores, frutos, sementes e estames do Barremiano Superior (?) ao Albiano de Portugal e da América do Norte, contrariamente, mostram que partes

reprodutivas angiospémicas eram, geralmente, muito pequenas durante esse intervalo de tempo e que as flores eram, predominantemente, simples e constituídas de poucos elementos florais (Crane *et alii*, 1995; Friis *et alii*, 2000).

Portanto, como bem resumem Raven *et alii* (1996) angiospermas do período Cretáceo eram variáveis em relação ao número de suas partes florais, sendo este número alto ou baixo em diferentes representantes da divisão. Com a evolução seguindo seu curso, e as relações com os polinizadores tornando-se mais



estreitas, os padrões florais tornaram-se mais estereotipados, com as quatro seguintes tendências evidentes:

- A partir de flores com muitas partes, indefinidas em número, as flores evoluíram para poucas partes, definidas em número.
- O número de tipos de partes foi reduzido de quatro, na flor primitiva, a três, dois e, algumas vezes, um, nas flores mais avançadas. O ramo diminuiu, tanto que o arranjo em espiral das partes não é mais evidente. As partes florais tornaram-se fundidas.
- O ovário tornou-se ínfero, ao invés de súpero.
- A simetria radial (actinomorfa) da flor primitiva deu lugar à simetria bilateral (zigomorfa), nas flores mais avançadas.

## O Documentário Pré-cretáceo de Supostas e Comprovadas Angiospermas

A diversidade taxonômica dos fósseis barremianos-aptianos encontrados no oeste de Portugal (Friis *et alii*, 1999; 2000a, b; 2005) e neoaptianos, no nordeste do Brasil (Mohr *et alii*, 2007) evidencia uma maior antiguidade para as angiospermas.

Restos de supostas angiospermas do Paleozoico Superior não apresentam qualquer evidência confiável.

Além disso, se as cicadeoides ou benetitais, que apresentavam relações próximas às gnetales e às angiospermas, só apareceram no registro fóssil a partir do Triássico, bem como as próprias gnetaleas, esse provavelmente é o limite mais antigo para o aparecimento das angiospermas.

Anderson & van Wyk (1999) foram mais além quando consideraram que se as angiospermas, as benetitopsidas e as gnetopsidas são grupos-irmãos, então, a origem das plantas com flores deve ser procurada ou esperada no Spatiiano ou Olenekiano (final do Triássico Inferior). As angiospermas poderiam ser vistas como uma expressão da radiação explosiva da vida vegetal continental, posterior à extinção do final do Permiano.

Após uma avaliação cuidadosa de todo o documentário fóssil Triássico e Jurássico, Hughes (1976) e Doyle (1978) chegaram à conclusão de que nenhuma evidência fóssil angiospérmica mais antiga que as eocretáceas até então encontrada, era comprovada.

Conforme ressaltam Stewart & Rothwell (1993), há, contudo, megarrastos vegetais pré-cretáceos que compartilham uma ou outra característica com angiospermas. É razoável concluir que as primeiras angiospermas não floresceram completamente prontas de repente, ainda que sua evolução e subsequente diversificação, no Cretáceo, tenham ocorrido de maneira relativamente rápida, geologicamente, falando. Logo, esses megarrastos vegetais anteriores ao Eocretáceo poderiam estar registrando tentativas evolutivas frustradas ou não em direção à angiospermia completa.

Em sedimentos triássicos e jurássicos de várias partes do mundo, ocorrem alguns fitofósseis que chamaram a atenção dos paleobotânicos por suas feições semelhantes às das angiospermas. São fósseis que, por sua preservação ruim ou por ausência de maior número de espécimes, permanecem sem uma determinação sistemática definitiva.

Anderson & van Wyk (1999) intitulam o tempo entre Triássico final e Cretáceo inicial (Rético ao Valangiano) de "Fase de Dormência" para as Angiospermas. Presumem que, durante a fase de maturidade das coníferas, benetitais e pentoxilales (Jurássico a início do Cretáceo), as angiospermas estiveram em braditelia ou lentidão evolutiva. Quase nenhum registro conhecido de sua existência foi deixado. Entre essas raras evidências destacam-se:

### A. *Sanmiguelia lewisii*

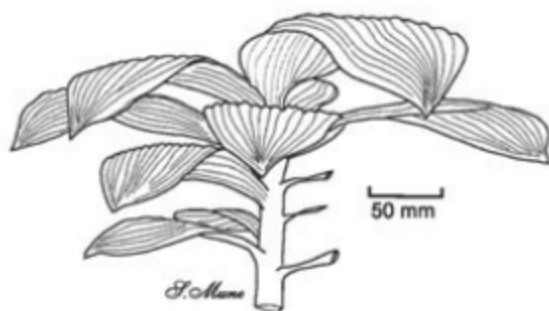
Planta do Triássico Superior da Formação Dolores, no Sudoeste do Colorado e do Grupo Dockum, Noroeste do Texas (EUA). Essa planta foi registrada pela primeira vez por Brown (1956). Vários autores, tais como Tidwell *et alii* (1977) e Cornet (1986), tentaram resolver suas afinidades botânicas enigmáticas. Em seu aspecto geral, *Sanmiguelia* seria uma planta de 60 cm de altura, com folhas plicadas ou pregueadas longitudinalmente, como as de uma palmeira, dispostas helicoidalmente, em torno de um caule cônico (figura 16.27). Suas folhas elípticas largas, com ápice agudo e base embaixada, apresentam venação paralela de quatro ordens convergindo para o ápice e algumas raras veias transversais. Seus estômatos eram abundantes. Com base no material procedente do Noroeste do Texas, Cornet (1989) acrescentou outros detalhes, tais como caules lenhosos com uma zona de



xilema secundário. Órgãos reprodutivos ocorrentes em associação, nas mesmas camadas que as folhas (mas não conectados organicamente a elas), poderiam ser interpretados como relacionados a esse táxon. Entre esses órgãos destacados têm-se: *Synangispadixis* (estróbilo masculino/flor estaminada), *Axelrodia* (supostos carpelos envolvidos por brácteas com possível ápice tipo estigma e sutura ventral. Seus óvulos seriam anátropos, produzidos aos pares e bitegumentados. A polinização poderia ter sido entomófila.

Conforme ressaltaram Taylor & Taylor (1993), uma dificuldade típica do trabalho paleobotânico é interpretar órgãos cuja preservação e morfologia dificultam estabelecer homologias. Assim, antes da descoberta dos órgãos reprodutores associados, Tidwell *et alii* (1977) foram levados a interpretar *Sanmiguelia* com afinidades morfológicas com monocotiledôneas (tipo *Veratrum* das Liliáceas). Outros (tais como Read & Hickey, 1972) consideraram-na com características foliares semelhantes a cicadófitas. Por sua vez, Cornet (1989), com base em seus estudos, considerou *Sanmiguelia* como possível angiosperma primitiva, combinando características de mono- e de eudicotiledôneas.

O fato é que esse conjunto de fósseis triássicos ainda carece de algumas evidências conclusivas para ser considerado pertencente a angiospermas.



**Figura 16.27** *Sanmiguelia lewisii* – Porção basal da planta (modificado de Stewart & Rothwell, 1993).

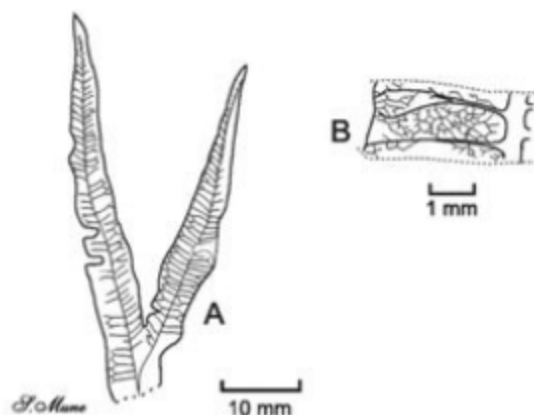
### B. *Furcula granulifera*

Do Triássico Superior da Groenlândia. São folhas lanceoladas, de margem inteira, cuja lâmina foliar se dicotomiza na região mediana (Harris, 1932).

Essa lâmina é percorrida por uma veia mediana que também se dicotomiza. Dessa veia mediana partem veias laterais anastomosantes, formando um

retículo de aréolas mal definidas, lembrando venação de dicotiledônea. Têm 15 cm de comprimento. Suas cutículas exibem estruturas estomáticas sindetocécicas cutinizadas. Os estômatos são ovais e, ligeiramente, escondidos.

Sua venação e tipo estomático são sugestivos de vários grupos vegetais, entre os quais estariam as angiospermas, mas sua lâmina bifurcada é semelhante às de algumas cicadófitas e pteridospermas (figura 16.28A e B).



**Figura 16.28** *Furcula granulifera*. (A) Lâmina foliar dicotômica mostrando veia mediana também dicotômica. (B) Detalhe da venação reticulada (Modificado de Stewart & Rothwell, 1993).

### C. *Archaeofructus liaoningensis*

Até pouco tempo atrás, o fóssil mais antigo, seguramente, atribuído às angiospermas era do Cretáceo Inferior da Austrália (115 milhões de anos aproximadamente). Entretanto, já há tempo, os biólogos evolucionistas acreditavam que as angiospermas, que apresentam cruzamento reprodutivo através da polinização por aves e insetos, apareceram há 150 milhões de anos. Mais recentemente, Sun *et alii* (1998) descreveram, do limite Barremiano-Aptiano do norte da China do Jurássico Superior-Cretáceo Inferior do Norte da China (Formação Yixian), uma importante descoberta: uma das flores mais antigas do mundo (~ 125 milhões de anos). Essa descoberta vem confirmar aquela previsão. Trata-se de dois ramos de mais de 8,5 cm de comprimento, aos quais de prendiam 60 “vagens”/folículos formados por carpelos conduplicados, preservados por limonitização num

calcário laminado semelhante ao do Membro Crato (Formação Santana, Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe), mas, sem preservação de estrutura. Quando sua abertura foi forçada pelos pesquisadores, do interior dos carpelos saltaram algumas sementes ainda imaturas. Essas sementes tinham preservação de matéria orgânica. *Archaeofructus* seria desprovido de pétalas, portando apenas uma haste com carpelos. A planta nascia embaixo d'água. Seus ramos se prolongavam até a superfície aquática, sustentando suas sementes e órgãos reprodutivos acima da superfície. Seria uma pré-flor. Teria uma estrutura básica magnolioide (figura 16.29A e B).

As espécies *Archaeofructus liaoningensis*, *A. sinensis* (Sun *et alii*, 2002) e *A. eoiflora* (Ji *et alii*, 2004) constituem a família Archaeofructaceae, que corresponde a uma nova família basal angiospérmica (figura 16.29A, B e C). Essa família de plantas aquáticas herbáceas de idade mínima de 124,6 milhões de anos, procedente da Formação Yixian, Liaoning, China, constitui um clado-irmão para todas as demais angiospermas por análises morfológicas. Em seus eixos reprodutivos faltam pétalas e *A. liaoningensis* e *A. eoiflora* portam prováveis estames pareados abaixo de carpelos conduplicados, portanto seriam possíveis estruturas bissexuadas (Sun *et alii*, 2002 e Ji *et alii*, 2004).

## Local de Origem das Angiospermas

Se realmente as angiospermas apareceram antes do Cretáceo por que são raras suas evidências fósseis antes do Cretáceo médio (Cenomaniano)? Há duas tentativas para explicar esse fato:

### A. Hipótese de Origem em Terras Altas

Explica que as angiospermas evoluíram em escarpas inferiores a médias de regiões montanhosas tropicais, longe dos sítios deposicionais, não tendo oportunidade de se fossilizarem (Axelrod, 1952).

Alguns pesquisadores (Scott *et alii*, 1960) contra-argumentam essa hipótese levantando a questão: por que nem mesmo os grãos de pólen produzidos por

essas plantas de montanha não foram preservados no documentário fóssil? Os defensores da hipótese apresentam como possíveis explicações ou razões: a) a natureza delicada da exina; b) a dificuldade de distinguir grãos de pólen das primeiras angiospermas daqueles de gimnospermas; c) o pequeno tamanho da população inicial e d) a pequena quantidade de grãos de pólen produzida devido à provável entomofilia.

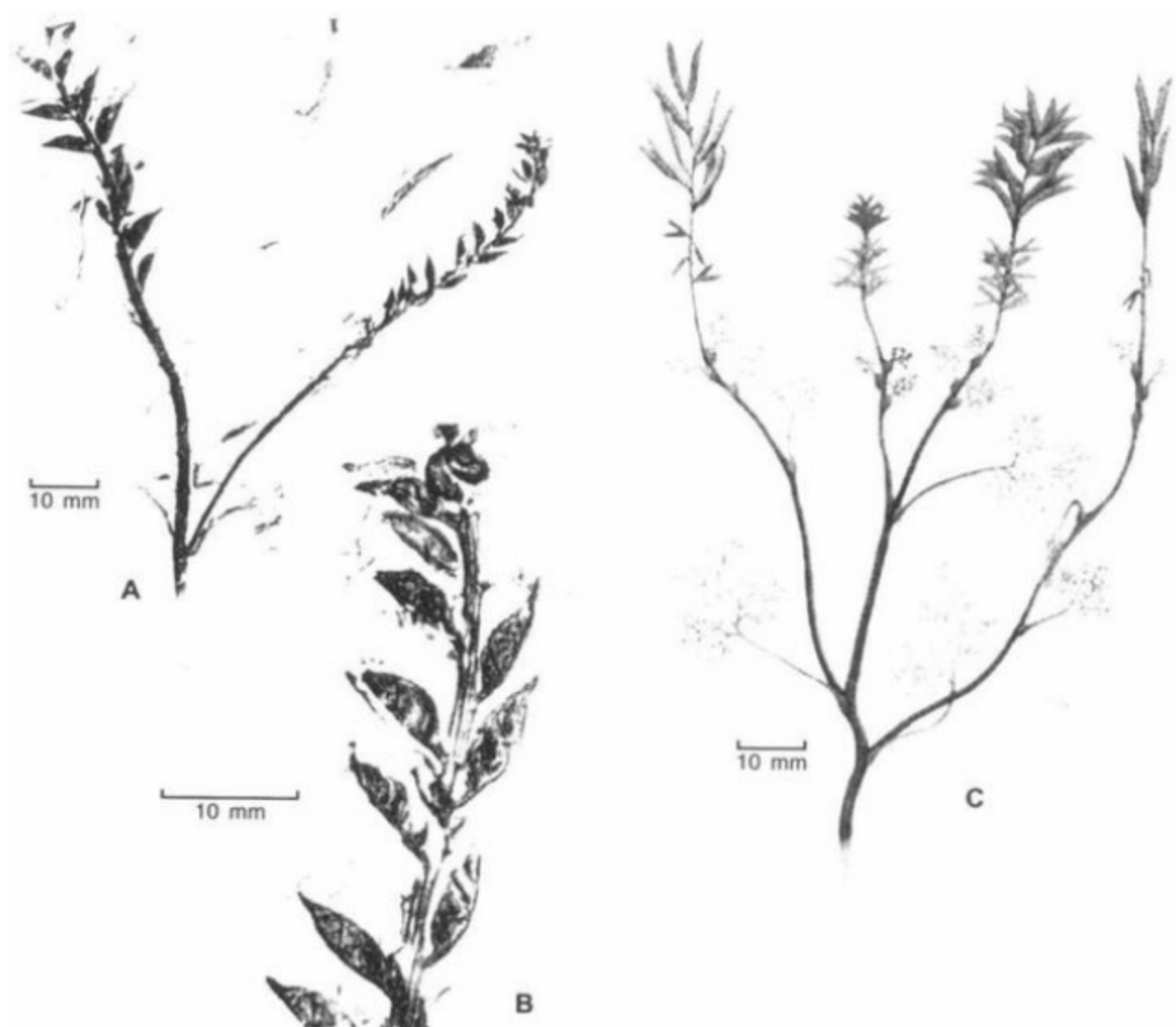
### B. Hipótese da Dificuldade de se Reconhecer uma Angiosperma Fóssil

Por essa hipótese, a falta de documentário pré-cretáceo seguro seria decorrente da dificuldade de se precisar o que é uma verdadeira angiosperma e que conjunto de caracteres é suficiente para reconhecê-la. Quando são tomados como imprescindíveis na definição da angiospermia, certos caracteres, tais como dupla-fecundação e desenvolvimento do endosperma triploide (3N), difíceis se não impossíveis de serem detectados no registro fóssil, talvez nunca se possa reconhecer as angiospermas mais primitivas.

É possível que as angiospermas mais primitivas não tenham atingido o conjunto completo de feições angiospérmicas de uma só vez, já que a evolução vegetal (como bem ressaltou Boureau, 1971) acontece em diferentes proporções ou velocidades nos diferentes órgãos vegetais. Assim, as angiospermas primitivas teriam pouca ou nenhuma semelhança com as mais familiares atuais.

Considerando-se a premissa básica de que o sítio de maior diversidade atual corresponde ao sítio de origem de um grupo, hoje, a ideia mais aceita é aquela que as angiospermas surgiram nos trópicos e depois expandiram-se em direção aos polos (Axelrod, 1959). Esse fato se evidencia pela alta porcentagem de *taxa* primitivos viventes nos trópicos e pelos registros paleontológicos. Brenner (1976) demonstrou por dados palinológicos que o primeiro aparecimento de grãos de pólen tricolpados está em rochas continuamente mais jovens, quando se vai do Equador para os polos. O registro foliar também evidencia uma origem tropical e subsequente radiação em direção aos polos (Lidgard & Crane, 1990).





**Figura 16.29** (A) *Archaeofructus liaoningensis* (modificado de Sun *et alii*, 1998). (B) Detalhe da frutificação. (C) *Archaeofructus sinensis* (modificado de Sun *et alii*, 2002).

Os grãos de pólen monossulcados angiospérmicos, por sua diversidade, evidenciam que a área norte-ocidental da Gondwana (partes Noroeste da África e Nordeste da América do Sul) representa o sítio mais provável para o início da radiação do grupo (Doyle, 1984). Trata-se da área “Equatorial Árida de Vakhrameev (1983, *apud* Meyen, 1987). Essa palinoflora inclui formas indicativas de condições semiáridas e fundamenta a sugestão de Stebbins (1974) de que as angiospermas mais primitivas teriam se originado e se diversificado em condições semiáridas.

Há outras teorias sugerindo que as angiospermas mais primitivas se originaram na porção leste da Groenlândia, que se separou da Laurásia e moveu-se para o Norte durante o Jurássico (Takhtajan, 1987) ou na porção Leste da Ásia (via Indonésia), como defendeu Burger (1990).

Os grãos de pólen dispersos têm fornecido algumas indicações em relação à diversidade das possíveis angiospermas primitivas; contudo, a afinidade do grupo e sua origem ainda estão longe de se estabelecerem geográfica, estratigráfica e biologicamente.



## Eocretáceo (Hauteriviano–Aptiano): Fase da “Irradiação Silenciosa”

Durante o Eocretáceo (desde o Hauteriviano ao Aptiano), Anderson & van Wyk (1999) reconheceram a Fase de “Irradiação Silenciosa” das angiospermas. Por cerca de 10 milhões de anos, as angiospermas, ainda não muito visíveis, sofreram sua primeira fase de irradiação inferida. Teria sido, aproximadamente, no Hauteriviano, que o grupo-tronco (angiospermas basais) diferenciou-se e diversificou-se para dar origem às ninfais, a várias linhagens das magnoliídeas e às monocotiledôneas (figura 16.26).

As angiospermas estavam se tornando notáveis como parte da vegetação do planeta, no Eocretáceo. Seus registros são encontrados por quase toda a Terra, no final deste intervalo, exceto para as mais altas latitudes. As primeiras evidências da irradiação dessas plantas estão associadas a áreas costeiras, onde os continentes estavam se separando ou onde montanhas estavam se erguendo ou ainda onde mares rasos e lagos estavam sendo soterrados por cinza ou lama calcária. Todos esses habitats perturbados davam oportunidade para plantas de crescimento rápido, gerações curtas e “ervas daninhas” se estabelecerem e se espalharem (Dilcher, 2000).

Essas angiospermas primitivas incluíam formas herbáceas e algumas eram aquáticas. Porém, muitas das folhas das angiospermas eocretáceas parecem ter sido destacadas de plantas lenhosas, algumas das quais eram sazonalmente decíduas.

### A. Fósseis Eocretáceos

Hickey & Doyle (1977) reconheceram, até aquele momento, como os megafósseis de angiospermas fidedignos mais antigos, alguns restos de folhas simples de venação pinada do Neocomiano (Berriasiano – Hauteriviano) da Sibéria.

Embora alguns autores, recentemente, tenham registrado, em rochas neojurássicas, fósseis comprovadamente relacionados a angiospermas, a maioria esmagadora de dados disponíveis aponta o Eocretáceo como a idade de desenvolvimento e da primeira irradiação delas.

O documentário polínico, indubitavelmente, angiospérico mais antigo que se conhece, data do início do Cretáceo (Neovalangiano–Eo-hauteriviano) de mais de 130 milhões de anos. Consiste em grãos de

pólen pequenos, inaperturados ou monoaperturados de exina reticulada-columelada da seção paleoequatorial de Israel (Brenner, 1984). Também há registros de grãos de pólen de angiospermas em estratos hauterivianos da Inglaterra, então, pertencente à paleozona equatorial árida (Hughes & McDougall, 1987).

Portanto, a primeira fase de maior irradiação das angiospermas foi iniciada durante o Hauteriviano/Barremiano e, nesse intervalo, as angiospermas já exibiam uma considerável diversidade e eram geograficamente espalhadas (Mohr & Friis, 2000).

No Brasil, grãos de pólen monocolpados da espécie *Transitoripollis crisopolensis*, atribuíveis às angiospermas, têm seu primeiro aparecimento no andar Barremiano (aproximadamente 125 milhões de anos), enquanto os tricolpados só aparecem no Aptiano inferior (cerca de 120 milhões de anos). No Aptiano Superior – Albiano Inferior há uma notável acentuação da diversidade das angiospermas (Dino, 1997).

A grande diversidade polínica angiospérica (expressa por muitas feições distintas, tais como tamanho, forma, estrutura de exina, natureza e posição da abertura e tipo de ornamentação) permite reconhecer algumas linhagens de angiospermas modernas entre os fósseis do Cretáceo Inferior e médio, enquanto outras devem ser ainda identificadas e, por outro lado, alguns fósseis devem ter pertencido a linhagens extintas (Dilcher, 1997).

### B. Folhas Eocretáceas

O estudo evolutivo e estratigráfico das folhas de angiospermas só se tornou possível após o desenvolvimento do esquema de classificação arquitetural de venação desenvolvido por Hickey (1973) e outros paleobotânicos (tais como Mouton, 1967, 1972, 1976; Dilcher, 1974). Hickey & Wolfe (1975) examinaram mais de 1.000 gêneros de dicotiledôneas de 135 famílias e desenvolveram um esquema de classificação baseado em caracteres foliares básicos (com maiores chances de preservação nas folhas fósseis), tais como padrão de venação, margem e forma foliar. Usando-se esses dados, foi possível criticamente examinar as folhas angiospéricas do Cretáceo Inferior do Grupo Potomac nos E.U.A., na tentativa de identificar as características que podem ser consideradas como primitivas (Hickey & Doyle, 1977).

O padrão de venação apresentou quatro níveis evolutivos distintos que foram assim descritos:

- De formas foliares de primeira categoria (mais primitivas) – apresentavam venação secundária e de ordem superior irregulares e espaço entre as veias (áreas intercostais) de tamanho e forma irregulares.
- De formas foliares de segunda categoria – apresentavam venação secundária mais regular e venação terciária e áreas intercostais irregulares.
- De formas foliares de terceira categoria (dicotiledôneas mais modernas) – com venações terciárias regulares e aréolas (áreas entre as veias terciárias) irregulares em tamanho e orientação.
- De formas foliares de quarta categoria (mais evoluídas) – apresentando as aréolas de tamanho e forma uniformes.

Entre as formas mais antigas de angiospermas reconhecidas para a América do Norte (do Barremiano – Aptiano) – Zona I do Grupo Potomac (formações Patuxent e Arundel – Leste dos EUA), Hickey & Doyle (1977) registraram seis gêneros ligados às eudicotiledôneas, alguns com nomes bem familiares: *Ficophyllum*; *Proteaephyllum*; *Vitiphyllum*; *Celastrorphyllum* e *Rogersia*. Dois outros gêneros são ligados às monocotiledôneas: *Acaciaephyllum* e *Plantaginopsis* (figura 16.30).

Embora o documentário fóssil inicial das angiospermas seja ainda muito incompleto, estudos desse tipo fornecem uma base para testar hipóteses sobre a evolução de grãos de pólen e de folhas, num tempo relativamente próximo ao da irradiação inicial das angiospermas.

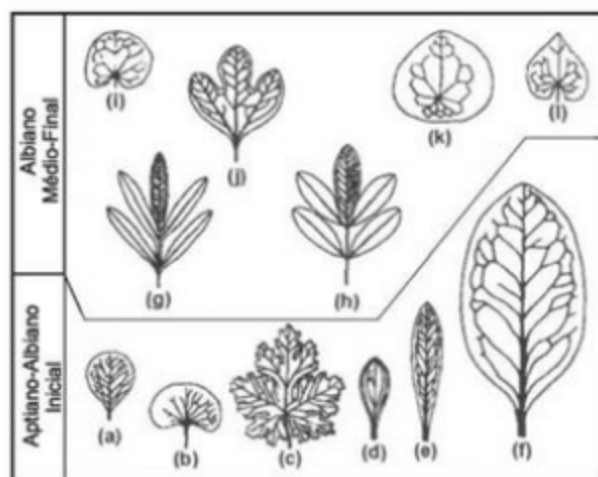
Entretanto, esses fósseis não representavam mais que 2% do número total de restos foliares da Zona I.

É importante, contudo, ter em mente que nem todas as características foliares representam estágios na evolução das folhas. Algumas feições morfológicas e anatômicas (tamanho foliar, tipo de margem e de ápice) correspondem a adaptações a nichos ecológicos no qual a planta viveu, ou simplesmente um estágio juvenil de desenvolvimento.

### C. Análise Cuticular de Folhas Fósseis

Os estudos da composição química e da espessura da cutícula, da morfologia das células epidérmicas, das presenças de tricomas, glândulas e escamas, e da

organização do complexo estomático têm se revelado como importantes instrumentos na identificação e análise de folhas fósseis de angiospermas, apresentando características diagnósticas na determinação de níveis familiares, genéricos e específicos (Upchurch, 1984).



**Figura 16.30** Formas foliares eocretáceas (modificada de Hughes, 1994).

Provavelmente, as folhas mais antigas do Hemisfério Sul, com características angiospérmicas, são de idade barremiana-aptiana, registradas no Sudeste da Austrália (McLoughlin, 2000). De idade aptiana são algumas folhas da Formação Baqueró, da Patagônia, Argentina (Romero & Archangelsky, 1986). São folhas simples pinadamente lobadas, com margem serrada, venação craspedódroma e terciária ao acaso. A maioria das feições foliares sugere afinidades com Hamamelidaceae.

Ligeiramente mais jovem é a paleoflora neoaptiana da Formação Santana, Bacia do Araripe (Nordeste do Brasil). Nela ainda há um predomínio de formas gimnospérmicas sobre as de angiospermas (perfazendo estas uns 25% do total). Apresentam certa diversificação entre ninfaleanas, magnoliídeas (magnoliales e laurales), monocotiledôneas e possíveis eudicotiledôneas.

No Membro Crato (basal da Formação Santana), estão registradas as presenças de estruturas ninfaleanas praticamente completas (*Pluricarpellatia peltata* – por Mohr *et alii* (2008) figura 16.31; estruturas foliares e reprodutivas de magnoliídeas designadas *Araripia florifera* Mohr & Eklund, 2003 (forma basal de laurales similar a Calycanthaceae, figura 16.32) e



*Endressinia brasiliana* Morh & Bernardes-de-Oliveira, 2004 (eixo ramificado portando folhas ovóides e várias pequenas flores terminais bissexuadas com estaminódios nascidos sobre um receptáculo achatado e com glândulas (figura 16.33). Ainda como estruturas reprodutivas de magnolífideas citam-se: um folículo (fruto monocarpelar) (figura 16.34) mencionado por Dilcher *et alii* (2000) e descrito por Barreto *et alii* (2000), comparável a um folículo de *Archaeanthus linnenbergeri* (da Formação Dakota, Cretáceo Superior dos EUA) e um fruto alado (figura 16.35), caliciforme, sincárpico e tetralocular (*incertae sedis*) descrito por Barreto *et alii* (2001). Dentre as monocotiledôneas citam-se formas aquáticas (figura 16.36), descritas, inicialmente, como *Nymphaeites hoffati* por Duarte (1985), posteriormente, designadas *Trifurcatia flabellata* por Mohr & Rydin (2002) e recombina para *Klitzschophyllites flabellata* por Mohr *et alii* (2006). Esta apresenta caracteres plesiomórficos e apomórficos, tratando-se da mais antiga monocotiledônea do Eocretáceo. Com base nesse material os referidos autores fazem considerações

paleoecológicas e tafonômicas interessantes ao ressaltarem que essas plantas exibem feições adaptativas a ambientes, pelo menos, sazonalmente secos, tais como presença de uma só folha por eixo e margem dentada espiniforme. Também apresentam corpúsculos possivelmente glandulares entre os dentes que poderiam ser adaptações para vida em ambiente hipersalino. Teriam sido soterradas com formas autóctones e alóctones, estas para ali trazidas por eventos de tempestades, num transporte rápido, sob clima semiárido/árido. Três sínteses do conhecimento ou avaliações gerais da paleoflora do Crato foram realizadas: a primeira por Mohr & Friis (2000); a segunda por Bernardes-de-Oliveira *et alii* (2002) e a terceira por Mohr *et alii* (2007).

No Membro Romualdo (topo da Formação Santana), Duarte (1985) identificou a presença de duas angiospermas aquáticas (lacustres) sendo uma ninféacea (*Nymphaeites hoffati*) hoje considerada a monocotiledônea *Klitzschophyllites flabellata* e uma *incertae sedis* (*Choffatia francheti*) ambas ocorrentes também no Aptiano de Portugal.



**Figura 16.31** *Pluricarpellatia pellata*. Reconstrução do holótipo, extraída de Mohr *et alii* (2008).





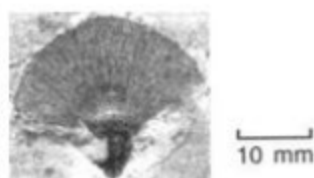
**Figura 16.32** *Araripia florifera* da Formação Santana. Foto extraída de Mohr & Eklund (2003).



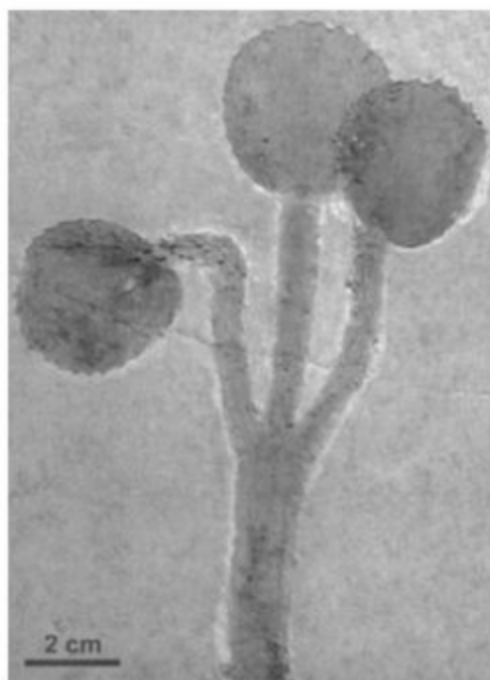
**Figura 16.33** *Endressinia brasiliana* da Formação Santana. Foto do holótipo, extraída de Mohr & Bernardes de Oliveira (2004).



**Figura 16.34** Fruto monocarpelar da Formação Santana, descrito por Barreto *et alii* (2000).



**Figura 16.35** Fruto alado da Formação Santana, descrito por Barreto *et alii* (2001).



**Figura 16.36** *Klitzschophyllites flabellata* da Formação Santana. Foto extraída de Mohr *et alii* (2006).

#### D. Órgãos Reprodutivos Eocretáceos

Cerca de 20 órgãos reprodutivos diferentes eocretáceos, pré-albianos, com afinidades angiospérmicas comprovadas têm sido descritos. Dentre esses está o fóssil descrito por Taylor & Hickey (1990) de camadas aptianas de Koonwarra, Victoria, Austrália. Consiste em um eixo delgado portando folhas pequenas, com inflorescências axilares. As folhas são formas primitivas simples do tipo primeira categoria de Hickey & Doyle (1977). As inflorescências axilares tinham pedúnculos sendo provavelmente cimosas. As flores possuíam brácteas, eram pistiladas (femininas) e apetaloides, com um ovário monocarpelar pequeno e

oblongo, terminando em estigma curto e sem estilete. Essa dicotiledônea arcaica era uma erva perene, que talvez crescesse em locais brejosos. Pode ter sido semelhante às piperáceas (pimenta-do-reino) e às clorantáceas (figura 16.37). Considerando-se todas as características desse fóssil, verifica-se que, de certa forma, são compartilhadas com várias famílias viventes das Magnoliidae.

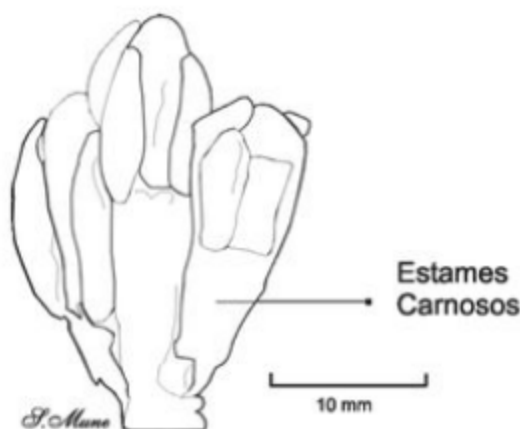
Citam-se aqui também os frutos monocarpelar e alados neoaptianos da Formação Santana já referidos anteriormente.

Alguns frutos, sementes e partes florais encontrados no Grupo Potomac por Crane *et alii* (1986) são um pouco mais jovens (albianos). São folículos e pequenas nozes, dispersos, produzidos por possíveis magnoliídeas e também pequenas inflorescências com características similares a hamamelídeas e rosídeas.

*Androceus clorantoides* com estames cilíndricos carnosos (figura 16.38) ocorrendo em grupos de três, unidos pela base, foram descritos por Friis *et alii* (1986).



**Figura 16.37** Angiosperma aptiana da Austrália, com duas folhas em filotaxia alterna e uma inflorescência na axila de cada folha, descrita por D. Taylor & Hickey (1996).



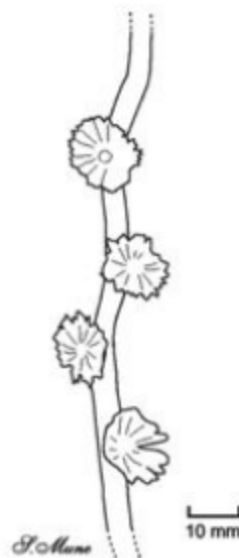
**Figura 16.38** Estames carnosos clorantoides (modificado de Stewart & Rothwell, 1993).

Ainda na flora de Potomac ocorrem inflorescências de Platanaceae ligadas a um eixo (figura 16.39). As flores são unissexuadas sendo as pistiladas compostas de cinco carpelos, um perianto e brácteas e as flores masculinas constituídas de anteras ligadas em suas bases a pequenos filamentos. Essas flores unissexuadas confirmam o aparecimento bem cedo de membros das Hamamelidae (*sensu* Cronquist, 1988) no Eocretáceo/Cretáceo Inferior.

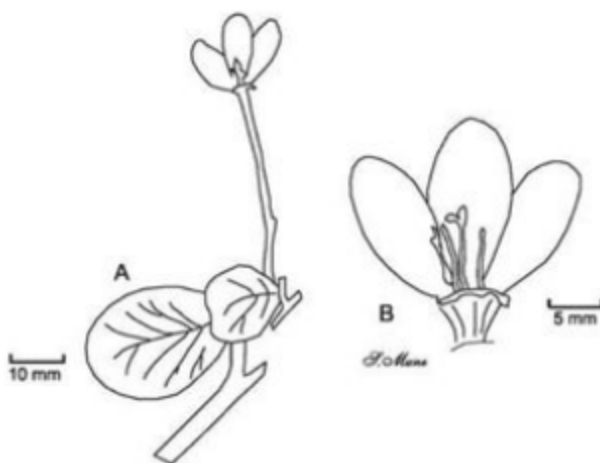
Flores bissexuadas foram achadas no Albiano médio do Cazaquistão por Krassilov *et alii* (1983). Consistiam em três a cinco folículos nascidos sobre um receptáculo achatado (figura 16.40). Alguns espécimes mostrando restos de perianto e androceu junto aos folículos evidenciam a bissexualidade dessas flores. Seus frutos seriam semelhantes aos de Ranunculaceae e Paeoniaceae.

Fósseis neoalbianos bem preservados, do Norte de Maryland (EUA), foram descritos por Friis *et alii* (1988). Uma pequena flor estaminada portando grãos de pólen foi observada como clorantoide. Desse mesmo afloramento, ainda foram descritas por esses autores flores estaminadas, com cinco estames e tépalas em inflorescência, denominada *Platananthus potomacensis* e também uma inflorescência pistilada com centenas de pequenas flores de 3-4 mm de eixo: *Platanocarpus marylandicus* ambas de Platanaceae.

A grande diversificação das angiospermas durante o Eocretáceo (142 a 90 milhões de anos) causou mudanças fundamentais no ecossistema terrestre e dispararam os processos que geraram a maioria da diversidade de plantas atuais, segundo Crane (1997).



**Figura 16.39** Inflorescência platanóides da flora de Potomac (modificado de Stewart & Rothwell, 1993).



**Figura 16.40** *Hyrcantha karatcheensis*, Krassilov *et alii* (1983). (A) Ramo florífero. (B) Detalhe da flor Albiano médio do Cazaquistão (modificado de Hughes, 1994).

### Neocretáceo Inicial (Cenomaniano): Fase da “Irradiação Explosiva para o Domínio”

No Cenomaniano, as angiospermas atingiram 50% de domínio em assembleias de latitudes altas como na Austrália.

Essa fase explosiva de irradiação angiospérmica corresponderia ao mais incisivo pulso de produtividade



de vegetal da Gondwana, tendo em vista o rápido des-tronamento das gimnospermas dominantes (como Benetiales Pentoxylales) e a igualmente rápida conquista de importância e domínio pelas angiospermas. A maioria dos clados de monocotiledôneas e eudicotiledôneas se diferenciam (Anderson & van Wyk, 1999).

Há um rápido acréscimo na diversidade dos tipos foliares angiospérmicos em estratos superiores do Cretáceo.

Assim, formas foliares monocotiledôneas e eudicotiledôneas representam bem mais de 25% dos megafitofósseis cenomanianos com uma diversificação de formas "platanoides" palmadamente lobadas como *Araliopsoidea cretaceae* e *Araliaephyllum* da Formação "Raritan" do Grupo Potomac (figura 16.41). Há formas foliares bilobadas, como *Liriophyllum kansense*, e também formas simples, como *Betulites* e *Populites*, e folhas pinadamente compostas, como *Sapindopsis*.

As flores cenomanianas podem ser divididas em pelo menos três grupos distintos que, segundo suas afinidades botânicas, seriam referidos a magnoliídeas, hamamelídeas e rosídeas.

Dentre as formas de eixos florísticos ou frutíferos magnoliídeos, encontrados no limite Eocretáceo e Neocretáceo, têm-se:

- *Lesqueria* – eixo frutífero encontrado no Kansas, descrito por Crane & Dilcher (1984). Apresenta um receptáculo portando 175 a 250 folículos (carpelos) arranjados helicoidalmente, com sutura adaxial e extremidade bifida, portando cada um de 10 a 20 sementes. Abaixo dos frutos estavam arranjadas linguetas que, após a abscisão, deixavam cicatrizes losangulares. Preservados como moldes tridimensionais em arenitos apresentam características dos taxa policárpico dentre as magnoliídeas (figura 16.42).
- *Archaeanthus linnenbergeri* é um outro fruto multifolicular magnoliídeo do Albiano Superior ao Cenomaniano médio (limite do Eocretáceo e do Neocretáceo), descrito por Dilcher & Crane (1984), proveniente do centro do Kansas (Formação Dakota). Na porção apical de um ramo robusto alongado, um grupo de 100 a 130 folículos, pedunculados, com uma crista adaxial, portam 10-18 sementes maduras. Cicatrizes estaminais e cicatri-

zes do perianto podem ser notadas abaixo da porção multifolicular do ramo frutífero evidenciando uma flor hermafrodita. Associadas na mesma camada, mas desconectadas, estão partes de perianto chamadas *Archaeopetala*, folhas pecioladas e profundamente lobadas referidas como *Liriophyllum* e escamas referidas ao gênero *Kalymnanthus*. Todos esses órgãos apresentam corpúsculo cor de âmbar, o que leva a considerá-los como pertencentes à mesma planta (figura 16.43A e B).

Os depósitos eocenomanianos da Formação Dakota (centro do Kansas, EUA) produziram vários outros órgãos reprodutivos interessantes entre os quais destaca-se *Prisca reynoldsii*. Trata-se de um eixo de inflorescência com flores pedunculadas (um racemo) apresentando múltiplos folículos alongados, apetaloides e unissexuados (Retallack & Dilcher, 1981). Há cerca de 90 folículos elípticos, dispostos helicoidalmente no mesmo receptáculo. Cada folículo porta de duas a seis sementes bitegumentadas e ortótroas. Folhas de *Magnoliaephyllum* ocorrem associadas na mesma camada embora desconectadas. São usadas na reconstituição desses racemos. Cicatrizes de abscisão, cutícula espessa e eixos multifolculares lenhosos são evidências de que *Prisca* era um arbusto lenhoso ou árvore com polinização anemófila, que dispersaria suas sementes e frutos pelo vento (figura 16.44).

O grupo das hamamelídeas inclui *Spanomena mauldinensis* das camadas eocenomanianas do Grupo Potomac III do Nordeste de Maryland (EUA). Flores masculinas bem preservadas constituem essa espécie, com cinco tépalas e cinco estames. Também desse grupo é a *Caloda delevoryana* (figura 16.45), uma infrutescência grande, com milhares de carpelos pequenos conduplicados, aparentemente sem perianto, agrupados sobre um eixo de 15 cm x 1 cm (Dilcher & Kovacs, 1986).

O grupo das rosídeas eocenomanianas está representado por flores pequenas actinomorfas da Formação Peruc da Bohemia: *Asterocelastrus cretaceae* que é um fruto pentâmero, com elementos do perianto de 10 mm de comprimento, com duas sementes anátropas por carpelo, ovário ínfero sincárpico (figura 16.46) e *Kalianaia decapetala* (figura 16.47) que é um fruto grande, sincárpico, pentaloculado de 15 mm de diâmetro com perianto de dez lóbulos (Krassilov & Pacltova, 1989).

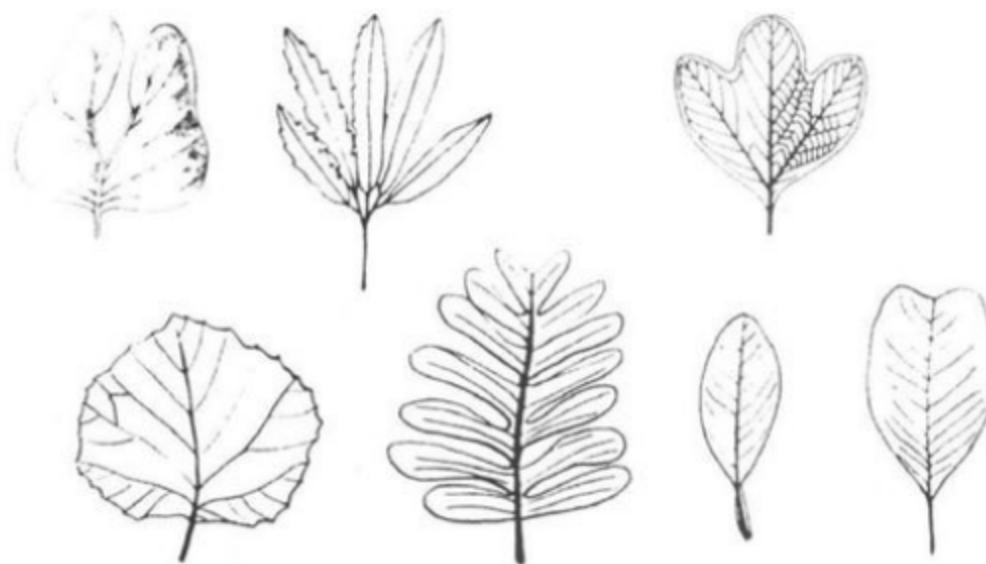


Figura 16.41 Formas foliares cenomanianas (modificado de Hughes, 1994).



Figura 16.42 *Lesqueria alocata* – eixo frutífero magnoliídeo.

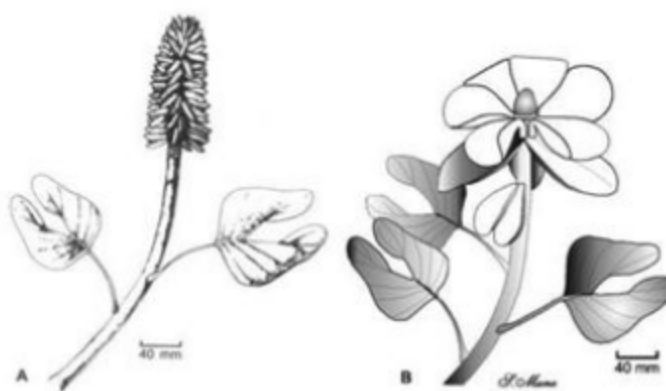
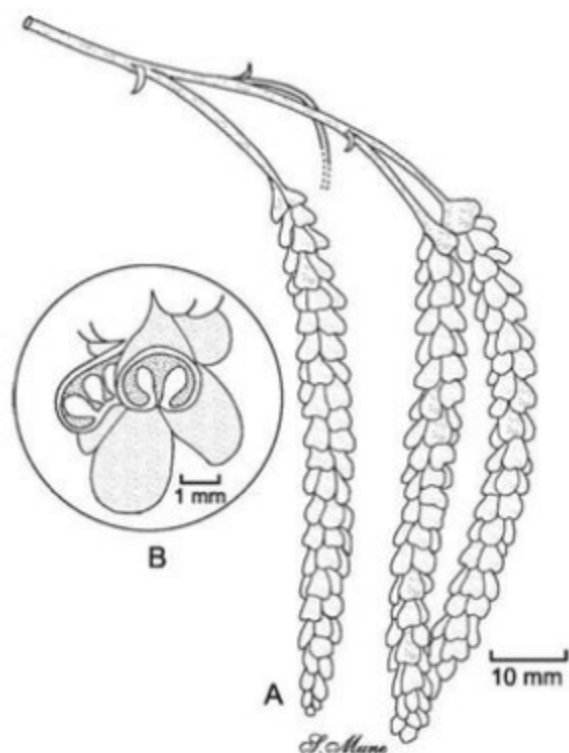
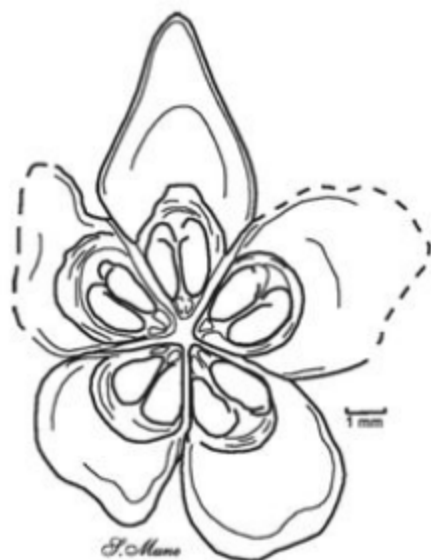


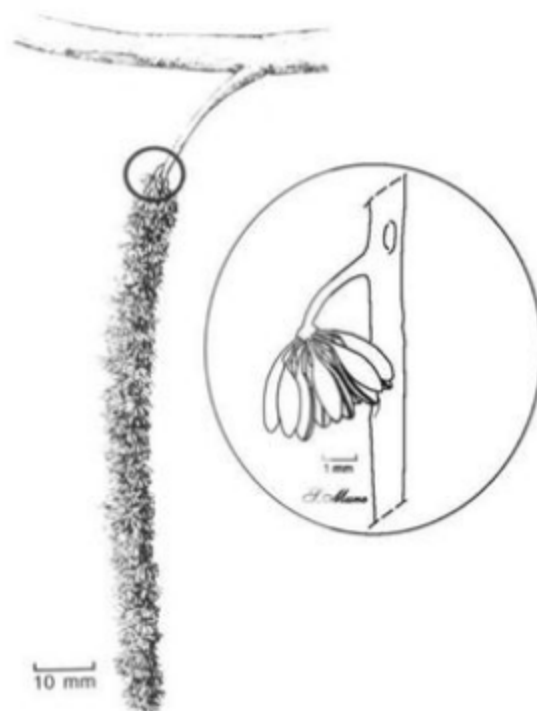
Figura 16.43 *Archaeanthus linnenbergeri*. (A) Fruto multifolicular magnoliídeo. (B) Flor (Albiano superior–Cenomaniano médio), Formação Dakota, Kansas, EUA (modificado de Hughes, 1994).



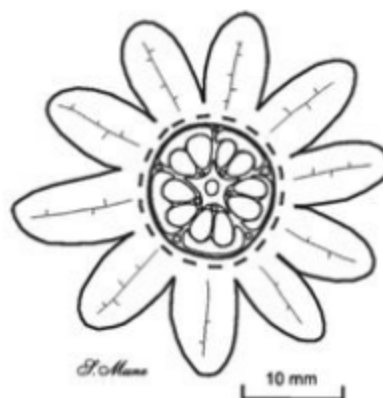
**Figura 16.44** *Prisca reynoldsii*– (A) Racemo magnoliídeo de múltiplos folículos alongados, apétalos. (B) Corte transversal de folículos portando duas, três até seis sementes bitegumentadas, ortótropas. (Cenomaniano – Formação Dakota, Kansas – EUA). Modificado de Hughes (1994).



**Figura 16.46** *Asterocelestrus cretacea* – flor actinomórfica do Cenomaniano da Bohemia (modificado de Hughes, 1994).



**Figura 16.45** *Caloda de levoryana* – frutificação grande com numerosos carpelos pequenos, conduplicados. Cenomaniano do Kansas (modificado de Hughes, 1994).



**Figura 16.47** *Kalianaia decapelata* – flor actinomórfica do Cenomaniano da Bohemia (modificado de Hughes, 1994).



## Neocretáceo Final (Turoniano ao Maastrichtiano): Fase de “Maturidade ou Consolidação”

Desde o Turoniano até o Plioceno, conforme Anderson & van Wyk (1999), por cerca de 92 milhões de anos, as angiospermas conquistaram e têm mantido o domínio da vegetação global. Nessa fase madura de sua evolução, elas têm demonstrado uma tendência para diversificação rápida, com o aparecimento constante de novas ordens e famílias.

A flora continental mundial neocretácea sofreu grandes modificações que podem estar associadas a mudanças físicas e ambientais. O máximo do desenvolvimento “antiglacial”, ou seja, o ponto médio entre a glaciação permiana (há ~290 milhões de anos) e a glaciação plio-holocena (há 2 milhões de anos) seria no Barremiano (há aproximadamente ~148 milhões de anos). Entretanto, a reversão de evento, por evidências marinhas, inicia-se entre o Coniaciano e o Campaniano. Por outro lado, o máximo de efeito “antiglacial” parece se encaixar melhor nos aspectos da irradiação vegetal campaniana ou maastrichtiana, isto é, posteriormente, aos registros de muitos eventos gerais marcantes sobre os continentes (Hughes, 1994).

O efeito de uma Terra mais uniformemente quente em direção aos polos precisa ser avaliado a partir de uma amostragem mais intensiva de fitofósseis por todo o planeta, bem como maiores estudos de paleossolos. Florestas pluviais, savanas e a deciduidade geral das árvores (e em particular das latitudes mais baixas) devem ser fenômenos de origem cenozoica. Logo, qualquer interpretação do ambiente cretáceo usando, diretamente, a experiência holocena é muito imprecisa e difícil.

### A. Fósseis de Eudicotiledôneas Neocretáceas

Desde o Cenomaniano houve uma nítida irradiação das plantas portadoras de folhas com venação reticulada (eudicotiledôneas); contudo, essa irradiação vai sofrer seu maior incremento durante o Maastrichtiano e o Cenozoico inicial. Essa irradiação pode ser percebida muito diferentemente através do estudo de folhas, flores, grãos de pólen e lenhos fósseis ou da suposta existência neocretácea de famílias vegetais atuais.

### Fitofósseis foliares

A maioria dos nomes genéricos dados aos fósseis foliares cenomanianos até maastrichtianos expressam as afinidades botânicas atuais que seus autores julgam que eles possuem. Contudo, essa é uma prática muito temerária e/ou duvidosa, apesar de trazer a vantagem de rapidamente dar uma ideia dos tipos de foliagens que existiam num dado momento num determinado local. Wolfe & Upchurch (1987) consideram que a maioria das floras foliares norte-americanas neocretáceas, por exemplo, precisam ser revistas e atualizadas, por isso empregaram mais características fisiognômicas do que taxonômicas em suas interpretações. Para alguns autores, o uso de nomes genéricos atuais só deve ser empregado em casos de preservações especiais de cutículas e órgãos reprodutores e somente após o início do cenozoico quando a diversidade geral das floras torna-se bruscamente maior, denunciando uma aproximação à composição atual.

### Palinómorfs neocretáceos

A Província de Normapolles (um grupo especial de grãos de pólen triplicados com poros estruturalmente muito complexos do Cenomaniano ao Eoceno) estende-se por paleolatitudes nórdicas médias, mas alguns tipos similares paralelos também são conhecidos na região Austral (Jarzen & Dettmann, 1992). Sabe-se que alguns grãos de normapolles podem ter sido produzidos por flores de hamamelídeas no Santoniano-Campaniano (Friis & Skarby, 1982).

Uma peculiaridade nos sedimentos turonianos e coniacianos é o desaparecimento praticamente total de registros polínicos de *Ephedripites* e outros efedroides (Crane, 1987) e de quase todas as plantas cicadáceas e cicadeoides.

### Irradiação florística maastrichtiana

Durante o Maastrichtiano, houve um grande aumento da diversificação das angiospermas com maior representação de famílias viventes. Muller (1984) demonstrou a partir do documentário polínico que, durante os tempos maastrichtianos e paleocenos, o incremento de ordens e famílias angiospérmicas cresceu muito mais que nos períodos anteriores e posteriores. Essa irradiação parece ter introduzido e incluído tipos mais numerosos e mais estreitamente relacionados às monocotiledôneas (Hughes, 1994).

## B. Fósseis de Monocotiledôneas Neocretáceas

Deixando de lado as considerações sobre a *incertae sedis* carniana *Sanmiguelia* (Triássico de, aproximadamente, 200 milhões de anos), que não apresenta outros aparentados nos 100 milhões de anos seguintes; há megafósseis seguros de monocotiledôneas somente no Aptiano (cerca de 120 milhões de anos) dos Estados Unidos (formações Patuxent e Arundel do Grupo Potomac) com *Acaciaephyllum*, *Plantaginopsis* e de alguns outros locais (Hickey & Doyle, 1977) e, mais recentemente do Brasil (Formação Santana, Mohr & Rydin, 2002). Pequenos grãos de pólen columelados, monossulcados reticulados, incluídos em *Retimonocolpites* por Doyle (1978) mas assemelhando-se a *Liliacites* neocretáceos de Couper (1953) são apresentados em numerosas assembleias. Eles são reconhecidos por Muller (1981) como pertencentes a um tipo geral encontrado em várias famílias atuais de monocotiledôneas, mas não identificados exclusivamente em qualquer uma delas.

Daghlian (1981 *apud* Taylor & Taylor, 1993) reconheceu três fases gerais na evolução das monocotiledôneas sendo que a primeira delas, iniciando-se no Cretáceo Inferior (Aptiano-Albiano), estender-se-ia até o Maastrichtiano. Nessa primeira fase, os megafósseis, como os seus respectivos grãos de pólen, indicam que havia poucas plantas identificáveis com *taxa* modernos, embora vários possam tratar-se, obviamente, de monocotiledôneas. Na segunda fase, que vai desde o Maastrichtiano ao Eoceno, há ainda uma tendência continuada para o aquecimento, e assim vários *taxa* de monocotiledôneas tropicais e subtropicais estendem suas distribuições geográficas. Nesse intervalo de tempo, como aconteceu com as eudicotiledôneas, muitos dos grupos modernos de monocotiledôneas também fazem seu primeiro aparecimento. Na terceira fase (Neógeno), há o aparecimento das comelinales e das orquidales.

Como há várias famílias de monocotiledôneas encontradas logo no início do Paleógeno, Daghljan (1981 *apud* Taylor & Taylor, 1993) acredita que membros de Pandanaceae, Palmae (Arecidae), Potamogetonaceae (Liliales) e Araceae (Arales) já ocorressem no Neocretáceo, enquanto Anderson & van Wyk (1999), com base em outros autores, citam a presença de: Bromeliales (Cenomaniano); Zingiberales e Arecidae (desde o Santoniano); Liliales e Restionales (desde Maastrichtiano).

O número relativamente pequeno de fósseis neocretáceos de monocotiledôneas, quando comparado ao de eudicotiledôneas, talvez já reflita a dominância do total de gêneros eudicotiledôneos sobre o de monocotiledôneos. Essa dominância pode ser vista nos seguintes dados referentes às seis famílias mais diversificadas atualmente: Asteraceae (1.100 gêneros); Fabaceae (700 gêneros); Rubiaceae (500 gêneros) e Euphorbiaceae (300 gêneros); todas eudicotiledôneas contra Orchidaceae (750 gêneros) e Poaceae (650 gêneros), monocotiledôneas (Anderson & van Wyk, 1999).

Durante o Turoniano (há cerca de 93-89 milhões de anos), a América do Sul e a África permaneceram ainda em contato mais ou menos direto. Desse tempo até o início do Eoceno Final (37 a 33 milhões de anos), quando a maioria das famílias modernas de angiospermas e muitos gêneros atuais já existiam, a América do Sul e a África ainda guardavam uma proximidade maior do que aquela com a América do Norte (Raven & Axelrod, 1974).

## Paleógeno ao Quaternário: Fase da "Irradiação Cenozoica"

Nos últimos 100 milhões de anos, as angiospermas conquistaram e têm mantido o predomínio na vegetação global. Nessa fase madura de sua evolução, elas mantêm uma tendência para diversificação rápida, com aparecimento constante de novas ordens e famílias. Somente nos derradeiros 65 milhões de anos, cerca de 300 a 400 famílias de angiospermas surgiram.

Inúmeras taofloras cenozoicas já foram descritas por todo o mundo. Mesmo assim, o documentário fóssil vegetal cenozoico é enorme e uma visão mais global de seu conteúdo e de sua história evolutiva é ainda impossível de ser obtida, dado o pequeno número de paleobotânicos a trabalhar com esse material.

Basta, contudo, uma análise rápida desse documentário para se perceber sua enorme diversidade e avanços evolutivos alcançados no decorrer desse tempo geológico.

A maior de todas as irradiações de organismos (principalmente de plantas terrestres e insetos) realizou-se no início do Paleógeno (65 a 50 milhões de anos), isto é, durante o Paleoceno e início de Eoceno.

Esse fenômeno pode ser explicado através da evolução do padrão climático interagindo com a geografia de placas tectônicas. Com o afastamento de con-



tinentes ocorre o isolamento geográfico de várias floras e faunas. Ao mesmo tempo, esse deslocamento translatitudinal dos continentes submete essas comunidades isoladas a diferentes padrões climáticos, resultando numa seleção natural intensa para inúmeros habitats. Esse quadro é agravado pelo fato de as mudanças no padrão climático mundial estarem se processando paulatinamente, na direção de resfriamento, desde o Neocretáceo “antiglacial” (um período muito quente que durou uns 30 milhões de anos, incluindo flutuações) até o quase certamente inacabado período glacial quaternário (Frakes *et alii*, 1992 *apud* Hughes, 1994).

O limite Cretáceo/Paleógeno parece ter registrado episódio de extinção algo seletivo, pois a grande diversidade alcançada pelas angiospermas maastrichtianas atravessou esse limite incólume, para tornar-se ainda mais rica nas floras paleocenas e eocenas (Hughes, 1994).

Contrariamente aos dinossauros, cefalópodes, alguns foraminíferos planctônicos, e outros organismos que sofreram extinção ou grandes mudanças evolutivas próximo ao limite mesozoico–cenozoico, as angiospermas não exibem qualquer sinal de devastação catastrófica universal. Ao que parece, os eventos de extinção foram muito reais nesse limite, mas afetaram muito pouco a evolução vegetal mundial. Tanto a continuidade da variedade de formas angiospérmicas maastrichtianas como sua diversificação máxima em novos *taxa*, no início do Paleógeno, testificam assim. É possível que a ausência temporária de numerosos animais herbívoros e de seus predadores contribuiu para o impulso evolutivo a que se submeteu a vida vegetal no Paleógeno.

Outro evento marcante da passagem Cretáceo – Paleógeno foi o nítido desenvolvimento da deciduidade foliar ou caducifolia, que poderia ser uma adaptação à tendência para a descida da temperatura média mundial a partir de um máximo climático de natureza “antiglacial” do Neocretáceo. Entretanto, todo o Paleógeno (Paleoceno a Oligoceno) foi um tempo ainda muito quente e úmido ao comparar-se com o atual “interglacial” ou “posglacial”.

## As Subclasses de Angiospermas

Fazendo uma síntese do que foi exposto até agora, pode-se afirmar que as angiospermas, que hoje dominam a vegetação terrestre, apresentam seus pri-

meiros fósseis, com características, indiscutivelmente, angiospérmicas a partir do Cretáceo inferior (Hauteriviano – 132 milhões de anos) com as Archaeofructaceae (Sun *et alii*, 2002). Como o documentário fóssil registra o aparecimento das linhagens gimnospérmicas atuais (ginkgoales, coniferales, cicadales) no neocarbonífero (~310 milhões de anos), pode-se supor que a divergência da linhagem das angiospermas deu-se por esse tempo. Essa linhagem teria se mantido restrita a locais não propícios à fossilização, como regiões montanhosas e em estágio evolutivo onde as feições de angiospermia não estariam bem definidas (Doyle, 1998 e Crane *et alii*, 1995). Estudos filogenéticos indicam que o grupo pode ter evoluído desde o Eotriássico (Olekiano – mais ou menos 250 milhões de anos).

A despeito dessas incertezas sobre o tempo de origem, as evidências fósseis mostram que as angiospermas alcançaram um enorme crescimento em variedade e abundância até o Cenomaniano. Esse desenvolvimento foi tão grande que, conforme Crane (1987), em sedimentos dessa idade, é possível reconhecer todos os grandes clados em que se dividem as angiospermas, isto é, representantes das: angiospermas basais (ANITA), Magnoliídeas, Monocotiledôneas, Ceratophyllales e Eudicotiledôneas (figura 16.26). No Cretáceo médio (Cenomaniano – Turoniano), as angiospermas já alcançaram o *status* de grupo mais abundante e diversificado do reino Plantae.

Até recentemente, o nosso conhecimento da diversificação inicial desse grupo era baseado unicamente no documentário fóssil de folhas e grãos de pólen. Da década de 1990 até o momento, a descoberta de belas flores, frutos, sementes e partes florais fósseis tem representado uma fonte valiosa de dados sobre a organização e filogenia das angiospermas primitivas (Friis *et alii*, 2006).

Dos sete grandes clados em que se dividem as angiospermas atuais, conforme APG II (2003) é possível reconhecer os seguintes registros fósseis, conforme Crepet *et alii* (2004) (figura 16.26):

- Grado ANITA desde 113 milhões de anos (Aptiano)
- Clado Magnoliidae desde 90 milhões de anos (Turoniano)
- Clado Monocotiledôneo a partir de 100 milhões de anos (Albiano)
- Clado Eudicotiledôneo a partir de 100 milhões de anos (Albiano)



O Cenozoico brasileiro apresenta três categorias distintas de depósitos: as grandes coberturas das bacias sedimentares paleozoicas; aqueles das bacias do tipo *rift* interioranas e os localizados em bacias do tipo *rift* marginais. Os fitofósseis cenozoicos brasileiros ocorrem, principalmente, nas grandes coberturas e nas bacias do tipo *rift* interioranas.

Entre os depósitos das *grandes coberturas de bacias sedimentares paleozoicas* portadoras de fitofósseis têm-se as ocorrências:

- **Bacia do Amazonas** – Neocretáceo ou Paleoceno – Formação Ipixuna, no Município de Irituia (PA) com ocorrência de lenho do gênero *Saccoglottis* (Humiriaceae), (Japiassú, 1969).
- **Bacia do Paraná** – Mioceno – Formação Rio Claro (= Formação Rio Claro + Formação Piraçununga), nos Municípios de Rio Claro, Jaguariúna e Vargem Grande do Sul (SP), com a ocorrência de floras registradas por Duarte & Martins, 1983 e 1985; Zaine *et alii*, 1995; Dos Santos, 2006; Dos Santos & Bernardes-de-Oliveira (no prelo).
- **Bacia do Acre** – Plioceno – Formação Solimões, Município de Cruzeiro do Sul / Alto Juruá (AC), registrada por Duarte, 1970.
- **Bacia do Parnaíba** – Plioceno – camadas Nova Iorque, Município de Nova Iorque (MA), com alguns elementos da Mata Atlântica (Cristalli & Bernardes-de-Oliveira, 1998).

Entre os *depósitos de bacias do tipo rift interioranas* têm-se as ocorrências:

- **Bacia de São José do Itaboraí** – Paleoceno – calcário de Itaboraí, Município de Itaboraí (RJ), com presença de frutos de *Celtis santosi* (Ulmaceae/Cannabaceae) e folha de *Psidium* (Myrtaceae), Beurlen & Sommer (1954) e Magalhães (1948).
- **Bacia de Bonfim** – Eoceno – Município de Bonfim (SP), datada por palinologia (Lima & Dino, 1984).
- **Bacia de Fonseca** – Meseneoceno, Município de Fonseca (MG). O registro fitofossilífero da Formação Fonseca apresenta uma grande variedade de famílias de angiospermas, sendo Melastomataceae e Mimosaceae as mais abundantes. O fóssil mais notável pertence à família Bombacaceae

– uma flor, relativamente bem conservada (Dolianiti, 1949, 1950; Duarte, 1956, 1958; Oliveira Silva, 1982; Mello *et alii*, 2002) e Bacia de Gandarela (MG) (Duarte & Mello Filha, 1980).

- **Bacia de Aiuruoca** – Eoceno–Oligoceno, Formação Entrecórregos, Município de Aiuruoca (MG) (Franco-Delgado, 2002; Franco-Delgado & Bernardes-de-Oliveira, 2004).
- **Bacia de Taubaté** – Oligoceno – Formação Tremembé, Municípios de Taubaté, Tremembé (SP), flora rica em fabáceas, melastomataceas, mirtáceas, etc. (Mandarim-de-Lacerda, 1985 Duarte & Mandarim-de-Lacerda, 1989a, b; Duarte & Mandarim-de-Lacerda, 1992; Veiga, 2009); Bacia de São Paulo (SP) – Formação Itaquaquecetuba (Fittipaldi, 1990; Bento dos Santos, 2009).
- **Bacia de Taubaté** – Eoplioceno/Pleistoceno – Formação Pindamonhangaba, Municípios de Taubaté, Jacareí (SP), flora rica em melastomataceas, típica tropical sazonal, (Fittipaldi & Simões, 1990; Leite *et alii*, 1996; Tufano, 2009).
- **Bacia do Irecê** – Pleistoceno (?) – Formação Morro do Chapéu, Município de Morro do Chapéu (BA), com flora descrita por Duarte & Nogueira, 1985.

Entre os *depósitos de bacias marginais tipo rift* têm-se as ocorrências:

- **Bacia de Pernambuco–Paraíba** – Pleistoceno – Formação Maria Farinha, Município Maria Farinha (PE) – flora estudada por Dolianiti, 1955.
- **Plataforma Bragantina** – Mioceno – Formação Pirabas, Município de Capanema, localidade de Caicira (PA) – flora composta de folhas excepcionalmente preservadas como impressões em calcário, pertencentes às famílias Caryocaraceae, Ebenaceae, Melastomataceae, Myrtaceae, Sapindaceae, etc., descrita por Duarte, 1972; Duarte, 2004.
- **Bacia do Recôncavo** – Plioceno – flora de Ouriçanguinhas, Município de Alagoinhas (BA), descrita por Hollick & Berry, 1924 (*apud* Duarte & Japiassú, 1971), contém muitas formas semelhantes às que ocorrem atualmente na região.

- **Bacia de Pernambuco-Paraíba** – Pleistoceno (?) – flora de Umbuzeiro (PB), estudada por Duarte & Vasconcelos, 1980.
- **Bacia Potiguar** – Pleistoceno (?) – flora de Russas (CE), estudada por Duarte, 1959; Duarte & Nogueira, 1980.
- **Bacia de Camamu** – Pleistoceno (?) – flora de Maraú (BA) descrita por Hollick & Berry, 1924 *apud* Duarte & Japiassú, 1971.

## Pleistoceno Final a Holoceno: Fase de “Declínio & Extinção” das Angiospermas

Conforme Anderson & van Wyk (1999), um último e grande espasmo de extinção na história geológica da vida teve início a 100 000 anos A.P., sendo causado por três ondas de colonização humana. O *Homo sapiens*, tendo surgido a partir dos homínidos há uns 250 mil anos, é um agente de extinção global tão grande quanto um enorme asteroide ou uma mudança climática global profunda, advinda da tectônica de placas.

A primeira onda de extinção – saindo da África entre 100 000 e 30 000 A.P., em direção a Europa e a Ásia a pé – o tamanho da extinção causada por essa primeira onda deve ainda ser examinada.

A segunda onda de extinção – saindo da Ásia – entre 30 000 e 1 000 A.P., a pé, em direção a América do Norte e do Sul e, por jangada, para o Pacífico, Australásia e Madagascar. Causa a extinção de 80 a 90% da megafauna pleistocena (grandes mamíferos e pássaros sem asas).

A terceira onda de extinção – saindo da Europa – entre 1500 e 1840 d.C. por navios à vela e desde 1840 a 2003 d.C. – por meio de navios, trens, aviões, automóveis. Com o advento das grandes descobertas e a colonização de novos continentes e a industrialização, uma nova onda de extinções iniciou-se, na qual as angiospermas entram em séria ameaça. Num tempo geológico extremamente curto, sua luxuriante maturidade está sendo, bruscamente, extinta.

## Referências

ANDERSON, J. M. & VAN WYK, B. 1999. The higher plants. In: ANDERSON, J. M. (ed.). *Towards Gondwana Alive*. Gondwana Alive Society, p. 52-57.

- APG II. 2003. An update of Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: The Angiosperm Phylogeny Group II. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 141: 399-436.
- ARBER, E. A. N. & PARKIN, J. 1907. On the origin of angiosperms. *Journal of Linnean Society*, 38: 29-80.
- ARBER, E. A. N. & PARKIN, J. 1908. Studies on the evolution of angiosperms. The relationships of the angiosperms to the Gnetales. *Annals of Botany*, 22: 489-515.
- AXELROD, D. I. 1952. A theory of angiosperm evolution. *Evolution*, 6: 29-60.
- AXELROD, D. I. 1959. Poleward migration of early angiosperm floras. *Science*, 130: 203-207.
- BARRETO, A. M. F.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C.; DILCHER, D.; MANDARIM-DE-LACERDA, A. F. & VIANA, M. S. 2000. Fruto monocarpelar eocretáceo do Membro Crato, Formação Santana, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. *Revista Universidade Guarulhos, Geociências V* (nº especial): 121-124.
- BARRETO, A. M. F.; MANDARIM-DE-LACERDA, A. F.; DILCHER, D. L.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C. & VIANA, M. S. S. 2001. Fruto alado eocretáceo do Membro Crato, Formação Santana, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 17, *Boletim de Resumos*. Sociedade Brasileira de Paleontologia, Acre, Rio Branco, p. 78.
- BARROSO, G. M. 1978. *Sistemática de angiospermas do Brasil*. LTC/ Editora Universidade São Paulo, v. 1, 255 p.
- BENTO DOS SANTOS, D. 2009. *A paleopalínologia na reconstrução da paisagem paleógena na Formação Itaquaquecetuba (Mineradora Itaquareia I), Bacia de São Paulo, Brasil*. Dissertação de Mestrado, Universidade Guarulhos, Guarulhos, 302 p.
- BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C.; DILCHER, D.; BARRETO, A. M. F.; RICARDI-BRANCO, F.; MOHR, B. & CASTRO-FERNANDES, M. C. 2002. O Estado d'arte da Taoflora do Membro Crato, Formação Santana, Eocretáceo da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. In: SIMPÓSIO SOBRE O CRETÁCEO DO BRASIL, 6, SIMPÓSIO SOBRE EL CRETÁCEO DA AMÉRICA DO SUR, 2, *Boletim*. São Pedro, Unesp, p. 61-65.



- BOLD, H. C. 1972. *O Reino Vegetal*. Textos básicos de Biologia Moderna. FERRI, M. G. (coord.). Trad. A. Lamberti. São Paulo. Edgard Blücher, Ed. Universidade de São Paulo, 190 p.
- BOUREAU, E. 1971. *Sphenophytes – Biologie et Histoire évolutive*. Librairie Vuilbert, Paris, 167 p., 74 fig.
- BRENNER, G. J. 1976. Middle Cretaceous floral provinces and early migrations of angiosperms. In: BECK, C. B. (ed.). *Origin and Early Evolution of Angiosperms*. Columbia University Press, New York, p. 23-47.
- BRENNER, G. J. 1984. Late Hauterivian angiosperm pollen from the Helez Formation, Israel. In: INTERNATIONAL PALYNOLOGY CONFERENCE, 6, Calgary. *Abstracts*, p. 15.
- BROWN, R. W. 1956. Palmlike plants from the Dolores Formation (Triassic) in southwestern Colorado. *U.S. Geological Survey Professional Paper*, 274: 205-209.
- BURGER, D. 1990. Early Cretaceous angiosperms from Queensland Australia. *Review Palaeobotany and Palynology*, 65: 153-163.
- CORNET, B. 1986. The leaf venation and reproductive structures of a Late Triassic angiosperm. *Sanmiguelia lewisii*. *Evol. Theory*, 7: 231-309.
- CORNET, B. 1989. The reproductive morphology and biology of *Sanmiguelia lewisii*, and its bearing on angiosperm evolution in the Late Triassic. *Evol. Trends Plants*, 3(1): 25-51.
- COUPER, R. A. 1953. Upper Mesozoic and Cainozoic spores and pollen grains from New Zealand. *New Zealand Geol. Palaeontology Bulletin*, 22: 1-77.
- CRANE, P. R. 1984. A re-evaluation of *Cercidiphyllum*-like plant fossils from the British early Tertiary. *Bot. Journal of Linnean Society*, 89: 199-230.
- CRANE, P. D. 1985. Phylogenetic analysis of seed plants and the origin of angiosperms. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 72: 716-93.
- CRANE, P. D. 1987. Vegetational consequences of the angiosperm diversification. In: FRIIS, E. M.; CHALONER, W. & CRANE, P. R. (eds.). *The origin of angiosperms and their biological consequences*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 105-144.
- CRANE, P. R. 1997. The origin and early diversification of angiosperms. *Revista Universidade de Guarulhos, Geociências*, II (nº especial): 229.
- CRANE, P. R. & DILCHER, D. L. 1984. *Lesqueria*: An early angiosperm fruiting axis from the mid-Cretaceous. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 71: 384-402.
- CRANE, P. D.; FRIIS, E. M. & PEDERSEN, K. R. 1986. Lower Cretaceous angiosperm flowers: fossil evidence on early radiation of dicotyledons. *Science*, 232: 852-854.
- CRANE, P. R.; FRIIS, E. M. & PEDERSEN, K. R. 1995. The Origin and Early Diversification of Angiosperms. *Nature*, 374: 27-53.
- CREPET, W. L.; NIXON, K. C. & GANDOLFO, M. A. 2004. Fossil evidence and phylogeny: the age of major angiosperm clades based on mesofossil and macrofossil evidence from Cretaceous deposits. *American Journal of Botany*, 91: 1.666-1.682.
- CRISTALLI, P. & BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C. 1998. Taoflora neógena das camadas Nova Iorque (MA, Brasil) e o seu significado paleofitogeográfico. *Acta Geologica Leopoldensia*, XXI (46/47): 55-67.
- CRONQUIST, A. 1988. *The Evolution and Classification of Flowering Plants*. 2nd ed., New York Botanical Garden, New York, 555 p.
- DE SOLTIS, D. E.; SOLTIS, P. S.; ENDRESS, P. K. & CHASE, M. W. 2005. *Phylogeny and Evolution of Angiosperms*. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts, 370 p.
- DILCHER, D. L. 1974. Approaches to the identification of angiosperm leaf remains. *Botanical Review*, 40: 1-157.
- DILCHER, D. L. 1979. Early angiosperm reproduction: an introductory report. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 27: 291-328.
- DILCHER, D. 1997. Diversity of Mid and Lower Cretaceous angiosperms. *Revista Universidade Guarulhos, Geociências*, II (nº especial): 228.
- DILCHER, D. L. 2000. Lower Cretaceous angiosperms, their evolution and diversity. *Revista Universidade Guarulhos, Geociências*, Ano V (nº especial): 251.
- DILCHER, D. L. & CRANE, P. R. 1984. *Archaeanthus*: an early angiosperm from the Cenomanian of the Western Interior of North America. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 71: 351-383.
- DILCHER, D. L. & KOVACH, W. L. 1986. Early angiosperm reproduction: *Caloda delevoryana* gen. et. sp. nov., a new fructification from the Dakota Formation (Cenomanian) of Kansas. *American Journal Botany*, 73: 1.230-1.237.
- DILCHER, D. L.; MANDARIM-DE-LACERDA, A. F.; BARRETO, A. M. F. & BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C. 2000. Selected fossils from the Santana Formation, Chapada do Araripe, Brasil. *Revista Universidade Guarulhos, Geociências*, Ano V (nº especial): 249.



- DINO, R. 1997. First angiosperms from the Brazilian Cretaceous: Palynological evidences. *Revista Universidade Guarulhos, Geociências, II* (Nº especial): 227.
- DOLIANITI, E. 1949. Contribuição à flora pliocênica de Fonseca, Minas Gerais. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 21(3): 239-244.
- DOLIANITI, E. 1950. Contribuição à flora pliocênica de Fonseca, Minas Gerais. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 22(3): 303-306.
- DOLIANITI, E. 1955. *Frutos de Nipa do Paleoceno de Pernambuco, Brasil*. Boletim da Divisão de Geologia e Mineralogia, DNPM, Rio de Janeiro, 158: 1-36, ests. 1-6.
- DOS-SANTOS, M. A. 2007. *Tafoflora neógena de depósitos provavelmente correlatos à Formação Rio Claro, ocorrente no Município de Jaguariúna, SP*. Dissertação de Mestrado, Universidade Guarulhos, Guarulhos, 148 p.
- DOS-SANTOS, M. A. & BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C. no prelo – Taxonomia da tafoflora neógena da Formação Rio Claro, em Jaguariúna, SP, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*.
- DOYLE, J. A. 1978. On the origin of angiosperms. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 9: 365-92.
- DOYLE, J. A. 1984. Evolutionary, geographic, and ecological aspects of the rise of angiosperms. In: INTERNATIONAL GEOL. CONGR., PALAEONTOL., 27, *Proceedings*, 2: 23-33.
- DOYLE, J. A. 1998. Phylogeny of vascular plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29: 567-599.
- DUARTE, L. 1956. *Melastomataceae fósseis da Bacia terciária de Fonseca, Minas Gerais*. Boletim da Divisão de Geologia e Mineralogia, DNPM, Rio de Janeiro, 161: 9-11.
- DUARTE, L. 1958. *Annonaceae fósseis da Bacia terciária de Fonseca, Minas Gerais*. Boletim da Divisão de Geologia e Mineralogia, DNPM, Rio de Janeiro, 178: 8-12, 3 ests.
- DUARTE, L. 1959. *Styracaceae fóssil do Pleistoceno de Russas, Ceará*. Notas Preliminares e Estudos. Divisão de Geologia e Mineralogia, DNPM, Rio de Janeiro, 109:1-15. 2 est., 1 quadro.
- DUARTE, L. 1970. Comentários sobre o status taxinômico de uma coleção de vegetais fósseis do Acre. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 42(3): 471-476.
- DUARTE, L. 1972. *Flora da Formação Pirabas, Estado do Pará, Brasil*. Tese de Doutorado, IGC-USP, São Paulo, 156 p.
- DUARTE, L. 1985. Vegetais fósseis da Chapada do Araripe, BR. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 9. Coletânea de Trabalhos Paleontológicos, Série Geologia 27, Seção Paleontologia e Estratigrafia, 2, Brasília. Rio de Janeiro, p. 557-563.
- DUARTE, L. 2004. Paleoflora. In: ROSSETTI, D. F. & GOES, A. M. (eds.). *O Neógeno da Amazônia Oriental*. Museu Paraense Emílio Goeldi. Coleção Friedrich Katzner. C6: 169-222.
- DUARTE, L. & JAPIASSÚ, A. M. S. 1971. Vegetais meso e cenozoicos do Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 43(Suplemento): 433-443.
- DUARTE, L. & MANDARIM-DE-LACERDA, A. F. 1989a. Flora cenozoica do Brasil, Bacia de Taubaté, SP II: *Luhea nervaperta* sp. n. (Tiliaceae). In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 11, 1989, Curitiba, *Anais*, Curitiba, Sociedade Brasileira de Paleontologia, 1: 383-394.
- DUARTE, L. & MANDARIM-DE-LACERDA, A. F. 1989b. Flora cenozoica do Brasil, Formação Tremembé, Bacia de Taubaté, SP III: Frutos (Phytolaccaceae e Leguminosae). In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 11, 1989, Curitiba, *Anais*, Curitiba, Sociedade Brasileira de Paleontologia, 1: 395-410.
- DUARTE, L. & MANDARIM-DE-LACERDA, A. F. 1992. Flora cenozoica do Brasil, Formação Tremembé, Bacia de Taubaté, SP I: Celastraceae, Loganiaceae e Typhaceae. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 64(1): 29-41.
- DUARTE, L. & MARTINS, A. F. R. 1983. Contribuição ao conhecimento da flora cenozoica do Brasil. Jazigo Vargem Grande do Sul, SP. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 55(1): 109-121.
- DUARTE, L. & MARTINS, A. F. R. 1985. Contribuição ao conhecimento da flora cenozoica do Brasil. Jazigo Vargem Grande do Sul, SP. Série Taubaté II. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 9. Coletânea de Trabalhos Paleontológicos, Série Geologia 27, Seção Paleontologia e Estratigrafia, 2, Brasília. Rio de Janeiro, 565-571 p.
- DUARTE, L. & MELLO FILHA, M. C. 1980. Flórlula cenozoica de Gandarela, MG. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 52(1): 77-91.
- DUARTE, L. & NOGUEIRA, M. I. M. 1980. Vegetais do Quaternário do Brasil I. Flórlula de Russas, CE. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 52(1): 37-48.

- DUARTE, L. & NOGUEIRA, M. I. M. 1985. Vegetais do Quaternário do Brasil. III. Flórlula do Morro do Chapéu, BA. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 9. Coletânea de Trabalhos Paleontológicos, Série Geologia 27, Seção Paleontologia e Estratigrafia, 2, Brasília. Rio de Janeiro, p. 573-578.
- DUARTE, L. & VASCONCELOS, M. E. C. 1980. Vegetais do Quaternário do Brasil II – Flórlula de Umbuzeiro, PB. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 52(1): 93-108.
- FITTIPALDI, F. C. 1990. *Vegetais fósseis da Formação Itaquaquecetuba (Cenozoico, bacia de São Paulo)*. Tese de Doutorado, Instituto de Geociências, USP, São Paulo. 146 p.
- FITTIPALDI, F. C. & SIMÕES, M. G. 1990. Restos vegetais da Formação Pindamonhangaba (Cenozoico, Bacia de Taubaté). In: REUNIÃO DE PALEOBOT. E PALINÓL., 7, 1990, São Paulo, Paleobot. Latinoamericana (Circ. Inform. da ALPP). *Resumo das Comunicações*, 9(1): 18-19.
- FRANCO-DELGADO, S. G. 2002. *Tafoflora paleógena da Formação Entre-Córregos, Bacia de Aiuruoca, Estado de Minas Gerais, Brasil*. Dissertação de Mestrado, Universidade de Guarulhos, Guarulhos, 163 p.
- FRANCO-DELGADO, S. G. & BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C. 2003. Magnoliidae da Formação Entre-Córregos, bacia de Aiuruoca, Paleógeno no Estado de Minas Gerais, Brasil e suas implicações paleoecológicas e paleoclimáticas. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 18, Sociedade Brasileira de Paleontologia, Brasília (DF). *Boletim de Resumos*, p. 138.
- FRANCO-DELGADO, S. G. & BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C. 2004. Annonaceae e Lauraceae da Formação Entre-Córregos (Paleógeno) na Bacia de Aiuruoca: Implicações paleoclimáticas. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 7(2): 117-126 p.
- FRIEDMAN, W. E. 1992. Evidence of a pre-angiosperm origin of endosperm: implications for the evolution of flowering plants. *Science*, 255: 336-339.
- FRIIS, E. M. & SKARBY, A. 1982. *Scandianthus* gen. nov., angiosperm flowers from the Upper Cretaceous of Southern Sweden. *Nature*, 291: 485-486.
- FRIIS, E. M.; CRANE, P. R. & PEDERSEN, K. R. 1986. Floral evidence for Cretaceous chloranthoid angiosperms. *Nature*, 320: 163-164.
- FRIIS, E. M.; CRANE, P. R. & PEDERSEN, K. R. 1988. Reproductive structures of Cretaceous Plantanaeae. *Biol. Skri.*, Copenhagen, 31: 1-55.
- FRIIS, E. M.; PEDERSEN, K. R. & CRANE, P. R. 1999. Early angiosperm diversification: the diversity of pollen associated with angiosperm reproductive structures in Early Cretaceous floras from Portugal. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 86: 259-296.
- FRIIS, E. M.; PEDERSEN, K. R. & CRANE, P. R. 2000. Fossil floral structures of a basal angiosperm with monocolpate, reticulate-acolumellate pollen from the Early Cretaceous of Portugal. *Grana*, Stockholm, 39: 226-239.
- FRIIS, E. M.; PEDERSEN, R. & CRANE, P. R. 2000b. Reproductive structure and organization of basal angiosperms from the Early Cretaceous (Barremian or Aptian) of Western Portugal. *International Journal of Plant Sciences* 161 (6 Suppl.): S169-S182.
- FRIIS, E. M.; PEDERSEN, R. & CRANE, P. R. 2001. Origin and radiation of angiosperms. In: BRIGGS, D. E. G. & CROWTHER, P. R. (eds.). *Palaeobiology*. Blackwell Science, Oxford, 11: 97-102.
- FRIIS, E. M.; PEDERSEN, R. & CRANE, P. R. 2005. When Earth started blooming: insights from the fossil record. *Current Opinion in Plant Biology*, 8: 1-8.
- FRIIS, E. M.; PEDERSEN, R. & CRANE, P. R. 2006. Cretaceous angiosperm flowers: Innovation and evolution in plant reproduction. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 232: 251-293.
- GOLA, G.; NEGRI, G. & CAPPELLETTI, C. 1965. *Tratado de Botânica*. Editorial Labor, S.A. Barcelona, 1.160 p.
- HARRIS, T. M. 1932. The fossil flora of Scoresby Sound East Greenland. Part 3: Caytoniales and Bennettiales. *Medd. Gronland*, 85(5):1-33.
- HICKEY, L. J. 1973. Classification of the architecture of dicotyledonous leaves. *American Journal of Botany*, 60: 17-33.
- HICKEY, L. J. & DOYLE, J. A. 1977. Early Cretaceous fossil evidence for angiosperm evolution. *Botanical Review*, 43: 3-104.
- HICKEY, L. J. & WOLFE, J. A. 1975. The bases of angiosperm phylogeny: vegetative morphology. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 62: 538-89.
- HUGHES, N. F. 1976. *Palaeobiology of Angiosperm Origins: Problems of Mesozoic Seed – Plants Evolution*. Cambridge University Press, Cambridge, 242 p.
- HUGHES, N. F. 1994. *The enigma of angiosperm origins*. Cambridge Paleobiology Series 1. Cambridge University Press, Cambridge, 303 p.



- HUGHES, N. F. & McDOUGALL, A. B. 1987. Records of angiosperm pollen entry into English Early Cretaceous succession. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 50: 255-272.
- JAPIASSÚ, A. 1969. Madeira fóssil – Humiriaceae de Irituia, Estado do Pará. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, Geologia*, 14: 1-12, est., 1-4, fig. texto 1-3.
- JARZEN, D. M. & DETTMANN, M. E. 1992. Structure and form of Austral Cretaceous Normapollen – like. *Geobios*, 25: 569-583.
- JIA, Q.; LI, H.; BOWE, L. M.; LIU, Y. & TAYLOR, D. W. 2004. Early Cretaceous *Archaeofructus eosflora* sp. nov., with bisexual flowers from Beipiao, western Liaoning, China. *Acta Geologica Sinica*, 78: 883-896.
- KRASSILOV, V. A. & PACLTOVA, B. 1989. *Asterocelastrus cretacea*, a mid – Cretaceous angiosperm from Bohemia. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 60: 1-6.
- KRASSILOV, V. A.; SHILIN, P. V. & VAKHRAMEEV, V. A. 1983. Cretaceous flowers from Kazakhstan. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 40: 91-113.
- LEITE, F. P. R.; MANDARIM-DE-LACERDA, A. F.; CRISTALLI, P. S.; TORELLO, F. F.; RODRIGUEZ, J. Y. N.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C.; RÖSLER, O. & FITTIPALDI, F. 1996. Fitofósseis da Formação Pindamonhangaba, Neógeno da Bacia terciária de Taubaté, Estado de São Paulo, Brasil. In: CONGRESSO NACIONAL DE BOTÂNICA, 47, Nova Friburgo, *Boletim V*, p. 496-497.
- LIDGARD, S. & CRANE, P. R. 1990. Angiosperm diversification and Cretaceous floristic trends: a comparison of palynofloras and leaf macrofloras. *Paleobiology*, 16: 77-93.
- LIMA, M. R. & DINO, R. 1984. Palinologia de Amostradas da Bacia de Bonfim, Terciário do Estado de São Paulo, Brasil. *Boletim IG-USP, São Paulo*, 15: 1-11.
- MAGALHÃES, J. 1950. Sobre a ocorrência de *Acrocarpus santosi* sp. nov. no Eoceno inferior de S. José de Itaboraí (Rio de Janeiro). *Revista Cient. Faculdade de Filosofia*, Rio de Janeiro, 1: 42, fig. texto 1.
- MANDARIM-DE-LACERDA, A. F. 1985. *Étude d'une flore cénozoïque du Bassin de Tremembé (État de São Paulo, Brésil)*. Paris Rapport de D.E.A. de Biologie Végétale Tropicale, Université Pierre et Marie Curie. Paris VI, (Revalidado como Mestrado em Botânica, Museu Nacional do Rio de Janeiro, UFRJ), 140 p.
- MANDARIM-DE-LACERDA, A. F.; DILCHER, D. L.; BARRETO, A. M. F.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C. & PONS, D. 2000. Floral structures of Anthophytac-Magnolidra of the Santana Formation, Late Aptian/Early Albian, Chapada do Araripe, Brazil. In: INTERNATIONAL GEOLOGICAL CONGRESS, 31. Simpósio "The State of the Stratigraphical and Paleontological Studies at the Araripe Basin " CD room. Rio de Janeiro, julho de 2000.
- MARTIN, W.; GIERL, A. & SAEDLER, H. 1989. Molecular evidence for pre-Cretaceous angiosperm origins. *Nature*, 339: 46-48.
- McLOUGHLIN, S. 2000. The succession of Australian Mesozoic Floras. *Revista Universidade Guarulhos, Geociências*, V (Nº especial): 250.
- MELLO, C. L.; SANT'ANNA, L. G. & BERGQVIST, L. P. 2002. Fonseca, MG: *Vegetais fósseis do Terciário brasileiro*. In: SCHOBENHAUS, C.; CAMPOS, D. A.; QUEIROZ, E. T.; WINGE, M. & BERBERT-BORN, M. L. C. (eds.). *Sítios geológicos e paleontológicos do Brasil*. DNPM, CPRM, SIGEP, Brasília, p. 73-79.
- MEYEN, S. 1987. *Fundamentals of Palaeobotany*. Chapman & Hall, London, 432 p.
- MOHR, B. A. R. & BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C. 2004. *Endressinia brasiliana*, a magnolialean angiosperm from the Lower Cretaceous Crato Formation (Brazil). *International Journal of Plant Sciences*, 165: 1.121-1.133.
- MOHR, B. A. R.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C.; BARALE, G. & OUAJA, M. 2006. Palaeogeographic distribution and ecology of *Klitzschophyllites*, and Early Cretaceous angiosperm in southern Laurasia and northern Gondwana. *Cretaceous Researches*, 27: 464-472.
- MOHR, B. A. R.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C. & LOVERIDGE, R. F. 2007. 19. The macrophyte flora of the Crato Formation. In: MARTILL, D. M.; BECHLY, G. & LOVERIDGE, R. F. *The Crato Fossil Beds of Brazil: Window into an Ancient World*, p. 537-565.
- MOHR, B. A. R. & EKLUND, H. 2003. *Araripia florifera* nov. gen. nov. sp., a magnoliid angiosperm from the Lower Cretaceous Crato Formation (Brazil). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 126: 279-292.
- MOHR, B. A. R. & FRIIS, E. M. 2000. Early angiosperms from the Lower Cretaceous Crato Formation (Brazil), a preliminary report.



- International Journal of Plant Science*, 161 (6 Supplement): S155-S167.
- MOHR, B. A. R. & RYDIN, C. 2002. *Trifurcatia flabellata* n. gen. n.sp., a putative monocotyledon angiosperm from the Lower Cretaceous Crato Formation (Brazil). *Mitt. Mus. Nat. kd. Berl. Geowiss. Reihe*, 5: 335-344.
- MOUTON, J. A. 1967. Architecture de la nervation foliaire. In: CONGRÈS NATIONAL DES SOCIÉTÉS SAVANTES, 92. Strasbourg et Colmar. *Comptes Rendus*. Tome III: 165-176.
- MOUTON, J. A. 1972. Une nouvelle méthode d'isolement de la nervation des feuilles d'arbres. *Bulletin Soc. Botanique de France*, 119(9): 581-590.
- MOUTON, J. A. 1976. La biométrie du limbe: mise au point de nos connaissances. *Bulletin Soc. Botanique de France*, 123(3-4): 145-158.
- MULLER, J. 1981. Fossil pollen records of extant angiosperms. *The Botanical Review*, 47: 1-142.
- MULLER, J. 1984. Significance of fossil pollen for angiosperm history. *Ann. Missouri Bot. Garden*, 71: 419-443.
- OLIVEIRA, E. C. 1996. *Introdução à Biologia Vegetal*. EDUSP, São Paulo, 224 p.
- OLIVEIRA-SILVA, M. M. N. 1982. *Flórmula da Bacia de Fonseca, Minas Gerais*. Dissert. Mestrado, Rio de Janeiro, 119 p.
- PELAZ, S.; DITTA, G. S.; BAUMANN, E.; WISMAN, E. & YANOFISKY, M. F. 2000. B and C floral organ identity functions require SEPALLATA MADS - Box genes. *Nature*, 405(6783): 200-203.
- QIO, Y. L.; LEE, J.; BERNASCONI-QUADRONI, F.; SOLTIS, D. E.; SOLTIS, P. S.; ZANIS, M.; ZIMMER, E. A.; CHEN, Z.; SAVOLAINEN, V. & CHASE, M. W. 1999. The earliest angiosperms: evidence from mitochondrial, plastid and nuclear genomes. *Nature*, 402: 404-407.
- RAVEN, P. & AXELROD, D. 1974. Angiosperm Biogeography and Past Continental Movements. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 61(3): 539-673.
- RAVEN, P. H.; EVERT, R. F. & EICHHORN, S. E. 1996. *Biologia Vegetal*. 5ª ed., Editora Guanabara Koogan S.A., Rio de Janeiro, 728 p.
- RAVEN, P. H.; EVERT, R. F. & EICHHORN, S. E. 2001. *Biologia Vegetal*. 6ª ed., Editora Guanabara Koogan S.A., Rio de Janeiro, 906 p.
- RAWITSCHER, F. 1976. *Elementos básicos de Botânica*. Cia. Editora Nacional. São Paulo, 382 p.
- READ, R. W. & HICKEY, L. J. 1972. A revised classification of fossil palm and palm-likeleaves. *Taxon*, 21: 129-137.
- RETALLACK, G. & DILCHER, D. L. 1981. Early angiosperm reproduction: *Prisca reynoldsii* gen. et. sp. nov. from mid-Cretaceous coastal deposits in Kansas, USA. *Palaeontographica*, 179 B: 103-37.
- ROMERO, E. & ARCHANGELSKY, S. 1986. Early Cretaceous angiosperm leaves from southern America. *Science*, 234: 1.580-1.582.
- SAARELA, J. M.; RAI, H. S.; DOYLE, J. A.; ENDRESS, P. K.; MATHEWS, S.; MARCHANT, A. D.; BRIGGS, B. G. & GRAHAM, S. W. 2007. Hydatellaceae identified as a new branch near the base of the angiosperm tree. *Nature*, 446: 312-315.
- SCOTT, R. A.; BARGHOORN, E. S. & LEOPOLD, E. B. 1960. How old are the angiosperm? *American Journal of Science*, 258A: 284-299.
- SOMMER, F. W. & BEURLEN, K. 1954. *Restos vegetais fósseis e tectônica da bacia calcária de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro*. Boletim da Divisão de Geologia e Mineralogia. DNPM. Rio de Janeiro, 149: 16-20, est 1-2.
- STEBBINS, G. L. 1974. *Flowering Plants: Evolution Above the Species Level*. Harvard University Press, Cambridge, Mass, 399 p.
- STEWART, W. N. 1993. *Paleobotany and the evolution of plants*. Second edition, Cambridge University Press, 521 p.
- SUN, G.; DILCHER, D. L.; ZHENG, S. & ZHOU, Z. 1998. In Search of the First Flower: A Jurassic angiosperm, *Archaeofructs*, from Northeast China. *Science*, 282(5394): 1.692-1.695.
- SUN, G.; JI, Q.; DILCHER, D. L.; ZHENG, S.; NIXON, K. C. & WANG, X. 2002. Archaeofructaceae, a New Basal Angiosperm Family. *Science*, 296: 899-904.
- TAKHTAJAN, A. 1980. Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). *Botany Review*, 46: 225-359.
- TAKHTAJAN, A. 1987. Flowering plant origin and dispersal: the cradle of angiosperms revisited. In: WHITMORE, T. C. (ed.). *Biogeographical Evolution of the Malay Archipelago*. Oxford University Press, Oxford, p. 26-31.
- TAYLOR, D. W. & HICKEY, L. J. 1990. An Aptian plant with attached leaves and flowers: implications for angiosperm origin. *Science*, 247: 702-704.

- TAYLOR, T. N. & TAYLOR, E. L. 1993. *The biology and evolution of fossil plants*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N.J., 982 p.
- TIDWELL, W. D.; SIMPER, A. D. & THAYN, G. F. 1977. Additional information regarding the controversial Triassic plant: *Sanmiguelia*. *Palaeontographica*, 163B: 143-51.
- TUFANO, P. 2009. *Tafoflora neógena de Formação Pindamonhangaba, Bacia de Taubaté, em Jacareí, Estado de São Paulo, Brasil*. Dissertação de Mestrado, Universidade Guarulhos, Guarulhos, 200 p.
- UPCHURCH, G. R. Jr. 1984. Cuticle evolution in Early Cretaceous angiosperms from the Potomac Group of Virginia and Maryland. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 71: 552-550.
- VEIGA, E. C. 2009. *Tafoflora paleógena da Formação Tremembé, ocorrência em afloramento do km 11 da rodovia SP-123, Município de Taubaté, Bacia sedimentar de Taubaté, Brasil*. Dissertação de Mestrado, Universidade Guarulhos, Guarulhos, 162 p.
- WETTSTEIN, R. 1935. *Handbuch der Systematischen Botanik*, 4<sup>th</sup> ed. Franz Deuticke. Leipzig, .
- WILLIAMS, J. H. & FRIEDMAN, W. E. 2002. Identification of diploid endosperm in an early angiosperm lineage. *Nature*, 415(6871): 522-526.
- WOLFE, J. A. & UPCHURCH, G. R. Jr. 1987. North American non-marine climates and vegetation during the Late Cretaceous. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 61: 33-77.
- ZAINE, J. E.; FITTIPALDI, F. C. & ZAINE, M. F. 1995. Novas ocorrências fossilíferas na Formação Rio Claro (Cenozoico). In: SIMPÓSIO DE GEOLOGIA DO SUDESTE, 4, 1995, Águas de São Pedro. *Boletim de Resumos*, Sociedade Brasileira de Geologia, p. 92.





# ÍNDICE ALFABÉTICO-REMISSIVO

## A

abertura naso-hipofisária – 43, 46  
 abertura temporal – 105 142, 151  
 abertura temporal inferior – 105, 137  
 abertura temporal superior – 105  
 aberturas branquiais – 44  
 aberturas fenestras temporais – 105  
 aberturas nasais – 43  
*Abies* – 321  
 Abietoideae – 272, 322, 324  
*Abiocalis* – 324  
 abrasão alimentar – 54  
*Abrograptus* – 8  
*Acaciaephyllum* – 365, 374  
*Acanthodes* – 50, 51,  
*Acanthodes* sp. – 52  
*Acanthodii* – 41, 42, 50, 76  
*Acanthograptus* – 7  
*Acanthostega* – 83, 85, 87  
 Acanthostegidae – 87  
 acantódeos – 50  
 Acantoides Brasileiros – 52  
 Acipenseridae – 63  
*Acleistorhinus* – 107  
*Acregoliath rancii* – 66  
*Acregoliath* – 70  
*Acrodus nitidus* – 55  
 Actinistia – 42, 71, 72, 86  
*Actinopodium* – 273  
 Actinopteri – 42, 63  
 Actinopterígeo(s) – 59, 60, 61, 65, 66, 76  
 actinopterígeo basal – 62  
 actinopterígeos basais extintos – 66  
 actinopterígeos primitivos – 59, 71

Actinopterygii – 42, 59, 60, 76  
*Actinoxylon* – 273  
 adaptação ao voo – 181  
 adaptações fossoriais – 181  
 adaptações locomotoras – 166  
*Adelobasileus* – 152  
*Adetognathus* – 31  
 Adiantoides – 261  
 Aegialadontia – 171  
 Aeluroidea – 199  
*Aepyornis* – 124, 128  
*Aepyornis maximus* – 124  
 Aepyornithidae – 124  
*Aethephyllum* – 310  
 Afroinsectivora – 171  
 Afrotheria – 181, 164, 171, 202, 203  
*Agathis* – 315  
*Agathoxylon* – 286, 316  
*Aglaphyton* – 237  
 Agnata – 41  
 Agnatha – 22  
 Agnato – 40  
 agnato heterostráceo(s) – 45, 75  
 agnatos – 39, 41, 43  
 agnatos sul-americanos – 48  
*Agnopterus* – 129  
 águas anóxicas – 31  
*Ainiktozoon* – 17  
*Ainiktozoon loganense* – 17  
 Aistopoda – 86, 87, 90, 98  
 Akidognathidae – 140  
 alantoide – 83, 104  
 albatrozes – 116, 122  
*Alethopteris* – 280, 281, 293  
 alga – 232

- Alligatoridae – 110  
*Allosaurus* – 115, 126  
 Allotheria – 170, 175  
 almofada foliar – 245  
 almofadas foliares – 243, 244  
 Alotheria – 173, 174  
 Alphadelphia – 171  
*Alsophila* – 261  
*Alsophila bryophila* – 261  
*Alsophilites* – 261  
*Alsophilocalis* – 261  
 Altungulata – 172  
 Alvarezsauridae – 115  
*Amadillosuchus arrudai* – 109  
 ambiente terrestre – 86, 333  
 ambientes eurihalinos – 29  
 ambientes xerófilos – 314  
 Ambiotiformes – 116  
*Ambiotus* – 115  
*Ambiotus dementjevi* – 119  
*Ambondro* – 202  
*Amborella* – 350  
*Amborella trichopoda* – 350, 351  
 Amborellaceae – 358  
*Amborella-Nymphaeales* – 350  
*Amboystrobus cretacicum* – 322, 323  
*Ambulocetus* – 194  
*Amelacanthus sulcatus* – 58  
 ameloblastos – 44  
 amentilho – 356  
*Amentotaxus* – 325  
 América do Sul – 204  
 Ameridelphia – 171  
*Ameripodius* – 128, 129  
*Ameripodius alexis* – 128  
*Ameripodius silvasantosi* – 128  
*Amia calva* – 66  
 âmnion – 83, 103, 104  
 Amniota(s) – 83, 87, 88, 106, 135  
 amniotas sauropsida – 106  
*amphi* – 83  
 Amphibia – 86, 87, 88, 90, 106  
*Amphioxus* – 25  
 Amphisbaenia – 108  
 Amphitheriida – 171, 173, 176  
*Amyelon* – 307  
*Anabaena* – 264  
 Anachoropteridaceae – 237, 259  
 Análise(s) cuticular(es) – 295, 365  
 Anapsida – 105, 107  
 Anaspida – 24, 41, 42, 43, 44, 47, 76  
 Anatidae – 127  
*Anatolepis heidei* – 41  
*Anatolepis heintzi* – 75  
 anátropos – 301  
 ancestral das Angiospermas – 354  
 ancestral das lampreias – 47  
 ancestral hipotético dos vertebrados – 19  
*Anchiornis huxleyi* – 113, 114  
*Andescynodon mendozensis* – 153, 156  
*Andinaspis suarezorum* – 48  
*Andreaea* – 224  
 Andreaeales – 221  
 Andreaeidae – 221, 224  
 Andreaebryales – 221, 224  
*Andreaebryum* – 224  
 Andreales – 224  
*Andreolepis* – 60  
*Andreolepis heidei* – 41, 59  
*Androceus clorantoides* – 368  
*Androstrobus* – 297  
*Androvetitia* – 315  
 anéis de Florin – 318  
*Anemia* – 260  
 aneurófitas ancestrais – 272  
 Aneurophytales – 271, 272, 275, 276  
*Aneurophyton* – 275, 276  
*Aneurospora* – 275  
 anfíbio “labirintodonte” – 84  
 Anfíbios – 83  
 anfíbios “labirintodontes” – 86  
 anfíbios archegosaurídeos – 98  
 anfíbios atuais – 86  
 anfíbios labirintodontes – 103, 104  
 anfíbios marinhos – 99  
 anfíbios primitivos – 37  
 anfiestomáticas – 321, 324  
 anfioxo – 22  
*Angatubichthys mendesi* – 63  
*Angiopteris* – 257  
 Angiosperma Fóssil – 362  
 angiosperma primitiva – 361  
 Angiospermae – 303, 347, 356  
 angiospermas – 306, 347, 354, 355, 356, 360, 370  
 angiospermas aquáticas – 366  
 angiospermas primitivas – 356  
 Anguimorpha – 108  
 angular – 151

- Anhangura* – 109  
 Anhimidae – 127  
*Anhinga grandis* – 127  
*Anhinga minuta* – 127  
 Anhingidae – 127  
 animais carnívoros – 149  
*Anisograptus* – 7  
 ANITA – 350, 358, 375  
*Annona* sp. – 351  
*Annularia* – 251, 253, 254, 265  
 Anomocephaloidea – 140  
*Anomocephalus* – 140, 144  
 Anomodonte basal da América do Sul – 144  
 anomodontes basais – 147  
 Anomodontia – 139, 140, 142, 144, 152  
*Anomozamites* – 299  
 Anseriformes – 116, 121, 124, 127  
*Antarticoxylon* – 286  
*Antarticycas* – 297  
 Antártida – 204  
 antas – 192  
 Anteosauria – 140  
 Anteosauroides – 140, 145  
 Anteosauroides – 144  
 anterídio(s) – 220, 222, 235  
 Anterosaurinae – 140  
 Anterozoide(s) – 220, 221, 222, 235, 236  
*Antevsia* – 290, 292  
 Anthoceromorpha – 221, 222, 223  
 Anthocerothyta – 220, 221, 222, 225  
 Anthoceropsidea – 221, 222  
*Anthoceros* – 225  
*Anthoceros* sp. – 223  
 Anthocerotales – 221, 222, 223  
 Anthracosauria – 86, 87, 88, 95, 99  
 Anthracosauromorpha – 88, 95, 98  
 Anthracotheria – 193  
 antílopes – 190  
 antócceros – 219  
 Antophyta – 283  
 Antostrobilar – 357  
 antropóides – 195  
 Anura – 88, 94, 98, 99  
 aparelho alimentar do conodonte – 28  
 aparelho denticulado – 28  
 aparelho maxilomandibular – 48, 49  
 aparelho reprodutivo dioico – 297  
*Apataelurus* – 200  
 apatita – 32, 41  
 Apatotheria – 172  
*Apocopodon sericeus* – 54  
 Apodiformes – 116  
*Apodops pricei* – 95  
 apófises unciformes – 117  
 apogeostróficas – 297  
 Apterygiidae – 123  
 aquecimento climático global – 324  
*Arabidopsis* – 357  
*Arabidopsis thaliana* – 356  
 Araceae – 374  
 Arales – 374  
*Araliaephyllum* – 370  
*Araliopsidea cretaceae* – 370  
 Arandaspida – 41, 44  
 Arandaspide(s) – 24, 37, 42, 75  
*Arandaspis* – 75  
*Araripilepidotes temnurus* – 64, 65  
*Arariphrynus placidoi* – 95  
*Araripia florifera* – 365, 367  
*Araripichthys Castilho* – 68  
*Araucaria* – 315, 316, 322  
*Araucaria alexandrensis* – 317  
*Araucaria mirabilis* – 316, 317  
 Araucariaceae – 272, 315  
 araucariáceas – 316  
 araucariáceas atuais – 316  
*Araucariacites* – 316  
*Araucarioxylon* – 316  
*Araucarites* – 316  
*Araucarioxylon* – 286  
*Arberia* – 287, 301  
*Arberiella* – 284, 287  
 arbóreo – 257  
 arbusto lenhoso – 370  
 arbustos – 324  
 arbustos trepadores – 282  
*Archaeanthus linnenbergeri* – 366, 370, 371  
*Archaeofructus* – 362  
*Archaeofructus liaoningensis* – 361, 362, 363  
*Archaeofructus sinensis* – 363  
 Archaeocalamitaceae – 251, 254, 265  
*Archaeocalamites* – 251, 254  
 Archaeoceti – 193, 194  
*Archaeocycas* – 299  
 Archaeopteridales – 271, 272, 273, 274  
*Archaeopteris* – 272, 273, 274, 337  
*Archaeopteris halliana* – 274  
*Archaeopteris macilenta* – 274



- Archaeopterygiformes – 116  
*Archaeopteryx* – 113, 114, 115, 116, 117, 118, 121, 122, 125  
*Archaeopteryx lithographica* – 116, 125  
*Archaeopteryx siemensii* – 117  
*Archaeornis siemensii* – 116  
Archaeornithes – 116, 117  
Archegosauridae – 91, 98  
Archegosauroidae – 88, 92  
*Archegosaurus dechini* – 92  
*Archeosigillaria* – 241  
*Archiretiolites* – 8  
*Archonta* – 164, 172  
Archosauria – 106, 108  
Archosauromorpha – 106  
arco branquial – 48  
arco hioide – 40  
arco neural – 19, 90  
arco zigomático – 149, 165  
arcos branquiais – 14, 43  
arcos faringianos – 39, 61  
arcos neurais – 87, 88  
arcossauros – 110  
*Arctocephalus* – 200  
Arctoidea – 199  
Arctostylopida – 172  
*Arctotherium brasiliense* – 200  
*Ardipithecus ramidus* – 196  
*Ardipithecus* – 197  
área Equatorial Árida de Vakhrameev – 363  
Arecidae – 374  
*Argentavis magnificens* – 127  
*Ariadnaesporites* – 264  
armadura de ossos dérmicos – 48  
armaduras ósseas – 49  
arquegônio(s) – 220, 222, 236  
arqueocetos – 193  
articulação craniomandibular – 163  
articulação *peg-and-socket* – 60  
artiodáctilos – 163, 190, 192, 194  
Artiodactyla – 164, 172, 190  
árvores – 321  
asas da semente – 321  
Ascidacea – 15, 16, 17  
ascídias – 15, 19  
*Asfaltomylos* – 174, 202  
Asiadelphia – 171, 177  
*Asiatoceratodus cf. tiguidiensis* – 72  
Asiorychtheria – 171  
aspidina – 44  
Aspidioides – 261  
*Asteriacites* – 88  
*Asterocelastrus cretacea* – 372  
*Asterolepis* – 50  
*Asterophyllites* – 253  
*Asteropollis* – 350  
*Asterotheca* – 257  
*Asteroxylon* – 240  
*Asteroxylon mackiei* – 240  
astrágalo – 122  
Astrapotheria – 172, 186, 188, 189  
Astrapotheriidae – 188  
*Astrapotherium magnum* – 188, 189  
Astraspida – 41, 44  
Astraspidoforme – 24  
*Astraspis* – 44, 75  
Atelinae – 195  
Athrotaxidoideae – 318  
*Athrotaxis* – 318  
*Athrotaxites* – 318  
Athrotaxoideae – 272, 318  
Atlantogenata – 171, 202, 203  
atlas – 84  
Atokano – 32  
*Atractosteus* – 64  
Aulacocephalodontidae – 140  
*Aulacomnium* – 225  
*Aulacotheca* – 280  
ausência de dentes – 179  
*Ausktribosphenida* – 164  
*Ausktribosphenos* – 202  
*Ausktribosphenos nyktos* – 174  
Australosphenida – 164  
*Australerpeton cosgriffi* – 92, 93  
Australidelphia – 171  
Australochelidae – 108  
*Australopithecus* – 196, 197  
*Australopithecus afarensis* – 196  
australosfênicos – 174  
Australosphenida – 170, 174  
Austribosphenida – 170  
Austrobaileyaceae – 350, 358  
Austrobaileyales – 358  
*Austroglossa* – 284  
Autarchoglossa – 108  
autopalatino – 49  
*Autunia conferta* – 292  
aves – 106, 108, 110, 113, 116, 117

aves atuais – 108  
 aves marinhas – 121  
 aves modernas – 121  
 aves ratitas – 122  
 avestruzes – 116  
 Avialae – 108  
*Axelrodia* – 361  
*Azolla* – 264  
*Azolopsis* – 264

## B

Bacia Bauru – 109  
 Bacia Chaco-Paraná – 136  
 Bacia Cuyo – 136, 146  
 Bacia de Aiuruoca – 376  
 Bacia de Ischigualasto – 146  
 Bacia de Itaboraí – 178, 181, 187, 196, 207  
 Bacia de Pernambuco-Paraíba – 376, 377  
 Bacia de São José de Itaboraí – 95, 178, 201  
 Bacia de Taubaté – 66, 95, 127, 178, 188, 201, 376  
 Bacia do Acre – 376  
 Bacia do Amazonas – 27, 30, 60, 75, 231, 376  
 Bacia do Araripe – 64, 95, 260, 351  
 Bacia do Karoo – 142  
 Bacia do Paraná – 110, 148, 224, 241, 251, 256, 257, 283, 285, 293, 308, 376  
 Bacia do Parnaíba – 52, 256, 376  
 Bacia do Recôncavo – 376  
 Bacia do Solimões – 21  
 Bacia Ischigualasto/Villa Unión – 136  
 Bacia Pernambuco-Paraíba – 54, 59  
 Bacia Potiguar – 377  
 Bacia San Rafael – 136  
*Bageherpeton* – 98  
*Bageherpeton longinathus* – 92  
*Baiera* – 301, 302  
*Baieroxylon* – 301  
*Balanoglossus* – 5, 6  
 balcias – 163, 193  
*Balenoptera* – 195  
*Balmeiopsis* – 316  
 bambus – 352  
*Baptornis* – 121  
*Baragwanathia* – 240, 264, 339  
*Baragwanathia longifolia* – 240  
*Barakaroxylon* – 286  
 barbilhões – 64  
 Barinophytaceae – 236, 246  
*Barinophyton* – 246, 340  
*Barinophyton citrulliforme* – 247  
 Barinophytosida – 340  
 barra pós-orbitária – 151  
 base rizomatosa – 240  
 bases foliares – 314, 337  
 basiesfenoide – 165  
*Basilosaurus* – 194  
 basioccipital – 93, 165  
 bateria dentária – 54  
 Batrachomorpha – 87, 88  
 Bauriidae – 140, 150  
*Baurubatrachus pricei* – 95, 96  
*Beania* – 297  
 beija-flores – 116  
*Belemnopteris* – 286  
*Belodella* – 28  
*Belonostomus carinatus* – 67  
 benetitáceas – 273, 296  
 Bennettitales – 272, 295, 297, 300, 303, 355  
*Benneviopsis* – 46  
 Bernaultia – 281  
 Bernissartia – 108  
*Betulites* – 370  
 bexiga natatória – 59, 86  
 Biarmosuchia – 139, 142  
 Biarmosuchia – 143, 152  
 Biarmosuchidae – 139  
*Biarmosuchus* – 143  
 biarmosúquios – 142  
 biesporangióides – 298  
 bigorna – 137  
*Biharisporites* – 273  
 bilofodontia – 188  
 bioestratigrafia – 31  
 bioindicadores – 228  
 biomas globais – 271  
 biomineralização do esqueleto – 40  
 biozona de Traversodontidae – 147  
 bipedalismo – 195  
*Birkenia elegans* – 47  
*Bishops* – 202  
*Bithecodomara* – 7  
 blastópodo – 39  
 blastóporo – 20  
 blástula – 20  
*Blechnum* – 259, 267  
 boca terminal – 47  
 boca ventral – 44  
 Bombacaceae – 376

*Bonnetia* – 15  
 bordos foliares – 314  
 Boreocutheria – 164, 172, 202, 203  
 boreosfênicos – 174  
 Boreosphenida – 164, 171  
*Bothriolepis canadensis* – 49  
 botos – 194  
*Botrychiopsis* – 293  
*Botrychium* – 257  
 Botryopteridaceae – 237, 257, 259, 263  
*Botryopteris* – 257  
*Botryopteris forensis* – 263  
 bovídeos – 190  
*Bowenia* – 297  
 Brachyopoida – 88, 94  
*Brachyphyllum* – 314, 315, 317  
 bráctea – 309, 310, 316, 324  
 bráctea lenhosa – 316  
 bráctea-escama – 315  
 brácteas – 298, 305, 323, 369  
 brácteas bufurcadas – 311  
 brácteas estéreis – 312  
 brácteas-escamas – 316  
 bradiodontes – 52  
 Branchiosauridae – 94, 98  
 Branchiosauroidea – 88  
*Branchiostoma* – 22  
*Brannerium vestitum* – 68  
 brânquias – 37, 39, 43, 86, 94  
 branquiosaurídeos – 86, 94  
 braquiblastos – 323  
 braquiodonte – 169, 175  
 braquiópodes inarticulados – 40  
*Brasilitherium riograndensis* – 157  
 Brasilodontidae – 154  
*Brasilodendron* – 243, 264  
*Brasilodon quadrangularis* – 157  
 Brasilodontidae – 140  
*Brasilogyps faustoi* – 127  
 Brassicaceae – 356  
*Brazilichthys macrognathus* – 63  
*Brazilosaurus sanpauloensis* – 110  
 briófitas – 219  
 Brithopidae – 140  
 Brithopodinae – 140, 145  
 Bromeliales – 374  
*Brontornis burmeisteri* – 128  
 Bryales – 221, 224, 226  
*Brycon acus* – 69

Bryidae – 221, 224  
 Bryomorpha – 221, 222, 226  
 Bryophyta – 220, 221, 222, 225  
 Bryopsida – 221, 222, 224, 227  
*Bryum* – 224  
 Bufonoidea – 95  
 Bula(s) timpânica(s) – 165, 179, 199  
*Bulmanicrusta* – 7  
*Bumbudendron* – 243  
 bunodontes – 169  
*Buriadia heterophylla* – 312, 313  
 Buriadiaceae – 272, 312  
 Burnettidae – 139  
*Burnettia* – 142  
*Buteoxylon* – 277  
*Buteoxylon gordonianum* – 277  
 Buteoxylales – 271, 275, 277  
 Buxbaumiidae – 221, 224  
*Bythiacanthus brevis* – 57

## C

cabeça – 85  
 cabeça do conodonte – 27  
 cachos de esporângios – 260  
*Cacops* – 91  
 Caenolestes – 202  
*Cairoa* – 275  
 caixa craniana – 18  
 Calamitaceae – 253, 254, 265  
*Calamites* – 251, 253  
*Calamites* sp. – 254  
 Calamopityales – 271, 275, 276, 277  
*Calamopitys americana* – 276  
*Calamopleurus cylindricus* – 66  
*Calamostachys* – 253, 254  
*Calathospermum* – 278  
 calcâneo – 122, 167  
 calcário bioclástico – 30  
 Callistophytales – 271, 275, 282  
*Callistophyton* – 282  
*Callixylon* – 272, 273  
*Callixylon newberry* – 274  
 Calobryales – 221  
*Caloda de levoryana* – 372  
*Calymmatotheca* – 278  
 câmara polínica – 342  
 câmaras aeríferas internas – 221  
 Camaroidea – 5, 7  
 camaroídeos – 10



- Cambriano da China – 38  
 camelos – 190  
*Camoconites* – 304  
*Camphyloneuron* – 261  
 canais de resina – 318  
 canais do sistema sensorial da linha lateral – 93  
 canal da micópila – 343  
 canal polínico – 277, 343  
 Cancellales – 351  
 cangurus – 177  
 Canidae – 199  
 Caniformia – 199  
 caniniforme – 145  
 canino(s) – 151, 200  
*Cannanoropolis* – 312  
 Capitosauroida – 88, 92  
 Caprimulgiformes – 116  
 Captorhinidae – 107  
*Captorhinus* – 105  
 Captosauridae – 98  
 capuz de acrodina – 63  
 carapaça – 44, 48, 179  
 carapaça cefálica – 44  
 carapaça cefalotorácica – 43, 45, 75  
 carapaça fosfática – 75  
 carapaça óssea – 37, 45, 47  
 carapaça óssea dorsal – 49  
 carapaça óssea ventral – 44  
 Carchariniformes – 59  
*Carcharodon megalodon* – 54  
 Cardiocarpales – 343  
*Cardiocarpus* – 307  
*Cardiocarpus* – 308  
 Carnívora – 164, 172, 181, 198  
 Carnívoros – 198, 206  
*Carnoconites* – 303  
*Carodnia* – 188  
*Carodnia vieirai* – 188, 190  
*Carolina* – 314  
 carpometacarpo – 119  
 carpos – 84  
 cartilagem – 40  
 cartilagem de Meckel – 49, 58, 138  
 cartilagem prismática – 52  
 carvão – 253, 285  
 casca – 104  
 casca de ovo – 103  
 cascos – 163  
*Casea* – 141  
 Caseasauria – 139  
 Caseidae – 139, 140  
 Casichelyia – 108  
 castores – 184  
 Casuariidae – 123  
*Catagonus stenocephalus* – 191  
 Catarrhinos – 195  
 Cathartiformes – 116, 127  
*Cathaymyrus* – 16  
*Cathayornis* – 118  
 Caturidae – 66  
 cauda – 39, 85, 94  
 cauda heterocerca – 45  
 Cauda hipocerca – 47  
 cauda hipocerca – 47  
 cauda preênsil – 175, 179, 181  
*Caudipteryx zoui* – 113  
 Caule(s) – 324, 337, 352  
 caules de progimnospermas – 286  
 caules permineralizados – 278  
 caules petrificados – 261  
 caulídeo – 222, 223  
 cavalos – 186, 192, 207  
 cavernas – 184  
 cavidade bucal – 43  
 cavidade glenoide – 184  
 cavidade orobrânquial – 61  
 cavidade pericárdica – 59  
 cavidade pulpar – 49, 62  
 Cavidonti – 28  
 Caviidae – 184  
 Caviomorpha – 184  
 Cayton Bay – 287  
*Caytonia* – 287, 289  
 Caytoniales – 271, 275, 287, 289, 303, 355, 358  
*Caytonianthus* – 287, 289  
 Cecília(s) – 86, 96  
*Cecropsis* – 275  
*Cedroxylon* – 324  
*Cedrus alaskensis* – 324  
 cefalocordados – 19, 25  
 cefalópodes – 28  
 cegonhas – 116, 122  
 celacanto(s) – 42, 71  
*Celastrophyllum* – 365  
 célula apical – 227  
 célula epidérmica – 239  
 célula-guarda – 239  
 células antípodas – 349

- células diploides – 235  
 células epidérmicas – 297, 310, 318, 334  
 células esclerenquimáticas – 278  
 células haploides – 340  
 células isodiamétricas – 280  
 células oleíferas – 351  
 células parenquimáticas – 278, 298  
 células secretoras – 286  
 celurosauros – 115  
 celurosauros basais – 122  
 cemento – 168  
 centro vertebral – 90  
 centrocone – 177  
*Cephalaspis* – 46  
 Cephalochordata – 14, 16, 18, 76  
 Cephalodiscida – 7  
*Cephalodiscus* – 5, 7  
 Cephalotaxaceae – 272, 324  
*Cephalotaxites* – 324  
*Cephalotaxospermum* – 324  
*Cephalotaxus* – 314, 324  
 Cephaloxeniformes – 64  
 Cephalodiscida – 5  
 ceratobranquial – 40  
*Ceratodus latissimus* – 72  
*Ceratosaurus* – 115  
 ceratotríquias – 54  
 Cercopithecoidea – 195  
 cérebro – 14, 39  
 cervos – 190  
 cesta branquial – 43  
 Cetacea – 164, 190, 193  
 cetáceos – 193, 194  
 Cetartiodactyla – 190, 193  
*Chaleuria cirrosa* – 342  
*Chalimnia* – 154, 155  
*Chalimnia musteloides* – 156  
*Chaloneria* – 242  
*Chamaecyparis* – 319  
*Chamaria* – 147  
*Changchengornis* – 115  
*Changchengornis hengdaoziensis* – 118  
 Chapada do Araripe – 350  
*Chara* – 344  
 Charadriiformes – 116, 121, 122  
*Charassognathus* – 154  
 Charophyceae – 344  
*Charruodon tetracuspatus* – 155, 157  
*Chauna* – 127  
*Chaunoides antiquus* – 127  
 Cheirolepidiaceae – 272, 314, 315, 318  
*Cheirolepis* – 60, 61  
 Chigutisauridae – 88, 94, 98  
 chimpanzés – 195, 196  
*Chiniquodon theotonicus* – 155  
*Chiniquodon* – 153, 155  
*Chiniquodon sanjuanensis* – 154, 156  
*Chiniquodon* sp. – 157  
*Chiniquodon theotonicus* – 154, 156  
 Chiniquodontidae – 140  
 Chiroptera – 164, 172, 181, 182, 183  
 Chloranthaceae – 350  
*Chlorokybus* – 344  
 Chlorophyceae – 344  
 Chlorophyta – 219  
 Chondrichthyes – 41, 42, 52, 54, 59  
 Chondrostei – 42, 61, 63  
*chopper* – 199  
*chopper* discoidal – 199  
 Chordata – 3, 13, 28, 87  
 Chondrichthyes – 76  
*Chronoperates* – 152  
*Chronoperates paradoxus* – 135  
 chuvas sazonais – 266  
*Cibotium* – 260  
 cicadáceas – 273  
 Cicadales – 354, 355  
 Cicadecidales – 355  
 cicatriz trilete – 273  
 ciclo de vida de uma briófitas – 220  
 ciclos de vida nas plantas vasculares – 341  
 Ciconiiformes – 116  
 cilindro vascular oco – 338  
 cilindro vascular sólido – 338  
 Cimolesta – 172  
 Cimolodonta – 170  
 cindodonte – 135  
 Cingulata – 171, 180  
 cingulo – 169  
 Cinodonte avançado – 166  
 Cinodonte primitivo – 166  
 cinodontes – 149, 151, 152  
 Cinodontes não mamaliaformes – 155, 156  
 Cinodontes não mamaliaformes da América do Sul – 153  
 cinodontes não mamalianos – 151  
 cinodontes traversodontídeos – 153  
 cintura escapular – 84, 87, 122

- cintura peitoral – 38  
 cintura pélvica – 84, 87  
 cinturão equatorial seco – 266  
*Circulina* – 314  
 cirros – 17  
 Cistecephalidae – 140  
 Cladistia – 42, 63  
 clado das angiospermas – 350  
 Clado Euangiospermas – 350  
*Cladophlebis* – 295, 296  
 clados de eutérios – 203  
*Cladostrobus* – 308  
 Cladotheria – 171  
 Cladoxlopsida – 250  
 Cladoxylidae – 236, 249  
*Cladoxylon* – 249  
*Cladoxylon scoparium* – 250  
*Cladoxyllopsida* – 236, 249, 266  
 Cláperes – 59  
*claspers* – 59  
 classificação cladística das briófitas – 221  
 classificação das angiospermas – 350  
 classificação geral dos vertebrados – 41  
 Classificação Lineana dos Répteis – 104  
*Classopollis* – 314  
*Classostrobus comptonensis* – 314  
 Clastistia – 63  
*Clavatipollenites* – 350  
*Climacograptus* – 8, 9  
*Climacograptus innotatus* var. *brasiliensis* – 9  
*Climacograptus scalaris* – 9  
 climas glaciais – 337  
*Climatius* – 51  
 Climatologia – 218  
 cloroplasto – 344  
*Cnemidaria* – 261  
 CO<sub>2</sub> atmosférico – 217, 333, 337  
 coanas – 73  
 cobras – 106  
*Codonotheca* – 280  
 Coelacanthidae – 73  
 coelhos – 183  
 Coelurosauria – 115, 125  
*Coendou magnus* – 184, 185  
 colágeno – 41  
 colarinho – 4  
*Colbertia magellanica* – 189  
 colênquima – 337, 353  
*Coleochaete* – 232, 336, 344  
*Coleochaete* – 344  
 colo – 168  
 Colosteoidea – 87  
*Colpodexylon* – 241  
*Columna livia* – 124  
 Columbidae – 129  
 Columbiformes – 116, 129  
 columela – 86, 223  
 columela central – 223  
 coluna vertebral – 39  
*Comiopteris* – 295  
 complexo bráctea-escama – 321  
 complexo de brácteas – 314  
 composição dentária – 168  
 compressões – 278  
*Compsognathus* – 113, 118, 121  
*Compsostrobus* – 322  
*Compsostrobus neotericus* – 323  
*Concornis* – 115  
 condição plantígrada – 166  
 côndilo craniano – 104  
 côndilo occipital – 165  
 Côndilo occipital duplo – 138  
 condrites – 52  
 condrites – 76  
 Condylarthra – 172, 186, 187, 192  
 cone feminino – 313  
 cone ovulífero – 305  
 cones – 308, 312, 321  
 cones bioesporangiados – 299  
 cones férteis – 312  
 cones ovulados – 314, 318  
 cones ovulíferos – 303, 308, 310, 315, 316, 319, 321, 322  
 cones permineralizados – 318  
 cones polínicos – 318, 319, 324  
*Confuciusornis* – 115  
*Confuciusornis sanctus* – 118, 119  
*Confuciusornithes* – 116, 118, 121, 122  
*Confuciusornithiformes* – 116  
 Coniferales – 272, 301, 306, 313, 354, 355, 356, 358  
 coníferas – 273, 324, 354  
 coníferas gondwânicas – 312  
 Coníferas modernas – 313, 320  
 Coniferophyta – 271, 272, 306  
*Coniopteris* – 260, 296  
 Conodonts – 28, 41, 76  
 Conodontes – 21, 24, 31, 40, 43  
 Conodonti – 28



- conularídeos – 40  
 convergência – 186  
*Cooksonia* – 217, 237  
*Cooksonia caledonica* – 239  
 Coraciiformes – 116  
 coracoide – 117, 122  
*Cordaiacarpus* – 308  
*Cordaianthus* – 307, 308, 309  
*Cordaianthus concinnus* – 309  
*Cordaioxylon* – 306  
*Cordaioxylon transversa* – 309  
 Cordaitales – 272, 301, 306, 309, 313  
*Cordaites* – 306, 307  
*Cordaites principalis* – 309  
*Coriellodus quiteriensis* – 312, 313  
 córion – 83, 103, 104  
 coroa – 26, 168  
 coroa de frondes – 298  
 coroas dentárias – 191  
*Coronostoma* – 278  
 corpo basal – 26  
 corpo dos peixes – 39  
 corte transversal do eixo caulinar – 258  
 córtex – 276, 337  
 córtex externo – 245  
 córtex interno – 240  
 córtex médio – 245  
 córtex secundário – 245  
 corujas – 116  
*Corynoides* – 8  
 Corystospermales – 271, 275, 289, 290, 291, 303  
 cosmina – 71  
*Cosmochlaina* – 334  
 costelas – 84  
 cotilédones – 304  
*Cotylorhynchus* – 105  
*Coumiasperma remyi* – 343  
 Craniata – 14, 18, 41  
 crânio – 84  
 crânio de mamífero – 165  
 crânio paquiosstótico – 143  
 crânio platibásico – 88  
 Crassigyrinidae – 87  
*Crassigyrinus* – 99  
 creodeontes – 198  
 Creodonta – 164, 172, 198  
 creodonte – 200  
 crescimento alométrico – 90  
 crescimento dicotômico – 227  
 Cretacea – 172  
 Cricetidae – 184  
 crista cortane – 149  
 crista neural – 18  
 crista sagital – 165  
 cristas ósseas – 92  
 Crocodylomorpha – 113  
 crocodilos – 106  
 Crocodylia – 108  
 Crocodylidae – 110  
 Crocodyliformes – 110  
 Crocodylomorpha – 108  
*Cromptodon mamiferoides* – 153, 156  
*Crossothea* – 278, 279  
*Crossozamia* – 297  
 Crustoidea – 5, 7  
 crustoídeos – 10  
 Cryptodontidae – 147  
*Cryptograptus* – 8  
*Cryptomeria* – 319  
*Cryptomeriopsis* – 319  
*Ctenacanthus major* – 56  
*Ctenis* – 295, 296  
*Ctenodus* – 70  
*Ctenodus interruptus* – 73  
 cuboide – 167  
 cucos – 116  
 Cuculiformes – 116  
*Culcita* – 260, 261  
 Culcitaceae – 261  
 Cuniculidae – 184  
*Cuniculus paca* – 184, 185  
*Cunninghamia* – 318  
*Cunninghamia marquetii* – 320  
 Cunninghamioideae – 272, 318, 318  
*Cunninghamiostrobus* – 318  
*Cunninghamiostrobus yubariensis* – 320  
 Cupressaceae – 272, 318, 321  
*Cupressinocladus* – 315  
 Cupressoideae – 272, 318, 321  
 Cúpula(s) – 342, 343  
 cursorial – 190  
 cúspide distolingual – 169  
 cúspide ereta – 27  
 cúspide recurvada – 27  
 cutícula(s) – 232, 334, 361  
 Cyartheaceae – 261  
*Cyathea arborea* – 261  
*Cyathea tyrmensis* – 261

Cyathecaceae – 237, 256, 259, 261, 266  
*Cyathocaulis* – 261  
 Cycadales – 272, 295, 299, 301, 354, 356  
 Cycadeoidaceae – 272, 298  
 Cycadeoidales – 355, 358  
*Cycadeoidea* – 298, 300  
 Cycadophyta – 271, 272, 295  
*Cycas* – 297  
*Cyclogranisporites* – 273  
*Cyclopteris* – 280  
*Cyclusphaera* – 316  
 Cylomecia – 264  
 Cynodontia – 138, 139, 140, 151, 152, 163  
 Cynodontia não Mammaliaformes – 152  
 Cynognathia – 140  
 Cynognathidae – 140  
*Cynognathus* – 153, 154  
*Cynognathus crateronotus* – 153, 156  
*Cyrtograptus* – 8  
*Cysticamara* – 7  
*Cystidium* – 260  
*Cystosporites* – 340  
*Cystosporites devonicus* – 340  
*Czekanowskia* – 301, 302  
 Czekanowskiales – 272, 301

## D

*Dadoxylon* – 306  
*Dalanistes* – 194  
*Dasyprocta* sp. – 184  
 Dasyproctidae – 184  
 Dasyuromorphia – 171, 202  
 Dasyurus – 202  
*Dawsonia superba* – 226  
 deciduidade – 315  
 dedos ímpares – 188  
*Deinonychus* – 125  
 deiscência – 239  
 deiscência dos esporângios – 237  
 deiscência transversal – 239  
 dejetos metamórficos – 103  
*Delnortea* – 303  
*Delnortea abbottiae* – 304  
*Deltasaurus* – 92  
 Deltatheroidea – 164, 171  
 Deltatheroidea – 177  
*Dendrograptus* – 7  
 Dendroidea – 5, 7  
*Denkiana* – 287, 288

Dennstaedtioides – 261  
 dentário – 137, 149  
 dente braquiodonte – 191  
 dente bunodonte(s) – 186, 191  
 dente hpsodonte – 191  
 dente inferior – 169  
 dente lofodonte – 191  
 dente selenodonte – 191  
 dente superior – 169  
 dente triturante – 55  
 dente-de-sabre – 200  
 dentes braquiodontes – 188  
 dentes bunolofodontes – 186  
 dentes cônicos – 38, 117  
 dentes córneos – 43  
 dentes de tubarões – 54  
 dentes dos acantódeos – 51  
 dentes dos tetrápodes – 59  
 dentes multicuspidados – 51  
 dentes palatais – 71  
 dentes pós-caninos – 143  
 dentição braquiodonte – 193  
 dentição bunodonte – 179  
 dentição de leite – 166  
 dentição gonfodonta – 153  
 dentição labirintodonte – 71  
 dentição palatal – 72  
 Dentição triturante do actinoptérigeo pycnodontídeo – 64  
 dentículos – 43  
 dentículos dérmicos – 43, 60  
 dentina – 39, 43, 51, 58, 59, 60, 66, 70, 94, 168  
 dentina intermediária – 62  
 dentosplenial – 63  
 dermoesqueleto – 40, 44  
 Dermoptera – 164, 172, 181  
 desenvolvimento embriológico – 103, 177  
*Desmodus draculae* – 183  
 Desmoinesiano – 32  
 Desmostylia – 171  
 dessecação – 334  
 deuterostomados – 39  
 deuterostômio(s) – 3, 20  
*Deynonychus* – 125  
*Diadectes* – 96, 97, 99  
 Diadectomorpha – 88, 96, 98  
*Diademodon* – 154, 155  
*Diademodon tetragonus* – 153, 156  
 Diademodontidae – 140

- diáfise – 166  
*Dialipina* – 60  
*Diaphorodendron* – 242, 243  
 Diapsida – 105, 106, 107, 108, 110  
 diastemas – 169  
*Dicaulograptus* – 8  
*Dichograptus* – 7  
 dicinodontes – 110, 135, 146, 147  
 Dicinodontes da América do Sul – 146  
*Dicksonia* – 260, 262  
 Dicksoniaceae – 237, 256, 259, 260, 261, 266  
*Dicranoglossum* – 261  
*Dicranograptus* – 8  
*Dicranopteris* – 260  
*Dicranpteris* – 260  
*Dicroidium* – 289, 290, 291  
*Dicroidium (Xylopteris) argentinum* – 291  
*Dicroidium zuberi* – 291  
*Dictyonema flabelliforme* – 10  
*Dicynodon* – 146, 147  
 Dicynodontia – 106, 140, 142, 145, 152  
 Dicynodontidae – 140  
 didelídeos – 179  
 Didelphimorphia – 171, 178, 179, 202  
*Didelphis* – 137, 138, 178, 202  
 Didelphodonta – 172  
*Didelphis* – 178  
 Didolodontidae – 187  
*Didymograptus* – 8  
 dieta frugívora – 179  
 dieta herbívora – , 96180  
 dieta insetívora – 173  
 difícera – 58  
 difiodontia – 167  
 digitígrada – 190  
 digitígrado – 167  
*Diictodon* – 146, 147  
 Diictodontia – 140  
 Diictodontidae – 140  
*Dilwinites* – 316  
*Dimetrodon* – 137, 141  
*Dimorphograptus* – 8  
 dinâmica de ecossistemas – 218  
*Dinanomodon* – 140  
 Dino-aves – 108  
 dinocefálios – 110, 143  
*Dinocefálios da América do Sul* – 144  
 Dinocephalia – 139, 140, 142, 143, 145, 152  
 Dinocerata – 164, 172  
*Dinodontosaurus* – 147, 149, 155  
 ?*Dinodontosaurus* – 149  
*Dinodontosaurus brevirostris* – 146, 149,  
*Dinodontosaurus pedroanum* – 147, 148  
*Dinodontosaurus pedroanum* – 149  
*Dinodontosaurus platyceps* – 149  
*Dinodontosaurus platygnathus* – 149  
*Dinodontosaurus turpior* – 109  
*Dinophyton spinosus* – 307  
*Dinornis giganteus* – 124  
 Dinornithidae – 124  
 Dinosauria – 107, 108, 109, 110, 125  
 Dinosauria (inclui aves) – 108  
 dinossauros – 117  
 dinossauros celurosauros – 122  
*Diogenornis* – 123  
*Diogenornis fragilis* – 123  
 Diplacanthus – 51  
*Diplacanthus longispinus* – 51  
*Diplocaulus* – 90  
*Diplognathodus* – 31  
*Diplograptus* – 8  
*Diplogratus* – 9  
 Diplorhina – 43  
 diploirinos – 43  
 Dipnoi – 42, 70, 71, 86  
 dipnoicos – 71, 72  
 Dipnoiformes – 72  
 Diprotodontia – 171, 202  
 Dipteridaceae – 237, 259, 266  
*Discinites* – 273, 274  
 dispersão dos Afrotheria – 204  
 dispersores de sementes – 183  
 dispesão transemisférica – 203  
 distribuição paleobiogeográfica dos conodontes – 29  
 distribuição cosmopolita – 261  
 distribuição paleogeográfica – 278  
 diversidade dos répteis – 108  
 dobramento da dentina – 71  
 Docodonta – 170, 173  
 documentário polínico – 364  
 dodo – 129  
*Dolerotheria* – 280  
*Dolerserpeton* – 94  
 Dolerserpetontidae – 94  
*Doliodus problematicus* – 52  
*Doliosobus* – 316  
 dolomitização – 32  
*Dorudon* – 194



Drenaphycales – 236, 240  
*Drepanophycus* – 240  
*Drepanophycus spinaeformis* – 240  
 Drepanophycales – 240  
*Drewria potomacensis* – 306, 307  
 Dromasauroida – 140, 144  
 Dromeosauridae – 115  
 Dromeosaurídeo(s) – 113, 114  
*Dromiciops* – 201, 202  
*Dromornis* – 124  
 Dromornithidae – 124  
*Drumhelleria kurmanniae* – 319  
*Drynaria* – 261  
 Dryolestida – 173, 177  
 Dryolestoida – 171, 175  
*Dryoptheus* – 195  
 ductos mucilaginosos – 297  
 dugongos – 194  
 dupla fecundação – 347, 348  
 Dviniidae – 140  
*Dvorakia* – 28  
*Dwayka* – 224  
*Dyphasiastrum* – 241

## E

*Eboracia* – 260  
 Ebrithopoda – 172  
 Echimyidae – 184  
 ecossistemas terrestres – 218, 337  
*Ecteninion* – 154  
*Ecteninion lunensis* – 154, 156  
 ectocuneiforme – 167  
 ectopterigoidal – 72  
 ectopterigoide – 117  
 ectotermia – 103  
 Edaphosauridae – 139, 141  
 Edaphosauriidae – 141  
*Edaphosaurus* – 141  
 Edendata – 179  
 Edentados – 179  
 Edopoidea – 88  
 eentário – 138  
 Eixo caulinar – 248, 250  
 eixo dicotomizado – 289  
 Eixo prostado – 248  
 eixos aéreos – 240  
 eixos aéreos ramificados – 240, 242  
 eixos dicotômicos – 248, 252  
 Eixos laterais – 248

Eixos terminais – 248  
 eizoides – 243  
 Elasmobranchii – 41, 59  
 Elasmobranquiomorpha – 48  
*Elasmodus hunter* – 55  
*Elatidopsis* – 319  
*Elatocladus* – 324  
 elefantes – 181  
 elemento(s) coniforme(s) – 23, 26  
 elemento(s) pectiniforme(s) – 26, 27  
 elemento(s) ramiforme(s) – 27  
 elepsidroide – 249  
*Elginerpeton* – 86  
*Elkinsia polymorpha* – 343  
*Ellisonia* – 31  
*Elonichthys gondwanus* – 63  
 Elpistostegalia – 86  
*Elpistostege* – 86  
 embrião – 103, 104  
 embrião – 39  
 Embriobiotas – 221  
 embriogênese – 304  
 embriologia dos répteis – 104  
 Embrithopoda – 164, 203  
*Emestriodendron* – 311  
*Emporia lockardii* – 310  
 Emporiaceae – 272, 310  
 Emydopidae – 140, 145, 147  
 Emydopoidea – 140  
 enameloide – 58, 59  
 Enanthiornithes – 116  
 Enanthiornithiformes – 116  
*Enantiornis* – 115  
*Enantiornis leali* – 119  
 Enantiornithes – 118, 119, 121, 122, 125  
 Enantiornitídeo – 118  
 encéfalo – 13  
 endocárdio – 18  
 endoderme – 338  
 endodesta – 316  
 endoesqueleto – 40, 45  
 endospermia – 347  
 endotérmicos – 164  
*Endothiodon* – 146, 147, 148  
*Endothiodon* sp. – 149  
*Endressinia brasiliensis* – 351, 366, 367  
 Ensenadense – 199  
 Enteropneusta – 3, 4, 5, 10  
 entoconido – 169, 177

- entrenós – 249  
*Eocephalodiscus* – 7  
*Eoconfuciusornis* – 115, 118  
*Eodicynodon* – 145, 146, 147  
 Eodicynodontidae – 140  
 Eodicynodontoides – 140  
*Eogyrinus* – 99  
*Eomanis* – 180  
*Eonhabdopleura* – 5  
*Eophyllophyton* – 238  
*Eophyllophyton bellum* – 246  
*Eophyllophyton* sp. – 238  
*Eospermatopteris* – 275  
*Eospermatopteris* sp. – 276  
 Eothyridae – 139, 140  
 Eparctocoryna – 172  
*Ephedra* – 304, 305, 355  
 Ephedraceae – 348  
 Ephedrales – 304  
*Ephedripites* – 306  
*Ephedrites* – *Gnetaceapollenite* – 307  
 epibranchial – 40  
*Epiceratodus eyrensis* – 73  
 Epicynodontia – 140  
 epiderme – 310, 353  
*Epidexipteryx hui* – 113, 114  
*Epidolops ameghinii* – 178  
 epífises – 166  
 epífitas – 261  
*Epigondolella* – 28  
 epípúbis – 177  
 epitélio – 26  
 Epitheria – 171, 181, 203  
 Equidae – 191  
 equinodermados – 39  
 Equinodermas – 20  
 equinodermos – 28  
 Equisetales – 251, 253  
 Equisetales – 265  
*Equisetites* – 265  
 Equisetopsida – 235, 236, 246, 249, 251, 252, 265, 266  
*Equisetosporites* – 306  
*Equisetum* – 249, 265  
*Equisetum* sp. – 251  
*Equisetum* spp. – 265  
*Equus* – 192  
*Eremotherium laurillardii* – 181, 193  
 Ercthyzontidae – 184  
*Eretmonia* – 287  
*Eriptychius* – 75  
 Ernanodonta – 172  
*Ernestriodendron* – 308  
*Erpetoichthys* – 63  
 Eryopidae – 98  
 Eryopoidea – 84, 88, 91, 92  
*Eryops* – 91, 94  
*Eryptichius* – 44  
 escafoide – 167  
 escama dérmica – 52, 62  
 escama ovulífera – 310, 316, 319, 324  
 escamas – 38, 44, 47, 104  
 escamas bracteais – 318  
 escamas de acantódios – 52  
 escamas de paleonisciformes – 60  
 escamas dérmicas – 39, 49, 181  
 escamas elasmoides – 60, 66  
 escamas espiraladas – 311  
 escamas férteis – 312  
 escamas ganoides – 64  
 escamas interseminais – 298  
 escamas lepisosteoides – 64  
 escamas ovulíferas – 311, 319, 321  
 escamas placoides – 52  
 escamas rômicas – 60  
 escamoso – 165  
 escansoriopterigídeo – 114  
 escápula – 84, 117  
 esclerides – 315  
 esclerênquima – 337  
 esclerênquima cortical – 277  
 escleroteca fibrosa – 316  
 escudos dorsais – 47  
 esfenacodontídeo(s) – 137, 142  
 esfenodontídeos – 110  
 esfenófitas arborescentes gigantes – 265  
 Esfenófitas fósseis – 254  
 esfenótidas – 265  
 esmalte – 39, 40, 62, 168, 184  
 esmalte dentário – 181  
 espaços de osteócitos – 62  
 especialização celular – 334  
 espécie humana – 163  
 espécies arbustivas – 305  
 espécies cosmopolitas – 30  
 Espécimes permineralizados – 319  
 espermáticas – 246  
 espículas – 15  
 espículas calcárias – 15, 17

- espinhos – 40
- espinhos cefálicos – 46
- espiráculo – 40
- esponjas – 15
- esporângio(s) – 222, 223, 227, 233, 236, 238, 242, 249, 253, 256, 260, 275, 278, 284, 341
- esporângio isolado – 277
- esporangióforo(s) – 249, 252, 253, 300
- esporângios espatulados terminais – 239
- Esporângios fusiformes – 239, 272
- esporângios heterosporados – 271
- esporângios terminais – 239, 252
- esporócitos – 235
- Esporofilo(s) – 220, 243, 244, 297,
- esporófito – 220, 235
- esporófito ereto – 223
- esporopolenina – 334
- esporos – 220, 222, 233, 260, 272, 275, 334
- esporos triletes – 225
- esquamosal – 105, 117, 136, 137
- esqueleto pós-craniano – 186
- esqueleto visceral – 59
- esquilos – 184
- estágio esporofítico – 334
- estágio larval – 103
- estágio larval aquático – 83
- estágios de celularização – 280
- estágios larvais – 94
- estames carnosos – 369
- estele(s) – 286, 336
- estelo – 249
- Estemmenosuchidae – 140
- Estemmenosuchus* – 143
- Esterograma do caule – 258
- esteroma – 237
- estipe(s) – 4, 6
- estipes – 4
- estolão peduncular – 4
- estolonóides – 10
- estômato(s) – 232, 239, 296, 297, 310, 312, 315, 318, 319, 321, 360
- estômatos haplocélicos – 286, 308, 324
- estômatos hipostomáticos – 324
- estoque ancestral – 186
- estratégias evolutivas – 340
- estratos faunísticos – 204
- Estreito de Bhering – 196
- estribo – 138
- estróbilo(s) – 242, 245, 251, 255, 305
- estróbilo masculino – 361
- estróbilo terminal – 243, 244
- estróbilos bissexuados – 357
- estróbilos operculados – 249
- estróbilos terminais – 242
- estrutura foliar do tipo enação – 240
- estruturação de estômatos – 334
- estruturas femininas – 289
- estruturas microesporangiadas – 298
- estruturas reprodutivas – 297, 355
- estruturas reprodutivas masculinas – 289
- estruturas tipo raízes – 240
- estuários – 231
- esturjão – 39
- esturjões – 42, 63
- Euangiospermas – 350
- Euarchontoglires – 164, 172, 202, 203
- Eubalena* – 195
- Euconodonte(s) – 25, 26
- Eucynodontia – 140
- Eudicotiledônea(s) – 350, 351, 353, 361, 373
- Eudicotiledôneo – 375
- Eudicotyledones – 353
- eufilófitas – 237, 238
- eufilófitas – 246
- Eugeneodontia – 41
- Euhyllophytina – 246
- cupantotérios – 175
- Eupantotheria – 175
- Euparkenia – 106
- Eupelycosauria – 139
- Euphorbiaceae – 374
- Euphyllophytina – 237, 238, 248, 266
- Euphyllophytina basais – 334
- Eupodium* – 257
- Eurásia – 177
- Eureptilia – 106, 107, 108
- curiapsida – 105
- Europhyllophytina – 246
- Euryphyllum* – 286
- Eusphenopteris* – 293
- eusporangiadas – 256
- eusporângios – 256
- eustele – 338
- Eusthenopteron* – 86
- Eusuchia – 108
- cutérios – 178
- cutérios basais – 203



Eutheria – 164, 171, 179, 181, 202  
 Eutheriodontia – 140  
 Eutherocephalia – 140  
 Eutracheophyta – 237  
 Eutracheophytina – 344  
 Eutriconodonta – 170, 173, 174  
 Euungulata – 172  
 evolução das angiospermas – 347  
 Evolução de Estratégias Reprodutivas – 340  
 Evolução do Homem – 195  
 evolução dos conodontes – 32  
 evolução dos molares – 168  
 evolução dos vertebrados – 76  
 evolução foliar – 339  
 evolução paleobiológica – 75  
*Exaeretodon* – 153  
*Exaeretodon argentinus* – 154, 156  
*Exaeretodon riograndensis* – 155, 157  
 exoesqueleto – 40, 180  
 exploração do petróleo – 32  
 extinção dos conodontes – 29  
 extinção dos dinossauros – 201  
 Euphylllophytina – 236

## F

Fabaceae – 374  
 face abaxial – 315  
 Fagales – 356  
 falanges – 84  
 falcões – 122  
 Falconiformes – 116  
 faringe – 14, 16  
 faringobranquial – 40  
 fascículos – 322  
 Fase da Irradiação Cenozoica – 374  
 Fase da Irradiação Explosiva para o Domínio – 369  
 Fase da Irradiação Silenciosa – 364  
 Fase de Declínio e Extinção das Angiospermas – 377  
 Fase de Maturidade ou Consolidação – 373  
 fase diploide – 220, 236  
 fase gametofítica – 228  
 fase haploide – 236  
 fase larval – 14  
 faunas-locais – 207  
 feições craniodentárias – 174  
 feixes lenhosos – 286  
 feixes vasculares – 263, 315  
 felídeos – 200  
 Feliformia – 199

felino – 200  
 fêmur – 84  
 fenda(s) branquial(is) – 13, 14, 16, 18, 19, 58  
 fendas branquiais faringianas – 40  
 fendas faringianas – 39  
 fenestração – 105  
 fenestração temporal – 136  
 fenestras temporais – 119  
*Fenhsiangia* – 15, 20  
 Ferae – 172  
*Feraxotheca* – 278  
 Ferugliocladaeae – 272, 312, 313  
*Ferugliocladus* – 312  
*Ferugliocladus riojanum* – 312  
*Ferugliotherim windhausenii* – 176  
 fetos atuais – 293  
 fetos leptosporangiados – 257, 266  
 fibras de Sharpey – 62  
 fibras esclerenquimáticas – 280  
 fíbula – 84, 85  
 Ficales – 237  
*Ficophyllum* – 365  
 Filicales – 256, 259  
 Filicophyta – 336  
 Filicopsida – 235, 236, 246, 256, 266  
 filídio(s) – 222, 223, 225, 227  
 filogenia de Agnatos – 76  
 filogenia de dicinodontes – 147  
 filotaxia – 304  
 fitofósseis – 376  
 fitofósseis foliares – 373  
*Fitzroya acutifolius* – 321  
 floema – 240, 278, 338, 347  
 floema primário – 353  
 floema secundários – 337  
 flor – 287, 348  
 flor de eudicotiledônea – 353  
 flor de monocotiledônea – 352  
 flor primitiva – 298, 357, 358  
 flora autotrófica – 219  
 flora de Umbuzeiro – 377  
 flora global – 271  
 flora *roof-shale* – 260  
 floras atuais – 318  
 flores – 351, 352, 353, 355, 356  
 flores de magnoliídea – 351  
 flores masculinas – 369  
 Floresta Petrificada – 316  
 florestas – 282

- florestas mesofíticas – 325  
 florestas petrificadas – 316, 321  
*Florinites* – 307  
*Florinostrobus* – 310  
 focas – 199  
*Fokienia bravenescragensis* – 319  
 folha – 256  
 folha de monocotiledônea – 352  
 folhagem – 262, 278, 301  
 folhagem de *Gnetum* – 305  
 folhagens – 289, 299  
 folhagens de araucariáceas – 316  
 folhas – 243, 305, 318, 324, 351, 352, 353, 368  
 folhas aciculares – 312  
 folhas de *Glossopteris* – 287  
 folhas dimórficas – 319  
 folhas Eocretáceas – 364  
 folhas escamiformes – 308, 315, 318, 319  
 folhas lineares – 322, 324  
 folhas pemineralizadas – 283, 315, 322, 324  
 folhas simples – 312, 316  
 folhas taeniopterídericas – 299  
 Folhelho Burgess – 16, 18  
*Fontinalis antipyretica* – 226  
 foramen magno – 165  
*Forestia* – 231  
 Formação Adamantina – 177  
 Formação Buena Vista – 136, 142  
 Formação Cabeças – 241  
 Formação Caturrita – 136, 147, 149  
 Formação Cerro de Las Cabras – 136, 146, 149, 153, 156  
 Formação Chañares – 136, 149, 156  
 Formação Chengjiang – 15  
 Formação Chinle – 316  
 Formação Corumbataí – 63  
 Formação Crato – 350  
 Formação Dakota – 370, 371  
 formação de endosperma – 348  
 Formação de Tremembé – 184  
 Formação Entre-Córregos – 95  
 Formação Fram – 37  
 Formação Furnas – 224  
 Formação Gramame – 59, 110  
 Formação Green River – 183  
 Formação Ilhas – 64, 73  
 Formação Ipú – 199  
 Formação Irati – 286  
 Formação Ischigualasto – 146, 148, 149, 156  
 Formação Itaituba – 52, 59  
 Formação Los Colorados – 146, 149, 156  
 Formação Manacapuru – 52, 75  
 Formação Maria Farinha – 59  
 Formação Motuca – 257, 259  
 Formação Pastos Bons – 64  
 Formação Pedra de Fogo – 56, 63, 91  
 Formação Peruc – 370  
 Formação Piauí – 251  
 Formação Pimenteiras – 52  
 Formação Pirabas – 15  
 Formação Ponta Grossa – 88, 241  
 Formação Qiongzhusi – 37  
 Formação Quebrada de los Fósiles – 149  
 Formação Quiricó – 75  
 Formação Rio Bonito – 241  
 Formação Rio do Rasto – 92, 93, 136, 144, 149  
 Formação Rio Seco – 146  
 Formação Rio Seco de la Quebrada – 149, 156  
 Formação Sanga do Cabral – 92, 136, 147, 149, 154  
 Formação Santa Lúcia – 178  
 Formação Santa Maria – 109, 110, 136, 149, 155, 156  
 Formação Santa Vitória – 201  
 Formação Santana – 52, 64, 66, 109, 365, 367  
 Formação Siripaca – 222  
 Formação Solimões – 75, 110, 178, 195, 201  
 Formação Taió – 63  
 Formação Teresina – 52, 54  
 Formação Tinguá – 9  
 Formação Tremembé – 66, 127, 178, 201  
 Formação Vila Maria – 9  
 Formação Yixian – 178, 362  
 formas arborescentes – 264  
 formas foliares – 370, 371  
 formas foliares eocretáceas – 365  
 formas herbívoras – 153  
 formas neotênicas – 43  
 fórmula dentária – 186  
 fórmula dentária primitiva – 177  
 fosfato de cálcio – 40  
 fossa auditiva – 104  
 fossas temporais – 198  
 fósseis de aves – 113  
 fósseis de dinossauros – 108  
 fósseis de Glossopteridales – 282  
 fósseis de terrestreização – 335  
 fósseis silicificados – 319, 322  
 fosseta basal – 26

fosseta nasal – 19  
 fóssil de anuro – 94  
 fóssil vivo – 318  
 fossilização dos peixes – 40  
 fossoriabilidade – 179  
 francolita – 21, 32  
*Frenelopsis* – 314, 317  
 Fronde(s) – 256, 263, 295, 298  
 fronde bisseriada – 263  
 frondes com raques – 263  
*Frulania* – 222  
 Fruto alado – 368  
 função termorreguladora – 141  
 fungos endofíticos – 257  
 fúrcula – 117, 122  
*Furcula granulifera* – 361  
*Furipterus horrens* – 182  
*Furnishina* – 26

## G

gaivotas – 116  
*Galea* sp. – 184  
 Galeaspida – 24, 41, 42, 48, 76  
 Galesauridae – 140  
*Galesaurus* – 154  
 galináceos – 122  
 Galliformes – 116, 121, 122, 128  
*Gallus* – 125  
*Gallus domesticus* – 125  
 gambás – 177  
 gametângios – 235  
 gametófito(s) – 220, 222, 223, 236, 256, 304, 347  
 gametófito dicotômico – 223  
 gametófito feminino – 220, 343  
 gametófito haploide – 235  
 gametófito masculino – 220  
 gametófitos talosos – 221  
 gangamopterídeas – 283  
*Gangamopteris* – 283, 285  
 ganoína – 60, 62, 66  
 garras – 163  
 gases-estufa – 217  
 gastrália – 117  
 gastrólitos – 119  
 gato doméstico – 167  
 Gavialidae – 110  
 Gávias – 116  
 Gaviiformes – 116, 121, 123, 126  
*Gaviocetus* – 194

gaviões – 116, 122  
 Gekkota – 108  
*geniculate* – 27  
 Genóites – 312  
 Geotriidae – 43  
*Geronogyps relictus* – 127  
*Gerrothorax* – 99  
 GIBA – 178, 179  
*Gigantonoclea* – 303, 304  
*Gigantonomia fukienensis* – 304  
*Gigantopteri* – 303  
 Gigantopteridales – 272, 303  
*Gigantopteridium* – 303  
 gimnospermas – 271, 272, 354  
 Ginglymodi – 42, 64  
*Ginkgo* – 354  
*Ginkgo biloba* – 283, 300  
*Ginkgo yimaensis* – 302  
 Ginkgoales – 300, 354, 355, 356  
*Ginkgoites* – 301, 302  
*Ginkgophyllum* – 301  
 Ginkgophyta – 271, 272, 287, 300, 301, 302, 303  
 girafas – 190  
 girinos – 83  
 glândulas – 163, 343  
 glândulas mamárias – 163  
 glândulas mucosas – 43  
*Gleichenia* – 260  
 Gleicheniaceae – 237, 259, 260, 263  
*Gleichenites* – 260  
*Gleichenites coloradensis* – 263  
*Glenrosa* – 315  
*Glikmanus* sp. – 56  
 gliptodontes – 179, 180  
 Glires – 164, 172  
 Globidensini – 110  
*Glomesporites* – 264  
*Glosslingia* – 246  
 Glosslingiaceae – 236  
*Glossograptus* – 8  
 Glossopteridales – 271, 275, 282, 285, 286, 287, 288, 301, 358  
 glossopterídeas – 282, 283  
*Glossopteris* – 283, 284, 285, 286, 355  
*Glossopteris browniana* – 283  
*Glossotheca* – 287  
*Glossotheca utkalensis* – 288  
*Glyptolepis* – 310, 311  
*Glyptostroboxylon* – 321



*Glyptostrobus* – 319, 320  
*Glyptostrobus* sp. – 320  
 gnastostomados – 50  
 Gnathostomata – 39, 41, 87  
 Gnathostomado(s) – 40, 41, 42, 48, 76  
*Gnetaceapollenites* – 306  
 Gnetales – 272, 303, 304, 307, 354, 355, 356, 358  
 Gnetales Fósseis – 306  
 Gnetophyta – 306  
*Gnetopsis* – 278  
*Gnetum* – 304, 305, 355  
*Gobipteryx* – 115  
*Gobipteryx minuta* – 119  
 golfinhos – 166, 193, 194  
 Gomphodontia – 140  
*Gomphodontosuchus brasiliensis* – 155, 157  
 gônada – 19  
 Gondwana – 147, 173, 194, 201, 265, 289, 306, 315, 363  
 Gondwanatheria – 170, 175  
*Gondwanatherium patagonicum* – 176  
 Goniopholididae – 108  
 Gorgonopsia – 138, 139, 140, 142, 149, 152  
 Gorgonopsidae – 140  
 gorgonópsios – 142, 149  
 gorilas – 195  
 goteira de polinização – 342  
 gramas – 352  
 gramíneas – 352  
*Grammatopteris* – 259  
 Grammitidae – 261  
*Grammitis* – 261  
 grande intercâmbio – 206  
 Grande Intercâmbio Biótico – 178  
 Grande Intercâmbio Biótico das Américas – 206  
 Grande Intercâmbio Faunístico das Américas – 206  
 Granton Shrimp Bed – 25  
 Grão de pólen – 353  
 grão de pólen monocarpado – 352  
 grãos de pólen – 303, 344, 349, 351, 352, 353, 363  
 Graptolithina – 3, 5, 10  
 graptolitos – 28  
 Graptoloidea – 5, 7, 8  
*Graptos* – 5  
 graptozoários – 3  
*Griphodon* – 190  
*Grossius* – 73  
 Gruiformes – 121, 122  
 Grupo Ambo – 222

Grupo Bauru – 64  
 Grupo Itararé – 224, 241  
 grupo parafilético – 50  
 Grupo Trombetas – 9  
 grupos de amentíferas – 356  
 Gruta de Brejões – 185  
*Guggenheimia brasiliensis* – 178  
*Gymnogyps howardae* – 127  
 Gymnophiona – 86, 88, 95, 96, 98

## H

hábito arbóreo – 260, 289  
 hábito fossorial – 173  
 hábito ramoneador – 180  
 hábito rasteiro – 231  
 hábitos aquáticos – 163  
 hábitos noturnos – 163  
 hábitos terrestres – 183  
*Haikouichthys* – 37, 38  
*Haikouichthys ercaicunensis* – 38, 41, 42  
*Haikowella* – 15  
*Haikowichthys* – 13  
*Haldanodon* – 173  
 Halecomorphi – 42, 64, 66  
 Halecostomi – 42, 64  
*Halletheca* – 280, 281  
 hamamelídeas – 370  
 haplocélicos – 297  
 Haplorrhini – 195  
*Haplostigma* – 241  
 Haramioidae – 170  
 Haramiyida – 170  
*Haskinsia* – 241  
*Hedyosmium* – 350  
*Heidiphyllum* – 315, 317  
*Helminthostachys* – 257  
 Hemichordata – 3, 5  
 Henricosborniidae – 188  
 hepáticas – 219, 233  
*Hepaticites* – 222  
*Hepaticites devonicus* – 225  
*Hepaticites kidstoni* – 227  
*Hepaticites simpliciformis* – 225, 227  
 herbívoros – 149  
 Hermanophytales – 272, 303  
*Hermanophyton* – 303  
 Herperornithiformes – 121  
*Hertzina* – 25  
*Hesperornis* – 115, 121

- Hesperornithes – 121  
 Hesperornithidae – 121  
 Hesperornithiformes – 116, 119, 123  
*Heterangium* – 277, 278, 279  
*Heterangium kentuckyensis* – 279  
 heterocerca – 58  
 heterodontia – 136, 150, 166  
*Heterorhea dabbenei* – 123  
 heterosporadas – 253  
 heterosporia – 241, 243, 273, 340  
 heterostráceos – 44  
 Heterostraci – 24, 41, 42, 44, 76  
*hidraspémica* – 343  
 hidroide – 336  
 hidroides – 224  
 hidroxilapatita – 40, 48  
*Hinasuri* – 123  
*Hindeodus* – 31  
 hiomandibular – 49, 59  
 hipobranquial – 40  
 hipocone – 177  
 hipoconido – 169, 177  
 hipoconulido – 169, 177  
 hipoestomáticas – 324  
 hipômero – 18  
 hipopótamos – 190  
 Hipótese biogeográfica Jardim do Éden – 204  
 hipótese de Jardim de Éden – 203  
*Hippidion* – 192  
*Hippidion principale* – 191  
 Hippopotamidae – 190, 193  
*Hippopotamus* – 194  
 Hipselodonte(s) – 169, 183, 188  
*Hirmerella* – 314, 317  
 hisodonte – 169  
 história dos mamíferos – 163  
 história evolutiva dos cavalos – 192  
 Hofmeyriidae – 140  
 holocéfalos – 52, 58, 59  
 Holocephali – 41, 59  
*Holochilus* sp. – 184  
 Holostei – 61  
 homem – 167  
 Homem de Neandertal – 196  
 homem pré-histórico – 199  
 Homen de Cro-Magnon – 196  
 Homen de Lagoa Santa – 198  
 Hominidae – 196, 197  
 homínídeos – 195, 196  
 Hominoidea – 195  
*Homo* – 196, 197  
*Homo erectus* – 196  
*Homo ergaster* – 196  
*Homo habilis* – 196  
*Homo neanderthalensis* – 196  
*Homo sapiens* – 196  
 homodontia – 166  
 homosporados – 260  
 homosporia – 241, 340  
 homósporo – 241  
*Horneophyton* – 237  
*Hsiuannania* – 183  
*Hsua* – 246  
 Hsuceae – 236  
 Huayqueriense – 199  
*Huperzia* – 241  
 Hyaenodontidae – 198  
*Hybodus delabechei* – 55  
 Hydatellaceae – 350  
*Hydrasperma tenuis* – 343  
*Hydrocoerus* – 184  
*Hydrocoerus hydrochaeris* – 184, 185  
*Hyenia elegans* – 252  
 Hymenophyllaceae – 260  
 Hyperoartia – 41, 43  
*Hyperodapedon* – 147, 155  
 Hyperotreti – 41, 43  
 Hyracoida – 164, 171  
*Hyracotherium* – 192  
 Hystriognatha – 184
- ## I
- Iberomesornis* – 115  
*Ibyka* – 251  
*Ibyka amphikoma* – 252  
*Icaronycteris* – 182  
*Icaronycteris index* – 183  
*Ichthyornis* – 115, 121  
 Ichthyornithiformes – 116  
 Ichthyosauria – 106, 108  
*Ichthyostega* – 83, 85, 87, 122  
 Ichthyostegalia – 86, 87, 88  
 Ichthyostegidae – 87  
 Ichthyornithiformes – 119, 121  
*Ictidorhinus* – 142, 143  
*Ictidosuchoides* – 151  
 Ictiodorulito – 55, 56, 57, 58  
 ictiofauna – 75

ictiossauros – 106  
 idade das *Cycas* – 295  
 Idade dos Fetos – 292  
 Idade dos Peixes – 75  
 idade-mamífero – 188  
*Idanotekion* – 282  
*Idanotekion glandulosum* – 282  
*Idiognathodus* – 28, 31  
*Idiotubus* – 7  
*Iemanjá palma* – 64  
 Ignetales – 355  
 Iguania – 108  
 ileo – 87  
 Illiciaceae – 358  
 Illiciales – 350  
 impressões foliares – 277, 303, 308  
 incisiviformes – 150  
 incisivos – 151, 168, 184  
 incisivos superiores – 177  
 indúcio – 236  
 inferognatal – 49  
 inflorescência – 369  
*Inhansan beurleni* – 52  
 inhumas – 116  
 Iniopterygia – 41  
 Inostraceviinae – 140  
 insetívoras – 163  
 insetívoros – 140, 149  
 integumento – 278, 341, 342, 343, 344, 349  
 intercentrum – 104  
 interclavícula – 87  
 intestino – 19  
 intra-alveolar – 168  
*Irajatherium hernandezii* – 155, 157  
 irradiação dos marsupiais – 178  
 irradiação florística maastrichtiana – 373  
*Ischignathus sudamericanus* – 154, 156  
*Ischigualastia* – 147  
 ?*Ischigualastia* – 149  
*Ischigualastia jenseni* – 148, 149  
 ischnacantiformes – 51  
 Isoetaceae – 240  
 Isoetales – 241  
*Isoetes* – 241, 242, 264  
*Isodon* – 202  
 isopedina – 62  
 isosporia – 241  
 isósporo – 241  
 Isoteales – 236, 241

isquio – 84, 87  
 Istmo do Panamá – 206  
*Isurus trigonodon* – 54  
 Itaboraense – 123  
*Ixostrobus* – 301  
 Iydekkerinídeos – 92

## J

*Jachaleria* – 147  
*Jachaleria candelariensis* – 147, 148, 149  
*Jachaleria colorata* – 146, 149  
 Jardim do Éden – 203  
*Jeholodens jenkinsi* – 175  
*Jeholornis* – 115  
*Jeholornis prima* – 117  
*Jinfengopteryx elegans* – 113, 114  
*Jixiangornis orientalis* – 117  
 jugal – 93, 136, 137, 165,  
 Juglandales – 356  
 Jungermanniales – 221, 222  
 junta mandibular – 66  
*Jurapteryx recurva* – 116  
 Jurgermaniales – 222

## K

*Kalianaia decapitata* – 370, 372  
*Kalianaia decapitata* – 370  
*Kalymma* – 277  
*Kalymnanthus* – 370  
*Kamnascoppianthus* – 292  
*Kamnascoppifolia* – 292  
*Kamnascoppia* – 292  
*Kannemeyeria* – 147  
*Kannemeyeria argentinensis* – 146  
 Kannemeyeriidae – 140, 146  
 Kannemeyeriidae *incertae sedis* – 149  
 Kannemeyeriidae indet. – 149  
 Kannemeyeriiformes – 145  
*Karaurus* – 95  
*Karkenian* – 301  
*Kenyanthropus* – 197  
*Kerodon rupestris* – 184  
*Kerodon rupestris* – 184  
*Keteleeria* – 324  
 Kingoriidae – 145  
*Klebsormidium* – 344  
*Klitzchophyllites flabellata* – 366, 368  
*Klukia* – 260



koalas – 177  
*Kombuisia* – 145  
*Kotlassia prima* – 97  
*Kuehneotherium* – 164, 169

## L

- Labirintodonte(s) – 83, 86, 104  
 Labyrinthodontia – 86, 87  
 lacrimal – 93  
 lagartos – 106, 107  
*Lagenosotoma ovoide* – 343  
*Lagenospermum* – 278  
*Lagenostoma* – 278, 342, 343  
*Lagenostoma lomaxii* – 343  
 Lagenostomales – 343  
 Lagomorpha – 164, 172, 183  
 lâmina reflexa – 151  
 lâmina reflexa do angular – 142  
 lâminas foliares – 272  
 lampreias – 19, 24, 41, 43  
 Lanthanosuchidae – 107  
 larva – 16  
 Larvacea – 15  
*Lasiograptus* – 8  
*Lasiostrobus* – 297  
*Lastrea* – 267  
*Latimeria chalumnae* – 73  
*Latimeria menadoensis* – 73  
 Laurales – 351  
 Laurásia – 174, 175, 194, 204, 306  
 Laurasiatheria – 164, 172, 202, 203  
*Lebachia* – 308, 311  
*Lebachia piniformes* – 311  
 Lebachiaceae – 308, 313  
 lebres – 183  
*Leclercqia* – 241  
*Leclercqia complexa* – 244  
*Lectavis* – 119  
 leite – 163  
 lêmure – 195  
*Lemurosaurus* – 143  
 lenho – 309, 322  
 lenho picnofílico – 322  
 lenho secundário – 306  
 lenhos – 297, 314, 315  
 lenhos fósseis – 316, 321  
 leões-marinhos – 199  
 Leontinidae – 188  
*Leontocephalus* – 150  
 Lepidosauria – 106  
*Lepidocarpus* – 340  
 Lepidodendraceae – 243, 245, 265  
*Lepidodendron* – 217, 242, 243, 337, 338  
*Lepidodendron* sp. – 245  
*Lepidophloios* – 242, 243  
*Lepidopteris* – 290, 292  
 Lepidosauria – 108  
 lepidosauromorpha – 106, 108  
*Lepidosiren megalos* – 71  
*Lepidostrobus* – 243  
*Lepidotes* – 64  
*Lepidotes mawsoni* – 61  
*Lepidotes piauihyensis* – 64  
*Lepidotes roxoi* – 64  
*Lepidotes souzai* – 65  
 lepidotríquias – 59  
 Lepisosteidae – 64  
*Lepisosteus* – 64  
*Lepisosteus cominatoi* – 64  
 Lepospondyli – 86, 87, 88, 90  
 Leptictica – 164  
*Leptocycas* – 297  
*Leptocycas gracilis* – 299  
 Leptodactylidae – 95  
*Leptopteris* – 259  
 leptosporangiadas – 256, 257, 259  
*Leptostrobus* – 301, 302  
*Leptostrobus cancer* – 304  
*Lesleya* – 283, 297  
*Lesqueria* – 370  
*Lesqueria alocata* – 371  
 lhamas – 190  
 licófitas – 237, 238, 240, 242, 246, 264  
 licófitas arborescentes – 264  
 licófitas arborescentes gigantes – 265  
 licófitas fósseis – 244, 245  
 licófitas liguladas – 241  
 licófitas rizomórficas – 242, 264  
 licopsidas – 271  
*Lidgettonia* – 287  
 lignófitas – 238  
 Lignophytia – 238  
*Ligodium* – 259  
 Lígula(s) – 241, 243  
 liguladas – 241  
 liliáceas – 352  
*Liliacidites* – 374  
 Liliales – 374

*Lindleycladus* – 315  
*Lingulalepis* – 60  
 linhagem angiospérmica – 350  
 linhagem evolutiva – 163  
 linhagens de terápsidos – 142  
*Linopteris* – 280  
 Lipotyphla – 164, 172  
*Liriophyllum* – 370  
*Liriophyllum kansense* – 370  
 lírios – 352  
 Lissamphibia – 87, 88, 91, 94  
 ?*Lystrosaurus* – 149  
 Lithornithiformes – 119  
 Litopterna – 164, 186  
 Litornithiformes – 116, 124  
 Litoterna – 172  
 Illicófitas – 241  
*Lobopteris* – 293  
*Lobopteris micromiltonii* – 293  
 lobo cordal – 44  
 lobo epicordal – 71  
 lobos caudais – 66  
 lóbulo – 223  
 local de origem das Angiospermas – 362  
 lofodontes – 169  
 lofóforo – 6, 22  
*Lonchopteridiudm* – 280  
*Longfenshan* – 225  
*Longirostravis* – 119  
 Lophoriaceae – 261  
*Lophosteus* – 61  
*Lophosteus superbus* – 41, 59  
 lóris – 195  
*Loxodonta africana* – 191  
*Loxogramme* – 261  
 Loxogrammeae – 261  
 Loxomataceae – 237, 259  
 Loxommatoidea – 87  
*Luangwa sudamericana* – 155, 156  
 Luganooiiformes – 64  
*Lumkuia* – 154  
*Lunnaria* – 221  
*Lycaenops* – 150  
 Lycophyta – 336, 340  
 Lycophytina – 236, 237, 238, 246, 266, 344  
 Lycophytina basais – 334  
 Lycopodiaceae – 240, 241  
 Lycopodiales – 236, 241, 242, 264  
*Lycopodiella* – 241

*Lycopodiopsis* – 243  
*Lycopodites* – 241  
*Lycopodium* – 241, 339  
 Lycopsida – 235  
 Lycopsida – 236, 237, 238, 240, 264, 266  
 Lycosuchia – 140  
 Lycosuchidae – 140  
 Lydekkerinidae – 98  
 Lyginopteridales – 271, 275, 277, 278, 279  
*Lyginopteris* – 277, 278  
*Lyginopteris odhamia* – 279  
*Lyginorachis* – 278  
*Lysoxylon* – 297  
 Lystrosauridae – 140, 145  
*Lystrosaurus* – 145, 146, 147  
 Lycopsida – 240

## M

*Maastodontosaurus giganteus* – 92  
*Machaeracanthus* sp. – 52  
*Macraethopteris* – 280  
*Macranhinga* – 127  
*Macranhinga ranzi* – 127  
*Macrauchenia patachonica* – 187  
 Macraucheniiidae – 186, 187  
 macrauquenídeos – 207  
 Macroleter – 107  
 Macropus – 202  
 Macroscelidea – 164, 171  
*Macrotis* – 202  
*Macrozamia* – 296  
 Madagascar – 94, 202, 204  
*Magnolia* – 351, 356  
*Magnoliaephyllum* – 370  
 Magnoliales – 351  
 Magnoliidae – 358, 375  
 Magnoliídeas – 350  
*magnoliídeas herbáceas* – 351  
 Magnoliídes – 350  
 mamaliaiformes – 135, 151  
 mamaliaiformes da América do Sul – 157  
 mamífero(s) – 106, 136, 151, 152, 163, 165  
 mamífero placentário – 138  
 mamífero primitivo – 166  
 Mamíferos Aquáticos – 193  
 mamíferos fósseis – 165, 184  
 mamíferos modernos – 165  
 mamíferos pré-tribosfênicos – 170, 173,  
 mamíferos tribosfênicos – 204

- Mammalia – 106, 142, 152, 164  
 Mammaliaformes – 138, 140, 142, 152, 157  
 Mammaliomorpha – 173  
 manatis – 194  
 mandíbula(s) – 43, 156, 165, 166  
 mandíbula inferior – 49  
 Manjoniaceae – 272  
 Manjonicaceae – 310  
 manúbrio – 138  
 Mar de Thetis – 194  
*Maranhinga paranensis* – 127  
*Marattia* – 257  
 Marattiaceae – 266  
 Marattiales – 256, 257, 258, 265, 293  
 Marattiidae – 237, 257  
*Marchantia* – 221, 225  
*Marchantia gracilis* – 223  
 Marchantiales – 221, 223, 225  
*Marchantiolites* – 225  
 Marchantiomorpha – 221, 223  
 Marchantiophyta – 220, 221, 225  
 Marchantiopsida – 221  
*Marchantites* – 231  
 marfim – 193  
 margem basal recessiva – 26  
 margens foliares – 312  
*Margeriella cretacea* – 321  
*Marginariopsis* – 261  
*Mariopteris* – 278, 293  
 Marphatense – 199  
 Marsilea – 262  
 Marsileaceae – 260, 262  
 Marsileales – 237, 256, 259, 262  
*Marskea* – 325  
 marsupiais – 152, 174, 177, 202  
 marsupiais carnívoros – 206  
 marsupial – 200  
 Marsupialia – 164, 171, 177  
 marsúpio – 177  
 martelo – 137  
*Masculostrobos* – 310  
*Massetognathus* – 155  
*Massetognathus ochagaviae* – 155, 156  
*Massetognathus pascuali* – 154, 156  
*Massetognathus* sp. – 157  
 Mastodonsauridae – 88, 92  
 mastodonsauróideco – 92  
*Materpiscis attenboroughi* – 48  
 Matoniaceae – 237, 259, 266  
*Mawsonia* – 73  
*Mawsonia 'minor'* – 74  
*Mawsonia gigas* – 73, 74  
 maxila – 63, 165  
 maxilar – 93  
*Mazostachya* – 253  
 medula – 245, 309  
 medula central – 273  
 medula espinhal – 18  
 medula parenquimática – 282  
 medula septada – 309  
*Medullosa* – 277, 280, 293  
*Medullosa noei* – 281  
*Medullosa primaeva* – 281  
 Medullosales – 271, 275, 280, 281, 297, 355  
 Megachiroptera – 172, 182  
 megasporangios – 304  
 megasporângio – 242  
 megasporófilo(s) – 283, 287, 289, 297, 299  
 megáfilo(s) – 249, 256, 339  
 megáfósseis de angiospermas – 364  
 megagametófito – 349, 355  
*Megahinga* – 127  
*Megahinga chilensis* – 127  
 Megapodiidae – 128  
 Megasporângio(s) – 241, 243, 245, 262  
 megásporo – 262, 274, 341  
 megásporo funcional – 340  
 megasporófilo – 242  
 megásporos – 241, 273, 340  
*Megatherium americanum* – 180, 181  
*Megazostrodon* – 173  
 Megazostrodonidae – 140  
 meiose – 220, 236  
 Melastomataceae – 376  
 membrana vitelina – 104  
 membranas extraembrionárias – 83, 103  
 membranas voadoras – 181  
 Membro Crato – 260  
 membro pelvino esquerdo – 167  
 membro torácico esquerdo – 167  
 membros anteriores – 122  
*Menadon* – 155, 157  
 Meniscotheriidae – 186  
*Merceria* – 225  
 mergulhões – 116  
 Meridiungulata – 172  
 mesiolingual – 169  
 mesocunciforme – 167



- Mesocyparis* – 319  
*Mesocyparis borealis* – 320  
 mesodentina – 45, 46, 51, 52  
*Mesodon* – 64  
 Mesoeucrocodylia – 108  
 mesoniquídeos – 193  
 Mesonychidae – 164  
 Mesosauridae – 107  
*Mesosaurus* – 106  
*Mesosaurus tenuidens* – 110  
 mesossaurídeos – 110  
 mesossomo – 3  
 mesóstilo – 169  
*Mesoxylon* – 306  
 metacarpus – 84  
 Metachirus – 202  
 metacone – 168, 169  
 metaconido – 168, 177  
 metáfise – 166  
 metátilo – 177  
*Metapodocarpoxylon* – 315  
*Metasequoia* – 318, 319  
*Metasequoia* sp. – 320  
 metástilo – 169  
 Metasuchia – 108  
 metatarsais – 167  
 metatérios – 178  
 Metatheria – 164, 170, 171, 177, 178  
*Metaxignathus* – 86  
 métodos de fertilização – 304  
 Metoposauridae – 98  
 Metoposauroida – 88  
*Metzgeria* – 222  
 Metzgeriales – 221, 222  
 Metzriales – 222  
*Michelilloa* – 297  
 micorrizas endofíticas – 257  
*Micrascidites* – 15  
 microambiente – 228  
 Microbiotheria – 171, 179, 202  
*Microbiotherium tehuelchum* – 201  
*Microbrachis* – 89  
 Microchiroptera – 172, 182  
 microesporangiadas – 307  
 microesporângios – 305, 310  
 microesporófito(s) – 286, 287, 289, 297, 298, 310, 314, 315, 318, 324  
 microesporófitos carnosos – 299  
 microfilo(s) – 241, 242, 243, 244, 339  
 micrófilos longos – 240  
 microgametófitos – 355  
*Microgramma* – 261  
 Micrólito(s) – 240, 243  
 micrópila – 342, 344, 349  
 micrópila bifida – 312  
*Microaptor gui* – 113, 114  
*Microaptor zhaoianus* – 113  
 Microsauria – 86, 87, 88, 98, 99  
*Microspermopteris* – 278  
 Microsporângio(s) – 243, 245, 262, 355  
 micrósporos – 241, 273  
*Mikastrobos* – 318  
*Miki* – 318  
*Miki glyptostroboides* – 318  
 milho – 352  
 Millerettidae – 107  
*Mimon bennettii* – 182  
*Mimotona* – 183  
*Minarodendron* – 241  
*Minicynodon maieri* – 157  
 miocárdio – 18  
 miômeros – 14  
 miótomos – 14, 16, 18, 19  
 mirmecofagia – 179  
*Misticetus* – 194  
 mixinas – 41, 43  
 Mixinoidea – 24, 43  
*Mixoneura* – 280  
 modelos evolutivos – 218  
 molares bunodontes – 168  
 molares inferiores – 168  
 molares monofiodontes – 176  
 molares superiores – 168  
 molares tribosfênicos – 168, 174  
 monarca – 242  
 Moniliformopses – 236, 238, 249  
 monilófitas – 249  
 Monocleales – 221  
 Monocotiledônea(s) – 350, 351, 352, 370, 373  
 Monocotiledôneas Neocretáceas – 374  
 Monocotiledôneo – 375  
 Monocotyledones – 352  
 monodáctilo – 186  
 Monodelphis – 202  
 monofilia – 221  
 monofilia dos Holostei – 61

*Monograptus* – 6, 8, 9  
*Monograptus clintonensis* – 9  
*Monoletes* – 281  
 Monorhina – 43  
 monorrinos – 43  
 monotremados – 152, 174  
 Monotremata – 164, 170, 174  
 monotrêmatas – 164  
 monotremos – 175  
 morcegos – 106, 163  
 morcegos fósseis – 182  
 Mordaciidae – 43  
 morfogêneros – 275  
 morfologia – 285  
*Morganucodon* – 152, 166, 173  
 Morganucodonta – 170, 173  
 Morganucodontidae – 140, 164  
*Mormoops megalophylla* – 182  
*Mormoops faustoi* – 182, 183  
 Morro da Dinamite – 196  
 Morrowano – 32  
 Mosasaurini – 110  
*Moschops* – 143, 144  
*Moythomasia* – 60  
*Mucites plumatus* – 224  
 mudanças evolutivas nas plantas – 333  
 Multituberculata – 164, 170, 175, 176  
 musaranhos – 183  
*Muscites* – 225  
 músculo masseter – 185  
 músculos – 16  
 músculos adutores – 71  
 músculos mastigatórios – 184  
 musgos – 219  
 musgos fósseis – 225  
 Mustelidae – 199  
 mustelídeos – 200  
 mutuns – 116  
*Myeloxylon* – 280  
*Myliobates tolipicus* – 54  
*Mylokunmingia* – 37  
*Mylokunmingia fengjiao* – 41  
*Myocastor* – 184  
*Myocastor coypus* – 184  
 Myocastoridae – 184  
*Myosaurus* – 145  
 Myrmecobius – 202  
 Myxinoidea – 42, 43, 76

## N

nadadeira caudal – 39, 44, 71  
 nadadeira caudal difercera – 63  
 nadadeira caudal heterocerca – 63  
 nadadeira caudal homocerca – 66  
 nadadeira caudal trilobada – 73  
 nadadeira dorsal – 39  
 nadadeira peitoral – 38, 49, 86  
 nadadeira pélvica – 39  
 nadadeiras – 39  
 nadadeiras dorsais – 50, 54  
 nadadeiras pares – 43, 45  
 nadadeiras peitorais – 39, 47  
*Naiadita lanceolata* – 227  
 nadadeira anal – 39  
 narina(s) – 38, 73  
 narinas externas – 73  
 nasal – 93, 165  
*Nathorstiana* – 242, 264  
*Nathorstiana arborea* – 244  
 necrófagos – 43  
 Nectridae – 87, 89, 98, 99  
 nema – 6  
*Nemagraptus* – 8  
*Nemathotallus* – 232  
*Nemeghaator* – 176  
*Neosuchus sulcidens* – 184, 185  
*Neogaeornis wetzeli* – 123  
*Neognathodus* – 31  
*Neoproscinetes penavai* – 64  
 neopterígeos – 63  
 Neopterygii – 42, 61, 64  
 Neornithes – 115, 116, 121  
 Neosuchia – 108  
 neotobentônico – 28  
*Nephelea* – 261  
*Nephropsis* – 302  
 nervos cranianos – 45  
 Nettosuchidae – 110  
*Neuquenornis* – 119  
 neurocrânio – 39, 92  
*Neurodium* – 261  
 neuromastos – 43  
*Neuropteris* – 280, 281, 293  
 nichos ecológicos – 83, 177  
*Nilssonia* – 295, 297  
*Nilssonia tenucaulis* – 296  
*Nilssoniopteris* – 295  
 ninfeácea – 366

ninhos de esclerênquima – 290  
*Nipaniophyllum* – 303  
*Niphidium* – 261  
*Nitella* – 344  
*Noeggerathia* – 273  
*Noeggerathia foliosa* – 274  
*Noeggerathiopsis* – 309  
 Noeggeratiales? – 272  
*Noeggerathiopsis* – 307  
 nós – 249  
*Nostolepis* – 51  
*Notelops brama* – 40, 68  
*Nothorhacopteris* – 295  
*Notocalamites* – 251  
 notocorda – 3, 13, 16, 39, 40, 47  
 Notohippidae – 188  
*Notophytum* – 315  
 Notopterna – 186, 188  
*Notopus petri* – 85, 88  
 Notoryctemorphia – 171, 202  
 Notoryctes – 202  
*Notostylops* – 189  
 Notosuchidae – 108  
 notoungulados – 188  
 Notoungulata – 164, 172, 186, 188, 189  
 Nova Caledônia – 204  
 Nova Guiné – 204  
 Novo Mundo – 195  
 nucelo – 342, 343  
 núcleo do tubo polínico – 349  
 núcleo endospermico – 348  
 núcleos espermáticos – 349  
 núcleos polares – 349  
*Nuphar polysepalum* – 355  
 Nusckoisporites – 310  
 Nyctiphruetia – 107  
 Nymphaeales – 350, 358  
*Nymphaeites choffati* – 366

## O

*Obaichthys* – 64  
 occipital – 165  
 odontoblastos – 44, 45, 49, 59  
 Odontoceti – 194  
*Odontocetus* – 194  
*Odontocyclops* – 140  
 odontodes – 44, 60, 62  
*Odontopteris* – 280, 293

*Ogoracaulis banksii* – 261  
 Oldfieldthomasiidae – 188  
 olho pineal – 19  
*Oligocarpia* – 260  
*Oncograptus* – 8  
 Onychodontia – 71, 72  
 oosfera – 220, 235, 236, 349  
*Ophiacodon* – 141  
 Ophiacodontidae – 139, 141  
 Ophioglossales – 256, 257  
 Ophioglossidae – 236, 256  
*Ophioglossum* – 257  
*Ophioglossum reticulatum* – 257  
*Opisthocornus* – 122  
*Opisthodactylus patagonicus* – 123  
 orangotangos – 195  
 órbita(s) – 38, 46, 93, 198  
 Orcas – 194  
 Orchidaceae – 246, 374  
*Orestovia* – 232  
 organismo conodonte – 23  
 organismos estenohalinos – 28  
 organização do cone – 308  
 órgãos férteis – 275  
 órgãos fotossintéticos – 305  
 órgãos produtores de pólen – 280  
 órgãos reprodutivos – 308, 319, 368  
 órgãos sensoriais – 39  
 orientação dentária – 168  
 origem das folhas – 339  
 origem do megásporo – 341  
 origem dos Eutheria – 205  
 origem dos placentários – 204  
 origem ectodérmica – 60  
 origem foliar – 262  
 origem gondwânica – 202  
 origem monofilética – 313  
 origem polifilética das gimnospermas – 343  
 Ornithodira – 108  
 Ornithomimidae – 115  
*Ornithomimus* – 126  
*Ornithorhynchus* – 174  
 Ornithurae – 116, 119, 120  
*Orrorin* – 197  
 ortodentina – 49  
 ortotrópico – 308  
 ortótopos – 297  
*Oshunia brevis* – 66  
 Osmundaceae – 237, 259, 263, 265



*Osmundocaulis* – 259  
 ossificações pericondrais – 45  
 osso acelular – 44  
 osso acelular vascular – 51  
 osso angular reptiliano – 165  
 osso celular trabecular – 50, 70  
 osso dérmico – 43  
 osso do palato – 61  
 osso ectotimpânico – 165  
 osso esponjoso – 45  
 osso esterno – 122  
 osso lamelar – 49, 52, 60  
 osso lamelar basal – 45, 62  
 osso notário – 122  
 osso pré-maxilar – 66  
 osso timpânico – 143  
 osso trabecular – 44, 45, 49  
 ossos dérmicos – 49, 71, 92, 163  
 ossos parietais – 89  
 ossos pélvicos – 193  
 ossos pós-cranianos – 188  
*Osteichthyes* – 41, 59  
 osteócitos – 70  
 osteodentina – 52, 58  
 osteodermos – 163  
 osteodermos nodulares – 180  
*Osteolepiformes* – 86  
 osteologia dos mamíferos – 167  
 osteostráteo(s) – 45, 46  
*Osteostraci* – 24, 41, 42, 45, 76  
 ostracodermos – 43  
*Oswaldheeria* – 321  
*Otaria byronia* – 200  
*Otariidae* – 199  
*Otozamites* – 295  
*Ottokaria* – 286  
*Ottokaria bengalensis* – 288  
*Oudenodontidae* – 140  
 ouvido médio – 137  
 ovíparos – 164  
 ovipostura – 103  
*Oviraptoridae* – 115  
 ovo – 103  
 ovo amniótico – 83, 103  
 óvulo(s) – 289, 297, 298, 305, 311, 314, 319, 324, 349  
 óvulo central estéril – 305  
 óvulo elipsoide – 325  
 óvulo platispérmico – 310  
*Oxyaenidae* – 198

*Ozarkodinida* – 25  
*Ozarkodinídeos* – 28

## P

*Pachipteris* – 290  
*Pachypteris* – 290  
*Pachytesta* – 280, 281, 343  
 padrão epidérmico – 285, 308  
 padrão estomático – 295  
 padrão evolutivo das plantas – 337  
 padrão polínico – 314  
 padrões estomáticos – 285  
*Paedotherium* – 189  
*Paenungulata* – 171, 203  
*Pakicetus* – 194  
*Palaeonodonta* – 181  
*Palaelodus* – 129  
*Palaeobotryllus* – 15  
*Palaeoeudiptes* – 126  
*Palaeognathac* – 116, 119, 120  
 palaeoniscídeos – 61  
 palaeonisciformes – 63  
*Palaeosclerium minus* – 54  
*Palaeostachya* – 253  
*Palaeotaxus* – 324  
*Palaeovittaria* – 286  
 palatino – 93  
 palato – 91  
 Palato ósseo – 138, 150  
 palatoquadrado – 40, 49, 58, 59, 71  
 palatoquadrado ossificado – 49  
 paleobiogeografia – 218  
 paleobiogeografia dos Chondrichthyes – 59  
 paleobotânica – 217, 218  
*Paleobranchiostoma* – 16, 18  
 paleoclimatologia – 218  
 paleocomunidades – 218  
 paleocosta – 266  
*paleoervas* – 351  
 paleoflora – 365  
 paleoictiologia – 39  
*Paleolama* – 192  
 paleomastozoologia – 163  
 paleoniscídeo(s) – 50, 61, 62, 63  
 paleonisciformes – 60, 64  
 paleopântano – 260  
*Paleopsilopterus* – 128  
 paleossolos – 337  
*Paleostigma* – 241

- Paleotis* – 124  
 palinomorfos neocretáceos – 373  
*Palissy* – 314  
 Palissyaceae – 272, 314  
*Pallavicinites devonicus* – 225  
 Palmae – 374  
*Palmatolepis* – 27  
*Palyssa elegans* – 317  
 pampatérios – 180  
 Pandanaceae – 374  
 Panderichthyida – 86  
*Panderichthys* – 73, 86  
 Panderodontida – 22  
*Panderodus* – 25  
 pântanos – 264  
 Pantodonta – 172  
 Pantolesta – 172  
 papagaios – 116  
 papila(s) – 312, 314, 319  
 paquiosstóicos – 194  
 par de mixopterígeos – 59  
*Paracalamites* – 251  
 paracone – 168, 169, 177, 179  
 paraconido – 168, 169  
 Paraconodonte(s) – 25, 26, 28, 31'  
 paraesfenoide – 93  
 paráfises – 261  
*Paramys* – 184  
*Paranthropus* – 197  
*Paraphysornis brasiliensis* – 128  
 parapsida – 105  
 Pararaucariaceae – 272, 321  
 Pararépteis – 107  
 Parareptilia – 106, 107, 110  
 Parasemionotidae – 66  
*Paraspotheca* – 280  
 parástilo – 169, 177  
*Parataiwania* – 318  
*Parazolla* – 264  
 Parciasauria – 106, 107  
 pareiasauros – 110  
 parênquima – 277, 280, 325, 353  
 parênquima modular – 353  
 parietal – 165  
*Parka* – 232  
*Parka descipiens* – 336, 344  
 partes vegetativas – 323  
*Pascualgnathus polanskii* – 153, 156  
 pássaros – 116  
 Passeriformes – 116  
 Patagônia – 316  
 Patagopterygiformes – 116, 120  
*Patagopteryx* – 115, 120, 121  
 patos – 122  
*Patranomodon* – 140, 144  
*Patrognathus* – 30  
 Paucituberculata – 171, 178, 179, 202  
*Paurodendron* – 242  
 pecari – 190  
 pecíolo(s) – 260, 261, 262, 278, 280  
 pectopterídea – 260  
*Pecopteris* – 256, 257, 278, 293  
 pedicelos – 260  
 pedomorfose – 19  
*Pedopenna daohugouensis* – 113  
 pedúnculo – 4, 6  
 peg do processo – 61  
 peg-and-socket – 60, 61  
*Peiragraptus* – 8  
 peixe primitivo – 19  
 peixe(s) pulmonado(s) – 42, 71, 72, 73  
 peixes – 39  
 peixes actinopterígeos – 50  
 peixes agnatos – 37  
 peixes cartilaginosos – 41  
 peixes coanados – 73  
 peixes de nadadeiras lobadas – 42  
 peixes ósseos – 41, 59  
 peixes primitivos – 41  
 peixes sarcopterígeos – 71  
 peixes viventes – 59  
 peixes-bois – 194  
 pele membranosa – 141  
 Pelecaniformes – 116, 121, 126, 127  
 Pelicanos – 116  
 pelicossauros – 140  
*Pelicossauros da América do Sul* – 142  
 Peltaspermales – 271, 275, 290, 292  
*Peltaspermum* – 292  
*Peltaspermum thomasi* – 292  
 Peltopleuriformes – 64  
 Pelycosauria – 135, 137, 139, 140  
*Pengornis* – 119  
*Pennsylvanioxylon* – 306, 309  
 Pentoxylales – 272, 303, 358  
*Pentoxylon* – 303, 304  
 pequenas árvores perenes – 324  
 Peradectia – 171, 178

- Peramelemorphia – 202  
*Perameles* – 202  
 Peramelia – 171  
 Peramurida – 176  
 perianto – 223  
 periciclo – 278  
 perisporo – 249, 253  
 perissodáctilos – 163  
 Perissodactyla – 164, 172, 190, 191, 192  
 peristômio – 222  
 Perleidiformes – 64  
 permineralizado – 261  
*Pertica* – 246  
 petalodontes – 52  
 Petalodontida – 41  
 pétreo – 152  
 Petriellales – 271, 292  
 petrificações – 258  
*Petrolacosaurus* – 105, 106  
 Petromizonida – 42, 43, 76  
*Phaeoceros* – 225  
 Phaeophyceae – 231  
 Phaeophyta – 232  
 Phascogale – 202  
*Phasmatocycas* – 297, 299  
*Phasmatocycas kansana* – 299  
*Phlegethonia* – 90  
*Phlegmariurus* – 241  
*Phoberomys burmeisteri* – 184  
 Phocidae – 199  
 Phoenicopteridae – 127  
 Phoenicopteriformes – 116, 127  
 Pholidopleuriformes – 64  
 Pholidota – 164, 172, 180, 181  
 Pholidotomorpha – 179, 181  
 Phorusrhacidae – 124, 128  
*Phyllocladus* – 315  
*Phyllograptus* – 7  
*Phyllothea* – 251, 265  
 pica-paus – 122  
*Picea* – 321  
*Piceae* – 324  
 Piceoideae – 272, 322, 324  
 Piciformes – 116  
 Picnodontiformes – 64  
 pigóstilo – 117, 119  
*Pikaia* – 16, 18  
*Pikaia gracilis* – 16, 18  
*Pilophorosperma* – 289  
*Pilosa* – 171  
*Pillularia* – 262  
 pina primária – 250  
 Pinaceae – 272, 321  
 pinas – 293  
 pinas distais – 263  
 pinas férteis – 278  
 pinguins – 116, 126  
 pinípedes – 106  
*Pinites* – 306  
*Pinnularia* – 253  
 Pinoideae – 272, 322  
 pintura rupestre – 199  
 pínula – 236, 246  
 pínula fértil – 279  
 pínulas – 290, 293  
*Pinus* – 321, 322  
*Pinus allisonii* – 322  
*Pinus arnoldii* – 322  
*Pinuxylon woolardii* – 322  
 Piperales – 351  
 Pisces – 41  
 pisciformes – 39  
 piscívoros – 141  
 Pituriaspida – 24, 41, 42, 48  
*Pityostrobus milleri* – 323  
*Pitys* – 278  
 placa(s) dentária(s) – 55, 72, 73  
 placenta fossilizada – 48  
 Placentalia – 164, 203  
 placentários – 152, 177, 202  
 Placodermi – 42, 48, 76  
 placodermo antiarchii – 50  
 placodermos – 48  
 placodes – 18  
*Plagiophyllum* – 315  
 Plagiosauroidae – 88, 92  
 plagiosaurídeos – 86  
 planta cordatácea – 309  
 planta herbácea – 252  
 planta lenhosa – 319  
*Plantaginopsis* – 365, 374  
 plantas – 334  
 plantas arbóreas – 249, 265  
 plantas com sementes – 271, 340, 344  
 plantas esporofíticas – 235  
 plantas fósseis – 217  
 plantas herbáceas – 219  
 plantas heterósporas – 340



- plantas lenhosas – 237  
 plantas rizomatosas – 262  
 plantas terrestres – 217, 218  
 plantas vasculares – 238  
 plantas vasculares basais – 239  
 plantas-filhas – 261  
 plantígradas – 199  
 plantígrado – 167  
 plântula – 353  
 Plataforma Bragantina – 376  
 plataforma estilar – 177  
*Platananthus potomacensis* – 369  
*Platanocarpus marylandicus* – 369  
 platispérmicas – 342  
*Platycerium* – 261  
*Platyoposaurus struckenbergi* – 92  
 Platyrrhinos – 195  
 Plaugiaulacidae – 170  
 plaugiaulacoideo – 175, 179  
*Pleistovultur nevesi* – 127  
*Pleopeltis* – 261  
 plesiossauros – 106  
 Pleurodora – 108, 121  
*Pleuromeia* – 242, 264  
*Pleuromeia stembergi* – 244  
 plicidentina – 86  
*Plicodontinia* – 195  
*Pluricarpellatia pellata* – 350, 366, 365  
 pneumatização dos ossos – 121  
 Poaceae – 374  
 poáceas – 352  
 Podicipediformes – 116  
 Podocarpaceae – 272, 315  
 podocarpáceas – 315  
*Podozamites* – 315, 317  
*Polarornis gregorii* – 123  
 pólen – 277, 289, 310  
 polens monocarpados – 312  
 polinização – 298, 347  
 Polipodiáceas – 261  
 Polipoides – 261  
 polpa – 168  
 Polydolopimorphia – 171, 178, 179  
 Polyodontidae – 63, 64  
 Polypodiaceae – 237, 259, 261  
 Polypodieae – 261  
 Polypodiidae – 235, 237, 259  
*Polypodium* – 261  
*Polypodium* sp. – 236  
*Polypterus* – 63  
*Polysolenoxylon* – 286  
*Polyspermophyllum* – 301, 302  
 Polysporangiomorpha – 236  
 Polytrichales – 221, 224,  
 Polytrichidae – 224  
*Polytrichum* – 224  
*Polytrichum* sp. – 220  
*Polytrichum* sp. – 226  
 pombos – 116, 129  
 pongídeos – 195  
 ponte intercontinental – 206  
 pontoações araucarioides – 316  
 pontoações areoladas – 280  
 pontoações unisseriadas – 325  
*Populites* – 370  
*Poracanthus* – 51  
 porcos – 190  
 poro-canais – 71  
 porocanal – 46  
*Porophoraspis crenulatai* – 75  
 pós-caninos – 149, 150, 151  
 pós-caninos bilodofontes – 188  
 posfrontal – 105  
 pós-orbital – 136, 137  
 postfrontal – 105  
 postorbital – 105  
 Potamogetonaceae – 374  
 Poteniesporites – 310  
*Poteridium* – 325  
*Potonia* – 280  
 Potorous – 202  
 pré-articular – 165  
 pré-esfenoide – 165  
 pré-frontal – 105  
 preguiças – 166, 180  
 preguiças atuais – 181  
 preguiças terrícolas – 179  
 pré-maxilar – 93, 105, 150, 165  
 pré-molares – 168  
 pré-molares difiodontes – 176  
 pré-opérculo – 63  
 pré-óvulo – 342  
*Prepinus* – 322  
 pré-tribosfênicas – 173  
 pré-zigapófises – 119  
 primatas – 183, 195  
 primatas arcaicos – 195  
 Primates – 164, 172, 195

- primeiro mamífero – 152  
 Primeiros Vertebrados – 75  
 Prioniodinida – 22  
*Prionosuchus* – 98  
*Prionosuchus plummeri* – 91, 92  
*Prisca reynoldsii* – 370, 372  
 Pristerodontia – 140  
 Pristerodontidae – 140  
 Pristerognathidae – 140  
 Probainognathia – 140  
 Probainognathidae – 140  
*Probainognathus* – 154, 155, 156  
*Probainognathus jenseni* – 154, 156  
*Probainognathus* sp. – 157  
 proboscídeo – 4, 6, 188, 192  
 Proboscidea – 164, 171, 188, 190, 191, 192  
 proboscídeos – 163, 192  
*Proberum cabralensis* – 155  
*Probumetia* – 143  
 procâmbio – 353  
 Procellariiformes – 116, 122, 126  
 processo angular – 138  
 processo ântero-dorsal – 61  
 processo caniniforme – 146  
 processo coronoide – 138, 149, 150, 151  
 processo de heterosporia – 340  
 processo de ossificação – 166  
 processo de terrestrialização – 336  
 processo retroarticular – 138  
 processo rostral – 48  
 processos espinhosos – 141  
 processos espinhosos vertebrais – 141  
 processos uncimados – 87  
 procionídeos – 200  
 Procolophonidae – 107  
 Procolophonoidea – 107  
*Proconodontus* – 28  
*Proconsul* – 195  
 Procreodi – 172  
 Procynosuchia – 140  
 Procynosuchidae – 140  
*Procynosuchus* – 154  
 produtoras de sementes – 246  
 Proganochelyidae – 108  
 progimnospermas – 272  
 Prognathodontini – 110  
 Progymnospermophyta – 271, 272, 306  
*Prokennalestes* – 203  
*Promissum pulchrum* – 22  
*Propelanomodon* – 140  
*Protaxites* – 232  
*Proteaephyllum* – 365  
*Proteokalon* – 275  
 Proterotheriidae – 186  
*Protheriodon estudianti* – 155, 156  
*Protoarchaeopteryx* – 113  
 protocone – 169, 170, 175  
 protoconido – 168, 169  
 Protoconodont(s) – 25, 26, 28  
*Protocyon troglodytes* – 200  
 protoestele – 275  
 protoestele mesarco – 276  
 Protolipidodendroides – 236, 241  
*Protolipidodendron* – 241  
 Protolipternidae – 187  
 Protopytales – 271, 272, 275  
*Protopodocarpoxylon* – 314  
*Protopteryx* – 119  
 Protorothyrididae – 107  
*Protosalvinia* – 231, 232  
*Protosphagnum* – 225  
*Protosphagnum nervatum* – 227  
 protossauros – 110  
 protosteles – 336, 338  
 protostélico – 272  
 Protosuchidae – 108  
 Prototheria – 164  
 protoxilema mesarco – 249  
 protuberâncias ósseas – 143  
*Protuberum cabralensis* – 156  
 Província de Catasya – 282, 290  
 província euroamericana – 276  
*Prozostrodon brasiliensis* – 155, 157  
 Psalixochlaenaceae – 237, 259  
*Psaronius* – 257, 337, 338  
*Psaronius* sp. – 258  
*Pseudoaraucaria* – 322  
*Pseudobornia ursina* – 252  
 Pseudocaulis – 263  
*Pseudocheirus* – 202  
*Pseudoctenis* – 297  
 pseudodanto – 356  
*Pseudofrenelopsis* – 314, 317  
 pseudonervura – 223, 227  
 pseudoparenquimática – 232  
 pseudoparenquimatosa – 233  
*Pseudopolygnathus* – 30  
*Pseudoryzomys* sp. – 184

*Pseudosporochnus* – 249  
*Pseudosporochnus nodosus* – 250  
*Pseudovoltzia* – 310  
*Pseudovoltzia liebeana* – 311  
 psiforme – 167  
 psilófitas – 257  
*Psilophyton* – 237, 238, 246, 344  
*Psilophyton crenulatum* – 248  
*Psilophyton dawsonii* – 246, 248  
*Psilophyton* spp. – 238  
 Psilotaceae – 257  
 Psilotaes – 257  
 Psilotidae – 236, 257  
 Psilotles – 257  
*Psilotum* – 257  
 Psittaciformes – 116  
*Pteraspis* – 52  
*Pteraspis rostrata* – 44  
 Pteridaceae – 260  
*Pteridium* – 259, 267  
 pteridófitas homosporadas – 236  
 pteridófitas – 235, 249, 260, 266, 272, 292, 293  
 pteridófitas eusporangiadas – 259  
 pteridófitas leptosporangiadas – 266  
 Pteridophylla – 292, 293, 295  
 Pteridospermales – 358  
 pteridospermas – 292  
 pteridospermófitas – 275  
 Pteridospermophyta – 271, 272, 275, 276, 280, 293, 297, 301, 303  
 pterigoide(s) – 93, 105, 151, 165  
*Pterispermastrobis* – 292  
 Pterobranchia – 3, 5, 10  
 pterobrânquios – 3  
*Pteronotus* – 182  
 Pterosauria – 108, 122  
 pterossauros – 106  
*Pteruchus* – 289, 291  
*Ptilograptus* – 7  
*Ptomacanthus* – 50  
*Ptomacanthus anglicus* – 50, 51  
*Ptychodera* – 5  
 púbis – 87  
 pulmões – 71  
 pulsos tectônicos – 217  
*Purgatorius* – 195  
 pústulas – 92  
*Pygopterus humboldti* – 62  
 Pyrotheria – 172, 186, 190  
*Pyrotherium* – 188, 190

## Q

quadrado – 66, 93  
 quadradojugal – 105  
 quadrúpede – 83  
 quelônios – 107, 121  
 Quercymegapodiidae – 128  
 quetognatos – 22  
 quimeras – 41, 52, 59, 76

## R

*Rabdopleura* – 4, 6  
 Rabdopleurida – 7  
 Rabdosoma – 4, 6  
*Rabdotaenia* – 286  
 rádio – 84, 167  
 radiolários – 28  
 rádio-ulna – 84  
 radispérmicas – 342  
*Rahonavis* – 117  
 raia – 58, 59, 76  
 raios caudais – 66  
 raios lenhosos – 278  
 raiz – 168  
 raízes – 262, 278, 297, 337, 353  
 Ralliformes – 116, 128  
 ramificação pseudomonopodial – 247  
 ramo cordaitáceo – 309  
 ramo fértil – 305  
 ramos férteis – 273  
 ramos laterais – 310  
 ramos pinados – 319  
 ramos terminais dicotômicos – 275  
 ramos vegetativos – 310  
 Raphidae – 129  
 Raque(s) – 256, 263  
 ráquis – 293, 301  
 ráquis bifurcado – 290  
 ratos – 184  
 região cervical – 84  
 região equatorial – 266  
 região temporal do crânio – 136  
 regiões tropicais – 283  
*Regnellidium* – 262  
*Reimannia* – 275  
 reino vegetal – 218  
 relações evolutivas – 24  
 relações filogenéticas das aves – 115  
 relevos cársticos – 184



Rellimia – 275  
*Remiornis* – 124  
 reprodução sexuada – 220  
 Reptilia – 103, 107, 108  
 Reptiliomorpha – 87, 95  
 Reptiliomorpha – 95  
 respiração pulmonar – 86  
 resquícios da ganóina – 61  
*Retimonocolpites* – 374  
*Retiolites* – 8  
*Rhabdopleura* – 5, 7  
 Rhabdopleurida – 5  
*Rhachistognathus* – 31  
*Rhacolepis buccalis* – 67  
*Rhacophyton* – 249  
*Rhacophyton ceratangium* – 250  
*Rhea* – 126  
 Rheidae – 123  
*Rhetinotheca* – 280  
*Rhexoxylon* – 291, 303  
 Rhinesuchidae – 98  
 Rhinesuchoidea – 88, 92  
*Rhinesuchus* – 92, 93  
 Rhipidistia – 42, 72  
*Rhoeda* – 293  
 Rhyncholestes – 202  
*Rhynia* – 237, 335  
*Rhynia gwynne-vaughanii* – 237, 239  
 Rhyniopsida – 219, 235, 236, 237, 239, 266, 334  
 Rhytidosteidae – 88, 92, 98  
 Rhytidosteoidea – 92  
*Ricciocarpus* – 221  
 rim – 19  
 rinessucóideo(s) – 92, 93  
 rinessuoides – 92  
 riniófitas – 264  
 rinocerontes – 192  
*Riograndia* – 147, 157  
*Riograndia guaibensis* – 155, 157  
*Riostegotherium yanei* – 180, 181, 202  
 ripidísteos – 71, 73  
 risomorfos – 243  
*Rissikia* – 315  
 ritidosteídeos – 92  
 rizoide(s) – 223, 224, 227  
 rizomas – 252, 261  
 rizomórfico – 242  
 rizomorfos – 243  
 rizonas – 243

Robertiidae – 140, 147  
 Robertoidea – 140  
*Rodeites* – 262  
 Rodentia – 164, 172, 183  
*Rodhocetus* – 194  
 roedores – 163, 183, 184, 206  
 Romeriida – 105, 107  
 rostro – 44, 149  
 Rubiaceae – 374  
*Rubidgea* – 286  
 Rubidgeinae – 140  
*Rubidus pascoalensis* – 39  
*Rufloria* – 307, 308  
 Ruminantia – 190  
*Rusconiodon mignonei* – 153, 156  
*Russellites* – 273  
*Russellites taeniata* – 274

## S

*Saccabambaspis janvieri* – 48, 75  
*Saccoglottis* – 376  
*Sacisaurus agudoensis* – 109  
 saco embrionário – 347, 349  
 saco Visceral – 6  
 saco vitelino – 104  
 sacos olfativos – 71  
 sacos polínicos – 298, 307, 314, 319  
*Sagenopteris* – 287  
*Sahelanthropus* – 197  
*Sahelanthropus tchadensis* – 196  
*Sahnia* – 304  
 Sakmariano – 283  
 Salamandra(s) – 84, 86, 96  
*Salpingostoma* – 278  
 Saltoposuchidae – 108  
 Salvineaceae – 260  
 Salvinales – 237, 256, 259  
*Salvinia* – 264  
*Salvinia stewartii* – 264  
 Salviniales – 264  
 samambaias – 235  
*Samaropsis* – 287, 308  
*Sammiguelia* – 361, 374  
*Sammiguelia lewisii* – 360  
*Santacruzodon* – 147, 149, 155  
*Santacruzodon hopsoni* – 155, 156  
*Santosichthys mafrensis* – 63  
 São Raimundo Nonato – 198  
*Sapindopsis* – 370

- sapos – 86  
 sarcopterígio – 38, 74  
 Sarcopterygii – 38, 42, 71, 75, 76, 83, 87  
 sarcotesta parenquimatosa – 316  
 Sauropsida(s) – 103, 106, 107, 135, 163  
 Sauropterygia – 106, 108  
*Sawdonia* – 246, 339  
*Sawdonia ornata* – 247  
 Sawdoniaceae – 236, 246  
 Sawdoniales – 236, 246  
 Scaloposauridae – 140  
 Scandentia – 164, 172  
 Scansoriopterygidae – 113, 115  
 Schisandraceae – 358  
*Schizae* – 259  
 Schizaeaceae – 237, 259, 260  
*Schizoneura* – 251, 265  
*Schopfiacaulia* – 286  
*Schopfiithea* – 280  
*Sciadopitophyllum* – 321  
 Sciadopityaceae – 272, 321  
*Sciadopityoides* – 321  
*Sciadopitys verticillata* – 321  
 Scincomorpha – 108  
 Sciurognatha – 184  
 Scleroglossa – 108  
*Scolecoperis* – 258  
*Scutum* – 286, 288  
 Sebecidae – 108  
 segregação lateral de fácies – 30  
 Selagiinellaceae – 240  
 Selagiinellales – 242  
*Selaginella* – 241  
*Selaginella* sp. – 242  
 Selaginellales – 236, 241, 264  
 selenodonte – 169  
 semente(s) – 278, 287, 299, 316, 341, 342  
 semente lateral – 313  
 sementes aladas – 323  
 sementes platispérmicas – 307  
 semidentina – 49, 50  
 Semionotidae – 64  
 semionotídeos brasileiros – 64  
*Senftenbergia* – 260  
*Sequoia* – 314, 318  
*Sequoiadendron giganteum* – 318  
 Sequoioidae – 272, 318  
 sericemas – 116  
 Sermayaceae – 237, 259  
 Serpentes – 108  
 Serra da Capivara – 199  
*Sewardiodendron* – 319  
*Sewardiodendron laxum* – 320  
*Seymouria* – 95, 97, 104  
 Seymouriamorpha – 88, 95, 98, 104  
*Shankouclava* – 15  
 Shansiodontidae – 140, 147  
*Shenzhouraptor sinensis* – 117  
*Shopfiastrum* – 278  
 Shuotheridia – 170  
 Sícula(s) – 4, 9  
 sifão exalante – 16  
 sifão inalante – 16  
 sifonostele – 336, 338  
 sifonostélico – 240, 253  
 sifonostelo – 249  
*Sigillaria* – 243  
*Sigillaria* sp. – 245  
 simetria bilateral – 342  
 simetria do óvulo – 343  
 simplesiomórficas – 354  
 simpódio – 279  
 sinângio(s) – 289, 299  
 sinapsida(s) – 103, 105, 163  
 sinápsidos – 136  
 sinérgides – 349  
*Sinoconodon* – 157, 173  
 Sinoconodontidae – 140  
*Sinodelphys szalayi* – 178  
*Sinograpus* – 8  
*Sinornis* – 115, 119, 125  
*Sinornis santensis* – 119  
*Sinornithosaurus milleni* – 113  
*Sinosauropteryx milleni* – 114  
*Siphonodella* – 30  
 Sirenia – 164, 171, 193, 194  
 sirênios – 181  
 sistema da mastigação – 151  
 sistema de porocanais – 46  
 sistema de ramificação – 313  
 sistema de suporte – 338  
 sistema dentário – 166, 200  
 sistema mastigatório – 137  
 sistema maxilomandibular – 48  
 sistema nervoso – 16  
 sistema *peg-and-socket* – 63  
 sistema sensorial – 71  
 sistema vascular – 337

- sistema vegetativo – 342  
 Sm/Nd – 33  
*Smilodon populator* – 200  
 Sninthopsis – 202  
*Solanopteris* – 261  
*Solenites* – 301, 302  
*Solenopytis* – 286  
 solo – 337  
 solos maduros – 337  
*Sommerxylon spirulosus* – 325  
*Soroavisaurus* – 119  
*Spanomena mauldinensis* – 370  
 Sparassodonta – 171, 178, 179  
 Sparnotheriodontidae – 186  
*Sphenophyllum* – 253  
*Spermolithus devonicus* – 342  
*Spermopteris* – 297  
*Spermopteris coriacea* – 299  
 Sphaerocapales – 221  
*Sphaerostoma* – 278  
 Sphagnales – 221, 225, 226  
 Sphagnidae – 221, 224, 225  
*Sphagnum* – 225  
*Sphagnum squarrosum* – 226  
*Sphenopteris* – 261  
*Sphenacodon* – 141  
 Sphenacodontia – 139  
 Sphenacodontidae – 139, 141  
*Sphenarium* – 301  
 Sphenisciformes – 116, 126  
*Sphenobaiera* – 301, 302  
*Sphenodon* – 107, 122  
 Sphenodontia – 108  
 Sphenophyllales – 253, 255, 256, 265  
*Sphenophyllum* – 255, 256  
 Sphenophyta – 336  
*Sphenopteridium* – 278  
*Sphenopteris* – 256, 278, 279, 282, 292, 293  
 Sphenosuchidae – 108  
*Spirogyra* – 344  
 splancnocrânio – 39  
*Spongiophyton* – 231, 232  
*spora dispersa* – 310, 315  
*Sporogonites* – 224, 225  
*Sporogonites exuberans* – 227  
*Squamastrobis* – 317  
 Squamata – 108, 110  
*Squamella* – 284  
 Sr<sup>87</sup>/Sr<sup>86</sup> – 33  
*Stachygynandrum* – 241  
*Stahleckeria* – 146, 147  
*Stahleckeria potens* – 147, 148, 149  
 Stahleckeriidae – 140  
*Stangeria* – 296, 297  
 stapes – 86, 138  
 Stauropteridae – 236, 249  
*Stauropteris* – 249  
*Stauropteris bumtislandica* – 250  
*Stegomastodon platensis* – 191  
*Stegomastodon waringi* – 193  
*Stegotrachelus* – 60  
*Stenomyelon* – 276, 277  
*Stephanophyllites* – 251  
 Stereospondyli – 88  
*Stereosternum tumidum* – 110  
*Stewartiotheca* – 280  
*Stockmansella langii* – 237  
*Stolonodendrum* – 7  
 Stolonioidea – 5, 7  
*Streptognathodus* – 31  
 Strigiformes – 116  
*Strobus* – 322  
*Strunius* – 73  
 Struthionidae – 123  
 Struthioniformes – 116, 123  
 Subclasses de Angiospermas – 375  
 substituição dentária – 177  
 Subterbranchialia – 59  
*Suchoviella* – 308  
 suiformes – 190  
*Sullitheca* – 280, 281  
 superognatal – 49  
 suporte mecânico – 336  
 supratemporal – 105  
 surgimento da semente – 342  
 surgimento de folhas – 339  
 suspensão mandibular – 49, 59, 71  
*Sutcliffea* – 280  
*Svalbardia* – 273  
*Sylvilagus* – 183  
 Symmetrodonta – 164  
*Symphyogyna* – 222  
*Synangispadix* – 361  
 Synapsida – 106, 107, 110, 135, 136, 137, 139, 163, 165  
*Synauchenia* – 48



## T

- Taeniasporites* – 315  
*Taeniocrada* – 237  
*Taeniodonta* – 164, 172  
*Taeniopteris* – 280, 293, 297, 303  
 tafonomia – 218  
*Taiwania* – 318  
*Taiwanioidae* – 272, 318  
*Takakiales* – 221, 224  
*Takracetus* – 194  
 talo – 278  
 talo erecto – 222  
 talonido – 169  
 tamanduá – 166  
 tapinocefalídeos – 143  
 tapinocefálios – 143  
*Tapinocephalia* – 140  
*Tapinocephalidae* – 140  
*Tapinocephalinae* – 140  
*Tarphyderma* – 315  
 tarsais – 84  
*Tarsipes* – 202  
 tarsometatarso – 119  
 tartarugas – 105  
 Tasmânia – 204  
 Tatu(s) – 180  
 tatus-gigantes – 180  
*Taubacrex* – 128  
*Taubacrex grantvora* – 128  
*Taubatormis campbelli* – 127  
*Taxaceae* – 272, 324  
*Taxaceoxylon* – 325  
*Taxodioideae* – 319  
*Taxodioxylon* – 321  
*Taxodium* – 314, 318, 319  
*Taxodium wallisii* – 319, 320  
*Taxodioideae* – 272, 318, 319  
 táxons gondwânicos – 204  
*Taxus* – 325  
*Tayassuidae* – 191  
 tecido conjuntivo fibroso – 94  
 tecido endospermico – 348  
 tecido ósseo – 39  
 tecido parenquimático – 290  
 tecido vascular – 318, 343  
 tecidos mineralizados – 41  
 tecodontes – 110, 113, 168  
*Tedeaceae* – 237, 259  
*Telangioptis* – 278  
*Telangium* – 278  
*Teleostei* – 42, 64, 66  
 teleosteo ostariofisco – 66  
 teleosteos – 60, 66  
*Telestei* – 61  
*Teloma* – 339  
 teloma estéril – 341  
 temnospondílios – 92  
*Temnospondyli* – 83, 86, 88, 91, 93, 94, 95  
 temperatura global – 333  
*Tempyska* – 261, 262  
*Tempyska* sp. – 263  
*Tempyskaceae* – 237, 259, 261, 263  
*Tenrecoidea* – 164, 171  
 tentáculo – 6  
 Teoria da Enação – 339  
 Teoria do Pseudanto – 357  
 Teoria do Teloma – 339  
 Teoria Euantial – 357  
 teoria pseudoantial – 356  
 terápsidos – 135, 137, 142, 152  
*Teratornithidae* – 127  
*Terodontus* – 28  
 teriodontes – 149  
*Teriodontia* – 149  
 teriodontos – 149  
 térios – 152  
*Termnospondyli* – 94  
 termômetros geológicos – 32  
 terocefálios – 149  
*Terocephalia* – 152  
 Terrestrialização – 333  
 terestrialidade – 103  
 terestrialização – 334  
*Testudines* – 106, 107, 108  
*Tethytheria* – 171  
*Tetraceratops* – 139  
*Tetraclinis* – 321  
*Tetragonopterus avus* – 69  
*Tetragonostachys* – 241  
*Tetragonostylops* – 188  
*Tetragonostylops apthomasi* – 189  
*Tetraraptus* – 8  
*Tetrarhidae* – 221, 224  
*Tetrapoda* – 39, 42, 71, 73, 83, 86, 106  
 tetrápodes – 39, 42, 59, 83, 113  
 tetrápodes gondwânicos – 98  
 tetrápodes herbívoros – 96  
 tetrápodes paleozoicos – 71

- tetráptero – 114  
 Tetrapteryx – 114  
 Tetraxylopteris – 275  
 Thalattosuchia – 108  
 Thaliacea – 15  
*Thallites willsi* – 227  
 Thelodonti – 42, 47, 48, 51, 76  
*Thelodus parvidens* – 47  
 Therapsida – 106, 136, 137, 139, 142, 152  
 Theria tribosfênicos – 204  
 Theriimorpha – 164  
 Theriodonta – 152  
 Theriodontia – 140  
*Theriognathus* – 149  
*Therioherpeton cargini* – 155, 157  
 Therizinosauria – 115  
 Therocephalia – 139, 140, 142, 149  
 Theroteinida – 170  
*Thoatherium* – 186  
*Tholonosteon santacatarinae* – 63  
*Tholonothus braziliensis* – 60, 63  
*Thomasiocladus* – 324  
*Thrinaxodon* – 106, 138, 154  
 Thrinaxodontidae – 140  
 Throcephalia – 138  
*Thuja* – 321  
*Thylacosmilus* – 178, 200  
*Thyrsopteris* – 260  
*Tiarajudens* – 140  
*Tiarajudens eccentricus* – 144  
 tibia – 84, 85  
 tibia-fíbula – 84  
 tíbula – 167  
*Tietea* – 257  
 tigre-dentes-de-sabre – 179  
*Tiktaalik* – 37, 73, 86  
*Tiktaalik roseae* – 37, 38, 39  
 Tillodontia – 172  
 tilópodes – 190  
 Timpânico – 138  
 tímpano – 138, 165  
 tinamídeos – 122, 124  
 Tinamiformes – 116, 119, 124, 126  
*Tingia* – 273  
 tipo de venação – 305  
 tipo de xilema – 253  
 tipos foliares – 303  
*Titanis walleri* – 128  
 titanossuquídeos – 144  
 Titanosuchidae – 140, 145  
 Titanosuchinae – 140  
*Tmesipteris* – 257  
 Toca do Boqueirão da Pedra Furada – 196  
*Todeae* – 259  
*Tomaxellia* – 314, 317  
*Tomharrisia* – 325  
*Toxodon platensis* – 189  
 Tracheidatae – 237  
 Tracheophyta – 236, 237, 266  
 Traço(s) foliar(es) – 298, 305, 309  
 transição florística – 271  
*Transitoripollis crisopolensis* – 364  
 trapézio – 167  
 traqueídeo de planta vascular – 336  
 traqueídeos – 232, 273, 305, 306, 316, 334  
 traqueídes – 237  
 Traqueophyta – 238  
*Traversodon stahleckeri* – 155, 156  
 Traversodontidae – 140, 154  
 traversodontídeos – 155  
 Trechnotheria – 170  
*Tremataspis* – 46  
*Trematops* – 84  
 Trematosauridae – 98  
 Trematosauroida – 88, 94  
 trematossaurídeos – 94, 99  
*Triadobatrachus* – 94, 96  
*Tribodus limae* – 52  
 tribosfênicos – 174  
*Trichipteris* – 261  
*Trichopitys* – 300  
 Trichosurus – 202  
 Tricolpadas – 350  
 tricomas – 261  
 Triconodontia – 164  
*Tricostium* – 225  
*Tricranolepis* – 310  
*Trifurcatia flabellata* – 366  
 trigon – 169  
 trigonido – 169  
 Trigonocarpales – 343  
*Trigonocarpus* – 280, 281, 343  
*Triloboxylon* – 275  
*Triloboxylon amoldii* – 276  
 Trimeniaceae – 350  
 Trimerófitas – 246  
 Trimerophyta – 246  
 Trimerophytina – 237, 246

Trimerophytosida – 246  
 Trimerorhacoidea – 88  
 Triminiaceae – 358  
*Triphyllopteris* – 277  
*Triphyllopteris uberis* – 277  
*Trirachodon* – 153  
 Trirachodontidae – 140, 154  
*Triradioxylon* – 275, 277  
*Trisaccladus* – 315  
*Tristychius arcuatus* – 57  
 triteledontídeo – 154  
 Tritheledontia – 154  
 Tritheledontidae – 140  
 tritilodontídeos – 153  
 Tritylodontia – 154  
 Tritylodontidae – 140  
 tromba – 193  
 tronco – 85  
 troncos silicificados – 261  
 Troodontidae – 115  
 Troodontídeo(s) – 113, 114  
*Trucidocynodon riograndensis* – 155, 157  
*Tsuga* – 321, 324  
 tuatara – 106  
 tubarão ctenacantiforme – 56  
 tubarão orectolobiforme – 54  
 tubarão xenacantídeo – 54  
 tubarões – 41, 58, 59, 76  
 tubérculo de dentina – 45  
 tubérculos – 48  
 tubérculos de dentina – 45  
 tubérculos de esmaltoide – 44  
*Tubidendrum* – 7  
 tubo micropilar – 304  
 tubo nervoso – 13, 39  
 tubo nervoso dorsal – 14  
 tubo neural – 13  
 tubo polínico – 349  
 Tuboidea – 5, 7  
 tubos crivados do floema – 348  
 Tubulidentata – 164, 171  
 túbulos de dentina – 62  
 tucanos – 116  
*Tuditanus* – 89  
 Tunicata – 15, 76  
*Tupinambis teguixin* – 88  
 turfeiras – 225, 287  
*Turinia gondwana* – 48  
*Tylacsmilus* – 179

Tylopoda – 190  
 Tyrannosauria – 115  
 Tyrsopteridaceae – 261  
*Tyrsopteris* – 261

## U

*Uberabatitan ribeiroi* – 109  
*Ubirotes* – 31  
*Ugartecladus genoensis* – 313  
*Ullmannia* – 311  
 Ullmanniaceae – 272, 310  
*Ulmannia* – 310  
 ulna – 84, 167  
*Utrechtia piniformis* – 311  
 úmero – 84  
*Umkomasia* – 289, 291  
*Unenlagia* – 117  
 ungulados – 188, 190, 193, 206  
 ungulados invasores – 185, 190  
 Ungulados Nativos – 186  
 ungulados sul-americanos – 185  
 Ungulados Terrestres – 185  
 Ungulatomorpha – 172  
 ungulígrado – 167  
 Uranotheria – 172  
*Urgatecladus* – 312  
 Urochordata – 14, 15, 17  
 urocordados – 13, 14  
 Urodela – 84, 86, 96, 98  
 uroneurais – 66  
 uróstilo – 84, 94  
 urubus – 116  
*Uskiella spargens* – 239  
 útero – 164  
*Utrechtia (Lebachia) piniformis* – 308  
 Utrechtiaceae – 272, 308, 310, 313

## V

vacas-marinhas – 194  
 vacuidades interpterigoides – 91  
 Varanopidae – 139, 141  
 Varanopídeos – 142  
*Varanosaurus* – 141  
*Vardekloftia* – 299  
 vascularização – 339  
 vaso condutor xilemático – 348  
 vegetação global – 337  
 veia mediana – 285



Velho Mundo – 195  
 venação – 361  
 venação dicotômica – 272  
 venação pinada – 352  
*Ventastega* – 86  
 Venyukovioidea – 140  
 Vermilingua – 181  
 venação circinada – 256  
 Vértebra de chondrícte – 58  
 vértebra sacral – 84  
 vertebrados com mandíbulas – 24  
 vertebrados mandibulados – 41, 48  
 vertebrados não mandibulados – 41  
 vertebrados ordovicianos – 43  
 vertebrados terrestres – 83  
*Vertebraria* – 284, 286, 288  
 vértebras cartilaginosas – 39, 53  
 vértebras cervicais – 179  
 vértebras de peixes – 39  
 vértebras heterocélicas – 121  
 Vertebrata – 18, 22, 41, 87  
 verulicolianos – 15  
*Victorlemoinea* – 186  
*Victorlemoinea prototypica* – 187  
*Vincelestes* – 176  
*Vinceria andina* – 146  
*Vinceria* sp. – 149  
*Vinctifer comptoni* – 66  
*Virola* sp. – 351  
 viscerocrânio – 39, 40  
 vitelo – 104  
*Vitiphyllum* – 365  
 Vittariaceae – 260  
 viviparidade – 48  
*Vojnosvskyia* – 302  
*Vojnosvskyia paradoxa* – 304  
 Vojnosvskyales – 272, 302  
 Voltziales – 308, 311  
*Voltziopsis* – 310, 311  
 Volziales – 272  
 Vombatus – 202  
 vômer – 150  
*Vorona* – 115  
*Vorona berivotrensis* – 120  
 Vulturidae – 127

## W

Walchiaceae – 308  
*Walchiostrobus* – 308

*Welwitschia* – 304, 305, 355  
 Welwitschiales – 304  
*Westergaardodina* – 26  
 Whaitsiidae – 140  
 Whippomorpha – 172  
*Widdringtonia americana* – 323  
*Wiedomys pirrhorrhinus* – 184  
*Wielandiella* – 299  
*Williamsonia* – 298  
*Williamsonia sewardiana* – 298  
 Williamsoniaceae – 272, 298, 299  
*Williamsoniella* – 295, 299, 300  
*Wingegyps cartellei* – 127  
 wixos prostados – 243  
*Wollemia* – 315, 316  
*Wollemia nobilis* – 316  
*Wurdigneria obliterated* – 54  
 wurgimento das florestas – 337

## X

Xenacanthiformes – 58  
 Xenarthra – 164, 171, 179, 180, 181, 202, 203  
 xenarthria – 179, 180  
 xenartros – 163  
*Xenopus* – 95  
*Xenorthinothierium bahiense* – 187  
 Xenungulata – 172, 186, 188, 190  
 xilema – 240, 241, 280, 304, 305, 337, 338, 347  
 xilema exarco – 238  
 xilema primário – 245, 272, 273, 276, 282, 306, 325, 353  
 xilema primário mesarco – 273  
 xilema secundário – 245, 273, 276, 278, 279, 280, 286, 305, 306  
 xilema secundário manoxílico – 280  
*Xylopteris* – 290

## Y

*Yanornis* – 119  
*Yezonia vulgaris* – 316  
 Yinotheria – 170  
*Yungavolucris* – 119  
*Yunnanozoon(s)* – 15, 16, 19

## Z

Zalambdalestidae – 164  
*Zamites* – 295, 296, 298  
 Zatheria – 171, 176

- Zeuglodon* – 194  
Zhelestidae – 164  
Zigopteridales – 293  
*Zigopteris* – 249  
zigoto – 220, 222, 348, 349  
zoécio – 4, 5, 6  
zona tropical – 266  
zonas bioestratigráficas – 31  
zooide – 4  
*Zoosterophyllopsida* – 344  
zosterófitas – 238, 264  
*Zosterophyllopsida* – 236, 237, 238, 246, 264, 266  
*Zosterophyllum* – 238  
*Zosterophyllum divaricatum* – 246, 247  
*Zosterophyllum myretonianum* – 238  
*Zosterophyllum rhenanum* – 247  
*Zosterophyllopsida* – 247  
*Zygopteridae* – 236, 249





## AUTORES

### **Ana Karina Scomazzon**

Professora Adjunto da Universidade Federal de Pelotas  
Mestre em Geociências. Doutora em Geociências.  
Micropaleontologia  
Universidade Federal de Pelotas  
Cursos de Engenharia Geológica e Engenharia de  
Petróleo  
Praça Domingos Rodrigues, nº 2  
Bairro Porto  
96010-440 – Pelotas – RS  
E-mail: akscomazzon@yahoo.com.br

### **Ana Maria Ribeiro**

Pesquisadora do Museu de Ciências Naturais da  
Universidade Federal do Rio Grande do Sul  
Mestre em Geociências e Doutora em Ciências.  
Paleontologia de Vertebrados  
Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul  
Avenida Salvador França, 1.427  
90690-000 – Porto Alegre – RS  
E-mail: ana.ribeiro@fzbrs.gov.br

### **Eliseu Vieira Dias**

Professor Adjunto da Universidade Estadual do Oeste  
do Paraná – UNIOESTE  
Mestre e Doutor em Geociências. Paleovertebrados  
Universidade Estadual do Oeste do Paraná –  
UNIOESTE  
Campus de Cascavel  
Centro de Ciências Biológicas e da Saúde  
Laboratório de Geologia e Paleontologia  
Rua Universitária, 2.069  
85819-110E – Cascavel – PR  
Email: diaseliseu@yahoo.com.br

### **Elizabeth Höfling**

Professora Titular da Universidade de São Paulo  
Doutora em Ciências e Livre-Docente em Zoologia.  
Zoologia de Vertebrados  
Universidade de São Paulo  
Instituto de Biociências – Departamento de Zoologia  
Rua do Matão, Travessa 14, nº 101  
05508-900 – São Paulo – SP  
E-mail: ehofling@usp.br

### **Etienne Fabbrin Pires**

Professora Adjunto da Universidade Federal do  
Tocantins  
Mestre e Doutora em Geociências. Paleobotânica  
Universidade Federal do Tocantins  
Curso de Ciências Biológicas  
Campus de Porto Nacional  
Rua 07 – Quadra 15 – Jardim dos Ipês  
77500-000 – Porto Nacional – Tocantins  
E-mail: etienefabbrin@uft.edu.br

### **Fernando Abdala**

Pesquisador do Bernard Price Institute for  
Palaeontological Research  
Doutor em Ciências. Paleontologia de Vertebrados  
University of the Witwatersrand  
Private Bag 3  
WITS 2050 – Johannesburg – South Africa  
E-mail: nestor.abdala@wits.ac.za

### **Gisele Mendes Lessa del Giudice**

Professora Adjunto da Universidade Federal de Viçosa  
Mestre em Geologia e Doutora em Zoologia.  
Paleovertebrados

Universidade Federal de Viçosa  
Departamento de Biologia Animal  
Campus Universitário  
36570-000 – Viçosa – MG  
E-mail: gislessa@yahoo.com.br

**Herculano Alvarenga**

Pesquisador do Museu de História Natural de Taubaté  
Doutor em Zoologia. Paleovertebrados  
Rua Colômbia, 99  
Jardim das Nações  
12030-520 – Taubaté – SP  
E-mail: halvarenga@uol.com.br

**Ismar de Souza Carvalho**

Professor Associado da Universidade Federal do Rio de Janeiro  
Mestre e Doutor em Geologia. Paleoecologia  
Universidade Federal do Rio de Janeiro  
Instituto de Geociências/Departamento de Geologia  
Avenida Athos da Silveira Ramos, 274 – Bloco G  
21941-916 – Cidade Universitária – Ilha do Fundão – Rio de Janeiro – RJ  
E-mail: ismar@geologia.ufrj.br

**Leonardo dos Santos Avilla**

Professor Adjunto da Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro  
Mestre e Doutor em Ciências Biológicas (Zoologia). Paleovertebrados  
Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro  
Instituto de Biociências/Departamento de Zoologia  
Laboratório de Mastozoologia  
Avenida Pasteur, 458 – Sala 501  
22290-240 – Rio de Janeiro – RJ  
E-mail: leonardo.avilla@gmail.com

**Lilian Paglarelli Bergqvist**

Professora Adjunta da Universidade Federal do Rio de Janeiro  
Mestre em Zoologia e Doutora em Ciências. Paleovertebrados  
Universidade Federal do Rio de Janeiro  
Instituto de Geociências/Departamento de Geologia  
Avenida Athos da Silveira Ramos, 274 – Bloco G  
21941-916 – Cidade Universitária – Ilha do Fundão – Rio de Janeiro – RJ  
E-mail: bergqvist@geologia.ufrj.br

**Margot Guerra Sommer**

Pesquisadora CNPq. Docente/Orientadora do Programa de Pós-Graduação em Geociências  
Mestre e Doutora em Geociências. Paleobotânica  
Universidade Federal do Rio Grande do Sul  
Departamento de Paleontologia e Estratigrafia  
Instituto de Geociências  
Av. Bento Gonçalves, 9.500  
Campus do Vale, Agronomia  
91501-970 – Porto Alegre – RS  
E-mail: margot.sommer@ufrgs.br

**Maria Judite Garcia**

Professora Titular II da Universidade Guarulhos  
Doutora em Geologia Sedimentar. Bioestratigrafia  
Universidade Guarulhos – Laboratório de Geociências  
Praça Tereza Cristina, 1 – Centro  
07023-070 – Guarulhos – SP  
E-mail: geo@ung.br / mgarcia@ung.br

**Marise Sardenberg Salgado de Carvalho**

Pesquisadora da Universidade Federal do Rio de Janeiro  
Mestre e Doutora em Geologia. Paleovertebrados  
Universidade Federal do Rio de Janeiro  
Instituto de Geociências/Departamento de Geologia  
Avenida Athos da Silveira Ramos, 274 – Bloco G  
21941-916 – Cidade Universitária – Ilha do Fundão – Rio de Janeiro – RJ  
E-mail: marise.sardenberg@gmail.com

**Martha Richter**

Curadora das Coleções de Vertebrados, Antropologia & Micropaleontologia do Natural History Museum  
Doutora em Paleontologia. Paleovertebrados  
Natural History Museum  
Department of Palaeontology  
Cromwell Road  
SW7 5BD – London – United Kingdom  
E-mail: M.richter@nhm.ac.uk

**Mary Elizabeth Cerruti Bernardes-de-Oliveira**

Professora Titular da Universidade Guarulhos. Docente do Programa de Pós-Graduação em Geologia Sedimentar do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo  
Mestre em Geologia e Doutora em Ciências. Paleobotânica

Universidade de São Paulo  
Instituto de Geociências  
Rua do Lago, 562 – Cidade Universitária  
05508-900 – São Paulo – SP  
E-mail: maryeliz@usp.br

**Nelsa Cardoso**

Professora da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul  
Mestre em Biologia e Doutora em Geociências.  
Paleobotânica  
Faculdade de Biociências  
Departamento de Biodiversidade e Ecologia  
Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul  
Av. Ipiranga, 6.681 – Prédio 12 – Sala 245  
90619-900 – Porto Alegre – RS  
E-mail: nel\_paleobot@yahoo.com.br

**Rita de Cassia Tardin Cassab**

Pesquisadora da Universidade Federal do Rio de Janeiro  
Mestre e Doutora em Geologia. Paleoinvertebrados  
Universidade Federal do Rio de Janeiro  
Instituto de Geociências/Departamento de Geologia  
Avenida Athos da Silveira Ramos, 274 – Bloco G  
21941-916 – Cidade Universitária – Ilha do Fundão – Rio de Janeiro – RJ  
E-mail: rcassab@gmail.com

**Roberto Iannuzzi**

Professor Associado da Universidade Federal do Rio Grande do Sul  
Mestre em Geologia e Doutor em Ciências.  
Paleobotânica  
Universidade Federal do Rio Grande do Sul – IG  
Av. Bento Gonçalves, 9.500 – Prédio 43.113  
Campus do Vale – Agronomia  
91509-900 – Porto Alegre – RS  
E-mail: roberto.iannuzzi@ufrgs.br

**Rosa Maria Mendonça de Magalhães**

Pesquisadora da Universidade Federal do Rio de Janeiro  
Mestre em Geologia. Paleovertebrados  
Universidade Federal do Rio de Janeiro  
Instituto de Geociências/Departamento de Geologia  
Avenida Athos da Silveira Ramos, 274 – Bloco G

21941-916 – Cidade Universitária – Ilha do Fundão – Rio de Janeiro – RJ  
E-mail: rosamagalhaes@gmail.com

**Sandra Eiko Mune**

Licenciada e Bacharel em Ciências Biológicas. Mestre em Geociências  
Professora de Ciências e Biologia do Ensino Fundamental e Médio da Secretaria de Educação da Prefeitura do Município de São Paulo/SME  
E.M.E.F. Danylo José Fernandes  
Av. Dr. Francisco Munhoz Filho, 431 – Cidade Líder  
08280-000 – São Paulo – SP  
E-mail: smune@hotmail.com

**Sara Nascimento**

Mestre e Doutora em Geociências. Pós-Doutorado em Histologia e análise isotópica de conodontes.  
Micropaleontologia  
Rua Mal. Gaspar Dutra, 88 – Veranópolis  
94.920-37 – Cachoeirinha – RS  
E-mail: aiatha@yahoo.com.br

**Valesca Brasil Lemos**

Professora Associado da Universidade Federal do Rio Grande do Sul  
Mestre em Geociências. Doutora em Ciências.  
Micropaleontologia  
Universidade Federal do Rio Grande do Sul  
Departamento de Paleontologia e Estratigrafia  
Av. Bento Gonçalves, 9.500 – Prédio 43.127 – Sala 211  
Campus do Vale – Agronomia  
91509-900 – Porto Alegre – RS  
E-mail: valesca.lemos@ufrgs.br

**Virgínia Simão Abuhid**

Professora Assistente da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais  
Mestre em Geologia. Paleovertebrados  
Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais  
Museu de Ciências Naturais  
Depto. de Ciências Biológicas  
Av. Dom José Gaspar, 500  
30535-610 – Belo Horizonte – MG  
E-mail: vabuhid@pucminas.br



Desde o surgimento da vida na Terra, as adaptações, transformações e inovações demonstradas pelos organismos, evidenciam-nos fenômenos e uma temporalidade que em muito transcende a dimensão da existência humana, marcada pelo surgimento e desaparecimento de continentes, bem como catástrofes ecológicas que levaram à extinção incontáveis espécies animais e vegetais. A presente edição do livro Paleontologia apresenta os diversos grupos que existiram no últimos 3,8 bilhões de anos, além dos contextos geológico e paleobiológico em que se inseriam.

PALEONTOLOGIA (3ª edição) encontra-se dividido em três volumes. O primeiro abrange os conceitos e métodos para o estudo dos fósseis. No segundo volume encontram-se

aspectos relativos aos Paleoinvertebrados e Microfósseis. Já o terceiro volume apresenta os Paleovertebrados e a Paleobotânica.

Este livro, conta-nos a instigante

**PETROBRAS****FAPERJ**Fundação Carlos Chagas Filho de Amparo  
à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro

ISBN 978-85-7193-256-2

