



**Universidade do Estado do Rio de Janeiro**

Centro de Tecnologia e Ciências

Faculdade de Geologia

Gabrielle Silva Neves

**Revisão da ordem Hybodontiformes Patterson, 1966 (Chondrichthyes) da  
Formação Alcântara, Bacia de São Luís, Cretáceo do Maranhão:  
importância sistemática, biogeográfica e bioestratigráfica**

Rio de Janeiro

2024

Gabrielle Silva Neves

**Revisão da ordem Hybodontiformes Patterson, 1966 (Chondrichthyes) da Formação Alcântara, Bacia de São Luís, Cretáceo do Maranhão: importância sistemática, biogeográfica e bioestratigráfica**

Dissertação apresentada, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre, ao Programa de Pós-Graduação em Geociências, da Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Área de concentração: Geociências.

Orientador: Prof. Dr. Paulo Marques Machado Brito

Rio de Janeiro

2024

CATALOGAÇÃO NA FONTE  
UERJ/REDE SIRIUS/CTCC

N518 Neves, Gabrielle Silva.  
Revisão da ordem Hybodontiformes Patterson, 1966 (Chondrichthyes) da Formação Alcântara, Bacia de São Luís, Cretáceo do Maranhão: importância sistemática, biogeográfica e bioestratigráfica / Gabrielle Silva Neves.– 2024.  
76 f. : il.

Orientador: Paulo Marques Machado Brito.  
Dissertação (Mestrado) – Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Faculdade de Geologia.

1. Geologia – Cretáceo - Teses. 2. Bioestratigráfica – São Luís, Bacia de. (MA) – Teses. 3. Geomorfologia – Teses. 4. Sedimentação e depósitos - Teses. I. Brito, Paulo Marques Machado. II. Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Faculdade de Geologia. III. Título.

CDU: 551.763(812.1)

Bibliotecária Responsável: Priscila Freitas Araujo/ CRB-7: 7322

Autorizo, apenas para fins acadêmicos e científicos, a reprodução total ou parcial desta dissertação, desde que citada a fonte.

---

Assinatura

---

Data

Gabrielle Silva Neves

**Revisão da ordem Hybodontiformes Patterson, 1966 (Chondrichthyes) da Formação  
Alcântara, Bacia de São Luís, Cretáceo do Maranhão: importância sistemática,  
biogeográfica e bioestratigráfica**

Dissertação apresentada, como requisito parcial para  
obtenção do título de Mestre, ao Programa de Pós-  
Graduação em Geociências, da Universidade do  
Estado do Rio de Janeiro. Área de concentração:  
Geociências.

Aprovada em 19 de agosto de 2024.

Orientador: Prof. Dr. Paulo Marques Machado Brito  
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes – UERJ

Banca Examinadora: \_\_\_\_\_

Prof. Dr. Hermínio Ismael de Araújo Jr.  
Faculdade de Geologia - UERJ

\_\_\_\_\_  
Prof. Dr. Diogo de Mayrink  
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes - UERJ

\_\_\_\_\_  
Prof. Dr. Manuel Alfredo Araújo Medeiros  
Universidade Federal do Maranhão - UFMA

Rio de Janeiro

2024

## AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a minha família, Warley, Eliana e Gabriel, por todo suporte que sempre me deram.

Agradeço ao meu orientador, Paulo Brito (UERJ), pela disponibilidade em me orientar, pelos ensinamentos ao longo desses anos e pelas contribuições na minha evolução acadêmica.

Agradeço ao Professor Manuel Alfredo Medeiros (UFMA) por toda a ajuda e pelos inúmeros conselhos que me foram dados. Por todas as contribuições nas diversas etapas da elaboração deste trabalho, fornecimento de materiais, saída de campo e discussões.

Agradeço a todos do Centro de Pesquisa de História Natural e Arqueologia do Maranhão, especialmente à Agostinha Araújo Pereira (setor de Paleontologia) e ao diretor, Deusdedit Leite Filho, que possibilitaram o desenvolvimento deste trabalho, através do fornecimento dos materiais utilizados, auxílio na confecção das imagens de parte dos espécimes, e pela disponibilidade em me receber no museu.

Agradeço aos professores Vicente Vieira Faria e Emílio de Castro Miguel e à doutoranda Kamila Medeiros Lima (UFC) pela disponibilização dos dados químicos que foram utilizados no presente trabalho.

Agradeço ao Professor Diogo de Mayrink pela disponibilidade em confeccionar parte das imagens dos espécimes utilizados neste trabalho.

Agradeço aos estagiários do Laboratório de Paleontologia da UFMA pelo auxílio e vivências durante a saída de campo.

Agradeço à Banca Examinadora, Hermínio Ismael de Araújo Jr., Camila David Cupello, Manuel Alfredo Araújo Medeiros, Diogo de Mayrink, Marcos Vinícius de Lima Coelho e Gisele Mendes Lessa Del Giudice por todas as informações, contribuições e disponibilidade.

Agradeço ao PPGG-UERJ, e a secretária do PPGG, Marianni Picciani, por toda presteza em auxiliar os discentes do programa.

Agradeço à Professora Mariana Brando (PPGG-UERJ) pela solicitude em colaborar com futuros projetos advindos deste trabalho.

Agradeço aos amigos do Laboratório de Ictiologia, Tempo e Espaço por todas as vivências durante esses anos. Em especial à Camila, Laís e ao Marcos, pelas contribuições no

meu crescimento acadêmico e por todo acolhimento que me foi dado desde que cheguei ao Rio de Janeiro.

Agradeço ao meu amigo Matheus Nobate por sempre estar comigo nessa jornada desde que nos mudamos para o Rio.

Agradeço às minhas amigas Duda e Isa por todas as nossas vivências juntas e pelo amparo nas adversidades que surgiram ao longo do caminho. Agradeço à Dona Z pelo cuidado.

Agradeço à Agência Nacional do Petróleo, Gás Natural e Biocombustíveis e ao Convênio 0438/2019 - PRH28.1 - Finep pelo fomento desta pesquisa.

## RESUMO

NEVES, Gabrielle Silva. **Revisão da ordem Hybodontiformes Patterson, 1966 (Chondrichthyes) da formação alcântara, bacia de São Luís, cretáceo do Maranhão: importância sistemática, biogeográfica e bioestratigráfica.** 2024. 76 f. Dissertação (Mestrado em Geociências) – Faculdade de Geologia, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2024.

Os tubarões da ordem Hybodontiformes apresentam seu primeiro registro no final do Devoniano, e desde então se estabeleceram como grupo dominante no ambiente marinho. No entanto, durante o Mesozoico, possivelmente devido à competição com os neoseláquios no ambiente marinho, migraram e conquistaram o ambiente de água doce. Foi então no ambiente de água doce que esse grupo tornou-se consideravelmente mais diverso. Dentre os diferentes táxons que compõem essa ordem, parte deles é conhecida da região norte do Gondwana, Cretáceo. O presente estudo visa realizar uma revisão dos Hybodontiformes da localidade Laje do Coringa, um afloramento da Formação Alcântara (Albiano Superior - Cenomaniano) da Bacia de São Luís, estado do Maranhão, Nordeste do Brasil. Para isso, inúmeros espécimes incluindo dentes orais (dez espécimes), espinhos cefálicos e espinhos de nadadeiras dorsais foram analisados e descritos morfológica e quimicamente. Todos os espécimes foram encontrados desarticulados e apresentam desgastes. Parte dos dentes orais descritos no presente trabalho caracterizam a primeira ocorrência de *Aegyptobatus* cf. *kuehnei* e *Distobatus* cf. *nutidae*, táxons originalmente descritos na Formação Bahariya do Egito, fora do continente africano. Dentre os espinhos cefálicos (dez espécimes), seis apresentaram a base em formato de T, característica atribuída às espécies de Hybodontiformes da família Hybodontidae, e quatro apresentaram a base em formato de seta, característica atribuída à família Lonchidiidae. Já os espinhos de nadadeiras dorsais (três espécimes) apresentam costelas longitudinais dispostas na lateral do espinho. Todavia, a presença dos denticulos posteriores foi observada em apenas dois dos espinhos de nadadeiras dorsais. Embora os três espinhos de nadadeiras dorsais apresentem sutis diferenças entre si, não foi possível estabelecer definições a nível taxonômico, visto que, os espinhos de nadadeiras dorsais, geralmente, não são considerados caracteres diagnósticos. O resultado das análises químicas, realizadas em seis espécimes de espinhos cefálicos, mostraram que são compostos principalmente por Fosfato de Cálcio e apresentam Silicato de Alumínio, interpretado como resultado de impregnação fossilífera. O registro de Hybodontiformes na Bacia de São Luís até então havia sido atribuído a *Tribodus* cf. *limae*. No entanto, nosso estudo confirma que *Tribodus limae* Brito e Ferreira (1989) tem sua ocorrência registrada apenas no Eocretáceo, Aptiano/?Albiano (das formações Santana e Quiricó, respectivamente nas bacias do Araripe e Sanfranciscana), enquanto os espécimes da assembleia fossilífera da Formação Alcântara (Neoalbiano-Cenomaniano), bem diferentes morfológicamente de *T. limae*, pertencem a outros táxons, com afinidades africanas conhecidas na parte Norte do Gondwana.

Palavras-chave: Hybodontiformes; dentes orais; espinhos cefálicos; cretáceo; Brasil.

## ABSTRACT

NEVES, Gabrielle Silva. **Review of the order Hybodontiformes Patterson, 1966 (Chondrichthyes) from the alcântara formation, São Luís basin, cretaceous of Maranhão: systematic, biogeographic and biostratigraphic importance.** 2024. 76 f. Dissertação (Mestrado em Geociências) – Faculdade de Geologia, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2024.

The sharks of the Hybodontiformes order present their first record dating back to the end of the Devonian period. Since then, they have established themselves as a dominant group in the marine environment. However, during the Mesozoic, possibly due to competition with neoselachians in the marine environment, they migrated and conquered freshwater environment. It was in the freshwater environment that this group became significantly more diverse. Among the different taxa that compose this order, some are known from the northern Gondwana region, during the Cretaceous. The present study aims to review the Hybodontiformes at the bonebed Laje do Coringa locality, an outcrop of the Alcântara Formation (Upper Albian - Cenomanian) in the São Luís Basin, Maranhão state, Northeast Brazil. For this purpose, numerous specimens including oral teeth (ten specimens), cephalic spines, and dorsal fin spines were morphologically and chemically analyzed and described. All specimens were found disarticulated and show signs of wear. Part of the oral teeth described in this study represent the first occurrence of *Aegyptobatus* cf. *kuehnei* and *Distobatus* cf. *nutidae*, taxa originally described in the Bahariya Formation of Egypt, outside the African continent. Among the cephalic spines (ten specimens), six had a T-shaped base, a characteristic attributed to species of Hybodontiformes in the family Hybodontidae, and four had an arrow-shaped base, a characteristic attributed to the family Lonchidiidae. As for the dorsal fin spines (three specimens), they exhibit longitudinal ribs arranged on the side of the spine. However, the presence of posterior denticles was observed in only two of the dorsal fin spines. Although the three dorsal fin spines present subtle differences among them, it was not possible to establish taxonomic definitions, as dorsal fin spines are generally not considered diagnostic characters. The results of chemical analyses conducted on six cephalic spine specimens showed that they are mainly composed of Calcium Phosphate and contain Aluminum Silicate, interpreted as a result of fossil diagenetic impregnation. The record of Hybodontiformes in the São Luís Basin had previously been attributed to *Tribodus* cf. *limae*. However, our study confirms that *Tribodus limae* Brito and Ferreira (1989) is only recorded in the Early Cretaceous, Aptian/?Albian (from the Santana and Quiricó formations, respectively in the Araripe and Sanfranciscana basins), while the specimens from the fossil assemblage of the Alcântara Formation (Neoalbian-Cenomanian), morphologically quite different from *T. limae*, belong to other taxa with known African affinities in the northern part of Gondwana.

Keywords: Hybodontiformes; oral teeth; cephalic spines; cretaceous; Brazil.

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1 –	Estratigrafia da Bacia de São Luís.....	21
Figura 2 –	Mapa de localização do afloramento Laje do Coringa.....	24
Figura 3 –	Laje do Coringa, Ilha do Cajual, município de Alcântara – MA.....	28
Figura 4 –	Espinho de nadadeira dorsal de tubarão Hybodontiformes UFMA 1.40.231.....	30
Figura 5 –	Espinho de nadadeira dorsal de tubarão Hybodontiformes UFMA 1.40.455.....	31
Figura 6 –	Espinho de nadadeira dorsal de tubarão Hybodontiformes UFMA 1.40.549.....	32
Figura 7 –	Espinho cefálico de tubarão Hybodontiformes UFMA 1.40.258.....	33
Figura 8 –	Espinho cefálico de tubarão Hybodontiformes UFMA 1.40.515.....	34
Figura 9 –	Espinho cefálico de tubarão Hybodontiformes UFMA 1.40.529.....	35
Figura 10 –	Espinho cefálico de tubarão Hybodontiformes UFMA 1.40.530 A.....	36
Figura 11 –	Espinho cefálico de tubarão Hybodontiformes UFMA 1.40.530 B.....	37
Figura 12 –	Espinho cefálico de tubarão Hybodontiformes UFMA 1.40.530 F.....	38
Figura 13 –	Espinho cefálico de tubarão Hybodontiformes UFMA 1.40.530 C.....	39
Figura 14 –	Espinho cefálico de tubarão Hybodontiformes UFMA 1.40.530 D.....	40
Figura 15 –	Espinho cefálico de tubarão Hybodontiformes UFMA 1.40.530 E.....	41
Figura 16 –	Espinho cefálico de tubarão Hybodontiformes UFMA 1.40.531.....	43
Figura 17 –	Dentes orais de tubarão Hybodontiformes VT 1601 e VT 1602.....	45
Figura 18 –	Dentes orais de tubarão Hybodontiformes UFRJ s/n A e UFRJ s/n B.....	46
Figura 19 –	Dente oral anterolateral de tubarão Hybodontiformes UFMA 1.40.548.....	48
Figura 20 –	Análises químicas de UFMA 1.40.530.....	65

## LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

ANP	Agência Nacional do Petróleo, Gás Natural e Biocombustíveis
c	Coroa
cp	Cúspide pontiaguda
CPHNAMA	Centro de Pesquisa de História Natural e Arqueologia do Maranhão
EDS	Espectroscopia de Energia Dispersiva de Raios-X
IBRAG	Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes
ll	Lobo lateral
lm	Lobo mesial
lp	Lobo posterior
MA	Maranhão
MEV	Microscópio Eletrônico de Varredura
mil	Indentação marginal lateral
mim	Indentação marginal mesial
PRH	Programa de Formação de Recursos Humanos
UERJ	Universidade do Estado do Rio de Janeiro
UFC	Universidade Federal do Ceará
UFMA	Universidade Federal do Maranhão

## LISTA DE SÍMBOLOS

Al	Alumínio
Ba	Bário
Be	Berílio
Ca	Cálcio
Cl	Cloro
Fe	Ferro
K	Potássio
Km <sup>2</sup>	Quilômetro quadrado
Kv	Quilovolt
m <sup>2</sup>	Metro quadrado
Mg	Magnésio
mm	Milímetro
Mn	Manganês
Na	Sódio
O	Oxigênio
P	Fósforo
Pa	Pascal
S	Enxofre
Si	Silício

## SUMÁRIO

	<b>INTRODUÇÃO</b> .....	14
1	<b>OBJETIVOS</b> .....	18
1.1	<b>Geral</b> .....	18
1.2	<b>Específicos</b> .....	18
2	<b>CONTEXTO GEOLÓGICO</b> .....	19
2.1	<b>Contexto Geológico da Bacia de São Luís</b> .....	19
2.2	<b>Sedimentação da Bacia de São Luís</b> .....	20
3	<b>MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	26
3.1	<b>Material de estudo e comparativo</b> .....	26
3.2	<b>Métodos</b> .....	27
3.2.1	<u>Prospecção e coleta</u> .....	27
3.2.2	<u>Análise e descrição morfológicas</u> .....	28
3.2.3	<u>Análises químicas qualitativas e semiquantitativas</u> .....	29
4	<b>RESULTADOS E DISCUSSÃO</b> .....	30
4.1	<b>Espinhos das nadadeiras dorsais. Análise e descrição morfológicas</b> .....	30
4.1.1	<u>Material referido 1 - UFMA 1.40.231</u> .....	30
4.1.2	<u>Material referido 2 - UFMA 1.40.455</u> .....	31
4.1.3	<u>Material referido 3 - UFMA 1.40.549</u> .....	31
4.2	<b>Espinhos cefálicos: Análise e descrição morfológicas</b> .....	32
4.2.1	<u>Material referido 4 - UFMA 1.40.258</u> .....	32
4.2.2	<u>Material referido 5 - UFMA 1.40.515</u> .....	33
4.2.3	<u>Material referido 6 - UFMA 1.40.529</u> .....	35
4.2.4	<u>Material referido 7 - UFMA 1.40.530 A</u> .....	36
4.2.5	<u>Material referido 8 - UFMA 1.40.530 B</u> .....	37
4.2.6	<u>Material referido 9 - UFMA 1.40.530 F</u> .....	38
4.2.7	<u>Material referido 10 - UFMA 1.40.530 C</u> .....	39
4.2.8	<u>Material referido 11 - UFMA 1.40.530 D</u> .....	40
4.2.9	<u>Material referido 12 - UFMA 1.40.530 E</u> .....	41
4.2.10	<u>Material referido 13 - UFMA 1.40.531</u> .....	42
4.3	<b>Dentes orais: Análise e descrição morfológicas</b> .....	43
4.3.1	<u>Material referido 14 - VT 1601</u> .....	43

4.3.2	<u>Material referido 15 - VT 1602</u> .....	44
4.3.3	<u>Material referido 16 – UFRJ s/n A.</u> .....	45
4.3.4	<u>Material referido 17 – UFRJ s/n B.</u> .....	46
4.3.5	<u>Material referido 18 - UFMA 1.40.548</u> .....	47
4.4	<b>First record of Aegyptobatus (Hybodontiformes: Distobatidae) in the Cretaceous Alcântara Formation (?Albian-Cenomanian) of Maranhão, Northeastern Brazil (Artigo publicado)</b> .....	48
4.5	<b>Discussão das análises e descrições morfológicas</b> .....	58
4.6	<b>Análises químicas qualitativa e semiquantitativa</b> .....	64
	<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS</b> .....	67
	<b>REFERÊNCIAS</b> .....	68

## INTRODUÇÃO

Visto a composição esquelética cartilaginosa apresentada pelos Chondrichthyes, seu registro fóssilífero, geralmente, é reduzido a dentes isolados, espinhos de nadadeiras dorsais, espinhos cefálicos e dentículos dérmicos, com exceção de alguns espécimes articulados (Maisey, 1983). Em meio a este grupo, os Hybodontiformes, tubarões extintos representantes da superordem Selachii, que viveram em ambientes marinhos e não-marinhos, são amplamente distribuídos ao redor do planeta em muitos estratos mesozoicos. Essa ordem apresenta diversas e distintas espécies já descritas, com a primeira ocorrência registrada no Devoniano, e sua extinção datada no final do Cretáceo (Maisey, 1982, 1983, 1989; Rees e Underwood, 2008; Rees, 2008; Cappetta, 2012). Atualmente, quatro famílias de Hybodontiformes são reconhecidas: Acrodontidae, Distobatidae, Hybodontidae, Lonchidiidae e Polyacrodontidae (Rees e Underwood, 2002; Rees, 2008).

De maneira geral, os Hybodontiformes parecem não ter se diversificado muito durante o Paleozoico, mas sobreviveram à extinção em massa do Permo-Triássico, e tornaram-se dominantes no ambiente marinho até o Jurássico (Maisey; Naylor; Ward, 2004), período no qual iniciou-se a radiação dos neoseláquios (Underwood, 2006; Rees e Underwood, 2008; Kriwet; Kiessling; Klug, 2009; Cappetta, 2012). A coexistência dos dois grupos perdurou até o Neocretáceo, a qual foi encerrada durante o Maastrichtiano com a extinção dos Hybodontiformes (Becker; Chamberlain; Terry, 2004; Rees e Underwood, 2008; Cappetta, 2012).

Durante o Eocretáceo os Hybodontiformes dominaram os ambientes dulciaquícolas, enquanto os Neoselachii se diversificavam nos oceanos (Underwood, 2006; Kriwet; Kiessling; Klug, 2009). Embora não seja conclusivo se esse domínio do ambiente marinho pelos neoseláquios foi um evento oportunista ou competitivo, sua diversificação nos oceanos impactou a evolução dos Hybodontiformes que sobreviveram exclusivamente nos ambientes de água doce, onde tiveram uma alta diversificação morfológica (Underwood, 2006; Cuny *et al.*, 2008; Kriwet e Klug, 2008; Kriwet; Kiessling; Klug, 2009).

A diversificação dos Hybodontiformes dulciaquícolas é observada principalmente na Europa, Ásia e parte Oeste do Gondwana, enquanto as formas marinhas são encontradas majoritariamente na América do Norte se restringem a ambientes marinhos (ver Cuny, 2012). A assembleia fóssilífera encontrada na parte Oeste do Gondwana é mais diversificada quanto à morfologia dentária, em que algumas espécies apresentam placas dentárias trituradoras, o

que foi correlacionado à transição do grupo para a água doce (Cuny, 2012). Além disso, ocorrem na região gêneros endêmicos altamente especializados, como *Priohyodus*, *Pororhiza* e *Tribodus*, embora este último seja também registrado em localidades da Europa (Maisey e De Carvalho, 1997; Duffin, 2001; Cuny *et al.*, 2004; Cuny; Cavin; Suteethorn, 2009; Cappetta, 2012; Cuny, 2012). Embora existam diversos registros de uma possível migração para a água doce, Cuny (2012) ressalta que alguns gêneros, como *Priohyodus* e *Pororhiza*, seriam de fato restritos à água doce, enquanto parte dos tubarões dentro deste grupo seriam na verdade eurialinos.

O registro de tubarões Hybodontiformes na América do Sul ainda é escasso, com ocorrências descritas na Argentina (Johns; Albanesi; Voldman, 2014), Colômbia (Carrillo-Biceño, *et al.*, 2016), Venezuela (Moody; Maisey, 1994; Carrillo-Biceño, 2012), Brasil (Brito; Ferreira, 1989; Lane; Maisey, 2009; Pinheiro *et al.*, 2011; Cupello *et al.*, 2012); e Uruguai (Soto; Perea; Toriño, 2012). Cupello e colaboradores (2012) atribuem tal escassez à falta de coleta e/ou documentação.

Dentre as características de diagnose do grupo, destaca-se a raiz dos dentes porosa, e outros caracteres, como, a presença de espinhos de nadadeiras dorsais que apresentam uma série de dentículos que forma fileiras em sua parte posterior, e de espinhos cefálicos nos indivíduos do sexo masculino. O uso da dentição para efeito diagnóstico, no que diz respeito às coroas dentárias, ainda é questionado, visto a ampla diversificação de formas, a heterodontia interespecífica, bem como os diferentes tipos de dentição relacionadas a variados hábitos alimentares dentro do grupo. Tal variação nas formas pode ser observada desde as coroas caracterizadas pela presença de cúspides (principal e acessórias), até a sua ausência completa, como ocorre nas placas pavimentosas planas (Maisey, 1987, 1989; Naylor; Ward, 2004; Everhart, 2011; Cappetta, 2012).

Boa parte do material dentário encontrado está desarticulado, o que não permite inferir se a dentição é do tipo homodonte, quando os dentes dispostos na mandíbula são similares, ou, heterodonte, quando ocorre variações entre esses dentes (ver Cappetta, 2012). Por muitos anos, essa escassez de material articulado levou à criação de diversas espécies com base em apenas um ou alguns dentes encontrados. Em alguns casos, a ocorrência do material articulado permitiu observar um padrão heterodonte, o que trouxe elucidaciones a respeito das espécies que foram descritas anteriormente de maneira errônea, e sobre aspectos dos hábitos alimentares (Maisey, 1983, 1987; Rees e Underwood, 2002; Cappetta, 2012).

Os espinhos de nadadeiras dorsais são estruturas alongadas e ligeiramente curvadas posteriormente que estão dispostas na região anterior das duas nadadeiras dorsais dos

Hybodontiformes (Maisey, 1982, 1987, 1989; Cappetta, 2012; Stumpf *et al.*, 2021). Geralmente, essas estruturas não apresentam diferenciação a nível específico, pois grande parte dos espinhos encontrados apresentam a mesma configuração: base sem ornamentação, costelas que ornamentam as laterais da estrutura e duas fileiras paralelas de dentículos alternados em sua parte posterior (Maisey, 1978). Na maior parte dos espécimes encontrados, essas fileiras de dentículos alternados são suprimidas em sua porção apical, e formam uma única fileira mediana posterior (Patterson, 1966). Esse tipo de espinho é encontrado em diversos Hybodontiformes, como *Hybodus sp.*, *Egertonodus sp.*, *Hamiltonichthys sp.* e *Tribodus sp.* (Maisey, 1987, 1989; Brito e Ferreira, 1989; Martill, 1989; Brito, 1992; Rees, 1998; Zhang, 2007). O espinho de nadadeira dorsal de *Asteracanthus sp.*, no entanto, é bem diferente, pois apresenta fileiras de tubérculos por todo o espinho, exceto em sua base (Martill, 1989; Stumpf *et al.*, 2021).

Existem também espécimes que registram arranjos denticulares diversificados, os quais podem variar pela ausência de uma parte da fileira ou até mesmo de uma fileira inteira; por possuírem fileiras parciais de dentículos além das duas fileiras que compõem o par primário; pela perda de uma fileira do par primário; pela presença de fileiras parciais de dentículos; ou pela presença de um dentículo supranumerário isolado (dentículo disposto de maneira aleatória na porção posterior do espinho) (Maisey, 1978). No entanto, tais diferenças podem ser atribuídas à maneira que esses espinhos de nadadeiras dorsais foram preservados (Maisey, 1978).

Os espinhos cefálicos são estruturas localizadas na região supratemporal da cabeça em espécimes de Hybodontiformes do sexo masculino, dispostas em pares, um ou mais de cada lado da caixa craniana. A quantidade de pares de espinhos alojados pode diferir entre as espécies, em que já foram descritos indivíduos com apenas um par, dois pares, e até mesmo três. Além disso, o tamanho e a forma entre esses pares de espinhos também podem ser variáveis (Maisey, 1982, 1987, 1989; Rees e Underwood, 2008; Rees, 2008; Cappetta, 2012). Ademais, a caracterização da presença desses espinhos como uma variação ontogenética ainda é especulativa (Maisey, 1989). A atribuição desses espinhos a nível taxonômico pode ser melhor realizada quando esse material é encontrado articulado, ou em depósitos onde outras estruturas diagnósticas, como espinhos de nadadeiras dorsais e dentes, foram previamente descritos para a localidade (Cappetta, 2012).

Esses espinhos são caracterizados por uma plataforma basal grande e curva que se insere na caixa craniana do animal, uma coroa esmaltada e recurvada que está disposta acima dessa base, e, acima da coroa, geralmente, também é observada uma cúspide pontiaguda

única. A plataforma basal se estende em três lobos distintos, lateral, mesial e posterior, separados pelas indentações lateral e mesial, respectivamente, compondo uma estrutura assimétrica. Esses lobos podem apresentar variações entre as formas de Hybodontiformes jurássicas e cretácicas. Nas espécies jurássicas esses lobos são mais robustos e têm aproximadamente o mesmo comprimento. Enquanto nas formas cretácicas, os lobos lateral e mesial são mais alongados, delgados e recurvados posteriormente. As formas paleozoicas apresentam espinhos cefálicos com uma base grande com lobos fundidos e uma pequena coroa. Já as formas cretácicas apresentam uma coroa curvada que forma um perfil sigmoidal, e na parte terminal da cúspide pode ser encontrada uma quilha que se conecta à coroa por meio de uma crista posterior (Maisey, 1982).

Algumas espécies de Hybodontiformes apresentam ornamentações em seus espinhos cefálicos, como cúspides acessórias. Esses adornos podem ser dispostos de forma variável em relação a sua localização nos espinhos, e, em qual espinho se encontram, no caso de espécies que apresentam mais de um par de espinhos na caixa craniana. Essas cúspides acessórias estão ausentes em grande parte das formas mesozoicas (Maisey, 1982, 1983).

Rees (2008) estabeleceu diferenças na morfologia da placa basal do espinho cefálico para Hybodontiformes. Essas diferenças foram descritas a nível de família, em que Lonchidiidae é caracterizada pela base em forma de seta, e Hybodontidae, pela forma de T, ou forma de âncora, como descrita por Lane (2010) para *Tribodus limae*.

No Brasil, o clado Hybodontiformes é reconhecido por três famílias: Distobatidae representada por *Tribodus limae* Brito e Ferreira, 1989 (Brito e Ferreira, 1989; Lane, 2010; Lima, 2019); Hybodontidae, *Planohybodus sp.* (Pinheiro, 2011; Cupello *et al.*, 2012; Pinheiro *et al.*, 2013); e Lonchidiidae, *Lissodus nitidus* (Brito e Richter, 2015), e um Lonchidiidae indeterminado, associado a *Parvodus sp.* (Cupello *et al.*, 2012;). Visto a lacuna de informações sobre a ordem Hybodontiformes no Brasil e a expressiva quantidade de fósseis associados a esse clado encontrados na Laje do Curinga, Formação Alcântara, uma revisão taxonômica dessa ordem pode trazer novas informações sobre a diversidade dos Hybodontiformes do Brasil. Bem como, levantar novas discussões biogeográficas e bioestratigráficas relacionadas ao grupo.

## **1 OBJETIVOS**

### **1.1 Geral**

O presente trabalho tem como objetivo geral revisar a taxonomia e diversidade da ordem Hybodontiformes Patterson, 1966 da Formação Alcântara, Bacia de São Luís, Cretáceo do Maranhão, discutindo as questões sistemáticas, biogeográficas e bioestratigráficas relacionadas ao grupo para o Oeste do Gondwana.

### **1.2 Específicos**

- a) caracterizar a morfologia do material fóssil associado à ordem Hybodontiformes na Formação Alcântara;
- b) realizar análises químicas qualitativas e semiquantitativas do material fóssil;
- c) correlacionar a ocorrência da ordem Hybodontiformes na Formação Alcântara, Bacia de São Luís, com os registros do grupo em outras bacias da parte oeste do Gondwana, e checar a validade desta ordem nas diferentes unidades;
- d) propor uma hipótese de distribuição biogeográfica e de correlação entre essas unidades estratigráficas.

## 2 CONTEXTO GEOLÓGICO

### 2.1 Contexto Geológico da Bacia de São Luís

A Bacia de São Luís, com área total de cerca de 18.000 km<sup>2</sup>, está localizada na região central do Sistema de Grabens do Gurupi, porção noroeste do estado do Maranhão (Azevedo, 1991). Sua origem tectono-sedimentar apresenta três fases principais, relacionadas à abertura do Oceano Atlântico Sul, durante o Jurássico Final - Cretáceo Final (Azevedo, 1991; Góes, 1995; Góes e Rossetti, 2001; Rossetti e Góes, 2003; Paz; Rossetti; Macambira, 2005; Soares Junior; Costa; Hasui, 2008; Rossetti e Góes, 2016). As três fases são denominadas *pré-rift*, *rift* e *drift*. Em que observa-se na primeira fase, adelgaçamento da crosta, abertura de uma depressão, baixa subsidência e um delgado acamamento de sedimentos continentais (Azevedo, 1991; Góes e Rossetti, 2001). Na segunda fase, forte tectonismo extensional, marcado por intenso processo de falhamento, o qual possibilitou a abertura de uma bacia que acumulou sedimentos de origem marinho-transicional, bem como a formação do Sistema de Grabens Gurupi (Azevedo, 1991; Góes e Rossetti, 2001). E, por fim, iniciou-se a fase proto-oceânica, marcada pela deriva continental, em que o fundo oceânico foi ampliado e deu início a deposição em ambiente marinho hemipelágico (Azevedo, 1991; Góes, 1995; Góes e Rossetti, 2001; Rossetti e Góes, 2003; Paz; Rossetti; Macambira, 2005; Soares Junior; Costa; Hasui, 2008; Rossetti e Góes, 2016).

O Arco Ferrer-Urbano Santos está localizado entre os limites sul da Bacia de São Luís e norte da Bacia do Grajaú (Rezende e Pamplona, 1970; Campos e Lima 1987; Szatmari *et al.* 1987; Azevedo 1991). O soerguimento desse arco ocorreu durante o Carbonífero Inferior, com posterior reativação no Neocomiano. Em razão da sedimentação da fase *rift* nas áreas norte e nordeste, ocorreu uma migração do eixo da deformação para a parte sul da Bacia de São Luís, levando à carga flexural, e assim teria acontecido a separação das bacias de São Luís e Grajaú (Campos e Lima, 1987; Azevedo, 1991). Segundo Rossetti (2001), observa-se alta correlação entre as sucessões sedimentares das bacias de São Luís e do Grajaú, nas quais verificam-se três sequências deposicionais bem definidas, separadas por discordâncias regionais.

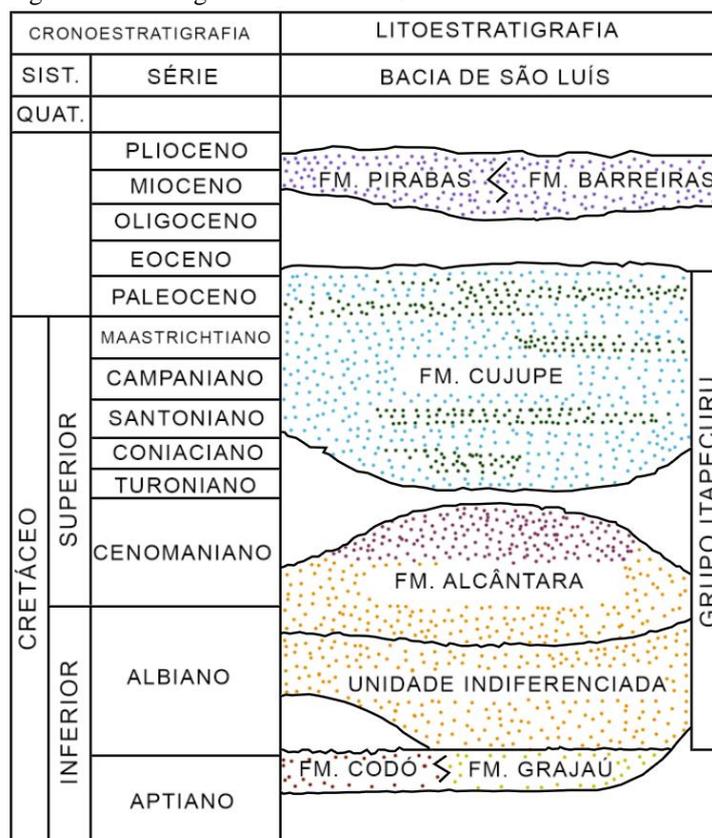
Após as reativações tectônicas sofridas pelo Arco Ferrer-Urbano Santos ao longo do Albiano, esforços distensivos regionais causaram falhas laterais que culminaram na formação do Sistema de Grabens Gurupi (Rabinowitz e LaBrecque 1979; Azevedo, 1991; Góes e Rossetti 2001). Esse sistema encontra-se na Região Meio-Norte brasileira. Dele fazem parte as bacias São Luís, Bragança-Viseu e Ilha Nova (Azevedo, 1991). Os padrões estruturais dessas bacias são bastante semelhantes, assim como suas sucessões sedimentares, com depósitos majoritariamente cretácicos, denominados Sequência Codó-Grajaú (Aptiano) e Grupo Itapecuru (Albiano Superior-Cenomaniano Inferior) (Azevedo, 1991; Góes e Rossetti, 2001).

O Cráton de São Luís está localizado na região norte da Província do Parnaíba, e é limitado ao sudoeste pela Zona de Cisalhamento Tentugal, que separa o cráton do Cinturão de Dobramento do Gurupi, e a leste pelo Arco Ferrer-Urbano Santos (Azevedo, 1991). Considerado uma área estável da Orogenia Brasileira, esse cráton compreende um núcleo de embasamento de rochas metamórficas do Arqueano - composto principalmente por gnaisses, migmatitos e granitos -, e rochas supracrustais de idade incerta (Proterozoico ou Siluriano) (Hasui; Abreu; Villas, 1984; Igreja, 1985; Azevedo, 1991).

## 2.2 Sedimentação da Bacia de São Luís

Os sedimentos da Bacia de São Luís (Figura 1) acomodam-se sobre o Cráton de São Luís, o Cinturão de Dobramento do Gurupi e as formações da Bacia Paleozóica do Parnaíba (Aranha *et al.* 1990; Azevedo, 1991; Rossetti, 2001). O início dessa deposição foi realizado no Neoptiano, em que se observa a presença de sedimentos continentais com influência marinha restrita, oriundos da fase *pré-rift*, que retratam o início da ruptura do Supercontinente Gondwana. Esses são representados pela Formação Codó e Formação Grajaú, que ocupam cerca de 170 metros na sequência litoestratigráfica (Azevedo, 1991; Rossetti, 2001; Cunha; Sousa; Córdoba; 2019).

Figura 1 – Estratigrafia da Bacia de São Luís



Legenda: Cronoestratigrafia e litoestratigrafia da Bacia de São Luís.  
 Fonte: Adaptado de Rossetti e Truckenbrodt (1997).

Os ambientes continentais e transicionais predominam na Bacia de São Luís, embora na porção norte da bacia observa-se o gradativo aumento da presença marinha (Mesner e Wooldridge 1964; Pedrão, 1993; Rossetti 2001; Cunha; Sousa; Córdoba; 2019). As sequências deposicionais definidas na Bacia de São Luís datam desde o Aptiano Superior até o Cenomaniano/Maastrichtiano (Rossetti, 2001). Na base da sucessão estratigráfica estão as Formações Codó e Grajaú. Destas, a primeira é caracterizada por um sistema lacustre, enquanto a segunda, por um sistema fluvio-deltaico em expansão (Rossetti, 2001; Cunha; Sousa; Córdoba, 2019).

A Formação Grajaú composta por conglomerados, arenitos cinza-claro que variam de finos a muito finos, além de siltitos e folhelhos de coloração cinza-claro e verde-claro com tons acastanhados, apresentam bioturbações e algumas estratificações plano-paralelas, cruzadas e laminações cruzadas cavalgantes (Rossetti, 2001). Esses sedimentos foram depositados por processos flúvio-deltaicos derivados de zonas marginais de lago e por processos eólicos. Seus afloramentos são encontrados próximos ao Rio Tocantins, nos

municípios de Imperatriz e Grajaú (Maranhão) (Campbell *et al.*, 1949; Mesner e Wooldridge 1964; Rossetti 2001; Neumann *et al.*, 2008; Cunha; Sousa; Córdoba; 2019).

A Formação Codó é reconhecida pelos depósitos do Aptiano superior, localizados próximo ao município de Codó (Maranhão). Ela apresenta a ocorrência de folhelhos negros a cinza-escuros com tons esverdeados, pirobetuminosos e microlaminados, associados à pirita, bem como matéria orgânica disposta em finas camadas, calcários e evaporitos. Tal composição remete a um ambiente típico de clima árido e com influência lacustre a marinha (Paz e Rossetti, 2001; Cunha; Sousa; Córdoba; 2019). Além disso, uma fase transgressiva, com expansão do nível lacustre, e retração do ambiente flúvio-deltaico que havia se formado durante a deposição da Formação Grajaú é descrita para esta unidade (Cunha; Sousa; Córdoba, 2019).

Segundo Cunha e colaboradores (2019), o nível lacustre elevou-se em algum período da deposição dos sedimentos, o que causou o afogamento dos canais do sistema flúvio-deltaico. Tal evento levou à formação de um ambiente anóxico na área mais profunda do lago (Cunha; Sousa; Córdoba, 2019). Devido ao aumento dos processos sedimentares decantativos nesta região, fomentou-se a gênese de folhelhos negros, piritosos, orgânicos, pirobetuminosos e laminados, bem como a transformação anaeróbica da matéria orgânica observada nas pequenas lâminas intercaladas nos folhelhos, e a presença de óleo asfáltico e gás produzidos (Rossetti, 2001; Cunha; Sousa; Córdoba, 2019). Observa-se também a saturação de sais na parte inferior do lago através da presença de rochas carbonáticas e evaporíticas, que remontam a uma estratificação do nível lacustre e um ambiente que apresenta valores energéticos baixos, típica de um clima árido (Sagri; Abbate; Bruni, 1989; Paz e Rossetti, 2001; Cunha; Sousa; Córdoba; 2019).

Acima da discordância que individualiza os depósitos de idade aptiana, formações Grajaú e Codó, encontra-se o Grupo Itapecuru, uma densa camada siliciclástica que ocupa entre 1000 e 4000 metros da série estratigráfica. (Rossetti e Truckenbrodt, 1997). A Discordância Pré-Albiano é registrada por uma mudança abrupta entre os tipos de rochas, em que ocorre a variação de folhelhos e arenitos de coloração acinzentada para siltitos vermelhos e ferruginosos (Cunha; Sousa; Córdoba, 2019). Após a concretização dessa discordância, a abertura do *rift* foi intensificada na região central do Gondwana, o que levou à ruptura dos continentes africano e sulamericano definitivamente (Soares Junior; Costa; Hasui, 2008).

O Grupo Itapecuru é subdividido em Unidade Geológica Indiferenciada, Formação Alcântara e Formação Cujupe, em que as duas últimas são relacionadas a ambientes transicionais e marinhos rasos em um contexto *rift* a pós-*rift* da bacia (Mesner e Wooldridge

1964; Rossetti e Truckenbrodt 1997; Paz e Rossetti, 2001; Rossetti; Góes; Arai, 2001; Rossetti; Paz; Góes, 2004; Paz; Rossetti; Macambira, 2005; Paz e Rossetti, 2006; Cunha; Sousa; Córdoba, 2019). Sedimentos de origem fluvial-deltaica do Albiano inferior, como arenitos, compõem a parte inferior do Grupo Itapecuru. Já a parte superior, é composta por arenitos e argilitos de origem variável, desde ambientes aluviais a estuarinos do Albiano superior - Cenomaniano (Aranha *et al.* 1990; Rossetti, 2001).

Durante o Albiano inferior, pelitos e camadas de arenito associados a uma planície deltaica com zonas interdistributárias foram depositados acima da Discordância Pré-Albiano (Rossetti *et al.*, 2001; Cunha; Sousa; Córdoba, 2019). Além disso, folhelhos castanho-avermelhados, siltitos marrom-avermelhados contendo restos de vegetais e vertebrados, e arenitos cinza-esbranquiçados a creme-claros que englobam ostracodes, gastrópodes do gênero *Turritella* e dentes de Actinopterygios, sugerem um ambiente transicional, marcado por uma assembleia fóssil de origem continental e marinha, mais especificamente, um delta (Rossetti *et al.*, 2001). Esses sedimentos compõem a parte basal do Grupo Itapecuru, composta pela Unidade Geológica Indiferenciada e a parte inferior da Formação Alcântara (Rossetti *et al.*, 2001; Cunha; Sousa; Córdoba, 2019).

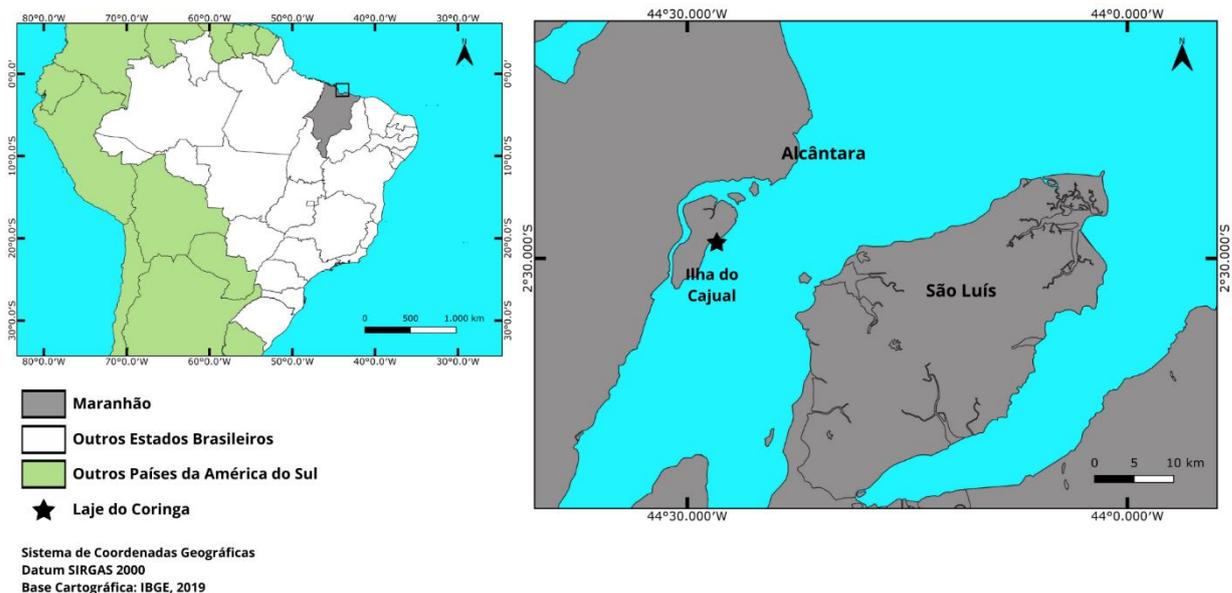
A Formação Alcântara é composta por sedimentos que foram depositados do Albiano superior ao Cenomaniano, posicionados na borda nordeste da Bacia de São Luís (Rossetti e Truckenbrodt, 1997). Essa deposição ocorreu por meio de processos de tempestade de grande intensidade e, secundariamente, por correntes de maré, e correspondem a sistemas de ilhas-barreira (Klein e Ferreira 1979; Rossetti, 1997). Calcários, argilitos pretos a cinza-esverdeados com bioturbação, arenitos, folhelhos laminados de coloração cinza, siltitos e arenitos cinza-claros em tons esbranquiçados com restos vegetais, além da fauna encontrada nessa formação, são tipicamente relacionados a ambientes de água doce, estuarino e marinho (Klein e Ferreira 1979; Anaisse Junior; Truckenbrodt; Rossetti, 2001; Cunha; Sousa; Córdoba, 2019).

A Formação Cujupe, Cretáceo Superior - Terciário, encerra o ciclo deposicional cretácico da Bacia São Luís. Ela é composta majoritariamente por arcóseos e argilitos que se formaram em ambientes de vales estuarinos complexos, sob influência de processos de canais e deltas de maré (Rossetti e Truckenbrodt, 1997; Rossetti, 1998; Rossetti, 2001).

Dentro do Grupo Itapecuru, a Formação Alcântara exibe o registro de vertebrados fósseis mais diversificado (Vilas Bôas *et al.*, 1999; Medeiros e Vilas Bôas, 1999; Medeiros, 2001; Medeiros e Schultz, 2001, Medeiros *et al.*, 2014; Medeiros; Guerra-Sommer; Marcon, 2014; Medeiros *et al.*, 2019). Um dos afloramentos da Formação Alcântara, a Laje do Coringa

(Figura 2), localizado na Ilha do Cajual, município de Alcântara, próximo à Ilha de São Luís, é considerada um dos mais importantes sítios fossilíferos do Maranhão (Corrêa-Martins, 1997; Vilas Bôas *et al.*, 1999; Medeiros, 2001; Medeiros e Schultz, 2002; Medeiros *et al.*, 2014; Sousa *et al.*, 2015).

Figura 2 – Mapa de localização do afloramento Laje do Coringa



Legenda: Mapa de localização do afloramento Laje do Coringa, na Ilha do Cajual, município de Alcântara - MA.  
 Fonte: A autora, 2024.

A área ocupada pela Laje do Coringa se estende por aproximadamente 40.000 m<sup>2</sup>, distribuída de maneira descontínua. Nela são encontrados fósseis, sobretudo, alóctones e parautóctones, que sofreram bastante retrabalhamento e representam a mesma paleofauna registrada nos depósitos da Unidade Indiferenciada, interior do Maranhão (Medeiros e Schultz, 2001; 2002; Medeiros *et al.*, 2014; Medeiros; Guerra-Sommer; Marcon, 2014). Esse afloramento está em constante processo de erosão devido às ações das marés, que podem ultrapassar 6 metros verticais (Corrêa-Martins, 1997; Medeiros, 2001).

A presença de uma paleofauna diversificada, associada a restos vegetais fossilizados - dentre eles, pteridófitas, coníferas e equisetáceas -, é observada no registro fóssil na Formação Alcântara, (Araújo *et al.*, 2011; Medeiros *et al.*, 2014; Medeiros; Guerra-Sommer; Marcon, 2014). Essa diversidade é marcada, sobretudo, por fragmentos de dentes, escamas, espinhos, ossos e icnofósseis de vertebrados, que representam osteíctes, condrictes, crocodilos,

dinossauros e pterossauros (Corrêa-Martins, 1997; Medeiros e Schultz, 2002; Elias; Bertini; Medeiros, 2007; Lindoso *et al.*, 2010, 2012, 2013; Medeiros *et al.*, 2014; Sousa *et al.*, 2015).

Em meio ao registro paleoictiológico, osteíctes de grande porte, como *Mawsonia gigas* (Mawsoniidae) e Semionotiformes são encontrados na região. Também foram relatadas as ocorrências de vários dipnóicos, raias (*Onchopristis numidus* e *Atlanticopristis equatorialis*), e uma espécie de Hybodontiformes (*Tribodus limae*) (Cunha e Ferreira, 1980; Pedrão, 1993; Medeiros e Schultz, 2001; 2002; Castro; Toledo; Sousa, 2004; Toledo *et al.*, 2005; 2011; Medeiros *et al.*, 2011; Medeiros *et al.*, 2014; Medeiros; Guerra-Sommer; Marcon, 2014; Sousa *et al.*, 2015). Além desse registro, também foi descrita a presença de palinórfos indicadores de clima árido ou semiárido e as evidências de episódios prolongados de seca a partir dos tecidos preservados de coníferas descritas para a Laje do Coringa que indicam longos períodos de seca alternados com períodos de chuvas torrenciais breves, o que demonstra uma sazonalidade bem marcada (Cunha e Ferreira, 1980; Pedrão, 1993; Rossetti e Toledo, 1996; Medeiros e Schultz, 2001; 2002; Castro; Toledo; Sousa, 2004; Toledo *et al.*, 2005; 2011; Araújo *et al.*, 2011; Medeiros *et al.*, 2011; Medeiros *et al.*, 2014; Medeiros; Guerra-Sommer; Marcon, 2014; Sousa *et al.*, 2015).

Acima do Grupo Itapecuru estão as formações Pirabas e Barreiras, depósitos terciários, de idade miocênica, que apresentam composição carbonática e, principalmente, siliciclástica (Rossetti, 2000; Rossetti; Góes; Arai, 2001; Rossetti e Góes, 2003). O limite entre os depósitos de origem cretácea e terciária é dado pela Discordância Pré-Mioceno. Sobre o complexo Pirabas-Barreiras estão dispostos arenitos finos bioturbados e argilitos, denominados “Sedimentos Pós-Barreiras” (Rossetti e Góes, 2003; Cunha; Sousa; Córdoba; 2019).

### 3 MATERIAL E MÉTODOS

#### 3.1 Material de estudo e comparativo

O material consiste em diversas estruturas fossilizadas associadas a tubarões Hybodontiformes, sendo elas: dez espécimes de espinhos cefálicos de tamanhos variados, dez dentes orais e três espinhos de nadadeira dorsal fragmentados. O material descrito no presente trabalho está tombado nas coleções paleontológicas do Departamento de Biologia da Universidade Federal do Maranhão, do Centro de Pesquisa de História Natural e Arqueologia do Maranhão e do Museu da Geodiversidade da Universidade Federal do Rio de Janeiro.

Os três fragmentos de espinhos de nadadeira dorsal estão tombados na coleção paleontológica do Departamento de Biologia da Universidade Federal do Maranhão sob os números: UFMA 1.40.231, UFMA 1.40.455 e UFMA 1.40.549. Os espinhos cefálicos estão tombados na coleção paleontológica do Departamento de Biologia da Universidade Federal do Maranhão sob os números: UFMA 1.40.258; UFMA 1.40.515; UFMA 1.40.529; UFMA 1.40.530 (lote com 6 espécimes); e UFMA 1.40.531. Os seis espécimes que compõem o lote UFMA 1.40.530 serão nomeados como UFMA 1.40.530 A, B, C, D, E e F, para facilitar a compreensão.

Um dos dentes orais descritos no presente trabalho está tombado em um lote que apresenta mais de 60 espécimes semelhantes entre si sob o número: UFMA 1.40.548, na coleção paleontológica do Departamento de Biologia da Universidade Federal do Maranhão. Além desse dente oral, foram analisados outros nove dentes: os espécimes VT 1601 e VT 1602 da coleção do Centro de Pesquisa de História Natural e Arqueologia do Maranhão; os espécimes UFRJ s/n A e UFRJ s/n B da coleção do Museu da Geodiversidade da Universidade Federal do Rio de Janeiro; e cinco espécimes tombados na coleção paleontológica do Departamento de Biologia da Universidade Federal do Maranhão sob os números: UFMA 1.40.544, UFMA 1.40.545, UFMA 1.40.546, UFMA 1.40.147 e UFMA 1.40.550 no artigo disponível na seção 4.4 do presente trabalho.

E, para comparação morfológica, foram utilizados bibliografia existente e material proveniente de outras bacias sedimentares do Brasil e do Norte da África depositados na Universidade do Estado do Rio de Janeiro (Departamento de Zoologia- IBRAG), quando

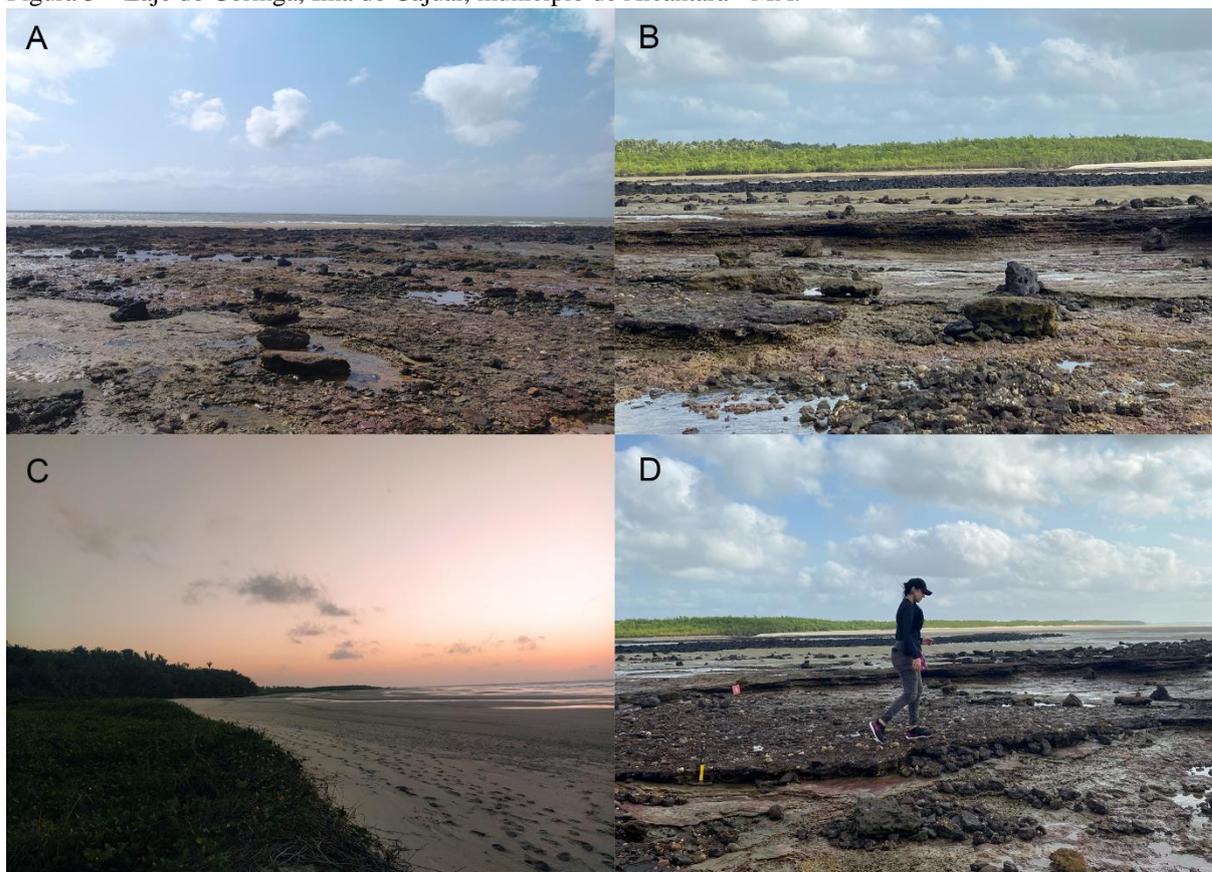
disponíveis para análise direta. Do material comparativo, foram utilizados dois espinhos cefálicos tombados na coleção da Universidade do Estado do Rio de Janeiro sob os números UERJ-PMB 149 e UERJ-PMB 150. Além disso, foi utilizado o espécime UERJ-PMB 140, composto por dentes isolados e articulados, espinhos cefálicos e um espinho de nadadeira dorsal de *Tribodus limae*.

## 3.2 Métodos

### 3.2.1 Prospecção e coleta

O material proveniente da Formação Alcântara foi coletado na Laje do Coringa (Figura 3A-B), Ilha do Cajual (Figura 3C), situada entre as coordenadas geográficas 44°31'07,54" O; 02°25'36" S e 44°26'47" O; 2°32'22,29" S, norte do Estado do Maranhão, no município de Alcântara. As coletas foram realizadas por peneiramento de sedimento, em vários trabalhos de campo executados desde 2003. Ademais, uma saída de campo (Figura 3D) até a Ilha do Cajual foi realizada em setembro de 2023. Nessa saída de campo, novos registros de tubarões Hybodontiformes foram encontrados por meio da ocorrência de dois dentes característicos do grupo. No entanto, esses dois espécimes não farão parte do material analisado no presente trabalho. Além da saída de campo, foram feitas visitas ao Centro de Pesquisa de História Natural e Arqueologia do Maranhão (CPHNAMA) e ao Laboratório de Paleontologia do Departamento de Biologia da Universidade Federal do Maranhão para analisar materiais referentes a Hybodontiformes provenientes da Ilha do Cajual.

Figura 3 – Laje do Coringa, Ilha do Cajual, município de Alcântara - MA.



Legenda: A-B - Afloramento Laje do Coringa; C - Ilha do Cajual; D – Trabalho de campo realizado em setembro de 2023 na Ilha do Cajual.

Fonte: A autora, 2024.

### 3.2.2 Análise e descrição morfológicas

A análise morfológica dos espécimes UFMA 1.40.258; UFMA 1.40.515; UFMA 1.40.529; UFMA 1.40.530 A, B, C, D, E e F e UFMA 1.40.531 foi realizada em lupa binocular acoplada a computador - Microscópio estereoscópico Leica EZ4W com câmera Wi-Fi integrada de 5.0 megapixels - Disponibilizado pelo Centro de Pesquisa de História Natural e Arqueologia do Maranhão (CPHNAMA). As imagens dos espécimes UFMA 1.40.529; UFMA 1.40.530 E; UFMA 1.40.531 foram geradas pela lupa binocular acoplada ao computador do CPHNAMA. Enquanto as imagens dos espécimes UFMA 1.40.258; UFMA 1.40.515; UFMA 1.40.530 A; UFMA 1.40.530 B; UFMA 1.40.530 C; UFMA 1.40.530 D; UFMA 1.40.530 F, UFRJ s/n A e UFRJ s/n B foram geradas pela câmera Sony DSLR-A580. A análise morfológica dos espécimes UFMA 1.40.548, UFMA 1.40.231, UFMA 1.40.455 e

UFMA 1.40.549 foi realizada com auxílio de estereomicroscópio binocular Nikon SMZ445, e as imagens foram geradas pela câmera Sony DSLR-A580.

As imagens dos espécimes VT 1601 e VT 1601 foram geradas por meio de Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV) com o equipamento JEOL JSM-6510 LV no Laboratório de Microscopia Eletrônica de Varredura (LabMEV-UERJ). Em que não foi necessária a metalização das amostras.

A descrição morfológica dos espécimes foi realizada a partir da análise das estruturas preservadas e dos materiais comparativos (UERJ-PMB 140, UERJ-PMB 149 e UERJ-PMB 150), além de bibliografia existente. Os espinhos cefálicos foram descritos tomando como base os caracteres descritos por Ress (2008) e Lane (2010) e suas terminologias anatômicas. Para a descrição dos dentes foi utilizada a terminologia anatômica de Cappetta (2012). Enquanto a descrição dos espinhos de nadadeiras dorsais, a terminologia de Maisey (1978).

### 3.2.3 Análises químicas qualitativas e semiquantitativas

O lote composto por seis estruturas fossilizadas, tombado sob o número UFMA 1.40.530, foi analisado por meio da espectroscopia por energia dispersiva de raios-X (EDS) acoplado ao microscópio eletrônico de varredura (MEV) para a avaliação química qualitativa e semiquantitativa, pela Central Analítica da Universidade Federal do Ceará (UFC). As análises foram realizadas utilizando o equipamento Hitachi TM-3000 com tensões variando entre 5 e 20 kv. A distância de trabalho foi de 8mm e baixo vácuo (aproximadamente 10Pa).

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

O presente estudo demonstra a diversidade da ordem Hybodontiformes na Laje do Coringa, afloramento da Formação Alcântara (Neoalbiano - Cenomaniano), Bacia de São Luís, por meio da ocorrência de espinhos cefálicos, espinhos de nadadeiras dorsais e dentes orais. Através da análise do material aqui descrito observou-se a ocorrência de vários táxons na localidade. Embora anteriormente a presença de Hybodontiformes na Formação Alcântara tenha sido atribuída a *Tribodus* cf. *limai* (ver Medeiros *et al.*, 2014; Medeiros *et al.*, 2019), neste estudo foi demonstrado que muito possivelmente *Tribodus* não fazia parte da assembleia que compunha a biota registrada nesta localidade.

Dentre os táxons de Hybodontiformes descritos na Formação Alcântara, foi confirmada a presença da família Distobatidae e a provável existência de um Acrodontidae. Quanto à possível ocorrência de Hybodontidae, ela foi descrita por meio de espinhos cefálicos caracterizados por sua base em forma de “T”. Todavia esse padrão morfológico, conhecido no gênero *Tribodus*, apontaria para sua existência em membros da família Distobatidae, se aceitarmos a taxonomia proposta por Cappetta (2012).

Da mesma forma, os espinhos cefálicos caracterizados por sua base em forma de “seta” e atribuídos a Lonchidiidae precisam de confirmação, podendo eventualmente ser espinhos de Distobatidae ou de Acrodontidae. Desta forma, concluímos que pelo menos duas famílias estão presentes na Formação Alcântara da Bacia de São Luis: Distobatidae e ?Acrodontidae. *Aegyptobatus* cf. *kuehnei* e *Distobatus* cf. *nutidae* representam a primeira ocorrência desses táxons fora da África, sendo ambos registros realizados neste trabalho os mais antigos para esses gêneros, visto que a Formação Alcântara representa o intervalo entre o Albiano Superior e o Cenomaniano e a Formação Bahariya (Egito), o Neocenomaniano.

Por fim, com a ocorrência de *Distobatus* cf. *nutidae* e *Aegyptobatus* cf. *kuehnei* registrada no presente trabalho, associada à paleobiota já descrita para a Formação Alcântara e para outras localidades que constituíam a região Norte do Gondwana, nos permitem confirmar a existência de um mesmo padrão faunístico para localidades de água doce na parte norte do Gondwana. Esta fauna endêmica que anteriormente habitava essa parte do supercontinente, separou-se durante o processo de abertura do Atlântico Sul, e, após a separação, manteve-se por um breve período, tanto na América do Sul quanto na África (Stromer, 1927; Medeiros *et al.*, 2014; Veiga; Bergqvist; Brito, 2019; Brito *et al.* 2024).

## REFERÊNCIAS

- AGASSIZ, L. Recherches sur les poissons fossiles, 1839.
- ANAISSE JUNIOR, J., TRUNCKENBRODT, W., ROSSETTI, D. F. Fácies de um sistema estuarino-lagunar no Grupo Itapecuru, área de Açailândia/MA, Bacia do Grajaú. *In*: D. F. Rossetti, A. M. Góes, W. Truckenbrodt (Eds.), **O Cretáceo na Bacia de São Luís-Grajaú**, v. 8, p. 119-150, Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi, 2001.
- ARANHA, L. G. F.; LIMA, H. P.; SOUZA, J. M. P.; MAKINO, R. K. Origem e evolução das bacias de Bragança-Viseu, São Luís e Ilha Nova. *In*: GABAGLIA, G. P. e MILANI, E. J. (eds.). **Origem e Evolução das Bacias Sedimentares**. Rio de Janeiro, PETROBRÁS, p. 221-232, 1990.
- ARAÚJO, K. C. O.; GUERRA-SOMMER, M.; MEDEIROS, M. A.; GIRNOS, E. C. Lenhos de coníferas do Mesocretáceo do Norte do Maranhão, Brasil. **Revista brasileira de paleontologia**, v. 14, n. 1, p. 29-38, 2011.
- AZEVEDO, R. P. **Tectonic evolution of Brazilian Equatorial Continental Margin Basins**. Tese (Doutorado). Londres: Universidade de Londres, 1991.
- BECKER, M. A., CHAMBERLAIN Jr, J. A., TERRY Jr, D. O. Chondrichthyans from the Fairpoint Member of the Fox Hills Formation (Maastrichtian), Meade County, South Dakota. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 24, n. 4, p. 780-793, 2004.
- BRITO, P. M.; FERREIRA, P. L. N. The first hybodont shark, *Tribodus limae* ng, n. sp., from the Lower Cretaceous of Chapada do Araripe (North-East Brazil). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 61, n. 1, p. 53-57, 1989.
- BRITO, P. M. Nouvelles données sur l'anatomie et la position systématique de *Tribodus limae* Brito e Ferreira, 1989 (Chondrichthyes, Elasmobranchii) du Crétacé inférieur de la Chapada do Araripe (NE Brésil). **Géobios**, v. 25, p. 143-150, 1992.
- BRITO, P. M.; JANVIER, P. A ptychodontid (Chondrichthyes, Elasmobranchii) from the Upper Cretaceous of South America. **Geodiversitas**, v. 24, n. 4, p. 785-790, 2002.
- BRITO, P. M.; RICHTER, M. The contribution of Sir Arthur Smith Woodward to the palaeoichthyology of Brazil—Smith Woodward's types from Brazil. **Geological Society, London, Special Publications**, v. 430, n. 1, p. 201-217, 2015.
- CAMPBELL, D. F. Revised report on the reconnaissance geology of the Maranhão Basin. **Relatório Interno da PETROBRÁS**, Belém, v. 7, p. 117, 1949.
- CAMPOS, J. N. P.; LIMA, H. P. Evolução tectono-sedimentar dos arcos Ferrer-Urbano Santos e Tocantins. **TECTOS I Sem. Tectônica Petrobrás**, p. 109-117, 1987.

- CAPPETTA, H. **Handbook of Paleoichthyology: Chondrichthyes (Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii: Teeth)**. V. 3, Munchen, Alemanha, 2012.
- CARRILLO-BRICEÑO, J. D. Presencia de *Ptychodus mortoni* (elasmobranchii: ptychodontidae) en el Cretacico superior de Venezuela. **Revista Geológica de América Central**, n. 46, p. 145-150, 2012.
- CARRILLO-BRICEÑO, J. D.; CADENA, E. A.; DECECCHI, A. T.; LARSON, H. C. E.; DU, T. Y. First record of a hybodont shark (Chondrichthyes: Hybodontiformes) from the Lower Cretaceous of Colombia. **Neotropical Biodiversity**, v. 2, n. 1, p. 81-86, 2016.
- CASTRO, D. F.; TOLEDO, C. E. V.; SOUSA, E. P. Novas ocorrências de *Asiatoceratodus* (Osteichthyes, Dipnoiformes) na Formação Alcântara, Eocenomaniano da bacia de São Luís, MA, Brasil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 7, n. 2, p. 245-248, 2004.
- CORRÊA-MARTINS, F. J. A Laje do Coringa: um *bonebed* da Formação Itapecuru (Cretáceo Superior da Bacia de São Luís—MA). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 69, n. 3, p. 436-437, 1997.
- CUNHA, F. L. S.; FERREIRA, C. S. Um dipnoi na Formação Itapecuru (Cenomaniano), Maranhão, Brasil. *In: CONGRESO ARGENTINO DE PALEONTOLOGIA Y BIOESTRATIGRAFIA*. p. 1-9, 1980.
- CUNHA, J. A. D. O.; SOUSA, D. D. C.; CÓRDOBA, V. C. Evolução estratigráfica dos depósitos cretáceos da porção norte da Bacia de São Luís-Grajaú (NE do Brasil). **Geologia USP. Série Científica**, v. 19, n. 2, p. 151–170, 2019.
- CUNY, G.; OUAJA, M.; SRARFI, D.; SCHMITZ, L.; BUFFETAUT, E.; BENTON, M. J. Fossil sharks from the Early Cretaceous of Tunisia. **Revue de Paléobiologie**, v. 9, p. 127-142, 2004.
- CUNY, G. V. S. E., SUTEETHORN, V., KAMHA, S., BUFFETAUT, E. Hybodont sharks from the Lower Cretaceous Khok Kruat Formation of Thailand, and hybodont diversity during the Early Cretaceous. **Geological Society, London, Special Publications**, v. 295, n. 1, p. 93-107, 2008.
- CUNY, G., CAVIN, L., SUTEETHORN, V. A new hybodont with a cutting dentition from the Lower Cretaceous of Thailand. **Cretaceous Research**, v. 30, n. 3, p. 515-520, 2009.
- CUNY, G. Freshwater hybodont sharks in Early Cretaceous ecosystems: a review. **Bernissart dinosaurs and Early Cretaceous terrestrial ecosystems**, p.518-529, 2012.
- CUNY, G.; LIARD, R.; DEESRI, U.; LIARD, T.; KHAMHA, S.; SUTEETHORN, V. Shark faunas from the Late Jurassic—Early Cretaceous of northeastern Thailand. **Paläontologische Zeitschrift**, v. 88, p. 309-328, 2014.
- CUPELLO, C. D.; BERMÚDEZ-ROCHAS, D. D.; MARTILL, D. M.; BRITO, P. M. The Hybodontiformes (Chondrichthyes: Elasmobranchii) from the Missão Velha Formation (? Lower Cretaceous) of the Araripe Basin, North-East Brazil. **Comptes Rendus Palevol**, v. 11, n. 1, p. 41-47, 2012.

- DUFFIN, C. J. 2001. The hybodont shark, *Priohybodus d'Erasmus*, 1960 (Early Cretaceous, northern Africa). **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 133, n. 3, p. 303-308, 2001.
- DUTRA, M. F. A.; MALABARBA, M. C. S. L. Peixes do albião-cenomaniano do grupo itapecuru no Estado do Maranhão, Brasil. **O Cretáceo da Bacia de São Luís-Grajaú, MPEQ**, p. 191-208, 2001.
- ELIAS, F. A. **Dentes de amniotas da Laje do Coringa (Formação Alcântara, albião-cenomaniano da Bacia São Luís-Grajaú):** Identificação, descrição, aspectos paleobiológicos, biocronológicos, paleogeográficos e paleobiogeográficos. Dissertação (Mestrado) Universidade Estadual Paulista (UNESP), Rio Claro, 2006. 357 p. 8-15.
- ELIAS, F. A.; BERTINI, R. J.; MEDEIROS, M. A. Pterosaur teeth from the Laje do Coringa, middle Cretaceous, São Luís-Grajaú basin, Maranhão state, Northern-Northeastern Brazil. **Brazilian Journal of Geology**, v. 37, n. 4, p. 668-676, 2007.
- EVERHART, M. J. Occurrence of the hybodont shark genus *Meristodonoides* (Chondrichthyes; Hybodontiformes) in the Cretaceous of Kansas. **Transactions of the Kansas Academy of Science**, v. 114, n. 2, p. 33-46, 2011.
- GÓES, A. M. **A Formação Poti (Carbonífero Inferior) da Bacia do Parnaíba.** Tese (Doutorado) Universidade de São Paulo (USP): Instituto de Geociências - USP, 1995.
- GÓES, A. M., ROSSETTI, D. F.. Gênese da Bacia de São Luís-Grajaú, Meio-Norte do Brasil. *In*: D. F. Rossetti, A. M. Góes, W. Truckenbrodt (Eds.), **O Cretáceo na Bacia de São Luís-Grajaú** (2, 15-30). Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi, 2001.
- HASUI, Y.; ABREU, F. A. M.; VILLAS, R. N. N. Província Parnaíba. *In*: Almeida e Hasui (eds.) **O Pré-Cambriano do Brasil**, editora Edgard Blucher Ltda, p. 36-45, 1984.
- IGREJA, H. L. S. **Estudo geológico da sequência Camiranga, nordeste do Pará.** Dissertação (Mestrado em Geologia e Geoquímica) – Centro de Geociências, Universidade Federal do Pará. Belém, 1985.
- IWAI-LIAO, Y.; HIGASHI, Y.; TAMADA, Y. Tooth tissues of certain sharks and lungfishes. **Scanning microscopy**, v. 6, n. 1, p. 219-230, 1992.
- JAMBURA, P. L.; PFAFF, C.; UNDERWOOD, C. J.; WARD, D. J.; KRIWET, J. Tooth mineralization and histology patterns in extinct and extant snaggletooth sharks, *Hemipristis* (Carcharhiniformes, Hemigaleidae) - Evolutionary significance or ecological adaptation?. **PLoS One**, v. 13, n. 8, p. e0200951, 2018.
- JOHNS, M. J.; ALBANESI, G. L.; VOLDMAN, G. G. Freshwater shark teeth (Family Lonchidiidae) from the middle-upper Triassic (Ladinian-Carnian) Paramillo formation in the Mendoza Precordillera, Argentina. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 34, n. 3, p. 512-523, 2014.

KLEIN, V. C.; FERREIRA, C. S. Paleontologia e estratigrafia de uma fácies estuarina da Formação Itapecuru, estado do Maranhão. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 51, p. 523-533, 1979.

KRIWET, J., KLUG, S. Diversity and biogeography patterns of Late Jurassic neoselachians (Chondrichthyes: Elasmobranchii). **Geological Society, London, Special Publications**, v. 295, n. 1, p. 55-70, 2008.

KRIWET, J., KIESSLING, W., KLUG, S. Diversification trajectories and evolutionary life-history traits in early sharks and batoids. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v.276, n. 1658, p. 945-951, 2009.

LANDEMAINE, O. Sélaciens nouveaux du Crétacé supérieur du Sud-Ouest de la France. Quelques apports à la systématique des élasmobranches. **Saga**, v. 1, p. 1-45, 1991.

LANE, J. A.; MAISEY, J. G. Pectoral anatomy of *Tribodus limae* (Elasmobranchii: Hybodontiformes) from the Lower Cretaceous of northeastern Brazil. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 29, n. 1, p. 25-38, 2009.

LANE, J. A. Morphology of the braincase in the Cretaceous hybodont shark *Tribodus limae* (Chondrichthyes: Elasmobranchii), based on CT scanning. **American Museum Novitates**, v. 2010, n. 3681, p. 1-70, 2010.

LEVENTHAL, J. S. An interpretation of carbon and sulfur relationships in Black Sea sediments as indicators of environments of deposition. **Geochimica et Cosmochimica Acta**, v. 47, n. 1, p. 133–137, 1983. doi:10.1016/0016-7037(83)90097-2

LIMA, T. L. S. **Espinhos dorsais de tubarões Hybodontiformes Owen, 1846 do afloramento Boca de Forno, Coroatá-ma (Formação Itapecuru, Cretáceo, Albiano)**. 2019. Orientador: Manuel Alfredo Medeiros. 2019. 29 f. TCC (Graduação) - Curso de Ciências Biológicas, Departamento de Biologia, Universidade Federal do Maranhão 2019.

LINDOSO, R. M.; ELIAS, F. A.; MEDEIROS, M. A.; SANTOS, R. A.; PEREIRA, A. A. **Pterosaur teeth from the Alcântara Formation, Cretaceous of Brazil**. In: PALEONTOLOGÍA Y DINOSAURIOS DESDE AMÉRICA LATINA. V CONGRESO NACIONAL DE EXTENSIÓN UNIVERSITARIA, EDIUNC. Universidad Nacional de Cuyo. p. 171-177, 2010.

LINDOSO, R. M.; MEDEIROS, M. A.; DE SOUZA CARVALHO, I.; DA SILVA MARINHO, T. Masiakasaurus-like theropod teeth from the Alcântara Formation, São Luís Basin (Cenomanian), northeastern Brazil. **Cretaceous Research**, v. 36, p. 119-124, 2012.

LINDOSO, R. M.; DA SILVA MARINHO, T.; SANTUCCI, R. M.; MEDEIROS, M. A. A titanosaur (Dinosauria: Sauropoda) osteoderm from the Alcântara Formation (Cenomanian), São Luís basin, northeastern Brazil. **Cretaceous Research**, v. 45, p. 43-48, 2013.

LUND, R.; BARTHOLOMEW, P.; KEMP, A. The composition of the dental hard tissues of fishes. **Structure, function and evolution of teeth**. Freund, London, p. 35-72, 1992.

- MAISEY, J. G. Growth and form of fin spines in hybodont sharks. **Journal of Paleontology**, v. 21, p. 657–666, 1978.
- MAISEY, J. G. The anatomy and interrelationships of Mesozoic hybodont sharks. **American Museum Novitates**, n. 2724, p. 1-48, 1982.
- MAISEY, J. G. Cranial anatomy of *Hybodus basanus* Egerton from the Lower Cretaceous of England. **American Museum Novitates**, v. 2758, p. 1-64, 1983.
- MAISEY, J.G. Cranial anatomy of the Lower Jurassic shark *Hybodus reticulatus* (Chondrichthyes: Elasmobranchii), with comments on hybodontid systematics. **American Museum Novitates**, v. 2878, p. 1–39, 1987.
- MAISEY, J. G. *Hamiltonichthys mapesi*, g. e sp. nov. (Chondrichthyes, Elasmobranchii), from the Upper Pennsylvanian of Kansas. **American Museum novitates**, n. 2931, 1989.
- MAISEY, J. G., DE CARVALHO, M. R. A new look at old sharks. **Nature**, v. 385, n. 6619, p. 779-780, 1997.
- MAISEY, J. G.; NAYLOR, J.G.; WARD, D. J. Mesozoic elasmobranchs, neoselachian phylogeny and the rise of modern elasmobranch diversity. **Mesozoic fishes**, v. 3, p. 17-56, 2004.
- MARTILL, D. M. A new Hybodont shark (*Hybodus dawni*) from the Oxford Clay of Peterborough, Cambridgeshire. **Mercian Geologist**, v. 11, n. 4, 1989.
- MEDEIROS, M. A.; VILAS BÔAS, I. A Laje do Coringa: uma paleocomunidade continental do Cenomaniano do nordeste do Brasil. In: **Congresso Brasileiro de Paleontologia**. v. 16, p. 70-71, 1999.
- MEDEIROS, M. A. **A Laje do Coringa (ilha do Cajual, Bacia de São Luís, baía de São Marcos, MA): conteúdo fossilífero, bioestratigrafia, diagênese e implicações na paleobiogeografia do meso-Cretáceo do Nordeste brasileiro**. 2002. Tese (Doutorado) - Instituto de Geociências. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2001.
- MEDEIROS, M. A.; SCHULTZ, C. L. Uma paleocomunidade de vertebrados do Cretáceo médio, Bacia de São Luís. In: ROSSETTI, D. F; GÓES, A. M; TRUCKENBRODT, W. (editores). **O Cretáceo na Bacia de São Luís-Grajaú**. Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi, Coleção Friedrich Katzer, p. 209-221, 2001.
- MEDEIROS, M.A.; SCHULTZ, C. L. A fauna dinossauriana da “Laje do Coringa”, Cretáceo Médio do Nordeste do Brasil. **Arquivos do Museu Nacional**, v. 60, n. 3, p. 155-162, 2002.
- MEDEIROS, M. A.; CARVALHO, M. D.; SILVA, M. D.; PEREIRA, A. A.; ARAUJO, M. N.; FERREIRA, N. N.; VILAS BÔAS, I. O senhor dos rios: *Mawsonia gigas* (Mawsoniidae) do Cenomaniano do Maranhão, Brasil. **Paleontologia: Cenários de Vida. Interciência, Rio de Janeiro**, p. 575-583, 2011.
- MEDEIROS, M. A.; LINDOSO, R. M.; MENDES, I. D.; DE SOUZA CARVALHO, I. The Cretaceous (Cenomanian) continental record of the laje do coringa flagstone (Alcântara

formation), northeastern South America. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 53, p. 50-58, 2014.

MEDEIROS, M. A.; GUERRA-SOMMER, M. ; MARCON, G. G. . Fósseis como indicadores paleoclimáticos para o Eocenomaniano da Bacia de São Luís-Grajaú. **Paleontologia: Cenários de Vida**, v. 5 - Paleoclimas. Ed. 1. Interciência, Rio de Janeiro, p.155-164, 2014.

MEDEIROS, M. A. et al. Cenomanian vertebrates of the São Luís Basin. *In: Contribuições à Geologia da Amazônia*, v. 11, p. 179-187, 2019.

MESNER, J. C.; WOOLDRIDGE, L. C P. Maranhão Paleozoic basin and Cretaceous coastal basins, north Brazil. **AAPG Bulletin**, v. 48, n. 9, p. 1475-1512, 1964.

MOODY, J. M.; MAISEY, J. G. New Cretaceous marine vertebrate assemblages from North–Western Venezuela and their significance. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 14, n. 1, p. 1-8, 1994.

NASCIMENTO, M. S., GÓES, A. M. Petrografia de arenitos e minerais pesados de depósitos cretáceos (Grupo Itapecuru), Bacia de São Luís-Grajaú, norte do Brasil. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 37, n. 1, p. 50-63, 2007.

NEUMANN, V. H., ARAGÃO, M. A. N. F., VALENÇA, L. M. M., LEAL, J. P. Ambientes Lacustres. *In: A. J. C. L. Pedreira da Silva, M. A. N. F. Aragão, A. J. C. Magalhães (Eds.), Ambientes de Sedimentação Siliciclástica do Brasil*, v. 5, p. 132-169, 2008.

PATTERSON, C. British wealden sharks. **Bull British Mus Nat Hist (Geol)**, v. 11, n. 7, p. 283-350, 1966.

PAZ, J. D. S.; ROSSETTI, D. F. Reconstrução paleoambiental da Formação Codó (Aptiano), borda leste da Bacia do Grajaú, MA. *In: D. F. Rossetti, A. M. Góes, W. Truckenbrodt (Eds.), O Cretáceo na Bacia de São Luís-Grajaú* (6, 77-100). Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi, 2001.

PAZ, J. D. S.; ROSSETTI, D. F.; MACAMBIRA, M. J. B.. An Upper Aptian saline pan/lake system from the Brazilian equatorial margin: integration of facies and isotopes. **Sedimentology**, 52(6), 1303-1321, 2005.

PAZ, J. D. S.; ROSSETTI, D. F. Petrography of gypsumbearing facies of the Codó Formation (Late Aptian), Northern Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Geociências**, v. 78, n. 3, p. 557-572, 2006.

PEDRÃO, E.; ARAI, M.; CARVALHO, I.S.; SANTOS, M.H.B. Palinomorfos da Formação Itapecuru e análise palinológica de uma amostra de superfície da Ponta do Farol, São Luís - MA. **Cenpes/Petrobras**, 10p. 1993.

PINHEIRO, F. L.; FIGUEIREDO, A. E. Q.; FORTIER, D. C.; VIANA, M. S. S.; SCHULTZ, C. L. Fauna de vertebrados eocretácicos de um afloramento da Bacia de Lima Campos, Ceará, Brasil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 14, n. 2, p. 189-198, 2011.

- PINHEIRO, F. L.; FIGUEIREDO, A. E. Q.; DENTZIEN-DIAS, P. C.; FORTIER, D. C.; SCHULTZ C. L.; VIANA, M. S. *S. Planohybodus marki* sp. nov., a new fresh-water hybodontid shark from the Early Cretaceous of northeastern Brazil. **Cretaceous Research**, v. 41, p. 210-216, 2013.
- RABINOWITZ, P. D.; LABRECQUE, J. The Mesozoic South Atlantic Ocean and evolution of its continental margins. **Journal of Geophysical Research**, v. 84:B11, 5973, 1979.
- RAISWELL, R.; MD. TAN, M. Diagenesis of sediments beneath the Ross Ice Shelf and their sedimentary history. **Nature**, v. 315, n. 6019, p. 483-485, 1985.
- REZENDE, W. M.; PAMPLONA, H. R. Estudo do desenvolvimento do Arco Ferrer-Urbano Santos. **Boletim T. Petrobrás**, v 13, p. 5-14, 1970.
- REES, J. Early Jurassic selachians from the Hasle Formation on Bornholm, Denmark. **Acta palaeontologica polonica**, v. 43, n. 3, p. 439-452, 1998.
- REES, J.; UNDERWOOD, C. J. The status of the shark genus *Lissodus* Brough, 1935, and the position of nominal *Lissodus* species within the Hybodontoida (Selachii). **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 22, n. 3, p. 471-479, 2002.
- REES, J. A. N.; UNDERWOOD, C. J. Hybodont sharks of the English Bathonian and Callovian (middle Jurassic). **Paleontology**, v. 51, n. 1, p. 117-147, 2008.
- REES, J. Interrelationships of Mesozoic hybodont sharks as indicated by dental morphology—preliminary results. **Acta Geologica Polonica**, v. 58, n. 2, p. 217-221, 2008.
- ROSSETTI, D. F.; TOLEDO, P. M. Cenomanian climate in northern Brazil: evidences from sedimentary features in the Upper Itapecuru Formation. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 68, p. 139-147, 1996.
- ROSSETTI, D. F. Facies analysis of the Lower Sucession of the Upper Itapecuru Formation, São Luís Basin, northern Brazil. *In*: COSTA M. L. e ANGELICA, R. (eds.). **Contribuições à Geologia da Amazônia**. Falângola, Belém, p. 241-284, 1997.
- ROSSETTI, D. F.; TRUCKENBRODT, W. Revisão estratigráfica para os depósitos do Albiano – Terciário Inferior (?) na bacia de São Luís (MA), norte do Brasil. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi (Série Ciências da Terra)**, v. 9, p. 29-41, 1997.
- ROSSETTI, D. F. Facies architecture and sequential evolution of incised-valley estuarine fills: the Upper Itapecuru Formation (São Luís Basin), Northern Brazil. **Journal of Sedimentary Research**. Boulder. v. 68, p. 299-310, 1998.
- ROSSETTI, D. F. Influence of low amplitude/high frequency relative sea-level changes in a wave-dominated estuary (Miocene), São Luís Basin, Northern Brazil. **Sedimentary Geology**. Exeter. v. 133, p. 295-324, 2000.

- ROSSETTI, D. F. Arquitetura deposicional da Bacia de São Luís-Grajaú. *In*: D. F. Rossetti, A. M. Góes, W. Truckenbrodt (eds.), **O Cretáceo na Bacia de São Luís-Grajaú**, v. 3, p. 31-46. Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi, 2001.
- ROSSETTI, D. F.; GÓES, A. M.; ARAI, M. A passagem Aptiano-Albiano na Bacia do Grajaú. *In*: D. F. Rossetti, A. M. Góes, W. Truckenbrodt (Eds.), **O Cretáceo na Bacia de São Luís-Grajaú**, v. 7, p. 101-117, Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi, 2001.
- ROSSETTI, D. F.; GÓES, A. M. Caracterização paleoambiental de depósitos Albianos na borda sul da Bacia de São Luís-Grajaú: modelo de delta fluvial influenciado por tempestade. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 33, n. 3, p. 299-312, 2003.
- ROSSETTI, D. F., PAZ J. D. S., GÓES, A. M. Facies analysis of the Codó Formation (Late Aptian) in the Grajaú Area, Southern São Luís-Grajaú Basin. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 76, n. 4, p. 791-806, 2004.
- ROSSETTI, D. F.; GÓES, A. M. Caracterização paleoambiental de depósitos albianos na borda Sul da Bacia de São Luís-Grajaú: modelo de delta fluvial influenciado por tempestade. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 33, n. 3, p. 299-312, 2016.
- SAGRI, M., ABBATE, E., BRUNI, P. Deposits of ephemeral and perennial lakes in the Tertiary Daban Basin (Northern Somalia). **Paleogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 70, n. 1-3, p. 225-233, 1989.
- SOARES JÚNIOR, A. V., COSTA, J. B. S., HASUI, Y. Evolução da margem atlântica equatorial do Brasil: Três fases distensivas. **Revista Geociências**, v. 27, n. 4, p. 427-437, 2008.
- SOTO, M.; PEREA, D.; TORIÑO, P. New remains of *Priohyodus arambourgi* (Hybodontiformes: Hybodontidae) from Late Jurassic–? earliest Cretaceous deposits in Uruguay. **Cretaceous Research**, v. 35, p. 118-123, 2012.
- SOUSA, E. P.; MEDEIROS, M. A.; TOLEDO, C. E. V.; BERTINI, R. J.; PEREIRA, A. A.; LINDOSO, R. M. A new species of *Equinoxiodus* (Dipnoi: Neoceratodontidae) from the Late Cretaceous of Brazil. **Zootaxa**, v. 3905, n. 3, p. 397-406, 2015.
- STENSIÖ, E. A. **Triassic fishes from Spitsbergen, Part I**. Adolf Holzhausen, Vienna, 1921.  
Doi: <https://doi.org/10.5962/bhl.title.159141>
- STROMER, E. **Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägyptens. II. Wirbeltier-Reste der Baharije-Stufe (Unterstes Cenoman)**. 9. Die Plagiostomen mit einem Anhang über Käno- und mesozoische Rückenflossenstacheln von Elasmobranchiern. Abh Königlich Bayerischen Akad Wiss, Math-naturwiss Abt, NF. v. 31, n. 5, p. 1–64, 1927.
- STUMPF, S.; LÓPEZ-ROMERO, F. A.; KINDLIMANN, R.; LACOMBAT, F.; POHL, B.; KRIWET, J. A unique hybodontiform skeleton provides novel insights into Mesozoic chondrichthyan life. **Papers in Palaeontology**, v. 7, n. 3, p. 1479-1505, 2021.

SZATMARI, P.; FRANÇOLIN, J. B. L.; ZANOTTO, O.; WOLFF, S. Evolução tectônica da margem equatorial brasileira. **Revista brasileira de Geociências**, v. 17, n. 2, p. 180-188, 1987.

TOLEDO, C. E. V.; BERTINI, R. J.; SOUSA, E. P.; MEDEIROS, M. A. First occurrence of *Protopterus humei* (Dipnoiformes) in South America. *In*: II CONGRESSO LATINO-AMERICANO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS. **Boletim de Resumos**, p. 262-263, 2005.

TOLEDO, C. E. V.; SOUSA, E. P. D.; MEDEIROS, M. A.; BERTINI, R. J. A new genus of Dipnoiformes from the Cretaceous of Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 83, n. 4, p. 1181-1192, 2011.

UNDERWOOD, C. J. Diversification of the Neoselachii (Chondrichthyes) during the Jurassic and Cretaceous. **Paleobiology**, v. 32, n. 2, p. 215-235, 2006

VEIGA, I. M. M. G.; BERGQVIST, L. P.; BRITO, P. M. The fish assemblage of the Cretaceous (? Albian-Cenomanian) Açú Formation, Potiguar Basin, Northeastern Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 93, p. 162-173, 2019.

VILAS BÔAS, I.; CARVALHO, I. S.; MEDEIROS, M. A.; PONTES, H. Dentes de *Carcharodontosaurus* (Dinosauria, Tyrannosauridae) do Cenomaniano, Bacia de São Luís (norte do Brasil). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 71, n. 4, p. 846-847, 1999.

WERNER, C. Die Elasmobranchier-Fauna des Gebel Dist Member der Bahariya Formation (Obercenoman) der Oase Bahariya, Ägypten. **Palaeo Ichthyol**, v. 5, p. 1–112, 1989.

WERNER, C. Die kontinentale Wirbeltier-fauna aus der unteren Oberkreide des Sudan (Wadi Milk Formation). **Berli Geowiss Abh E**, v. 10, p. 633–640, 1994.

WOODWARD, A. S. Notes on some vertebrate fossils from the Province of Bahia, Brazil, collected by Joseph Mawson. **Journal of Natural History**, v. 2, n. 8, p. 132-136, 1888.

ZHANG, Jiangyong. Two shark finspines (Hybodontoidea) from the Mesozoic of North China. **Cretaceous Research**, v. 28, n. 2, p. 277-280, 2007.