Universidade do Estado do Rio de Janeiro

Centro Biomédico

Instituto de Biologia Roberto Alcantara Gomes

Hanna Carolina Lins de Paiva

Revisão de "*Lepidotes*" *piauhyensis* Roxo e Löfgren, 1936 (Neopterygii, Semionotiformes) e considerações sobre as espécies brasileiras do gênero *Lepidotes*

Rio de Janeiro

2017

Hanna Carolina Lins de Paiva

Revisão de "*Lepidotes*" *piauhyensis* Roxo e Löfgren, 1936 (Neopterygii, Semionotiformes) e considerações sobre as espécies brasileiras do gênero *Lepidotes*

Dissertação apresentada, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre, ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução, da Universidade do Estado do Rio de Janeiro.

Orientadora: Prof.ª Dra. Valéria Gallo da Silva

Rio de Janeiro

2017

CATALOGAÇÃO NA FONTE

UERJ / REDE SIRIUS / BIBLIOTECA CTC-A

P149 Paiva, Hanna Carolina Lins de**.**

Revisão de "*Lepidotes*" *piauhyensis* Roxo e Löfgren, 1936 (Neopterygii, Semionotiformes) e considerações sobre as espécies brasileiras do gênero *Lepidotes* / Hanna Carolina Lins de Paiva. – 2017

167f. : il.

Orientadora: Valéria Gallo da Silva.

Dissertação (Mestrado em Ecologia e Evolução) - Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes.

1. Peixe - Taxonomia - Teses. 2. Peixe - Filogenia - Teses. 3. Paleontologia - Teses. I. Silva, Valéria Gallo da. II. Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Instituto de Biologia Roberto Alcantara Gomes. III. Título.

CDU 597(81)

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

_____ _____

Assinatura Data

Hanna Carolina Lins de Paiva

Revisão de "*Lepidotes*" *piauhyensis* Roxo e Löfgren, 1936 (Neopterygii, Semionotiformes) e considerações sobre as espécies brasileiras do gênero *Lepidotes*

Dissertação apresentada, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre, ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução, da Universidade do Estado do Rio de Janeiro.

Aprovada em 15 de fevereiro de 2017.

Banca Examinadora:

_____

Prof.ª Dra. Valéria Gallo da Silva (Orientadora)

Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes – UERJ

_____

Prof. Dr. Francisco José de Figueiredo

Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes – UERJ

_____

Dr. Rafael Costa da Silva

Serviço Geológico do Brasil – CPRM

Rio de Janeiro

2017

DEDICATÓRIA

Dedico este trabalho ao meu pai, Ildefonso Ferreira Paiva (*in memoriam*), que sempre acreditou em mim e nos meus sonhos.

AGRADECIMENTOS

Agradeço à Universidade do Estado do Rio de Janeiro (UERJ) e ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução pela infraestrutura que permitiu a elaboração desta dissertação.

À CAPES, que me concedeu apoio financeiro durante o tempo de meu mestrado, que foi imprescindível para a confecção do meu trabalho.

À minha orientadora Prof[a]. Dr[a]. Valéria Gallo, pela amizade, paciência e orientação que foram imprescindíveis não só para o desenvolvimento deste trabalho, mas também para o meu crescimento pessoal.

À Dr[a]. Hilda Maria Andrade da Silva, que sempre vou considerar minha co-orientadora, pelos puxões de orelha quando eu ia pelo caminho mais longo, por ser meu ombro amigo quando eu precisei e pelas conversas que me ajudaram muito a crescer como pessoa e como pesquisadora. Valeu minha "mãezinha científica"!

Ao Dr. Rafael Costa da Silva (CPRM), que me apresentou aos fósseis de *Lepidotes* e me cedeu gentilmente uma fotografia de "*Lepidotes*" *roxoi*, a qual colaborou para melhor conhecer a espécie aqui revisada.

Aos responsáveis pelas coleções do CPRM (MSc. Rodrigo da Rocha Machado), do Museu Nacional-UFRJ (Dr[a]. Deise Henriques e Dr[a]. Luciana Carvalho) e do Departamento de Zoologia da UERJ (Dr. Hugo Ricardo Secioso Santos), por permitirem minha visita à coleção de *Lepidotes* e pela imensa paciência ao me ajudar a fotografar os exemplares necessários ao meu estudo. Aos reponsáveis pelas coleções estrangeiras do *Muséum national d´Histoire naturelle* (MNHN/CNRS), em Paris (Gaël Clément), do *Natural History Museum* (NMUK), em Londres (Emma Bernard), e do *Museo Paleontologico dell´Università di Milano*, na Itália (Andrea Tintori), os quais gentilmente permitiram que fotos fossem tiradas dos exemplares solicitados e colaboraram para a análise dessa dissertação.

À fotógrafa Maria Regina Salgado de Melo (PROATEC-UERJ), que me acompanhou nas visitas às coleções zoológicas brasileiras e me ajudou a fotografar os exemplares utilizados nessa dissertação. Aos fotógrafos Philippe Loubry, do *Muséum national d´Histoire naturelle* (MNHN/CNRS), em Paris, e Kevin Webb, do *Trustees of the Natural History Museum* (NMUK), em Londres, que gentilmente fotografaram e me enviaram as fotografias dos exemplares brasileiros de *Lepidotes* e demais táxons estrangeiros de Ginglymodi consultados, os quais encontram-se depositados em coleções estrangeiras.

Aos meus amigos do laboratório de Sistemática e Biogeografia da UERJ, Dr. Bruno Araujo Absolon, Dr. Raphael Miguel Silva, MSc. Thaís de Castro Cunha Parméra, biólogo Johann Carlos de Assis Machado, biólogo Rodrigo Tinoco Figueroa, bióloga Josiane Nascimento Maciel e Nathália Evaristo, pela compreensão e companhia nos dias em que eu estava no laboratório, pelas risadas e por sempre levarem guloseimas para alimentar a "Magali do laboratório".

À minha mãe, que sempre me apoiou, chorou junto comigo e me falou que eu ia conseguir meu título. À minha família materna, que sempre ficou orgulhosa com minhas conquistas e me dava força nas minhas perdas.

Aos meus amigos, que trabalhando ou não na mesma área que eu, sempre buscaram compreender o que faço e sempre me apoiaram nas minhas crises de ansiedade durante esse tempo. Valeu por aturarem a chatinha mal-humorada aqui, gente!

Por que tantas pessoas passavam suas vidas inteiras sem procurar respostas para tantas perguntas possíveis – e até mesmo sem perceber a existência dessas perguntas? Havia algo mais excitante no mundo do que procurar respostas?

Isaac Asimov – Prelúdio à Fundação

RESUMO

PAIVA, Hanna Carolina Lins de. **Revisão de "*Lepidotes*" *piauhyensis* Roxo e Löfgren, 1936 (Neopterygii, Semionotiformes) e considerações sobre as espécies brasileiras do gênero *Lepidotes.*** 2017. 167f.. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Evolução) - Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2017.

Lepidotes é um gênero registrado em quase todo o mundo, exceto na Antártica. Seus representantes são encontrados tanto em sedimentos marinhos quanto continentais. Além disso, *Lepidotes* é um dos gêneros mais característicos da fauna mesozoica brasileira, representado por oito espécies provenientes de bacias sedimentares do Nordeste. Devido a sua ampla distribuição e ao grande número de registros, muitos buscaram melhor compreender esse gênero, quanto a características anatômicas, relações filogenéticas e uma diagnose na qual fossem encontradas autapomorfias para o táxon. O objetivo da dissertação foi realizar uma revisão da espécie "*Lepidotes*" *piauhyensis*, descrever seus estágios ontogenéticos, comparar com as outras sete espécies brasileiras e avaliar seu posicionamento no gênero *Lepidotes*, de acordo com a última análise filogenética proposta. Foram observados em "*L.*" *piauhyensis* 3 estágios ontogenéticos distintos, juvenil (1 e 2), subadulto e adulto. Tais estágios são semelhantes aos observados em *Paralepidotus ornatus*. Tanto "*L.*" *piauhyensis* quanto "*L.*" *roxoi* apresentam caracteríticas morfológicas que se assemelham às observadas na espécie-tipo *L. elvensis*. Já "*L.*" *mawsoni*, "*L.*" *dixseptiensis* e "*L.*" *oliveirai* continuam sendo considerados metaespécies. A análise filogenética resultou numa matriz de 54 táxons e 93 caracteres, que gerou 10 árvores igualmente parcimoniosas, de 399 passos, 0,316 de IC e 0,695 de IR. A topologia obtida foi: (*Perleidus sinensis* ((((*Araripelepidotes temnurus Thaiichthys buddabuthrensis*) (*Pliodetes nigeriensis* (*Masillosteus kelleri* ((*Atractosteus* sp. (*Herreraichthys coahuilaensis Lepisosteus* sp.)) (*Dentilepisosteus laevis* (*Obaichthys decoratus Oniichthys fallipoui*)))))) (*"Lepidotes" roxoi* ("*Lepidotes*" *wenzae* ((*Lepidotes semiserrtaus* (*Lepidotes elvensis* (("*Lepidotes*" *gloriae* (*Luoxiongichthys hiperdorsalis* (*Camerichthys lunae* ((((*Callipurbeckia minor Callipurbeckia tendaguruensis*) (*Callipurbeckia notpterus* (((*Lophionotus kanabensis*(*Lophionotus chinleana Lophionotus sanjuanensis*)) (*Semionotus bergeri Semionotus elegans*)) (*Paralepidotus ornatus Semiolepis brembamus*)))) (*Occitanichthys canjuersensis* (*Macrosemiminus fergeti Macrosemiminus lennieri*))) (*Tlayuamichin itzili* ((*Kyphosichthys grandei* (*Macrosemiocotzus americanus* ((*Macrosemius rostratus Notagogus novomundi*) (*Propterus elongatus Propterus microstomus*)))) (*Sangiorgioichthys aldae Sangiorgioichthys sui*))))))) (*"Lepidotes" piauhyensis* (*Neosemionotus puntanus* ("*Lepidotes*" *microrhis* "*Lepidotes*" *tanyrhis*)))))) (*Scheenstia zappi* (*Scheenstia maximus* (*Scheenstia laevis Scheensia mantelli*))))))). "*Lepidotes*" *alagoensis* e "*L.*" *souzai* apresentaram posição incerta dentro de Ginglymodi, enquanto que *"L." piauhyensis*, *"L." roxoi* e "*L.*" *wenzae* apresentaram maiores similaridades morfológicas com membros de Semionotiformes, assim como *L. elvensis*. Com a inclusão de exemplares brasileiros, *Lepidotes* é um gênero não-monofilético, *incertae sedis* dentro de Semionotiformes e suportado por caracteres homoplásticos.

Palavras-chave: Sistemática. Ontogenia. Filogenia. Semionotiformes.

ABSTRACT

PAIVA, Hanna Carolina Lins de. **Revision of "*Lepidotes*" *piauhyensis* Roxo e Löfgren 1936 (Neoterygii, Semionotiformes) and comments on the Brazilian species of the genus *Lepidotes***. 2017. 167f. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Evolução) - Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2017.

Lepidotes is a genus widely recorded in the world, except in Antarctica. Its members are found in both marine and continental sediments. In addition, *Lepidotes* is one of the most characteristic genera of Brazilian Mesozoic fauna, represented by eight species from sedimentary basins in the Northeast. Due to their wide distribution and records, many researchers studied this genus, regarding anatomical characteristics, phylogenetic relationships and a definitive diagnosis for the taxon. The aim of this study was to review the species "*Lepidotes*" *piauhyensis*, describe their ontogenetic stages, to compare with the seven other Brazilian species and to evaluate its position in the genus *Lepidotes*, according to the latest phylogenetic analysis proposed. Three distinct ontogenetic stages were observed in "*L.*" *piauhyensis*, juvenile (1 and 2), sub-adult and adult. Such stages are similar to observed in *Paralepidotus ornatus*. Both "*L.*" *piauhyensis* and "*L.*" *roxoi* present morphological characteristics that resemble those observed in the type species *L. elvensis*. Additionally "*L.*" *mawsoni*, "*L.*" *dixseptiensis* and "*L.*" *oliveirai* continue as metaespecies. Phylogenetic analysis resulted in a matrix of 54 taxa and 93 characters, which producced 10 most parsimonious trees of 399 steps (CI = 0,316 and IR = 0,695). The topology was (*Perleidus sinensis* ((((*Araripelepidotes temnurus Thaiichthys buddabuthrensis*) (*Pliodetes nigeriensis* (*Masillosteus kelleri* ((*Atractosteus* sp. (*Herreraichthys coahuilaensis Lepisosteus* sp.)) (*Dentilepisosteus laevis* (*Obaichthys decoratus Oniichthys fallipoui*)))))) (*"Lepidotes" roxoi* ("*Lepidotes*" *wenzae* ((*Lepidotes semiserrtaus* (*Lepidotes elvensis* (("*Lepidotes*" *gloriae* (*Luoxiongichthys hiperdorsalis* (*Camerichthys lunae* ((((*Callipurbeckia minor Callipurbeckia tendaguruensis*) (*Callipurbeckia notpterus* (((*Lophionotus kanabensis* (*Lophionotus chinleana Lophionotus sanjuanensis*)) (*Semionotus bergeri Semionotus elegans*)) (*Paralepidotus ornatus Semiolepis brembamus*)))) (*Occitanichthys canjuersensis* (*Macrosemiminus fergeti Macrosemiminus lennieri*))) (*Tlayuamichin itzili* ((*Kyphosichthys grandei* (*Macrosemiocotzus americanus* ((*Macrosemius rostratus Notagogus novomundi*) (*Propterus elongatus Propterus Microstomus*)))) (*Sangiorgioichthys aldae Sangiorgioichthys sui*))))))) (*"Lepidotes" piauhyensis* (*Neosemionotus puntanus* ("*Lepidotes" microrhis* "*Lepidotes*" *tanyrhis*)))))) (*Scheenstia zappi* (*Scheenstia maximus* (*Scheenstia laevis Scheensia mantelli*))))))). "*Lepidotes*" *alagoensis* and "*L.*" *souzai* are *incertae sedis* within Ginglymodi, while *"L." piauhyensis*, *"L." roxoi* and "*L.*" *wenzae* presented rather morphological similarities with members of Semionotiformes, as *L. elvensis*. With the inclusion of Brazilian specimens, *Lepidotes* is a non-monophyletic genus, *incertae sedis* within Semionotiformes and supported by homoplastic characters.

Keywords: Systematics. Ontogeny. Phylogeny. Semionotiformes.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1- Sequência mesozoica da Bacia do Parnaíba..... 39

Figura 2- *Lepidotes elvensis*. Holótipo MNHN.F.JRE250..... 41

Figura 3- "*Lepidotes*" *piauhyensis*. Holótipo DGM-297-P..... 42

Figura 4- Ossos do teto craniano de "*Lepidotes*" *piauhyensis* Pz.UERJ 410..... 46

Figura 5- Cabeça de "*Lepidotes*" *piauhyensis* DGM-297-P..... 52

Figura 6- Cabeça de "*Lepidotes*" *piauhyensis* Pz.UERJ 408..... 53

Figura 7- Esqueleto cefálico e cintura peitoral de "*Lepidotes*" *piauhyensis*, Pz.UERJ 513..... 55

Figura 8- Cintura escapular e nadadeiras peitorais de "*Lepidotes*" *piauhyensis*..... 57

Figura 9- Nadadeira dorsal de "*Lepidotes*" *piauhyensis*, holótipo DGM-297-P..... 58

Figura 10- Nadadeiras anal e caudal de "*Lepidotes*" *piauhyensis*, holótipo DGM-297-P..... 59

Figura 11- Indivíduos juvenis de "*Lepidotes*" *piauhyensis*..... 61

Figura 12- Indivíduo subadulto de *"Lepidotes*" *piauhyensis*, Pz.UERJ 515..... 63

Figura 13- Indivíduos adultos de "*Lepidotes*" *piauhyensis*..... 64

Figura 14- "*Lepidotes" roxoi*, holótipo DGM 423-P..... 67

Figura 15- Cabeça de "*Lepidotes*" *roxoi* DGM 422-P..... 71

Figura 16- "*Lepidotes*" *alagoensis*, holótipo FPH 0120-V..... 75

Figura 17- "*Lepidotes*" *wenzae*. Holótipo MNHN.F.BCE387..... 80

Figura 18- "*Lepidotes*" *wenzae*, desenho do holótipo MNHN.F.BCE 387..... 82

Figura 19- Região do palato de "*Lepidotes*" *wenzae*, holótipo MNHN.F.BCE 387..... 85

Figura 20- "*Lepidotes*" *souzai*. Holótipo BM(NH) P 10603..... 89

Figura 21- "*Lepidotes*" *mawsoni*. Holótipo BM(NH) P 5334..... 93

Figura 22- "*Lepidotes*" *dixseptisensis*, holótipo DGM 675-P..... 96

Figura 23- "*Lepidotes*" *oliveirai*, síntipos DGM 952-P..... 98

Figura 24- Consenso Estrito de 10 árvores obtidas para 54 táxons de Gynglimodi por 93 caracteres..... 101

Figura 25- *"Lepidotes" piauhyensis* juvenil 1, Pz.UERJ 513..... 108

Figura 26- *"Lepidotes" piauhyensis* juvenil 2, Pz.UERJ 514..... 109

Figura 27- Cabeça de juvenil 2 de *"Lepidotes" piauhyensis*, Pz.UERJ 514..... 110

Figura 28- Cabeça de subadulto de *"Lepidotes" piauhyensis*, Pz.UERJ515..... 111

Figura 29- Cabeça de indivíduo adulto de *"Lepidotes" piauhyensis*, DGM-297-P..... 112

Figura 30- *"Lepidotes" piauhyensis* adulto, parátipo DGM-295-P..... 113

Figura 31- Organização dos ossos do anel circum-orbital em *Tlayuamichin itzli*..... 126

Figura 32- Organização dos ossos do anel circum-orbital de *Sangiorgioichthys aldae*..... 127

Figura 33- *Scheenstia zappi* 130

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Ocorrências de "*Lepidotes*" no Brasil 26

Tabela 2 – Táxons de difícil acesso de Ginglymodi..... 35

Tabela 3 – Medidas dos exemplares utilizados no estudo de estágios ontogenéticos de "*Lepidotes*" *piauhyensis*..... 66

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS INSTITUCIONAIS

AMNH	American Museum of Natural History (Departamento de Geologia e Paleontologia – Nova York – EUA)
BGS.GSM	British Geological Survey (Londres – Inglaterra)
BMNH	British Museum of Natural History (Departamento de Ciências da Terra Londres – Inglaterra)
CPRM	Companhia de Pesquisa em Recursos Minerais/Serviço Geológico do Brasil (Divisão de Paleontologia – Rio de Janeiro – Brasil)
DGM	Divisão de Geologia e Mineralogia (DNPM) (Rio de Janeiro – Brasil)
FPH	Fundação Paleontológica Phoenix (Coleção de Vertebrados – Aracajú – Brasil)
GMPKU	Geological Museum of Peking University (Departamento de Geologia – Beijing – China)
IVPP	Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology (Departamento de Paleoictiologia e Paleo-herpetologia – Beijing – China)
MBSN –	Museo Brembano di Scienze Naturali (Departamento de Paleontologia – San Pellegrino Terme – Itália)
MCT	Museu de Ciências da Terra (CPRM) (Divisão de Paleontologia – Rio de Janeiro – Brasil)
MN/UFRJ	Museu Nacional (Departamento de Geologia e Paleontologia – Rio de Janeiro – Brasil)
MNHN	Muséum national d'Histoire naturelle (Departamento de História da Terra – Paris – França)
MPUM	Museo Paleontologico dell'Università di Milano (Departamento de Paleontologia – Milão – Itália)
MVSLZ	Museo della Vicaria di San Lorenzo in Zogno (Departamento de Paleontologia – San Lorenzo – Itália)
NHMUK	Natural History Museum of United Kingdom (BMNH) (Departamento de Ciências da Terra – Londres – Reino Unido)
Pz. UERJ	Coleção Paleozoológica da Universidade do Estado do Rio de Janeiro (Departamento de Zoologia - Rio de Janeiro – Brasil)
UFRJ	Universidade Federal do Rio de Janeiro (Departamento de Gologia – Rio de Janeiro – Brasil)

LISTA DE ABREVIATURAS ANATÔMICAS

Ang	Angular
Ao	Antorbital
Art	Articular
Br	Raios braquiostégios
Chia	Cerato-hial anterior
Chip	Cerato-hial posterior
Cl	Cleitro
c.s.Dspl	Canal sensorial do dentaloesplenial
c.s.Io	Canal sensorial infraorbital
c.s.Pop	Canal sensorial do pré-opérculo
c.s.So	Canal sensorial supraorbital
Dpal	Dermopalatino
Dpt	Dermopterótico
Dsf	Dermoesfenótico
Dspl	Dentaloesplenial
Ecpt	Ectopterigoide
Enpt	Endopterigoide
Ep	Epiocciptal
Exc	Extraescapular
Fr	Frontal
Frf	Fulcra franjada
Hm	Hiomandibular
Hp	Hipial
Io	Infraorbital
Mpt	Metapterigoide
Na	Nasal
Obf	Orbitosfenótico
Op	Opérculo
Pa	Parietal
Part	Pré-articular
Pcl	Pós-cleitro
Pop	Pré-opérculo
Psf	Paraesfenoide
Ptp	Pós-temporal
Qu	Quadrado
Ra	Raio da nadadeira
Sang	Supra-angular
Sbo	Subopérculo
Scl	Supracleitro
So	Supraorbital
Vo	Vômer

SUMÁRIO

	INTRODUÇÃO.....	19
1	**OBJETIVOS E RELEVÂNCIA**.....	28
1.1	**Objetivo geral**.....	28
1.2	**Objetivos específicos**.....	28
1.3	**Relevância**.....	28
2	**MATERIAL E MÉTODOS**.....	29
2.1	**Material**.....	29
2.2	**Métodos**.....	35
3	**CONTEXTO GEOLÓGICO**.....	38
4	**RESULTADOS: SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA**.....	41
4.1	***Lepidotes* Diagnose *sensu* López-Arbarello (2012)**.....	42
4.2	**"*Lepidotes*" *piauhyensis* Diagnose emendada**…….....	43
4.3	**Descrição Anatômica Forma geral do corpo**.....	43
4.3.1	Ossos cranianos.....	44
4.3.2	Anel circum-orbital.....	47
4.3.3	Série opercular.....	48
4.3.4	Maxila superior.....	50
4.3.5	Maxila inferior.....	50
4.3.6	Suspensório mandibular e arco hioide.....	52
4.3.7	Cintura escapular e nadadeiras peitorais.....	55
4.3.8	Nadadeiras medianas.....	57
4.3.9	Cintura pélvica e nadadeiras.....	58
4.3.10	Nadadeira caudal.....	58
4.3.11	Escamas.....	59
4.4	**Série ontogenética de "*Lepidotes*" *piauhyensis***.....	60
4.4.1	Indivíduo juvenil 1 de "*Lepidotes*" *piauhyensis*.....	62
4.4.2	Indivíduo juvenil 2 de "*Lepidotes*" *piauhyensis*.....	62
4.4.3	Indivíduos subadultos de "*Lepidotes*" *piauhyensis*.....	63
4.4.4	Indivíduos adultos de "*Lepidotes*" *piauhyensis*.....	64
5	**RESULTADOS: ESTUDO COMPARATIVO ENTRE AS ESPÉCIES BRASILEIRAS DE *LEPIDOTES***.....	66

5.1 **“*Lepidotes*” *roxoi***..... 66
5.2 **Diagnose emendada**..... 67
5.3 **Descrição anatômica Forma do corpo**..... 68
5.3.1 Ossos cranianos..... 68
5.3.2 Anel circum-orbital..... 69
5.3.3 Série opercular..... 70
5.3.4 Maxila inferior..... 71
5.3.5 Supensório mandibular e arco hioide..... 72
5.3.6 Cintura escapular e nadadeiras peitorais..... 72
5.3.7 Nadadeiras medianas..... 73
5.3.8 Cintura pélvica e nadadeiras..... 73
5.3.9 Nadadeira caudal..... 73
5.3.10 Escamas..... 73
5.4 **“*Lepidotes*” *alagoensis***..... 74
5.5 **Diagnose emendada**..... 75
5.6 **Descrição anatômica Forma geral do corpo**..... 76
5.6.1 Ossos cranianos..... 76
5.6.2 Anel circum-orbital..... 77
5.6.3 Série opercular..... 77
5.6.4 Maxila superior..... 78
5.6.5 Maxila inferior..... 78
5.6.6 Cintura escapular e nadadeiras peitorais..... 79
5.6.7 Escamas..... 79
5.7 **“*Lepidotes*” *wenzae***..... 79
5.8 **Diagnose emendada**..... 80
5.9 **Descrição anatômica Forma geral do corpo**..... 80
5.9.1 Ossos cranianos..... 81
5.9.2 Anel circum-orbital..... 83
5.9.3 Maxila superior..... 83
5.9.4 Maxila inferior..... 84
5.9.5 Suspensório mandibular e arco hoide..... 86
5.9.6 Série opercular..... 86
5.9.7 Cintura escapular e nadadeiras peitorais..... 86

5.9.8 Nadadeira mediana..... 87
5.9.9 Nadadeira caudal..... 87
5.9.10 Escamas..... 87
5.10 **"*Lepidotes*" *souzai***..... 88
5.11 **Diagnose emendada**..... 89
5.12 **Descrição anatômica Forma geral do corpo**..... 89
5.12.1 Ossos cranianos..... 90
5.12.2 Anel circum-orbital..... 90
5.12.3 Série opercular..... 90
5.12.4 Cintura escapular..... 91
5.12.5 Escamas..... 92
5.13 **"*Lepidotes*"*mawsoni***..... 92
5.14 **Diagnose emendada**..... 94
5.15 **Descrição anatômica**..... 94
5.15.1 Dentes..... 94
5.15.2 Escamas..... 95
5.16 **"*Lepidotes*" *dixseptiensis***..... 95
5.17 **Diagnose emendada**..... 96
5.18 **Descrição anatômica**..... 97
5.18.1 Escamas..... 97
5.19 **"*Lepidotes*" *oliveirai***..... 98
5.20 **Diagnose emendada**..... 98
5.21 **Descrição anatômica**..... 99
5.21.1 Escamas..... 99
6 **RESULTADOS: PROPOSTA DE ANÁLISE FILOGENÉTICA PARA GYNGLIMODI**..... 100
7 **DISCUSSÃO**..... 102
7.1 **Análise morfológica de "*Lepidotes*" *piauhyensis***..... 102
7.2 **Escamas de "*Lepidotes*" *piauhyensis***..... 104
7.3 **Dentição de "*Lepidotes*" *piauhyensis***..... 106
7.4 **Série ontogenética de "*Lepidotes*" *piauhyensis***..... 107
7.5 **Análise morfológica das demais espécies brasileiras de *Lepidotes***..... 115
7.6 **Posicionamento filogenético dos *Lepidotes* brasileiros no grupo**

Gynglimodi..... 118
7.6.1 Ordem Lepisosteiformes..... 118
7.6.2 Ordem Semionotiformes..... 122
CONCLUSÕES..... 132
REFERÊNCIAS 133
APÊNCIE A - Matriz de dados de Ginglymodi..... 147
APÊNDICE B – Lista de caracteres para análise filogenética de Gynglimodi..... 155
APÊNDICE C - Hipótese filogenética calibrada para Ginglymodi..... 167

INTRODUÇÃO

O gênero *Lepidotes*

O gênero *Lepidotes* foi proposto por Agassiz em 1832, baseando-se na espécie *Lepidotes gigas*, datada do Eojurássico (Toarciano) de Wurttemberg, Alemanha (WENZ, 1967; GALLO-DA-SILVA, 1998; GALLO, 2005). O registro mais antigo para o gênero é representado por "*Lepidotes*" *gallineck* (Michael, 1893) [=*Prolepidotus gallineck* Michael, 1893], do Neotriássico (Rhaetiano) da Alemanha. Woodward (1895) incluiu esta espécie no gênero *Lepidotes* com base em características da anatomia craniana, morfologia das escamas e raios de nadadeira (WENZ, 1967; GALLO, 2005).

Lepidotes é um gênero bem representado em formações mesozoicas, encontrado em todos os continentes, com exceção da Antártica, e seus registros datam desde o Neotriássico até o Neocretáceo (GALLO-DA-SILVA, 1998; GALLO, 2000; GALLO, 2005; PAIVA *et al.*, 2013). Além disso, esses peixes são encontrados tanto em rochas marinhas quanto continentais, o que indica que estes indivíduos conseguiram colonizar ambientes marinhos, dulciaquícolas e de água salobra (GALLO-DA-SILVA, 1998; GALLO, 2000; PAIVA *et al.*, 2013).

De acordo com Gallo-da-Silva (1998), apesar do grande número de registros do gênero *Lepidotes*, poucos são os exemplares articulados, ou parcialmente articulados, com ossos do crânio e nadadeira caudal, que auxiliem na identificação precisa das espécies. Assim, a grande maioria das descrições é feita com base em escamas, encontradas isoladas nos afloramentos, em quantidade maior que os ossos, por serem mais densas e resistentes ao transporte hídrico (PINHEIRO *et al.*, 2011; PAIVA *et al.*, 2013).

Malabarba e Garcia (1990), Gallo-da-Silva (1998) e Gallo e Brito (2004) afirmaram que as escamas isoladas de *Lepidotes*, embora tenham aumentado quantitativamente os registros para gênero, provocaram certas dúvidas quanto à identificação das espécies. Essas ambiguidades são decorrentes das variações na morfologia das escamas em um mesmo exemplar. Ainda, algumas espécies, como por exemplo, "*Lepidotes*" *piauhyensis* Roxo e Löfgren, 1936 e "*Lepidotes*" *oliveirai* Silva Santos, 1969, possuem escamas similares morfologicamente, o que também gera dúvida na identificação baseada apenas na morfologia de escamas isoladas. Assim os exemplares são geralmente reconhecidos como "*Lepidotes*" sp.

(GALLO-DA-SILVA, 1998; GALLO e BRITO, 2004). Por causa dessa prática, que se tornou comum, muitos registros de escamas, inicialmente atribuídas a "*Lepidotes*" sp., posteriormente foram revistos e identificados como pertencentes a outras famílias. Como por exemplo, o registro de *Lepidotes*, apresentado por Pacheco (1913), para o Neocretáceo da Bacia Bauru, revisto posteriormente por Silva Santos (1984) e atribuído ao gênero *Lepisosteus* (GALLO e BRITO, 2004).

Devido à sua ampla distribuição e ao grande número de registros, muitos foram os paleontólogos que buscaram melhor compreender esse gênero, principalmente no que se trata das características anatômicas e relações filogenéticas (e.g. AGASSIZ, 1832, 1833-1844; BRANCO, 1887; WOODWARD, 1888, 1889-1901, 1908; PRIEM, 1908; DECHASEAUX, 1935, 1943; ROXO e LÖFGREN, 1936; SAINT-SEINE, 1949; SILVA SANTOS, 1945, 1953 a, b e c, 1963, 1969, 1990; BELTAN, 1958; JAIN e ROBINSON, 1963; WENZ, 1967; GAYET, 1982; JAIN, 1983; THIES, 1989, 1991; GALLO-DA-SILVA, 1998).

Ao definir o gênero, Agassiz (1832) utilizou a grafia *Lepidotes*. No entanto, em trabalhos posteriores, o mesmo autor passou a se referir ao táxon como *Lepidotus*, o que se manteve em pesquisas posteriores (AGASSIZ, 1833-44; WOODWARD, 1888, 1895; ROXO E LÖFGREN, 1936; SILVA SANTOS, 1945, 1953; 1963). White e Moy-Thomas (1940) foram os primeiros a atentar para a ambiguidade na nomenclatura do gênero e propuseram a grafia *Lepidotes*, conforme originalmente descrito por Agassiz (1832) (GALLO-DA-SILVA, 1998).

A definição da espécie-tipo do gênero *Lepidotes* também apresenta algumas questões. Ao propor o gênero *Lepidotes*, Agassiz (1832) definiu *L. gigas* como a espécie-tipo. Posteriormente, ao analisar o exemplar descrito como *Cyprinus elvensis* Blainville, 1818, Agassiz (1833-44) afirmou que o exemplar possui características relativas com o gênero *Lepidotes*, logo passou a chamá-lo *Lepidotes elvensis*, colocando também *L. gigas* em sinonímia com a nova espécie descrita. Ainda neste trabalho, Agassiz (1833-44) definiu a espécie tipo de *Lepidotes* como *L. elvensis*, por ser mais antiga do que *L. gigas*. No entanto, López-Arbarello (2012) afirmou que essa é uma informação errônea, pois apesar de *L. elvensis* ser mais antiga que *L. gigas*, a espécie-tipo do gênero *Lepidotes* deve ser *L. gigas*. De acordo com a autora, apenas a espécie nominal originalmente inclusa no gênero pode ser utilizada como espécie-tipo. Assim, *L. gigas* seria a espécie-tipo do gênero *Lepidotes*, ideia que se manteve em López-Arbarello e Wencker (2016). Embora López-Arbarello (2012) tenha se baseado no Código de Nomenclatura Zoológica, o caso do gênero *Lepidotes* é de sinonímia, no qual o próprio Código de Nomenclatura Zoológica diz que, para táxons

descritos após 1758, vale a prioridade. Ou seja, a espécie que foi descrita primeiro é o nome válido da espécie. Sendo assim, nesta dissertação será utilizada a espécie-tipo de *Lepidotes* proposta por Agassiz (1833-34), *L. elvensis*, proposta aceita por muitos pesquisadores (WENZ, 1967; GALLO-DA-SILVA, 1998; GALLO, 2000; BRITO e GALLO, 2003 GALLO e BRITO, 2004; GALLO, 2005; CAVIN *et al.*, 2013; PAIVA *et al.*, 2013).

Adicionalmente, o gênero *Lepidotes*, ao ser criado por Agassiz (1832), não foi alocado em uma família. Posteriormente, Owen (1860) propôs uma família que incluísse apenas o táxon, denominada Lepidotidae. No entanto, tal ideia foi refutada por Woodward (1895), que propôs que *Lepidotes* seria relacionado com *Semionotus* e, portanto, pertenceria à família Semionotidae, ideia que persistiu até o início do século XXI, com algumas alterações em relação a sinapomorfias e inclusão de táxons que poderiam pertencer também à família (OLSEN e McCUNE, 1991; ARRATIA e SCHULTZE, 1999; WENZ, 1999; GALLO e BRITO, 2004; GALLO, 2005).

Considerando-se as características anatômicas, autores como Priem (1908); Dechaseaux (1935, 1943), Beltan (1958), Jain e Robinson (1963) e Wenz (1967) afirmaram que esse táxon exibiu, durante a sua história evolutiva, várias mudanças no esqueleto cefálico e pós-cefálico. Por outro lado, Maisey (1991), Wenz (1997), Gallo-da-Silva (1998), Santos e Carvalho (2009) e Paiva e colaboradores (2013) afirmaram que o grupo possui uma anatomia conservadora, apresentando poucas modificações ao longo da sua evolução.

Ainda com relação aos estudos anatômicos, Gallo-da-Silva (1998) afirmou que devido à grande quantidade de espécies de *Lepidotes*, foram estabelecidos dois morfotipos baseados em características anatômicas e idade geológica das espécies. Assim, as formas do Jurássico seriam caracterizadas por: peixes de pequeno porte (máximo de 500 mm); escamas lisas, com a camada de ganoína cobrindo toda a superfície exposta; dentes marginais estiliformes (*L. elvensis*, "*L.*" *piauhyensis*). Enquanto isso, as formas do Cretáceo seriam caracterizadas por: grande porte tamanho grande (no máximo 1500 mm); escamas ornamentadas com rugas ou tubérculos; camada de ganoína irregular ou reduzida; dentes trituradores ("*Lepidotes*" *souzai* Woodward, 1908, "*Lepidotes*" *roxoi* Silva Santos, 1953). No entanto, a padronização dos morfotipos não é eficiente, uma vez que ocorrem inúmeras variações dessas características independentemente da idade geológica. Além disso, não são considerados caracteres primitivos ou derivados, mas sim, homoplásticos (GALLO-DA-SILVA, 1998; GALLO e BRITO, 2004).

Devido aos inúmeros debates acerca do gênero *Lepidotes*, muitas foram também as tentativas de propor uma diagnose na qual fossem encontradas autapomorfias para o gênero.

Thies (1989) afirmou que *Lepidotes* é um táxon para ou polifilético, o qual apresentaria a seguinte combinação de caracteres: vômer ímpar ou co-ossificado nos adultos e presença de duas concavidades no epioccipital, que seriam duas possíveis autapomorfias; corpo fusiforme; mais de uma placa suborbital; dentalo-esplenial com um longo processo ventral, alcançando a borda posterior da maxila inferior; escamas do dorso não conspícuas, sem espinho posterior. Gallo-da-Silva (1998), no entanto, afirmou que nenhum desses caracteres confere de fato uma autapomorfia de *Lepidotes*, o que tornaria mais difícil distingui-lo dos demais Semionotidae. O gênero seria suportado por um conjunto de caracteres homoplásticos, como presença de um infra-orbital posteroventral estreito e posição anterior do canal pré-opercular.

Lombardo e Tintori (2008) afirmaram que no gênero *Lepidotes* as espécies apresentam caracteres contraditórios, apontados por autores diferentes. De acordo com esses autores, os estudos anteriores indicaram que *Lepidotes* seria definido por escamas dorsais com espinhos ou sem espinhos, série circumorbital completa ou incompleta, suborbitais arranjados em uma fileira única ou em mosaico, presença ou ausência de dentição trituradora e extraescapulares dispostos em único osso ou em mosaico.

López-Arbarello (2012), ao analisar o grupo Ginglymodi, propôs uma diagnose para *Lepidotes*, na qual ela afirmou que o grupo seria monofilético e restrito às espécies encontradas apenas no Eojurássico da Europa Central e que todas as demais espécies descritas originalmente para o gênero deveriam ser revisadas, conforme proposto anteriormente por Cavin (2010). A autora propôs que até que sejam feitas as devidas análises, todos os exemplares de *Lepidotes* encontrados fora do Eojurássico da Europa Central devem ser escritos com o epíteto genérico entre aspas.

Ainda de acordo com a autora, *Lepidotes* seria caracterizado por primeiro infraorbital anterior mais alto que os demais infraorbitais anteriores, infraorbitais aproximadamente quadrangulares formando a borda posterior da órbita, articulação *peg-and-socket* reduzida ou ausente e *pit line* média contida em um sulco profundo no dermopterótico e parietal. Tal diagnose foi também utilizada na análise filogenética de López-Arbarello e Wencker (2016), para avaliar o posicionamento de *Occitanichthys canjuersensis*.

No entanto, no desenvolvimento das análises filogenéticas, nem López-Arbarello (2012), nem López-Arbarello e Wencker (2016) utilizaram espécies de *Lepidotes* descritas para o Brasil, algumas das quais estão representadas em coleções estrangeiras–e que foram consultadas pelos autores durante a pesquisa.

O gênero *Lepidotes* no Brasil

No Brasil, a primeira espécie descrita do gênero *Lepidotes* foi *L. temnurus* Agassiz (1841), da Formação Santana, Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe, Estado do Ceará, baseado em um fragmento da porção posterior do corpo do peixe. Silva Santos (1990), posteriormente, redescreveu a espécie e propôs um novo gênero, *Araripelepidotes temnurus* (Agassiz, 1841), com base em novos exemplares encontrados na Formação Santana (GALLO-DA-SILVA, 1998; GALLO, 2005). A amplitude temporal de *Lepidotes* no Brasil se estende do Neojurássico ao Neocretáceo e é um dos gêneros mais característicos da fauna mesozoica brasileira (TABELA 1) (GALLO-DA-SILVA, 1998; GALLO e BRITO, 2004; GALLO, 2005, PAIVA, *et al*. 2013). Atualmente, *Lepidotes* é representado no Brasil por oito espécies, dos quais "*L.*" *oliveirai*, da Bacia do Recôncavo, e "*Lepidotes*"*dixseptiensis* Silva Santos, 1963, da Bacia Potiguar, são baseados apenas em escamas isoladas; "*Lepidotes*"*mawsoni* Woodward, 1888, da Bacia do Recôncavo foi descrito com base em associações de escamas, dentes e fragmentos ósseos; "*L.*"*souzai*, da Bacia Almada e "*Lepidotes*"*alagoensis* Gallo, 2000, da Bacia Sergipe-Alagoas são representados por escamas, dentes e esqueletos cefálicos incompletos; "*L.*"*piauhyensis*, da Bacia do Parnaíba, "*L.*" *roxoi*, da Bacia do Recôncavo e "*Lepidotes*" *wenzae* Brito e Gallo, 2003, da Bacia do Araripe, conhecidos exemplares quase completos e articulados (GALLO-DA-SILVA, 1998; GALLO e BRITO, 2004; GALLO, 2005, PAIVA *et al*. 2013).

Tabela 1 – Espécies brasileiras de *Lepidotes*.

Espécie	Idade	Localidade	Autor
"*Lepidotes*" *mawsoni*	Eocretáceo (Berriasiano-Hauteriviano)	formações Pojuca, Candeias e Maracangalha - Bacia do Recôncavo – Bahia	WOODWARD, 1888
"*Lepidotes*" *souzai*	Eocretáceo (Hauteriviano-Aptiano)	Localidade de Ilhéus - Bacia Almada – Bahia	WOODWARD, 1908
"*Lepidotes*" *piauhyensis*	Meso-Neojurássico (Calloviano-Oxfordiano)	Formação Pastos Bons – Bacia do Parnaíba – Piauí	ROXO e LÖFGREN, 1936
"*Lepidotes*" *roxoi*	Eocretáceo (Berriasiano-Valangiano)	Formação Candeias - Bacia do Recôncavo –Bahia	SILVA SANTOS, 1953
"*Lepidotes*" *dixseptiensis*	Neocretáceo (Turoniano-Campaniano)	Formação Jandaíra – Bacia Potiguar –Rio Grande do Norte	SILVA SANTOS, 1963
"*Lepidotes*" *oliveirai*	Eocretáceo (Berriasiano)	Formação Itaparica – Bacia do Recôncavo – Bahia	SILVA SANTOS, 1969
"*Lepidotes*" *alagoensis*	Eocretáceo (Barremiano)	Formação Morro do Chaves – Bacia de Sergipe-Alagoas – Alagoas	GALLO, 2000
"*Lepidotes*" *wenzae*	Eocretáceo (Albiano)	Formação Santana – Bacia do Araripe – Ceará	BRITO e GALLO, 2003

Grande quantidade de material, inclusive brasileiro, é descrito como "*Lepidotes*" sp. Muitas vezes o material encontrado é insuficiente ou mal preservado para estudo (GALLO-DA-SILVA, 1998; GALLO e BRITO, 2004). Além disso, Gallo-da-Silva (1998) afirmou que escamas isoladas que pertencem à região posterior do corpo não são eficientes para diagnose das espécies, devido ao seu caráter homoplástico.

Entretanto, a descrição de espécies baseadas apenas em escamas, como no caso de "*L.*"cf. *oliveirai* e "*L.*" *dixseptiensis*, é uma tentativa de identificar a diversidade de escamas ganoides encontradas nas formações geológicas brasileiras, as quais são utilizadas para datação das localidades e correlações estratigráficas, já que *Lepidotes* é um gênero exclusivo do Mesozoico (GALLO-DA-SILVA, 1998; GALLO e BRITO, 2004).

"*Lepidotes*" *piauhyensis*

"*Lepidotes*" *piauhyensis* foi descrito originalmente por Roxo e Löfgren (1936), com base em um exemplar quase completo encontrado na localidade da Fazenda Muzinho, Estado do Piauí, Nordeste do Brasil. O exemplar está depositado atualmente na coleção paleontológica do Museu de Ciências da Terra (CPRM – Serviço Geológico do Brasil), sob o número de tombo DGM 297-P. O estudo original contou com uma breve descrição quanto à morfologia externa, disposição das escamas e poucos detalhes sobre a anatomia do crânio e nadadeiras. De acordo com Roxo e Löfgren (1936), os fósseis brasileiros de *Lepidotes* eram sempre atribuídos a faunas cretácicas. Assim, a localidade Fazenda Muzinho seria datada do Neocretáceo, idade também atribuída para "*L.*" *piauhyensis*, considerado pelos autores um tipo persistente, de ampla extensão temporal, que devia ter sido o último representante do gênero na fauna mundial. Adicionalmente, os autores compararam "*L.*" *piauhyensis* com as espécies do Jurássico da Europa, a saber, *Lepidotes elvensis*, *Callipurbeckia minor* [=*Lepidotes minor* Agassiz, 1837], e *Scheenstia laevis* [=*Lepidotes laevis* Agassiz, 1837].

Posteriormente, Silva Santos (1945) realizou um estudo morfológico no exemplar DGM 297-P, no qual afirmou que "*L.*" *piauhyensis* se diferencia das demais espécies brasileiras de *Lepidotes* pela presença de escamas sem ornamentação e bordo posterior denteado. Ainda de acordo com Silva Santos (1945), "*L.*" *piauhyensis* teria sido datado originalmente como de idade cretácica porque as demais espécies brasileiras de *Lepidotes* até então conhecidas haviam sido encontradas em camadas sedimentares pertencentes ao Cretáceo. No entanto, já existiam registros de espécies de *Lepidotes* desde o Jurássico até o Neocretáceo, sugerindo então que "*L.*" *piauhyensis* seria mais antigo, tendo existido do

Jurássico ao Cretáceo. Tal conclusão seria advinda de caracteres morfológicos encontrados em "*L.*" *piauhyensis*, os quais corresponderiam ao morfotipo do Jurássico, conforme anteriormente descrito no sub-íten 1.1. Essas características teriam sugerido ao autor que "*L.*" *piauhyensis* não seria uma espécie muito especializada em relação a "*L.*" *mawsoni* e "*L.*" *souzai*, corroborando a ideia de que "*L.*" *piauhyensis* seria mais antigo, tendo surgido no Jurássico. No entanto, o autor não pôde corroborar a sua afirmação devido à ausência de fauna associada de mesma idade geológica.

Schaeffer (1947), por sua vez, fez um estudo com os peixes brasileiros, datados do Cretáceo ao Neógeno, provenientes dos estados de Alagoas, Bahia, Ceará, Paraíba, Pernambuco, Piauí, São Paulo e Sergipe. Dentre os peixes estudados, constavam dois exemplares completos de "*L.*" *piauhyensis*, depositados atualmente na coleção paleontológica do *American Museum of Natural History* (AMNH 10012 e AMNH 10013). Neste estudo foram feitas considerações sobre o gênero *Lepidotes* no Brasil até então conhecidas: "*L.*" *temnurus* [=*Araripelepidotes temnurus*], "*L.*" *mawsoni*, "*L.*" *souzai* e "*L.*" *piauhyensis*. Quanto a "*L.*" *piauhyensis*, Schaeffer (1947) propôs uma relação entre a morfologia externa das escamas dessa espécie e "*Lepidotes*" *congolensis* Hussakof, 1917, do Neojurássico da Bacia do Congo, África.

Esta forte relação entre a morfologia externa das escamas entre "*L.*" *piauhyensis* e "*L.*" *congolensis* foi também observada por Gallo-da-Silva (1998) e Gallo (2005). A autora redescreveu a espécie "*L.*" *piauhyensis* com base em exemplares da Bacia do Parnaíba (localidade da Fazenda Muzinho) e estabeleceu comparações com os trabalhos anteriores e com espécies do gênero *Lepidotes* do Brasil e da África, além de descrever novas estruturas anatômicas que, até então, nunca haviam sido abordadas, a saber, elementos do arco hioide e de suspensório mandibular. Além disso, Gallo-da-Silva (1998) afirmou que "*L.*"*piauhyensis* apresentaria uma possível autapomorfia: presença de lâmina óssea na porção ventral do cerato-hial anterior. Gallo (2005) afirmou que, além dessa autapomorfia, "*L.*" *piauhyensis* seria diferenciado das demais espécies brasileiras também por apresentar: hipial dorsal e ventral.

Petra (2006) realizou o último estudo para a localidade Fazenda Muzinho, apresentando uma breve descrição de toda a paleoictiofauna existente e analisou o contexto paleoambiental e posicionamento estratigráfico da região. Baseando-se em fauna associada e estudos geológicos, a autora afirmou que a localidade data do Neojurássico e corroborou a hipótese proposta por Silva Santos (1945), na qual "*L.*" *piauhyensis* seria mais antigo do que as demais espécies de *Lepidotes* brasileiras.

Ontogenia em fósseis

Ontogenia é a soma das mudanças sofridas pelos organismos ao longo do tempo biológico (BONNER, 2000; LEAL, 2006). Com ela, é possível descrever os processos envolvidos no ciclo de vida dos organismos, desde o desenvolvimento do zigoto até a fase adulta (HUMPHRIES, 1988; LEAL, 2006). Assim, os estudos ontogenéticos podem mostrar o desenvolvimento da organização do plano corporal, homologia, padrões evolutivos e processos que unem a Paleontologia e a Biologia Evolutiva do Desenvolvimento (Evo-Devo) (CLOUTIER, 2010).

Alguns autores (CLOUTIER, 2010; LEAL, 2006; HONE *et al*., 2016) afirmaram que, pelo fato do registro fossilífero ser incompleto, a informação ontogenética em fósseis é, consequentemente, limitada, sendo raros os conjuntos de fósseis de um determinado táxon encontrados em diferentes estágios de desenvolvimento. Entretanto, mesmo com poucos exemplares, é possível recuperar importantes informações a cerca de estágios ontogenéticos em fósseis (LEAL, 2006, HONE *et al.*, 2016).

Cloutier (2010) afirmou que, assim como nos peixes viventes, os táxons fósseis apresentam cinco estágios ontogenéticos distintos, a saber: embrionário, larval, juvenil, adulto e senescente. Em geral, a fase embrionária termina na eclosão ou com o início da alimentação exógena (URHO, 2002; CLOUTIER *et al.*, 2009). Já a fase larval seria caracterizada pela presença de saco vitelino, nadadeira primitiva, sem diferenciação completa dos raios (URHO, 2002; CLOUTIER *et al.*, 2009). A fase juvenil seria de transição e mais complexa de definir, entretanto, não há mais saco vitelino, nem nadadeiras primitivas, a escamação é incompleta e as proporções do corpo tendem a ser semelhantes às dos adultos (CLOUTIER *et al.*, 2009). Entretanto, em sequências ontogenéticas fossilizadas, é raro observar todos os estágios, sendo preservados apenas um ou dois desses estágios (CLOUTIER, 2010).

Geralmente apenas indivíduos adultos são utilizados na definição de espécie, pois são considerados indivíduos estáticos (LEAL, 2006). Entretanto, Danser (1950) e Hennig (1966) afirmaram que um táxon é uma unidade dinâmica, composta por um conjunto completo de caracteres morfológicos, químicos, fisiológicos, moleculares e etológicos. Assim, a ontogenia é mais informativa que um estágio único de vida, por ser multidimensional (MINELLI, 2003; LEAL, 2006). Adicionalmente, a ontogenia é de fundamental importância, pois evita que diferenças fenotípicas relativas e diferentes estágios de desenvolvimento sejam usados como caracteres diagnósticos na descrição de novas espécies (LEAL, 2006).

1. OBJETIVOS E RELEVÂNCIA

1.1. Objetivo geral

O principal objetivo desta dissertação é realizar uma revisão da espécie "*L.*" *piauhyensis*, conforme sugerido pela análise de López-Arbarello (2012). A partir dessa revisão, será possível descrever novos registros para o táxon e avaliar seu posicionamento no gênero *Lepidotes*.

1.2. Objetivos específicos

Além de revisar a espécie "*L.*" *piauhyensis*, essa dissertação tem os objetivos de:

1. Avaliar estágios ontogenéticos, baseados em novos achados desde a última revisão de "*L.*" *piauhyensis*;
2. Avaliar o *status* taxonômico das espécies nominais de *Lepidotes* descritas para o Brasil e comparar com "*L.*" *piauhyensis*;
3. Verificar o posicionamento das espécies brasileiras descritas no gênero *Lepidotes*, através de análise filogenética, dentro do grupo Ginglymodi.

1.3. Relevância

O estudo tem importância porque contribuirá para uma melhor diagnose de "*Lepidotes*" *piauhyensis* e, consequentemente, para a definição e caracterização de *Lepidotes*.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Material

Para revisar a espécie "*L.*" *piauhyensis*, foi examinado o material depositado nas coleções do Departamento de Zoologia da UERJ (DzUERJ), Serviço Geológico do Brasil (CPRM) e Museu Nacional (MN/UFRJ). Foi também observado material depositado em coleções de museus estrangeiros, a saber: *American Museum of Natural History* (AMNH), nos Estados Unidos, *Muséum national d'Histoire naturelle* (MNHN), na França e *British Museum of Natural History* (BMNH), no Reino Unido.

O material tipo referente à "*L.*" *piauhyenis* está depositado atualmente na coleção do CPRM. Os demais exemplares, anteriormente analisados por Gallo-da-Silva (1998), Gallo (2005) e Petra (2006), estão depositados nas coleções de vertebrados do Pz. UERJ e no AMNH.

Para fins de comparação morfológica com "*L.*" *piauhyensis*, foi observada a série-tipo de *Lepidotes elvensis*, bem como os exemplares dos gêneros *Araripelepidotes*, *Camerichthys*, *Callipurbeckia*, *Lepidotes* (brasileiros e estrangeiros), *Paralepidotus*, *Pliodetes*, *Scheenstia* e *Semionotus*. Como proposto por López-Arbarello (2012), as espécies do gênero *Lepidotes*, que não pertencem ao Eojurássico da Europa Central foram grafadas entre aspas (" "). As espécies brasileiras foram revisadas e posicionadas filogeneticamente nesta dissertação.

Abaixo segue a lista do material examinado e utilizado nesta dissertação, para a descrição e revalidação de "*L.*" *piauhyensis*, comparação morfológica entre os táxons e considerações sobre os exemplares brasileiros de *Lepidotes*. Esses táxons foram também utilizados a fim de analisar o posicionamento filogenético dos *Lepidotes* brasileiros dentro do grupo Ginglymodi. Na lista segue também a relação dos demais representantes do grupo Ginglymodi analisados. Os exemplares representantes de alguns táxons foram considerados de difícil acesso, ou porque não estavam disponíveis nas coleções dos museus no momento da solicitação, ou porque estavam localizados em países de difícil acesso. No entanto são pertencentes a Ginglymodi e foram analisados mediante dados de literatura, os quais estão dispostos na Tabela 2.

Lista de material examinado

Exemplares coletados em bacias sedimentares brasileiras

Araripelepidotes temnurus – Holótipo: DGM 1104-P. Demais exemplares: AMNH 11809; AMNH 11810; AMNH 11811; AMNH 11812; AMNH 11813; AMNH 11814; AMNH 11815; AMNH 11831; AMNH 11832; AMNH 11833; AMNH 11834; AMNH 11835; AMNH 12645; AMNH 12716; AMNH 13116; Pz.UERJ 039; Pz.UERJ 040; Pz.UERJ 041; Pz.UERJ 042; Pz.UERJ 043; Pz.UERJ 047; Pz.UERJ 102.

Dentilepisosteus laevis – UFRJ-DG 828P.

"*Lepidotes*" *alagoensis* – Holótipo: FPH 0120-V. Molde: Pz.UERJ 446. Demais exemplares: Pz.UERJ 466; Pz.UERJ 467; Pz.UERJ 468.

"*Lepidotes*"cf. *oliveirai* – Síntipos: DGM 952-P. Demais exemplares: MCT 1450.

"*Lepidotes*" *dixseptiensis* – Holótipo: DGM 675-P. Demais exemplares: DGM 425-P; DGM 1130-P; MN 4377-V; MN 4378/1-V; MN 4378/2-V; MN 4378/3-V.

"*Lepidotes*" *mawsoni* – Holótipo: BMNH P 5534 a, b. Demais exemplares:BMNH P 410; BMNH P 412; BMNH P 2280; BMNH P 7114; BMNH P 7712; BMNH P 7713; BMNH P 7718; BMNH P 7340; BMNH P 7341; BMNH P 7342; BMNH P 7343; BMNH P 7344;DGM 426-P; MN 4361/1-V; MN 4361/2; MN 4361/3; MN 4361/4-V; MN 4362-V; MN 4363/1-V; MN 4363/2; MN 4363/3; MN 4363/4-V; MN 4364-V; MN 4365-V; MN 4366-V; MN 4367-V; MN 4368-V; MN 4369/1-V; MN 4369/2; MN 4369/3; MN 4369 n/4-V; MN 4370/1-V; MN 4370/2-V; MN 4370/3-V; MN 4371/1-V; MN 4371/2; MN 4371/3; MN 4371/4-V; MN 4371/5-V; MN 4372-V; MN 4373-V; MN 4374-V; MN 4375/1-V; MN 4375/2; MN 4375/3; MN 4375/4-V; MN 4376-V; MN 4377-V; MN 4379/1-V; MN 4379/2-V; MN 4379/3-V; MN 4380/1-V; MN 4380/2-V; MN 4380/3-V; MN 4380/4-V; MN 4381/1-V; MN 4381/2; MN 4381/3; MN 4381/4-V; MN 4381/5; MN 4381/6; MN 4381/7-V; MN 4381/8; MN 4381/9; MN 4381/10-V; MN 4386/1-V; MN 4386/2-V; MN 4387-V; MN 4388-V.

"*Lepidotes*" *piauhyensis* – Holótipo: DGM 297-P. Demais exemplares: AMNH FF 10012; AMNH FF 10013; DGM 291-P; DGM 292-P; DGM 293-P; DGM 294-P; DGM 295-P; DGM-296-P; DGM 298-P; Pz.UERJ 408; Pz.UERJ 409; Pz.UERJ 410; Pz.UERJ 411; Pz.UERJ 412; Pz.UERJ 413; Pz.UERJ 414; Pz.UERJ 415; Pz.UERJ416; Pz.UERJ 513; Pz.UERJ 514; Pz.UERJ 515.

"*Lepidotes*" *roxoi* – Holótipo: DGM 423-P. Demais exemplares: DGM 422-P; DGM 429-P; DGM 430-P; DGM 431-P; MN 4383-V; MN 4384-V; MN 4385-V; MN 4386/1-V; MN 4386/2-V; MN 4387-V; MN 4387-V; MN 4388-V.

"*Lepidotes*" *souzai* – Holótipo: BMNH P 10603. Demais exemplares: BMNH P 10566; BM NH P 10601; DGM 424-P; MN 4382/1-V; MN 4382/2-V; MN 4391/1-V; MN 4391/2-V.

"*Lepidotes*" *wenzae* – Holótipo: MNHN-BCE 387. Parátipo: MN 4791-V.

Obaichthys decoratus – Holótipo: DGM 1336-P.

Exemplares estrangeiros

Adrianaichthys pankowskii – Holótipo: NHMUK PV P 64126.

Callipurbeckia minor – Neótipo: BGS.GSM 27975. Demais exemplares: NHMUK PV P 1118; NHMUK PV P 2006; NHMUK PV P 4989; NHMUK PV P 5591; NHMUK PV P 29393; NHMUK PV P 36080; NHMUK PV P 36081; NHMUK PV P 41157.

Callipurbeckia notopterus – NHMUK PV P 4220.

Isanichthys latifrons – Holótipo: BMNH P 6841. Demais exemplares: NHMUK PV P 6840; NHMUK PV P 9998.

Kyphosichthys grandei – Holótipo: IVPP V 10108. Parátipo: IVPP P 10109.

Lepidotes elvensis **–** Holótipo: MNHN JRE-545. Demais exemplares: AMNH 7537; BMNH P 32421; MNHN 10527; MNHN 10528

Lepidotes semiserratus – NHMUK PV P 3528

Lepisosteus sp.– NHMUK PV P 104

Occitanichthys canjuersensis – Holótipo: MNHN CNJ89. Demais exemplares: NMUK PV 41157

Paralepidotus ornatus **–** AMHN 1029

Perleidus sinensis – Holótipo: GMPKU-P-1350

Pliodetes nigeriensis **–** Holótipo: MNHN.F.GDF 127

Scheenstia laevis – MNHN.F.JRE 370.

Scheenstia mantelli – NHMUK PV P 6943; NHMUK PV P 6933.

Scheenstia maximus – AMNH 13097; MNHN 1885-19; MNHN 1878-116B; MNHN 1878-7; MNHN 1868-15; MNHN.F.JRE 369; MNHN.F.JRE 375.

Semionotus elegans – AMNH 1596.

Semiolepis brembanus – Holótipo: MPUM 9288. Parátipos: MBSN 68; MVSLZ ST 82916.

Tabela 2 – Exemplares de difícil acesso de Ginglymodi (continua)

Táxon	**Época**	**País**	**Fonte**
Atractosteus sp.	Neocretáceo	Hungria	SZABÓ *et al.*, 2016.
Callipurbeckia tendaguruensis	Neojurássico	Tanzânia	ARRATIA e SCHULTZE, 1999
Camerichthys lunae	Neojurássico-Eocretáceo	Espanha	BERMUDEZ-ROCHAS e POYATO-ARIZA, 2014
Herreraichthys coahuilaensis	Neocretáceo	México	ALVARADO-ORTEGA *et al.*, 2016
Isanichthys lertboosi	Eocretáceo	Tailândia	DEESRI *et al.*, 2014
Isanichthys luchowensis	Meso-Neojurássico	China	DEESRI *et al.*, 2014
Isanichthys palustris	Eocretáceo	Tailândia	CAVIN e SUTEETHORN, 2006
"*Lepidotes*" *gloriae*	Neojurássico	Cuba	THIES, 1989
"*Lepidotes*" *microrhis*	Eocretáceo	Espanha	WENZ, 2003
"*Lepidotes*" *tanyhrhis*	Eocretáceo	Espanha	WENZ, 2003
Lophionotus chinleana	Neotriássico	EUA	GIBSON, 2013a
Lophionotus kanabensis	Neotriássico	EUA	GIBSON, 2013a
Lophionotus sanjuanensis	Neotriássico	EUA	GIBSON, 2013b
Luoxionychthys hyperdorsalis	Mesotriássico	China	WEN *et al.*, 2012
Macrosemius rostratus	Neojurássico	Alemanha	BARTRAM, 1977
Macrosemiminus fergeti	Neojurássico	Alemanha	SHRÖDER *et al.*, 2012
Macrosemiminus lennieri	Neojurássico	França	SHRÖDER *et al.*, 2012
Macrosemiocotzus americanus	Eocretáceo	México	GONZÁLEZ-RODRÍGUEZ *et al.*, 2004
Masillosteus kelleri	Eoceno	Alemanha	MICKLICH e KLAPPERT, 2001
Neosemionotus puntanus	Eocretáceo	Argentina	LÓPEZ-ARBARELLO e CONDORNIÚ, 2007

Notagogus novomundi	Eocretáceo	México	GONZÁLEZ-RODRÍGUEZ e REYNOSO, 2004
Oniichthys falipouii	Neocretáceo	Marrocos	CAVIN e BRITO, 2001
Propterus elongatus	Neojurássico	Alemanha	BARTRAM, 1977
Propterus microstomus	Neojurássico	Alemanha	BARTRAM, 1977
Sangiorgioichthys aldae	Mesotriássico	Itália	TINTORI e LOMBARDO, 2007
Sangiorgioicthys sui	Mesotriássico	China	LÓPEZ-ARBARELLO *et al.*, 2011
Scheenstia zappi	Neojurássico	Alemanha	LÓPEZ-ARBARELLO e SFERCO, 2011
Semionotus bergeri	Neotriássico	Alemanha	LÓPEZ-ARBARELLO, 2008
Thaiichthys buddhabutrensis	Eocretáceo	Tailândia	CAVIN *et al.*, 2013
Tlayuamichin itzili	Eocretáceo	México	LÓPEZ-ARBARELLO e ALVARADO-ORTEGA, 2011

2.2. Métodos

Todos as séries-tipo brasileiras dos gêneros *Lepidotes* e de *Araripelepidotes* foram analisados por observação direta.

Os exemplares de menor tamanho foram observados sob microscópio estereocóspico da marca Hg Leica, através do qual foi possível descrever características do crânio, escamas e nadadeiras.

As fotografias foram produzidas com o auxílio de uma câmera Nikon D300S, com lente do tipo AF-S Micro Nikkor 105 mm, 1:2.8G ED e tripé da marca Manfrotto.

Todas as fotografias foram feitas de modo a destacar os ossos cranianos, detalhes de cada nadadeira e do exemplar completo, quando preservados. A partir das fotografias em alta resolução foram feitos os desenhos de "*L.*" *piauhyensis* utilizados neste estudo. Os desenhos enfatizaram as estruturas anatômicas do crânio, bem como identificação e disposição dos ossos.

Os exemplares brasileiros do gênero *Lepidotes* e os táxons estrangeiros utilizados para as comparações morfológicas e análise filogenética, cujas espécies-tipo estão tombadas em museus estrangeiros, foram analisadas a partir de fotografias solicitadas aos curadores responsáveis pelas respectivas coleções.

A descrição anatômica dos exemplares foi baseada em Wenz (1967; 1999), Thies (1989), Gallo-da-Silva (1998), Gallo e Brito (2004), Gallo (2005), Petra (2006), López-Arbarello (2012), Bérmudez-Rochas e Poyato-Ariza (2015) e López-Arbarello e Wencker (2016). As escamas foram descritas considerando presença ou ausência de ornamentação no bordo posterior, espessura e presença ou ausência de ornamentação na camada de ganoína. Já os ossos do crânio foram descritos considerando presença ou ausência de ornamentação, tamanho relativo dos ossos, formato e posição na organização cefálica. As nadadeiras foram descritas considerando quantidade de raios formando as nadadeiras, posição de origem das nadadeiras, relações entre as nadadeiras, presença ou ausência de escamas fulcrais basais, presença ou ausência de fulcras franjadas.

No estudo comparativo de "*Lepidotes*" *piauhyensis*, foi utilizada a série-tipo de *L. elvensis*, além de exemplares dos seguintes representantes de Ginglymodi: *Callipurbeckia tendaguruensis*; *C. minor*; *Camerichthys lunae*; *L. semiserratus*; *Scheenstia laevis* e *S. mantelli*; *S. maximus*; *Paralepidotus ornatus*; *Pliodetes nigeriensis*. Adicionalmente, foram

utilizados exemplares brasileiros de *Araripelepidotes temnurus* e "*Lepidotes*" *alagoensis*; "*L.*" *oliveirai*; "*L.*" *dixseptiensis*; "*L.*" *mawsoni*; "*L.*" *roxoi*; "*L.*" *souzai* e "*L.*" *wenzae*.

Por serem baseadas apenas em escamas isoladas ou associação de escamas, os exemplares de "*L.*" *oliveirai*; "*L.*" *dixseptiensis* e"*L.*" *mawsoni* foram utilizados apenas na comparação quanto à morfologia das escamas de "*L.*" *piauhyensis*.

Adicionalmente, foi feito um estudo ontogenético em "*L.*" *piauhyensis*. O material utilizado no estudo está depositado nas coleções paleontológicas da CPRM, AMNH e da UERJ. Os exemplares foram medidos e analisados morfologicamente. Os indivíduos foram também observados no microscópio estereoscópico para a identificação das estruturas que se alteram durante as fases ontogenéticas de "*L.*" *piauhyensis*. Os indivíduos foram comparados entre si e seguiram as definições de estágios ontogenéticos de Cloutier (2010). Os exemplares foram também comparados à sequência ontogenética estudada para *Paralepidotus ornatus*, a qual foi analisada por Tintori (1996) e Gallo e colaboradores (2002).

As demais espécies brasileiras registradas como *Lepidotes* foram consideradas nessa dissertação a fim de apresentar uma breve revisão desses táxons. Apesar das considerações feitas aos demais exemplares de *Lepidotes* brasileiros, o maior foco foi dado à "*L.*" *piauhyensis* por apresentar espécimes melhor preservados. Foram realizadas também comparações morfológicas entre as espécies brasileiras de *Lepidotes*, as quais foram relacionadas entre si e com a espécie-tipo *L. elvensis*.

Foi feita uma análise filogenética com todas as espécies estudadas a fim de melhor entender o posicionamento dos representantes do gênero *Lepidotes* brasileiros dentre o grupo Ginglymodi, conforme proposto por López-Arbarello (2012). A análise seguiu os princípios e métodos da Escola Cladística (HENNIG, 1950; 1968; KITCHING *et al*., 1998; SCHUH e BROWER, 2009) e os grupos monofiléticos foram definidos mediante análise de caracteres, seguindo o critério de parcimônia. A polarização dos caracteres seguiu o método de Nixon e Carpenter (1993).

A matriz foi elaborada no *software* Mesquite versão 3.10 (MADDISON e MADDISON, 2016). Os caracteres elencados nesse estudo que não puderam ser observados nos exemplares analisados foram codificados como *missing data*, representados na matriz como (?).

Após confecionada, a matriz foi analisada no *software Tree Analysis using New Tecnology* (TNT), versão 1.1 (GOLOBOFF *et al.*, 2008), e submetida ao algoritmo de parcimônia *Traditional Search* (por possuir mais do que 20 táxons no grupo interno), com adição randômica de 2000 replicatas, com dez árvores obtidas em cada passo e TBR (*Tree*

Bissection Reconnection). O número de passos, o índice de consistência (IC) e o índice de retenção (IR) foram também fornecidos.

Os caracteres utilizados nesse estudo foram retirados da lista proposta por López-Arbarello (2012), a qual foi reformulada por López-Arbarello e Wencker (2016). Essa lista foi escolhida por ser a mais recentemente elaborada para a análise filogenética do grupo Ginglymodi. Embora as análises anteriormente propostas tenham sido elaboradas com menor número de táxons, nessa dissertação optou-se pela inclusão de táxons não utilizados pelos autores, como *Herreraichthys*, *Macrosemiocotzus* e *Oniichthys*, além das espécies brasileiras de *Lepidotes*, os quais também são considerados pelos autores. Apesar de terem sido utilizados em López-Arbarello (2012) e López-Arbarello e Wencker (2016), muitos caracteres possuem fontes anteriores às últimas análises propostas, as quais também serão citadas adiante.

O grupo interno foi formado por 31 gêneros (*Adrianaichthys*; *Araripelepidotes*; *Atractosteus*; *Callipurbeckia*; *Camerichtys*; *Dentilepisosteus*; *Herreraichthys*; *Isanichthys*; *Kyphosichthys*; *Lepidotes*; *Lepisosteus*; *Lophionotus*; *Luoxionichthys*; *Macrosemiocotzus*; *Macrosemius*; *Macrosemimimus*; *Masillosteus*; *Neosemionotus*; *Notagogus*; *Obaichthys*; *Occitanichthys*; *Oniichthys*; *Paralepidotus*; *Pliodetes*; *Propterus*, *Sangiorgioichthys*; *Scheenstia*; *Semiolepis*; *Semionotus*; *Thaiichthys*; *Tlayuamichin*). O grupo externo escolhido foi *Perleidus sinensis*, pois esta espécie foi anteriormente incluída em Semionotiformes.

Foram excluídas da análise filogenética as espécies brasileiras "*L.*" *dixseptiensis*, "*L.*" *mawsoni* e "*L.*" *oliveirai*, pois todas obtiveram mais de 50% de *missing data* no primeiro levantamento de dados, seguindo a metodologia de Wilkinson e Benton (1996).

3. CONTEXTO GEOLÓGICO

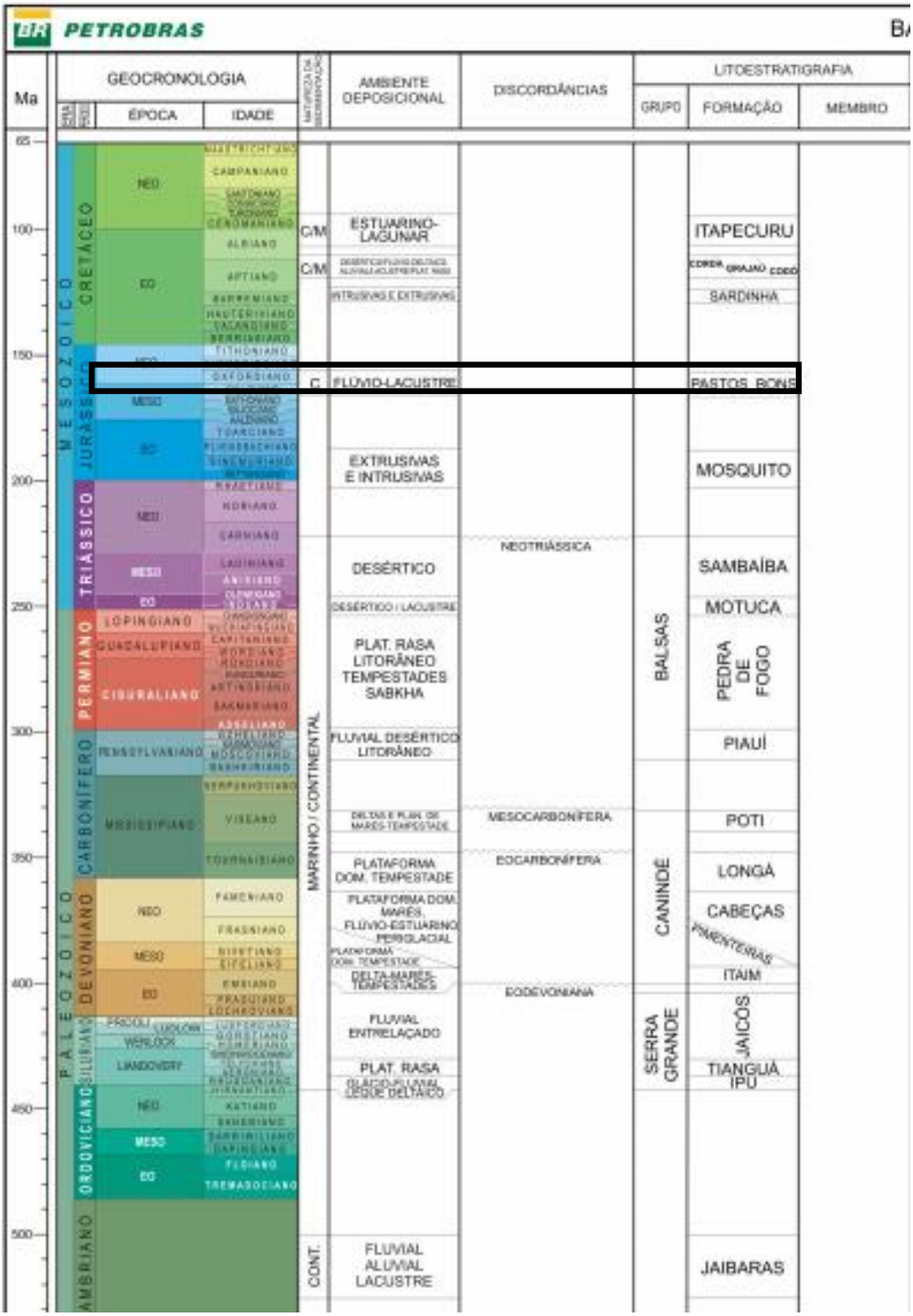
Todo o material de "*L.*" *piauhyensis* estudado é proveniente da localidade Fazenda Muzinho, Formação Pastos Bons, Bacia do Parnaíba.

A Bacia do Parnaíba, também conhecida como Bacia do Maranhão ou Bacia Piauí-Maranhão, ocupa uma área de cerca de 600 km² da porção noroeste do Nordeste brasileiro (VAZ *et al.*, 2007). A Bacia do Parnaíba foi desenvolvida sobre um embasamento continental durante o Estádio de Estabilização da Plataforma Sul-Americana, com substratos e rochas que datam desde o Siluriano até o Cretáceo (ALMEIDA e CARNEIRO, 2004; VAZ *et al.*, 2007).

A Formação Pastos Bons (FIGURA 1) é composta de rochas depositadas em ambientes fluvio-lacustres e apresenta três combinações litotípicas (VAZ *et al.*, 2007). Na base predomina arenito branco ou esverdeado, com granulação fina a média e formato sub-arredondado, cuja estratificação é paralela; na porção média são encontrados siltitos, folhelhos e argilitos de coloração acinzentada a esverdeada, intercalados com arenito; o topo é composto por arenito de coloração avermelhada a rosada, de granulação fina, o qual grada para siltito, com níveis de folhelho (VAZ *et al.*, 2007).

Há divergências quanto à idade da Formação Pastos Bons. Pinto e Purper (1974) e Silva Santos (1974) afirmaram que provavelmente a Formação Pastos Bons é do Eocretáceo, hipótese corroborada por Lima e Campos (1980), baseando-se em estudos palinológicos. Já Góes e Feijó (1994) sugeriram uma idade jurássica, baseando-se em dados de conchostráceos e ostracodes. De acordo com as últimas propostas, elaboradas por Vaz *et al.* (2007) e Petra e Gallo (2012), a Formação Pastos Bons seria a única representante da sequência jurássica da Bacia do Parnaíba, cujos sedimentos datam desde o Calloviano (Mesojurássico) até o Oxfordiano (Neojurássico).

Figura 1 - Sequência mesozoica da Bacia do Parnaíba



Nota: Formação Pastos Bons em destaque.
Fonte: Modificado de Vaz e colaboradores, 2007.

A localidade Fazenda Muzinho está localizada na área pertencente ao município de Floriano, Estado do Piauí. De acordo com Gallo (2005), a localidade Fazenda Muzinho é composta por sequências de siltito, folhelhos escuros e argilitos verdes e amarronzados.

Adicionalmente, Brito e Gallo (2002) e Petra (2006) afirmaram que os estratos superiores da localidade Fazenda Muzinho são compostos por folhelhos acinzentados a esverdeados, com laminação ondulada, os quais contem ostracodes, conchostráceos, palinomorfos, cutículas de plantas e peixes, como Mawsoniidae, Macrosemiidae, Semionotidae e Pleuropholidae.

De acordo com Lima e Campos (1980), o paleoambiente da Fazenda Muzinho seria caracterizado por sedimentos depositados em um ambiente continental, controlado por um sistema flúvio-lacustre, de clima temperado. Tal hipótese foi proposta baseando-se na presença de gimnospermas, mais precisamente coníferas na localidade. A proposta de paleoambiente fluvio-lacustre condiz com o encontrado na Formação Pastos Bons, no entanto, alguns autores (MESNER e WOOLDRIDGE, 1964; AGUIAR, 1971; PETRA, 2006) afirmaram que a localidade Fazenda Muzinho, assim como toda a Formação Pastos Bons, seria na verdade um paleoambiente lacustre de clima árido, cuja temparatura da água variava entre 20º C e 30º C.

De acordo com Petra (2006), a presença de camadas finas e grossas intercaladas de gipsita indicariam uma sazonalidade no paleoambiente, a qual caracterizaria um lago salino com períodos de seca. Durante os períodos de seca, provavelmente ocorriam eventos de aumento de temperatura da água e, consequentemente, do nível de salinidade, que ocasionavam o decréscimo dos níveis de oxigênio e resultavam na mortandade em massa dos organismos. O fato foi corroborado por registros de populações de peixes, cujos indivíduos representavam estágios ontogenéticos distintos, o que classifica uma morte não seletiva dos organismos, como ocorre geralmente nas chamadas assembleias catastróficas (PETRA, 2006; PETRA e GALLO, 2012).

4. RESULTADOS: SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

Osteichthyes Huxley, 1880

Actinopterygii Cope, 1871

Neopterygii Regan, 1923

Ginglymodi Cope, 1872 (*sensu* LÓPEZ-ARBARELLO, 2012)

Semionotiformes Woodward, 1890 (*sensu* GALLO, 2005)

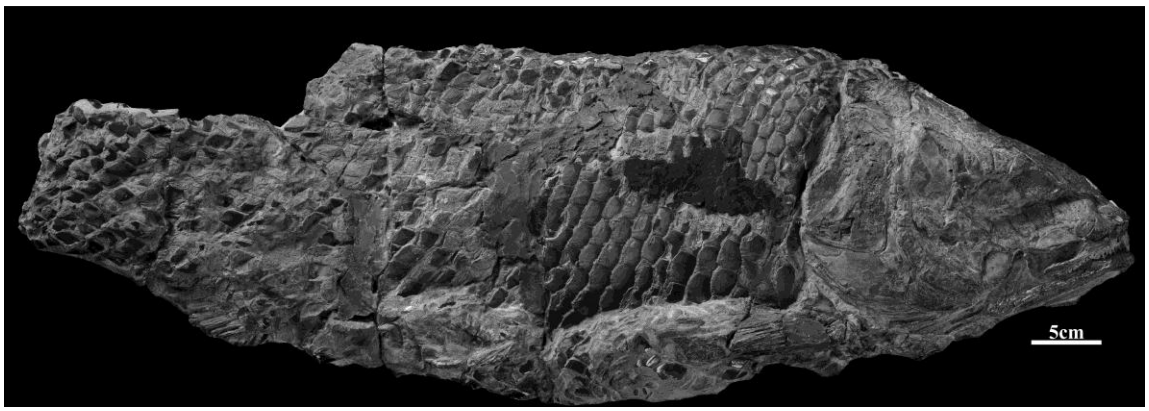
Lepidotes Agassiz, 1832

Espécie-tipo: *Lepidotes elvensis* Agassiz, 1832 – Neotoarciano de Wuttemberg, Alemanha (FIGURA 2).

Espécies válidas

Lepidotes elvensis (Blainville, 1818)
Lepidotes semiserratus Agassiz, 1836
Lepidotes bülowianus Jaekel, 1929

Figura 2 - *Lepidotes elvensis* Holótipo MNHN.F.JRE250



Fonte: Fotografia de Philippe Loubry, MNHN, 2015

4.1. Diagnose *sensu* López-Arbarello (2012)

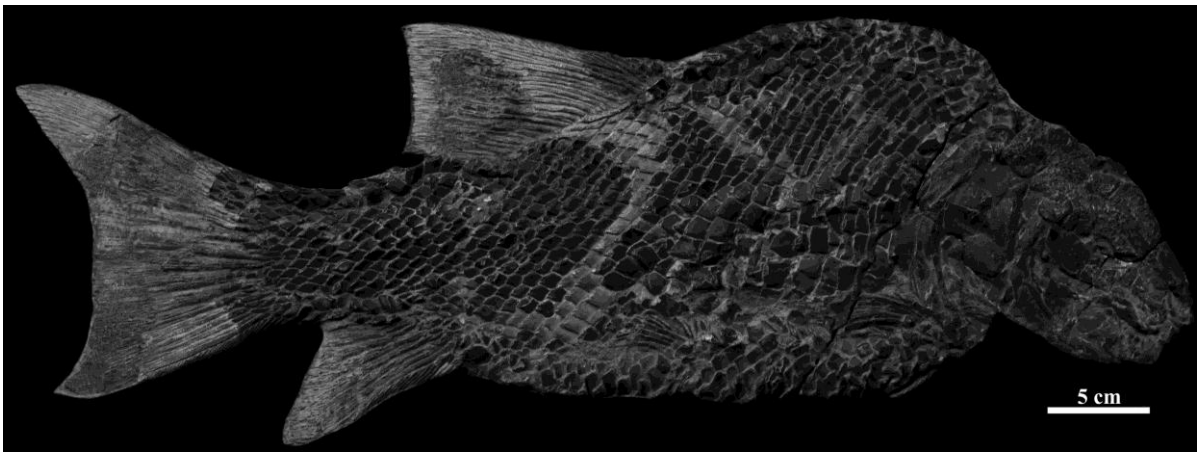
Peixe caracterizado por primeiro infraorbital anterior mais alto que os demais infraorbitais anteriores; infraorbitais aproximadamente quadrangulares formando a borda posterior da órbita; articulação *peg-and-socket* reduzida ou ausente; *pit line* média contida em um sulco profundo no dermopterótico e parietal.

"*Lepidotes*" *piauhyensis* Roxo e Löfgren, 1936

Lepidotus piauhyensis Roxo e Löfgren, 1936
Lepidotus piauhyensis Silva Santos, 1945
"Lepidotes" piauhyensis Schaeffer, 1947

Holótipo: DGM-297-P, exemplar quase completo (FIGURA 3).
Localidade-tipo: Fazenda Muzinho, 16 Km a nordeste da cidade de Floriano, Estrada Floriano-Amarante, Piauí, Brasil.
Estratigrafia: Formação Pastos Bons, Meso-Neojurássico (Calloviano-Oxfordiano) da Bacia do Parnaíba (VAZ *et al*., 2007).

Figura 3-"*Lepidotes*" *piauhyensis* Holótipo DGM-297-P.



Fonte: Fotografia de Regiana Salgado, Coleção do MCT, 2015.

4.2. Diagnose emendada:

Semionotiforme de comprimento padrão máximo de 480 mm; juvenis com corpo fusiforme, enquanto subadultos e adultos possuem corpo com elevação pré-dorsal acentuada; cabeça de formato triangular, ocupando ¼ do comprimento total do corpo; parietais com 1/3 do comprimento dos frontais; três ossos extraexcapulares assimétricos; anel circum-orbital completo; infraorbital mais anterior mais alto que os demais ossos da série; infraorbital mais ventral mais largo que os demais ossos da série; suborbitais em fileira única; pré-opérculo em forma de crescente; opérculo retangular; ossos dérmicos lisos em estágio juvenil 1 e ornamentados com tubérculos densos de ganoína em estágio juvenil 2, subadultos e adultos; vômer ímpar; duas séries de poros de canal sensorial no dentaloesplenial; quadrado-jugal presente; endopterigoide alto; presença de hipiais dorsal e ventral; presença de lâmina óssea na porção ventral do cerato-hial anterior; nadadeira dorsal localizada posteriormente à elevação pré-dorsal, localizada entre as nadadeiras pélvicas e anal; presença de fulcras em todas as nadadeiras; 33-40 fileiras diagonais de escamas a partir da linha lateral; escamas ganoides com articulação *peg-and-socket* e processos anteriores dorsal e ventral; escamas sem ornamentação na camada de ganoina e bordo posterior marcado por denteações irregulares em estágio juvenil 2, subadultos e adultos; escamas anteriores retangulares; medianas quadradas e caudais losangulares.

4.3. Descrição anatômica

Forma geral do corpo - "*Lepidotes*" *piauhyensis* é um peixe com comprimento máximo de 480mm. Os exemplares menores possuem corpo de formato fusiforme, enquanto que os indivíduos maiores apresentam o formato *hump-backed* (*sensu* TINTORI, 1996), com uma elevação pré-dorsal acentuada. A cabeça tem um formato triangular e ocupa ¼ do comprimento total do corpo. Os ossos cranianos são ornamentados com tubérculos densos, os quais podem se dispor de formato mais uniforme ou mais espaçados entre si. A nadadeira dorsal está localizada logo após a elevação pré-dorsal, localizada entre as nadadeiras pélvicas e anal. O primeiro raio das nadadeiras é modificado em escamas fulcrais e fulcras franjadas. As escamas são do tipo ganoides, com articulação *peg-and-socket* e processos anteriores dorsal e ventral. As escamas não apresentam ornamentações, porém o bordo posterior é

marcado por denteações. O formato das escamas muda de acordo com a posição: as anteriores são retangulares, as medianas são quadradas e as caudais são losangulares.

4.3.1. Ossos cranianos

Cabeça com formato semelhante a um triângulo, em vista lateral. Teto craniano formado por ossos ornamentados com tubérculos densos de ganoína. No teto craniano estão presentes: frontal (FIGURAS 4 e 5, Fr), parietal (FIGURAS 4 e 5, Pa), dermopterótico (FIGURAS 4 e 5, Dpt) e extraescapulares (FIGURAS 5 e 6, Exc).

O frontal é o maior osso do crânio, três vezes mais comprido que largo e a densidade da ornamentação varia de acordo com os exemplares analisados. Em DGM-297-P o frontal está fragmentado em três partes e os tubérculos são vistos apenas nas porções posteriores, enquanto que a porção anterior é lisa. Em DGM-295-P o frontal não foi preservado na porção anterior, porém a porção medial e posterior do frontal apresenta tubérculos densos e mais concentrados na porção posterior do que em DGM-297-P. Já AMNH 10012, Pz.UERJ 408, Pz.UERJ 410, Pz.UERJ 413, Pz.UERJ 514 e Pz.UERJ 515 apresentam o frontal melhor preservado, porém em Pz.UERJ 408 e Pz.UERJ 515 os tubérculos estão presentes em boa parte do osso, mais concentrados na porção anterior do que na posterior, enquanto que em Pz.UERJ 413 e Pz.UERJ 514 os tubérculos são mais espaçados entre si, em menor quantidade e observados em maior quantidade na porção posterior que na anterior. Em Pz.UERJ 410 (FIGURA 4) os frontais foram preservados em vista interna, não sendo possível observar o posicionamento dos tubérculos, embora seja possível notar a presença deles no osso parietal. Em DGM-297-P, Pz.UERJ 410, Pz.UERJ 413 e Pz.UERJ 515 foram observados poros do canal sensorial supraorbital. O canal sensorial supraorbital atravessa o frontal na região central, até a extremidade distal do osso, alcançando o parietal. Quanto à morfologia do osso, em todos os exemplares foi observado que o frontal é mais largo na porção posterior, estreitando-se gradualmente até a porção anterior. Na metade do frontal há um ligeiro declive, melhor observado em Pz.UERJ 410, no qual estão localizados os ossos da série supraorbital.

Os parietais, assim como os frontais, são ornamentados com tubérculos densos em todos os exemplares, menos em Pz.UERJ 514, no qual os parietais são lisos. Em Pz.UERJ 515 os tubérculos são mais espaçados entre si na porção posterior, porém mais próximos entre si na porção anterior, seguida do frontal, com menos tubérculos na porção posterior. Já em AMNH 10012, DGM-297-P, Pz.UERJ 408, Pz.UERJ 409 e Pz.UERJ 411 os tubérculos dos

parietais estão presentes de forma mais uniforme em toda sua superfície externa. Os parietais são aproximadamente retangulares, fragmentados em grandes porções em AMNH 10013, DGM-297-P, Pz.UERJ 408 e Pz.UERJ 410, enquanto que em Pz.UERJ 514 e Pz.UERJ 515 estão totalmente fragmentados. Os poros do canal supraorbital estão presentes na extremidade dos parietais. Há ainda um sulco profundo, o qual se estende até a metade do dermopterótico, formando a *pit line* média. Os parietais estão localizados posteriormente aos frontais, anteriormente aos extraescapulares e dorsalmente ao dermopterótico.

Os dermopteróticos são ossos de formato aproximadamente retangular, localizados ventralmente aos parietais e dorsalmente aos ossos do anel circum-orbital. A porção mais anterior do dermopterótico é mais estreita do que a porção posterior e é suturada à porção látero-posterior do frontal. A ornamentação em AMNH 10012, DGM-295-P, DGM-297-P e Pz.UERJ 409 ocupa toda a superfície externa do dermopterótico, enquanto que em Pz.UERJ 515 os tubérculos ocupam apenas parte da porção mais anterior, próxima ao frontal e em Pz.UERJ 514 é ausente.

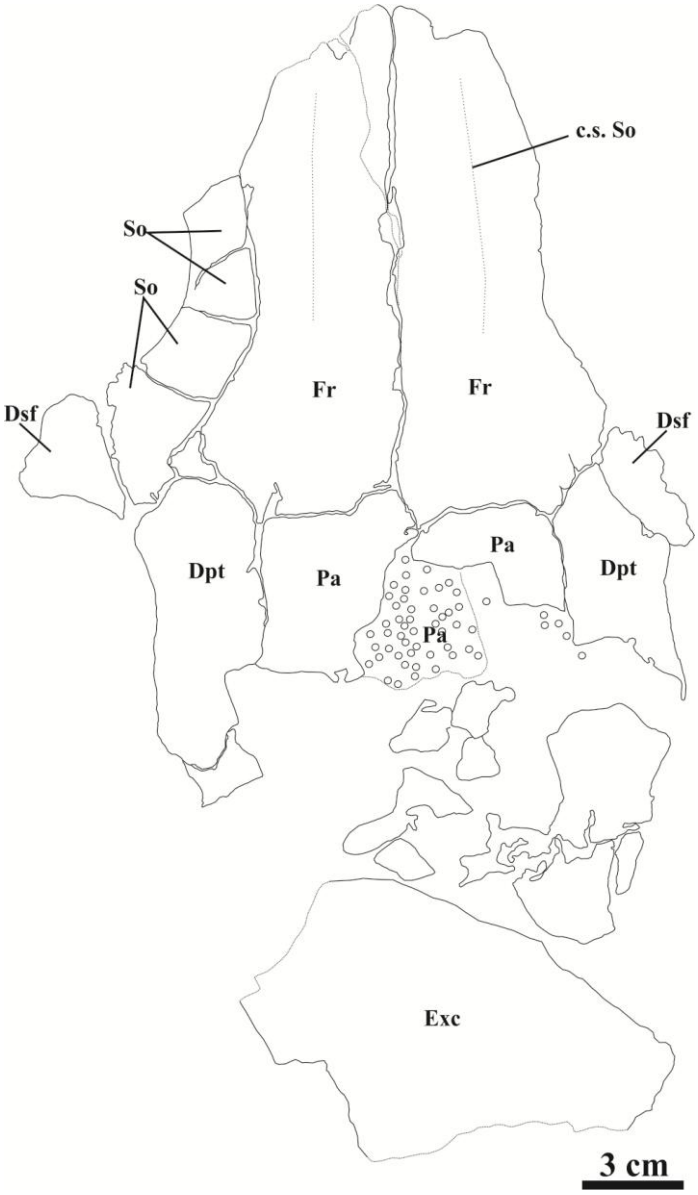
Os ossos extraescapulares são assimétricos, localizados posteriormente aos parietais e ao dermopterótico e anteriormente aos ossos da cintura escapular. Como nos ossos anteriormente citados, o padrão de ornamentação varia dentre os exemplares. Assim, em DGM-295-P, DGM-297-P e Pz.UERJ 411 a superfície externa é totalmente ornamentada com tubérculos, enquanto que em Pz.UERJ 414 a ornamentação está mais concentrada na porção central do osso e em Pz.UERJ 514 são lisos. Em Pz.UERJ 410, Pz.UERJ 515 os extraescapulares encontram-se muito fragmentados, porém a ornamentação pode ser observada em Pz.UERJ 515, no que seria a porção posterior. A quantidade de extraescapulares varia dentre os exemplares; em Pz.UERJ 411, Pz.UERJ 413, Pz.UERJ 414, Pz.UERJ 514 e Pz.UERJ 515 foram identificados dois ossos extraescapulares, enquanto em DGM-297-P foram observados cerca de três ossos.

O antorbital (FIGURAS 5 e 6, Ao) é um osso par, observado apenas em AMNH 10012, DGM-297-P e Pz.UERJ 408, localizado ventralmente ao nasal. Possui formato reniforme e fica na região da linha média do crânio.

Os nasais (FIGURA 6, Na) foram preservados em DGM-297-P e Pz.UERJ 409. Ambos os ossos são de formato reniforme, porém mais estreitos que os antorbitais. Os nasais não são unidos, pois entre eles há um espaço por onde passa o processo ascendente do pré-maxilar, conforme observado em Pz.UERJ 409. Em DGM-297-P os nasais encontram-se isolados no crânio, separados pelo único antorbital presente no exemplar.

Em "*L.*" *piauhyensis* foram preservados, adicionalmente, ossos paraesfenoide (FIGURA 7, Psf) e vômer (FIGURA 7, Vo).

Figura 4- Ossos do teto craniano de "*Lepidotes*" *piauhyensis* Pz.UERJ 410



Nota: Exemplar em vista interna
Fonte: Autoria própria, 2016

O paraesfenoide é um osso comprido e fino, formando uma lâmina no palato. Está localizado posteriormente ao vômer e parcialmente ou totalmente preservado em AMNH 10013, DGM-295-P Pz.UERJ 513 e Pz.UERJ 515. Em AMNH 10013, DGM-295-P e Pz.UERJ 515 o paraesfenoide foi preservado em vista lateral, enquanto que em Pz.UERJ 513 está preservado em vista dorsal. A porção anterior do paraesfenoide é mais larga, articulando

com o vômer, e torna-se mais estreita posteromedialmente, onde se bifurca em duas projeções muito curtas.

O vômer encontra-se melhor preservado em Pz.UERJ 513, porém também foi visto em Pz.UERJ 515. É uma estrutura ímpar em ambos os exemplares, anteriormente posicionados em relação ao paraesfenoide ocupando a porção mais anterior do palato. Em Pz.UERJ 513 o vômer possui cerca de três dentes parcialmente preservados na porção mais anterior do osso. Os dentes vomerianos são pequenos e estreitos, com coroa arredondada.

4.3.2. Anel circum-orbital

A órbita de "*L.*" *piauhyensis* é pequena, cujo tamanho é aproximadamente cinco vezes menor em relação ao tamanho da cabeça (FIGURA 5). O anel circum-orbital é representada pelos ossos infraorbitais (FIGURA 5, Io), dermoesfenótico (FIGURA 5, Dsf), supraorbitais (FIGURA 5, So), suborbitais (FIGURA 5, Sbo).

Os ossos infraorbitais ficam na porção inferior do anel circum-orbital, fechando a órbita anteriormente, ao ter contato com o osso supraorbital mais anterior, e ventroposteriormente, ao entrar em contato com o dermoesfenótico. A série infraorbital é melhor preservada no lado esquerdo de DGM-297-P, embora seja observada também do lado direito e nos exemplares Pz.UERJ 413, Pz.UERJ 514 e Pz.UERJ 515. Os infraorbitais retangulares são vistos em Pz.UERJ 413 e Pz.UERJ 514, enquanto que em Pz.UERJ 515 e DGM-297-P são irregulares. O canal sensorial infraorbital foi preservado e atravessa a porção central dos infraorbitais em DGM-297-P, Pz.UERJ 413 e Pz. UERJ 514. Há dois infraorbitais anteriores, mais altos e estreitos que os demais ossos da série infraorbital. Na porção mais ventral da órbita, há um infraorbital mais largo que os demais ossos da série, conforme observado em Pz.UERJ 514.

O dermoesfenótico fecha a órbita posteriormente e está localizado ventralmente ao dermopterótico. É ornamentado com tubérculos de maneira mais uniforme em DGM-295-P e DGM-297-P, enquanto que em Pz.UERJ 414 a ornamentação é mais concentrada no centro e em Pz.UERJ 514 e Pz.UERJ 515 é ausente. Em e Pz.UERJ 414 o dermoesfenótico é arredondado, enquanto que em DGM-297-P e DGM-295-P o formato é retangular e Pz.UERJ 514 e Pz.UERJ 515 irregular.

Os supraorbitais são ossos grandes, na porção superior do anel circum-orbital. A quantidade de ossos preservados na série supraorbital varia nos exemplares. Em DGM-297-P

há dois supraorbitais preservados, três em Pz.UERJ 413, Pz.UERJ 514 e Pz.UERJ 515 e quatro em Pz.UERJ 410. O formato dos ossos supraorbitais também varia nos exemplares. Em Pz.UERJ 410, Pz.UERJ 413 e Pz.UERJ 514 os supraorbitais são retangulares, em DGM-297-P são arredondados e em Pz.UERJ 515 irregulares. Em Pz.UERJ 515 observa-se a ornamentação de forma mais espaçada, presente nas extremidades do osso, enquanto que em DGM-297-P, Pz.UERJ 413, Pz.UERJ 514 e ornamentação é mais uniforme. No exemplar Pz.UERJ 410, por ser preservado em vista interna, não foi possível observar o padrão de ornamentação da série supraorbital.

Os suborbitais estão localizados posteriormente ao anel circum-orbital, separando-o do pré-opérculo. Estão organizados em fileira única, com quatro ou cinco ossos aproximadamente retangulares, de diversos tamanhos, os quais alcançam desde o dermopterótico até a margem ventral da série infraorbital. A ornamentação mais uniforme dos tubérculos é vista no único suborbital preservado de DGM-297-P, enquanto que em Pz.UERJ 514 e Pz.UERJ 515 a ornamentação é mais restrita aos ossos na metade da série suborbital. A organização em fileira é melhor observada em Pz.UERJ 514, enquanto em Pz.UERJ 515 os suborbitais estão fragmentados e em DGM-297-P só há um osso preservado.

4.3.3. Série opercular

Assim como todos os representantes do grupo Neopterygii, "*L.*" *piauhyensis* apresenta um típico arranjo da série opercular, formado por: pré-opérculo (FIGURAS 5 e 6, Pop), opérculo (FIGURAS 5 e 6, Op), interopérculo (FIGURA 5, Iop) e subopérculo (FIGURAS 5 e 6, Sop).

O pré-opérculo é o primeiro osso da série opercular, localizado anteriormente ao opérculo e subopérculo. Possui formato de crescente, estreito e alongado, dividido em duas porções, vertical e horizontal. A porção vertical é mais estreita e alongada que a horizontal, conforme observado em AMNH 10012, AMNH 10013 e DGM-297-P, enquanto que ambas as porções vertical e horizontal possuem a mesma largura em Pz.UERJ 413, Pz.UERJ 514, Pz.UERJ 515 e no pré-opérculo esquerdo de Pz.UERJ 513. Embora seja possível discernir o pré-opérculo dos exemplares, apenas AMNH 10012, AMNH 10013, DGM-297-P, Pz.UERJ 413, Pz.UERJ 514 e Pz.UERJ 515 possuem o pré-opérculo quase totalmente preservado e exposto, enquanto que em DGM-295-P o pré-opérculo está quase totalmente coberto pelo opérculo e subopérculo, sendo possível identificar apenas uma pequena parte da porção

horizontal, e em Pz.UERJ 513 está exposto, porém há apenas uma pequena parte da porção vertical preservada no pré-opérculo direito. Em AMNH 10012, DGM-295-P, DGM-297-P, Pz.UERJ 515 e no pré-opérculo esquerdo de Pz.UERJ 513 há poros do canal pré-opercular na metade posterior do pré-opérculo, cujo tamanho em AMNH 10012, DGM-295-P e DGM-297-P é maior que o observado em Pz.UERJ 515. Em todos os exemplares nos quais foram identificados os poros do canal pré-opercular, observou-se que os poros ocupam no pré-opérculo a região central, porém em Pz.UERJ 515 os poros finais estão localizados próximo à extremidade anterior do pré-opérculo.

O opérculo é o maior osso da série opercular, de formato retangular e localizado anteriormente à cintura escapular, posteriormente ao pré-opérculo, dorsalmente ao subopérculo e ventralmente aos extraescapulares. Em AMNH 10012, DGM-295-P, DGM-297-P, Pz.UERJ 413, Pz.UERJ 514 e Pz.UERJ 515 o opérculo apresenta ornamentação sob a forma de tubérculos densos, como no teto craniano e anel circum-orbital. No entanto, DGM-295-P, DGM-297-P e Pz.UERJ 413 apresentam a ornamentação próxima à extremidade anterior e dorsal do opérculo, enquanto que em Pz.UERJ 515 há tubérculos também na porção central e Pz.UERJ 514 possui os tubérculos apenas próximo à extremidade anterior do opérculo. Em Pz.UERJ 514 e Pz.UERJ 515 os tubérculos estão dispostos de forma mais espaçada entre si, enquanto que em DGM 295-P, DGM-297-P e Pz.UERJ 413 os tubérculos apresentam uma posição mais uniforme dos poros entre si. Embora a ornamentação em forma de tubérculos seja comum nos exemplares analisados, na série opercular os tubérculos são menores que os do restante do crânio.

O subopérculo fica localizado ventralmente ao opérculo, posteriormente ao pré-opérculo e anteriormente à cintura escapular. É mais baixo, porém ligeiramente mais largo que o opérculo. O subopérculo está totalmente preservado em AMNH 10012, DGM-295-P, DGM-297-P, Pz.UERJ 413 e Pz.UERJ 514, enquanto que em Pz.UERJ 515 aparentemente está isolado do opérculo, dividido em duas partes. O processo ascendente foi totalmente ou quase totalmente preservado em DGM-295-P, DGM-297-P, Pz.UERJ 413, Pz.UERJ 514 e Pz.UERJ 515, de formato largo, estreitando-se anterodorsalmente, alcançando cerca de ¼ da altura do opérculo. O processo ascendente do subopérculo de Pz.UERJ 515 não foi preservado. Há presença de poucos tubérculos na porção anteromedial do subopérculo de DGM-295-P e Pz.UERJ 515, enquanto nos demais exemplares o subopérculo é liso.

O interopérculo está localizado ventroposteriormente ao pré-opérculo e anteriormente ao subopérculo. Este osso está preservado em AMNH 10012, DGM-297-P, Pz.UERJ 413 e Pz.UERJ 514. Nesses exemplares o interopérculo é um osso liso e triangular. Seu

comprimento alcança pouco mais que a metade do comprimento da porção horizontal do pré-opérculo.

4.3.4. Maxila superior

A maxila superior de "*L.*" *piauhyensis* é composta de: pré-maxilar (FIGURAS 7 e 26, Pmx), maxilar (FIGURA 26, Mx) e supramaxilar.

O pré-maxilar é em forma de "L" e foi preservado apenas em Pz.UERJ 409 e Pz.UERJ 515, anteriormente aos frontais. Em Pz.UERJ 515 o pré-maxilar direito contém cerca de seis dentes pequenos, estiliformes e estreitos em todo seu comprimento (pedúnculo-coroa), enquanto que o esquerdo encontra-se fragmentado. Em Pz.UERJ 409 o processo ascendente de ambos os pré-maxilares é alongado e, em Pz.UERJ 409, estreita-se próximo à extremidade e penetra nos nasais.

O maxilar foi preservado em Pz.UERJ 515. Em ambos os exemplares é um osso curto, localizado anteriormente à região da órbita, posteriormente ao pré-maxilar. Na porção posterior o maxilar é mais largo que na porção anterior, próxima ao pré-maxilar. É um osso móvel e provavelmente edentado.

O supramaxilar foi observado no lado esquerdo de DGM-297-P. É um osso único, estreito e curto, posicionado dorso-posteriormente ao maxilar.

4.3.5. Maxila inferior

Em "*L.*" *piauhyensis* é composta de dentaloesplenial (FIGURAS 5, 5, 27 e 28, Dspl), angular (FIGURAS 5, 27 e 28, Ang), supra-angular (FIGURAS 5 e 6, Sang), articular (FIGURAS 6, Art) e pré-articular (FIGURA 6, Part).

O dentaloesplenial é um osso longo, considerado o maior da maxila inferior. É estreito na porção anterior, tornando-se mais largo na porção posterior, na qual se inicia o processo coronoide. Os poros do canal sensorial mandibular foram identificados em DGM-297-P, Pz.UERJ 409, Pz.UERJ 412, Pz.UERJ 413 e Pz.UERJ 515. Os poros do canal sensorial mandibular são médios e se iniciam na porção anterior do dentaloesplenial e se estendem, alcançando o comprimento do angular. No lado esquerdo de DGM-297-P e em Pz.UERJ 412, os poros do canal sensorial mandibular estão melhores preservados na qual nota-se que há uma fileira de poros superior à fileira observada nos demais exemplares. Essa fileira adicional ocupa cerca da metade do espaço preenchido pela fileira inferior. Em DGM-297-P Pz.UERJ

515 foram identificados entre três e onze dentes marginais, dispostos em fileira única e de formato estiliforme, cujo pedúnculo é mais estreito alongado em relação à coroa, mais larga e de formato arredondado. Em DGM-297-P foram observados também cerca de sete dentes coronoides, na região interna do dentaloesplenial. Os dentes coronoides são arredondados e mais baixos que os dentes estiliformes. O canal sensorial mandibular está presente no dentaloesplenial em fileira única, porém no dentaloesplenial esquerdo de DGM-297-P e Pz.UERJ 412, há uma fileira adicional de poros, alcançando metade da fileira inferior. Os poros do canal sensorial mandibular alcançam a região ocupada pelo angular.

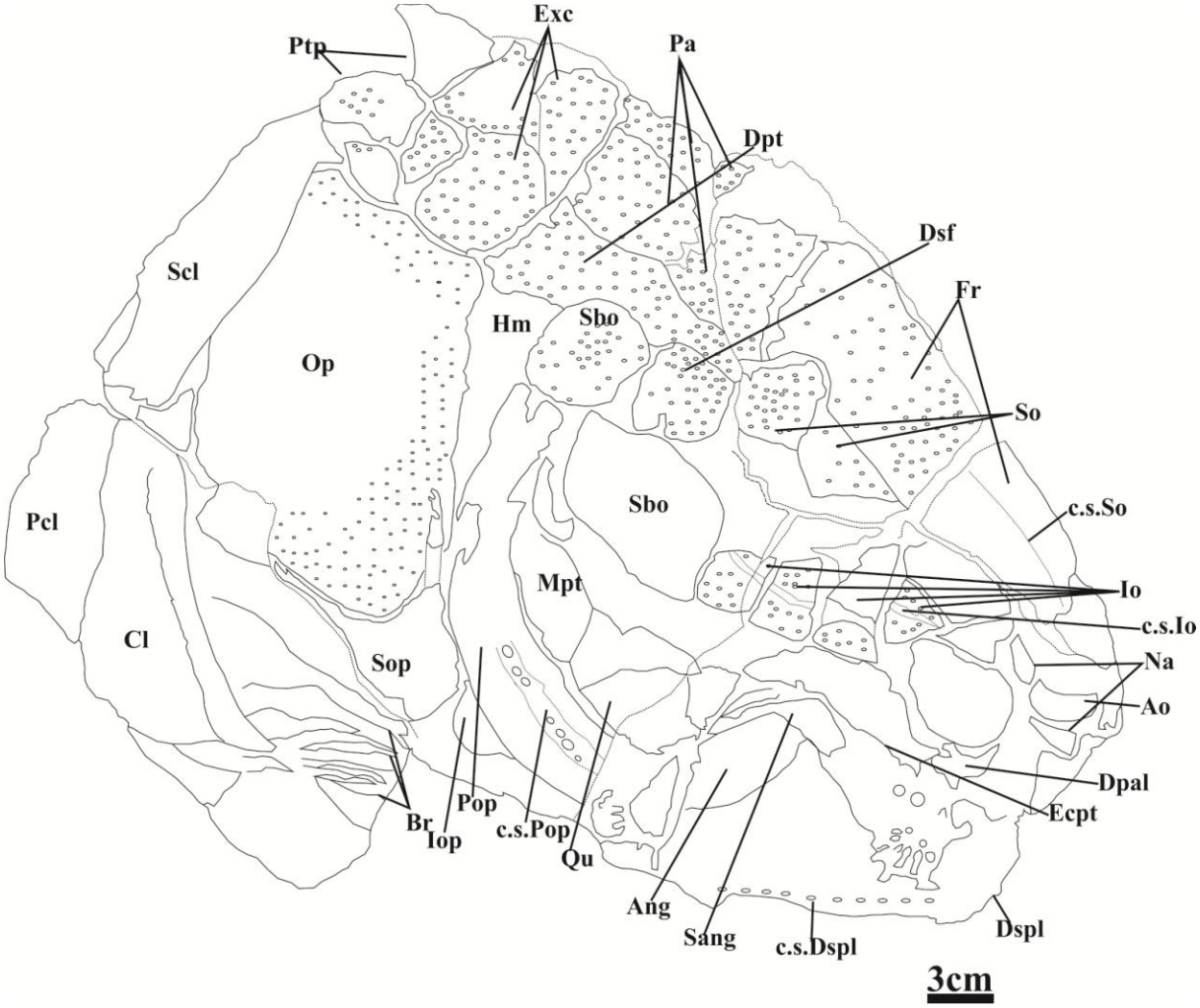
O angular está localizado posteriormente ao dentaloesplenial e ventralmente ao supra-angular. É um osso largo, de formato aproximadamente retangular e preservado em DGM-295-P, DGM-297-P, Pz.UERJ 413, Pz.UERJ 514 e Pz.UERJ 515.

O supra-angular é um osso pequeno, localizado dorsalmente ao angular e ao dentaloesplenial. É estreito e forma um ângulo posterior ao processo coronoide do dentaloesplenial. Foi observado em DGM-295-P, DGM-297-P, Pz.UERJ 408 e parcialmente em Pz.UERJ 413.

O articular foi preservado apenas em Pz.UERJ 408. É um osso triangular, posicionado dorsalmente ao supra-angular. A porção anterior do articular é mais estreita que a porção posterior. Adicionalmente, a porção posterior do articular possui uma suave curvatura na região superior, a qual é mais comprida que a região inferior.

Assim como o articular, apenas em Pz.UERJ 408 foi preservado o pré-articular. Está posicionado ventralmente ao articular e é um osso estreito e alongado, porém mais curto que o articular.

Figura 5-Cabeça de "*Lepidotes*" *piauhyensis* DGM-297-P

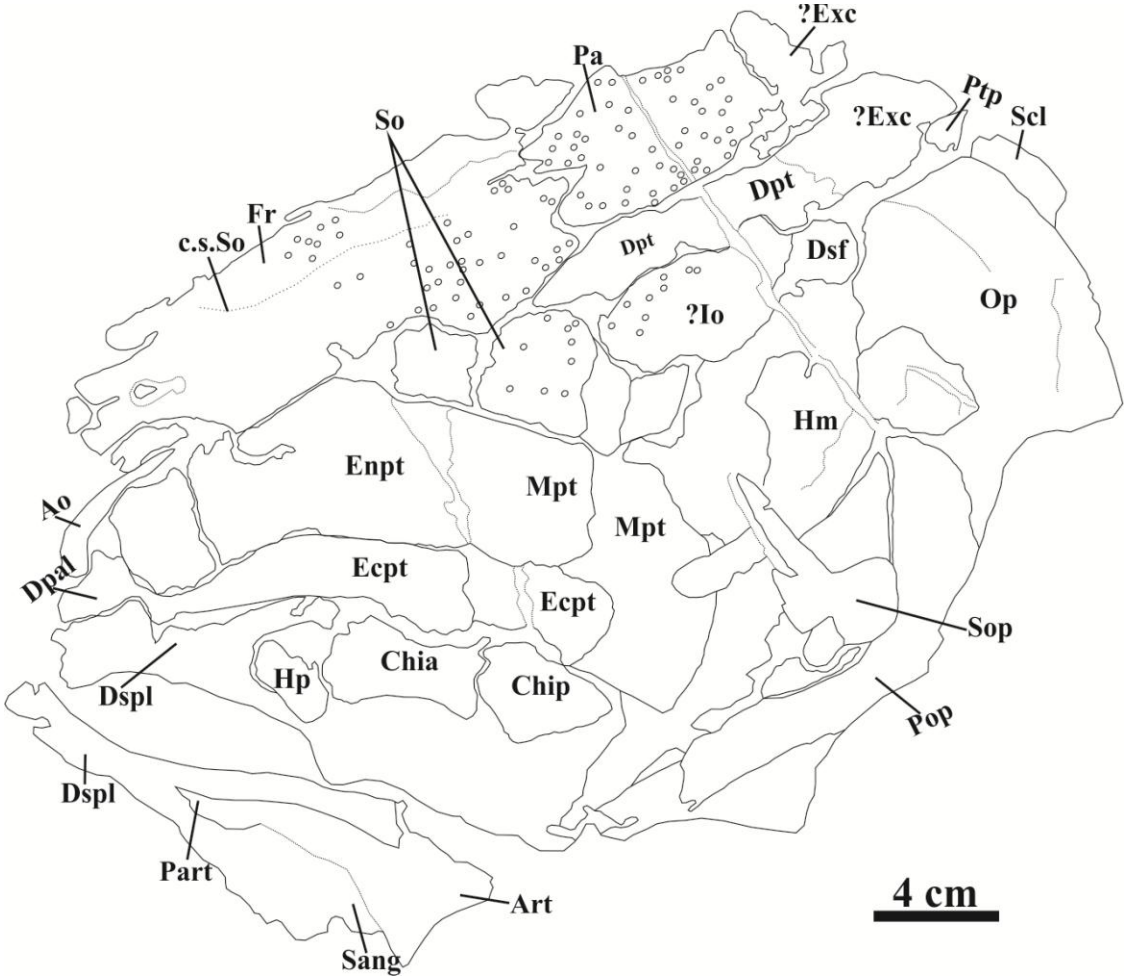


Nota: Exemplar em vista lateral direita.
Fonte: Autoria própria, 2016.

4.3.6. Suspensório mandibular e arco hioide

"*Lepidotes*" *piauhyensis* possui os ossos do suspensório mandibular e do arco hioide preservados. Suspensório mandibular: hiomandibular (FIGURAS 5, 6 e 28, Hm), quadrado (FIGURAS 6 e 26, Qu), quadrado-jugal, ectopterigoide (FIGURAS 5, 5 e 28, Ecpt), endopterigoide (FIGURAS 6 e 28, Enpt), metapterigoide (FIGURAS 6 e 28, Mpt), autopalatino e dermopalatino (FIGURAS, 5, 6 e 28, Dpal). Arco hioide: hipial dorsal e ventral, cerato-hial anterior e posterior (FIGURAS 6 e 28, Chia e Chip) e raios branquiostégios (FIGURAS 5 e 28, Br).

Figura 6- Cabeça de "*Lepidotes*" *piauhyensis* Pz.UERJ 408



Nota: Exemplar em vista lateral esquerda.
Fonte: Autoria própria, 2016.

O hiomandibular é um osso de formato irregular, preservado em DGM-297-P, Pz. UERJ 408 e Pz.UERJ 515. É grande e está mais exposto em Pz. UERJ 408 e Pz.UERJ 515. Possui uma faceta articular em forma de leque, um ramo vertical largo, um processo pré-opercular pronunciado e a porção anterior é côncava.

O quadrado está preservado em DGM-297-P, Pz.UERJ 408 e Pz.UERJ 514. Em Pz.UERJ 514 está posicionado mais internamente, próximo ao suborbital mais inferior preservado. É um osso em formato de leque, cuja porção dorsal é mais larga que a ventral. Na porção ventral há um côndilo arredondado, no qual se articula com o quadrado-jugal.

O quadrado-jugal foi observado apenas em Pz.UERJ 413. É alongado e estreito, com a forma de um bastão. É independente do quadrado, porém se articula com ele posteriormente.

Os hipiais são observados apenas em Pz.UERJ 408. O hipial dorsal é arredondado e está posicionado dorsalmente ao hipial ventral, maior e de formato oval. Ambos estão localizados anteriormente ao cerato-hial anterior e ventralmente ao ectopterigoide.

Os cerato-hiais são observados em AMNH 10013, Pz.UERJ 408, Pz.UERJ 411, Pz.UERJ 412 e Pz.UERJ 515. O cerato-hial anterior é grande e achatado, cujas extremidades são mais largas que a porção central. Adicionalmente, a porção posterior é mais alta que a porção anterior do cerato-hial anterior, dotada de estrias finas. O cerato-hial posterior é menor que o cerato-hial anterior, com formato semelhante a um leque. Na porção anterior o cerato-hial posterior possui estrias finas, como as observadas no cerato-hial anterior. Em Pz.UERJ 412 o cerato-hial é isolado, enquanto que em Pz.UERJ 408 e Pz.UERJ 515 encontra-se articulado dorsalmente com o ectopterigoide.

O ectopterigoide é isolado em DGM-297-P e em Pz.UERJ 515, enquanto que em Pz.UERJ 408 articula ventralmente com o endopterigoide. É um osso longo e estreito e não foi observada dentição nos exemplares.

O endopterigoide é mais largo que o ectopterigoide e foi preservado em Pz.UERJ 408 e Pz.UERJ 515. É um osso côncavo na porção ventral e apresenta estrias finas nas regiões de sutura. Assim como no ectopterigoide, não foi observada dentição no endopterigoide.

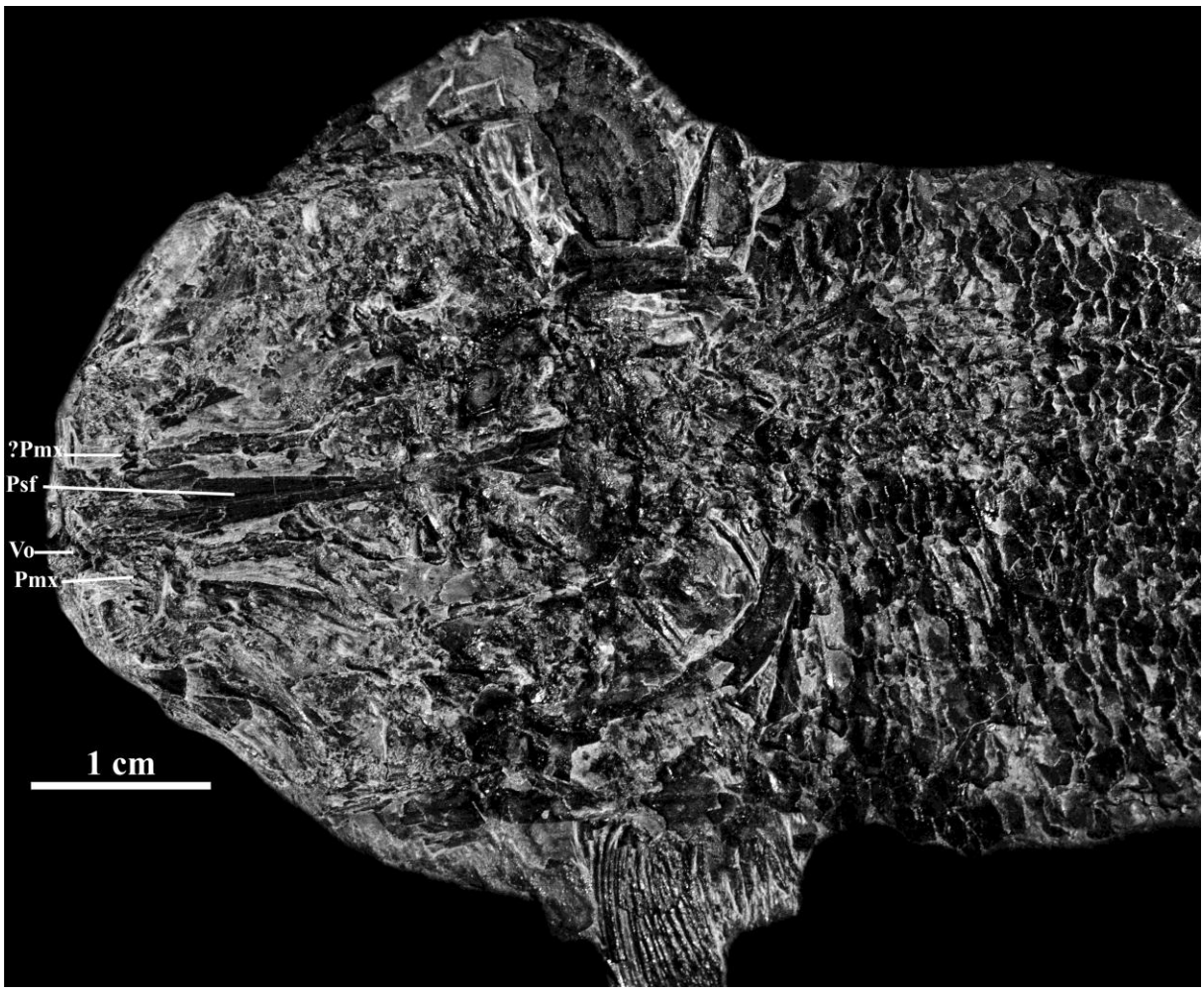
O metapterigoide é um osso de formato irregular, mais largo que o endopterigoide e ectopterigoide, observado em DGM-297-P, Pz.UERJ 408, Pz.UERJ 514 e Pz.UERJ 515. Assim como o endopterigoide e ectopterigoide, o metapterigoide também é edentado.

O autopalatino foi observado em Pz.UERJ 408, estreito e alongado, anteriormente posicionado em relação ao endopterigoide e ectopterigoide.

O dermopalatino é um osso par, no entanto nos exemplares nos quais ele foi identificado, DGM-297-P, Pz.UERJ 408 e Pz.UERJ 515 apenas um osso foi preservado. Em DGM-297-P o dermopalatino encontra-se isolado e com poucas informações, porém em Pz.UERJ 408 foram preservados dois dentes e em Pz.UERJ 515 dois, de formato viliforme. Em DGM-297-P e Pz.UERJ 408 o dermopalatino localiza-se anteriormente ao ectopterigoide e ventralmente ao autopalatino, enquanto que em Pz.UERJ 515 localiza-se ventralmente em relação à posição do maxilar.

Os raios branquiostégios foram preservados em quase todos os exemplares. Foram observados cerca de sete raios, os quais estão localizados ventralmente à região opercular.

Figura 7 - Esqueleto cefálico e cintura peitoral de "*Lepidotes*" *piauhyensis* Pz.UERJ 513



Nota: Exemplar em vista ventral.
Fonte: Fotógrafa Regiana Salgado, UERJ, 2016

4.3.7. Cintura escapular e nadadeiras peitorais

É um conjunto de ossos dérmicos e endocondrais associados com o suporte da nadadeira peitoral e conexão com o crânio. Formada pelos seguintes ossos: pós-temporal (FIGURAS 5, 6, 25, e 26, Ptp), supracleitro (FIGURAS 5, 6, 27 e 28, Scl), cleitro (FIGURAS 5, 26 e 27, Cl) e pós-cleitro (FIGURAS 5, 27 e 28, PCl).

O pós-temporal é ornamentado por tubérculos, conforme observado em AMNH 10012, DGM-297-P, Pz.UERJ 515, enquanto que em Pz.UERJ 513 é liso. O pós-temporal é largo, triangular e localizado posteriormente aos extraescapulares e dorsalmente ao supracleitro. É perfurado pelos poros do canal de linha lateral, os quais atravessam o corpo do peixe em fila única, até o pedúnculo caudal. Em DGM-297-P, Pz.UERJ 513 e Pz.UERJ 515 é

possível notar um entalhe na porção mais posterior do pós-temporal, a qual articula com a porção mais dorsal do supracleitro.

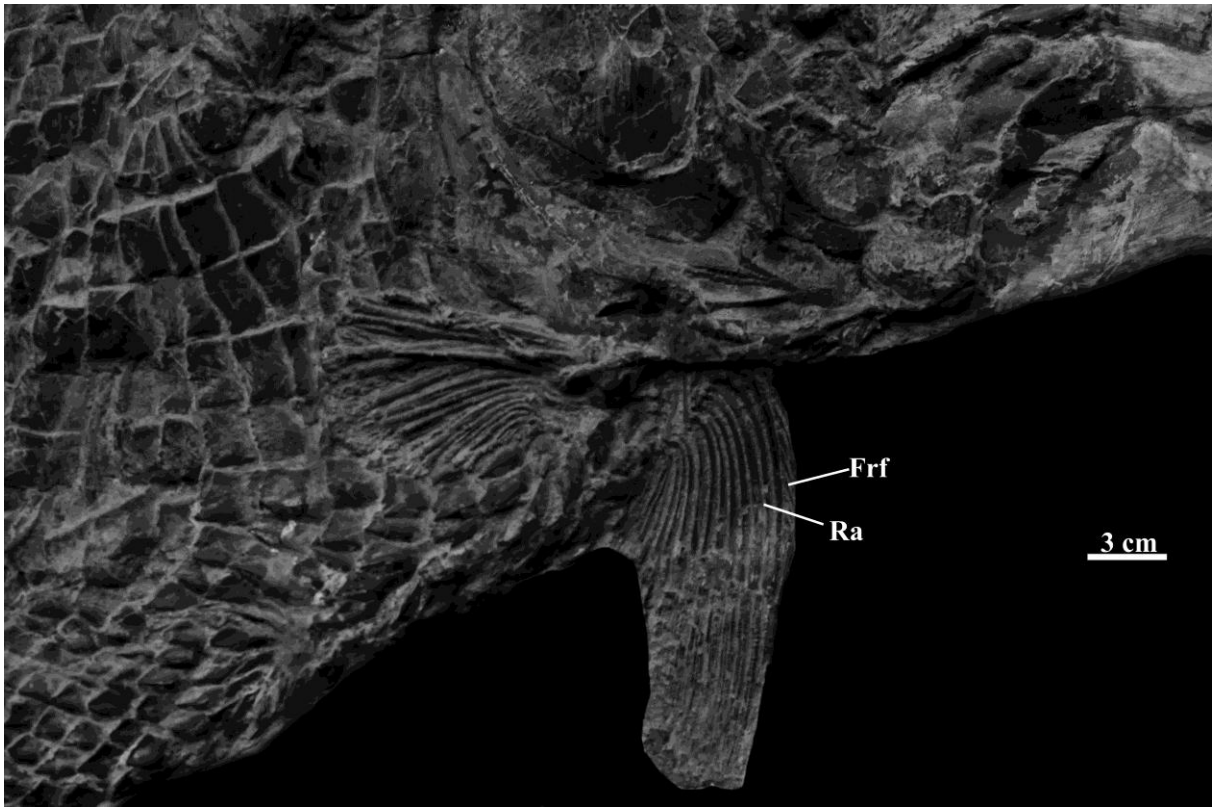
O supracleitro é estreito e longo, preservado em AMNH 10012, DGM-295-P, DGM-297-P, Pz.UERJ 514, Pz.UERJ 515 e posicionado ventralmente ao pós-temporal e posteriormente ao opérculo. Em Pz.UERJ 515 há ornamentação na porção mais anterior do supracleitro.

O cleitro é um osso estreito e alongado, em formato de crescente, cujas extremidades anterior e posterior são mais finas que a porção central. Em DGM-295-P, DGM-297-P e Pz.UERJ 515 o cleitro é mais largo que em Pz.UERJ 514. No entanto, em DGM-295-P e DGM-297-P o cleitro é mais curto que em Pz.UERJ 514.

Três pós-cleitros estão localizados posteriormente ao cleitro. Em DGM-297-P o pós-cleitro mais anterior é maior e mais alongado em relação aos outros dois, os quais são mais retangulares e menores. São ossos estreitos e curtos em DGM-297-P e Pz. UERJ 515, enquanto que em Pz.UERJ 514 são mais longos.

As nadadeiras peitorais (FIGURAS 7 e 8) foram preservadas em AMNH 10012, AMNH 10013, DGM-295-P, DGM-297-P, Pz.UERJ 513, Pz.UERJ 514 e Pz.UERJ 515, localizadas posteriormente à cintura escapular. São compostas por cerca de 11-12 raios compridos e finos, sendo o primeiro coberto por uma fulcra basal e cerca de cinco a seis fulcras franjadas.

Figura 8-Cintura escapular e nadadeiras peitorais de "*Lepidotes*" *piauhyensis*

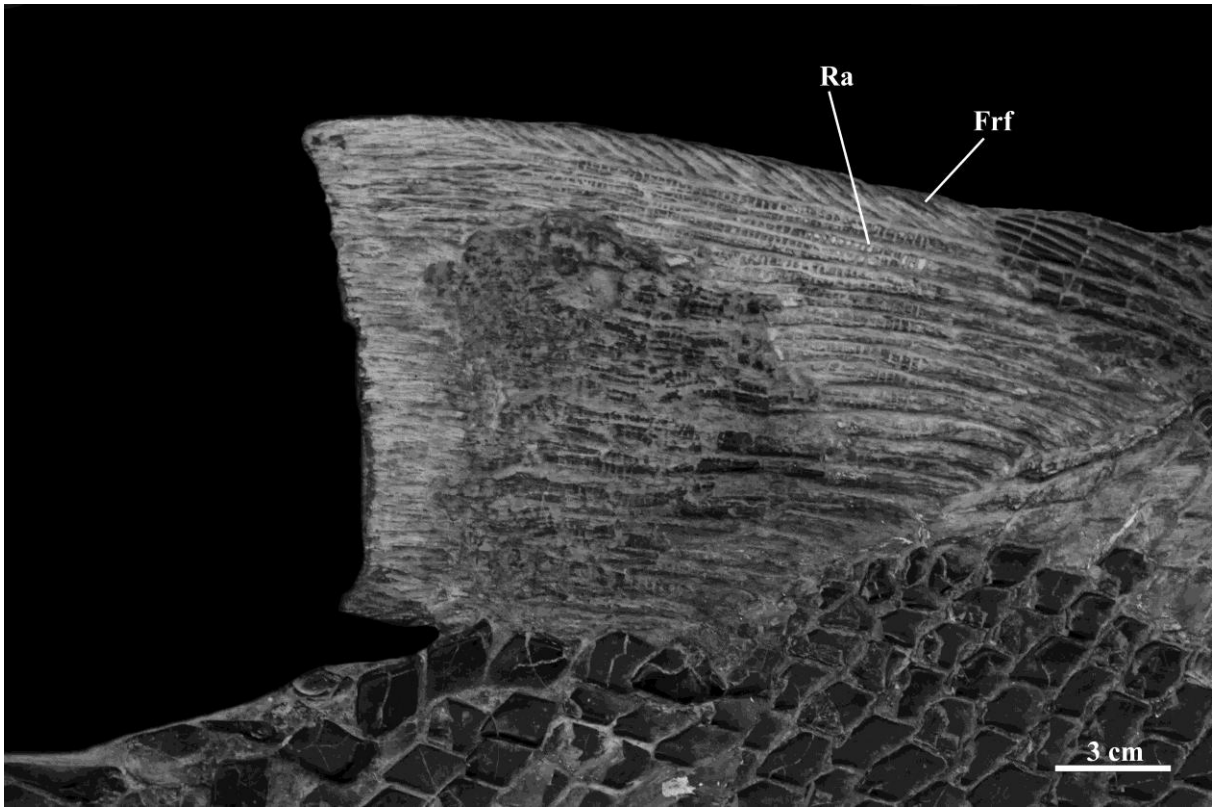


Nota: Parátipo DGM-295-P.
Fonte: Fotografia de Regiana Salgado, Coleção do MCT, 2015.

4.3.8. Nadadeiras medianas

A nadadeira dorsal (FIGURA 9) foi observada em AMNH 10012, AMNH 10013, DGM-295-P, DGM-297-P e Pz.UERJ 514. É composta por cerca de 19-20 raios, sendo o primeiro coberto por escamas fulcrais, com um par de fulcras basais e cinco-seis fulcras franjadas. A nadadeira dorsal está localizada posteriormente à elevação pré-dorsal, iniciando-se após o primeiro raio das nadadeiras pélvicas e terminando anteriormente ao primeiro raio da nadadeira anal.

Figura 9-Nadadeira dorsal de "*Lepidotes*" *piauhyensis* Holótipo DGM-297-P.



Fonte: Fotografia de Regiana Salgado, Coleção do MCT, 2015

A nadadeira anal (FIGURA 10) foi observada em AMNH 10012, DGM-295-P, DGM-297-P e Pz.UERJ 514. É composta por nove raios, sendo o primeiro raio coberto por escamas fulcrais, com presença de um par de fulcras basais e nove fulcras franjadas.

4.3.9. Cintura pélvica e nadadeira

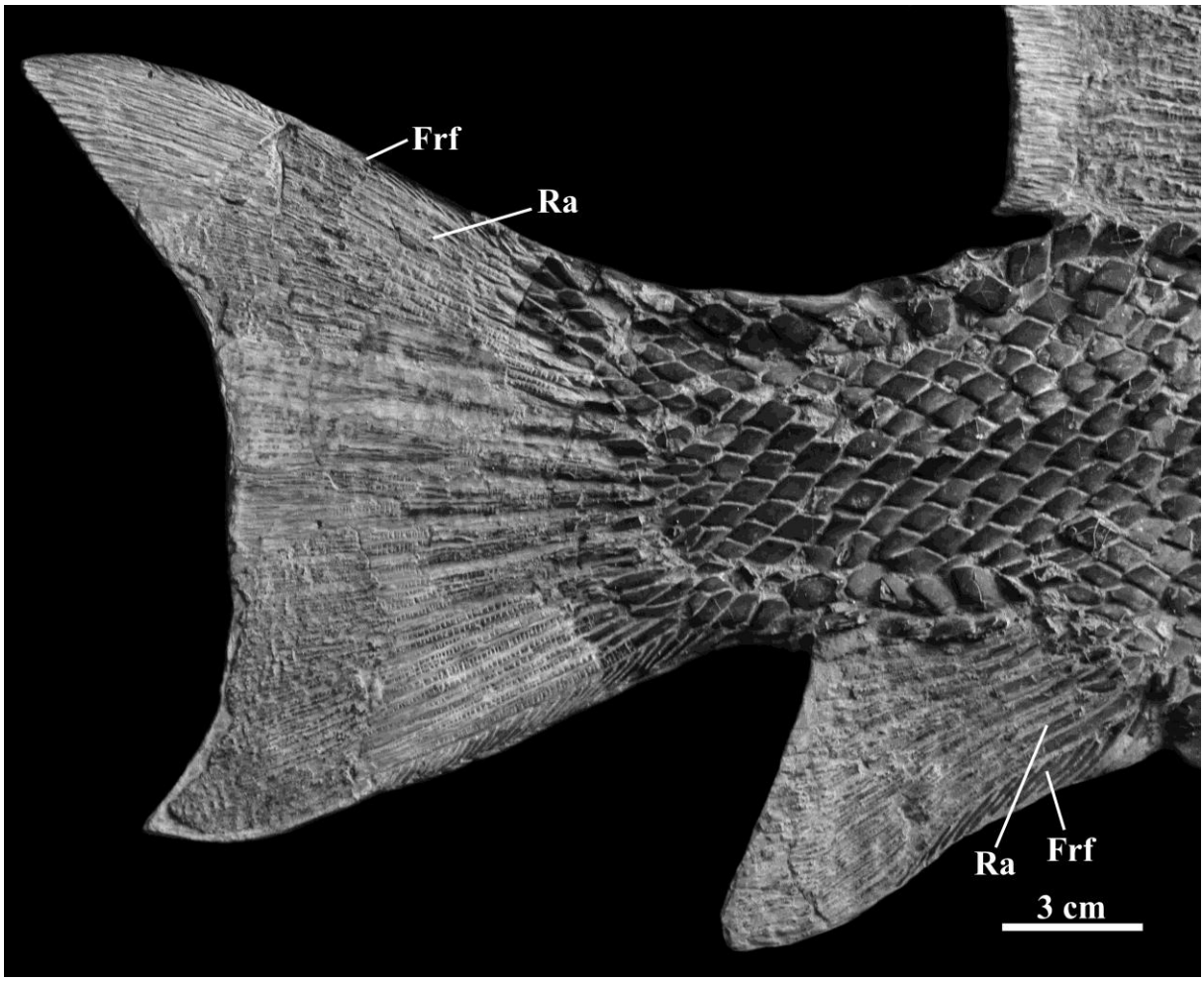
As nadadeiras pélvicas foram preservadas em AMNH 10013, DGM-295-P, DGM-297-P e Pz.UERJ 514, compostas por cerca de cinco raios robustos e curtos, entre as nadadeiras peitorais e anal. Em DGM-295-P e DGM-297-P foi observado um par de fulcras basais, porém fulcras franjadas não foram identificadas.

4.3.10. Nadadeira caudal

A cauda é do tipo heterocerca abreviada (FIGURA 8), composta por 23 raios, sendo o primeiro e o último coberto por escamas fulcrais, com presença de dois pares de fulcras

basais, seguidos de cinco-seis fulcras franjadas. A nadadeira caudal foi preservada em DGM-295-P e DGM-297-P.

Figura 10-Nadadeiras anal e caudal de "*Lepidotes*" *piauhyensis* Holótipo DGM-297-P.



Fonte: Fotografia de Regiana Salgado, Coleção do MCT, 2015.

4.3.11. Escamas

O corpo dos exemplares é coberto por escamas do tipo ganoide, dispostas em fileiras transversais, em sentido anterodorsal e postero-ventral. Conta-se o total de 40 fileiras em DGM-297-P e 33 em DGM-295-P. Em ambos os exemplares, as escamas foram contadas a partir do bordo superior do supracleitro até o lobo superior da nadadeira caudal. A posição das nadadeiras no holótipo, de acordo com a fórmula de Westoll (1944) é:

$$\frac{21}{10\ \ 19\ \ 31}\ 40$$

De acordo com a fórmula, a nadadeira peitoral está localizada na 1ª fileira de escamas, a nadadeira dorsal na 21ª fileira, a nadadeira pélvica na 10ª fileira, a nadadeira anal na 19ª fileira e a caudal na 31ª fileira de escamas.

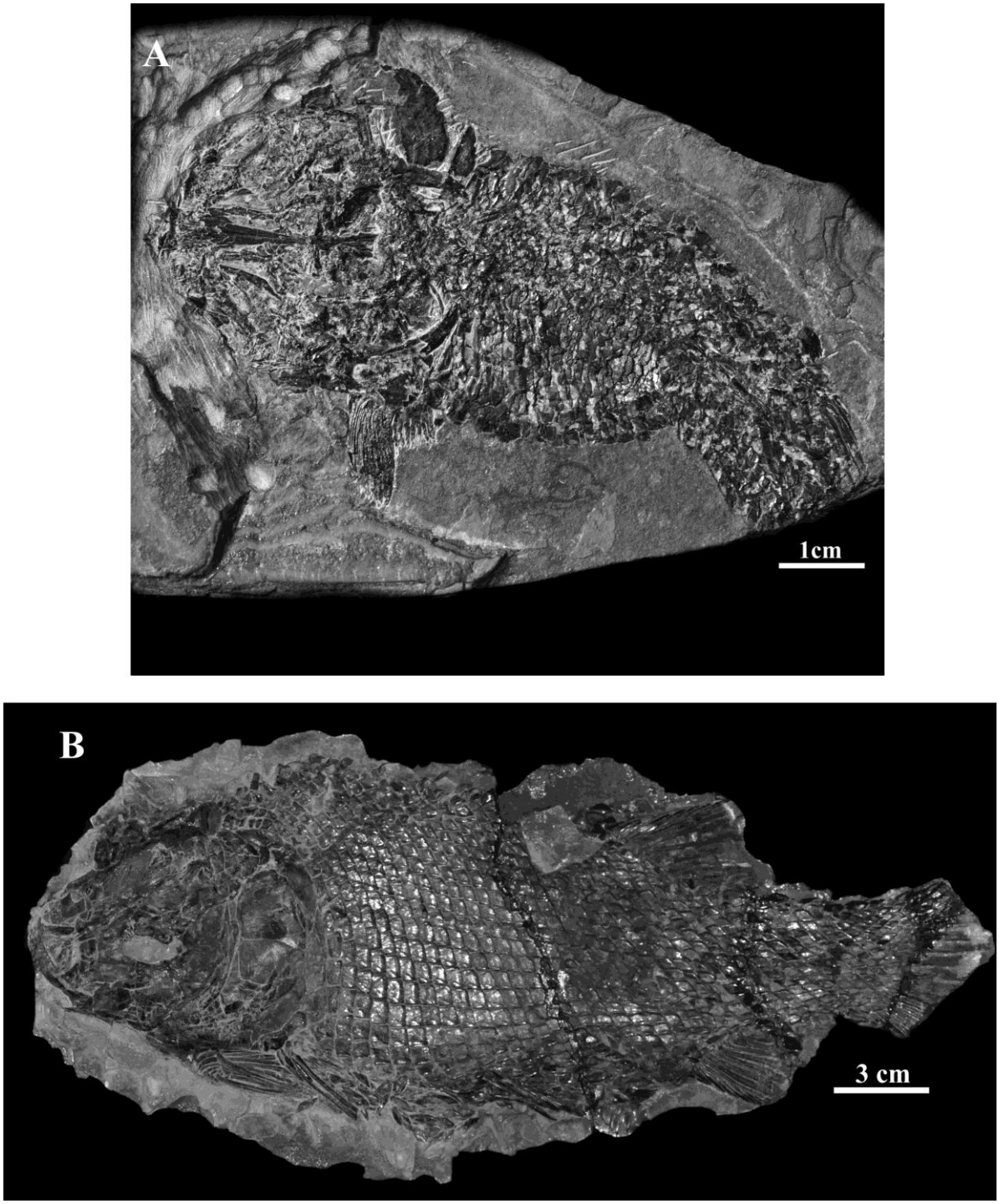
Em todos os exemplares, as escamas apresentam camada de ganoína cobrindo a superfície da porção posterior. A camada de ganoína é lisa, contínua, fina e sem ornamentações ou sulcos. No entanto, em todas as escamas, é possível notar no bordo posterior projeções denteadas irregulares na margem. A porção anterior, onde ocorre a imbricação das escamas, não apresenta a camada de ganoína. As escamas são fortemente imbricadas e possuem dois tipos de articulação: uma através de processos anteriores e outra do tipo *peg-and-socket*. Nos exemplares completos não é possível observar os processos anteriores das escamas, mas provavelmente são bem desenvolvidos. Na região dorsal, as escamas são modificadas e apresentam prolongamentos na porção posterior, que formam uma crista, melhor observada anterior mente à nadadeira dorsal. Na nadadeira dorsal as escamas dorsais modificadas dão lugar às escamas fulcrais, as quais formam o primeiro raio da nadadeira. As escamas fulcrais são mais estreitas, sendo a da base da nadadeira caudal de formato arredondado, com porção posterior alongada que, juntas, formam uma estrutura semelhante a uma franja.

Além do formato das escamas fulcrais e dorsais modificadas, as escamas também mudam de formato de acordo com a região que ocupam no corpo do peixe. As escamas da região anterior são maiores, com formato acentuadamente retangular. Na região medial as escamas são de formato quadrangular e o formato losangular é encontrado na região posterior do corpo, próximo à nadadeira caudal, com escamas menores.

4.4. Série ontogenética de "*Lepidotes*" *piauhyiensis*

Foram identificados três estágios ontogenéticos nos exemplares de "*L.*" *piauhyensis* (FIGURAS 11, 12 e 13). As descrições dos estágios ontogenéticos e a tabela com as medidas dos exemplares analisados seguem abaixo (TABELA 3).

Figura 11- Indivíduos juvenis de "*Lepidotes*" *piauhyensis*



Nota: Juvenil 1 em A (Pz.UERJ 513) e juvenil 2 em B (Pz.UERJ 514).

Fonte: Fotografias de Regiana Salgado, UERJ, 2016.

4.4.1. Indivíduo juvenil 1 de "*Lepidotes*" *piauhyensis*

Material: Pz.UERJ 513 (FIGURA 11 A).

O representante juvenil 1 de "*Lepidotes*" *piauhyensis* é o menor dentre todos os exemplares, com comprimento total de 75 mm. O corpo é fusiforme, os ossos dérmicos e as escamas possuem uma fina camada de ganoína e não há ornamentação. Todas as escamas são lisas, com camada de ganoína contínua na porção posterior e o bordo posterior é liso e reto. É possível notar dentes preservados com coroa alta, assim como o vômer ímpar, o qual apresenta dentes pequenos e viliformes, porém pobremente preservados. O paraesfenoide é delicado e estreito.

4.4.2. Indivíduo juvenil 2 de "*Lepidotes*" *piauhyensis*

Material: Pz.UERJ 409; Pz.UERJ 514 (FIGURA, 11 B).

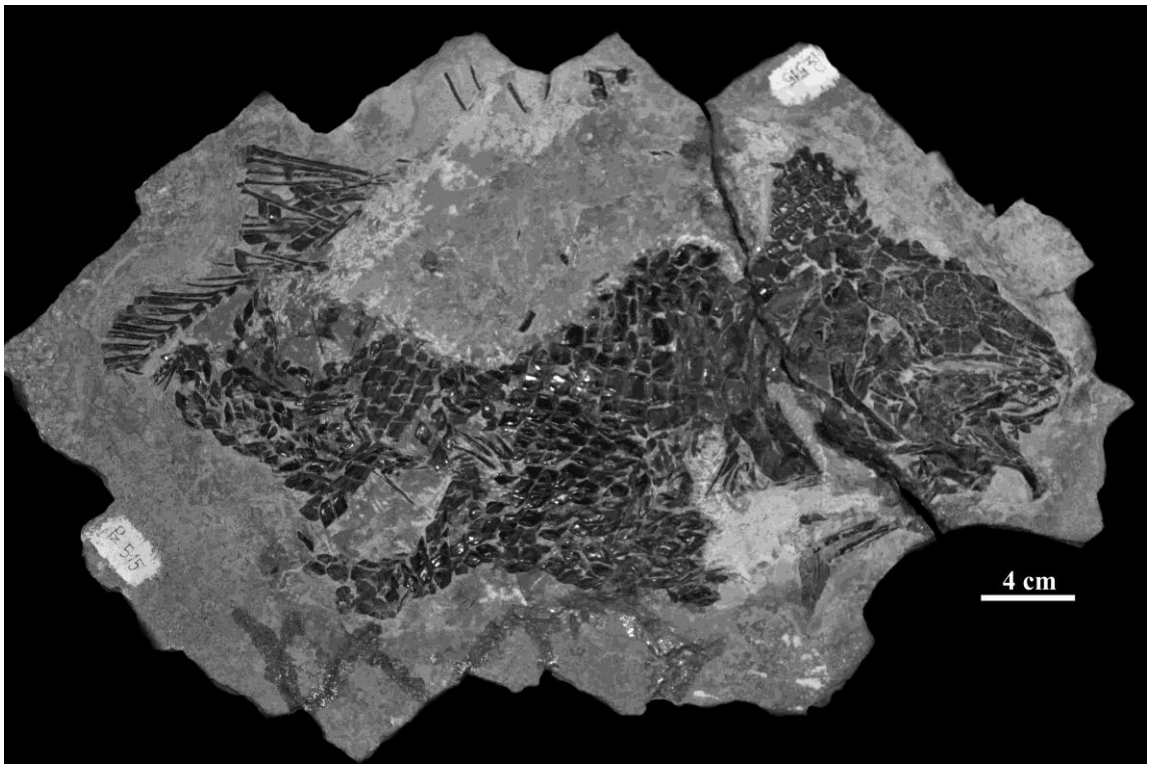
Pz.UERJ 514 possui 289 mm de comprimento padrão, maior que Pz.UERJ 513 e menor que os demais exemplares. Adicionalmente, Pz.UERJ 514 tem corpo delgado e fusiforme. Já Pz.UERJ 409 é representado por um crânio isolado na porção mais anterior. Em Pz.UERJ 409 e Pz.UERJ 514 há ornamentação em forma de tubérculos de ganoína delicados. Os tubérculos são pequenos e escassos, com distância considerável entre si. Adicionalmente, estão mais concentrados nos ossos da série supraorbital e na porção mais anterior do frontal em Pz.UERJ 514, enquanto que foram preservados na porção anterior do frontal em Pz.UERJ 409. Em Pz.UERJ 514, há uma sínfise mandibular alta e o cleitro é fino e alongado dorsoventralmente. O pré-opérculo é estreito e seu braço vertical é alongado. O paraesfenoide é mais largo que em Pz.UERJ 513, porém mais estreito que o de Pz.UERJ 515. Em Pz.UERJ 514 foram observadas escamas anteriores com com bordo posterior em forma de denteações irregulares.

4.4.3. Indivíduos subadultos de "*Lepidotes*" *piauhyensis*

Material: AMNH FF 10012; AMNH FF 10013; Pz.UERJ 408; Pz.UERJ 410; Pz.UERJ 413; Pz.UERJ 515 (FIGURA 12).

AMNH FF 10012, AMNH FF 10013 e Pz.UERJ 515 são exemplares de porte médio, com comprimento total de 320 mm a 365 mm, com elevação pré-dorsal visível, porém suave. Pz.UERJ 410 e Pz.UERJ 413 são caracterizados por crânios isolados, com escamas anteriores preservadas. Em AMNH FF 10012; AMNH FF 10013; Pz.UERJ 408, Pz.UERJ 410 e Pz.UERJ 515 existem tubérculos nos ossos dérmicos, porém são mais numerosos e robustos que os de Pz.UERJ 409 e Pz.UERJ 514. O pré-opérculo é estreito e seu braço vertical é alongado. Alguns poros do canal pré-opercular estão preservados e são pequenos. Em Pz.UERJ 515, o paraesfenoide é mais robusto e mais largo que em Pz.UERJ 514. As escamas são lisas na borda posterior, porém em Pz.UERJ 413 e Pz.UERJ 515 foram observadas escamas anteriores e próximas à porção ventral do corpo com bordo posterior em forma de denteações irregulares na porção mais ventral.

Figura 12-Indivíduo subadulto de *"Lepidotes*" *piauhyensis*, Pz.UERJ 515.



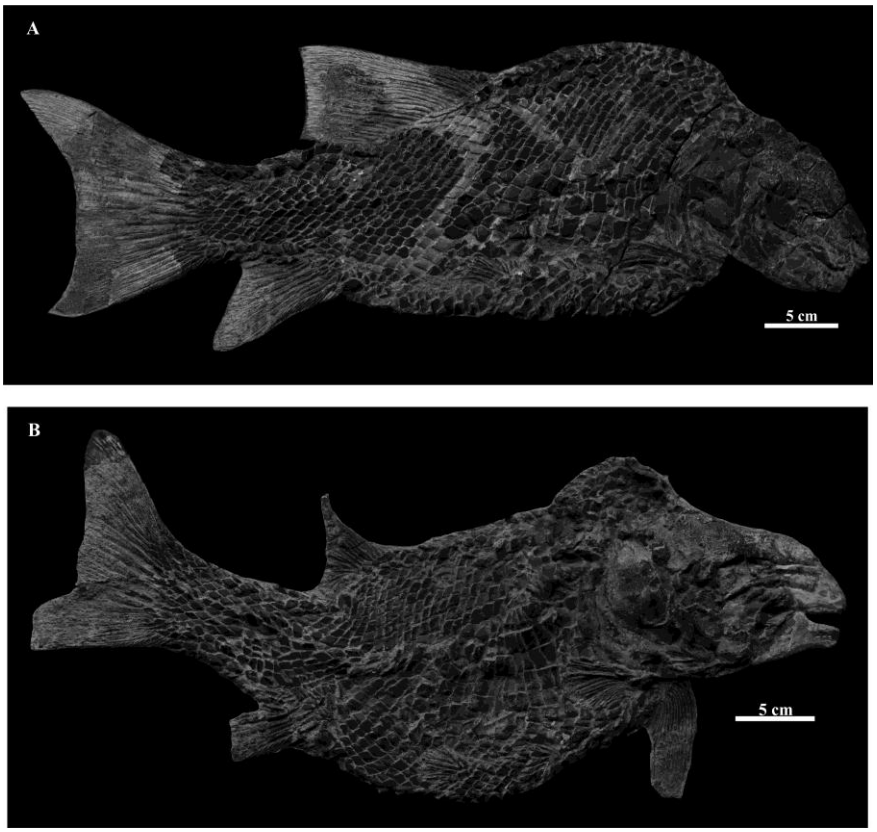
Fonte: Fotografia de Regiana Salgado, UERJ, 2016.

4.4.4. Indivíduos adultos de "*Lepidotes*" *piauhyensis*

Material: DGM 297-P (holótipo) (FIGURA 13 A); DGM 295-P (parátipo) (FIGURA 13 B).

Exemplares parcialmente completos, de corpo robusto e *hump-backed*, com comprimento superior a 400 mm. Em ambos os exemplares, o pré-opérculo é mais largo na porção posterior e o braço vertical é curto. É possível notar a presença dos poros grandes do canal sensorial pré-opercular. Os poros do canal supraorbital são observáveis no frontal. Em DGM 297-P, o cleitro é em forma de crescente, com a porção posterior do osso mais larga e é possível notar dentes coronoides de formato arredondado na maxila inferior, bem como dentes mais marginais estiliformes no dentaloesplenial. Todos os ossos dérmicos apresentam ornamentação sob a forma de tubérculos robustos e densos, em maior quantidade e com distância bem pequena entre si. Em ambos os exemplares, todas as escamas, exceto as dorsais, apresentam ornamentação em formato de denteações no bordo posterior.

Figura 13-Indivíduos adultos de "*Lepidotes*" *piauhyensis*



Nota: Holótipo em A (DGM-297-P); Parátipo em B (DGM-295-P).

Fonte: Fotografias de Regiana Salgado, Coleção do MCT, 2015.

Tabela 3 - Medidas dos exemplares utilizados no estudo da série ontogenética de "*Lepidotes" piauhyensis.*

Medidas	**CPRM**		**AMNH**		**UERJ**		
	DGM 295-P	**DGM 297-P**	**AMNH FF 10012**	**AMNH FF 10013**	**PzUERJ 513**	**PzUERJ 514**	**PzUERJ 515**
Comprimento Padrão	415 mm	480 mm	320 mm	325 mm	75 mm	289 mm	365 mm
Comprimento da Cabeça	113,6 mm	136,4 mm	122 mm	114 mm	22 mm	85 mm	115 mm
Comprimento pré-orbital	-	54,1 mm	43,5 mm	48,6 mm	10 mm	25 mm	45 mm
Comprimento da Órbita	-	25,9 mm	23,5 mm	22,7 mm	-	23 mm	-
Largura Máxima do Corpo	240 mm	200 mm	145 mm	107,5 mm	27 mm	93 mm	145 mm
Distância da borda posterior do opérculo à origem da nadadeira dorsal	137,1 mm	165 mm	116 mm	202,5 mm	30 mm	110 mm	120 mm
Distância da borda posterior do opérculo à origem da nadadeira anal	205 mm	260 mm	131 mm	130 mm	-	140 mm	-
Distância da borda posterior do opérculo à origem da nadadeira pélvica	143 mm	146 mm	-	95 mm	-	95 mm	-
Distância das origens das nadadeiras peitorais e pélvicas	126 mm	120,8 mm	-	67,5 mm	-	83 mm	-
Altura do pedúnculo caudal	57 mm	768 mm	42,8 mm	47,5 mm	-	-	-

5. RESULTADOS: ESTUDO COMPARATIVO ENTRE AS ESPÉCIES BRASILEIRAS DE *LEPIDOTES*

De todas as espécies brasileiras desse gênero, apenas "*L.*" *piauhyensis* recebeu mais atenção por ser aquela com maior número de exemplares depositados em coleções e, portanto, possível de se analisar mais caracteres. Os trabalhos mais recentes citando "*L.*" *piauhyensis* foram de Gallo (2005), Petra (2006), López-Arbarello, Rauhut e Moser (2008) e Paiva e colaboradores (2013), enquanto que as demais espécies brasileiras desse gênero foram citadas em Gallo-da-Silva (1998) e Gallo e Brito (2004).

Nesse capítulo serão feitas observações inéditas sobre as demais espécies brasileiras do gênero, como subsídio para uma revisão taxonômica mais aprofundada

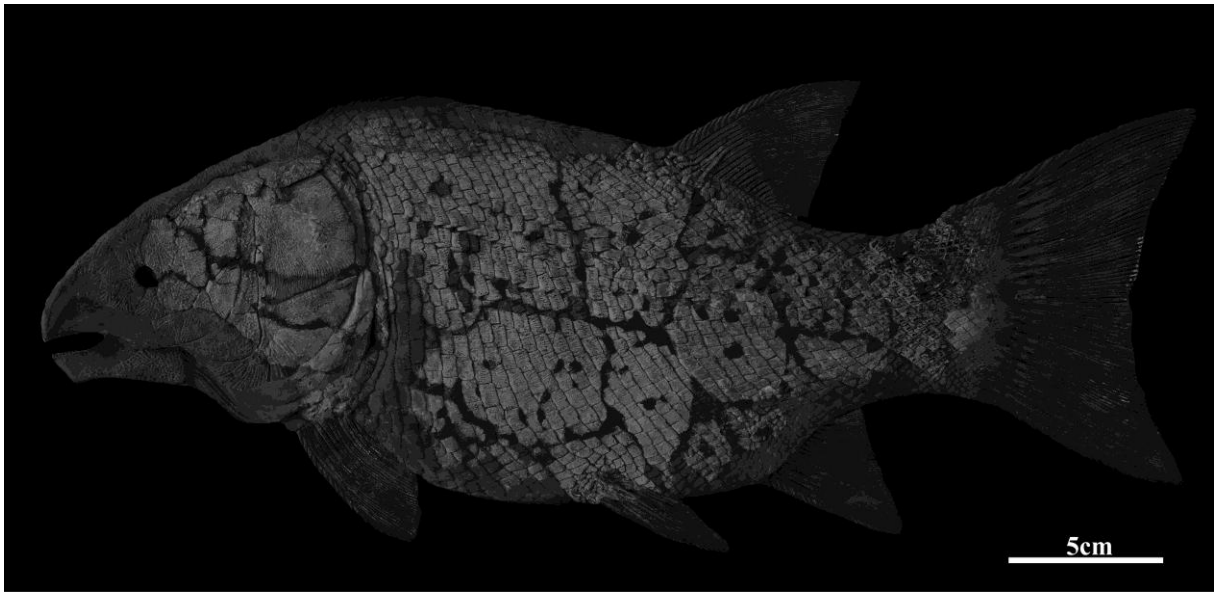
5.1. "*Lepidotes*" *roxoi*

"*Lepidotes*" *roxoi* Silva Santos, 1953

?*Lepidotus* Alport (1860)
?*Lepidotus mawsoni* Woodward (1888)
?*Lepidotus mawsoni* Woodward (1895)
Lepidotes llewellyni Lima (1989)

Holótipo: DGM 423-P, exemplar parcialmente completo, faltando a porção anterior do crânio e parte das nadadeiras (FIGURA 14).
Localidade: Manguinhos, Ilha de Itaparica, Bahia.
Estratigrafia: Formação Candeias, Cretáceo Inferior (Berriasiano-Valangiano) da Bacia do Recôncavo (SILVA *et al*., 2007).

Figura 14-“*Lepidotes” roxoi*, Holótipo DGM 423-P.



Fonte: Fotografia de Johann Machado, MN, 2016.

5.2. Diagnose emendada:

Semionotiforme de 1390 mm de comprimento padrão máximo; presença de elevação pré-dorsal moderada; cabeça ocupando 1/3 do comprimento total do corpo; suborbitais anamésticos organizados em fileira dupla; ossos dérmicos ornamentados com sulcos e cristas bem marcados; nadadeira dorsal localizada entre nadadeiras pélvicas e anal; nadadeiras pélvicas pequenas; presença de fulcras em todas as nadadeiras; escamas ganoides, com articulação *peg-and-socket* e processos anteriores dorsal e ventral; escamas anteriores muito grandes e de forma retangular, tornando-se menores e romboides posteriormente, porém todas delgadas; com exceção das escamas caudais, as demais são ornamentadas com sulcos e cristas; nas escamas anteriores e medianas do corpo e naquelas dos flancos, contam-se de cinco a nove cristas que se irradiam do centro ou da região anterior da superfície exposta da escama para o seu bordo posterior, onde formam, às vezes, forte crenulação; camada de ganoína, com exceção das pequenas escamas da base da nadadeira caudal, reduzida a pequenas porções esparsas na superfície exposta das escamas ou completamente ausente.

5.3. Descrição anatômica

Forma geral do corpo - "*Lepidotes*" *roxoi* é representado por três exemplares, sendo apenas o holótipo com o corpo parcialmente preservado, o qual atinge cerca de 1390 mm. O corpo de "*L.*" *roxoi* apresenta elevação pré-dorsal moderada. Os ossos dérmicos são grandes, ornamentados com sulcos e cristas. A cabeça de "*L.*" *roxoi* é pequena em relação ao comprimento total do exemplar. A órbita de "*L.*" *roxoi*, assim como a cabeça, é pequena e parcialmente preservada. As nadadeiras foram preservadas, sendo a dorsal localizada posteriormente à elevação pré-dorsal, entre as nadadeiras pélvicas e anal. Das nadadeiras pares, apenas a nadadeira peitoral esquerda foi preservada, assim como apenas uma nadadeira pélvica esquerda. Todas as nadadeiras preservadas apresentam fulcras basais e franjadas. As escamas são do tipo ganoide, de formato variado. O bordo posterior das escamas é ornamentado com sulcos, que se estendem até ¼ da porção posterior.

5.3.1. Ossos cranianos

Em "*L.*" *roxoi* foi preservada a região do teto craniano, onde foram observadas ornamentações em forma de sulcos e cristas. Estão presentes no teto craniano os ossos: frontal (FIGURA 15, Fr), parietal (FIGURA 15, Pa), dermopterótico (FIGURA 15, Dpt) e extraescapulares (FIGURA 15, Exc).

Os frontais encontram-se melhor preservados em DGM-429-P e são assimétricos. O frontal esquerdo é mais estreito que o direito, porém ambos estão quebrados em duas partes. Na porção posterior do frontal esquerdo é possível observar os poros do canal sensorial supraorbital, os quais atravessam a região central do frontal, alcançando o parietal. Apenas o frontal esquerdo foi preservado em DGM-423-P, enquanto que em DGM-422-P não há vestígios do osso. Embora parcialmente preservados, os frontais são os maiores ossos do teto craniano, cujo comprimento alcança cerca de três vezes a largura.

O parietal é parcialmente preservado em DGM-422-P, DGM-423-Pe DGM-429-P. Assim como os frontais, os parietais são formados por um par de ossos também assimétricos, retangulares, localizados posteriormente aos frontais e anteriormente ao dermopterótico. Entre os parietais existe uma sutura sinuosa, que alcança ambas as extremidades anterior e posterior desses ossos.

O dermopterótico é um osso de formato retangular, com margem ondulada. Está localizado posteriormente ao parietal e parcialmente preservado em DGM-422-P e DGM-423-P. Adicionalmente, em DGM-423-P o dermopterótico articula anteroposteriormente com o frontal.

Apenas um extraescapular foi preservado em DGM-422-P e DGM-423-P. Nesses exemplares, o extraescapular é de formato triangular e está localizado posteriormente ao dermopterótico. De acordo com o modo de preservação de DGM-422-P e de DGM-423-P, "*L.*" *roxoi* apresentava mais de um par de extraescapulares, pois há um fragmento de osso lateralmente posicionado ao identificado como extraescapular.

Em "*L.*" *roxoi* foi identificado apenas o nasal, parcialmente preservado em DGM-423-P e DGM-429-P. Em DGM-429-P os nasais são de formato irregular, porém em DGM-423-P era triangular.

5.3.2. Anel circum-orbital

O anel circum-orbital não foi totalmente preservado em nenhum dos exemplares, no entanto, era composto por: supraorbitais (FIGURA 11, So), infraorbitais (FIGURA 11, Io), dermoesfenótico (FIGURA 11, Dsf) e suborbitais (FIGURA 11, Sbo). Assim como os ossos do teto craniano, os ossos do anel circum-orbital são ornamentados com sulcos e cristas.

Os supraorbitais foram melhor preservados em DGM-422-P e DGM-423-P. Em ambos os exemplares os supraorbitais são dois ossos grandes, de formato retangular. De acordo com o formato dos ossos do anel circum-orbital, um terceiro supraorbital, o mais anterior, articularia com mais de um osso infraorbital, conforme observado em ambos os exemplares reconstituídos.

Assim como os supraorbitais, os infraorbitais foram preservados parcialmente em DGM-422-P, quatro ossos, e em DGM-423-P, três ossos. Os infraorbitais são retangulares, estreitos e, na porção mais ventral da órbita, há um osso maior que os demais. Não há infraorbitais anteriores preservados.

O dermoesfenótico foi preservado em DGM-422-P e DGM-423-P. É um osso retangular e presente na série orbital, porém não separa as séries supraorbital e infraorbital. O dermoesfenótico está localizado posteriormente ao anel circum-orbital, próximo ao supraorbital mais ventral.

Os suborbitais estãos dispostos em uma fileira e meia, posteriormente ao anel circum-orbital e anteriormente à série opercular. Os suborbitais são de tamanhos variados, sendo os maiores dispostos na fileira completa, a qual se estende desde o dermopterótico até parte da maxila superior, e os menores formando um mosaico, posicionados na porção mais dorsal da série suborbital.

5.3.3. Série opercular

A série opercular de "*L.*" *roxoi* é composta por: pré-opérculo, opérculo (FIGURA 15, Op), subopérculo (FIGURA 15, Sop) e interopérculo (FIGURA 15, Iop). Todos os ossos são ornamentados com cristas e sulcos.

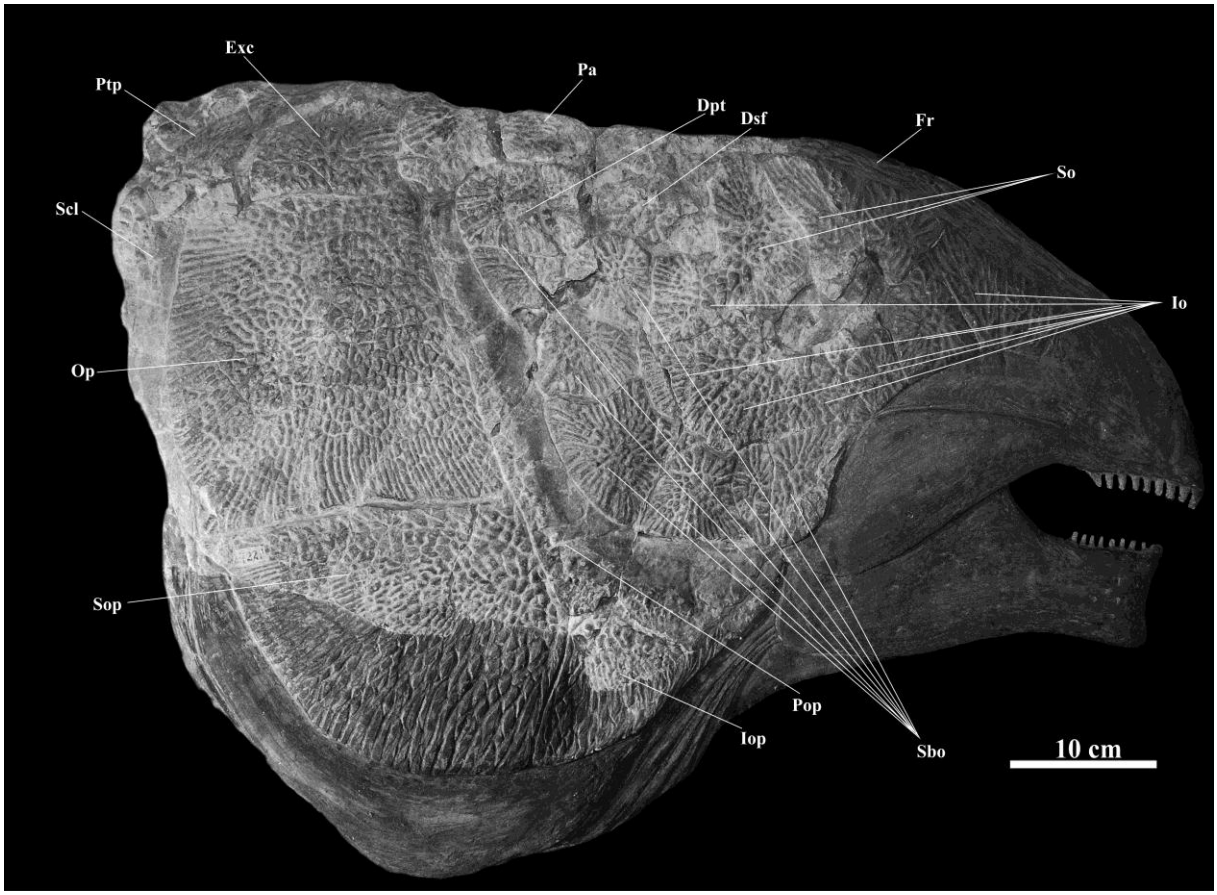
O pré-opérculo foi preservado totalmente em DGM-422-P e parcialmente em DGM-423-P. Tem o formato de "L" e há poros do canal sensorial pré-opercular passando a porção central. É o primeiro osso da série opercular, localizado posteriormente aos suborbitais.

O opérculo é o maior osso da série opercular, retangular, localizado posteriormente ao pré-opéculo, dorsalmente ao subopérculo e ventralmente aos extraescapulares. Preservado parcialmente em DGM-429-P e quase totalmente em DGM-422-P e DGM-423-P.

O subopérculo foi preservado em DGM-422-P (direito) e DGM-423-P (esquerdo). É um osso retangular, menor que o opérculo, localizado ventralmente ao opérculo e posteriormente ao pré-opérculo. O processo ascendente foi preservado em ambos os exemplares e é estreito e alongado, alcançando quase metade do comprimento do opérculo.

O interopérculo direito foi parcialmente preservado em DGM-422-P. É de formato triangular e tem o comprimento relativo ao tamanho do braço vertical do pré-opérculo.

Figura 15-Cabeça de "*Lepidotes*" *roxoi*, DGM 422-P.



Fonte: Fotografia de Rafael Silva, Coleção do MCT, 2012.

5.3.4. Maxila inferior

Embora ambos DGM-422-P e DGM-423-P estejam reconstituídos, apenas parte da maxila inferior foi preservada, a qual é representada pela porção mais posterior do denteloesplenial e parte do angular em DGM-429-P.

O dentaloesplenial foi parcialmente preservado em DGM-429-P. No exemplar há uma resconstituição do osso, porém apenas a porção mais posterior foi preservada, a qual articula posteriormente com o angular. Nem o processo coronoide nem os poros do canal sensorial mandibular foram preservados.

O angular foi parcialmente preservado em DGM-429-P. É grande e está articulado com a porção mais posterior do dentaloesplenial.

5.3.5. Supensório mandibular e arco hioide

Em "*L.*" *roxoi* a região do palato e do arco hioide são representadas por: um cerato-hial anterior e alguns raios branquiostégios.

O cerato-hial anterior foi parcialmente preservado em DGM-429-P. Apenas a porção posterior está preservada, a qual apresenta estrias finas e está anterodorsalmente posicionada aos raios branquiostégios.

Apenas em DGM-429-P foram preservados cerca de seis raios branquiostégios. São largos e encontram-se fragmentados.

5.3.6. Cintura escapular e nadadeiras peitorais

A cintura escapular de "*L.*" *roxoi* foi preservada em DGM-422-P e DGM-423-P e é constituída por: pós-temporal (FIGURA 15, Pst), supracleitro (FIGURA 15, Scl), cleitro (FIGURA 14) e pós-cleitro (FIGURA 14).

O pós-temporal está localizado posteriormente aos extraescapulares e dorsalmente ao supracleitro. São ossos triangulares e melhor observados em DGM-422-P. É possível observar poros do canal da linha lateral atravessando o osso.

O supracleitro foi preservado em DGM-422-P e DGM-423-P. Está localizado ventralmente ao pós-temporal, dorsalmente ao cleitro e posteriormente ao opérculo. O supracleitro é estreito e longo, com uma faceta articular na porção mais dorsal, a qual se articula com o pós-temporal.

O cleitro é um osso longo e estreito, em forma de crescente. Está localizado ventralmente ao supracleitro e posteriormente ao opérculo. A porção mais anterior do cleitro em DGM-422-P é ornamentada com tubérculos suaves.

Os ossos do pós-cleitro são observáveis apenas em DGM-422-P. São estreitos a alongados, localizados posteriormente ao cleitro e supracleitro e anteriormente às escamas anteriores.

As nadadeiras peitorais são vistas apenas em DGM-422-P (FIGURA 10), representadas por cerca de 12 raios a cintura escapular. Os raios das nadadeiras peitorais são compridos e lisos, com presença de fulcras franjadas.

5.3.7. Nadadeiras medianas

"*Lepidotes*" *roxoi* tem as nadadeiras parcialmente preservadas, observadas apenas no holótipo DGM-422-P, as quais foram reconstituídas.

A nadadeira dorsal (FIGURA 14) possui cerca de 18 raios, localizados posteriormente à elevação pré-dorsal. Os raios da nadadeira dorsal são longos, com presença de fulcras franjadas e estão localizados entre as nadadeiras pélvicas e anal.

A nadadeira anal (FIGURA 14) é formada por 15 raios, com fulcras franjadas, localizados mais próximos ao pedúnculo caudal. O início da nadadeira anal é em direção à metade posterior da nadadeira dorsal.

5.3.8. Cintura pélvica e nadadeiras

As nadadeiras pélvicas (FIGURA 14) são compostas por pelo menos 10 raios, mais curtos que os raios das nadadeiras peitorais. Estão localizadas na região ventral, anteriormente à origem da nadadeira dorsal e também foram observadas fulcras franjadas.

5.3.9. Nadadeira caudal

A nadadeira caudal (FIGURA 14) é do tipo heterocerca abreviada, com 25 raios, e presença de oito fulcras franjadas.

5.3.10. Escamas

Assim como as demais espécies do gênero, "*L.*" *roxoi* apresenta escamas do tipo ganoide, que recobrem quase o corpo todo, a não ser a região cefálica. As escamas estão dispostas em fileiras transversais, em sentido anterodorsal e posteroventral. Apenas o holótipo apresenta a organização das escamas no corpo do peixe, no qual contam-se o total de 52 fileiras de escamas, da porção posterior do pós-cleitro até o lobo superior da nadadeira caudal. De acordo com a fórmula de Westoll (1944), é:

$$\frac{29}{9 \quad 20 \quad 48} \; 52$$

Segundo a fórmula, a nadadeira dorsal está localizada na 29ª fileira de escamas, as nadadeiras peitorais estão localizadas na 1ª fileira de escamas, a nadadeira pélvica está localizada na 9ª fileira de escamas, a nadadeira anal na 20ª fileira de escamas e a nadadeira caudal encontra-se na 48ª fileira de escamas.

Assim como observado em "*L.*" *piauhyensis*, as escamas de "*L.*" *roxoi* também variam de tamanho. As escamas anteriores são retangulares, as da região dorsal e ventral são quadradas, as da região posterior são mais alongadas, assumindo a forma de losango. Em todas as escamas a camada de ganoína não é contínua, reduzida a pequenas porções da região posterior da escama ou mesmo ausente no bordo posterior. A porção posterior de todas as escamas, exceto as da região caudal, é ornamentada com cristas e sulcos. Essas cristas se originam desde a porção anterior ou do centro da escama, em direção à porção posterior.

Nas escamas isoladas, da região anterior, é possível observar os processos anteriores superior e inferior e a articulação *peg-and-socket*, suave na região dorsal das escamas. Na porção ventral das escamas, é possível observar a imbricação alta.

5.4. "*Lepidotes*" *alagoensis*

"*Lepidotes*" *alagoensis* Gallo, 2000

Holótipo: FPH 0120-V, parte e contraparte do crânio parcialmente preservado, mais parte da região pós-cefálica (FIGURA 16).

Localidade: São Miguel dos Campos, Alagoas.

Estratigrafia: Formação Morro do Chaves, Cretáceo Inferior (Barremiano) da Bacia Sergipe-Alagoas (CAMPOS NETO, LIMA e CRUZ, 2007).

Figura 16-“*Lepidotes*” *alagoensis*, Holótipo FPH 0120-V

Fonte: Modificado de Gallo (2000).

5.5. Diagnose emendada:

Lepisosteiforme com apenas a porção anterior do corpo preservada; ossos do crânio lisos; um par de extraescapulares; suborbitais anamésticos arranjados em fileira única; pré-opérculo com braço vertical alongado e estreito e braço horizontal curto; canal sensorial pré-opercular localizado na porção central do pré-opérculo; subopérculo largo e curto, com longo processo anterodorsal; opérculo hipertrofiado, tão alto quanto largo; opérculo e subopérculo com crenulação na região onde articulam entre si; apenas uma série de poros associados ao canal sensorial na maxila inferior; processo coronoide moderado; dentaloesplenial e maxila edentados; nadadeira peitoral com fulcras; escamas com articulação *peg-and-socket* larga e processo anterior dorsal em diagonal; escamas ganoides sem ornamentação na camada de ganoína, com bordo posterior marcado por denteações irregulares.

5.6. Descrição anatômica

Forma geral do corpo - "*Lepidotes*" *alagoensis* é representado por um exemplar parcialmente preservado, no qual são identificados ossos dérmicos e a série anterior de escamas. A cabeça está parcialmente completa e é formada por ossos sem ornamentação. As escamas anteriores são retangulares, com cobertura de ganoína contínua, porção posterior lisa e presença de denteações irregulares no bordo posterior. Apenas uma nadadeira peitoral foi preservada, com cerca de dez raios, fulcras basais e fulcras franjadas.

5.6.1. Ossos cranianos

O teto craniano de "*L.*" *alagoensis* não foi totalmente preservado, sendo possível analisar apenas parte do frontal e o dermopterótico. O parietal e os extraescapulares são representados apenas por impressões. Todos os ossos preservados não apresentam ornamentações.

O frontal foi parcialmente preservado, sendo possível analisar apenas a porção anterior. O restante do frontal é representado por impressão na rocha, a qual indica que era alongado. Na porção anteromedial, na região da órbita, o frontal é mais largo que nas extremidades. Articula-se anteriormente com o nasal, posteriormente com o parietal e ventralmente com o anel circum-orbital. Alguns vestígios do canal supraorbital foram observados próximos à extremidade do frontal.

O parietal é representado por impressão na rocha, de forma retangular, localizado posteriormente ao frontal e dorsalmente ao dermopterótico.

O dermopterótico é um osso aproximadamente triangular, localizado dorsoposteriormente ao anel circum-orbital, ventralmente ao parietal, anteriormente à série opercular. A porção mais anterior do dermopterótico articulava com a porção posteroventral do frontal.

Assim como o parietal, os extraescapulares são representados por impressões localizadas posteriormente ao parietal. Provavelmente eram de formato irregular e um par de ossos.

Em "*L.*" *alagoensis*, apenas foi preservado parcialmente um nasal. O nasal é um osso localizado anteriormente ao frontal. Tem formato de folha (*sensu* GALLO, 2000) e contem vestígios dos poros do canal supraorbital.

5.6.2. Anel circum-orbital

O anel circum-orbital de "*L.*" *alagoensis* foi parcialmente preservado, sendo possível observar supraorbitais, infraorbitais, dermoesfenótico e suborbitais. Assim como os ossos do teto craniano, o anel circum-orbital também não apresenta ornamentações.

Os supraorbitais são representados por três ossos retangulares, localizados ventralmente ao frontal. O supraorbital mais anterior está localizado próximo ao nasal.

Os infraorbitais estão na porção inferior do anel circum-orbital, porém pobremente preservados. O formato dos infraorbitais é retangular e são pequenos, num total de cinco ossos, localizados dorsalmente ao maxilar. Alguns infraorbitais preservaram poros do que provavelmente seria o canal sensorial infraorbital.

O dermoesfenótico é o único osso do anel circum-orbital melhor preservado em "*L.*" *alagoensis*. O dermoesfenótico é irregular e encontra-se deslocado no holótipo, localizado dorsalmente ao infraorbital mais ventral na porção inferior do anel circum-orbital. Há poros do canal sensorial infraorbital passando também pelo dermoesfenótico.

Em "*L.*" *alagoensis* foram preservados os suborbitais estão preservados e dispostos em fileira única, localizados posteriormente ao anel circum-orbital. Há, pelo menos, três ossos retangulares e de tamanhos variados.

5.6.3. Série opercular

A série opercular de "*L.*" *alagoensis* é representada por pré-opérculo, opérculo, subopérculo e interopérculo.

O pré-opérculo é largo e comprido, com formato de L, cujo braço horizontal é mais curto que o vertical. Há poros do canal sensorial pré-opercular na extremidade anterior do pré-opérculo.

O opérculo é um osso localizado posteriormente ao pré-opérculo, dorsalmente ao subopérculo e ventralmente à impressão do parietal. Em "*L.*" *alagoensis* o opérculo está

fragmentado nas extremidades, porém aparentemente é quadrado, com uma borda posterior convexa.

O subopérculo é retangular, localizado ventralmente ao opérculo e posteriormente ao pré-opérculo e interopérculo. A largura do subopérculo é correspondente à largura do opérculo e o processo ascendente está preservado. O processo ascendente é longo e estreito próximo à extremidade, o qual alcança cerca de metade da altura do opérculo.

O interopérculo é representado por uma impressão triangular, localizada posteroventralmente ao braço inferior do pré-opérculo.

5.6.4. Maxila superior

Em "*L.*" *alagoensis*, a maxila superior é representada apenas pelo maxilar, único osso preservado.

O maxilar é um osso longo, estreito e edentado. A porção mais anterior é larga se inicia posteriormente à órbita. A porção posterior da maxila articula com o processo coronoide do dentaloesplenial e o angular.

5.6.5. Maxila inferior

No exemplar estudado, só foram preservados o dentaloesplenial e o angular como representantes da maxila inferior.

O dentaloesplenial é o maior osso da maxila inferior. Foram preservados cerca de seis poros do canal sensorial mandibular, os quais formam uma única fileira. O processo coronoide é suave, formando uma moderada elevação. O dentaloesplenial aparenta ser edentado, pois não apresenta evidências de que dentes marginais poderiam ter existido no osso.

Há um osso localizado dorsoposteriormente ao dentaloesplenial, aqui interpretado como angular. O angular está localizado na direção do processo coronoide do dentaloesplenial e provavelmente era um osso pequeno.

5.6.6. Cintura escapular e nadadeiras peitorais

Apenas uma nadadeira peitoral foi parcialmente preservada em "*L.*" *alagoensis*. É composta por, pelo menos, dez raios longos e estreitos, além de cerca de três fulcras basais preservadas e fulcras franjadas.

5.6.7. Escamas

Em "*L.*" *alagoensis* as escamas são do tipo ganoide. Foram preservadas apenas as escamas preservadas anteriores e de formato retangular. A camada de ganoína na porção posterior das escamas é contínua e sem ornamentação. O bordo posterior das escamas apresenta-se denteações irregulares. As escamas de "*L.*" *alagoensis* são dotadas de articulação do tipo *peg-and-socket* larga. Adicionalmente, as escamas de "*L.*" *alagoensis* apresentam apenas o processo anterior dorsal, direcionado diagonalmente e curto.

A fórmula de Westoll (1944) não foi aplicada em "*L.*" *alagoensis*, pois foram preservadas apenas as escamas anteriores.

5.7. "Lepidotes" wenzae

"*Lepidotes*" *wenzae* Brito e Gallo, 2003

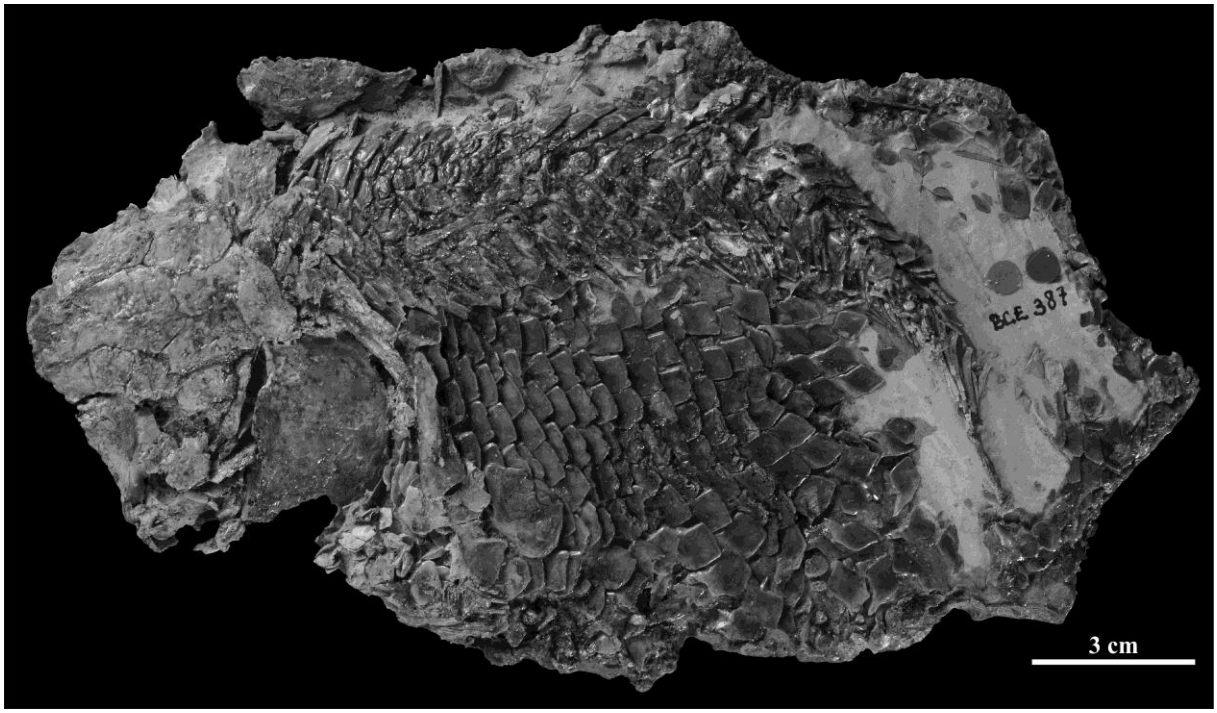
Holótipo: MNHN.F.BCE 387, espécime faltando parte rostral do crânio, porção posterior do corpo e nadadeiras (FIGURA 17).

Parátipo: MN4791-V, espécime faltando alguns ossos dérmicos, nadadeiras pares e anal.

Localidade: Santana do Cariri, Ceará.

Estratigrafia: Formação Santana, Cretáceo Inferior (Aptiano-Albiano) da Bacia do Araripe (ASSINE, 2007).

Figura 17-“*Lepidotes*” *wenzae*, Holótipo MNHN.F.BCE387



Fonte: Fotografia de Philippe Loubry, MNHN, 2015

5.8. Diagnose emendada:

Semionotiforme faltando nadadeiras pélvicas e anal e alguns ossos dérmicos; elevação pré-dorsal moderada; crânio com cerca de 33% do comprimento do corpo; ossos dérmicos ornamentados com tubérculos de ganoína distantes entre si; um par de extraescapulares suturados entre si ao longo da linha sagital; subopérculo com processo ascendente curto; opérculo quase tão longo quanto largo; três pós-cleitros; maxila forte e com dentes; maxila inferior com dois canais sensoriais longitudinais; hiomandíbula em formato de machado; escamas ganoides, com articulação *peg-and-socket* reduzida e processos anteriores dorsal e ventral robustos e alongados; escamas sem ornamentação na camada de ganoína, com bordo posterior liso.

5.9. Descrição anatômica

Forma geral do corpo - “*Lepidotes*” *wenzae* é proveniente do Aptiano-Albiano da Bacia do Araripe. A espécie é representada por dois exemplares parcialmente preservados,

faltando nadadeiras pélvicas e anal e alguns ossos dérmicos. Aparentemente o corpo de "*L.*" *wenzae* possuía elevação pré-dorsal moderada. Os ossos dérmicos preservados são ornamentados com tubérculos, os quais apresentam certa distância entre si nos ossos. A anel circum-orbital não foi completamente preservado em nenhum dos exemplares de "*L.*" *wenzae*, assim como os ossos da maxila inferior. As escamas de "*L.*" *wenzae* são do tipo ganoide, sem ornamentações na porção posterior e bordo posterior liso. Os processos anteriores das escamas estão preservados e são robustos e alongados. A articulação *peg-and-socket* está presevada e é reduzida.

5.9.1. Ossos cranianos

Em "*L.*" *wenzae* o teto craniano é representado pelos frontais (FIGURA 18, Fr), parietais (FIGURA 18, Pa), dermopterótico (FIGURA 18, Dpt) e extraescapulares (FIGURA 18, Exc).

Os frontais foram preservados na porção central e posterior, melhor preservados em MNHN.F.BCE387. O frontal esquerdo é mais largo que o frontal direito, porém ambos apresentam ornamentação-sob a forma de tubérculos. A porção posterior do frontal esquerdo é mais larga que a porção central, a qual se aticula com o anel circum-orbital. O frontal direito apresenta-se fragmentado e menos tubérculos em relação ao frontal esquerdo. Estão articulados posteriormente com os parietais e lateroposteriormente ao dermoptérotico.

Os parietais também são melhor preservados em MNHN.F.BCE387. São ossos assimétricos, com uma sutura sinuosa entre eles. Estão articulados anteriormente com os frontais e lateralmente com o dermopterótico.

O dermopterótico de "*L.*" *wenzae* é representado por apenas um osso esquerdo em MNHN.F.BCE387. É retangular, com bordas irregulares e está localizado ventralmente ao parietal esquerdo e laterposteriormente ao frontal esquerdo e à série supraorbital.

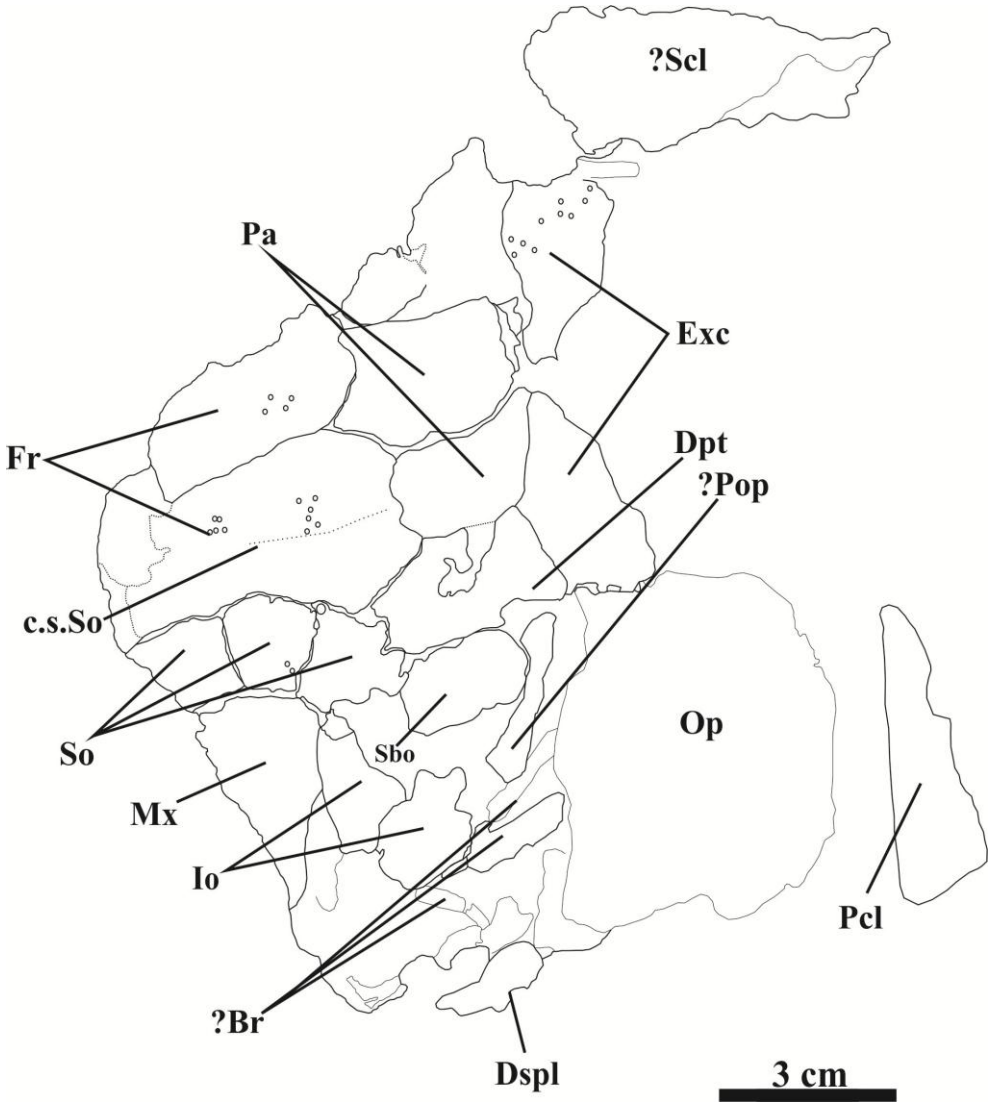
Um par de extraescapulares foi preservado em MNHN.F.BCE 387. Os extraescapulares são retangulares, localizados posterolateralmente aos parietais. São observáveis alguns tubérculos ornamentando o extraescapular.

O rostral foi preservado em MN 4791-V e é um osso central aos antorbitais. É estreito e curto, na porção mediana da cabeça de "*L.*" *wenzae*.

Os antorbitais são estreitos, também preservados em MN 4791-V, em formato de crescente, localizados um em cada lado do rostral. Os braços verticais dos antorbitais

circundam os processos nasais dos pré-maxilares, porém não entram em contato com os frontais.

Figura 18-"*Lepidotes*" *wenzae*, desenho do holótipo MNHN.F.BCE 387.



Fonte: Autoria própria, 2016.

Em ambos os exemplares MNHN.F.BCE387 e MN 4791-V (FIGURA 19) foram observados autoesfenótico, epioccipital (FIGURA 19, Ep), exocciptal (FIGURA 19, Exo), orbitoesfenoide (FIGURA 19, Obf), paraesfenoide (FIGURA 19, Psf) e vômer.

O autoesfenótico é observável em MN 4791-V. Está localizado mais internamente, porém na altura da localização do dermopterótico. É de formato piramidal (*sensu* BRITO e GALLO, 2003).

O epioccipital é um osso pequeno, de formato irregular, localizado ventralmente ao exocciptal em MNHN.F.BCE387. Na porção mais central do osso, o epiótico é mais estreito que nas extremidades. Adicionalmente, as extremidades são mais largas e voltadas para a mesma direção, em formato de crescente.

O exocciptal é de formato irregular, maior e dorsalmente localizado ao epiótico em MNHN.F.BCE387. Há uma série de poros na porção posterolateral do exocciptal, marcando os nervos occipitais.

O orbitoesfenoide está localizado anterolateralmente ao metapterigoide em MNHN.F.BCE387. É um osso de formato irregular, robusto e grande. A porção mais distal do orbitoesfenoide possui um formato de Y, enquanto que a porção mais proximal é mais estreita.

O paraesfenoide é visto em MNHN.F.BCE387, um osso alongado e estreito, porém fragmentado próximo à extremidade posterior.

O vômer só pode ser observado em MN 4791-V. Pela posição na qual foi observado, "*L.*" *wenzae* possuía vômer ímpar. No vômer há cerca de cinco dentes viliformes, sendo o último ornamentado com estrias.

5.9.2. Anel circum-orbital

O anel circum-orbital foi parcialmente preservado no exemplar MNHN.F.BCE387. Em "*L.*" *wenzae* a anel circum-orbital é representada por supraorbitais, infraorbitais, dermoesfenótico e suborbitais, todos com alguns tubérculos preservados.

Os supraorbitais são representados por apenas dois ossos preservados. Ambos apresentam ornamentação em forma de tubérculos densos. Os supraorbitais são retangulares e estão localizados ventralmente ao frontal esquerdo.

Os infraorbitais são representados por dois ossos de formato irregular e tamanhos diferentes. Um infraorbital está localizado imediatamente após o dermoesfenótico, enquanto que o segundo infraorbital preservado está localizado na porção inferior do anel circum-orbital. No infraorbital mais inferior é possível notar alguns poros do canal sensorial infraorbital.

O dermoesfenótico é um osso quadrado, localizado posteriormente à série supraorbital.

5.9.3. Maxila superior

A maxila superior de "*L.*" *wenzae* foi preservada em MNHN.F.BCE387 e MN 4791-V. São observáveis pré-maxilar e maxilar.

O pré-maxilar foi preservado em MN 4791-V. O osso está pobremente preservado, porém foi possível observar processos nasais longos. Apenas um dente foi preservado no pré-maxilar, de formato estiliforme.

O maxilar foi observado em MNHN.F.BCE387 e MN 4791-V. Em MNHN.F.BCE387 é um osso longo e largo, sem presença de dentes. No entanto, no exemplar MN 4791-V há cerca de onze dentes pequenos e dispostos em fileira ao longo do maxilar. Os dentes maxilares são afiados, aproximadamente cônicos e expandidos distalmente.

5.9.4. Maxila inferior

A maxila inferior de "*L.*" *wenzae* foi parcialmente preservada em MNHN.F.BCE387 e MN 4791-V, representada apenas por dentaloesplenial (FIGURA 18, Dspl) e angular.

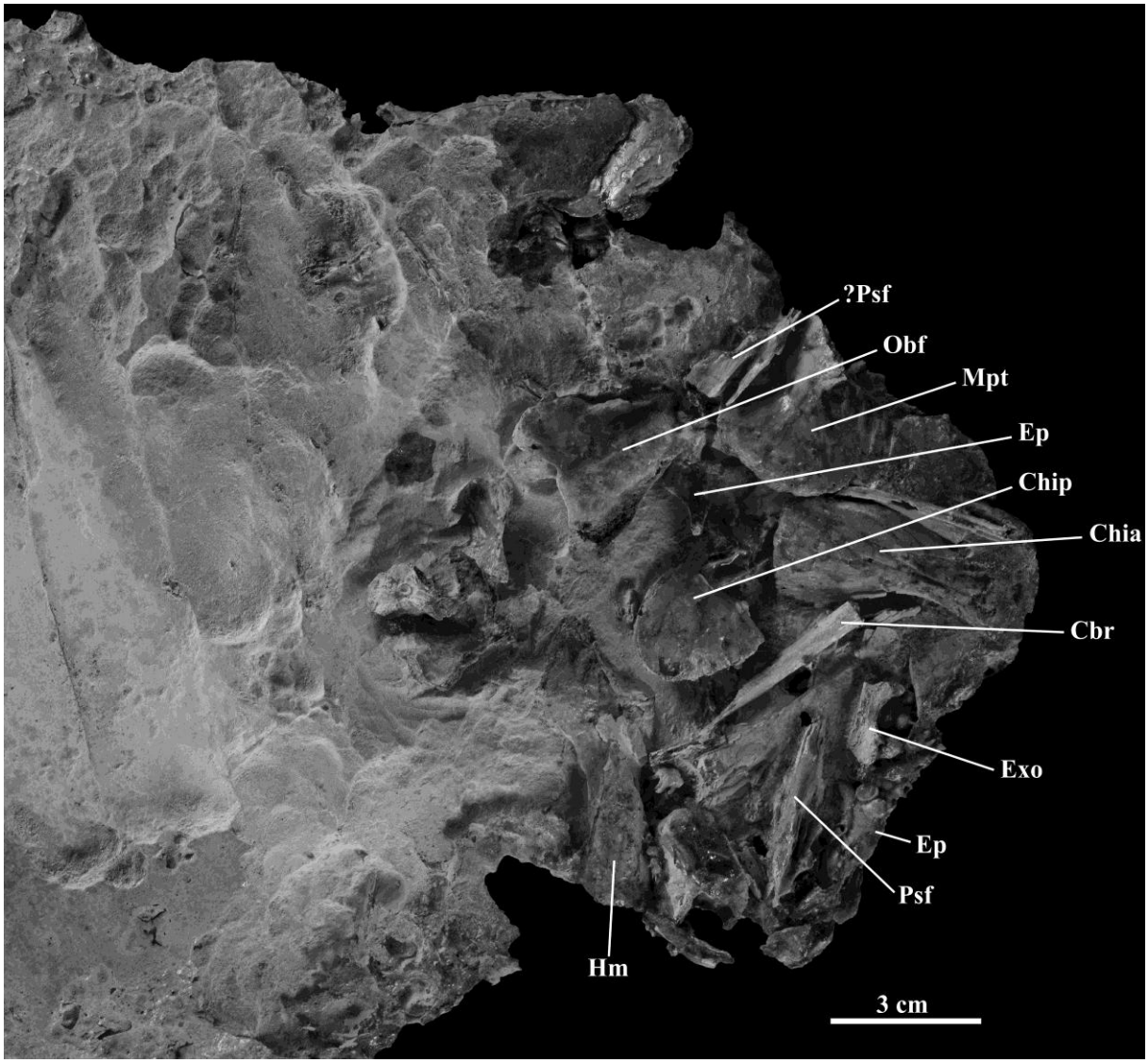
O dentaloesplenial é um osso longo, com cerca de sete dentes estiliformes preservados. Os dentes estão dispostos em fileira única. Foi preservado o processo coronoide, alto e largo, na porção posterior do dentaloesplenial. No dentaloesplenial foram preservados cerca de nove poros do canal sensorial mandibular. Na porção anterior do dentaloesplenial os poros estão disponíveis em duplas, enquanto que na porção central e posterior os poros do canal sensorial mandibular estão dispostos em fileira única, alcançando o angular.

O angular está parcialmente preservado e localizado posteriormente ao dentaloesplenial. Está articulado na porção mais próxima ao processo coronoide do dentalosesplenial.

5.9.5. Suspensório mandibular e arco hioide

Os ossos do supensório e arco hioide estão parcialmente preservados em MNHN.F.BCE387. Os ossos estão isolados e dispostos em vista oposta aos ossos dérmicos e escamas de "*L.*" *wenzae*. Em MNHN.F.BCE387 foram preservados cerato-hial anterior e posterior, hiomandibular e metapterigoide (FIGURA 18).

Figura 18-Região do palato de "*Lepidotes*" *wenzae*, holótipo MNHN.F.BCE 387



Nota: Exemplar em vista ventral.
Fonte: Fotografia de Philippe Loubry, MNHN, 2015

O cerato-hial anterior e o posterior foram quase completamente preservados. O cerato-hial anterior é maior que o cerato-hial posterior, com uma porção central mais estreita e as extremidades mais largas. Além disso, a porção mais anterior do cerato-hial anterior encontra-se fragmentada, porém é possível notar que é menor em relação à porção mais posterior. O cerato-hial posterior é menor que o cerato-hial anterior, em forma de leque. A porção que entra em contato com a porção posterior do cerato-hial anterior é mais estreita e alongada, ligeiramente afastada do cerato-hial anterior.

O hiomandibular está quebrado numa das extremidades, porém é um osso estreito e alongado, com a extremidade larga preservada. Está próximo ao cerato-hial posterior.

O metapterigoide é um osso em forma de leque, com a porção posterior mais estreita, porém mais destacado que o observado na porção posterior do cerato-hial posterior. O metapterigoide está localizado ventralmente à porção mais posterior do cerato-hial anterior.

5.9.6. Série opercular

A série opercular de "*L.*" *wenzae* encontra-se preservada em ambos os exemplares, composta por pré-opérculo (FIGURA 18, Pop), opérculo (FIGURA 18, Op), subopérculo e interopérculo.

O pré-opérculo foi preservado em MN 4791-V e parcialmente preservado em MNHN.F.BCE 387. Em MN 4791-V é estreito e em forma de "L", com um braço maior vertical e um braço menor horizontal. Já em MNHN.F.BCE 387 o pré-opérculo está representado por uma pequena parte da porção anterior. Aparentemente o pré-opérculo tinha ornamentação em forma de tubérculos, assim como os demais ossos dérmicos de "*L.*" *wenzae*.

O opérculo é o maior osso da série opercular, de formato retangular e localizado posteriormente ao pré-opérculo. O opérculo foi preservado em ambos os exemplares, porém vestígios de ornamentação sob a forma de tubérculos são vistos na porção ventral de MNHN.F.BCE 387.

O subopérculo foi preservado apenas em MN 4791-V. O subopérculo é retangular, ventralmente localizado ao opérculo, alcançando menos que a metade da altura do opérculo. O processo ascendente do subopérculo foi preservado, largo na porção mais próxima ao subopérculo e mais estreito na extremidade. A altura do processo ascendente do subopérculo alcança menos que a metade da altura do opérculo.

Assim como o subopérculo, o interopérculo foi preservado apenas no exemplar MN 4791-V. O interopérculo está localizado ventralmente ao braço horizontal do pré-opérculo, alcançando o mesmo comprimento.

5.9.7. Cintura escapular e nadadeiras peitorais

A cintura escapular foi preservada em ambos os exemplares de "*L.*" *wenzae.* A estrutura é representada nos exemplares por pós-temporal, supracleitro, cleitro e pós-cleitro.

O pós-temporal foi observado apenas em MN 4791-V. É um osso pequeno, localizado posteriormente aos extraescapular e dorsalmente ao supracleitro.

O supracleitro foi preservado em ambos os exemplares. Está localizado ventralmente ao pós-temporal. Em MNHN.F.BCE 387 o supracleitro encontra-se deslocado da cintura escapular. Na porção dorsal do supracleitro há uma faceta para articulação com o pós-temporal.

O cleitro foi observado apenas em MNHN.F.BCE 387. É um osso estreito e alongado, em forma de crescente. Está localizado ventralmente ao supracleitro.

Em MN 4791-V foram preservados três pós-cleitros. O superior é o maior dos três ossos, de formato alongado e estreito, enquanto que os outros dois pós-cleitros são menores e quadrados. Estão localizados anteriormente à primeira série de escamas.

Apenas a nadadeira peitoral esquerda foi preservada, representada por cerca de três fulcras basais e nove raios.

5.9.8. Nadadeira mediana

A nadadeira dorsal está localizada após da elevação pré-dorsal. É uma nadadeira considerada curta, com sete raios.

5.9.9. Nadadeira caudal

A nadadeira caudal tem três fulcras basais e 14 raios preservados. Os raios da nadadeira caudal são curtos e formam uma cauda arredondada.

5.9.10. Escamas

As escamas de "*L.*" *wenzae* estão quase totalmente preservadas em MNHN.F.BCE 387 e MN 4791-V. Em MNHN.F.BCE 387 foram contabilizadas 18 fileiras transversais de escamas, enquanto que em MN 4791-V foram observadas 27 fileiras transversais. Entretanto,

devido ao modo de preservação de ambos os exemplares, não foi possível aplicar a fórmular de Westoll (1944).

"*Lepidotes*" *wenzae* tem escamas do tipo ganoide, com camada de ganoína lisa e contínua, sem ornamentações na porção posterior e bordo posterior liso. Assim como nos demais exemplares brasileiros articulados, as escamas de "*L.*" *wenzae* variam o formato de acordo com o posicionamento no corpo do organismo. As escamas anteriores são retangulares, enquanto que as mediais são quadrangulares e as caudais losangulares. As escamas dorsais são triangulares, com a porção posterior mais afilada em relação à porção anterior, mas não chegam a formar um espinho. Em MNHN.F.BCE 387 algumas escamas mediais estão isoladas, sendo possível notar que elas possuem a articulação *peg-and-socket* reduzida. Foi observado também que as escamas possuem ambos os processos anteriores preservados, sendo o processo anterior dorsal direcionado diagonalmente e maior que o processo anterior ventral, o qual está direcionado horizontalmente.

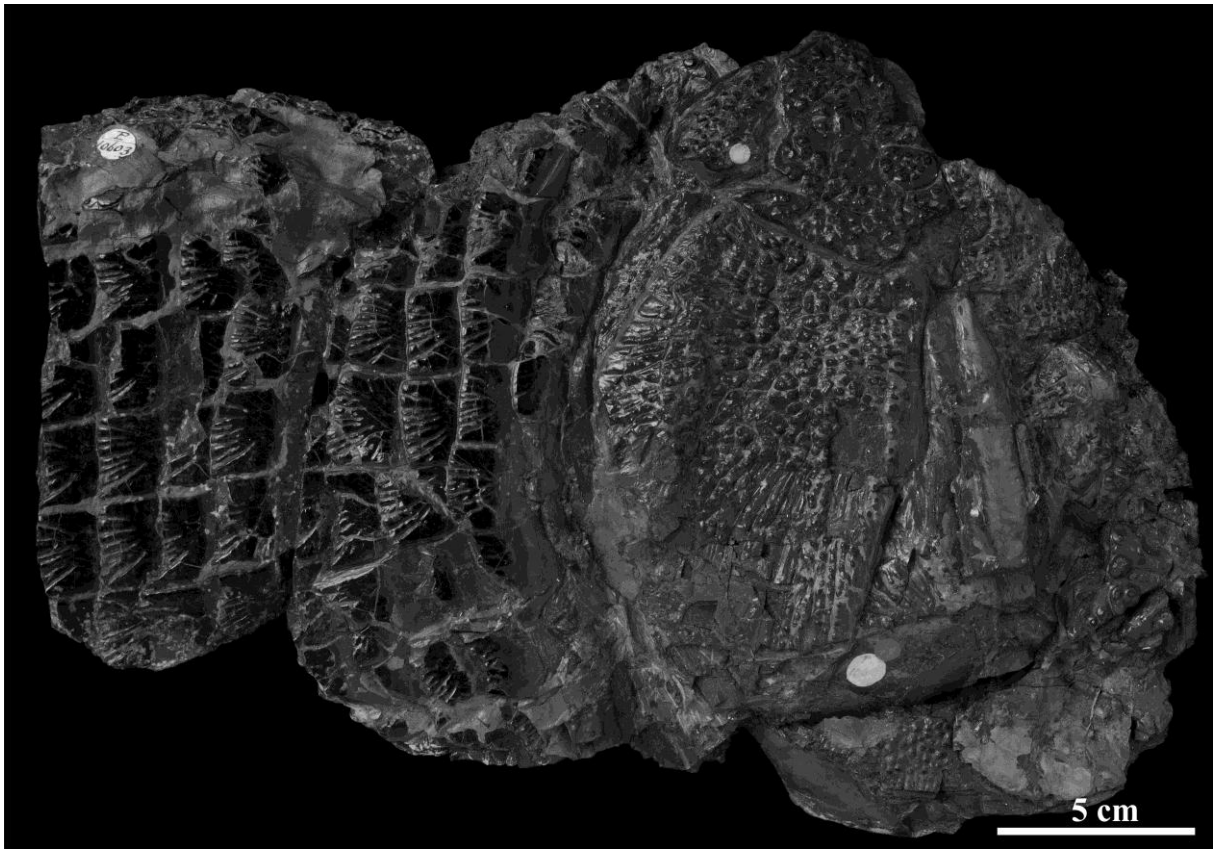
5.10. "*Lepidotes*" *souzai*

"*Lepidotes*" *souzai* Woodward, 1908

Lepidotes llewellyni (Woodward, 1888)

Holótipo: BMNH P 10603, crânio incompleto, com parte anterior do corpo (FIGURA 20)
Localidade: Ilhéus, Bahia.
Estratigrafia: Ilhéus, Eocretáceo (Hauteriviano-Barremiano) da Bacia Almada (GONTIJO *et al.*, 2007).

Figura 20-"*Lepidotes*" *souzai*, Holótipo BM(NH) P 10603



Fonte: Fotografia de Kevin Webb, NMUK, 2016.

5.11. Diagnose emendada:

Semionotiforme representado por porção anterior do corpo incompleta; ossos dérmicos e escamas ornamentados com tubérculos robustos; dois pares de extraescapulares assimétricos; escamas ganoides com articulação *peg-and-socket* bem marcada e processos anteriores dorsal e ventral; escamas com camada de ganoína descontínua, entrecortada por seis a oito sulcos que se estendem até a metade da porção posterior; algumas escamas com presença de estreitas a largas cristas entre estes sulcos, por vezes com grandes tubérculos; escamas na parte mais posterior do tronco ainda mais fortemente tuberculadas.

5.12. Descrição anatômica

Forma geral do corpo - "*Lepidotes*" *souzai* é um táxon representado por um único exemplar parcialmente preservado, com associação de alguns ossos dérmicos e da cintura escapular com escamas anteriores. Os ossos dérmicos são grandes e ornamentados com tubérculos robustos de ganoína. Tubérculos de ganoína também foram observados nas escamas de "*L.*" *souzai*. As escamas são grandes e retangulares, com camada de ganoína descontínua na porção posterior. O bordo posterior das escamas é ornamentado com sulcos, os quais se estendem até a metade da porção posterior. Foi observada a articulação *peg-and-socket* bem marcada nas escamas. Adicionalmente, as escamas de "*L.*" *souzai* possuem processos anteriores dorsal e ventral preservados.

5.12.1. Ossos cranianos

Em "*L.*" *souzai* foi observado apenas parte do frontal, o dermopterótico e extraescapulares como representantes do teto craniano.

O frontal está fragmentado em muitos pedaços menores. No entanto, é notável a ornamentação dos tubérculos robustos de ganoína.

O dermopterótico é um osso de formato retangular, assim como o frontal, ornamentado com tubérculos robusto de ganoína. Está localizado lateroposteriormente ao frontal e coberto anteroventralmente pos um suborbital.

Três ossos extraescapulares foram observados em "*L.*" *souzai*, um mediano e dois lateriais. Todos são ornamentados com tubérculos de ganoína e estão localizados posteriormente ao dermopterótico, anteriormente ao pós-temporal e ventralmente ao opérculo.

5.12.2. Anel circum-orbital

Apenas alguns ossos suborbitais foram preservados. Os suborbitais são ornamentados com tubérculos de ganoína. Todos são de formato retangular, porém alguns estão sobrepostos e não é possível estimar a quantidade de ossos que formam a série.

5.12.3. Série opercular

Em "*L.*" *souzai* a série opercular é representada por pré-opérculo, opérculo, subopérculo e interopérculo.

O pré-opérculo foi identificado pelo braço vertical, o qual apresenta poros do canal sensorial pré-opercular na porção dorsal do osso. Está localizado posteriormente aos suborbitais e anteriormente ao opérculo e subopérculo. O pré-opérculo é ornamentado com tubérculos robustos de ganoína. No entanto, os tubérculos encontram-se desgastados.

O opérculo é um osso de formato quadrado, tão alto quanto longo, localizado posteriormente ao pré-opérculo, dorsalmente ao subopérculo, ventralmente aos extraescapulares e anteriormente à cintura escapular. O opérculo também apresenta ornamentação com tubérculos em toda a superfície exposta.

O subopérculo é um osso localizado ventralmente ao opérculo, posteriormente ao pré-opérculo e anteriormente à cintura escapular. O subopérculo encontra-se fragmentado em vários pedaços na porção posteroventral e quebrado em duas partes na porção anterior, porém é possível notar presença de ornamentação com tubérculos. O processo ascendente foi preservado e é largo próximo à base e mais fino na extremidade terminal. O processo ascendente do subopérculo é longo e alcança quase toda a altura do opérculo.

O interopérculo está fragmentado, porém também é possível notar a presença de tubérculos. Está localizado ventralmente ao pré-opérculo e anteriormente ao subopérculo. Não é possível afirmar o formato do interopérculo, pois parte da superfície exposta está coberta pelo braço vertical do pré-opérculo.

5.12.4. Cintura escapular

A cintura escapular de "*L.*" *souzai* encontra-se preservada e foram identificados os ossos pós-temporal, supra-cleitro, cleitro e pós-cleitro.

O pós-temporal está localizado posteriormente aos extraescapulares e dorsalmente ao supracleitro. Assim como os outros ossos observados em "*L.*" *souzai*, o pós-temporal é ornamentado com tubérculos robustos. É de formato triangular e foram observados poros do canal da linha lateral na porção central do osso. Na porção que tem contato com o supracleitro, o pós-temporal tem uma reentrância pequena.

O supracleitro é um osso quase triangular, com a porção dorsal mais larga que a porção ventral. É ornamentado com tubérculos maiores na porção dorsal, enquanto que tubérculos menores foram observados na porção ventral. Está localizado ventralmente ao pós-temporal, posteriormente ao opérculo dorsalmente ao cleitro e anteriormente às escamas anteriores.

O cleitro é um osso em formato de crescente, fragmentado na porção ventral e sem ornamentações. Está localizado lateroventralmente ao supracleitro.

O pós-cleitro é representado por três ossos fragmentados e sem ornamentação, localizados posteriormente ao cleitro e supracleitro.

5.12.5. Escamas

Em "*L.*" *souzai* foram preservadas apenas as escamas da região anterior. As escamas estão dispostas em fileiras transversais, porém não foi possível aplicar a fórmula de Westoll (1944), pois não foram preservadas escamas das demais regiões do corpo nem nadadeiras no exemplar analisado. As escamas de "*L.*" *souzai* são do tipo ganoide. A porção posterior tem camada de ganoína descontínua e é ornamentada com tubérculos e sulcos. Os sulcos têm início na região anterior da porção posterior das escamas, seguem até o bordo posterior, dando um aspecto de bordo posterior ondulado. É possível observar a presença dos processos anteriores ventral e dorsal. O processo anterior mais dorsal é maior e em posição diagonal em relação ao processo anterior mais ventral. A articulação *peg-and-socket* é acentuada em relação ao tamanho das escamas de "*L.*" *souzai*.

5.13. "Lepidotes"mawsoni

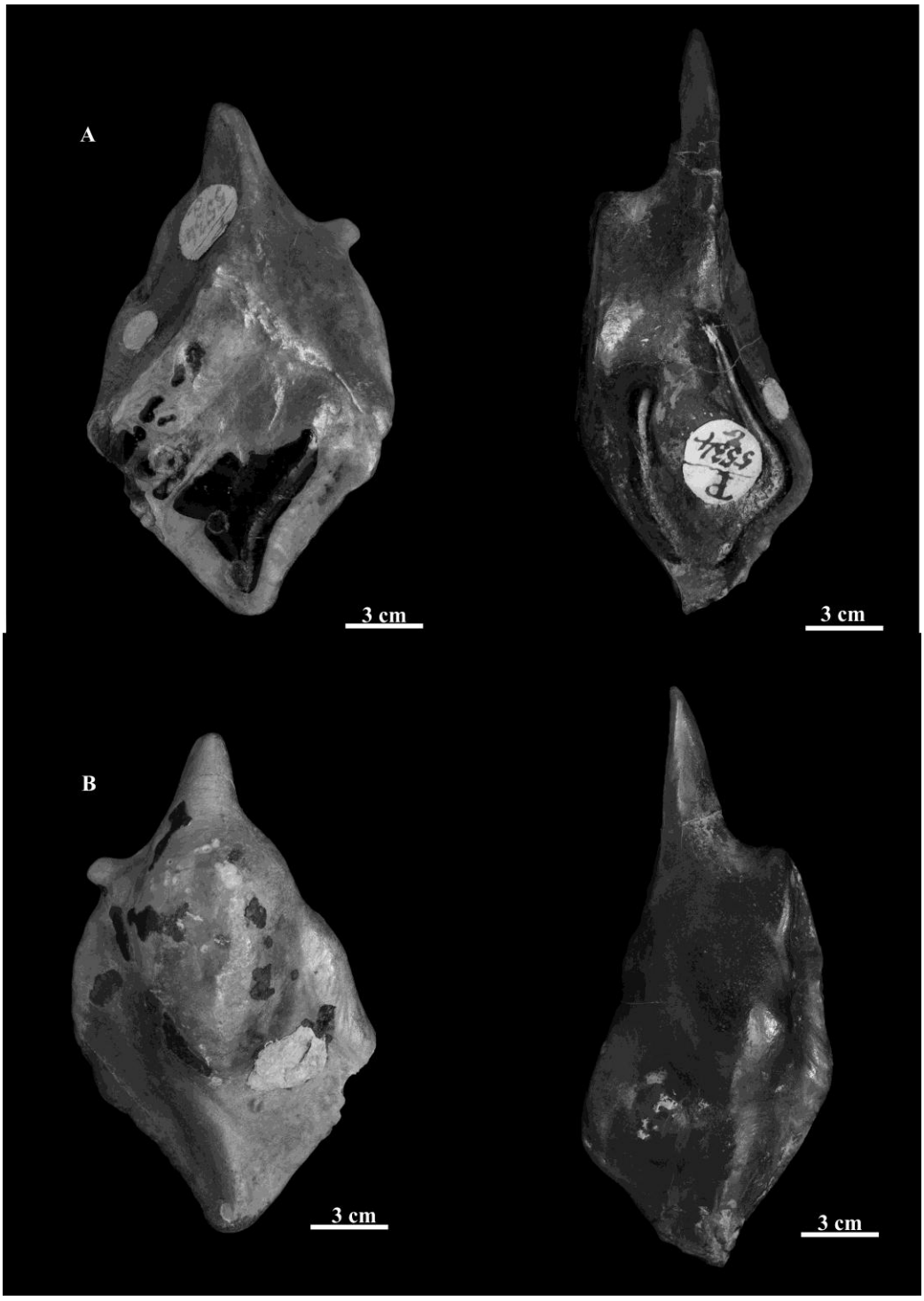
"*Lepidotes*" *mawsoni* Woodward, 1888

?*Lepidotes* sp. – Alport (1860)

Holótipo: BH(NH) P 5534 a,b, escamas isoladas (FIGURA 21).
Localidade: Salvador, Bahia.

Estratigrafia: Formações Pojuca, Candeias e Maracangalha, Eocretáceo (Berriasiano-Hauteriviano) da Bacia do Recôncavo (SILVA *et al*., 2007).

Figura 21-"*Lepidotes*" *mawsoni*. Holótipo BM(NH) P 5334.



Legenda: (A) Vista dorsal; (B) Vista ventral

Fonte: Fotografia de Kevin Webb, NMUK, 2016.

5.14. Diagnose emendada:

Peixe caracterizado por escamas anteriores e dentes isolados; dentes grandes, arredondados e de coroa achatada; escamas grandes e muito espessas, com uma marcante excrescência na face interna; zona de imbricação bem evidenciada em todas as escamas; porção posterior das escamas com ganoína descontínua e entrecorcada por sulcos e cristas largos e pouco numerosos, que se estendem da metade da porção posterior até o bordo posterior; organização histológica lepisosteoide; camada de ganoína pouco espessa em relação à placa óssea basal (proporção 1:9); canalículos de Williamson muito numerosos, longos e não-ramificados atravessam a placa basal, alguns ultrapassando o limite ganoína-placa basal; contato entre ganoína e placa basal plano no centro, passando a levemente serrilhado nas bordas da escama; numerosos osteócitos entre as lamelas ósseas; grande concentração de fibras de Sharpey na placa basal.

5.15. Descrição anatômica

"*Lepidotes*" *mawsoni* é um táxon representado por dentes e escamas isolados. As escamas são do tipo ganoide, com camada de ganoína descontínua, ornamentada com sulcos. As escamas têm articulação *peg-and-socket* reduzida e o processo anterior dorsal é maior que o ventral. Na porção ventral das escamas tem uma excrescência grande.

6.15.1 Dentes

Os dentes de "*L.*" *mawsoni* foram preservados apenas no exemplar BM(NH) P 412. Foram identificados oito dentes isolados, de coloração amarronzada e formato arredondado. Os dentes são grandes e com coroa achatada.

6.15.2 Escamas

"*Lepidotes*" *mawsoni* é representado por uma série de escamas isoladas. As escamas são grandes, de formato variado. Pelo fato de "*L.*" *mawsoni* ser representado por escamas isoladas, não é possível aplicar a fórmula de Westoll (1944). No entanto, escamas de formato mais retangular pertenciam à porção anterior do corpo do peixe, enquanto que as de formato quadrado pertenciam à região medial e as losangulares pertenciam à região mais posterior.

As escamas de "*L.*" *mawsoni* apresentam na porção posterior camada de ganoína descontínua, devido à presença de ornamentação em forma de sulcos. Os sulcos começam na metade da região posterior da porção posterior, indo até o final das escamas, dando um aspecto de bordo ondulado às escamas.

Por se tratar de escamas isoladas, é possível observar detalhes da porção anterior e face ventral em "*L.*" *mawsoni*. Algumas escamas preservaram ambos os processos anteriores, os quais são horizontalmente direcionados e apresentam o mesmo tamanho, com a extremidade anterior mais fina em relação à extremidade posterior. A articulação *peg-and-socket* é observável nas escamas das regiões anterior (retangulares) e medial (quadrangulares), porém a área do *socket* é suave. Na face ventral há uma excrescência grande, localizada na porção posterior das escamas.

5.16. "*Lepidotes*" *dixseptiensis*

"*Lepidotes*" *dixseptiensis* Silva Santos, 1963

Holótipo: DGM 675-P, escamas isoladas (FIGURA 22).

Localidade: Mossoró, Rio Grande do Norte.

Estratigrafia: Formação Jandaíra, Neocretáceo (Turoniano-Campaniano) da Bacia Potiguar (PESSOA NETO *et al.*, 2007).

Figura 22-“*Lepidotes*” *dixseptisensis*, holótipo DGM 675-P

Fonte: Fotografia de Regiana Salgado, Coleção do MCT, 2015

5.17. Diagnose emendada:

Peixe caracterizado por escamas espessas, com forte excrescência em vista ventral; processos anteriores dorsal e ventral anteriores reduzidos; presença de uma concavidade, por vezes acentuada, na porção posterior; camada de ganoína contínua, ornamentada por

pontuações numerosas. Organização histológica lepisosteoide; camada de ganoína mais espessa que a placa óssea basal (proporção 1:6); canalículos de Williamson com baixa densidade, curtos, sendo alguns bifurcados; presença de raros osteócitos na placa basal; fibras de Sharpey muito densas.

5.18. Descrição anatômica

"*Lepidotes*" *dixseptiensis* é representado por associação de escamas. As escamas são do tipo ganoide, retangulares, com camada de ganoína contínua e bordo posterior liso. Os processos anteriores dorsal e ventral foram preservados e são de tamanhos diferentes. Na porção posterior há pontuações. Na superfície dorsal as escamas são côncavas, enquanto que na superfície ventral são convexas. Na face ventral foi observada excrescência grande na porção posterior.

5.18.1. Escamas

"*Lepidotes*" *dixseptiensis* é representado por uma associação de escamas. As escamas são do tipo ganoide, de formato retangular, pertencentes à porção anterior do corpo. Na porção anterior das escamas, é possível observar os processos anteriores, dorsal e ventral. O processo anterior mais dorsal é direcionado diagonalmente, enquanto que o processo anterior mais ventral é direcionado horizontalmente e reduzido. Em nenhuma das escamas foi observada a articulação *peg-and-socket*.

A porção posterior das escamas tem uma superfície dorsal côncava, com camada de ganoína contínua, porém com pontuações. As pontuações são pequenas e alcançam toda a extensão da porção posterior. O bordo posterior é liso e sem ornamentações.

Na face ventral, as escamas de "*L.*" *dixseptiensis* possui uma excrescência grande e arredondada na porção posterior. Ao contrário da superfície dorsal, a superfície ventral é convexa.

Por "*L.*" *dixseptiensis* ser representado apenas por uma pequena associação de escamas, não foi possível aplicar a fórmula de Westoll (1944), já que não é possível contar as fileiras tranversais nem as nadadeiras foram preservadas no exemplar.

5.19. **"Lepidotes" *oliveirai***

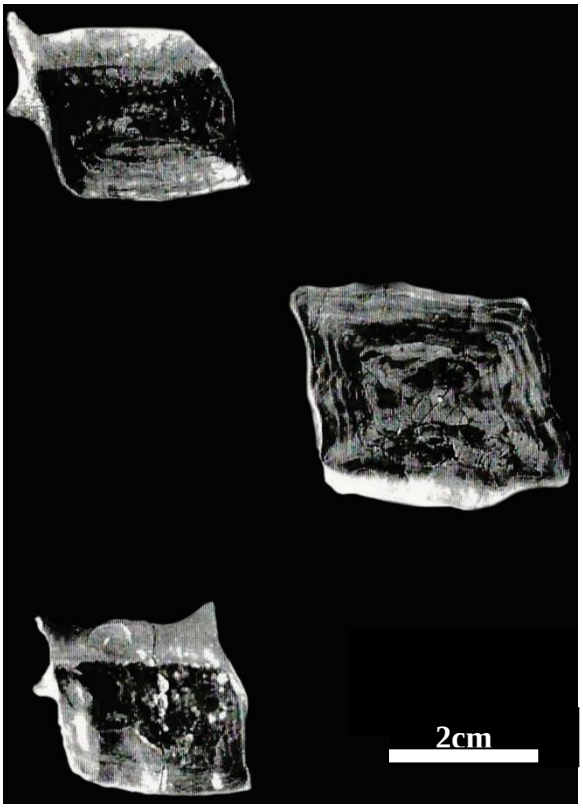
"*Lepidotes"oliveirai* Silva Santos, 1969

Holótipo: DGM 952-P, escamas isoladas (FIGURA 23).

Localidade: Feira de Santana, Bahia.

Estratigrafia: Formação Itaparica, Eocretáceo (Berriasiano) da Bacia do Recôncavo (SILVA *et al*., 2007).

Figura 23 "*Lepidotes*" *oliveirai*, síntipos DGM 952-P



Fonte: Modificado de Silva Santos, 1969.

5.20. Diagnose emendada:

Peixe caracterizado por escamas isoladas, delgadas e sem ornamentações, com bordo posterior liso; escamas com articulação *peg-and-socket* proeminente e processos anteriores dorsal e ventral curtos; escamas medianas com processo anterior dorsal mais longo que o

ventral; escamas anteriores e do flanco de formato quadrangular; escamas caudais losangulares.

5.21. Descrição anatômica

"*Lepidotes*" *oliveirai* é um táxon representado por escamas isoladas. As escamas são do tipo ganoide, de formato variado e com ornamentações na porção posterior. A articulação *peg-and-socket* é bem marcada e os processos anteriores dorsal e ventral foram preservados.

5.21.1. Escamas

As escamas isoladas de "*L.*" *oliveirai* são do tipo ganoide e de formato variado. As anteriores são retangulares, as quadradas são mediais e as losangulares são posteriores. A camada de ganoína das escamas é lisa e algumas apresentam o bordo posterior liso ou com denteações, semelhantes às observadas em "*L.*" *piauhyensis*.

As escamas com bordo posterior liso apresentam a articulação *peg-and-socket* bem marcada, enquanto que as com o bordo posterior denteado apresentam a articulação *peg-and-socket* reduzida. Os processos anteriores dorsal e ventral são observáveis e do mesmo tamanho, horizontalmente direcionados.

As escamas losangulares, da porção posterior do corpo de "*L.*" *oliveirai*, são menores, com porção posterior e bordo posterior lisos. Adicionalmente, não apresentam processos anteriores.

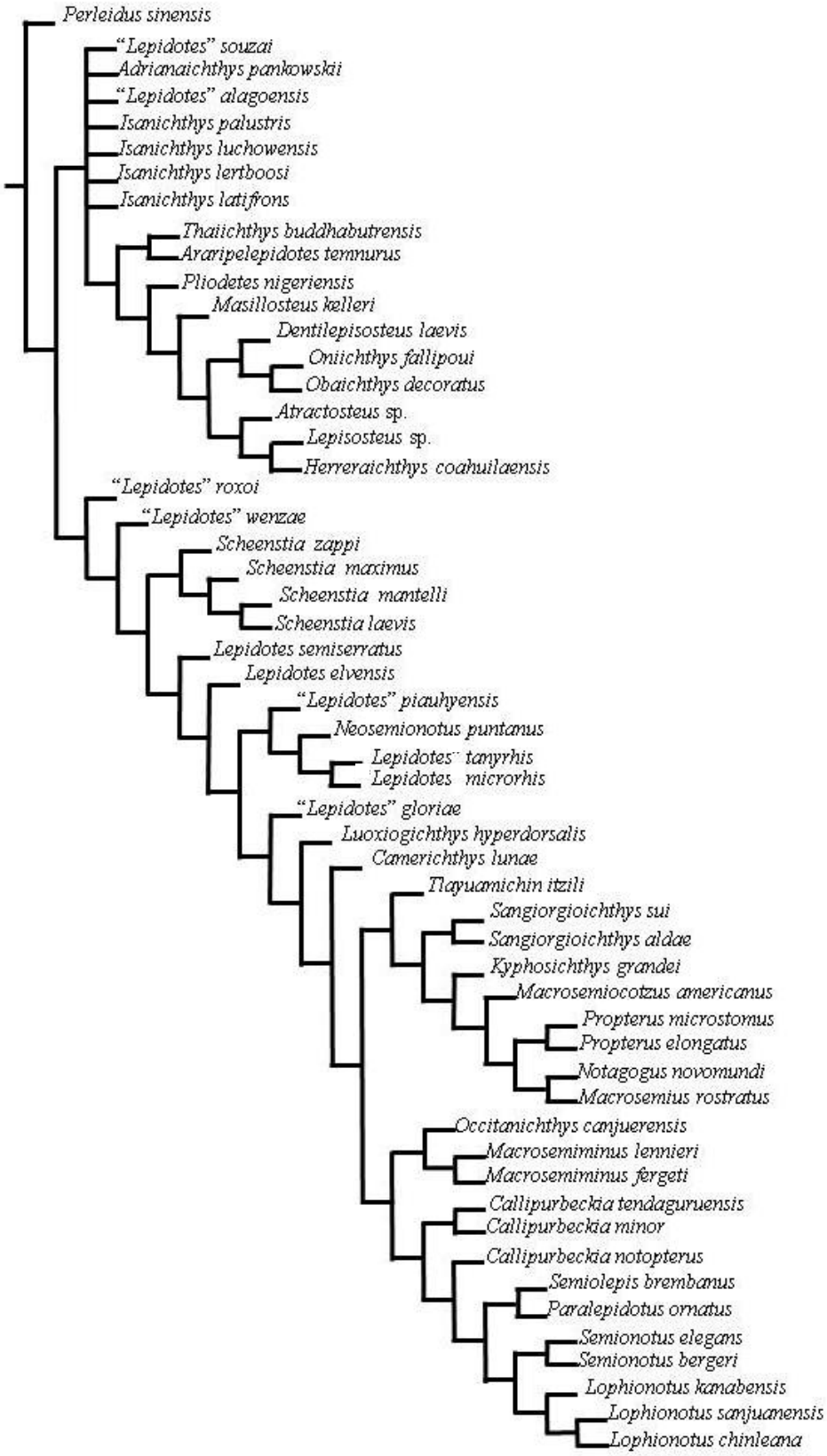
Em todas as escamas de "*L.*" *oliveirai* foi observada na face ventral uma excrescência grande, situada na porção posterior. Assim como em "*L.*" *alagoensis*, "*L.*" *mawsoni*, "*L.*" *souzai* e "*L.*" *dixseptiensis*, não foi possível aplicar a fórmula de Westoll (1944) em "*L.*" *oliveirai*.

6. RESULTADOS: POSICIONAMENTO FILOGENÉTICO DOS REPRESENTANTES BRASILEIROS DE *LEPIDOTES* NO GRUPO GINGLYMODI

A análise filogenética aqui realizada a partir de uma matriz de 54 táxons e 93 caracteres (APÊNDICE A), gerou 10 árvores igualmente parcimoniosas, de 399 passos, IC de 0,316 e IR de 0,695 (FIGURA 24). A topologia do consenso estrito obtida é (*Perleidus sinensis* ((((*Araripelepidotes temnurus Thaiichthys buddabuthrensis*) (*Pliodetes nigeriensis* (*Masillosteus kelleri* ((*Atractosteus* sp. (*Herreraichthys coahuilaensis Lepisosteus* sp.)) (*Dentilepisosteus laevis* (*Obaichthys decoratus Oniichthys fallipoui*)))))) (*"Lepidotes" roxoi* ("*Lepidotes*" *wenzae* ((*Lepidotes semiserrtaus* (*Lepidotes elvensis* (("*Lepidotes*" *gloriae* (*Luoxiongichthys hiperdorsalis* (*Camerichthys lunae* ((((*Callipurbeckia minor Callipurbeckia tendaguruensis*) (*Callipurbeckia notpterus* (((*Lophionotus kanabensis* (*Lophionotus chinleana Lophionotus sanjuanensis*)) (*Semionotus bergeri Semionotus elegans*)) (*Paralepidotus ornatus Semiolepis brembamus*)))) (*Occitanichthys canjuersensis* (*Macrosemiminus fergeti Macrosemiminus lennieri*))) (*Tlayuamichin itzili* ((*Kyphosichthys grandei* (*Macrosemiocotzus americanus* ((*Macrosemius rostratus Notagogus novomundi*) (*Propterus elongatus Propterus microstomus*))))(*Sangiorgioichthys aldae Sangiorgioichthys sui*))))))) (*"Lepidotes" piauhyensis* (*Neosemionotus puntanus* ("*Lepidotes*" *microrhis* "*Lepidotes*" *tanyrhis*)))))) (*Scheenstia zappi* (*Scheenstia maximus* (*Scheenstia laevis Scheensia mantelli*))))))).

A lista de caracteres encontra-se no Apêndice B, na qual os números entre colchetes indicam os números dos caracteres usados em López-Arbarello (2012) e López-Arbarello e Wencker (2016). Os estados estão entre parênteses, onde a condição plesiomórfica está codificada como (0), enquanto que os demais algarismos indicam condições mais derivadas.

Figura 24-Consenso estrito de 10 árvores obtidas para 54 táxons de Ginglymodi por 93 caracteres



Nota: (Passos: 399; IC: 0,316; IR: 0, 695).
Fonte: *Software* TNT, 2016

7. DISCUSSÃO

7.1. Análise morfológica de "*Lepidotes*" *piauhyensis*

Quanto à ornamentação dos ossos dérmicos, "*Lepidotes*" *piauhyensis* apresenta ossos ornamentados com tubérculos, densos no teto craniano e nas séries infraorbital e opercular, o que se aproxima de *Camerichthys lunae*, *Callipurbeckia minor*, *C. tendaguruensis* e *Scheenstia mantelli*. No entanto, os tubérculos de indivíduos adultos de "*L.*" *piauhyensis* são mais próximos uns dos outros e mais marcantes no teto craniano e na série infraorbital, enquanto que os da série opercular são mais suaves. Essas características se assemelham a *S. mantelli*, porém se distinguem de *C. minor* e *C. tendaguruensis*, que apresentam os tubérculos de forma esparsa e apresentam o mesmo tamanho no teto craniano e nas séries infraorbital e opercular. Embora em *C. lunae* não seja possível observar a ornamentação de todos os ossos dérmicos, os tubérculos preservados em parte das séries infraorbital e opercular mostram tubérculos mais próximos uns dos outros, porém se diferenciam de "*L.*" *piauhyensis* por serem mais robustos. "*Lepidotes*" *piauhyensis* também se distingue de *Pliodetes nigeriensis*, "*Lepidotes*" *souzai*, "*L.*" *roxoi*, *Scheenstia laevis* e *S. maximus* quanto à forma de ornamentação dos ossos dérmicos. *Pliodetes nigeriensis* apresenta uma forte ornamentação em forma de odontódeos nos ossos dérmicos, enquanto que "*Lepidotes*" *souzai*, "*L.*" *roxoi*, *Scheenstia laevis* e *S. maximus* apresentam esses ossos com ornamentação em forma de sulcos, cristas e tubérculos, maiores e mais robustos do que os observados em "*L.*" *piauhyensis*.

Ainda com relação aos ossos dérmicos, "*Lepidotes*" *piauhyensis* se distingue de *Araripelepidotes temnurus*, "*L.*" *roxoi*, "*L.*" *souzai* e *Pliodetes nigeriensis*, pelo formato dos ossos do teto craniano e quantidade de extraescapulares. "*Lepidotes" piauhyensis* apresenta frontais mais compridos e estreitos em relação a *A. temnurus* e *P. nigeriensis* e mais curtos e mais estreitos em relação a *Camerichthys lunae* e "*L.*" *roxoi*. "*Lepidotes*" *piauhyensis* apresenta apenas um par de extraescapulares, característica compartilhada com *C. lunae* (BÉRMUDEZ-ROCHAS e POYATO-ARIZA, 2015), "*L.*" *wenzae* (BRITO e GALLO, 2003) e *L. elvensis*, diferindo de "*L.*" *roxoi* e "*L.*" *souzai*, que provavelmente compartilham com *A. temnurus* e *P. nigeriensis* a presença de dois pares de ossos extraescapulares, que não foram totalmente preservados, sendo possível observar apenas evidências da presença desses ossos (GALLO-DA-SILVA, 1998). Adicionalmente, *Scheenstia laevis*, *S. mantelli* e *S. maximus*

compartilham a presença de três pares de ossos extraescapulares, o que se diferencia ainda mais de "*L.*" *piauhyensis*.

Os nasais de "*L.*" *piauhyensis* são mais estreitos que os nasais de *L. elvensis*. Adicionalmente, o único nasal preservado em "*L.*" *wenzae* possui formato de L, o que se diferencia também dos nasais de "*L.*" *piauhyensis.*

Com relação à série opercular, "*Lepidotes*" *piauhyensis* apresenta o formato típico do pré-opérculo para o gênero *Lepidotes*, em forma de crescente (GALLO, 2000). Tal característica é compartilhada com *Camerichthys lunae*, *L. elvensis*, *Paralepidotus ornatus*, *Scheenstia laevis*, *S. mantelli* e *S. maximus*. No entanto, se distingue de *Araripelpidotes temnurus*, *Callipurbeckia minor*, "*L.*" *alagoensis*, "*L.*" *roxoi* e *Pliodetes nigeriensis* que compartilham o pré-opérculo em formato de L. O formato retangular do opérculo de "*L.*" *piauhyensis* se aproxima de *Callipurbeckia minor*, *Camerichthys lunae*, "*L.*" *wenzae* e *L. elvensis*, enquanto que se difere de *A. temnurus*, que apresenta o opérculo com formato aproximadamente circular, e de "*L.*" *roxoi*, que apresenta o opérculo com formato quadrado.

O subopérculo, com processo ascendente pequeno e alcançando menos que a metade da altura do opérculo, é também observado em *Camerichthys lunae*. Entretanto, tanto *C. lunae* quanto "*L.*" *roxoi* apresentam esse osso ornamentado, assim como o interopérculo, o que se distingue de "*L.*" *piauhynesis*, que apresenta ambos os ossos lisos. "*Lepidotes*" *piauhyensis* se distingue também de "*L.*" *roxoi*, que apresenta o processo ascendente do subopérculo maior que o observado em "*L.*" *piauhyensis* e *C. lunae*.

A órbita de "*Lepidotes*" *piauhyensis* é pequena em relação ao tamanho da cabeça, característica compartilhada com "*L.*" *roxoi*. O anel circum-orbital fechado é um dos caracteres que definem a família Semionotidae (*sensu* LÓPEZ-ARBARELLO, 2012), encontrado em "*L.*" *piauhyensis* e nos demais exemplares brasileiros completos e quase completos de *Lepidotes*, além de *Araripelidotes temnurus*, *Camerichthys lunae*, *L. elvensis*, *Scheenstia laevis*, *S. mantelli*, *S. maximus* e *Pliodetes nigeriensis*.

Camerichthys lunae e "*L.*" *alagoensis* não foram totalmente preservados, sendo possível observar apenas até a porção anterior da nadadeira dorsal (GALLO, 2000; GALLO e BRITO, 2004; BÉRMUDEZ-ROCHAS e POYATO-ARIZA, 2015). Por isso, *C. lunae* não pode ser comparado com "*L.*" *piauhyensis* quanto às características pós-cranianas. "*Lepidotes*" *piauhyensis* se distingue de *A. temnurus* e *Pliodetes nigeriensis* pela presença da elevação pré-dorsal. Embora seja característico do gênero *Lepidotes* a presença da elevação pré-dorsal, "*L.*" *piauhyensis* se distingue das demais espécies analisadas, pois ela é acentuada, o que diferencia de "*L.*" *roxoi* e "*L.*" *wenzae*, que a apresentam mais moderada.

A nadadeira dorsal de "*L.*" *piauhyensis* localizada após a elevação pré-dorsal é uma característica compartilhada entre os demais representantes brasileiros do gênero *Lepidotes*. Entretanto, a posição do primeiro raio em relação às nadadeiras pélvicas e anal difere dentre os indivíduos. *Callipurbeckia minor*, "*L.*" *roxoi* e *L. elvensis* apresentam a nadadeira dorsal localizada entre as nadadeiras pélvicas e anal, enquanto que em "*L.*" *piauhyensis* a nadadeira dorsal tem origem oposta às nadadeiras pélvicas. Tal característica observada em "*L.*" *piauhyensis* também é compartilhada entre *A. temnurus*, *Callipurbeckia tendaguruensis* e *Pliodetes nigeriensis*.

López-Arbarello (2012) afirmou que as sinapomorfias de *Lepidotes* são: infraorbital mais anterior mais alto que os demais infraorbitais da série; infraorbitais da borda posterior da órbita aproximadamente quadrangulares; independente da quantidade de suborbitais, existe um suborbital grande cobrindo quase toda a área entre os infraorbitais e o pré-opérculo; articulação *peg-and-socket* reduzida ou ausente. Analisando os exemplares de "*L.*" *piauhyensis*, são observadas todas as características diagnósticas propostas pela autora. Assim, "*L.*" *piauhyensis* se aproximaria de *L. elvensis* e, consequentemente, pertenceria ao gênero *Lepidotes.*

7.2. Escamas de "*Lepidotes*" *piauhyensis*

Dentre os tipos de escamas conhecidos nos grupos de peixes, as escamas ganoides são as melhores conservadas, considerando a idade e o sedimento dos afloramentos nos quais são encontrados (GAYET e MEUNIER, 1986).

De acordo com alguns pesquisadores (GOODRICH, 1907; ØRVIG, 1968, 1977; SCHULTZE, 1977; MEUNIER, 1980; SIRE, 1990), as escamas ganoides são formadas pela fusão de uma porção superficial e uma placa basal óssea. A porção superficial é composta por uma camada vascular de dentina e coberta por uma camada hipermineralizada de ganoína (ØRVIG, 1968, 1977), enquanto que a placa basal óssea seria composta por uma pilha de camadas de colágeno, a qual constitui um osso pseudo-lamelar e forma a porção dérmica do osso (SIRE, 1990).

Meunier (2011) afirmou que escamas ganoides são diagnósticas de Actinopterygii basais, conhecidas por serem placas basais ósseas de formato romboide, espessas e justapostas, compostas por uma camada externa e brilhante de ganoína e ancoradas firmemente à derme por numerosas fibras de Sharpey.

Com relação à morfologia externa das escamas, *"Lepidotes" piauhyensis* as apresenta com camada de ganoína lisa, contínua, sem ornamentações de sulcos ou cristas e a margem posterior das escamas com denteações irregulares, o que as diferencia de "*L.*" *roxoi*, "*L.*" *mawsoni*, "*L.*" *souzai*, *Scheenstia laevis* e *S. maximus*, que apresentam as escamas ornamentadas com sulcos e cristas na porção posterior e camada de ganoína descontínua. Além disso, "*L.*" *roxoi* e *S. maximus* são semelhantes quanto à ornamentação na porção posterior das escamas, em forma de crenulações e a camada de ganoína pode ser esparsa ou ausente, o que diferencia ainda mais de *"L." piauhyensis*.

Camerichthys lunae se assemelha a *"L." piauhyensis* pela presença de denteações na margem posterior das escamas. Entretanto, *C. lunae* apresenta a margem com denteações mais regulares, sendo considerado um bordo serrilhado, o que difere das denteações irregulares de *"L." piauhyensis*. Além disso, *C. lunae* se diferencia ainda mais de *"L." piauhyensis* por apresentar camada de ganoína lisa, porém descontínua.

Já *Araripelepidotes temnurus*, "*L.*" *alagoensis*, "*L.*" *oliveirai*, "*L.*" *dixseptiensis* e "*L.*" *wenzae* se aproximam de *"L." piauhyensis* por apresentarem semelhanças na morfologia externa das escamas, como camada de ganoína contínua, lisa e fina. No entanto, a camada de ganoína fina de "*L.*" *alagoensis* pode ter sido resultado do processo de fossilização (GALLO, 2000). Além disso, "*L.*" *wenzae*, apesar de se aproximar de *"L." piauhyensis* pela presença da camada de ganoína contínua e sem ornamentação, estas espécies se diferenciam quanto ao bordo posterior, pois "*L.*" *wenzae* apresenta o bordo posterior das escamas liso.

Quanto a *A. temnurus*, apesar de se aproximar de *"L." piauhyensis* pela presença da camada fina contínua de ganoína, se distingue por apresentar na margem posterior uma projeção única, forte, nas escamas medianas, enquanto que as escamas mais anteriores apresentam a margem posterior ornamentada com sulcos, o que contrasta com as denteações de *"L." piauhyensis* (SILVA SANTOS, 1990; GALLO e BRITO, 2004; LÓPEZ-ARBARELLO, 2012).

Tanto as espécies brasileiras descritas originalmente para o gênero *Lepidotes* quanto *A. temnurus* compartilham a presença de escamas ganoides com articulação *peg-and-socket*, o que significa que esses peixes não possuíam muita flexibilidade, provavelmente habitando ambientes de águas calmas ou mares rasos (GALLO-DA-SILVA, 1998).

Lepidotes é caracterizado por apresentar escamas ganoides com articulação longitudinal fortemente desenvolvida, através de grandes processos anteriores ventral e dorsal e articulação *peg-and-socket* reduzida ou ausente (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012; MURRAY *et al.*, 2015). Em *"L." piauhyensis*, por sua vez, observa-se a articulação *peg-and-socket*

reduzida, com o *peg* suave na porção ventral das escamas, além de ambos os processos anteriores bem desenvolvidos, o que se assemelha morfologicamente às características diagnósticas das escamas de *Lepidotes*.

7.3. Dentição de *"Lepidotes" piauhyensis*

Nas bacias sedimentares do Nordeste do Brasil, o gênero *Lepidotes* é representado na maior parte das vezes por escamas e ossos isolados, ao contrário dos dentes, os quais são mais raros (GALLO-DA-SILVA e AZEVEDO, 1998). No entanto, dentes isolados encontrados no afloramento podem ser úteis nas propostas de reconstrução de paleoambiente (THIES e MUDROCH, 1996).

Jain (1983) classificou a dentição de Ginglymodi em três grupos funcionais: fortemente triturador (*Scheestia maximus* e *S. laevis*); moderadamente triturador (*Callipurbeckia minor*) e não triturador (*Lepidotes elvensis*). De acordo com o estudo, as dentições fortemente e moderadamente trituradoras seriam identificadas pela presença de vômer ímpar e presença de dentes vomerianos e coronoides mais arredondados e de pedúnculo curto, ocupando uma região grande na boca do peixe. Enquanto isso, indivíduos não trituradores apresentariam vômer par, com dentes vomerianos e coronoides arredondados, porém ocupando uma porção pequena, dando mais espaço para dentes estiliformes. Assim, a presença e a quantidade de dentes marginais estiliformes seria indicativo de uma dentição menos trituradora (JAIN, 1983).

Adicionalmente, de acordo com Gallo-da-Silva (1998) e Gallo (2005), a dentição de *Lepidotes* é formada por dentes marginais, de formato estiliforme, e dentes mediais, mais robustos e arredondados. Ainda, a combinação de formato de dentes marginais estiliformes, mais os pedúnculos curtos e ápice mais arredondado dos dentes mediais caracterizariam uma dentição do tipo trituradora (GALLO-DA-SILVA, 1998; GALLO, 2005).

Entretanto, Bérmudez-Rochas e Poyato-Ariza (2015) afirmaram que o termo "estiliforme" não reflete precisamente a morfologia dos dentes marginais e "triturador" é um termo mais funcional que morfológico. Além disso, os autores optaram por descrever apenas morfologicamente a dentição de *Camerichthys lunae*, não discutindo a funcionalidade da heterodontia observada no exemplar. López-Arbarello e Wencker (2016), aceitando a proposta de Bérmudez-Rochas e Poyato-Ariza (2015), separaram os grupos de Ginglymodi de acordo com a morfologia dos dentes marginais: cônicos, em formato de lápis, altos com

coroas cilíndricas ou molariformes. Adicionalmente, os dentes mediais seriam simplesmente molariformes. Assim, de acordo com os autores, os dentes de Ginglymodi passariam a ser separados não pela função, mas unicamente pela morfologia.

No entanto, mesmo com as diferentes morfologias que Bérmudez-Rochas e Poyato-Ariza (2015) e López-Arbarello e Wencker (2016) apontaram para os dentes de Ginglymodi, é possível denotar funcionalidade à dentição dos peixes. Dessa forma, a proposta de Jain (1983) não estaria totalmente equivocada e a dentição de função trituradora poderia ser observada nos organismos. Embora seja possível denotar funcionalidade à dentição de Ginglymodi, a distinção apontada por Jain (1983) entre um indivíduo moderadamente e fortemente triturador é um tanto confusa, já que ambos os grupos seriam separados pela quantidade de dentes molariformes e presença de vômer ímpar.

Utilizando as diferentes morfologias apontadas por Bérmudez-Rochas e Poyato-Ariza (2015) e López-Arbarello e Wencker (2016), a dentição fortemente trituradora estaria relacionada com a combinação de dentes marginais de formato molariforme/cilíndrico mais dentes mediais molariformes; moderadamente trituradora com dentes marginais em formato de lápis, mais dentes mediais molariformes. Adicionalmente, a dentição não trituradora estaria relacionada com dentes marginais cônicos e poucos dentes mediais molariformes.

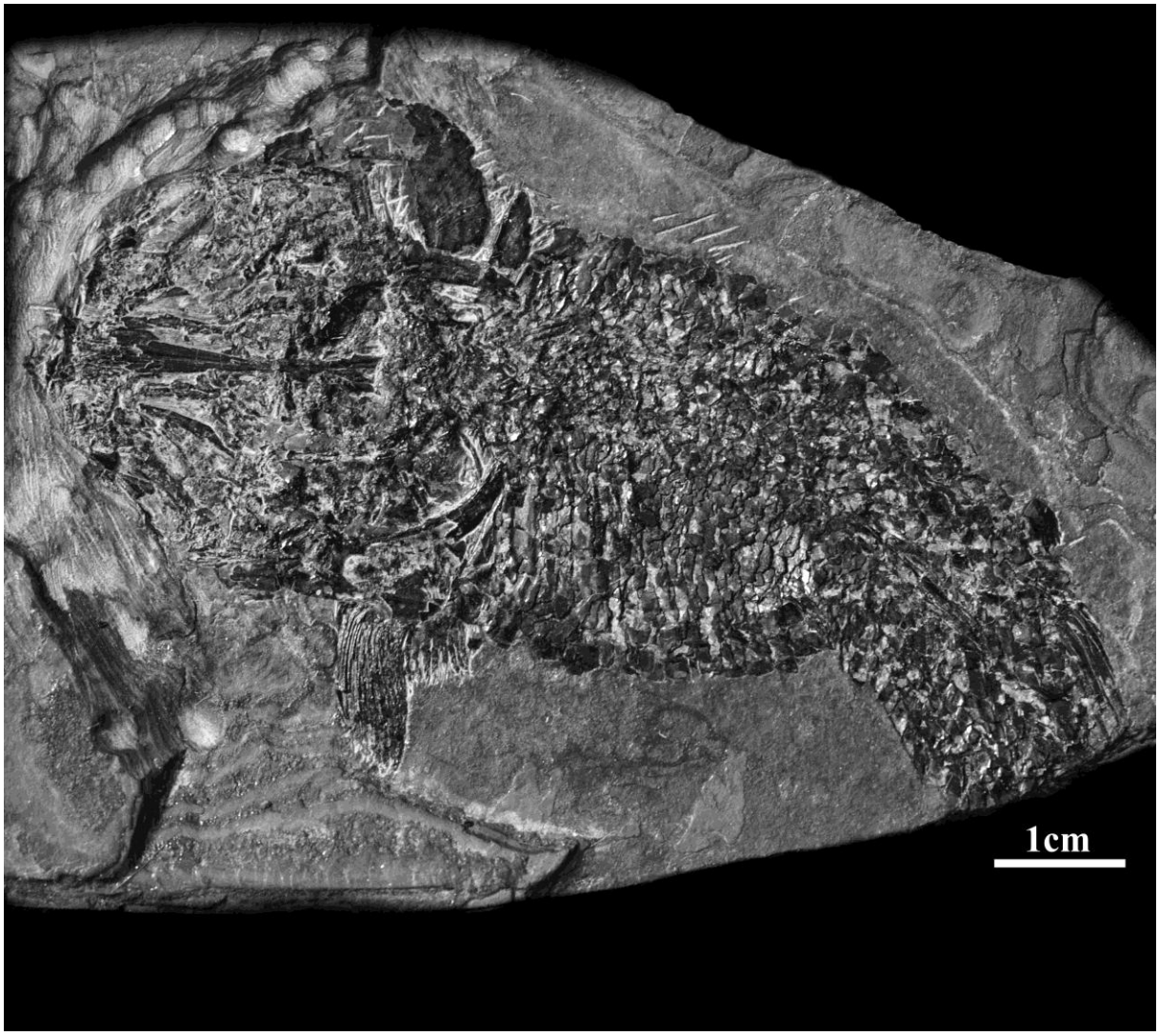
Desse modo, *"L." piauhyensis* seria classificado com um indivíduo moderadamente triturador, com a presença de dentes marginais em forma de lápis e dentes mediais molariformes.

7.4. Série ontogenética de *"Lepidotes" piauhyensis*

As alterações observadas dentre os exemplares de *"Lepidotes" piauhyensis* foram consideradas caracteres ontognéticos, que permitiu separar os exemplares em quatro grupos distintos: juvenil 1, juvenil 2, sub-adulto e adulto.

O exemplar Pz.UERJ 513 é o menor indivíduo, com 75mm de comprimento padrão. Além de ser o menor indivíduo, ele foi considerado um juvenil por apresentar características que diferem de todos os demais exemplares de *"L." piauhyensis*, como ossos dérmicos lisos, escamas e ossos dérmicos com uma camada fina de ganoína e escamas sem denteações (FIGURA 25).

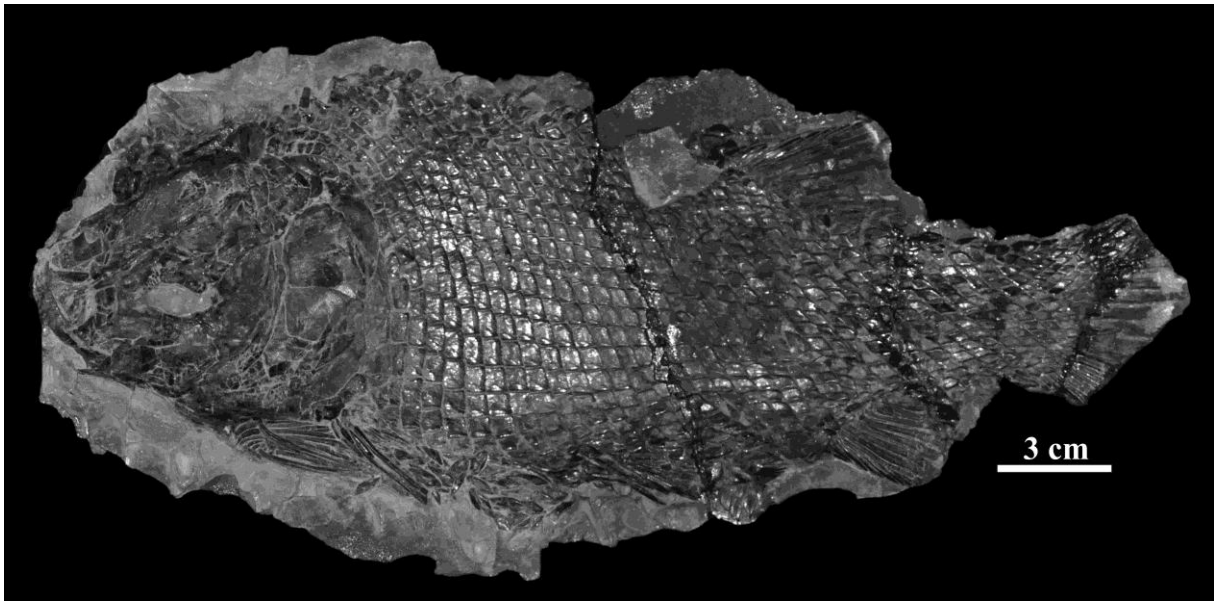
Figura 25-*"Lepidotes" piauhyensis* juvenil 1, Pz.UERJ 513.



Fonte: Fotografia de Regiana Salgado, UERJ, 2016

Já Pz.UERJ 514 é maior que Pz.UERJ 513, cujo comprimento padrão alcança 289 mm (FIGURA 26). Além disso, ao contrário do observado em Pz.UERJ 513, os ossos cranianos apresentam ornamentação com tubérculos de ganoína. Porém os tubérculos são menores e menos numerosos que os observados nos demais exemplares (FIGURA 27). Adicionalmente, há diferenças no formato de alguns ossos, como paraesfenoide, pré-opérculo, cleitro, além da altura da elevação pré-dorsal, a qual em Pz.UERJ 514 é ausente, dando um formato mais fusiforme ao corpo do exemplar. Com relação às escamas, apenas as escamas anteriores apresentam denteações irregulares no bordo posterior, enquanto que as demais são de bordo posterior liso.

Figura 26- *"Lepidotes" piauhyensis* juvenil 2, Pz.UERJ 514.



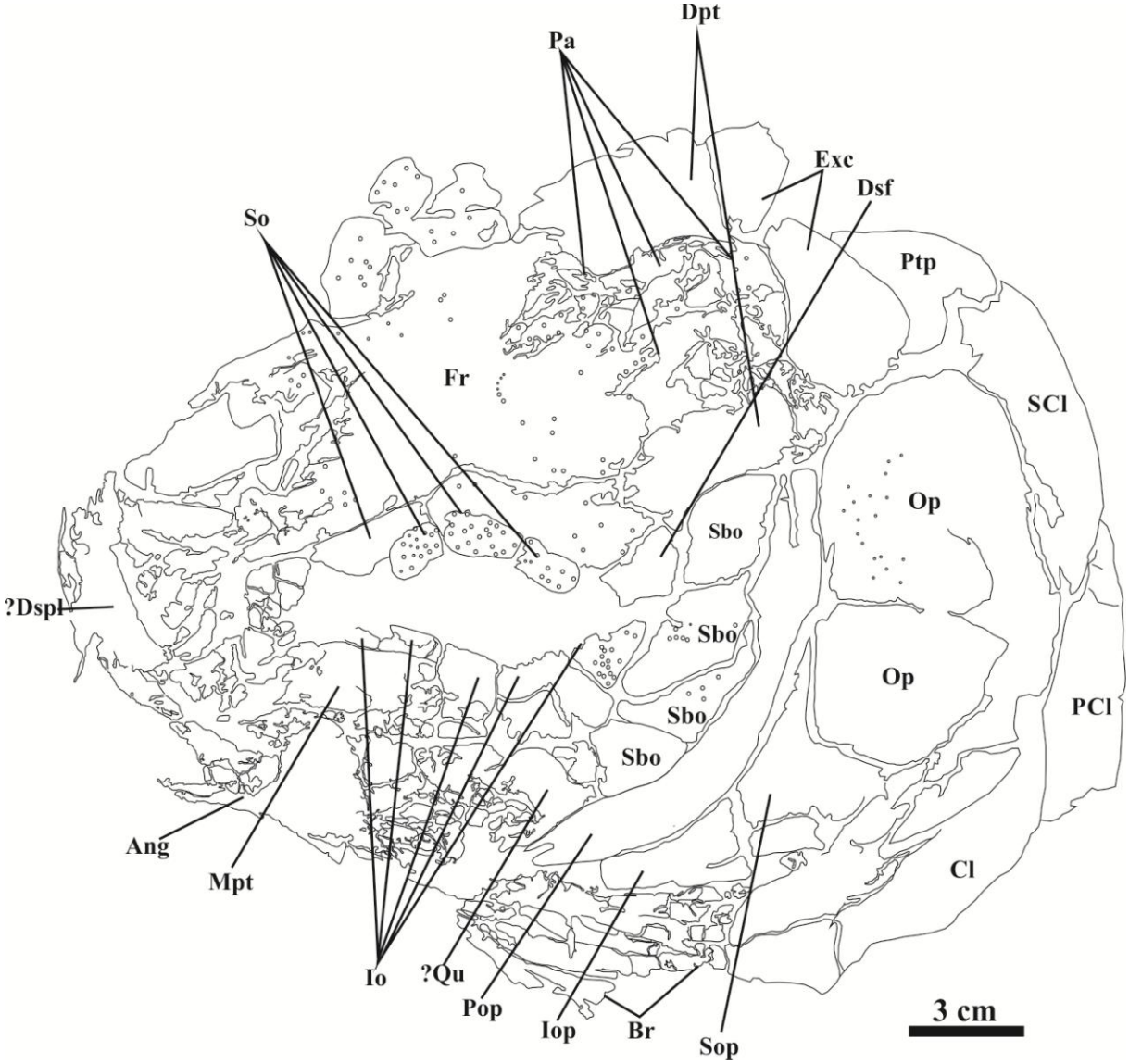
Fonte: Fotografia de Regiana Salgado, UERJ, 2016

Como nos peixes viventes, as ontogenias fossilizadas apresentam 5 estágios distintos: embrionário, larval, juvenil, adulto e senescente (CLOUTIER, 2010). Além disso, a fase juvenil é difícil de definir, por ser uma fase transicional, porém os indivíduos dessa fase são caracterizados por apresentarem escamação incompleta e proporções do corpo semelhantes às dos adultos (CLOUTIER, 2010).

Tanto Pz.UERJ 513 quanto Pz.UERJ 514 apresentam proporções corporais semelhantes aos demais exemplares, porém o comprimento padrão, a fina camada de ganoína, menor quantidade ou ausência de tubérculos de ganoína nos ossos cranianos, ornamentação do bordo posterior apenas em escamas anteriores ou nenhuma e ossos cranianos mais estreitos indicam que ambos os indivíduos seriam mais jovens que os demais exemplares. Adicionalmente, o comprimento padrão, escamas e ossos lisos e com camada de ganoína mais fina de Pz. UERJ 513 indicam que o indivíduo seria mais jovem que Pz.UERJ 514.

Cloutier (2010) afirmou que indivíduos larvais não apresentam escamas nem nadadeiras diferenciadas. Mesmo sendo mais jovem, Pz.UERJ 513 não poderia ser considerado larval, pois apesar do tamanho menor, são observáveis escamas e nadadeiras. No entanto, por apresentar diferenças com relação ao exemplar Pz.UERJ 514, optou-se por separar os exemplares em juvenil 1 (Pz.UERJ 513) e juvenil 2 (Pz.UERJ 514).

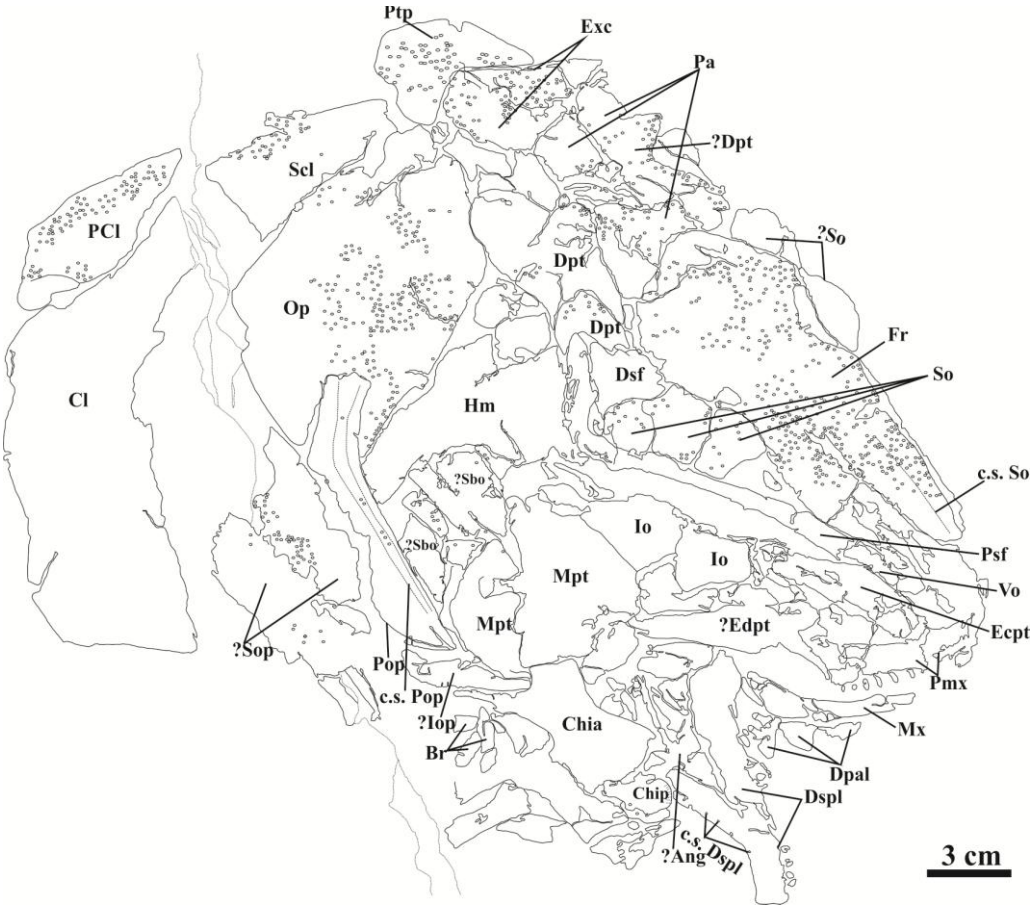
Figura 27-Cabeça de juvenil 2 de *"Lepidotes" piauhyensis*, Pz.UERJ 514



Fonte: Autoria própria, 2016

Tanto os exemplares articulados, AMNH 10012, AMNH 10013 e Pz.UERJ 515, quanto os crânios isolados de Pz.UERJ 409, Pz.UERJ 410 e Pz.UERJ 413, os tubérculos de ganoína são observados a partir da porção posterior do frontal no teto craniano e da série supraorbital na anel circum-orbital (FIGURA 28). Adicionalmente, os tubérculos possuem uma distância grande entre si e a camada de ganoína tanto nos ossos quanto nas escamas é mais espessa que a observada em Pz.UERJ 513 e Pz.UERJ 514. Quanto ao formato dos ossos cranianos, o cleitro é fino e alongado, com a mesma largura em todo seu comprimento, e o pré-opérculo é estreito. Além disso, os exemplares articulados são de corpo mais fusiforme e apenas as escamas mais anteriores apresentam denteações no bordo posterior, enquanto as demais são lisas.

Figura 28-Cabeça de subadulto de *"Lepidotes" piauhyensis*, Pz.UERJ 515



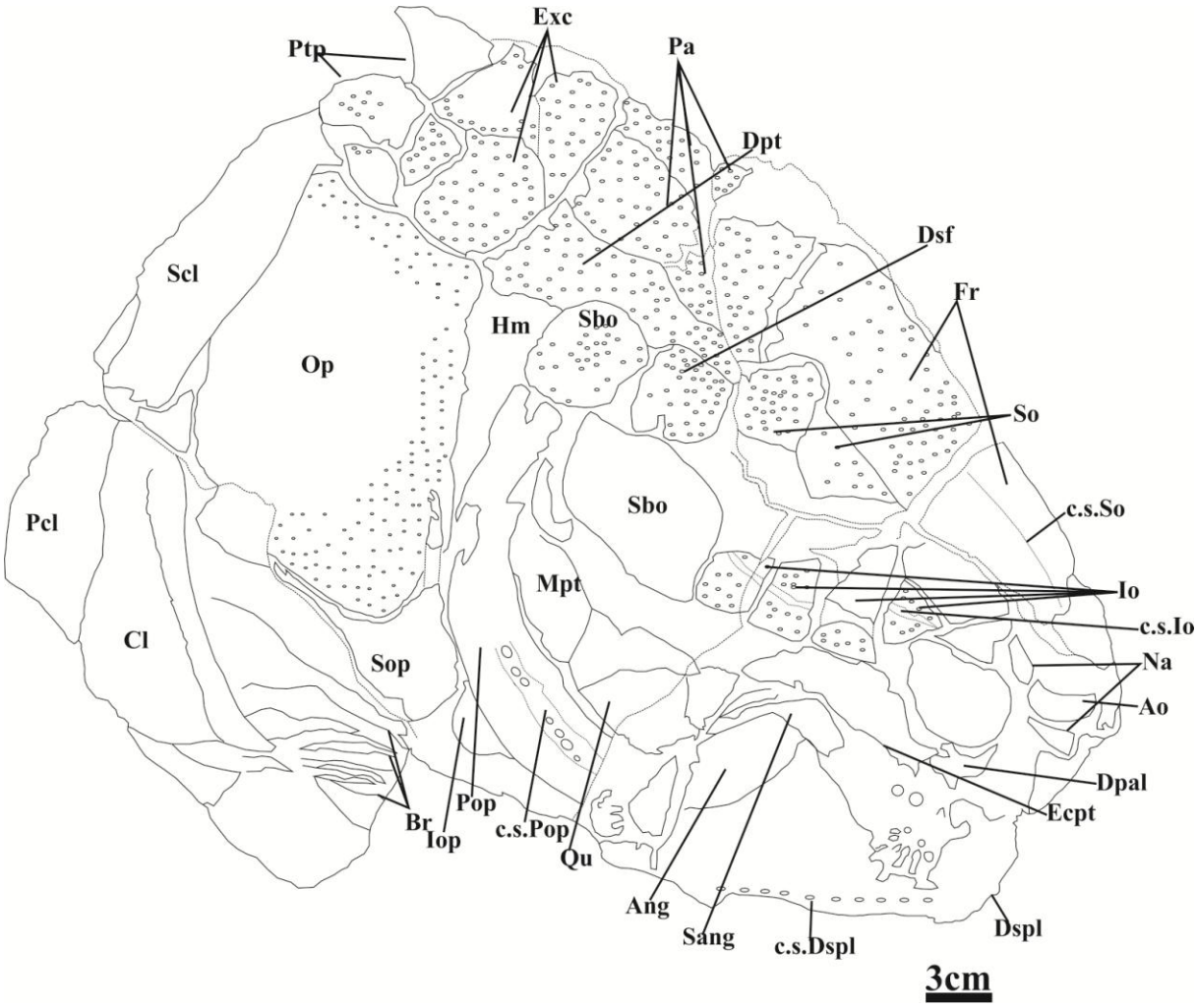
Fonte: Autoria própria, 2016

Cloutier (2010) menciona apenas as fases adulta e senescente em seu estudo. Os indivíduos de 320mm a 365mm, mais os crânios isolados, apresentam diferenças marcantes em relação aos exemplares com mais de 400mm. No entanto, AMNH 10012, AMNH 10013, Pz.UERJ 409, Pz.UERJ 410, Pz.UERJ 413 e Pz.UERJ 515 não poderiam ser considerados adultos, pois não estão completamente diferenciados. A ornamentação, embora mais numerosa que a observada nos juvenis, ainda não está completa, assim como não está completa a diferenciação no bordo posterior das demais escamas, quando comparada aos maiores exemplares. Assim, os indivíduos provavelmente não poderiam ser considerados adultos, porém estariam em um estágio entre juvenis e adultos. Desse modo, AMNH 10012, AMNH 10013, Pz.UERJ 409, Pz.UERJ 410, Pz.UERJ 413 e Pz.UERJ 515 (FIGURA 27) são considerados sub-adultos.

Já os indivíduos com mais de 400mm, DGM-295-P e DGM-297-P, apresentam características distintas dos demais organismos. Ao contrário do observado nos sub-adultos,

tanto o holótipo quanto o parátipo de *"Lepidotes" piauhyensis* apresentam uma quantidade maior de tubérculos de ganoína, os quais apresentam uma distância menor entre si. Adicionalmente, os tubérculos cobrem totalmente o frontal e completa o anel circum-orbital, alcançando a série opercular (FIGURA 29).

Figura 29-Cabeça de indivíduo adulto de *"Lepidotes" piauhyensis*, holótipo DGM-297-P.

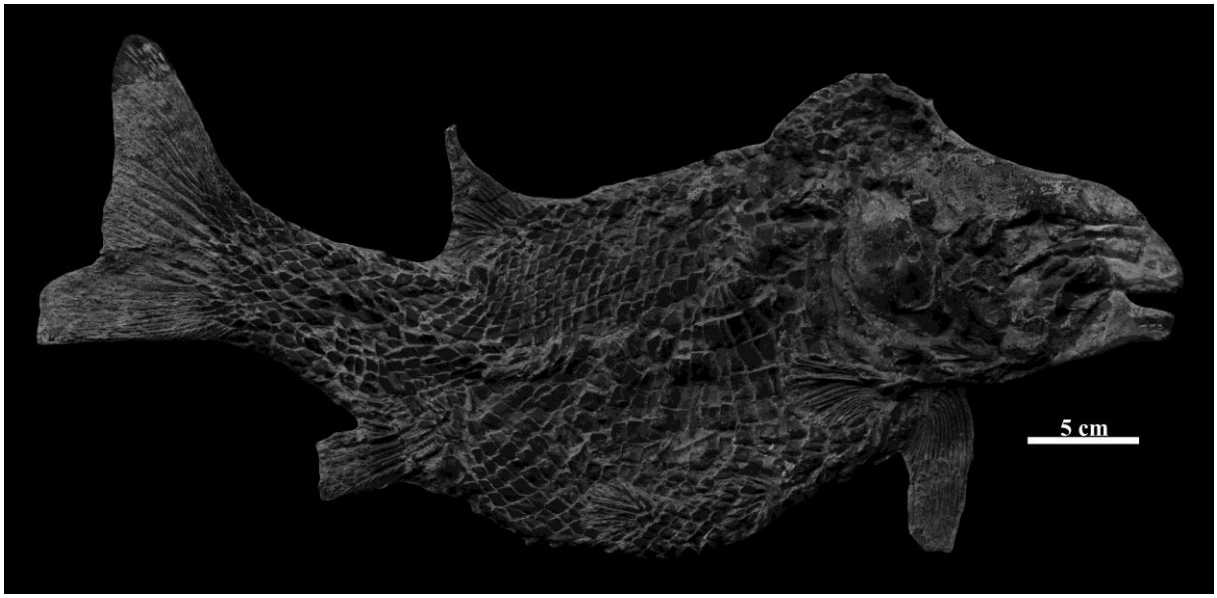


Fonte: Autoria própria, 2016

Além disso, todas as escamas, menos as dorsais, com denteações no bordo posterior e o corpo possui uma elevação pré-dorsal alta (FIGURA 30).

Esses exemplares foram considerados adultos, pois além do comprimento padrão maior em relação aos demais indivíduos, a elevação pré-dorsal e o padrão de ornamentação dos ossos cranianos e das escamas os tornam distintos.

Figura 30-*"Lepidotes" piauhyensis* adulto, parátipo DGM-295-P.



Fonte: Fotografia de Regiana Salgado, Coleção do MCT, 2016.

Conforme observado, os estágios ontogenéticos de *"Lepidotes" piauhyensis* foram identificados não apenas através da medição do comprimento total, mas também baseando-se no formato e padrão de ornamentação dos ossos dérmicos e das escamas. Tais padrões são semelhantes aos registrados por Tintori (1996), para exemplares de *Paralepidotus ornatus*, do Neotriássico (Noriano) da Itália.

A variação na ornamentação das escamas varia em diferentes regiões do corpo e são úteis na identificação de estágios ontogenéticos (GORJANOVIC-KRAMBERGER, 1905; TINTORI, 1996). Assim, tanto *P. ornatus* quanto *"L." piauhyensis* possuem variação de ornamentação durante as fases de desenvolvimento.

"Lepidotes" piauhyensis, apresenta uma transição na dentição funcional do táxon durante os estágios ontogenéticos. Assim, os indivíduos juvenis de *"L." piauhyensis* provavelmente seriam moderadamente trituradores, enquanto os adultos teriam função fortemente trituradora. A diferença funcional na dentição de *"L." piauhyensis* é também semelhante ao padrão registrado por Tintori (1996) em *P. ornatus*. De acordo com o autor, a diferença funcional na dentição de *P. ornatus* estaria relacionada com a alteração na dieta dos peixes ao longo do seu desenvolvimento. Peixes não trituradores e/ou moderadamente trituradores provavelmente se alimentavam com presas pequenas e de corpo mole, enquanto que peixes extremamente trituradores poderiam se alimentar de moluscos bentônicos e crustáceos (GALLO-DA-SILVA, 1998; GALLO e AZEVEDO, 1998). Assim como em *P. ornatus*, *"L." piauhyensis* juvenis eram moderadamente trituradores e não possuíam uma

dentição forte o suficiente para quebrar as conchas dos moluscos, porém seriam capazes de quebrar o exoesqueleto de alguns artrópodes (GALLO-DA-SILVA, 1998). Já em adultos, *P ornatus* e *"L." piauhyensis* seriam capazes de se alimentar de moluscos bentônicos (TINTORI, 1996; GALLO-DA-SILVA, 1998).

Gallo-da-Silva (1998) afirmou que a dentição funcional trituradora de *"L." piauhyensis* seria completa quando o indivíduo alcança o estágio adulto. Tais modificações de dentição e o tipo de alimentação refletem também uma transição de habitat. Dentre os exemplares estudados, foi observado que *"L." piauhyensis* juvenis e sub-adultos possuem o corpo com formato mais delgado e fusiforme que os adultos, o que estaria relacionado com uma maior capacidade natatória. Ou seja, *"L." piauhyensis* seria capaz de nadar mais rapidamente e provavelmente teria ocupado ambientes mais rasos nos primeiros estágios ontogenéticos, se alimentando de presas de corpo mole que viviam na coluna d'água. Enquanto isso, os indivíduos adultos apresentam um corpo mais robusto, *hump-backed*, com escamas e ossos mais grossos que os juvenis, o que condiz com indivíduos de natação mais lenta, que ocupariam águas mais profundas e mais calmas, provavelmente se alimentando dos moluscos que viviam no fundo.

Adicionalmente, Jain (1983) afirmou que o vômer poderia ser utilizado como caráter ontogenético, pois, de acordo com sua pesquisa, indivíduos juvenis teriam vômer par, o qual seria fusionado nos adultos. No entanto, Petra (2006) registrou a presença de vômer ímpar num indivíduo juvenil de *"L." piauhyensis*, condição que provavelmente persistia até a fase adulta. Logo, a quantidade de ossos vomerianos não poderia ser utilizada como um caráter ontogenético.

Por fim, foi possível estabelecer uma provável sequência de desenvolvimento para *"L." piauhyensis*, conforme as diferenças observadas, do indivíduo juvenil ao adulto: Pz.UERJ 513 - Pz.UERJ 514 - Pz.UERJ 409 - Pz.UERJ 410 - Pz.UERJ 413 - Pz.UERJ 515 - AMHN FF 10012 - AMNH FF10013 - DGM 295-P - DGM 297-P.

Como sequências ontogenéticas em fósseis são raras, um modo de realizar esse tipo de estudo seria utilizando exemplares provenientes de eventos catastrtóficos, como grandes enchentes, tornados, secas prolongadas, os quais poderiam alcançar uma população e causar a morte não seletiva dos organismos. Tais eventos, associados a condições ótimas de preservação, como soterramento rápido e eventos de anóxia, permitem a fossilização de uma ou mais populações, das quais poderiam ser obtidas médias estatísticas entre indivíduos juvenis, adultos e senis (HOLZ & SIMÕES, 2002; LEAL, 2006).

Mendes (1988) e Leal (2006) afirmaram que, além de permitir o registro de fases de desenvolvimento distintas, as chamadas assembleias catastróficas são especialmente úteis no exame de padrões morfológicos. Adicionalmente, Petra (2006) afirmou que a Formação Pastos Bons era um ambiente de lago salino, com eventos sazonais de seca, os quais causavam alterações na temperatura da água, aumento do nível de salinidade e decréscimo nas taxas de oxigênio, o que seria responsável pelos eventos de morte em massa nas populações de *"L." piauhyensis* e explicaria o registro dos estágios ontogenéticos para o táxon.

7.5. Análise morfológica das demais espécies brasileiras do gênero *Lepidotes*

Quanto à ornamentação dos ossos dérmicos, "*Lepidotes*" *roxoi* se aproxima de *Adrianaichthys pankowskii* pela ornamentação em forma de sulcos. No entanto, os sulcos observados em "*L.*" *roxoi* são mais profundos e robustos do que os observados em *A. pankowskii*. Dos exemplares brasileiros completos ou quase completos de *Lepidotes*, apenas "*L.*" *roxoi* apresenta esse tipo de ornamentação em forma de sulcos.

Além de *"L." piauhyensis*, os outros táxons brasileiros com cabeça parcialmente preservada são "*L.*" *alagoensis*, "*L.*" *souzai* e "*L.*" *wenzae*, os quais se diferenciam entre si quanto ao tipo de ornamentação do crânio. "*Lepidotes*" *wenzae* apresenta ornamentação dos ossos dérmicos em forma de tubérculos, que se assemelha a *Camerichthys lunae*, *Callipurbeckia minor*, *L. elvensis*, *"L." piauhyensis*, "*L.*" *souzai*, *Occitanichthys canjuersensis*, *Scheestia laevis* e *S. mantelli*. No entanto, "*L.*" *wenzae* apresenta os tubérculos densos, o que se assemelha ainda mais de *L. elvensis*, *"L." piauhyensis*, "*L.*" *souzai* e *O. canjuersensis*. Apesar de *C. lunae*, *C. minor*, *S. laevis* e *S. mantelli* apresentarem ornamentação em forma de tubérculos, os tubérculos são mais delicados e menores quando comparados com *L. elvensis*, *"L." piauhyensis*, "*L.*" *souzai*, "*L.*" *wenzae* e *O. canjuersensis*.

Quanto à ornamentação dos ossos dérmicos, "*L.*" *souzai* e "*L.*" *alagoensis* se diferenciam dos demais táxons analisados. "*Lepidotes*" *souzai* apresenta tubérculos mais densos e robustos que os observados nos táxons anteriormente citados, se diferenciando de todos. Já "*L.*" *alagoensis*, ao contrário, apresenta ossos dérmicos lisos, que se aproxima apenas a *Araripelepidotes temnurus*.

"*Lepidotes*" *dixseptiensis*, "*L.*" *mawsoni* e "*L.*" *oliveirai* são táxons baseados apenas em associação de escamas e escamas isoladas, respectivamente. Embora as escamas dos três

táxons sejam morfologicamente distintas entre si, as escamas isoladas podem provocar certas dúvidas quanto à identificação das espécies, por causa de variações na morfologia das escamas em um mesmo exemplar (MALABARBA e GARCIA, 1990; GALLO-DA-SILVA, 1998; GALLO e BRITO, 2004). Escamas ganoides são comumente encontradas nos afloramentos por serem mais numerosas, densas e resistentes ao transporte hídrico do que os ossos (PAIVA *et al*., 2013). Por conta do grande número de escamas encontradas no afloramento e as dúvidas geradas pelas características morfológicas ao atribuí-las a um táxon, Gayet e Meunier (1986), Gayet e colaboradores (1988) sugeriram atribuir à histologia das escamas valor sistemático. De acordo com Gayet e Meunier (1986), a camada de ganoína, ao ser observada histologicamente, apresenta uma série de relevos em forma de tubérculos arredondados, dispostos de forma aproximadamente regular. Adicionalmente, Gayet e Meunier (1993) afirmaram que o diâmetro e a distância entre os tubérculos na camada de ganoína seriam ferramentas úteis na identificação de famílias, gêneros e até espécies.

Gallo-da-Silva (1998), no entanto, realizou estudos histológicos nas espécies brasileiras de *Lepidotes* e observou que apenas "*L.*" *dixseptiensis* e *"L." piauhyensis* seriam distintas histologicamente entre si e das demais espécies. Ainda de acordo com a autora, as demais espécies brasileiras de *Lepidotes* se apresentaram muito próximas quando comparadas em relação à densidade e diâmetro dos tubérculos na camada de ganoína.

Posteriormente, Gallo e Brito (2004) sugeriram que "*L.*" *dixseptiensis*, "*L.*" *mawsoni* e "*L.*" *oliveirai* fossem consideradas metaespécies, pois apesar de as escamas analisadas serem distintas morfologicamente entre si, não foram encontrados exemplares articulados que confirmassem se de fato são espécies diferentes.

Com relação ao tamanho corporal, foi possível medir ou estimar o tamanho dos táxons brasileiros de *Lepidotes* pelo tamanho das escamas. Embora haja diferença entre os tamanhos e formatos das escamas de acordo com a posição no corpo dos organismos, quando comparadas escamas de mesma área entre espécies diferentes, foi observado que "*L.*" *mawsoni*, "*L.*" *roxoi* e "*L.*" *souzai* são proporcionalmente maiores quando comparados com "*L.*" *alagoensis*, "*L.*" *oliveirai*, *"L." piauhyensis* e "*L.*" *wenzae*. Gallo-da-Silva (1998) apontou a existência de dois morfotipos para *Lepidotes*, relacionados com a idade geológica. No entanto, essa padronização não seria eficiente, pois as variações de ornamentação e tamanho corporal dentre os táxons de *Lepidotes* são independentes da idade geológica e os caracteres utilizados para definir os morfotipos seriam homoplásticos (GALLO-DA-SILVA, 1998; GALLO e BRITO, 2004). Porém a combinação entre o tamanho e o formato do corpo

relacionado com a ornamentação da porção posterior das escamas provavelmente tenha caráter funcional.

As escamas de "*L.*" *mawsoni*, "*L.*" *roxoi* e "*L.*" *souzai* apresentam a porção posterior ornamentada com sulcos profundos, enquanto "*L.*" *alagoensis*, "*L.*" *wenzae* e "*L.*" *oliveirai* possuem a porção posterior das escamas lisas. Alguns autores, como Lang e colaboradores (2008), Fletcher e colaboradores (2014) e Garbelli e Tintori (2015), afirmaram que Actinopterygii mais basais, principalmente durante o Paleozoico e Mesozoico, possuem escamas ganoides com uma grande variedade de forma e ornamentação. O significado da ornamentação das escamas ainda é pobremente entendido, porém muitas hipóteses especulativas foram propostas, principalmente envolvendo funções relacionadas à natação (GARBELLI e TINTORI, 2015).

Sudo e colaboradores (2002) afirmaram que escamas com sulcos e cristas provavelmente seriam responsáveis pela formação de micro correntes. Adicionalmente, Lang e colaboradores (2008) afirmaram que os micro relevos das escamas estaria relacionados com controle de flutuação. No entanto, todas as hipóteses são voltadas para dentículos dérmicos de tubarões, enquanto que para as escamas ganoides seriam meras conjecturas (OEFFNER e LAUDER, 2012). Recentemente, Garbelli e Tintori (2015) realizaram um estudo preliminar, no qual concluíram que há uma associação entre o formato do corpo e a ornamentação na porção posterior das escamas de peixes ganoides. De acordo com o estudo, táxons de corpo mais fusiforme tendem a ter escamas mais lisas, enquanto que organismos de corpo mais largo apresentam ornamentação na porção posterior das escamas. Ainda de acordo com os autores, tal associação poderia ter reflexo na hidrodinâmica, porém ainda não se saiba a vantagem da presença da ornamentação nas escamas.

Aplicando a diagnose proposta por López-Arbarello (2012) nas espécies de *Lepidotes* brasileiros, nenhum dos táxons considerados nesse capítulo apresentam a série infraorbital completamente preservada. No entanto, "*L.*" *roxoi* apresenta os infraorbitais da borda posterior da órbita aproximadamente quadrangulares, independentemente da quantidade de suborbitais, há um suborbital grande cobrindo quase toda a área entre os infraorbitais e o pré-opérculo e as escamas são grandes, porém, com articulação *peg-and-socket* ausente. "*Lepidotes*" *alagoensis* apresenta infraorbitais aproximadamente quadrangulares na porção posterior da série infraorbital, os suborbitais são quase do mesmo tamanho e as poucas escamas preservadas apresentam articulação *peg-and-socket* reduzida. "*Lepidotes*" *wenzae* não pode ser comparado quanto aos suborbitais nem ao formato dos infraorbitais, porém apresenta escamas com articulação *peg-and-socket* reduzida. "*Lepidotes*" *dixseptiensis*, "*L.*"

mawsoni, "*L.*" *oliveirai*, e "*L.*" *souzai* só puderam ser comparados na diagnose de escamas. Apenas "*L.*" *dixseptiensis* e "*L.*" *mawsoni* possuem escamas com articulação *peg-and-socket* reduzida, enquanto que "*L.*" *oliveirai*, e "*L.*" *souzai* possuem escamas com articulação *peg-and-socket* bem marcada. Assim, do material aqui discutido, apenas "*L.*" *roxoi* poderia ser considerado mais próximo morfologicamente de *Lepidotes*.

Adicionalmente, optou-se por manter "*L.*" *dixseptiensis*, "*L.*" *mawsoni* e "*L.*" *oliveirai* como metaespécies, pois apesar das escamas se assemelharem morfologicamente da diagnose de López-Arbarello (2012), são táxons baseados apenas em escamas e, portanto, mantém-se a proposta de Gallo e Brito (2004).

7.6. Posicionamento filogenético dos *Lepidotes* brasileiros no grupo Ginglymodi

7.6.1. Ordem Lepisosteiformes

Foram observados os clados que representam a subordem Lepisosteoidea, a super-família Lepisosteoidei e as famílias Lepisosteidae e Obaichthyidae.

A subordem Lepisosteoidea é composta por *Thaichthys* + *Araripelepidotes*, aqui considerados grupo-irmão da super-família Lepisosteoidei (*Pliodetes* + Lepisosteidae + Obaichthyidae). Lepisosteoidea está sustentada no nó 57, por uma única sinapomorfia: tamanho do maxilar, o qual é curto em *Araripelepidotes*, *Thaichthys* e *Pliodetes* (estado 1), ou atrofiado, como em Lepisosteidae (estado 2). O maxilar atrofiado é característico em Lepisosteidae. De acordo com Brito (2006), em representantes atuais, pode-se observar que o maxilar é livre, largo e dentado em embriões, porém reduz de tamanho, perde os dentes e fusiona-se à série infraorbital nos adultos. Adicionalmente, *Obaichthys* é o único táxon de Lepisosteoidei aonde o maxilar permanece livre e com dentes, porém também é atrofiado e encontrado posteriormente à série infraorbital (WENZ e BRITO, 1992; BRITO, 2006).

A relação obtida entre *Thaichthys* e *Araripelepidotes* foi observada no nó 56 e é sustentada por um par de ossos suborbitais; um suborbital grande cobrindo quase toda a área entre a série infraorbital e o pré-opérculo; subopérculo com largura menor que a metade da largura do opérculo; interopérculo pequeno e remoto à mandíbula; escamas dorsais conspícuas, com espinho baixo.

O clado Lepisosteoidei foi formado por *Pliodetes* + Lepisosteidae + Obaichthyidae e é sustentado no nó 63 pelas sinapomorfias: ausência de autopalatino e processo nasal do pré-maxilar ornamentado, formando parte do componente externo do teto craniano. Embora tenha um focinho mais curto que Lepisosteidae + Obaichthyidae, *Pliodetes* apresenta uma pequena porção do processo nasal do pré-maxilar ornamentado, conforme observado por Wenz (1999). Tal condição foi observada também em López-Arbarello e Wencker (2016), a qual foi utilizada como uma das sinapormorfias para sustentar o clado Lepisosteoidei. Além da ornamentação do processo nasal do pré-maxilar, os autores afirmaram que Lepisosteoidei seria sustentado por ornamentação dos ossos do crânio; suborbitais arranjados em mais de uma fileira; largura do subopérculo menor que a largura do opérculo; articulação longitudinal única nas escamas ao longo do corpo. No entanto, observou-se que tais características não sustentam o clado Lepisosteoidei, pois o tipo de ornamentação de *Pliodetes* não é semelhante ao observado em Lepisosteidae e Obaichthyidae. Além disso, a presença de ornamentação dos ossos do crânio também foi vista em representantes de Semionotiformes, mais precisamente em *"L." roxoi*, que compartilha com Lepisosteidae e Obaichthyidae ossos dérmicos ornamentados com sulcos. Logo, a presença de ornamentação nos ossos do crânio não poderia ser utilizada como sinapomorfia para Lepisosteoidei.

O monofiletismo de Lepisosteidae é conhecido e confirmado por muitos autores (BRITO, 2006; CAVIN, 2010; LÓPEZ-ARBARELLO, 2012; ALVARADO-ORTEGA *et al.*, 2016; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016). Brito (2006) chamou o grupo formado por *Masillosteus*, *Dentilepisosteus*, *Lepisosteus*, *Atractosteus*, *Obaichthys* e *Oniichthys* de Lepisosteidae. Já Grande (2010) e Alvarado-Ortega e colaboradores (2016) afirmaram que existem dois grupos, um formado por *Obaichthys* + *Dentilepisoteus*, os quais formariam a família Obaichthyidae, e outro formado por *Lepisosteus* + *Atractosteus* + *Herreraichthys*, por sua vez formando a tribo Lepisosteini (*sensu* GRANDE, 2010), enquanto que a família Lepisosteidae seria formada pela inclusão de *Masillosteus* na base de Lepisosteini. Tal proposta foi seguida por López-Arbarello (2012), López-Arbarello e Wencker (2016) e nessa última análise. Assim, de acordo com os resultados obtidos aqui, a família Lepisosteidae seria formada por *Lepisosteus* + *Herreraichthys* + *Atractosteus*, enquanto o clado Obaichthyidae seria formado por *Obaichthys* + *Oniichthys* + *Dentilepisosteus*. Adicionalmente, *Masillosteus* se mostrou mais basal em relação a ambas as famílias.

O clado formado por *Masillosteus* + Obaichthyidae + Lepisosteidae é sustentado pelo nó 62, o qual é definido pelas seguintes sinapomorfias: ectopterigoide formando a maior parte da região palatal; maxila inferior com articulação em frente à órbita; quadrado-jugal em forma

de placa; borda ventral da série infraorbital flexionadando-se abruptamente dorsalmente à região anterior da órbita; série de infraorbitais denteados; dermoesfenótico sem contato com o esfenótico; supramaxila atrofiada; ausência de interopérculo; vértebra opistoscélica; comprimento pré-dorsal superior a 75% do comprimento padrão do corpo; altura do pós-temporal reduzida em relação ao dermopterótico. Dentre as sinapomorfias encontradas, a vértebra opistoscélica é a mais característica, sendo encontrada exclusivamente nesse grupo de indivíduos dentre os Ginglymodi (BRITO, 2006).

A família Obaichthyidae, aqui composta por *Obaichthys* + *Oniichthys* + *Dentilepisosteus*, é sustentada pelo nó 78, fracamente representado por uma única característica: supraorbitais de tamanho pequeno em relação à órbita. O clado é fracamente sustentado porque o caráter que o representa é considerado homoplástico, também observado em Semionotiformes. Já Lepisosteidae é sustentada pelo nó 60, representado pelas sinapomorfias: ectopterigoide alongado, com uma porção anterior em forma de barra e expandido lateralmente na porção posterior; parte do ectopterigoide ornamentado e formando parte do teto craniano; braço vertical do pré-opérculo inteiramente ou quase inteiramente coberto por outros ossos dérmicos nos adultos.

As duas famílias dentro de Lepisosteiformes podem ser separadas geocronologicamente. Assim, Obaichthyidae seria datada do Aptiano ao Cenomaniano, enquanto que Lepisosteidae seria datada desde o Neocretáceo aos dias atuais. Essa divisão geocronológica para ambos os clados corrobora a ideia anteriormente proposta em Brito (2006); Grande (2010); Alvarado-Ortega e colaboradores (2016) e Brito e colaboradores (2016).

Desde que foi descrito, *Oniichthys* demonstra estreitas relações com o clado formado por *Lepisosteus* + *Atractosteus* (CAVIN e BRITO, 2001; BRITO, 2006). No entanto, Cavin e colaboradores (2013) afirmaram que *Oniichthys* possui estreitas relações com *Obaichthys*, baseada na presença de maxila com dentes; número pequeno de suborbitais na região da face; ausência de plicidentina nos dentes da série infraorbital. Entretanto, tais características são consideradas plesiomórficas dentro de Lepisosteiformes (CAVIN e BRITO, 2001).

Adicionalmente, foi observado que a ordem Lepisosteiformes é formada pelos táxons *Adrianaichthys* (*A. pankowskii*), *Isanichthys* (*I. latifrons*, *I. lertboosi*, *I. luchowensis*, *I. palustris*) e alguns representantes de *Lepidotes* ("*L.*" *alagoensis* e "*L.*" *souzai*), definidos no cladograma como *incertae sedis*, em posição mais basal em relação aos demais lepisosteídeos.

Isanichthys foi descrito pela primeira vez por Cavin e Suteethorn (2006), ao registrarem a ocorrência de um indivíduo quase completo encontrado no Neojurássico-

Eocretáeo da Tailândia (*I. palustris*). Posteriormente Deesri e colaboradores (2014) registraram a ocorrência de outra espécie, *I. lertboosi*, proveniente também do Neojurássico-Eocretáceo da Tailândia. Ainda nesse estudo, Deesri e colaboradores (2014) fizeram uma revisão do táxon, na qual afirmaram que dois peixes descritos anteriormente como *Lepidotes*, na verdade compartilham sinapomorfias com o gênero *Isanichthys*: *I. latifrons*, Neojurássico da Inglaterra (WOODWARD, 1893), e *I. luchowensis*, Eo-Mesojurássico da China (WANG, 1974). Embora o gênero *Isanichthys* seja distinto de outros táxons, sua posição filogenética dentro do grupo Ginglymodi ainda é incerta devido a caracteres polimórficos e à falta de exemplares melhor preservados (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012; CAVIN, DEESRI e SUTEETHORN, 2013; DEESRI *et al.*, 2014). Apenas na análise de López-Arbarello e Wencker (2016) *Isanichthys* apresentou relação com o clado Lepisosteoidei, considerada pelos autores como fracamente suportada por uma única sinapomorfia, a presença de dois pares de extraescapulares. Tal relação entre *Isanichthys* e Lepisosteoidei não foi observada, logo o táxon permanece como *incertae sedis* dentro de Ginglymodi.

Apesar de terem posição incerta dentro de Ginglymodi, Deesri e colaboradores (2014) e López-Arbarello e Wencker (2016) afirmaram que existe estreita relação entre os exemplares asiáticos, *I. palustris*, *I. lertboosi* e *I. luchowensis*, principalmente por terem sido encontrados em ambiente dulciaquícola. Entretanto, a presença de *I. latifrons*, um táxon marinho da Europa, deve ser interpretada com cautela, pois o gênero *Isanichthys* pode ter suas relações facilmente alteradas conforme são descritos e revisados novos táxons (DEESRI *et al.*, 2014; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016).

"*Lepidotes*" *alagoensis* e "*L.*" *souzai*, são táxons baseados em espécimes bastante incompletos, com descrição apenas de cabeças quase completas ("*L.*" *alagoensis*) e associação de escamas com poucos ossos da cintura escapular ("*L.*" *alagoensis* e "*L.*" *souzai*), o que confere uma posição incerta dentro do grupo Ginglymodi. Tal condição em que os gêneros "*Lepidotes*" e *Isanichthys* estão identificados como *incertae sedis* em Lepisosteiformes condiz com o resultado encontrado por López-Arbarello (2012). A autora afirmou que *Lepidotes* seria monofilético e restrito ao Neojurássico da Europa Central, resultado também afirmado por López-Arbarello e Wencker (2016). No entanto, os únicos representantes de "*Lepidotes*" encontrados em Lepisosteiformes nessa análise foram "*L.*" *alagoensis* e "*L.*" *souzai*, ambos datados do Eocretáceo do Brasil (GALLO, 2000), enquanto que a espécie-tipo e todos os demais representantes de "*Lepidotes*" apresentaram relação mais próxima com Semionotiformes.

Muitos táxons de "*Lepidotes*", principalmente do Neojurássico e Eocretáceo, têm sido revisados e atribuídos a outros gêneros, inclusive passando a pertencer à ordem Lepisosteiformes (CAVIN, 2010; LÓPEZ-ARBARELLO e SFERCO, 2011; CAVIIN *et al.*, 2013; DEESRI *et al.*, 2014; MEUNIER *et al.*, 2016). *Adrianaichthys pankowskii* foi um desses casos, descrito por Forey e colaboradores (2011), originalmente como pertencente ao gênero *Lepidotes*. No entanto, Meunier e colaboradores (2016), ao realizarem um estudo histológico nos exemplares-tipo, descobriram que o táxon na realidade teria estreitas relações com Lepisosteiformes, por possuírem organização das escamas semelhantes a *Obaichthys*. Apesar de não ter sido feita análise histológica, a relação de *A. pankowskii* com Lepisosteiformes se mantem, no entanto, o táxon permanece com *incertae sedis*.

7.6.2. Ordem Semionotiformes

De acordo com os resultados obtidos, foram observados dois clados em Semionotiformes, representados pelas famílias Semionotidae e Macrosemiidae, respectivamente.

Ambas as famílias são fracamente relacionadas no nó 67, representado pela ausência de quadrado lateralmente coberto pelos infraorbitais. No entanto, tal condição também é observada em Lepisosteiformes e outros Semionotiformes *incertae sedis*.

Segundo a análise filogenética feita por López-Arbarello (2012), a família Semionotidae seria sustentada pelas seguintes sinapomorfias: esfenótico com pequeno componente dérmico; grandes fulcras basais nas nadadeiras dorsal e anal; oito lepidotríquias no lobo caudal inferior não axial; escamas dorsais conspícuas com cristas e um espinho alto.

Como foi observado em todos os trabalhos de sistemática anteriormente citados, a escolha de caracteres que definem a família Semionotidae tem sido muito debatida ao longo dos anos. Tais debates ocorrem por conta de descrições de novos táxons e revisões dos táxons já existentes (LOMBARDO e TINTORI, 2008).

De acordo com a análise mais recente, Semionotidae seria composta apenas pelos gêneros *Lophionotus* e *Semionotus*, enquanto *Callipurbeckia*, *Macrosemiminus*, *Occitanichthys*, *Paralepidotus* e *Semiolepis* formariam a família Callipurbeckiidae dentro de Semionotiformes (LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016). No entanto, observou-se que Callipurbeckiidae não se sustenta, logo todos os táxons anteriormente citados pertencem

apenas à família Semionotidae. Tal resultado foi observado no nó 66, fracamente sustentado pela presença de fulcra basal grande nas nadadeiras dorsal e anal e pelo formato do supra-angular, o qual pode ser alongado e postero-dorsalmente relacionado com o quadrado, ou subtriangular, posterodorsal ao dentário, anterodorsalmente relacionado com o angular. Dessas características, *Paralepidotus* é o único táxon que apresenta fulcras pequenas nas nadadeiras dorsal e anal, o que poderia ser interpretado como uma reversão de caráter.

López-Arbarello (2012) afirmou que *Callipurbeckia* seria um gênero relacionado com *Macrossemiminus*, *Paralepidotus*, *Semiolepis* e *Tlayuamichin*, formando, assim, a família Callipurbeckiidae. López-Arbarello e Wencker (2016) confirmaram a relação e afirmaram que *Occitanichthys*, um novo táxon descrito para Neojurássico/Tithoniano da França, também seria membro de Callipurbeckiidae. Dos táxons representantes da família Callipurbeckiidae propostos por López-Arbarello (2012) e López-Arbarello e Wencker (2016), apenas *Tlayuamichin* não apresentou relações com a família. De acordo com os resultados obtidos, *Tlayuamichin* foi posicionado como um táxon mais basal dentro de Macrosemiidae. Tal relação entre *Tlayuamichin* e Macrosemiidae foi observada no nó 86, sustentada pelas sinapomorfias: anel circum-orbital aberto; série de suborbitais separando o pré-opérculo do dermopterótico.

López-Arbarello (2012) propôs o gênero *Callipurbeckia* ao realizar seu estudo sobre o grupo Ginglymodi, no qual afirmou que as espécies *C. minor* (Eocretáceo/Berriasiano da Alemanha), *C. tendaguruensis* (Neojurássico/Tithoniano da Tanzânia) e *C. notopterus* (Neojurássico/Kimmeridgiano da Alemanha), as quais foram descritas originalmente como *Lepidotes*, seriam próximas e formariam um clado monofilético. Ainda de acordo com a autora, *C. minor*, *C. tendaguruensis* e *C. notopterus* compartilhariam porte médio; corpo de formato fusiforme; nadadeira dorsal localizada entre as nadadeiras pélvicas e anal; ossos dérmicos ornamentados com tubérculos; único par de extraescapulares; um suborbital pequeno oval mais dorsal e um suborbital maior e mais ventral, ocupando a maior parte da área entre a série infraorbital e o pré-opérculo; maxila profunda; formando mais ou menos uma placa circular; dentição moderadamente trituradora; escamas dorsais conspícuas; escamas ganoides com articulação vertical e longitudinal bem desenvolvidas; articulação *peg-and-socket* grande e dorsal e presença de processo anterior ventral.

Entretanto, como observado na sessão de Lepisosteiformes, a ornamentação em forma de sulcos nos ossos dérmicos é compartilhada entre Lepisosteidae, Obaichthyidae e *L roxoi*. Além disso, a ornamentação em forma de tubérculos pode ser observada em exemplares que López-Arbarello (2012) reconheceu como Calliburbeckiidae, porém também é observada em

alguns exemplares de *Semionotus* e *Lepidotes* (como *L. elvensis*, *"L." piauhyensis*, "*L.*" *wenzae*). Adicionalmente, conforme observado no capítulo de ontogenia, tanto em *"L." piauhyensis* quanto em *P. ornatus* a ornamentação dos ossos dérmicos só aparece depois de certo estágio ontogenético. Portanto, definir a ornamentação de ossos dérmicos como caráter diagnóstico pode ocasionar dúvidas se exemplares juvenis e adultos forem considerados na análise. Logo, a ornamentação de ossos dérmicos é considerada homoplástica dentro de Ginglymodi.

McCune (1986), ao revisar o gênero *Semionotus*, propôs que o até então conhecido "*Lepidotes*" *minor* fosse chamado de *Semionotus minor*, baseando-se na principal diferença entre os gêneros *Lepidotes* e *Semionotus*, o número de ossos suborbitais. De acordo com a autora, *Semionotus* é conhecido por apresentar apenas um suborbital na área entre a série infraorbital e o dermopterótico, característica também notada em "*Lepidotes*" *minor*. No entanto, López-Arbarello (2012) não encontrou relações entre "*Lepidotes*" *minor* e *Semionotus*, nem com outros *Lepidotes*, mas com *Tlayuamichin*. Tal ideia foi observada também em López-Arbarello e Alvarado-Ortega (2011), no entanto, devido a diferenças geográficas e cronoestratigráficas entre *Tlayuamichin* e "*Lepidotes*" *minor*, López-Arbarello (2012) propôs então um outro gênero, *Callipurbeckia*.

Adicionalmente, as relações observadas não confirmaram a ideia proposta em López-Arbarello (2012), nem em López-Arbarello e Wencker (2016). *Callipurbeckia minor* e *C. tendaguruensis* apresentaram estreita relação, sustentadas pelo nó 64, representado por uma única sinapomorfia: presença de apenas dois infraorbitais anteriores. Porém, *Callipurbeckia* não se comportou como grupo monofilético, já que *C. notopterus* apresentou relação mais estreita com o clado *Paralepidotus* + *Semiolepis*, sustentada fracamente pela presença de ornamentação em forma de tubérculos, caráter homoplástico.

De acordo com os resultados obtidos, a família Macrosemiidae é formada pelos gêneros *Macrosemiocotzus*, *Macrosemius*, *Notagogus* e *Propterus*, enquanto *Kyphosichthys*, *Sangiorgioichthys* e *Tlayuamichin* formaram grupos-irmãos de Macrosemiidae. Adicionalmente, existe estreita relação entre *Notagogus* + *Macrosemius*. Tal relação foi observada também em López-Arbarello e Wencker (2016). Foi observado, ainda, que *Propterus* é grupo-irmão de *Notagogus* + *Macrosemius* e *Macrosemiocotzus* é grupo-irmão de ambos os clados anteriormente citados. Tal condição não foi observada em López-Arbarello (2012), nem em López-Arbarello e Wencker (2016), já que *Macrosemiocotzus* não foi utilizado em nenhuma das análises. Aqui optou-se por utilizar o táxon por ele ser um dos Macrosemiidae mais recentemente descritos (GONZÁLEZ-RODRÍGUEZ *et al.*, 2004). Ao

descrever *Macrosemiocotzus*, González-Rodríguez e colaboradores (2004) realizaram um estudo, no qual afirmaram que *Macrosemiocotzus* e *Macrosemius* seriam grupo-irmão de *Propterus*.

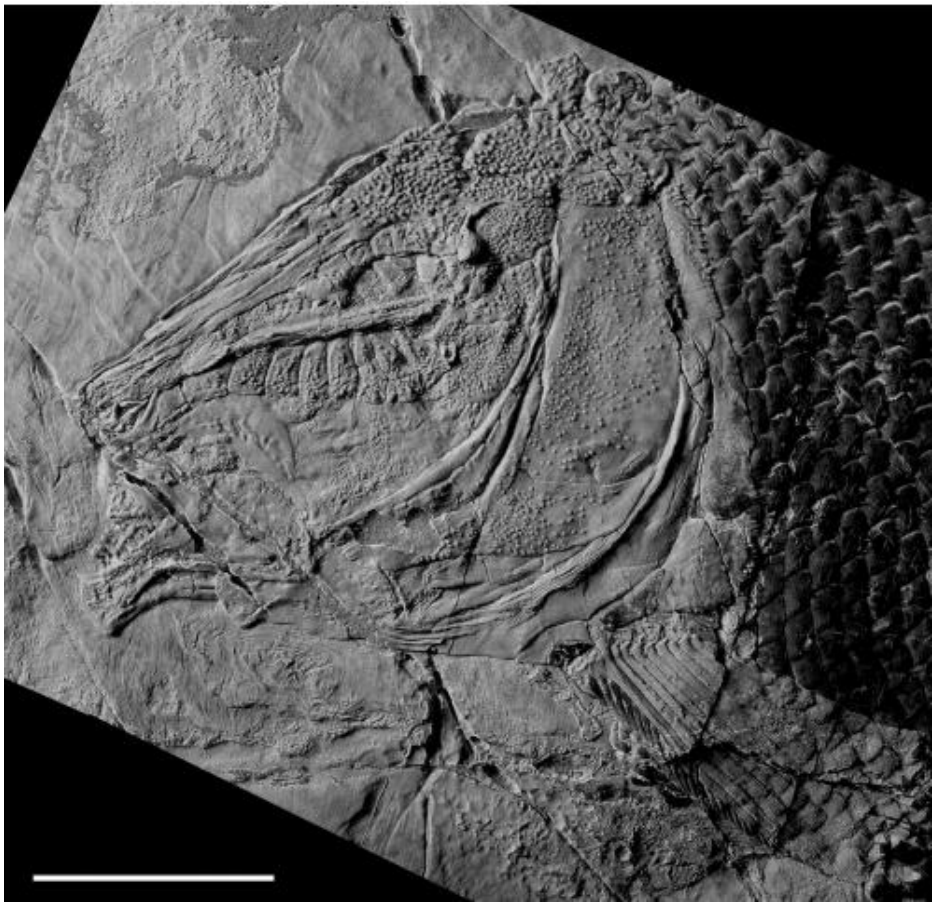
A estreita relação entre *Macrosemiocotzus*, *Macrosemius*, *Notagogus* e *Propterus* já havia sido observada em Bartram (1977) e González-Rodrígues e colaboradores (2004). De acordo com os autores, o registro mais antigo do grupo remete ao Triássico da Itália e da Áustria, o qual se manteve até o Eocretáceo. Os locais onde os exemplares foram encontrados indicam que os organismos eram relacionados com o Mar de Tétis e a abertura do Oceano Atlântico na região oeste. Segundo González-Rodrígues e colaboradores (2004), apesar de os registros de Macrosemiidae serem restritos à Europa, o fato de encontrar *Macrosemiocotzus* no continente americano indica que esses peixes foram capazes de se expandir para o oeste antes do evento de extinção do grupo no Albiano. Adicionalmente, os exemplares europeus são associados com paleoambientes de recifes de coral, os quais constituíam verdadeiras barreiras para os organismos, além de estabelecerem ambientes de águas calmas ao seu redor (BARTHEL, 1970; BARTRAM, 1977; GONZÁLEZ-RODRÍGUEZ *et al.*, 2004). Cenário semelhante foi encontrado no México, na localidade onde foi registrada a ocorrência de *Macrosemiocotzus*. Applegate (1987), Martill (1989), Espinosa-Arrubarrena e Applegate (1996) e González-Rodríguez e colaboradores (2004) afirmaram que a biota de Talyúa, onde *Macrosemiocotzus* foi encontrado, representa uma combinação de faunas marinhas, elementos dulciaquícolas e terrestres, os quais indicam um paleoambiente lacustre de águas calmas, que com o tempo se tornou um ambiente isolado.

Além disso, a fenda bucal pequena e a redução de dentes maxilares indicam que provavelmente *Macrosemius*, *Propterus* e *Notagogus* se alimentavam de pequenas presas ou algas (BARTRAM, 1977). De acordo ainda com o autor, esses táxons provavelmente tinham pouca mobilidade, porém conseguiam manobrar com facilidade entre os corais.

Os táxons *Kyphosichthys*, *Sangiorgioichthys* e *Tlayuamichin*, considerados grupos-irmãos de Macrosemiidae, apresentaram como principal característica o anel circum-orbital aberto, no qual a série infraorbital não alcança os ossos da série supraorbital. O que varia entre os táxons analisados é o tamanho da abertura em relação ao tamanho da órbita. Macrosemiidae tem como característica uma abertura considerável no anel circum-orbital, a qual dá um formato de crescente à região da órbita e é grande em relação ao tamanho da cabeça dos indivíduos da família. Caso semelhante é observado em *Tlayuamichin*, porém a abertura que se forma entre as séries infraorbital e supraorbital é menor em relação ao observado em Macrosemiidae. Adicionalmente, os ossos da série infraorbital e supraorbtial de

Tlayuamichin conferem um formato semelhante a uma bengala na região da órbita, na qual a série supraorbital curva-se levemente, porém não fecha o anel circum-orbital (FIGURA 31). Já em *Sangiorgioichthys*, é observada uma órbita grande em relação ao tamanho da cabeça, conforme observado em Macrosemiidae, embora a distância entre as séries infrorbital e supraorbital seja pequena, porém não fecha a órbita (FIGURA 32). Fato semelhante provavelmente ocorra também em *Kyphosichthys*, porém nos exemplares do táxon analisados não foram preservados ossos supraorbitais que pudessem dar respostas quanto ao formato da órbita, nem ao tamanho da abertura do anel circum-orbital. No entanto, provavelmente o táxon também o tinha sem que as séries infraorbital e supraorbital se conectassem entre si.

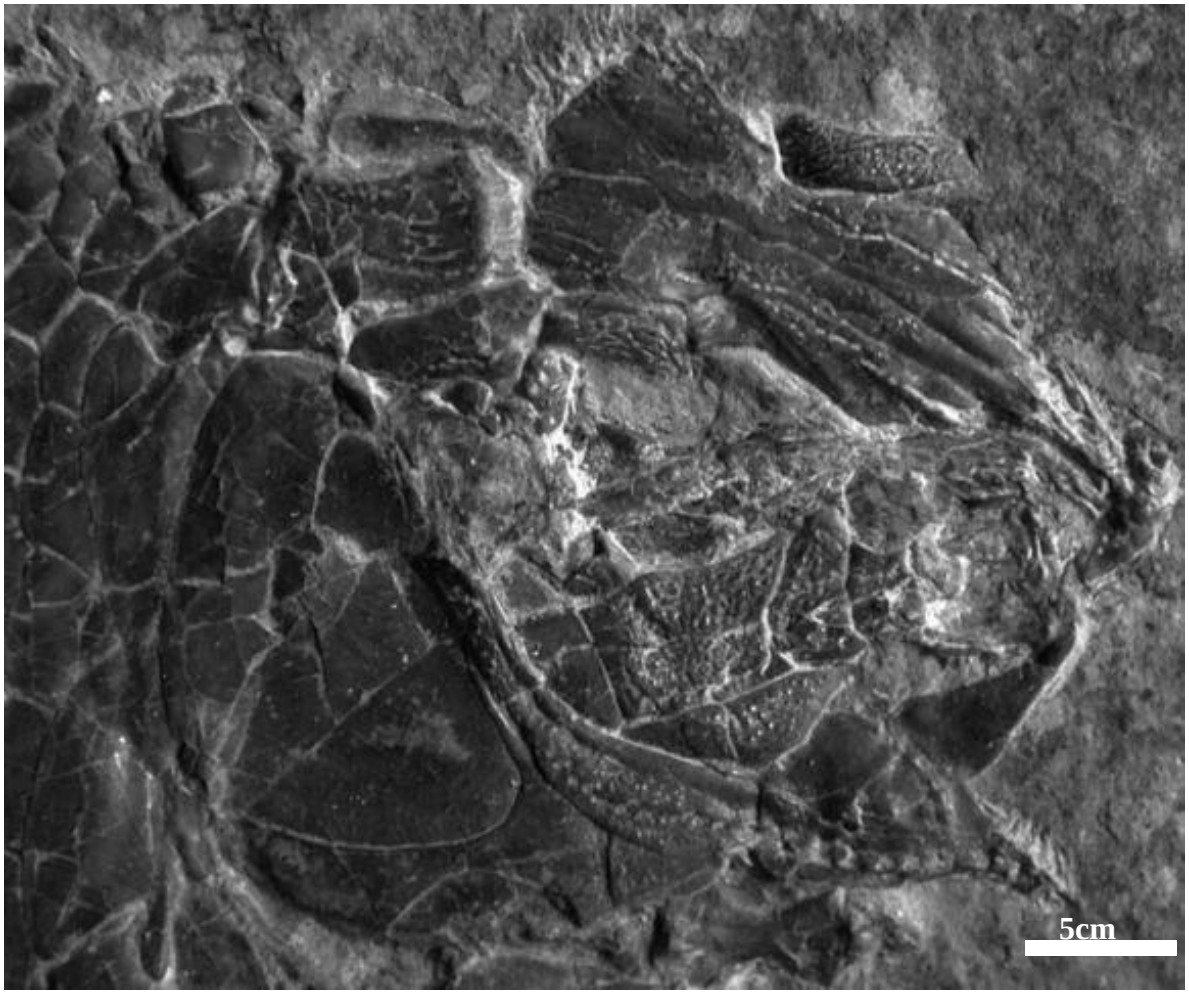
Figura 31-Organização dos ossos do anel circum-orbital em *Tlayuamichin itzli*



Fonte: modificado de López-Arbarello e Alvarado-Ortega, 2011.

López-Arbarello (2012), ao definir a ordem Semionotiformes, afirmou que uma das sinapomorfias seria a presença de anel circum-orbital aberto anteriormente, porém não mencionou que tal característica se aplica apenas a Macrosemiidae, já que em Semionotidae o anel circum-orbital é fechado, conforme a própria autora comentou mais adiante em seu artigo. Nessa análise, o anel circum-orbital aberto anteriormente apenas se aplica à família Macrosemiidae, enquanto os demais representantes de Semionotiformes o apresentam fechado anteriormente. Logo, tal estado do caráter anel circum-orbital não poderia ser utilizado como sinapomorfia para a ordem.

Figura 32-Organização dos ossos do anel circum-orbital de *Sangiorgioichthys aldae*



Fonte: modificado de Tintori e Lombardo, 2007.

Foi também observado que "*L.*" *gloriae*, *Luoxiongichthys* e *Camerichthys* formam relação de grupo-irmão com o clado Macrosemiidae + Semionotidae.

O gênero *Camerichthys* foi proposto por Bermudez-Rochas e Poyato-Ariza (2015), ao descreverem um novo táxon encontrado no Neojurássico (?Tithoniano) da Espanha. O gênero foi descrito com base em um único exemplar composto por crânio quase completo e a parte anterior do corpo preservados. Os autores realizaram um estudo para entender o posicionamento de *Camerichthys* dentro de Ginglymodi, utilizando a matriz proposta por López-Arbarello (2012), no qual afimaram que o táxon seria posicionado dentro de Semionotiformes, com estreitas relações tanto entre as famílias Callipurbeckiidae e Macrosemiidae, porém eles não tinham como visualizar alguns caracteres que comprovassem tal hipótese, optanto então por deixar *Camerichthys* em *incertae sedis* dentro de Semionotiformes.

López-Arbarello e Wencker (2016) reexaminaram o material de *Camerichthys* e propuseram que o táxon seria membro de Lepisosteiformes, mais relacionado com *Lepidotes* e *Scheenstia*, formando Lepidotidae. No entanto, nesse estudo observou-se que *Camerichthys* ocupa uma posição mais basal em relação a Macrosemiidae e Semionotidae, junto a "*L.*" *gloriae* e *Luoxiongichthys*. Tal relação é observada no nó 70, sustentada pela presença do canal supraorbital na porção central do parietal (estado 0 observado em Semionotidae).

Além das famílias Semionotidae e Macrosemiidae, foram observados que os táxons *Lepidotes*, *Neosemionotus* e *Scheenstia* permaneceram *incertae sedis* dentro de Semionotiformes.

Adicionalmente, Thies (1989) afirmou que *Lepidotes* seria um táxon para ou polifilético, dada a quantidade e variedade de exemplares descritos para o gênero até o momento. No entanto, *Lepidotes* é um gênero pobremente definido, considerado um táxon tipo "cesto de lixo", pois embora tenham sido descritas cerca de 150 espécies para o táxon, a maioria dos registros é feita com base em elementos fragmentados e isolados, com caracteres contraditórios, sendo, portanto, considerados *nomina dubia* (LOMBARDO e TINTORI, 2008; CAVIN, 2010).

McCune (1986) já havia apontado a necessidade de revisão para muitos táxons referidos como *Lepidotes*. Adicionalmente, Cavin (2010) afirmou que, por conta dos problemas com descrições baseadas em elementos fragmentados e isolados, muitas espécies de *Lepidotes* poderiam não pertencer ao gênero, caso semelhante ao que ocorre com *Semionotus*. De acordo com o autor, esse seria o primeiro passo para entender as relações entre os Semionotiformes.

López-Arbarello (2012), por sua vez, afirmou que o gênero *Lepidotes* não só pertence à ordem Lepisosteiformes, como também seria um clado monofilético, restrito apenas ao

Eojurássico da Europa Central. A autora revisou algumas espécies de *Lepidotes* que permenceram dentro de Semionotiformes, sugeriu novos táxons para eles e estabeleceu novas relações, sugerindo que fossem feitas revisões das demais espécies de *Lepidotes*. Em sua última análise, López-Arbarello e Wencker (2016) reforçaram a hipótese de López-Arbarello (2012), afirmando que *Lepidotes* é um táxon monofilético, pertence a Lepisosteiformes e, adicionalmente, teria estreitas relações com os gêneros *Camerichthys* e *Scheenstia*, os quais formariam a família Lepidotidae, retornando à proposta de Owen (1860).

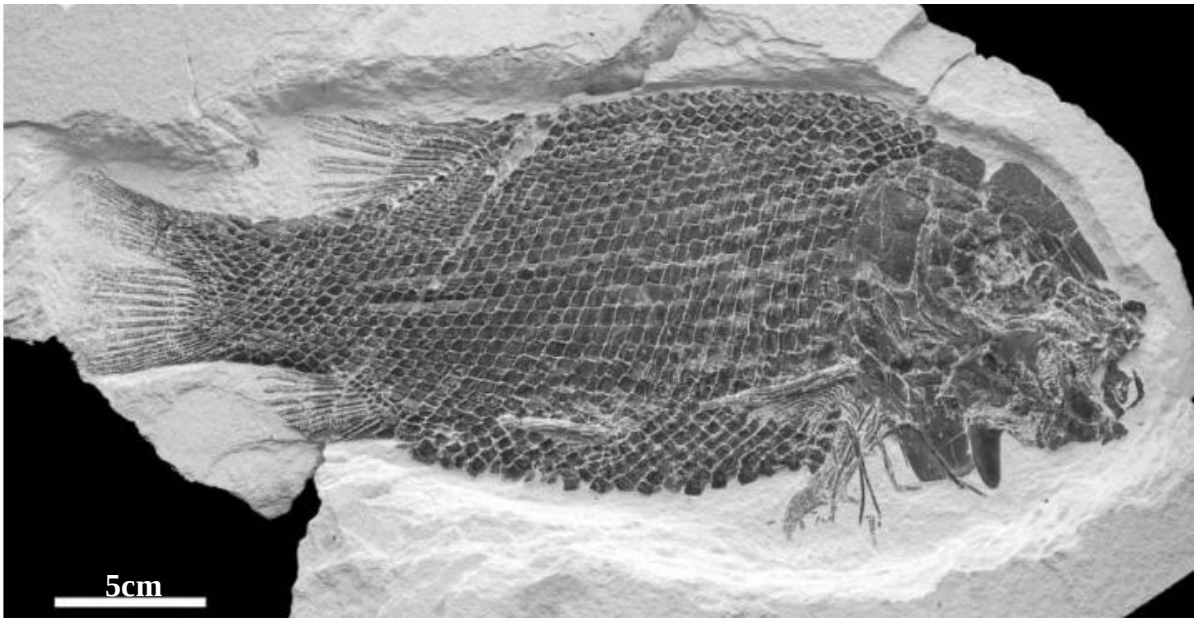
Entretanto, ao realizar os estudos, López-Arbarello (2012) e López-Arbarello e Wencker (2016) não utilizaram representantes de *Lepidotes* gondwanicos. Ao utilizar a matriz elaborada pelos autores, com a adição *Lepidotes* gondwanicos, a proposta de monofiletismo não se confirmou, pois, o táxon demonstrou posição incerta dentro da ordem (APÊNDICE C). Além disso, *Lepidotes* apresentou estreitas relações com a ordem Semionotiformes e a hipótese da família Lepidotidae de López-Arbarello e Wencker (2016) não se mantém, já que não foi observada relação entre *Camerichthys*, *Lepidotes* e *Scheenstia* que comprovem tal proposta. Assim, de acordo com os resultados obtidos, foi retomada a hipótese anteriormente proposta por Thies (1989) e Gallo-da-Silva (1998), na qual *Lepidotes* é um táxon não-monofilético, *incertae sedis* dentro de Semionotiformes, representado por caracteres homoplásticos.

Embora *Lepidotes* tenha mostrado posição incerta dentro de Semionotiformes, alguns táxons do gênero mostraram ter relações entre si e com *Neosemionotus*. Foi observada relação entre *"L." piauhyensis*, "*L.*" *microrhis*, "*L.*" *tanyrhis* e *N. puntanus*. Tal relação foi observada no nó 90, sustentada por ausência de dentículos nas margens branquial e lateral do cleitro e escamas dorsais conspícuas com espinho baixo. *"Lepidotes" piauhyensis* (Neojurássico do Brasil), "*L.*" *microrhis* (Eocretáceo da Espanha), "*L.*" *tanyrhis* (Eocretáceo da Espanha) e *N. puntanus* (Eocretáceo da Argentina) foram todos registrados em paleoambientes lacustres, o que poderia explicar a relação entre os táxons (WENZ, 2003; GALLO, 2005; PETRA, 2006; LÓPEZ-ARBARELLO e CONDORNIÚ, 2007; CAVIN, 2010). Adicionalmente, a relação entre "*L.*" *microrhis* e *N. puntanus* já havia sido observada em Cavin (2010), pois ambas as espécies apresentam dentição reduzida, reminescentes dos peixes detritívoros recentes. Adicionalmente, foi observada a única relação de grupo-irmão em *Lepidotes*, formada pelas espécies "*L.*" *microrhis* e "*L.*" *tanyrhis*. Tal realção foi observada no nó 89, por anel cirum-orbital fechado, presença de dentes no dentaloesplenial dispostos em fileira única, presença de fulcra franjada nas nadadeiras peitorais, canal supraorbital atravessando o parietal quase na extremidade do osso. No entanto, essas características suportam fracamente a relação entre

"*L.*" *microrhis* e "*L.*" *tanyrhis*, pois também foram observadas em outras espécies de Semionotiformes e Lepisosteiformes, portanto suportam fracamente a relação entre ambos os táxons na análise aqui implementada. Entretanto, por ser a única relação encontrada para *Lepidotes*, o gênero seria válido apenas de consideradas essas espécies.

Scheenstia é um gênero criado por López-Arbarello e Sferco (2011), para incluir um novo táxon encontrado no Neojurássico (Kimmeridgiano) da Alemanha (FIGURA 33). De acordo com as autoras, *S. zappi*, a espécie tipo do gênero *Scheenstia*, apresenta como características diagnósticas (sendo as duas últimas autapomorfias para *S. zappi*): mais de três pares de extraescapulares; frontais três vezes menos longos que largos; dentição moderadamente trituradora; quatro infraorbitais anteriores; *pit line* média contida num sulco profundo no dermopterótico e no parietal; angular com borda posterior côncava; pós-temporal com processo robusto semelhante a uma corneta; fulcra basal grande; onze raios no lobo inferior da nadadeira caudal; primeira escama semelhante a um raio na nadadeira caudal reduzida; escamas anteriores do flanco com bordo posterior serrilhado; canal orbital nos ossos supraorbitais; quadrado-jugal com superfície articular semelhante a uma sela.

Figura 33-*Scheenstia zappi.*



Fonte: modificado de López-Arbarello e Sferco, 2011.

Posteriormente, López-Arbarello (2012) afirmou que alguns táxons referidos orginalmente como *Lepidotes* na verdade compartilhariam as sinapomorfias com o gênero *Scheenstia*. Os táxons redescritos pela autora são: *S. maximus* (antigo *Lepidotes maximus*), *S.*

mantelli (antigo *Lepidotes mantelli*) e *S. laevis* (antigo *Lepidotes laevis*). Como já mencionado anteriormente, foi confirmada a proposta de López-Arbarello (2012) e o gênero *Scheenstia* se mantém. No entanto, López-Arbarello e Wencker (2016) propuseram que *Scheenstia* estaria posicionado na família Lepidotidae, juntamente com *Lepidotes* e *Camerichthys* em Lepisosteiformes, fato que não foi observado nessa análise. De acordo com os novos resultados, *Scheenstia* foi considerado Semionotiformes *incertae sedis*. Apesar de não ter uma posição definida dentro da ordem, *Scheenstia* demonstrou ser monofilético, já que todos os representantes do gênero mostraram relações entre si. O clado do gênero *Scheenstia* está formado pelo nó 107, o qual é sustentado pelo conjunto de características: presença de três ou mais pares de extraescapulares; infraorbitais anteriores não muito grandes; primeiro e último ossos da série suborbital maiores que os demais; presença de processo anteroventral semelhante a uma maçaneta no pós-temporal; suprecleitro com faceta articular côncava para articulação com o pós-temporal; presença de dentes molariformes nos coronoides, pterigoides ou vômer.

Por fim, *L. elvensis*, *"L." roxoi*, *L. semiserratus* e "*L.*" *wenzae* demonstraram posição incerta dentro de Seminotiformes. *"Lepidotes" roxoi*, conforme anteriormente discutido, é considerado *Lepidotes* por compartilhar as características diagnósticas com *L. elvensis* e *L. semiserratus*, propostas por López-Arbarello (2012). No entanto, a espécie-tipo de *Lepidotes*, *L. elvensis*, e *L. semiserratus*, por se mostrarem *incertae sedis* dentro de Semionotiformes, mostra que este ainda é um táxon polifilético, representado por caracteres homoplásticos (THIES, 1989; GALLO-DA-SILVA, 1998, CAVIN, 2010).

CONCLUSÕES

Com esse estudo, conclui-se que:

1. Foi retomada a hipótese anteriormente proposta por Thies (1989) e Gallo-da-Silva (1998), na qual *Lepidotes* é um táxon não-monofilético, *incertae sedis* dentro de Semionotiformes e representado por caracteres homoplásticos.

2. A única relação de grupo-irmão do gênero recuperada na análise filogenética aqui implementada ocorre entre *Lepidotes tanyrhis* e *L. microhis*. Portanto, o gênero é válido apenas se consideradas estas espécies.

3. *"Lepidotes" piauhyensis*, *"L." roxoi* e "*L.*" *wenzae* apresentam características morfológicas que se aproximam do gênero *Lepidotes*. Porém, não apresentam relação de grupo-irmão com nenhum táxon.

4. Foram identificados três estágios ontogenéticos distintos em *"L." piauhyensis*, o que permite compreender mais sobre o táxon e seu modo de vida nestas diferentes fases. Estes estágios ontogenéticos se assemelham aos observados em *P. ornatus*, do Triássico da Itália.

5. "*Lepidotes*" *alagoensis* e "*L.*" *souzai* apresentaram posição incerta dentro de Ginglymodi, pois os únicos representantes encontrados até o momento não apresentam caracteres diagnósticos. Ambas as espécies estão em uma politomia com *Adrianaicthys*, do Neocretáceo do Marrocos, e *Isanichthys*, do Neojurássico da Tailândia.

6. "*Lepidotes*" *mawsoni*, "*L.*" *dixseptiensis* e "*L.*" *oliveirai* continuam como meta-espécies, pois são representados apenas por escamas.

REFERÊNCIAS

AGASSIZ, L.R. Untersuchungen über die fossilen Fische der Lias- Formation. Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie. *Geologie und Petrefaktenkunde*, v. 3, p. 139-149, 1832.

_____. *Recherches sur les poissons fossiles*. Neuchatel, Ed. Petitpierre, t. 1-5, 1833-1844.

_____. On the fossil fishes found by Mr. Gardner in the Province of Ceará, in the North of Brazil. *Edinburgh New Philosophical Journal*, v. 30, p. 82–84, 1841.

AGUIAR, G. A. 1971. Revisão geológica da Bacia Paleozóica do Maranhão. IN: *Anais do XXV Congresso Brasileiro de Geologia, São Paulo. SBG*. 1971. p. 113-122.

ALMEIDA, F. F. M.; CARNEIRO, C. D. R. Inundações marinhas fanerozóicas no Brasil e recursos minerais associados. In: MANTESSO-NETO, V.; BARTORELLI, A.; CARNEIRO, C. D. R.; BRITO-NEVES, B. B. (eds.). *Geologia do continente sul-americano: evolução da obra de Fernando Flávio Marques de Almeida*, Beca, 2004. p.43-58.

ALVARADO-ORTEGA, J.; BRITO, P. M.; PORRAS-MUSQUÍZ, H. G.; MÚJICA-MONROY, I. H. A Late Cretaceous marine long snout “pejelagarto”fish (Lepisosteidae, Lepisosteini) from Múzquiz, Coahuila, northeastern Mexico. *Cretaceous Research*, v. 57, p. 19-28. 2016.

APPLEGATE, S. P. A preliminary study of the Tlayua Quarry near Tepexi de Rodríguez, Puebla. *Revista Sociedad Mexicana de Paleontología*, v. 1, p. 40–54, 1987.

ARRATIA, G. Actinopterygian postcranial skeleton with special reference to the diversity of ray elements, and the problem of identifying homologies. In: G. ARRATIA; H. P. SCHULTZE (eds.), *Mesozoic Fishes 4 – Homology and Phylogeny*, Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 2008. p. 49-101.

_____; SCHULTZE, H. P. Palatoquadrate and its ossifications: development and homology within osteichthyans. *Journal of Morphology*, v. 208, p. 1–81. 1991.

_____; _____. Semionotiform fish from Jurassic of Tedaguru (Tanzania). *Mitteilung Museum für Naturkunde Berlin*, v. 2, p. 135-153, 1999.

ASSINE, M. L. Bacia do Araripe. *Boletim de Geociências da Petrobras*, v. 15, n. 2, p. 371-389. 2007

AUMONIER, F. J. Development of the dermal bones in the skull of *Lepidosteus osseus*. *Quartely Journal of Microscopical Science*, v. 83, p. 1-33. 1941.

BARTHEL, K. W. On the deposition of the Solnhofen lithographic limestone (Lower Tithonian, Bavaria, Germany). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, v. 135, p. 1-8, 1970.

BARTRAM, A. W. H. The Macrosemiidae, a Mesozoic family of holostean fishes. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology*, v. 29, n. 2, p. 137-234. 1977.

BELTAN, L. Étude d'un neurocrâne de *Lepidotes* du Bathonien du Maroc. *Bulletin de la Société Géologique de France*, VII. 71, n. 6, p. 1091-1106, 1958.

BÉRMUDEZ-ROCHAS, D. D.; POYATO-ARIZA, F. J. A new semionotiform actinopterygian from the Mesozoic of Spain and its phylogenetic implications. *Journal of Systematic Paleontology*, v. 34, n. 4, p. 265-285. 2014.

BLAINVILLE, H. D. Poissons fossiles. *Nouvelle Dictionnaire d'Histoire Naturelle*, v. 27, p. 310-395, 1818.

BOCCHINO, A. Semionotidae (Pisces, Holostei, Semionotiformes) de la Formación Lagarcito (Jurásico Superior?), San Luis, Argentina. *Ameghiniana*, v. 10, p. 254–268. 1973.

BONNER, J. T. *First signals. The evolution of multicelular development*. Princeton, Princeton University Press, 2000.

BRANCO, W. Beiträge zur Kenntniss der Gattung *Lepidotus*. *Abhandlungen zur geologischen Specialkarte von Preussen und den Thuringischen Staaten*, Bd. VII, Heft 4, p. 323-406, 1887.

BRITO, P. M. Considerações sobre os halecomorfos e os lepisosteídeos (Actinopterygii: Neopterygii) no Cretáceo da parte ocidental do continente Gondwana. In: V. GALLO; P. M. BRITO; H. M. A. SILVA; F. J. FIGUEIREDO (eds.), *Paleontologia de Vertebrados: Grandes temas e contribuições científicas*, Interciência, 2006. p. 53-70.

_____; GALLO, V. A new pleuropholid *Gondwanapleuropholis longimaxillaris* n.g., n. sp. (Actinopterygii: Teleostei) from the Jurassic of north east Brazil. *Comptes Rendus Paleovol.* Serie II, A-Sciences de La Terre et des Planetes, v. 1, p. 697-703. 2002.

_____; _____. A new species of *Lepidotes* (Neopterygii: Semionotiformes: Semionotidae) from the Santana Formation, Lower Cretaceous of Northeastern Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, v.23, n. 1, p. 47-53, 2003.

CAMPOS NETO, O. P. A.; LIMA, W. S.; CRUZ, F. E. G. Bacia de Sergipe-Alagoas. *Boletim de Geociências da Petrobras*, v. 15, n. 2, p. 405-515. 2007.

CAVIN, L. Diversity of Mesozoic semionotiform fishes and the origin of gars (Lepisosteidae). *Naturwissenschaften*, v. 97, p. 1035-1040. 2010.

_____; BRITO, P. M. A new Lepisosteidae (Actinopterygii: Ginglymodi) from the Cretaceous of Kem Kem beds, southern Morocco. *Bulletin de la Société géologique de France*, v. 172, n. 5, p. 661-670. 2001.

_____; SUTEETHORN, V. A new semionotiform (Actinopterygii, Neopterygii) from Upper Jurassic-Lower Cretaceous deposits of North-East Thailand, with comments on the relationships of semionotiforms. *Paleontology,* v. 49, n. 2, p. 339-353, 2006.

_____; DEESRI, U.; SUTEETHORN, V. Osteology and relationships of *Thaiichthys* nov. gen.: a Ginglymodi from the Late Jurassic – Early Cretaceous of Thailand. *Palaeontology*, v. 56, n. 1, p. 183–208, 2013.

CECCA, F.; MARTIN GARIN, T. B.; MARCHAND, D.; LATHUILIERE, B.; BARTOLINI, A. Paleoclimatic control of biogeographic and sedimentary events in Tethyan and peri-Tethyan areas during the Oxfordian (Late Jurassic). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 222, p. 10–32. 2005.

COPE, E. D. Observations on the systematic relations of the fishes. *Proceedings of the American Association for the Advancement of Science*, v. 20, p. 317-343, 1871.

CLOUTIER, R.; BÉCHARD, I.; CHAREST, F.; MATTON, O. La contribution des poisons fossiles de Miguasha à la biologie évolutive du développement. *Naturaliste Canadien*, v. 133, p. 84–95, 2009.

CLOUTIER, R. The fossil record of fish ontogenies: Insights into developmental patterns and processes. *Seminars in Cell e Developmental Biology*, v. 21, p. 400-413, 2010.

DANIL'CHENKO, P. G. Superorder Holostei. In: D. V. OBRUCHEV (ed.), *Osnovy Paleontologii*. Moskva: Akademii Nauk SSSR. p. 378–395, 1964.

DANSER, D. H. A theory of systematics. *Bibliotheca Biotheoretica*, v. 4, p. 117-150, 1950.

DECHASEAUX, C. *Lepidotus hourcqui*: nouvelle espèce du Lias de Madagascar. *Bulletin de la Société Géologique de France*, v. 34, n. 5, p. 527-533, 1935.

_____. Contribution a l'étude du genre *Lepidotus*. Annales de Paléontologie, v. 30, p. 3-13, 1943.

DEECKE, W. Ueber Fische aus verschiedenen Horizonten der Trias. *Palaeontographica*, v. 35, p. 13–138, 1889.

DEESRI, U.; LAUPRASET, K.; SUTEETHORN, V.; WONGKO, K.; CAVIN, L. A New Species of the Ginglymodian Fish Isanichthysfrom the Late Jurassic PhuKradung Formation, Northeastern Thailand. Acta Paleontologica Polonica, v. 59, n. 2, p. 313-331. 2014.

ESPINOSA-ARRUBARRENA, L.; S. P. APPLEGATE, P. S. 1996. A possible model for the paleoecology of the vertebrate bearing beds in the Tlayúa quarries, near Tepexi de Rodrı´guez, Puebla, México. In G. ARRATIA e G. VIOHL (eds.), *Mesozoic Fishes-Systematics and Paleoecology*, Verlag Dr. F. Pfeil, München, 1996. p. 539–550.

FLETCHER, T.; ALTRINGHAM, J.; PEAKALL, J.; WIGNALL, P.; DORRELL, R. Hydrodynamics of fossil fihes. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, v. 281, p. 1-9. 2014.

FOREY, P. L.; LÓPEZ-ARBARELLO, A.; MACLEOD, N. A New Species of *Lepidotes* (Actinopterygii: Semiontiformes) from the Cenomanian (Upper Cretaceous) of Morocco. *Palaeontologia Electronica*, v. 14, n. 1, p. 1-12. 2011.

GALLO, V. First occurrence of *Lepidotes* (Actinopterygii: Semionotiformes: Semionotidae) in the Coqueiro Seco Formation, Early Aptian of the Sergipe-Alagoas basin, northeastern Brazil. *Boletim do Museu Nacional, Nova Série Geologia*, v. 51, p. 1-14, 2000.

_____. Redescription of *Lepidotes piauhyensis* Roxo and Löfgren, 1936 (Neopterygii, Semionotiformes, Semionotidae) from the Late Jurassic–Early Cretaceous of Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 25, n. 4, p. 757-769, 2005.

_____; BRITO, P. M. An overview of Brazilian semionotids. In: G. ARRATIA e A. TINTORI (eds.), *Mesozoic Fishes 3 – Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity*, Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 2004. p. 253-264.

_____; CAVALCANTI, M. J.; TINTORI, A. Using geometric morphometrics to study ontogenetic shape changes in Paralepidotus ornatus (Agassiz 1833-44) (Actinopterygii, Semionotidae). *Arquivos do Museu Nacional*, v. 60, n. 3, p. 117-120, 2002.

GALLO-DA-SILVA, V. *Revisão das espécies do gênero Lepidotes Agassiz, 1832 (Actinopterygii, Semionotiformes) do Mesozóico do Brasil, com comentários sobre as relações filogenéticas da família Semionotidae.* São Paulo, 1998. 259 f. Tese (Doutorado em Geologia Sedimentar), Programa de Pó-Graduação em Geologia Sedimentar, Instituto de Geociências/Universidade de São Paulo, 1998.

_____; CAVALCANTI, M. J. Application of geometric morphometrics to the study of body shape variation in †Semionotiformes (Actinopterygii: Neopterygii). In: Congresso Brasileiro de Paleontologia, São Pedro, 1997. p. 76.

_____; AZEVEDO, S. A. Histo-morphological study of *Lepidotes* teeth (Neopterygii: Semionotidade) of Lower Cretaceous of Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, v. 70, n. 3, p. 441-452, 1998.

_____. The relationships of the palaeoniscid fishes, a review based on new specimens of *Mimia* and *Moythomasia* from the Upper Devonian of Western Australia. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, Geology,v. 37, n. 4, p. 173–428. 1984.

_____; MAISEY, J.; LITTLEWOOD, D. T. J. Interrelatioships of basal neopterygians. In: STIASSNY, M. L.; PARENTI, L. R.; JOHNSON, G. D. (eds.). *Interrelationships of fishes*, San Diego Academic Press, 1996. p. 117-146.

GAYET, M. Nouvelle extension géographique et stratigraphique du genre *Lepidotes*. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, t. 294, Série II, p. 1387-1390, 1982.

_____.; MEUNIER, F. J. Apport de l´étude de l´ornamentation microscopique de la ganoïne dans la détermination de l´appartenance générique et/ou spécifique des écailles isolées. *Comptes Rendus de l´Academie des Sciences de Paris*, v. 303, n. 13, p. 1259-1262. 1986.

_____.; _____. Conséquences paléobiogéographiques et biostratigraphiques de l"identification d'écailles ganoïdes du Crétacé Supérieur et du Tertiaire Inférieur d'Amérique du Sud. *Document du Laboratoire Géologique de Lyon*, v. 125, p. 169-185. 1993.

_____.; _____; LEVRAT-CALVIAC, V. Mise en évidence des plus anciens Polypteridae dans le gisement sénonien, d'In Becetem (Niger). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, v. 307, n. 2, p. 205-210. 1988.

GIBSON, S. Biodiversity and Evolutionary History of †*Lophionotus* (Neopterygii: †Semionotiformes) from the Western United States. *Copeia*, v. 4, p. 582-603. 2013a.

_____. A New Hump-Backed Ginglymodian Fish (Neopterygii, Semionotiformes) from the Upper Triassic Chinle Formation of Southeastern Utah. *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 33, n. 5, p. 1037-1050. 2013b.

GODEFROIT, P. Les reptiles marins du Toarcien (Jurassique inférieur) Belgo-luxembourgois. *Mémoires du Service Explic. cartes Géologique Minibr. du Belgique*, v. 39, p. 1-98. 1994.

GÓES, A. M.; FEIJÓ, F. J. Bacia do Parnaíba. *Boletim de Geociências da Petrobras*, v. 8, n. 1, p. 57-67. 1994.

GOLOBOFF, A. Cladistics, v. 15, p. 407-428, 1999.

GONTIJO, G. A.; MILHOMEN, P. S.; CAIXETA, P. M.; DUPUY, I. S. S.; MENEZES, P. E. L. Bacia Almada. *Boletim de geociências da Petrobras*, v.15, n. 2, p. 463-473. 2007.

GONZÁLEZ-RODRÍGUEZ, K.; APPLEGATE, S. P.; ESPINOSA-ARRUBARRENA, L. A New World macrosemiid (Pisces: Neopterygii-Halecostomi) from the Albian of México. *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 24, n. 2, p. 281-289. 2004.

_____.; REYNOSO, V. H. A new Notagogus (Macrosemiidae, Halecostomi) species from the Albian Tlayúa Quarry, Central Mexico. In: ARRATIA, G.; TINTOTRI, A. (eds.) *Mesozoic Fishes 3 – Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity*, Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 2004. p. 265-278.

GOODRICH, E. S. on the scales of fish, livind and extinct, and their importance in classification. *Procceedings of the Zoological Society of London*. v. 1907, p. 751-774. 1907.

GORJANOVIC-KRAMBERGER, K. Die obertriadische fischfauna von Hallein on Salzburg. *Beitr.Paleont. Geol.-Ung. Og.*, v. 18, p. 193-224. 1905.

GOUIRIC-CAVALLI, S.; CIONE, A. L. Fish faunas from the Late Jurassic (Tithonian) Vaca Muerta Formation of Argentina: One of the most important Jurassic marine ichthyofaunas of Gondwana. *Journal of South American Earth Sciences*, v. 63, p. 114-124. 2015.

GRANDE, L. An empirical synthetic pattern study of gars (Lepisosteiformes) and closely related species, based mostly on skeletal anatomy: the resurrection of Holostei. *American Society of Ichthyology and Herpetology, Special Publication*, v. 6, p. 1-871. 2010.

HENNIG, W. *Grundzüge einer Theorie der Phylogenetischen Systematik*. Berlin: Deutscher Zentralverlag, 1950. 370 p.

_____. *Phylogenetic Systematics*. Urbana: University of Illinois Press, 1966. 263 p.

_____. *Elementos de una Sistemática Filogenética*. Buenos Aires: Editorial Universitaria de Buenos Aires, 1968. 353 p.

HONE, D. W. E.; FARKE, A. A.; WEDEL, M. J. Ontogeny and the fossil record: what, if anything, is an adult dinosaur? *Biology Letters*, v. 12, p. 1-9. 2016.

HOLZ, M.; SIMÕES, M. G. *Elementos fundamentais de tafonomia*. Ed. Universidade/UFRGS, Porto Alegre, 231p. 2002.

HUSSAKOF, L. Fossil fishes collected by the American Museum Congo expedition. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, v. 37, p. 761–767. 1917.

HUMPHRIES, C. J. *Ontogeny and Systematics*. New York, Columbia University Press, 236f. 1988.

HUXLEY, T. H. Theory of the vertebrate skull. *The Croonian Lecture. Proccedings of the Royal Societey of London*, v. 9, p. 381-433. 1858.

_____. On the applications of the laws of evolution to the arrangement of the Vertebrata.*Proceedings of the Zoological Society of London*, v. 1880, p. 649-662. 1880.

JAEKEL, O. *Lepidotus* und *Leptolepis* aus dem oberen Lias von Dobbertin, Mecklenburg. *Mitteilungen der Mecklenburgischen Geologischen Landesmstalt*, Neue Folge, p. 13–25. 1929.

JAIN, S.L. A review of the genus *Lepidotes* (Actinopterygii: Semionotiformes), with special reference to the species from Kota Formation (Lower Jurassic), India. *Journal of the Palaeontological Society of India*, v. 28, p. 7-42, 1983.

_____; ROBINSON, P.L. Some new specimens of the fossil fish *Lepidotes* from the English Upper Jurassic. *Proceedings of the Zoological Society of London*, v. 141, n. 1, p. 119-135, 1963.

KITCHING, I. J.; FOREY, P. L.; HUMPHRIES, C. J.; WILLIAMS, D. M. *Cladistics: The theory and Practice of Parsimony Analysis*. 11. ed. Oxford: Oxford University Press, 1998. 228p.

LACÉPÈDE, B. G. E. *Histoire naturelle des poissons5*. Paris: Plasson. 1803.

LAMBERS, P. *On the ichthyfauna of the Solnhofen Lithograpgic Limestone (Upper Jurassic, Germany)*. Rijksuniversiteit Gröningen, Gröningen, Germany. 1992.

LANG, A. W.; MOTTA, P.; HIDALGO, P.; WESTCOTT, M. Bristled shark skin: a microgeometry for boundary layer control? *Bioinspiration* & *Biomimeics*, v. 3, n. 4, p. 046005. 2008.

LEAL, M. E. C. Ontogenia, filogenia e paleontologia In: GALLO, V.; BRITO, P. M.; SILVA, H. M. A. e FIGUEIREDO, F. J. (eds.). *Paleontologia de Vertebrados: Grandes Temas e Contribuições Científicas*, Interciência, 2006. p. 173-195.

LIMA, M. R.; CAMPOS, D. A. Palinologia dos folhelhos da Fazenda Muzinho, Floriano, Piauí. *Boletim do Insituto de Geociências da Universidade de São Paulo*, v. 11, p. 149-154. 1980.

LOMBARDO, C.; SUN, Z. Y.; TINTORI, A.; JIANG, D. Y.; HAO, W. C. A new species of the genus *Perleidus* (Actinopterygii: Perleidiformes) from the Middle Triassic of Southern China. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, v. 50, n. 2, p. 75-83. 2011.

_____.; TINTORI, A. A new semionotid fish (Actinopterygii, Osteichthyes) from the Late Triassic of the Northern Italy. In: ARRATIA, G.; SCHULTZE, H. P.; WILSON, M. V. H. (eds.). *Mesozoic Fishes 4– Homology and phylogeny*. München, Verlag Dr. Friedrich Pfeil. 2008. p. 129–142.

LÓPEZ-ARBARELLO, A. Ordering the semionotids 1: incorporating the recently described and revised taxa in a cladistic study. *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 26, n. 3, p. 91A. 2006.

_____. Revision of *Semionotus bergeri* AGASSIZ, 1833 (Upper Triassic, Germany), with comments on the taxonomic status of *Semionotus* (Actinopterygii, Semionotiformes). *Palätontologische Zeitschrift*, v. 82, n. 1, p. 40-54. 2008.

_____. Phylogenetic Interrelationships of Ginglymodian Fishes (Actinopterygii: Neopterygii). *PLoS ONE*, v. 7, n. 7, p. 1-44, 2012.

_____; WENCKER, L. C. M. New callipurbeckiid genus (Ginglymodi: Semiootiformes) from the Tithonian (Late Jurassic) of Canjuers, France, 2016. [internet] Disponível em: <http://link.springer.com/article/10.1007/s12542-016-0312-x>. Acesso em: 01/06/2016.

_____; ALVARADO-ORTEGA, J. New semionotiform (Neopterygii) from the Tlayúa Quarry (Early Cretaceous, Albian), Mexico. *Zootaxa*, v. 2749, p. 1–24. 2011.

_____; CODORNIÚ, L. Semionotids (Neopterygii, Semionotiformes) from the Lower Cretaceous Lagarcito Formation, San Luis Province, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 27, p. 811–826. 2007.

_____; RAUHUT, W. U.; MOSER, K. Jurassic fishes of Gondwana. *Revista de la Associación Geológica Argentina*, v. 63, n. 4, p. 586-612. 2008.

_____; SFERCO, E. New semionotiform (Actinopterygii: Neopterygii) from the Late Jurassic of southern Germany. *Journal of Systematic Palaeontology*, v. 9, p. 197–215. 2011.

_____; SUN, Z. Y.; SFERCO, E.; TINTORI, A.; XU, G. H.; SUN, Y. L.; WU, F. X.; JIANG, D. Y. New species of *Sangiogioichthys* Tintori and Lombardo, 2007 (Neopterygii, Semionotiformes) from the Anisian of Luoping (Yunnan Province, South China). *Zootaxa*, v. 2749, p. 25–39. 2011.

McALLISTER, D. E. The evolution of branchiostegals.*Bulletin of Natural Museum of Canada*, v. 221, p. 1–239. 1968.

McCUNE, A. R. A revision of Semionotus (Pisces: Semionotidae) from the Triassic and Jurassic of Europe. *Palaeontology*, v. 29, n. 2, p. 213-233, 1986.

MADDISON, W. P.; MADDISON, D. R. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis, 2016. [internet] Disponível em: <http://mesquiteproject.org> Acesso em 03/08/2016.

MALABARBA, M. C. S. L.; GARCIA, A. J. V. Peixes (Semionotidae e Hybodontidae) do Jurássico e Cretáceo da Bacia Sergipe-Alagos, Brasil. *Paula-Coutiana, Porto Alegre*, v. 4, p. 61-77, 1990.

MAISEY, J. G. *Santana Fossils: An Illustrated Atlas.* Neptune City, T.F.H. Publications, 462 f. 1991.

MARTILL, D. A new Solenhofen in México. *Geology Today*, v.1-2, p. 25–28, 1989.

MENDES, J. C. *Paleontologia básica*. EDUSP, 347p. São Paulo. 1988.

MESNER, J. C.; WOOLDRIDGE, L. C. P. Estratigrafia das bacias paleozóicas e cretácicas do Maranhão. *Boletim Técnico da Petrobrás, Rio de Janeiro*. v. 7, n. 2, p. 137-164, 1964.

MEUNIER, F. J. Recherches histologiques sur le squelette dermique des Polypteridae. *Archives de zoologie expérimentale et générale*. v. 121, p. 279-295, 1980.

_____. The Osteichtyes, from the Paleozoic to the extant time, through histology and palaeohistology of bony tissues. *Comptes Rendus Palevol*. v. 10, p. 34-355, 2011.
_____; EUSTACHE, R. P.; DUTHEIL, D.; CAVIN, L. Histology of ganoid scales from the early Late Cretaceous of the Kem Kem beds, SE Morocco: systematic and evolutionary implications. *Cybium*, v. 40, p. 121-132. 2016.

MICHAEL, K. Ueber eine Neue Lepidodteiden-Gattung aus dem oberem Keuper Oberschlesiens.*Zeits Deutsch. Ges.*XLIV, p.710-729, 1893.

MICKLICH, N.; KLAPPERT, G. *Masillosteus kelleri*, a new gar (Actinopterygii, Lepisosteidae) from the Middle Eocene of Grube Messel (Hessen, Germany). *Kaupia*, v. 11, p. 73–81. 2001.

MINELLI, A. the development of animal form – Ontogeny, morphology and evolution. Cambridge University Press. Cambridge, 323p. 2003.

MURRAY, A. M.; WILSON, M. V. H.A new Late Cretaceous macrosemiid fish (Neoptergii, Halecostomi) from Morocco, with temporal and geographical range extensions for the family.*Palaeontology*, v. 52, p. 429–440, 2009.

_____; XING, L.; DIVAY, J.; LIU, J.; WANG, F.A. Late Jurasic freshwater fish (Ginglymodi, Lepisosteiformes) from Qijiang, Chongquing, China. *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 35, n. 2, p. 1-7, 2015.

NIXON, K. C.; CARPENTER, J. M. On outgroups. *Cladistics*, v. 9, p. 413-426. 1993.

OEFFNER, J.; LAUDER, G. V. The hydrodynamic function of shark skin and two biomimetic applications. *The Journal of Experimental Biology*, v. 215, p. 785-795. 2012.

_____; McCUNE, A. R. Morphology of the Semionotus elegans espécies group from the Early Jurassic parto f Newark Supergroup of Eastern North America with comments on the family Semionotidae (Neopterygii). *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 11, n. 3, p. 269-292. 1991.

ØRVIG, T. The dermal skeleton; general considerations. *Currents problems of lower vertebrates phylogeny*, v. 4, p. 373-397. 1968.

_____. A survey of odontodes (“dermal teeth”) from developmental, structural, functional, and phyletic points of view. In: ANDREWS, S. M.; MILES, R. S.; WALKER, A. D. (eds). *Problems in vertebrate evolution*. Linnean Society Shymposion Series. London, 1977, p. 53-76.

OWEN, R. *Palaeontology, or, a systematic summary of extinct animals and their geological relations*.Edinburgh: A. and C. Black. 420 f. 1860.

PACHECO, J. A. A. *Relatório da Comissão Geográphica e Geológica do Estado de São Paulo.* p. 33-38, 1913.

PAIVA, H. C. L.; SILVA, R. C.; SANTOS, C. C.; REIS, C. Primeira ocorrência de *Lepidotes* (Osteichthyes, Actinopterygii, Lepisosteiformes) na Formação São Sebastião, Berriasiano-Aptiano da Sub-bacia de Tucano Central, Bahia, Brasil. *Brazilian Journal of Geology*, v. 43, n. 4, p. 653-660, 2013.

_____; SILVA, H.M.A.; GALLO, V. SILVA, A.S. Análise filogenética Preliminar de Semionotiformes (Actinopterygii: Neopterygii). In: IX Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados, Vitória. *Paleontologia em Destaque*, 2014. p.98.

PATTERSON, C. Interrelationships of holosteans. In: P. M. GREENWOOD; R. S.WILES; C. PATTERSON, (eds.) *Interrelationships of Fishes*. Londres, Academic Press, 1973. p. 233-305.

_____. The braincase of pholidophorid and leptolepid fishes, with a review of the Actinopterygian braincase. *Philosophical Transaction of the Royal Society of London, B*, v. 269, n. 899, p. 275-579. 1975.

PESSOA NETO, O. C.; SOARES, U. M.; SILVA, J. G. F.; ROESNER, E. H.; FLORENCIO, C. P.; SOUZA, C. A. V. Bacia Potiguar. *Boletim de Geociências da Petrobras*, v. 15, n. 2, p. 357-369. 2007.

PETRA, R. *Paleoictiofauna da Formação Pastos Bons (Bacia do Parnaíba) - Reconstituição paleoambiental e posicionamento cronoestratigráfico*. Rio de Janeiro. 2006. 123f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas), Programa de Pós-graduação em Biologia, Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes/Universidade do Estado do Rio de Janeiro, 2006.

_____.; GALLO, V. Occurrence of distinct ontogenetic stages in *"Lepidotes" piauhyensis* (Neopterygii, †Semionotiformes) from Pastos Bons Formation, Jurassic of the Parnaíba Basin. In: V *Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados, Santa Maria. Ciência e Cultura*, 2006. p.47.

_____.; _____. Tafonomia da plaeoictiofauna do Jurássico da Bacia do Parnaíba e comparação bioestratinômica com as bacias da América do Sul e África. In: V. GALLO; H. M. A. SILVA; P. M. BRITO; F. J. FIGUEIREDO, (eds.). *Paleontologia de Vertebrados: Relações entre América do Sul e África*. Rio de Janeiro, Editora Interciência, 2012, p. 151-173.

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.

PINTO, I. D.; PURPER, Y. Observations on Mesozoic Conchostraca from the north of Brazil. In: *Anais do XXVIII Congresso Brasileiro de Geologia, Porto Alegre. SBG*. 1974. p. 305-316.

PRIEM, F. Étude sur le genre *Lepidotus*. *Annales de Paléontologie*, t. III, p. 1-19, 1908.

RAFINESQUE, C. S. 1820. Ichthyologia Ohiensis [Part 8]. *Western Review and Miscellaneous Magazine*, v. 3, n. 3, p. 165-173.

REGAN, C. T. The skeleton of *Lepisosteus*, with remarks on the origin and evolution of the lower Neopterygian fishes. *Proceedings of the Zoological Society of London*, v. 1923, p.445-461. 1923.

ROJO, A. L. *Dictionary of evolutionary fish osteology*. CRC Press. London, 273p. 1991.

ROXO, M.; LÖFGREN, A. *Lepidotus piauhyensis*, sp. nov. *Notas Preliminares e Estudos*, DGM/ DNPM, v. 1, p. 7-12, 1936.

SAINT-SEINE, M. P. Les poissons des calcaires lithographiques de Cerin. *Nouvelles Archives du Muséum D'Histoire Naturelle de Lyon*, fasc. II, p. 137-150, 1949.

SANTOS, M. E. C. M.; CARVALHO, M. S. S. *Paleontologia das bacias do Parnaíba, Grajaú e São Luís –Reconstituições Paleobiológicas*.CPRM – Serviço Geológico do Brasil.2009. 193 f.

SCHAEFFER, B. Cretaceous and Terctiary actinopterygian fishes from Brazil. *Bulletin of American Museum of Natural History*, v. 89, p. 5-39. 1947.

_____. The Cretaceous holostean fish *Macrepistius*. *American Museum Novitates*, v. 2011, p. 1-18. 1960.

_____. The braincase of the holostean fish *Macrepistius*, with comments on neurocranial ossification of Atinopetrygii. *American Museum Novitates*, v. 2796, p. 1-86. 1971.

_____; DANKLE, D. H. A semionotid fish from the Chinle Formation, with consideration of its relationships. *American Museum Novitates*, v. 1457, p. 1-29. 1950.

SCHRÖDER, K. M.; LÓPEZ-ARBARELLO, A.; EBERT, M. *Macrosemimimus*, gen. nov. (Actinopterygii, Semionotiformes), from the Late Jurassic of Germany, England, and France. *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 32, p. 512–529. 2012.

SCHUH, R. T. *Biological Systematics: Principles and Applications*. Cornell University Press, Ithaca, 256 p. 2000.

SCHULTZE, H. P. Augangsform und Entwicklung der rhombischen Schuppen der Osteichthyes (Pisces). *Paläontology*, v. 51, p. 152-168. 1977

SCOTESE, C. R. *Atlas of Early History*. Paleomap Project, Arlington, Texas, 522p.

SILVA, O. B.; CAIXETA, J. M.; MILHOMEN, P. S.; KOSIN, M. D. Bacia do Recôncavo. *Boletim de Geociências da Petrobras*, Rio de Janeiro, v. 15, n 2, p. 423-431. 2007.

SILVA SANTOS, R. Estudo morfológico de *Lepidotus piauhyensis*. *Notas Preliminares e Estudos, Divisão de Geologia e Mineralogia/DNPM*, v. 28, p. 1-18, 1945.

_____. Lepidotídeos do Cretáceo da Ilha de Itaparica, Estado da Bahia.*Notas Preliminares e Estudos, Divisão de Geologia e Mineralogia/DNPM*, v. 145, p. 1-26, 1953a.

_____. *Lepidotes llewellyni*, nova espécie, da Formação Santo Amaro, estado da Bahia. *Notas Preliminares e Estudos, Divisão de Geologia e Mineralogia/DNPM*, v. 67, p. 1-11, 1953b.

_____. Peixes triássicos dos folhelhos da fazenda Muzinho, estado do Piauí. *Notas Preliminares e Estudos, Divisão de Geologia e Mineralogia/DNPM*, n. 70, p. 1-4, 1953c.

_____. Peixes do Cretácico do Rio Grande do Norte. In:35º Congresso Brasileiro de Paleontologia, *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, v.1, p. 67-74, 1963.

_____. Sobre um *Lepidotes* da Formação Itaparica, Estado da Bahia. *Boletim de Geologia do Instituto de Geociências da UFRJ*, v. 4, p. 43-46, 1969.

_____. A idade geológica da Formação Pastos Bons. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, v. 46, p. 589-592. 1974.

_____. *Lepisosteus cominatoi* n. sp., da Formação Bauru, Estado de São Paulo, Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, v. 56, n. 2, p. 197-202, 1984.

_____. Nova conceituação genérica de *Lepidotes temnurus* Agassiz, 1841 (Pisces Semionotiformes). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, v. 63, n. 3, p. 239-250, 1990.

SIRE, J. V. From ganoid to elasmoid scales in the actinopterygian fishes. *Netherlands Journal of Zoology*, v. 40, n, 1-2, p. 75-92. 1990.

_____; WESTERMANN, G. E. G.; STANLEY, G. D.; YANCEY, T. E. Paleobiogeography of the ancient Pacific. *Science*, v. 249, p. 680–681. 1990.

SUDO, S.; TSUYUKI, K.; ITO, Y.; IKOHAGI, T. A study on the surface shape of fih scales. *JSME international journal. Series C, Mechanical Systems, Machine Elements and Manufacturing*, v. 45, p. 1100-1105. 2002.

THIES, D. *Lepidotes gloriae*, sp. nov. (Actinopterygii:Semionotiformes) from the Late Jurassic of Cuba. *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 9, n. 1, p. 18-40, 1989.

_____. The osteology of the bony fish *Tetragonolepis semicincta* Bronn 1830 (Actinopterygii, †Semionotiformes) from the Early Jurassic (Lower Toarcian) of Germany.*Geologica et Palaeontographica*, v. 25, p. 251-297, 1991.

_____; MUDROCH, A. Actinopterygian teeth from the Late Jurassic (Kimmeridgian) of N Germany. In: G. ARRATIA; G. VIHOL (eds.), *Mesozoic Fishes – Systematics and Paleoecology*, Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 1996. p. 105-114.

THIOLLIÈRE, V. Note sur les poissons fossiles du Bugey, et sur l´application de la méthode de Cuvier à leur classement. *Bulletin de la Sociètè Gèologique de France*, v. 15, n. 2, p. 782-793, 1858.

TINTORI, A. *Paralepidotus ornatus* (Agassiz 1833-43): a semionotid from the Norian (Late Triassic) of Europe. In: G. ARRATIA; G. VIHOL (eds.), *Mesozoic Fishes – Systematics and Paleoecology*, Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 1996. p. 167-179.

TINTORI, A.; LOMBARDO, C. A new early Semionotidae (Semionotiformes, Actinopterygii) from the Upper Ladinian of the Monte San Giorgio area (Southern Switzerland and Northern Italy). *Rivista Italiana di Paleontologia i Stratigrafia*, v. 113, n. 3, p. 369–381, 2007.

URHO, L. Characters of larvae - what are they? *Folia Zool*, v. 51, p. 161–86, 2002.

VAZ, P. T; REZENDE, N. G. A. M; WANDERLEY FILHO, J. R.; TRAVASSOS, W. A. S. Bacia do Parnaíba. *Boletim de Geociências da Petrobrás*, Rio de Janeiro, v. 15, n. 2, p. 253-263, 2007.

VROLIK, A. J. Studien über die Verknocherung und die Knochen der Schädels der Teleostei. *Niederlandisches Archiv für Zoologie*, v. 1, n. 3, p. 219-318, 1873.

WÄGELE, J.-W. *Foundations of Phylogenetic Systematics*. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 365 p. 2005.

WAGNER, A. Monographie der fossilen Fische aus den lithographischen Schiefern Bayern's. 2. *Abhandlungen der Königlich der Bayerischen Akademie der Wissenschaften*, München, v. 9, p. 611-748, 1863.

WEN, W.; ZHANG, Q. Y. ; HU, S. X. ; ZHOU, C. Z.; XIE, T.; HUANG, J. Y.; CHEN, Z. Q.; BENTON, M. J. A new genus of basal actinopterygian fish from the Anisian (Middle Triassic) of Luoping, Yunnan Province, Southwest China.*Acta Palaeontologica Polonica*, v. 57, n. 1, p. 149–160, 2012.

WENZ, S. Compléments à l'étude des poissons actinoptérygiens du Jurassique français. *Cahiers de Paléontologie, Éditions du Centre National de la Recherche Scientifique*, p. 1-276, 1967.

_____. A new semionotid fish from the Lower Cretaceous of Gadoufaoua (Niger): Phylogenetic comments In: *Second International Meeting of Mesozoic Fishes - Systematics and the Fossil Record*, Buckow. Resumos. Buckow, p. 44. 1997.

_____. *Pliodetes nigeriensis*, gen. nov. et. sp. nov., a new semionotid fish from Lower Cretaceous of Gadofaoua (Niger Republic): phylogenetic comments. In: G. ARRATIA e H.-P. SCHULTZE (eds.), *Mesozoic Fishes 2 – Systematics and Fossil Record*, Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 1999. p. 107-220.

_____. Les *Lepidotes* (Actinopterygii, Semionotiformes) du Crétacé inferieur (Barrémien) de Las Hoyas (Province de Cuenca, Espagne). *Geodiversitas*, v. 25, p. 481–499. 2003.

_____; BRITO, P. M. Première découverte de Lepisosteidae (Pisces, Actinopterygii) dans le Crétacé inférieur de la Chapada do Araripe (N-E du Brésil). Conséquence sur la phylogénie des Ginglymodi. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences Paris*, v. 314, n. 2, p. 1519-1525. 1992.

WESTOLL, T. S. The Haplolepidae, a new family of the late Carboniferous bony fishes.*Bulletin of the American Museum of Natural History*, v.83, p. 1-122, 1944.

WHITE, E. I.; MOY-THOMAS, J. A. Notes on the nomenclature of fossil fishes – Part II. Homonyms D-Z. *Journal of Natural History Series*, v. 11, n. 6, p. 98-103.

WILKINSON, M.; BENTON, M. J. Sphenotid phylogeny and the problems of multiple trees. Philososophical Transations of Royal Society of London, Série B, v. 351, p. 1-16, 1996.

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

_____. The fossil fishes of the Hawkesbury series at Gosford. *Memories of the Geological Survey of New South Wales, Palaeontology*, v. 4, p. 1–55, 1890.

_____. *Catalogue of the Fossil Fishes in the British Museum (Natural History), Part III*, p. 1-544, 1895.

_____. On some fishes discovered by Prof. Ennes de Souza in the Cretaceous Formations at Ilhéus (State of Bahia), Brazil. *Quarterly Journal of the Geological Society*, v. 64, p. 358-362, 1908.

XU, G. H; WU, F. X. A deep-bodied Ginglymodian fish from the MiddleTriassic of eastern Yunnan Province, China, and the phylogeny of lower neopterygians. *Chinese Science Bulletin*, v. 57, p. 111-118. 2012.

_____; ZHAO, L. J.; COATES, M. I. The oldest ionoscopiform from China sheds new light on the early evolution of halocmomorph fishes. *Biology Letters*, v. 10, p. 1-5. 2014.

APÊNDICE A – Matriz de dados de Ginglymodi (continua)

Táxons	**0**	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**	**7**	**8**	**9**	**10**	**11**	**12**	**13**	**14**	**15**	**16**	**17**	**18**	**19**	**20**	**21**	**22**	**23**	**24**	**25**	**26**	**27**	**28**	**29**	**30**
Perleidus sinensis	?	0	0	?	0	0	0	0	?	?	?	?	0	?	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	?	0
Adrianaichthys pankowskii	2	?	?	?	?	0	?	?	1	?	1	0	0	?	?	?	0	?	1	0	0	0	0	1	?	0	0	1	1	0
Araripelepidotes temnurus	1	0	?	?	0	0	?	0	?	?	?	0	0	0	?	?	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	?	0
***Atractosteus* sp.**	0	1	0	1	1	?	1	1	0	1	2	1	1	2	0	0	0	2	0	0	1	1	0	0	4	0	1	1	1	1
Callipurbeckia minor	0	?	?	?	0	0	?	0	?	?	3	0	0	1	2	0	0	0	0	2	1	1	0	1	3	0	0	0	1	0
C. notopterus	?	?	?	?	?	0	?	0	?	?	?	?	0	1	?	?	1	?	?	?	?	?	0	?	3	?	?	?	?	?
C. tendaguruensis	?	?	?	?	?	0	?	0	?	?	?	?	0	1	?	0	0	?	?	2	1	1	0	1	?	?	0	0	?	?
Camerichthys lunae	1	?	?	?	?	0	?	0	?	?	?	0	0	3	?	0	0	?	?	?	1	1	?	0	3	0	0	0	0	0
Dentilepisosteus laevis	?	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	2	0	0	2	1	0	0	1	1	0	0	?	0	1	0	0	1
Herreraichthys coahuilaensis	?	1	1	1	1	?	1	?	?	?	?	?	?	?	0	?	0	?	?	?	1	1	?	?	?	?	0	?	?	1
Isanichthys latifrons	1	?	?	?	?	0	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	?	?	0	0	?	0	?	0	?	?	?	0
I. leertbosi	?	?	1	?	0	0	?	0	1	0	0	1	0	3	?	?	0	2	?	0	0	0	0	0	3	0	0	1	1	0
I. luchowensis	1	?	?	?	?	0	?	0	?	?	?	?	0	3	?	?	0	?	?	0	?	0	0	?	4	0	0	1	1	0
I. palustris	0	?	?	?	?	0	?	0	?	0	?	?	0	3	?	?	0	1	0	0	0	0	0	0	?	0	0	1	1	0
Kyphosichthys grandei	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	0	3	1	0	0	1	0	2	?	?	?	0	4	?	0	?	?	0
"Lepidotes" alagoensis	0	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	0	3	?	0	1	?	?	?	?	0	0	0	4	?	0	1	?	0
Lepidotes elvensis	0	?	?	?	?	0	?	0	?	0	0	0	0	3	1	?	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1	1	0
"L." gloriae	0	?	?	?	?	?	?	?	1	0	?	?	?	?	2	?	1	?	?	?	?	?	?	?	4	?	0	?	?	?
"L." microrhis	0	?	?	?	?	0	?	0	1	0	?	?	0	1	?	?	1	0	?	0	1	?	0	1	0	0	0	0	1	0
"L." piauhyensis	0	?	?	?	?	0	?	0	1	0	3	0	0	3	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	2	0	0	1	1	0
"L." roxoi	0	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	0	1	0	0	0	2	0	0	?	1	0
L. semiserratus	?	?	1	?	0	0	?	0	1	?	?	0	0	3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1	1	0
"L." souzai	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?
"L." tanyrhis	0	?	?	?	?	0	?	0	1	0	?	?	0	1	1	?	1	0	?	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0
"L." wenzae	1	?	?	?	?	0	?	0	1	0	?	?	0	1	?	?	0	0	?	0	?	?	0	?	?	?	0	1	?	0
***Lepisosteus* sp.**	0	1	1	1	?	0	1	0	0	1	2	1	1	2	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	4	0	1	1	1	1
Lophionotus chileana	0	?	?	?	?	0	?	0	?	?	?	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	3	0	0	0	0	0
L. kanabensis	0	?	?	?	?	0	?	0	?	0	?	0	0	0	1	?	1	0	0	0	0	0	0	1	?	0	0	?	?	0
L. sanjuanensis	0	?	?	?	?	0	?	0	?	?	?	0	0	0	1	?	1	0	0	0	0	0	0	1	?	0	0	0	0	0

Táxons	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
Macrosemiocotzus americanus	3	?	?	?	?	0	?	0	1	?	?	?	0	1	1	0	0	-	?	?	1	2	0	0	3	1	0	0	0	0
Macrosemius rostratus	3	?	1	1	?	0	?	0	0	?	1	0	0	1	2	0	0	-	-	0	1	2	0	0	3	1	0	0	0	0
Macrosemiminus fergeti	0	?	?	?	0	0	?	0	1	0	3	0	0	1	1	0	1	?	?	0	1	2	1	0	3	1	0	0	0	0
M. lennieri	0	0	1	1	0	0	?	0	1	0	?	0	0	1	2	0	0	0	0	0	1	0	0	0	3	1	0	0	0	0
Masillosteus kelleri	1	?	?	1	1	0	1	0	?	?	?	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	4	0	1	1	1	1
Neosemionotus puntanus	0	?	?	?	?	0	?	0	0	?	?	?	0	1	1	0	1	1	?	?	1	0	0	0	?	0	0	1	?	0
Notagogus novomundi	3	?	?	?	?	0	?	0	0	?	?	0	0	1	2	0	0	-	-	2	1	2	0	0	3	1	0	0	0	0
Obaichthys decoratus	2	1	1	1	1	?	1	1	0	?	0	1	0	2	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	4	0	1	0	1	1
Occitanichthys canjuerensis	0	?	?	?	0	0	?	0	?	0	3	0	0	1	2	0	0	0	0	0	1	1	0	0	3	0	0	0	0	0
Oniichthys falipoui	1	?	?	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	2	0	0	1	1	1	?	1	1	0	0	4	0	1	0	1	1
Paralepidotus ornatus	3	?	?	?	?	0	?	0	1	0	3	0	0	1	1	0	0	0	0	2	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0
Pliodetes nigeriensis	0	?	?	?	?	0	?	0	0	1	?	0	0	0	1	?	2	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
Propterus elongatus	3	?	?	?	1	0	?	0	0	?	?	0	0	1	1	0	1	-	-	2	1	2	0	0	3	1	0	0	0	0
P. microstomus	3	?	?	?	1	0	?	0	0	?	?	0	0	1	1	0	1	-	-	2	1	2	0	0	3	1	0	0	0	0
Sangiorgioichthys aldae	0	?	?	?	?	0	?	0	?	?	?	0	0	0	?	?	0	0	0	0	1	0	0	0	3	?	0	0	0	0
S. sui	0	?	?	?	?	0	?	0	?	0	?	0	0	3	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	3	?	0	0	0	0
Scheenstia laevis	?	?	?	?	?	0	?	0	?	?	?	0	0	3	?	?	0	2	0	0	1	0	0	0	?	0	0	1	1	0
S. mantelli	?	0	1	0	0	0	?	0	1	?	0	0	0	0	?	?	0	2	0	0	1	0	0	0	?	0	0	1	1	0
S. maximus	0	?	?	?	?	0	?	0	1	0	?	?	0	3	?	0	0	2	0	0	0	0	0	0	?	0	0	1	0	0
S. zappi	0	?	?	?	?	0	?	0	?	0	?	0	0	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1	1	0
Semiolepis brembanus	0	?	?	?	?	0	?	0	?	?	?	0	0	1	1	0	1	2	0	2	?	1	0	1	2	1	0	0	0	0
Semionotus bergeri	0	?	?	?	?	0	?	0	?	?	?	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	?	0	0	0	0	0
S. elegans	0	?	1	1	?	0	?	0	0	0	?	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	3	0	0	0	0	0
Thaichthys buddhabutrensis	0	1	?	0	1	0	?	0	1	0	?	0	0	0	1	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
Tlayuamichin itzili	0	?	?	?	?	0	?	0	0	?	3	0	0	0	?	0	0	1	0	2	1	1	0	0	3	1	0	0	0	0

Táxons	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60
Perleidus sinensis	0	_	?	?	0	0	?	0	0	?	?	?	0	0	?	?	?	0	0	?	0	0	?	?	?	?	0	0	0	0
Adrianaichthys pankowskii	4	1	1	1	0	0	0	0	3	1	0	0	0	?	0	0	?	?	0	?	0	0	3	?	?	?	2	0	0	?
Araripelepidotes temnurus	?	?	2	2	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	?	?	?	?	0	?	?	0	?	?	0	?	0	0	0	0
***Atractosteus* sp.**	5	0	2	2	0	1	1	0	3	3	0	0	1	1	0	1	1	2	0	0	?	1	0	1	0	0	2	1	0	0
Callipurbeckia minor	2	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	2	0	0	1
C. notopterus	?	?	1	?	0	0	?	0	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	0	0	1
C. tendaguruensis	2	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	1	0	0	1
Camerichthys lunae	3	1	1	2	0	0	0	0	3	1	1	1	0	1	0	0	0	0	?	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1
Dentilepisosteus laevis	?	0	2	2	1	?	1	0	3	3	0	0	1	0	0	1	1	2	0	0	0	1	0	0	0	0	?	?	0	0
Herreraichthys coahuilaensis	5	0	?	?	?	?	0	0	3	3	0	0	?	?	0	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?
Isanichthys latifrons	1	1	1	?	?	?	?	0	2	1	0	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	1	?	0	0
I. leertbosi	1	1	1	2	0	0	0	0	2	1	1	1	0	?	0	0	?	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0
I. luchowensis	1	0	1	2	0	0	0	0	2	1	1	0	0	?	0	0	?	0	0	?	?	0	1	0	0	0	1	0	0	0
I. palustris	?	?	1	2	1	0	0	0	3	1	1	0	0	0	?	?	?	0	0	1	0	0	?	0	?	?	2	0	0	0
Kyphosichthys grandei	?	0	1	0	0	0	0	0	2	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0
"Lepidotes" alagoensis	?	?	1	1	0	0	?	0	2	2	0	0	0	?	?	?	?	0	0	?	1	0	_	1	_	_	2	0	0	0
Lepidotes elvensis	3	0	1	1	0	0	0	0	3	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1
"L." gloriae	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	?	?	?	1	?	0	?	?	?	?	?	?	0	1
"L." microrhis	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	?	0	0	1	?	0	1	1	0	?	2	0	0	1
"L." piauhyensis	3	0	1	1	0	0	0	0	3	1	0	0	0	1	0	0	?	0	0	1	?	0	1	1	0	0	1	0	0	1
"L." roxoi	?	?	1	1	1	0	0	0	3	1	0	0	1	1	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	2	0	0	0
L. semiserratus	3	0	1	1	0	0	0	0	3	1	1	0	0	1	0	0	?	0	0	1	0	0	1	1	0	?	1	0	0	1
"L." souzai	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
"L." tanyrhis	3	0	1	1	0	0	1	0	3	0	1	0	0	0	0	0	?	0	0	1	?	0	1	1	0	?	2	0	0	1
"L." wenzae	?	?	1	?	0	0	?	0	?	?	?	?	0	?	0	0	?	0	0	?	0	0	1	?	0	0	2	0	0	1
***Lepisosteus* sp.**	5	0	2	2	1	1	0	0	3	3	0	0	1	0	0	1	1	2	0	0	1	1	0	0	0	0	2	1	0	0
Lophionotus chileana	4	0	2	0	0	0	1	0	0	_	1	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1
L. kanabensis	1	0	2	?	0	0	1	0	0	_	1	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	0	?	0	0	?	1	0	0	1
L. sanjuanensis	5	0	2	0	0	0	1	0	0	_	1	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	0	?	0	0	0	1	0	0	1
Luoxiongichthys hyperdorsalis	?	?	?	0	?	0	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	0	0	0	?	0	?	1	0	0	1

Táxons	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60
Macrosemiocotzus americanus	?	0	0	0	0	0	0	1	-	-	-	-	-	-	0	0	?	0	0	?	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0
Macrosemius rostratus	3	1	0	0	0	0	0	1	-	-	-	-	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0	1	0
Macrosemiminus fergeti	4	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	2	0	0	1
M. lennieri	4	0	0	0	0	0	0	0	0	-	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	2	0	0	1
Masillosteus kelleri	5	0	2	2	0	1	1	0	3	3	0	0	1	0	?	?	?	2	0	?	?	1	0	1	0	0	2	0	0	0
Neosemionotus puntanus	?	?	1	1	1	0	0	0	2	?	1	0	?	?	0	0	?	?	0	1	0	0	?	?	?	?	1	0	0	1
Notagogus novomundi	?	?	0	0	0	0	0	1	-	-	-	-	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0
Obaichthys decoratus	5	0	2	1	0	?	1	0	3	3	0	0	1	0	0	1	1	2	0	1	0	1	0	?	0	0	2	0	0	0
Occitanichthys canjuerensis	5	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1
Oniichthys falipoui	?	0	2	?	0	?	1	0	3	3	0	0	1	0	0	1	1	2	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	0	0
Paralepidotus ornatus	5	0	1	0	0	0	0	0	0	-	1	0	0	0	0	0	?	?	0	?	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1
Pliodetes nigeriensis	?	?	1	2	0	0	1	0	3	2	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	-	0	0	-	1	0	0	?
Propterus elongatus	3	1	0	0	0	0	0	1	-	-	-	-	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0
P. microstomus	3	1	0	0	0	0	0	1	-	-	-	-	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0
Sangiorgioichthys aldae	1	?	1	0	0	0	0	0	3	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	?	1	0	0	0
S. sui	1	0	1	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
Scheenstia laevis	4	0	0	2	0	0	0	0	3	1	0	1	0	1	0	0	?	1	0	?	1	0	0	1	0	?	1	0	0	1
S. mantelli	3	0	0	2	0	0	0	0	3	1	0	1	0	1	0	0	?	1	0	?	1	0	?	1	0	0	1	0	0	1
S. maximus	3	0	0	2	0	0	0	0	3	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	?	0	0	2	1	0	0	1	0	0	1
S. zappi	4	0	0	1	0	0	0	0	3	1	0	1	0	1	0	0	0	?	0	?	?	0	1	1	0	0	1	0	0	1
Semiolepis brembanus	4	0	2	0	0	0	1	0	0	-	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	2	0	0	1
Semionotus bergeri	3	1	2	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1
S. elegans	3	1	2	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1
Thaichthys buddhabutrensis	4	0	2	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	2	0	0	1
Tlayuamichin itzili	5	0	1	0	0	0	0	0	2	0	?	?	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1

Táxons	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90
Perleidus sinensis	0	_	_	0	0	?	0	0	0	0	0	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	?
Adrianaichthys pankowskii	?	1	?	?	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	2	?	1	?	?	?	3	?
Araripelepidotes temnurus	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	?	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0	2	0	2	0	0	?	1	?
***Atractosteus* sp.**	1	0	1	0	1	_	0	1	0	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	1	1	2	1	1	1	0	0	1	3
Callipurbeckia minor	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	2	0	0	0	1	0	1	0	1	0
C. notopterus	?	?	?	1	0	0	0	0	0	?	?	?	?	0	1	1	1	1	0	0	2	?	?	?	?	0	1	?	?	?
C. tendaguruensis	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	?	1	1	?	1	1	?	?	0	0	2	0	0	0	1	0	?	?	1	?
Camerichthys lunae	1	1	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	?
Dentilepisosteus laevis	?	?	?	?	1	_	0	1	0	0	?	?	?	0	0	2	0	0	1	1	1	0	2	1	1	1	0	0	0	?
Herreraichthys coahuilaensis	?	?	?	?	1	_	0	1	?	?	?	?	?	?	?	2	?	?	0	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Isanichthys latifrons	1	1	0	?	0	?	0	0	?	?	1	?	?	?	0	?	?	?	0	1	2	?	1	?	?	?	?	?	?	?
I. leertbosi	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	0	1	2	0	1	0	1	?	0	0	1	1
I. luchowensis	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	?	?	?	0	?	?	?	0	1	2	?	1	0	?	?	?	0	1	?
I. palustris	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	?	?	0	0	?	?	0	0	?	2	0	1	0	1	?	0	0	1	0
Kyphosichthys grandei	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	?	0	0	?	0	0	1	0	0	1	?	0	0	0	0	0	0	2	1
"Lepidotes" alagoensis	1	1	1	0	0	0	0	0	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	0	1	?	?	?	?	?	?	?	1	1	1
Lepidotes elvensis	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	1	1	1	0	0	0	1	1
"L." gloriae	?	?	?	?	0	?	0	0	?	0	1	?	?	0	?	?	?	0	0	1	?	?	0	1	1	?	?	?	?	?
"L." microrhis	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	?	?	1	1	2	0	0	0	3	1
"L." piauhyensis	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	2	0	1	1	1	0	0	0	1	1
"L." roxoi	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	?	0	0	0	2	?	?	1	1	0	0	?	1	?
L. semiserratus	1	1	0	1	0	0	0	0	?	?	1	0	?	0	?	?	?	0	0	1	2	0	1	1	1	0	0	0	1	?
"L." souzai	1	1	1	0	0	?	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	2	?	?	?	?	?	?	?	?	?
"L." tanyrhis	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	?	0	1	?	2	0	0	0	3	?
"L." wenzae	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	?	?	0	?	0	?	0	0	0	1	0	0	?	1	0	?	0	?	?
***Lepisosteus* sp.**	1	0	0	0	1	_	0	1	0	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	1	1	2	1	1	1	0	0	1	3
Lophionotus chileana	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	?	?	0	0	1	1	?	2	0	0	?	0	0	0	1	0	0	0	1	?
L. kanabensis	1	1	0	1	0	0	0	0	?	?	?	?	?	0	1	?	?	2	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	?	?
L. sanjuanensis	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	?	1	2	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	1	?
Luoxiongichthys hyperdorsalis	1	1	?	?	0	0	0	0	?	?	1	0	?	1	0	0	1	0	0	0	?	0	?	?	0	0	0	0	2	?

Táxons	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90
Macrosemiocotzus americanus	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1	?	1	1	-	0	0	?	1	1	0	1	0	0	0	0	?
Macrosemius rostratus	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	?	1	?	-	0	0	0	0	2	0	?	0	0	0	0	?
Macrosemiminus fergeti	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	?	0	0	0	?	0	1	0	0	0
M. lennieri	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	?	?	0	0	?	2	0	0	0	1	0	1	0	1	?
Masillosteus kelleri	1	0	0	1	1	-	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	1	1	2	1	1	1	0	0	0	3
Neosemionotus puntanus	1	1	?	1	0	1	0	0	0	0	?	?	0	0	?	0	0	1	0	?	?	1	1	1	1	0	0	?	0	?
Notagogus novomundi	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	-	0	0	0	0	2	0	?	0	0	0	0	?
Obaichthys decoratus	1	0	0	0	1	-	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	?	0	0	1	1	?	2	0	?	1	0	0	1	3
Occitanichthys canjuerensis	1	1	0	1	?	?	0	0	0	?	1	0	0	0	1	1	?	0	0	0	2	0	0	0	2	0	?	0	2	0
Oniichthys falipoui	1	0	0	0	1	-	0	1	0	0	0	?	?	0	0	2	?	0	0	1	1	?	2	0	?	1	0	0	1	3
Paralepidotus ornatus	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	?	0	1	0	0	0	?	?
Pliodetes nigeriensis	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	?	?	0	1	0	1	0	2	0	2	0	0	1	1	2
Propterus elongatus	1	1	0	1	0	1	0	0	1	?	1	1	0	1	0	1	1	-	0	0	0	0	2	0	?	0	0	0	0	?
P. microstomus	1	1	0	1	0	1	0	0	1	?	1	1	0	1	0	1	1	-	0	0	0	0	2	0	?	0	0	0	0	?
Sangiorgioichthys aldae	1	1	0	1	0	1	0	0	0	?	?	0	?	?	0	?	2	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2	1
S. sui	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	2	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1
Scheenstia laevis	1	0	0	1	0	0	?	0	1	1	?	0	0	?	?	?	?	0	0	?	?	0	1	1	1	0	0	0	0	?
S. mantelli	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	1	1	0	0	0	1	1
S. maximus	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	?	0	0	0	0	0	0	0	0	?	2	0	?	?	1	0	0	0	0	?
S. zappi	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	?	0	0	0	0	0	0	0	?	?	0	1	1	1	0	0	0	0	1
Semiolepis brembanus	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	?	?	1	0	0	0	2	?
Semionotus bergeri	1	1	0	1	0	0	0	0	0	?	1	0	0	0	1	1	?	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	?
S. elegans	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	2	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Thaichthys buddhabutrensis	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	?	1	0	?	2	0	2	1	1	0	0	0	0	?
Tlayuamichin itzili	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	?	2	0	0	0	1	0	0	0	2	1

Táxons	91	92	93
Perleidus sinensis	0	?	0
Adrianaichthys pankowskii	?	?	1
Araripelepidotes temnurus	1	?	0
***Atractosteus* sp.**	2	_	0
Callipurbeckia minor	1	0	0
C. notopterus	?	?	?
C. tendaguruensis	1	?	?
Camerichthys lunae	?	0	0
Dentilepisosteus laevis	2	_	0
Herreraichthys coahuilaensis	?	?	?
Isanichthys latifrons	?	?	?
I. leertbosi	1	0	?
I. luchowensis	?	?	?
I. palustris	1	0	?
Kyphosichthys grandei	1	1	0
"Lepidotes" alagoensis	1	?	?
Lepidotes elvensis	1	0	0
"L." gloriae	?	0	?
"L." microrhis	?	0	?
"L." piauhyensis	1	0	0
"L." roxoi	1	?	?
L. semiserratus	?	0	1
"L." souzai	?	?	?
"L." tanyrhis	?	0	?
"L." wenzae	1	?	?
***Lepisosteus* sp.**	2	_	0
Lophionotus chileana	0	?	0
L. kanabensis	?	?	0
L. sanjuanensis	0	?	0
Luoxiongichthys hyperdorsalis	?	?	0

Táxons	91	92	93
Macrosemiocotzus americanus	0	-	0
Macrosemius rostratus	0	-	0
Macrosemiminus fergeti	1	0	1
M. lennieri	?	0	1
Masillosteus kelleri	2	?	0
Neosemionotus puntanus	?	0	?
Notagogus novomundi	1	-	0
Obaichthys decoratus	2	-	0
Occitanichthys canjuerensis	1	0	1
Oniichthys falipoui	2	-	0
Paralepidotus ornatus	?	?	0
Pliodetes nigeriensis	1	-	0
Propterus elongatus	1	-	0
P. microstomus	1	-	0
Sangiorgioichthys aldae	0	?	0
S. sui	0	1	0
Scheenstia laevis	1	?	1
S. mantelli	1	?	1
S. maximus	?	?	1
S. zappi	1	?	1
Semiolepis brembanus	1	0	0
Semionotus bergeri	?	-	0
S. elegans	1	-	0
Thaichthys buddhabutrensis	1	-	0
Tlayuamichin itzili	1	0	0

APÊNDICE B – Lista de caracteres para análise filogenética de Ginglymodi

Caráter 1 – Posição relativa da nadadeira dorsal: (0) Contida entre as nadadeiras pélvicas e anal; (1) Oposta à nadadeira anal; (2) Oposta às nadadeiras pélvicas; (3) Origina-se anterior às pélvicas e se estende oposta à anal (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [1]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [1]).

Caráter 2 – Fossa pós-temporal: (0) Presente; (1) Ausente (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [2]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [2]).

Caráter 3 – Extensão posterior do exocciptal ao redor do nervo vago: (0) Ausente; (1) Presente (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [3]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [3]).

Caráter 4 – Intercalar: (0) Presente; (1) Ausente (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [5]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [4]).

Caráter 5 – Basisfenoide: (0) Presente; (1) Ausente (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [6]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [5]).

Caráter 6 – Esfenótico com pequeno componente dérmico: (0) Presente; (1) Ausente (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [7]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [6]).

Caráter 7 – Miódomo posterior: (0) Presente; (1) Ausente (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [8]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [7]).

Caráter 8 – Alongamento da região rostral anterior à sínfise mandibular inferior: (0) Estende-se anteriormente à sínfise do dentário por menos de 20% do comprimento mandibular; (1) Estende-se bem anteriormente à sínfise do dentário por mais de 50% do comprimento mandibular (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [9]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [8]).

Caráter 9 – Vômer em adultos: (0) Par; (1) Co-ossificado (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [10]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [9]).

Caráter 10 – Autopalatino (0) Presente; (1) Ausente (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [11]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [10]).

Caráter 11 – Forma do ectopterigoide: (0) Sub-retangular a triangular, borda ventral reta; (1) Alongado, triangular, borda ventral reta, mais largo medialmente; (2) Alongado, com porção anterior em forma de barra e a porção posterior mais larga; (3) Forma de crescente, borda ventral côncava (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [12]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [11]).

Caráter 12 – Participação do ectopterigoide na áre da superfície palatal (0) Ectopterigoide forma a metade ou menos da região palatal; (1) Ectopterigoide forma a maioria a região palatal (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [13]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [12]).

Caráter 13 – Parte da superfície do ectopterigoide ornamentado e formando parte do teto craniano: (0) Ausente; (1) Presente (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [14]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [13]).

Caráter 14 – Posição relativa da articulação da maxila inferior: (0) No centro da órbita; (1) Na margem anterior da órbita; (2) Em frente à órbita; (3) Na borda posterior da órbita; (4) Posterior à órbita (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [16]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [14]).

Caráter 15 – Quadradojugal: (0) Em forma de placa; (1) Em forma de tala e independente; (2) Em forma de tala e parcialmente fusionado ao quadrado; (3) Ausente (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [17]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [15]).

Caráter 16 – Envolvimento do simplético na maxila inferior: (0) Ausente; (1) Presente (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [18]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [16]).

Caráter 17 – Ornamentação dos ossos dérmicos do crânio: (0) Ornamentado com tubérculos ou sulcos; (1) Liso ou suavemente ornamentado; (2) Ornamentado com odontódeos (*sensu* WENZ, 1999) (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [19]; modificado de LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [17]).

Caráter 18 – Número de ossos extraescapulares: (0) Um par; (1) Dois pares; (2) Três ou mais pares (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [20]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [18]).

Caráter 19 – Extensão posterior dos parietais mediados por um único par de extraescapulares lateralmente localizados: (0) Ausente; (1) Presente (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [21]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [19]).

Caráter 20 – Comprimento relativo dos parietais e frontais: (0) Comprimento dos parietais menor que a metade, porém maior que um terço do comprimento dos frontais; (1) Parietais com cerca de metade do comprimento dos frontais; (2) Comprimento dos frontais menor que um terço dos frontais (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [22]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [20]).

Caráter 21 – Comprimento do raio da largura dos frontais nos adultos: (0) Menor que três; (1) Maior que três (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [23]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [21]).

Caráter 22 – Porção antorbital do frontal: (0) Larga; (1) Estreitando-se gradualmente; (2) Tubular (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [25]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [22]).

Caráter 23 – Lâmina sagital etmoidal no frontal: (0) Ausente; (1) Presente (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [26]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [23]).

Caráter 24 – Expansão lateral triangular na porção antorbital do frontal: (0) Ausente; (1) Presente (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [27]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [24]).

Caráter 25 – Forma dos nasais: (0) Forma irregular, separados medialmente; (1) Largos, sub-retangulares, em contato na linha média; (2) Largos anteriormente, estreitanto posteriormente, aproximadamente em forma de crescente; (3) Pequenos, em forma de placas, separados medialmente (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [28]; modificado de LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [25]).

Caráter 26 – Anel circum-orbital: (0) Supraorbitais entram em contato com os infraorbitais, fechando a órbita; (1) Supraorbitais não entram em contato com os infraorbitais (incluindo o antorbital) na extremidade anterior da órbita (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [29]; modificado de LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [26]).

Caráter 27 – Borda ventral da série infraorbital flexiona abruptamente dorsalmente na margem anterior da órbita: (0) Ausente; (1) Presente (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [30]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [27]).

Caráter 28 – Tamanho dos ossos supraorbitais relativos à órbita: (0) Pequenos; (1) Grandes (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [31]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [28]).

Caráter 29 – Forma do supraorbital mais anterior: (0) Sub-retangular, em contato com nenhum ou apenas um osso infraorbital; (1) Trapezoidal, mais longo ventralmente, em contato com mais de um osso infraorbital (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [32]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [29]).

Caráter 30 – Uma série de infraorbitais denteados bordeando o focinho: (0) Ausente; (1) Presente (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [33]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [30]).

Caráter 31 – Número mínimo de infraorbitais anteriores: (0) Infraorbitais anteriores ausentes; (1) Um; (2) Dois; (3) Três; (4) Quatro; (5) Cinco; (6) Seis; (7) Sete (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [34]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [31]).

Caráter 32 – Infraorbital mais anterior: (0) Menor ou igual aos elementos posteriores; (1) Mais alto que os elementos posteriores (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [35]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [32]).

Caráter 33 – Tamanho relativo do(s) osso(s) infraorbital(is) na borda posteroventraal da órbita: (0) Não muito grandes; (1) Grandes, mas não alcançam o pré-opérculo, (2) Grandes e alcançam o pré-opérculo (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [36]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [33]).

Caráter 34 – Forma dos ossos infraorbitais na borda posterior da órbita: (0) Mais largo que alto, algumas vezes quase tubular; (1) Aproxmadamente quadrangular; (2) Largo, expandido posteriormente, com cerca de metade do comprimentodo diâmetro orbital (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [37]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [34]).

Caráter 35 – Participação do dermoesfenótico na margem orbital: (0) Dermoesfenótico alcança a margem orbital; (1) Dermoesfenótico não alcança a margem orbital (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [38]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [35]).

Caráter 36 – Associação dermoesfenótico/esfenótico: (0) Proximamente relacionados entre si (em contato ou fusionados entre si); (1) Não entram em contato entre si (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [39]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [36]).

Caráter 37 – Quadrado coberto lateralmente pelos ossos infraorbitais: (0) Ausente; (1) Presente (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [40]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [37]).

Caráter 38 – Ossos suborbitais: (0) Presente; (1) Ausente (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [41]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [38]).

Caráter 39 – Número de ossos suborbitais: (0) Um; (1) Dois; (2) Três ou quatro; (3) Mais de quatro, usulamente numerosos suborbitais (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [42]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [39]).

Caráter 40 – Arranjo dos ossos suborbitais: (0) Uma fileira, a qual não se estende anteriormente abaixo da órbita; (1) Uma fileira, a qual se estende abaixo da órbita; (2) Duas fileiras: (3) Mosaico de numerosos suborbitais (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [42]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [40]).

Caráter 41 – Independente do número total, há uma suborbital grande cobrindo quase totalmente a área entre os ossos infraorbitais e o pré-opérculo: (0) Ausente; (1) Presente (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [43]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [41]).

Caráter 42 – Primeiro e último suborbitais maiores que os demais suborbitais da série: (0) Ausente; (1) Presente (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [44]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [42]).

Caráter 43 – Série suborbital separa o pré-opérculo do dermopterótico: (0) Ausente; (1) Presente (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [45]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [43]).

Caráter 44 – Suborbital triangular lateral ao quadrado: (0) Ausente; (1) Presente (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [46]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [44]).

Caráter 45 – Pré-maxilar com processo nasal: (0) Ausente; (1) Presente (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [47]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [45]).

Caráter 46 – Processo nasal do pré-maxilar formando um componente dérmico externo do teto craniano: (0) Ausente; (1) Presente (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [48]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [46]).

Caráter 47 – Canal supraorbital no processo nasal pré-maxilar (0) Presente; (1) Ausente (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [49]; modificado de LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [47]).

Caráter 48 – Comprimento da maxila superior: (0) Longa, estendendo-se posteriormente lateral ao processo coronoide da maxila inferior; (1) Curta, não alcança o processo coronoide; (1) Atrofiada ou ausente (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [49]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [48]).

Caráter 49 – Profundidade do maxilar: (0) Raso, < 0,5 do seu comprimento; (1) Profundo, >, 0,5 do de comprimento (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [50]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [49]).

Caráter 50 – Supramaxilar: (0) Ausente; (1) Presente, um único osso; (1) Presente, dois ossos (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [52]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [50]).

Caráter 51 – Dentes maxilares: (0) Presente; (1) Ausente (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [53]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [51]).

Caráter 52 – Plicidentina: (0) Ausente; (1) Presente (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [54]; CAVIN, DEESRI e SUTEETHORN, 2013 [47]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [52]).

Caráter 53 – Morfologia da coroa dos dentes do dentário: (0) Cônicos; (1) Em forma de lápis; (2) Altos, com coroas globulares a cilíndricas; (3) Molariformes, mais largos que altos (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [55]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [53]).

Caráter 54 – Processo posteroventral bem desenvolvido no dentário: (0) Ausente; (1) Presente (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [56]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [54]).

Caráter 55 – Organização dos dentes no dentário: (0) Dentes em um única fileira e todos com tamanho similar; (1) Em adição à única fileira lateral de dentes de tamanho similar, há uma fileira mediana de dentes maiores (modificado de LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [57]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [55]).

Caráter 56 – Extensão dos dentes no dentário (ecluindo as placas dentígeras coronoides): (0) A fileira de dentes cobre mais de um terço do comprimento do dentário; (1) A fileira de dentes está presente em apenas um terço ou menos do dentário (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [59]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [56]).

Caráter 57 – Forma do pré-opérculo: (0) Alongado dorsoventralmente, sem braço anteroventral; (1) Em forma de crescente; (2) Em forma de “L” (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [60]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [57]).

Caráter 58 – Exposição do braço dorsal do pré-opérculo: (0) Quase totalmente exposto, formando parte significante da superfície lateral do crânio anterior ao opérculo; (1) Inteiramente ou quase totalmente coberto por outros ossos dérmicos em adultos (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [61]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [58]).

Caráter 59 – Borda posterior do pré-opérculo entalhada ventralmente: (0) Ausente; (1) Presente (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [62]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [59]).

Caráter 60 – Forma do opérculo (altura/largura): (0) Aproximadamente tão alto quanto largo; (1) Mais largo que alto; (2) Estreitando-se gradualmente (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [63]; modificado de LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [60]).

Caráter 61 – Sub-opérculo com processo ascendente bem desenvolvido (0) Ausente; (1) Presente (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [64]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [61]).

Caráter 62 – Forma do processo ascendente do sub-opérculo: (0) Larga; (1) Fino e estreitando-se dorsalmente (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [65]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [62]).

Caráter 63 – Alto processo ascendente do sub-opérculo: (0) Menor ou igual à metade do comprimento da borda dorsal do osso; (1) Maior que a metade do comprimento da borda dorsal do osso (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [66]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [63]).

Caráter 64 – Altura máxima do sub-opérculo (excluindo o processo ascendente): (0) Maior que a metade da altura do opérculo; (1) Menor que a metade da altura do opérculo (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [67]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [64]).

Caráter 65 – Interopérculo: (0) Presente; (1) Ausente (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [68]; modificado de LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [65]).

Caráter 66 – Tamanho do interopérculo: (0) Grande, aproximadamente tão grande quanto o braço ventral do pré-opérculo; (1) Pequeno, remoto à mandíbula (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [69]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [66]).

Caráter 67 – Gular mediano: (0) Ausente; (1) Presente (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [70]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [67]).

Caráter 68 – Vértebra opistoscélica: (0) Ausente; (1) Presente (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [71]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [68]).

Caráter 69 – Processo anteroventral semelhante a uma maçaneta no pós-temporal: (0) Ausente; (1) Presente (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [72]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [69]).

Caráter 70 – Supracleitro com faceta côncava articular para articulação com o pós-temporal: (0) Ausente; (1) Presente (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [73]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [70]).

Caráter 71 – Séries de dentículos ao longo da extremidade entre as superfícies branquial e lateral do cleitro: (0) Ausente; (1) Presente (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [74]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [71]).

Caráter 72 – Fulcra franjada nas nadadeiras peitorais: (0) Presente; (1) Ausente (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [75]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [72]).

Caráter 73 – Fulcra franjada nas nadadeiras pélvicas: (0) Presente; (1) Ausente (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [76]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [73]).

Caráter 74 – Número de raios na nadadeira dorsal: (0) Menos de 20 raios; (1) Mais de 20 raios (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [77]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [74]).

Caráter 75 – Fulcra basal nas nadadeiras dorsal e anal: (0) Pequena; (1) Grande (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [78]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [75]).

Caráter 76 – Quantidade dos raios principais na nadadeira caudal no lobo inferior, não axial nos adultos: (0) Mais de oito; (1) Oito; (2) Seis (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [80-81]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [76]).

Caráter 77 – Fileira de escamas do lobo: (0) Ausente; (1) Incompleta; (2) Completa (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [82]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [77]).

Caráter 78 – Escamas dorsais: (0) Inconspícuas; (1) Conspícuas, com espinho baixo; (2) Conspícuas, com espinho alto (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [83]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [78]).

Caráter 79 – Escamas do corpo com espinho forte direcionado posteriormente: (0) Ausente; (1) Presente (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [84]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [79]).

Caráter 80 – Articulação vertical *peg-and-socket*: (0) Presente; (1) Reduzida ou ausente (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [85]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [80]).

Caráter 81 – Articulação longitudinal nas escamas do corpo: (0) Ausente; (1) Única; (2) Dupla (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [86]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [81]).

Caráter 82 – Penetração do canal da linha lateral no pós-temporal: (0) Presente; (1) Ausente (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [87]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [82]).

Caráter 83 – Canal sensorial supraorbital no parietal: (0) Canal supraorbital penetra o parietal no centro do osso; (1) Canal supraorbital percorre quase na extremidade lateral dos parietais; (2) Canal supraorbital não penetra os parietais (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [88]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [83]).

Caráter 84 – Sulco profundo guardando a *pit line* média no dermopterótico e no parietal: (0) Ausente; (1) Presente (LÓPEZ-ARBARELLO, 2012 [90]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [84]).

Caráter 85 – Comprimento relativo do dermopterótico e parietal: (0) Dermopterótico significantemente maior que o parietal; (1) Comprimentos quase equivalentes; (2) Dermopterótico mais curto que o parietal (LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [85]).

Caráter 86 – Comprimento pré-dorsal: (0) 70% ou menos do comprimento padrão; (1) 75% ou mais do comprimento padrão (LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [86]).

Caráter 87 – Margem posterodorsal do supracleitro peculiarmente ornamentada: (0) Ausente; (1) Presente (LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [87]).

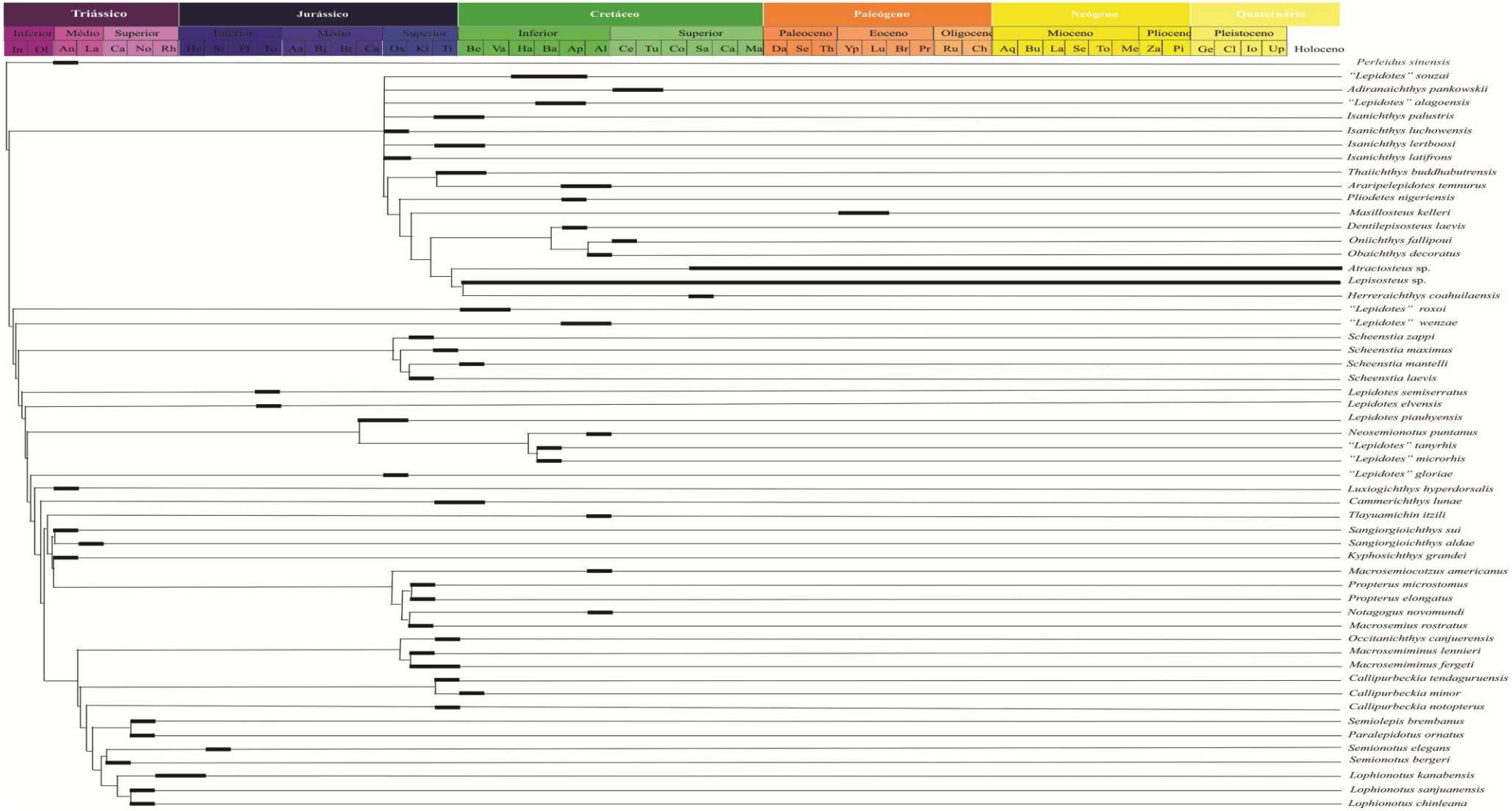
Caráter 88 – Dentes no dentário: (0) Presente; (1) Ausente (LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [88]).

Caráter 89 – Forma dos ossos infraorbitais formando a borda ventral da órbita: (0) Sub-retangular, apenas ligeiramente mais largo que alto; (1) Sub-retangular, 1,5 vezes mais largo que alto; (2) Sub-triangular, mais largo ventralmente, duas vezes mais largo que alto; (3) Mais alto que largo (LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [89]).

Caráter 90 – Contribuição do suprangular na superfície lateral da maxila inferior: (0) Alongado, posterior e dorsal ao quadrado, dorsal ao angular; (1) Sub-triangular, posterodorsal ao dentário, anterodorsal ao angular; (2) Sem suprangular distinguível na vista lateral; 93) Grande, dorsal ao dentário, sem sutura com o angular (LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [90]).

Caráter 91 – Altura relativa do pós-temporal: (0) Alto, alcançando ou quase alcançando a linha média dorsal; (1) Baixo, aproximadamente tão alto quanto o dermopterótico; (2) Reudzido (LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [91]).

Caráter 92 – Entalhe supramaxilar na maxila: (0) Ausente; (1) Presente (XU, ZAO e COATES, 2014 [62]; LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [92]).

Caráter 93 – Dentes molariformes nos coronoides, pterigoides ou vômeres: (0) Ausentes; (1) Presentes (LÓPEZ-ARBARELLO e WENCKER, 2016 [93])

APÊNDICE C – Hipótese filogenética calibrada para Ginglymodi