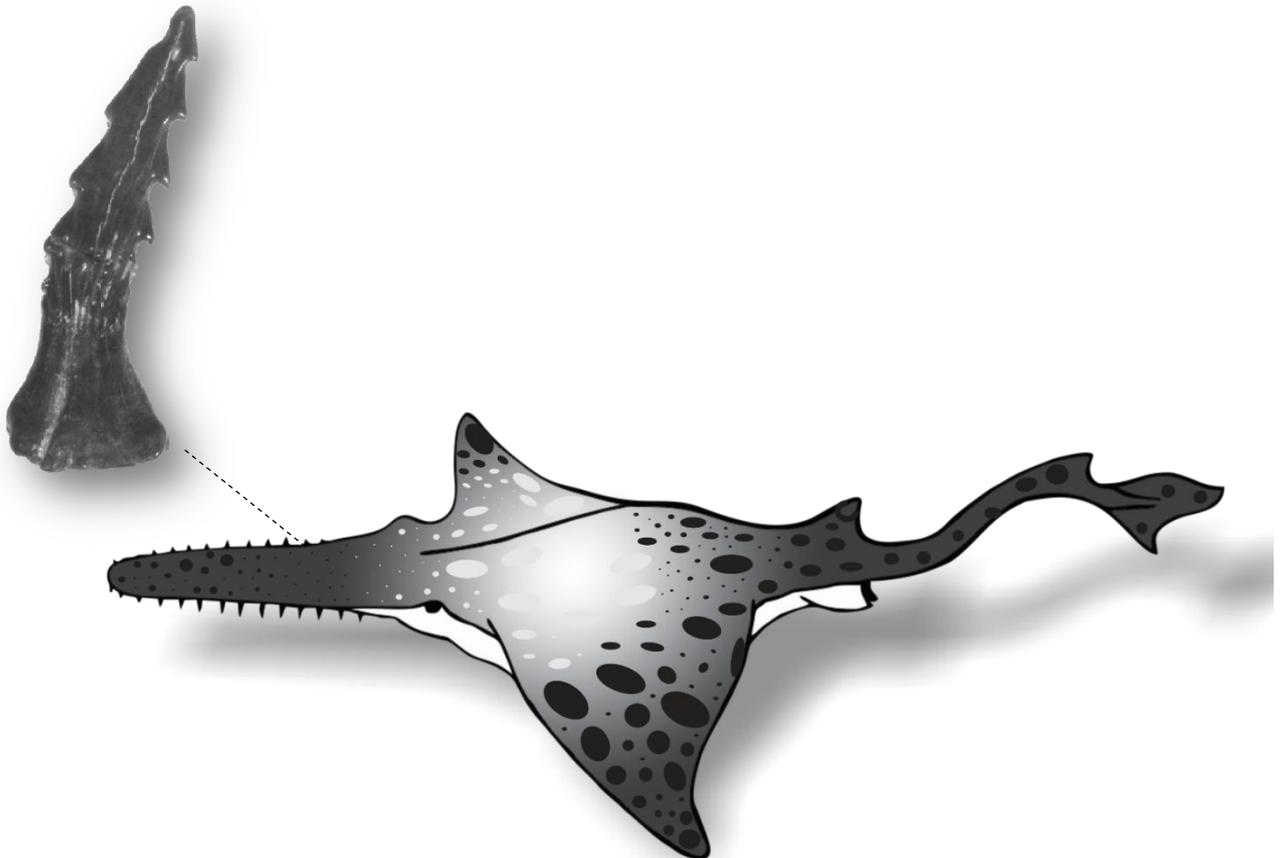


UNIVERSIDADE FEDERAL DO MARANHÃO
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
CURSO DE GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

LAYS STHEFFÂNNY DE OLIVEIRA SILVA

VARIAÇÃO MORFOLÓGICA EM DENTES ROSTRAIS DA RAIESPADARTE
ATLANTICOPRISTIS EQUATORIALIS PEREIRA & MEDEIROS, 2008 (BATOIDEA)
(CRETÁCEO, CENOMANIANO), ILHA DO CAJUAL – MA



São Luís, MA – 2018

LAYS STHEFFÂNNY DE OLIVEIRA SILVA

**VARIAÇÃO MORFOLÓGICA EM DENTES ROSTRAIS DA RAIASPADARTE
ATLANTICOPRISTIS EQUATORIALIS PEREIRA & MEDEIROS, 2008 (BATOIDEA)
(CRETÁCEO, CENOMANIANO), ILHA DO CAJUAL – MA**

Monografia apresentada ao curso de Ciências
Biológicas da Universidade Federal do
Maranhão, como requisito para obtenção do
grau de Bacharelado em Ciências Biológicas.

Orientador: Dr. Manuel Alfredo Medeiros.

São Luís, MA – 2018

LAYS STHEFFÂNNY DE OLIVEIRA SILVA

**VARIAÇÃO MORFOLÓGICA EM DENTES ROSTRAIS DA RAIESPADARTE
ATLANTICOPRISTIS EQUATORIALIS PEREIRA & MEDEIROS, 2008 (BATOIDEA)
(CRETÁCEO, CENOMANIANO), ILHA DO CAJUAL – MA**

Monografia apresentada ao curso de Ciências
Biológicas da Universidade Federal do
Maranhão, como requisito para obtenção do
grau de Bacharelado em Ciências Biológicas.

Aprovado em ____ / ____ / _____

Banca Examinadora

Prof. Dr. Manuel Alfredo Medeiros (Orientador)
Universidade Federal do Maranhão

Prof. Dr. Jorge Silva Nunes (1º Avaliador)
Universidade Federal do Maranhão

Prof. Dr. Rafael Matos Lindoso (2º Avaliador)
Instituto Federal do Maranhão

Prof. MSc. Eliane Pinheiro de Sousa (1ª Suplente)
Universidade Estadual do Maranhão

Prof. Dr^a. Silvia Helena de Souza Arcanjo (2ª Suplente)
Universidade Federal do Maranhão

**Dedicado aos meus pais, Maria Ilza e
Francisco de Assis, também ao meu irmão
Luan Phellyp.**

Índice de Ilustrações

Tabela 1. Classificação simplificada dos condrictes que apresentam <i>rostrum</i> hipertrofiado ...	8
Figura 1. Gêneros de sclerorhynchídeos representados por seus respectivos dentes rostrais.	10
Tabela 2. Gêneros de sclerorhynchídeos conhecidos	12
Figura 2. Área de estudo a) Localização da Ilha do Cajual b) Estratigrafia do Grupo Itapecuru	13
Figura 3. Caracteres morfológicos de dentes rostrais da <i>Atlanticopristis equatorialis</i>	19
Figura 4. Medidas efetuadas para todos os dentes rostrais avaliados	19
Figura 5. Visão da face 1 dos exemplares estudados	23
Figura 6. Visão da face 2 dos exemplares estudados	24
Figura 7. Contorno basal do pedúnculo dos exemplares estudados.....	25
Figura 8. Exemplares que apresentam parte considerável da coroa em <i>A. equatorialis</i>	25
Figura 9. Análise de Componentes Principais. a) Gráfico de dispersão relacionando os 16 dentes rostrais aos 7 caracteres avaliados. b) <i>Scores</i> com os valores dos caracteres.....	26

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO	8
ÁREA DE ESTUDO	12
OBJETIVOS	17
MATERIAL E MÉTODOS	17
SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA	20
RESULTADOS E DISCUSSÃO	20
CONCLUSÃO	27
AGRADECIMENTOS	27
REFERÊNCIAS	27

VARIAÇÃO MORFOLÓGICA EM DENTES ROSTRAIS DA RAIAS ESPADARTE *ATLANTICOPRISTIS EQUATORIALIS* PEREIRA & MEDEIROS, 2008 (BATOIDEA) (CRETÁCEO, CENOMANIANO), ILHA DO CAJUAL – MA

LAYS STHEFFÂNNY DE OLIVEIRA SILVA

Laboratório de Paleontologia, UFMA, Campus *Dom Delgado*, 65080-040, av. dos Portugueses 1966, Bacanga - CEP 65080-805, São Luís, MA, Brasil. *laahys1@gmail.com*.

MANUEL ALFREDO ARAÚJO MEDEIROS

Depto de Biologia, UFMA, Campus *Dom Delgado*, 65080-040, av. dos Portugueses 1966, Bacanga - CEP 65080-805, São Luís, MA, Brasil. *manuel.alfredo@ufma.br*.

ABSTRACT – Sclerorhynchid sawfishes (Batoidea) are part of a monophyletic extinct group that is well recorded in the Cretaceous. In order to evaluate the intraspecific morphological variation of a cretaceous sclerorhynchid, rostral teeth referred to *Atlanticopristsis equatorialis* Pereira & Medeiros, 2008 were analysed and their morphological characters measured and compared. The specimens were collected in the Alcântara Formation (Cretaceous, Cenomanian), Alcântara municipality, Maranhão State, Northeastern Brazil. 22 rostral teeth (complete or incomplete) were studied. Principal Component Analysis (PCA) revealed that the anteroposterior basal length of the peduncle is the most varying character (78,8% of the total variation). The crown of the rostral teeth exhibits multibarbed anterior and posterior margins (2 to 5 barbs on each margin). In some specimens tiny protuberances close to the base might be considered a 6th vestigial barb. Extensive enameloid ribbing are seen on the dorsal and ventral surfaces of the crown; centralized ribs are parallel and confined to the more proximal portion of the crown, with peripheral ribs forming progressively wider angles in relation to the longitudinal axis of the tooth, resulting in a fan-like appearance. A variation from 6 to 13 ribs have been observed. The variation seen in the peduncle is the less useful regarding taxonomic importance since it serves as a “root” to the teeth and many different patterns of rugose surfaces are able to be attached by ligaments. The variation of the crown features is more useful for taxonomic distinction. They exhibit a more discrete variation and may be related to the size, position and ontogeny. Thus, we consider all the material studied as consistently referable to just one species. This study may be useful to guide future comparisons of rostral teeth belonging to the genus *Atlanticopristsis*, in the case of other species be found and described in the future, since it defines the variation of rostral teeth into the species *A. equatorialis*.

Key words: Batoidea, Sclerorhynchidae, Sawfishes, Alcântara Formation, Cretaceous.

RESUMO – As Raias espadartes Sclerorhynchidae formam parte de um grupo monofilético de peixes Batoidea extintos e amplamente distribuídos no Cretáceo. Com o objetivo de analisar a variação morfológica intraespecífica de um sclerorhynchideo Cretáceo, os dentes rostrais referentes a *Atlanticopristsis equatorialis* Pereira & Medeiros, 2008 foram avaliados e suas características morfológicas foram mensuradas e comparadas. Os espécimes são oriundos da Formação Alcântara (Cretáceo, Cenomaniano), município de Alcântara, Estado do Maranhão, nordeste do Brasil. 22 dentes rostrais (completos ou incompletos) foram estudados. A Análise de Componentes Principais (PCA) revelou que a largura anteroposterior basal do pedúnculo é o caráter que apresentou maior variação (78,8% da variação total). As coroas dos dentes rostrais exibem dentículos (farpas) nas margens anterior e posterior (2 a 5 dentículos em cada margem). Em alguns espécimes, pequenas protuberâncias perto da base podem ser consideradas a 6^o farpa vestigial. Extensivas estrias no esmalte podem ser vistas nas superfícies dorsal e ventral da coroa; as estrias centrais são paralelas e confinadas mais proximamente à base da coroa; as estrias periféricas formam ângulos progressivamente maiores em relação ao eixo longitudinal do dente, resultando em um padrão em leque. Uma variação de 6 a 13 estrias foi observada. A variação vista no pedúnculo é menos útil em relação à abordagem taxonômica, uma vez que este servia como "raiz" (onde se aderiam ligamentos) para os dentes e variados padrões de superfícies rugosas serviam ao mesmo propósito. A variação das características da coroa é mais útil para distinção taxonômica. Estes exibem uma discreta variação que pode estar relacionada ao tamanho, posição e ontogenia. Considerando o grau de variação observado, todo o material estudado é consistentemente referível a uma única espécie. Este estudo pode ser útil como guia para futuras comparações dos dentes rostrais pertencentes ao gênero *Atlanticopristsis*, no caso de outras espécies serem encontradas e descritas futuramente, uma vez que este trabalho define a variação dos dentes rostrais para a espécie *A. equatorialis*.

Palavras-chave: Batoidea, Sclerorhynchidae, Raia espadarte, Formação Alcântara, Cretáceo.

INTRODUÇÃO

Raias espadartes formam parte de um grupo monofilético de peixes Batoidea extintos e amplamente distribuídos no Cretáceo – do Barremiano (130 milhões de anos) ao Maastrichtiano (70.6 milhões de anos atrás) (Underwood, 2006). Os sclerorhynchídeos (Batomorphii–Sclerorhynchidae) possuíam de 70 a 100 cm de comprimento (Cappetta, 1974) e provavelmente frequentavam as zonas mais superficiais de ambientes marinhos tropicais (Branch & Mosley, 1997). O grupo assemelha-se aos pristídeos atuais (Batomorphii–Pristidae), popularmente conhecidos como peixes-serra ou peixes-espada, e aos tubarões pristioforídeos (Squalomorphii–Pristiophoridae), também chamados de tubarões-espadarte (Tabela1).

CLASSE CHONDRICHTHYES – HUXLEY 1880			
Superordem Squalomorphii	Ordem Squaliformes	Subordem Hexanchoidei	Família Pristiophoridae
Superordem Batomorphii	Ordem Rajiformes	Subordem Pristioidei	Família Pristidae
		Subordem Sclerorhynchoidei	Família Sclerorhynchidae
		Subordem Rhinobatoidei	Família Rhinobatidae

Tabela 1. Classificação simplificada dos condrictes que apresentam *rostrum* hipertrofiado. Adaptado de CAPPETTA, 1987.

A semelhança entre eles deve-se à presença de um *rostrum* cartilaginoso hipertrofiado e dorsoventralmente achatado com dentes dispostos lateralmente (Cappetta, 1980; Kriwet, 2004; Kriwet & Kussius, 2001), popularmente conhecido como “espada”. Contudo, um exame aprofundado da morfologia basal das barbatanas peitorais, da estrutura interna do *rostrum* e implante dos dentes rostrais apontou que os sclerorhynchídeos e pristídeos não são parentes filogeneticamente próximos. Estes teriam evoluído de forma independente em relação ao grupo dos rinobatídeos (Batomorphii-Rhinobatidae), grupo com representantes atuais que também mostra similaridade superficial com as raias espadarte, conhecidos popularmente

como peixe-guitarra ou peixe-viola (Wueringer *et al.*, 2009). Tudo indica que o rostrum presente nestes grupos é uma adaptação convergente para alimentação e defesa (Kriwet, 2004), surgindo de forma independente ao menos três vezes entre os Elasmobrânquios (Wueringer *et al.*, 2009). Como predadoras, as raias espadarte modernas (Pristidae) usam a espada para remover o fundo lamoso e desalojar possíveis presas, ou a utilizam para golpear peixes, aprisionando-os nos dentículos. O peixe é posteriormente solto através de fricção da espada no fundo do mar, permitindo que o predador abocanhe a presa (Kirkland & Martínez, 2002).

Apesar das raias espadartes cretáceas se parecerem superficialmente com os pristídeos, os dois grupos apresentam divergências nos detalhes morfológicos. Enquanto nos sclerorhynchídeos os dentes estão ligados ao rostrum por meio de ligamentos de tecido conjuntivo, os pristídeos apresentam os dentes inseridos em alvéolos (Cappetta, 1980; Suarez & Cappetta, 2004). Curiosamente, o modo de fixação dos dentes por ligamentos é semelhante aos dos tubarões pristioforídeos, considerado uma condição primitiva (Gomes *et al.*, 2012). Entretanto, nos sclerorhynchídeos, o canal da polpa dentária é mais reduzido e a base do dente é completamente ossificada (Arambourg, 1940). É provável que tenha havido substituição constante dos dentes nos sclerorhynchídeos, como há nos Pristiophorídeos atuais, contrariamente aos pristídeos, onde estes crescem dentro de alvéolos, sem a substituição ao longo da vida (Slaughter & Springer, 1968; Cappetta, 1987). Contudo, a disposição dos dentes orais nos sclerorhynchídeos é semelhante à das raias atuais, em que o arranjo é diagonal, enquanto que nos tubarões Pristiophorídeos, o arranjo é em séries paralelas (Gomes *et al.*, 2012). Nos Pristiformes, os nervos oftálmicos superficiais e bucofaringeanos estão no interior do *rostrum*, diferentemente de Pristiophoriformes e Sclerorhynchiformes, localizados mais superficialmente.

Uma vez que as raias apresentam esqueleto cartilaginoso, facilmente degradável, a ocorrência de fragmentos fósseis do esqueleto é quase inexistente, com exceção de alguns exemplares bem preservados como, por exemplo, o espécime encontrado no Líbano, descrito por Cappetta (1980). Logo, partes de materiais mineralizáveis, como dentes bucais e rostrais, tornam-se de máxima importância para sua classificação e identificação taxonômica. De modo geral, os dentes dos sclerorhynchídeos exibem características diagnósticas, tais como a presença de duas partes bem distintas – coroa e pedúnculo. A coroa varia muito entre os gêneros (Figura 1). Porém, quase sempre é comprimida dorsoventralmente e coberta por esmalte, com pelo menos a parte distal afiada; frequentemente é marginada por uma ou mais farpas (o mesmo que dentículos ou cúspides laterais). O pedúnculo apresenta extremidade proximal côncava e sulcos irregulares mais ou menos acentuados, o que facilitaria a fixação dos dentes no *rostrum* cartilaginoso por ligamentos (Arambourg, 1940).

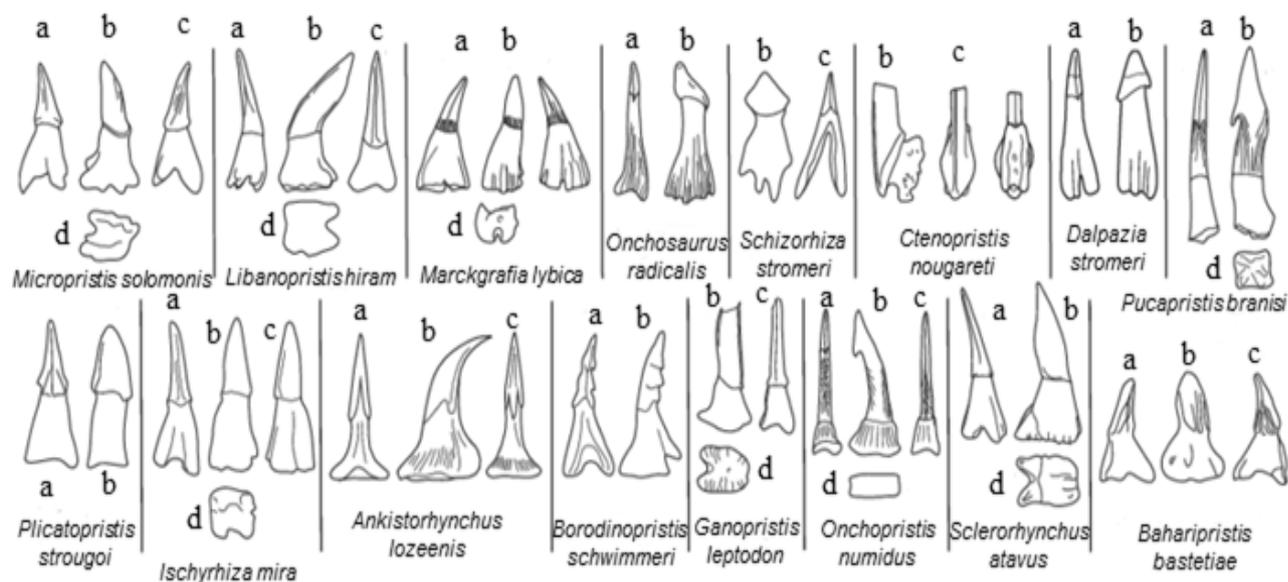


Figura 1. Gêneros de sclerorhynchídeos representados por seus respectivos dentes rostrais. **a)** visão caudal, **b)** lateral, **c)** rostral e **d)** basal. Retirado de Wueringer *et al.*, 2009.

Arambourg (1940), baseado na microestrutura dos dentes, dividiu os sclerorhynchídeos em dois grupos, representados por *Onchopristis* e *Onchosaurus* (Tabela 2). Em *Onchopristis*, a coroa é composta por ortodentina e coberta por uma fina camada de esmalte. O grupo representado pelo gênero *Onchosaurus* exibe coroa composta por

osteodentina. No entanto, Cappetta (1987) interpreta que o significado desta variação pode não ter implicação filogenética, pois o polifiletismo a nível de família parece improvável. Wueringer *et al.* (2009) relatam 23 gêneros para a família Sclerorhynchidae com base na classificação realizada por Arambourg (1940), sem contar com o gênero *Atlanticoprists* (Pereira & Medeiros, 2008). A maioria destes táxons é baseada apenas em dentes rostrais isolados (Suarez & Cappetta, 2004).

Sobre a paleobiogeografia dos sclerorhynchídeos, Kriwet & Kussius (2001) apontam maior diversidade da família no Cenomaniano, justamente a idade registrada na Formação Alcântara. Também os divide em três zonas zoogeográficas, considerando os gêneros *Ischyrhiza*, *Onchoprists*, *Onchosaurus* e *Sclerorhynchus* cosmopolitas, além de indicar o continente africano como a zona com a maior quantidade de gêneros descritos. No Grupo Itapecuru, os gêneros *Ischyrhiza* (Albiano) e *Onchoprists* (Cenomaniano) estão registrados, assim como o gênero *Atlanticoprists*, por enquanto considerado endêmico da Formação Alcântara (Pereira & Medeiros, 2008; Fontes *et al.*, 2012). Os exemplares do gênero *Ischyrhiza* que ocorrem na Formação Itapecuru foram obtidos por peneiramento de sedimento (*Screenwashing*). Os espécimes apresentam tamanho relativamente pequeno, com até 0.5 mm de largura, coroa unicuspidada, superfície com enamelóide liso e cúspide levemente inclinada lingualmente. O estudo sobre a variação dos exemplares proporcionou a divisão em dois subtipos, sem (subtipo 1) e com (subtipo 2) entalhe na base da coroa, separando-a da cúspide. Os caracteres identificados não permitiram definir uma correspondência a alguma das espécies previamente descritas, mas relacionando os espécimes ao gênero em questão. Contudo, o registro de *Ischyrhiza* é o mais antigo até o momento (Eo/Mesoalbiano) (Fontes *et al.*, 2012). A única espécie representante do gênero *Atlanticoprists* (*A. equatorialis*) foi definida com base em um pequeno conjunto de dentes rostrais coletados nos depósitos da Ilha do Cajual (Pereira & Medeiros, 2008). Depois de definidos os epítetos genérico e específico

com base nesta pequena amostra, mais material foi coletado na mesma área. Assim, tem-se a oportunidade de analisar a variação intraespecífica destes espécimes por meio do principal elemento de definição taxonômica das raias espadartes extintas, os dentes rostrais.

DENTES ROSTRAIS COM A COROA COMPOSTA POR OSTEODENTINA	DENTES ROSTRAIS COM A COROA COMPOSTA POR ORTHEODENTINA	DENTES ROSTRAIS HISTOLOGICAMENTE DESCONHECIDOS
<i>Onchosaurus</i> Gervais 1852	<i>Ankistrorhynchus</i> Casier 1964	Dentes rostrais não conhecidos
<i>Pucapristis</i> Schaeffer 1963	<i>Ctenopristis</i> Arambourg 1940	<i>Biopristis</i> Suarez e Cappetta 2004
<i>Schizorhiza</i> Weiler 1930	<i>Dalpiazia</i> Checchia-Rispoli 1933	<i>Celtipristis</i> Kriwet 1999
	<i>Ganopristis</i> Arambourg 1935	<i>Kiestus</i> Cappetta e Case 1999
	<i>Ischyrhiza</i> Leidy 1856	<i>Renpetia</i> Werner 1989
	<i>Libanopristis</i> Cappetta 1980	<i>Ptychotrygon</i> Jaecke 1894
	<i>Marckgrafia</i> Weiler 1935	<i>Ptychotrygonoides</i> Landemaine 1991
	<i>Micropristis</i> Cappetta 1980	<i>Archingeayia</i> Vullo, Cappetta e Neraudeau 2007
	<i>Onchopristis</i> Stromer 1917	Dentes rostrais com Histologia não estudada
	<i>Sclerorhynchus</i> Woodward 1917	<i>Baharipristis</i> Werner 1989
		<i>Plicatopristis</i> Cappetta 1991
		<i>Borodinopristis</i> Case 1987
		<i>Atlanticopristis</i> Pereira e Medeiros, 2008

Tabela 2. Gêneros de sclerorhynchideos conhecidos. Adaptado de Wueringer *et al.*, 2009.

ÁREA DE ESTUDO

Os dentes rostrais da *Atlanticopristis equatorialis* foram coletados na Falésia do Sismito, Ilha do Cajual, em depósitos pertencentes à Formação Alcântara (Cretáceo, Cenomaniano), Grupo Itapecuru, Bacia de São Luís-Grajaú, no norte do Estado do Maranhão, nordeste do Brasil. Esta bacia sedimentar formou-se pelo processo de rifteamento de placas durante a separação dos blocos continentais africano e sulamericano, concomitantemente com a ingressão das águas do Atlântico, delimitando a atual costa norte do Estado do Maranhão como parte da margem equatorial brasileira. Na baía de São Marcos,

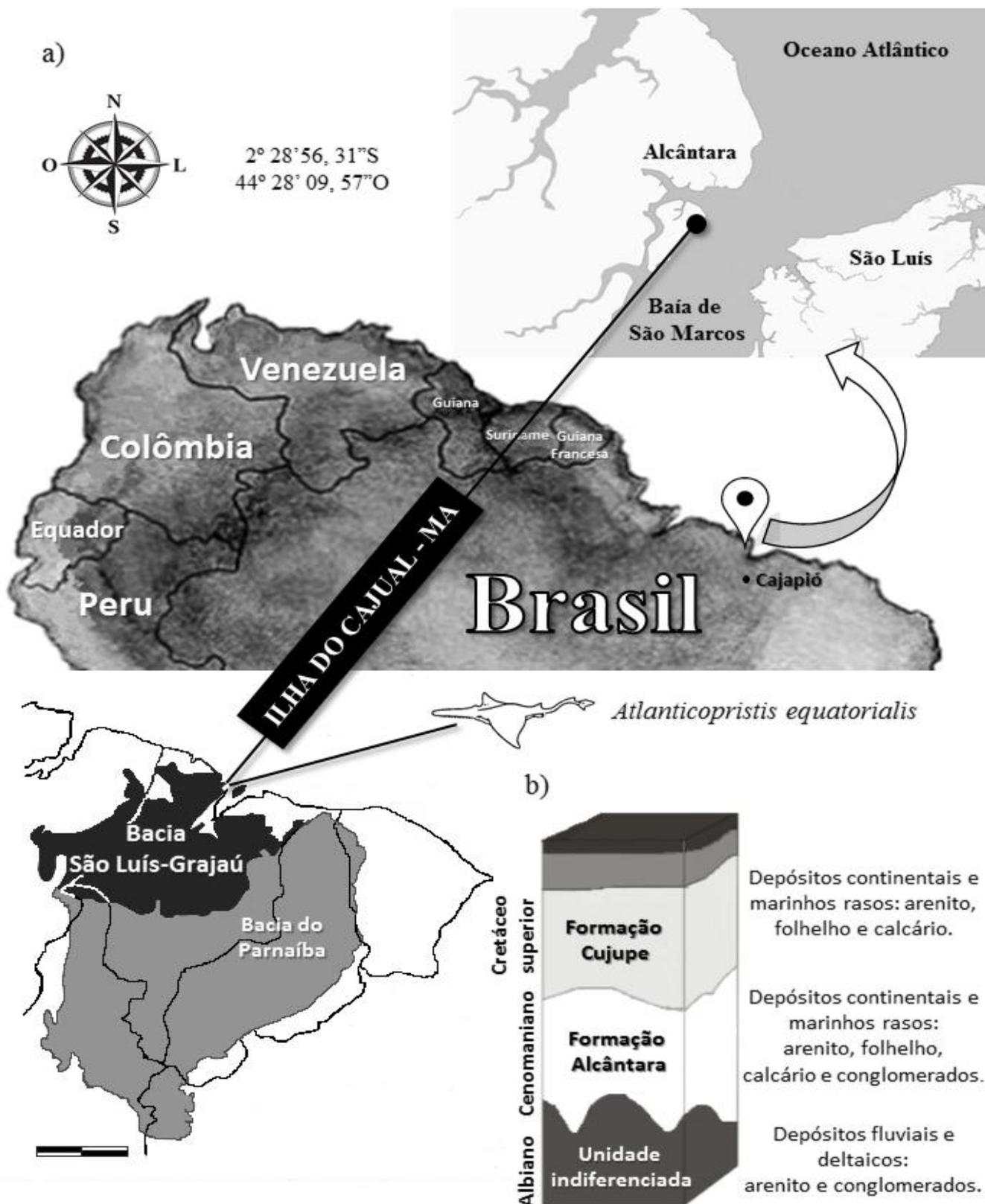


Figura 2. Área de estudo. a) Localização da Ilha do Cajual, modificado de Bittencourt & Langer, 2011. b) Estratigrafia do Grupo Itapecuru, modificado de Pereira & Medeiros, 2008.

a maioria dos níveis fossilíferos aparece frequentemente em falésias litorâneas, como resultado da erosão marinha (Medeiros *et al.*, 2004; Carvalho, 2001), ocorrendo desde o norte de Alcântara até Cajapió (Figura 2a).

Em um contexto estratigráfico, estes afloramentos estão dentro do Grupo Itapecuru (Rossetti & Truckenbrodt, 1997), que reúne várias unidades litoestratigráficas dentro do Cretáceo Inferior e início do Cretáceo Superior, intervalo informalmente conhecido como Cretáceo médio. No limite mais inferior do Cretáceo Superior estão os níveis da Formação Alcântara, unidade sobreposta à Formação Itapecuru (ou Unidade Indiferenciada, como reconhecida por alguns autores) e sotoposta à Formação Cujupe (Figura 2b). A Formação Alcântara consiste em um pacote de sedimentos de 30 a 35 metros de espessura, incluindo níveis conglomeráticos, mas com predomínio de argilitos, arenitos e calcários. O conjunto tem coloração predominante marrom chocolate a cinza esverdeada. Os níveis da Formação Alcântara foram depositados em episódios de tempestades de grande intensidade e, subordinadamente, correntes de maré, em subambientes de *foreshore*, *shoreface* (médio e superior), *inlets channels* e *washover*, configurando um sistema do tipo ilhas-barreira, associado a depósitos estuarinos. A fauna inclui vários grupos de tetrápodes continentais, mas é destacada a presença de peixes representantes de faunas de água doce, marinha e salobra (Klein, 1993; Dutra & Malabarba, 2001; Goés & Rossetti, 2001), consolidando a interpretação de que a Formação Alcântara representa um domínio ambiental transicional.

Em um nível da Formação Alcântara encontra-se a Laje do Coringa, descoberta em 1994 pelo geólogo Francisco Corrêa-Martins e localizada na porção oriental da Ilha do Cajual, norte da Bacia de São Luís-Grajaú. O afloramento reúne um variado conjunto de material fóssil retrabalhado de depósitos continentais (Corrêa-Martins, 1997; Medeiros & Schultz, 2001), apresentando informações únicas sobre a fauna e flora do norte-nordeste do Brasil durante o Cretáceo médio, como por exemplo, a clara semelhança entre a fauna

apresentada nesta assembleia com aquela do meso-Cretáceo do norte da África, especialmente em KemKem, sudeste de Marrocos (Medeiros *et al.*, 2014). Este fato é coerente com a posição reconhecida do continente sulamericano em relação ao africano, naquela época. A Laje do Coringa detém um registro de coníferas e pteridófitas e se destaca no âmbito dos demais sítios fossilíferos do Cretáceo pela grande concentração e diversidade de material relacionado a dinossauros e também por apresentar formas extintas de peixes até então não registradas no território brasileiro, incluindo novos gêneros e espécies (Dutra & Malabarba, 2000; Pereira; & Medeiros, 2008; Toledo *et al.*, 2011; Souza *et al.*, 2015). Próximo à Laje do Coringa e estratigraficamente imediatamente acima, ocorre a Falésia do Sismito, na mesma praia da Ilha do Cajual (Figura 2a) apresentando praticamente a mesma assembleia fossilífera (Pereira & Medeiros, 2008; Medeiros *et al.*, 2014).

A Laje do Coringa é classificada como um *bonebed*, possuindo uma variedade de materiais retrabalhados de depósitos continentais. É um depósito com sedimentação de alta energia, matriz conglomerática, com fragmentos de quartzitos, xistos e milonitos (Corrêa-Martins, 1997; Santos *et al.*, 2011). Os fósseis encontram-se dispersos neste conglomerado e apresentam peso relativo elevado, devido à impregnação por óxido de ferro, no caso dos ossos e troncos de pteridófitas arborescentes, e por sílica, no caso dos lenhos de coníferas (Medeiros *et al.*, 2014). A Falésia do Sismito apresenta níveis de arenito e siltito, intercalados com dois níveis de conglomerados polimíticos, onde o inferior é laterizado e o superior não. Em ambos ocorrem bioclastos sub-centimétricos a centimétricos, relacionados a diversos grupos de vertebrados (Toledo *et al.*, 2011).

Conteúdo fossilífero. O conteúdo fossilífero da Laje do Coringa e Falésia do Sismito compreendem coníferas da família Araucariaceae, pteridófitas e equisetáceas típicas de matas ciliares do Cretáceo (Medeiros & Schultz, 2001, 2002; Medeiros *et al.*, 2014). A composição da associação paleoflorística registrada na Laje do Coringa remete a um ambiente densamente

vegetado (Medeiros *et al.*, 2014) sob um clima quente, árido ou semiárido que dominava a região durante a deposição da Formação Alcântara (ver Pedrão *et al.*, 1993), com um regime cíclico de chuvas torrenciais seguido de um longo período de estiagem em um ambiente estuarino formado por canais que retinham umidade suficiente para manter bosques de coníferas por todo o ano (Medeiros & Schultz, 2002, 2004; Medeiros *et al.*, 2014). Mendes (2011) corrobora a ideia de um ambiente estuarino pela presença do molusco *Pterotrigonia* (*Scabrotrigonia*) nos estratos fossilíferos da Ilha do Cajual, que indica águas marinhas rasas com baixos níveis de salinidade e bem oxigenadas. A interpretação de que os depósitos da Formação Alcântara (antes chamados Membro Alcântara da Formação Itapecuru) se depositaram em ambiente estuarino já vinha sendo aventada há décadas (ver Klein & Ferreira, 1979; Pedrão *et al.*, 1993). Em relação aos vertebrados, a formação tem como destaque a fauna dinossauriana representada, principalmente, por centros vertebrais e dentes isolados. Há material relacionado a saurópodes como Titanosauridae, Andosauridae e Diplocoidea. Terópodes também estão bem representados: *Sigilmassasaurus*, *Carcharodontosaurus*, Spinosauridae e possivelmente Dromaeosauridae. Dentes de pterossauros da família Ornithocheiridae estão entre os itens mais comuns ali encontrados (Elias *et al.*, 2007). O alegado registro de mosassauros na formação, se confirmado, seria uma das ocorrências mais antigas da fauna reptiliana marinha brasileira (Vilas-Bôas & Carvalho, 2001). Dentes de crocodilos são representados por duas espécies *Coringasuchusanisodontis* e *Candidodonitapecuruense* (Kellner *et al.*, 2009; Santos *et al.*, 2011). Algumas vértebras de serpentes possivelmente relacionadas à família Madtsoiidae também foram registradas (Hsiou *et al.*, 2014). Um dos grupos mais significativamente representados é o dos peixes, incluindo semionotiformes, picnodontídeos, tubarões hybodontídeos, raias (Batoidea), Mawsoniidae e dipnóicos (Sarcopterygii), estes últimos bem representados quantitativamente por meio de placas dentárias, com as espécies *Ceratodus brasiliensis*, *C. humei*, *Arganodus tiguidiensis*,

Equinoxiodus alcantarensis e *E. Schutzei* (Toledo *et al.*, 2011; Pereira & Medeiros, 2008; Souza *et al.*, 2015). Esta diversidade de peixes pulmonados corrobora a interpretação de que o clima local era caracterizado por uma estação chuvosa curta seguida de um longo período seco (Medeiros *et al.*, 2014). O celacanto de água doce *Mawsonia gigas*, por ser de grande porte (mais de 4 metros de comprimento), sustenta a interpretação de que o rio que desembocava na Baía de São Marcos, na época, era largo e profundo (Medeiros *et al.*, 2011; 2014).

A descoberta de raias espadartes na Ilha do Cajual (Pereira & Medeiros, 2008) trouxe novas informações sobre a diversidade e paleobiogeografia dos Sclerorhynchidae, grupo de Rajiformes de ampla ocorrência no Cretáceo médio, mas ainda pobremente conhecido dentro do domínio atlântico no hemisfério sul.

OBJETIVOS

Geral. O presente trabalho objetiva analisar a variação intraespecífica da morfologia de dentes rostrais da raia extinta *Atlanticopristsis equatorialis* Pereira & Medeiros (2008) do meso-Cretáceo (Cenomaniano) da Formação Alcântara, com base nos novos exemplares coletados na Ilha do Cajual desde 2008.

Específicos. Selecionar e preparar os espécimes coletados a partir de 2008; Analisar, medir e fotografar os espécimes mais representativos e os detalhes mais relevantes; Quantificar a variação dos caracteres observados na amostra, incluindo aquela já registrada por Pereira & Medeiros (2008); Submeter os dados a uma Análise de Componentes Principais para obter uma abordagem estatística dos dados; Interpretar a variação observada.

MATERIAL E MÉTODOS

Os 22 exemplares foram coletados utilizando-se peneiramento de sedimentos oriundos da Laje do Coringa e métodos tradicionais de retirada de fósseis diretamente da rocha matriz conglomerática da Falésia do Simito (ver Pereira & Medeiros, 2003). O exemplares foram

armazenados na coleção de vertebrados do Centro de Pesquisa em História Natural e Arqueologia do Maranhão (CPHNAMA). Posteriormente, realizou-se a documentação fotográfica sob ampliação em lupa (Zeiss Axio Scope. A1) e medição dos caracteres por meio de um paquímetro (Messin 150x6mm), a fim de descrever a variação presente na amostra.

Com base no trabalho de Pereira e Medeiros (2008) (Figura 3) onze caracteres foram mensurados: comprimento total do dente (CT), comprimento da coroa (CC), número de farpas na borda anterior (FA), número de farpas na borda posterior (FP), número de estriais na face 1 (EF1), número de estriais na face 2 (EF2), largura ântero-posterior basal do pedúnculo (LB), espessura dorso-ventral basal do pedúnculo (EB), largura anteroposterior do pedúnculo-limite superior (LS), espessura dorso-ventral do pedúnculo - limite superior (ES), comprimento do pedúnculo (CP) (Figura 4). Também foram considerados os índices de constrição (IC), resultado da diferença entre LB e LS, e de compressão do pedúnculo (ICD), resultado da diferença entre EB e ES. Nos exemplares que exibiam grande parte das medidas avaliadas foi realizada a Análise de Componentes Principais (ACP), por meio do Software PAST (*Paleontological Statistics*, versão 3.18), com o intuito de determinar os caracteres que representam uma porcentagem significativa dentro da variância total encontrada.

Descrição do material. Dos 22 espécimes estudados, 3 foram descritos por Pereira & Medeiros (2008) (CPHNAMA-VT 1174, CPHNAMA-VT 1086 e CPHNAMA-VT 1085), 5 pertencem ao lote CPHNAMA-VT 1088, 2 ao lote CPHNAMA-VT 1172), 1 espécime com a numeração CPHNAMA-VT 1331 e 11 exemplares sem número de tombamento. Destes, 7 estão completos ou quase completos (VT-1088-5, VT1088-8, VT1331, VT1172-19, VT1172-21, exemplar 24 e 25) (Figura 5a e 6a), 4 exibem parte significativa da coroa juntamente com o pedúnculo completo (Exemplar 22, VT 1088-1, VT 1088-4 e VT1088-9) (Figura 5b e 6b), 5 apresentam fragmentos da coroa em conjunto com o pedúnculo (VT 1172-18, exemplares 12, 14, 23 e 26) (Figura 5c e 6c) e 4 exemplares (27, 28, 29 e 30) (Figura 8) exibem apenas parte

considerável da coroa. Todos os dentes rostrais apresentam coroa e pedúnculos esmaltados e comprimidos dorsoventralmente, assim como dentículos na margem anterior e posterior e estrias em ambas as faces, iniciando no limite basal da coroa e estendendo-se distalmente nas superfícies dorsal e ventral desta, como observado nos exemplares mais bem preservados. Tais caracteres são considerados diagnósticos para *Atlanticopristis equatorialis* (Pereira & Medeiros, 2008).

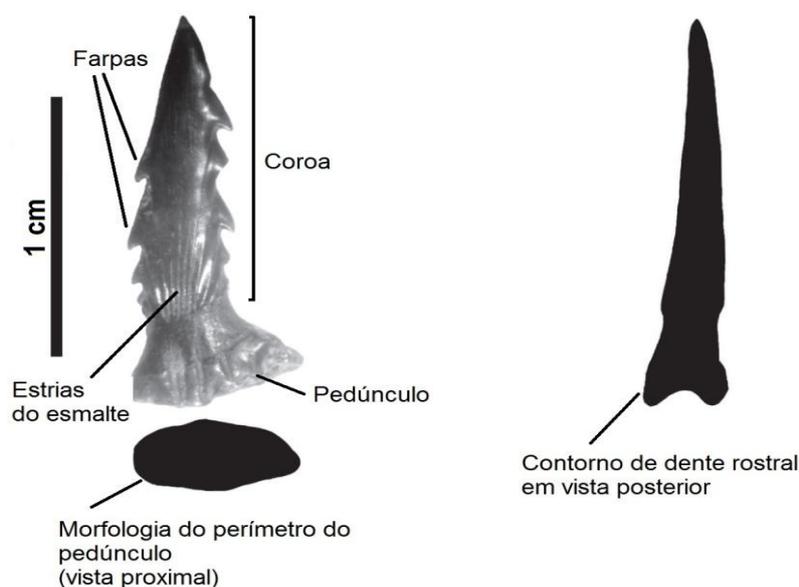


Figura 3. Caracteres morfológicos de dentes rostrais da *Atlanticopristis equatorialis* (Retirado de Pereira & Medeiros, 2008).

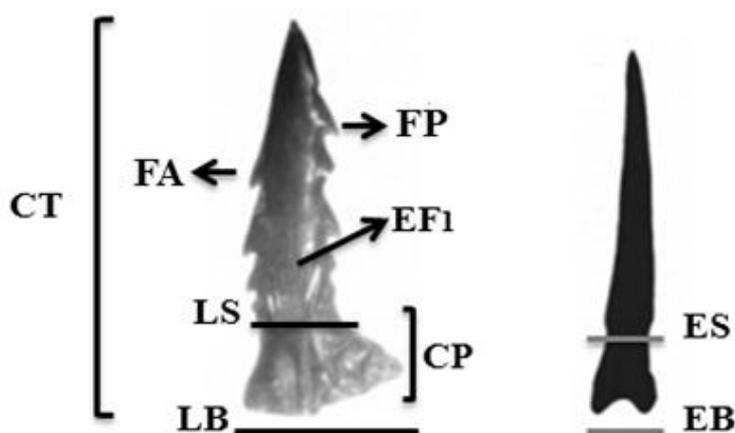


Figura 4. Medidas efetuadas para todos os dentes rostrais avaliados. Adaptado de Pereira & Medeiros (2008). Siglas - **FA**: número de farpas na borda anterior, **FP**: número de farpas na borda posterior, **EF₁**: número de estrias na face1, **LS**: largura anteroposterior do pedúnculo- limite superior, **CP**: comprimento do pedúnculo, **LB**: largura ântero-posterior basal do pedúnculo, **ES**: espessura dorso-ventral do pedúnculo - limite superior, **EB**: espessura dorso-ventral basal do pedúnculo e **CT**: comprimento total do dente.

SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

Classe CHONDRICHTHYES Huxley, 1880

Subclasse ELASMOBRANCHII Bonaparte, 1838

Superordem PRISTIORAJEA Carvalho, 1996

Ordem SCLERORHYNCHIFORMES Kriwet, 2004

Família SCLERORHYNCHIDAE Cappetta, 1994

Gênero *ATLANTICOPRISTIS* Pereira & Medeiros, 2008

Espécie *Atlanticopristsis Equatorialis* Pereira & Medeiros, 2008.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Do material analisado, o maior exemplar encontrado da espécie é o exemplar 24, dente rostral completo com 21 mm de comprimento, 4 farpas na margem anterior, 4 na margem posterior, com 8 e 9 estrias nas faces dorsal e ventral, respectivamente. Exibe contorno basal retangular, LB 6.4 mm e EB com 3.6 mm. O menor exemplar completo, VT 1088-8 apresenta 7.3 mm de comprimento, 2 farpas na margem anterior, 4 na margem posterior com 6 estrias na face dorsal e 7 na face ventral, contorno basal elipsoidal, LB 2.6 mm e EB com 1.4 mm.

O exemplar 26 mede somente 6.1 mm de comprimento, mas é notória a presença das estrias em ambas as faces, assim como o exemplar VT 1088-4 que, embora apresente desgaste na coroa, é possível visualizar os vestígios das farpas nas margens.

Devido à fragmentação em grande parte dos dentes rostrais, a medição de caracteres como o comprimento total do dente, número de farpas na borda anterior e posterior, e número de estrias na face 1 e 2 não puderam ser mensurados em sua totalidade nestes exemplares fragmentados (Figura 5 e 6). Portanto, a quantidade máxima de dentículos facilmente distinguíveis é de 4 na margem anterior e 5 na margem posterior. Em alguns espécimes, pequenas protuberâncias próximas da base podem ser consideradas a 6ª farpa vestigial (VT 1085 e exemplar 30). Na quantificação das estrias, entretanto, a variação é mais nítida: entre 6 e 13 estrias em cada face. O padrão de ocorrência das estrias é correspondente

com a descrição realizada por Pereira & Medeiros (2008). Segundo os mesmos, as estrias originam-se na base da coroa, formando ângulos progressivamente maiores em relação ao eixo longitudinal do dente, exceto as mais centrais que são mantidas quase paralelas, criando um padrão em leque. Contudo, é possível observar uma leve alteração no comprimento das estrias proximais em relação às distais. Em VT 1172-19, por exemplo, as estrias centrais são bem mais curtas em relação às estrias das extremidades, diferentemente de outros exemplares (VT 1088-1, VT 1088-9, VT 1172-21, exemplar 25), nos quais as do centro são igualmente ou mais alongadas que as laterais. No que se refere ao contorno basal do pedúnculo, também foi observada variação. Em alguns espécimes, o contorno apresenta forma retangular (VT 1331, VT 1172-21, exemplares 22, 23, 24 e 25) e em outros, elipsoidal (VT 1172-19, VT 1088-1, 1088-5, 1088-8, 1088-9, exemplares 12 e 14) (Figura 7), como o observado por Pereira & Medeiros (2008).

A análise de Componentes Principais, utilizando 7 dos 11 caracteres mensurados (LB, EB, LS, ES, CP, IC e ICD) em 16 dentes rostrais, demonstrou que a largura ântero-posterior basal do pedúnculo (representando os extremos, VT 1088-8 com 2.6 mm e exemplar 14 com 7.3 mm de largura) e a constrição no limite superior do pedúnculo (entre 0.7 mm - VT 1088-8 e 3.8 mm - Série 14), são os caracteres responsáveis por 78,8% e 10,9%, respectivamente (89,7% somados) da variância total encontrada (Figura 9). Entretanto, tais caracteres não são significativos para indicar morfotipos para a espécie, posto que o pedúnculo serve como base de fixação para estes dentes e que diversos padrões de superfícies rugosas podem ser fixados por ligamentos diretamente no rostrum. Logo, a variação observada no pedúnculo apresenta utilidade taxonômica limitada em relação à coroa nos Sclerorhynchidae (Figura 1).

Tudo indica que a discreta variação de caracteres da coroa possa estar relacionada, na espécie, à posição dos dentes ao longo do rostrum ou à ontogenia (idade da raia, quando em vida). Admite-se este tipo de variação também durante o crescimento de cada dente, quando

eram substituídos (Martill & Ibrahim, 2012). Slaughter & Springer (1968) ressaltaram que tal substituição pode explicar a variação no comprimento dos dentes rostrais em um mesmo espécime (indivíduo) de *Onchopristis numidus*, uma vez que Schaeffer (1963) descreve a erupção heterocrônica como uma característica marcante em *Ganopristis*. Por outro lado, em um estudo realizado por Welten *et al.* (2015) foram observados dentes rostrais com tamanho aproximadamente uniforme em um exemplar fóssil de *Sclerorhynchus atavos*. Este fato poderia ser explicado por Schaeffer (1963) como uma erupção mais ou menos sincrônica da espécie, ou por uma possível perda sistemática dos dentes rostrais menores, independentemente de terem sido ou não acidentalmente danificados (Slaughter & Springer, 1968). A variação dos dentes rostrais relacionada à posição destes no *rostrum* foi observada por Sternes & Shimada (2018) ao estudar dentes rostrais isolados e articulados em *Ischyrrhiza mira*. Os autores notaram uma variação intraindividual ao observar dentes maiores, retilíneos e de tamanho aproximado na porção anterior do *rostrum*, tornando-se menores e mais curvos na parte posterior a medida em que se aproxima da porção final do *rostrum*.

Considerando-se a taxonomia baseada em dentes rostrais, o gênero *Onchopristis* é o táxon morfológicamente mais proximamente relacionado a *Atlanticopristis*. Ambos exibem dentes rostrais cobertos por esmalte e comprimidos dorsoventralmente, com a coroa muito mais alongada que o pedúnculo e farpas direcionadas para baixo (ver Capetta, 1987; Keyes, 1977). Entretanto, *Onchopristis numidus* além de exibir uma única farpa na margem posterior e superfície com enamelóide liso em ambas as faces (sem estrias), a quantidade de sulcos no pedúnculo é mais numerosa quando comparada com *A. equatorialis*. Logo, a falta do registro, até o momento, de um exemplar do gênero *Onchopristis* com múltiplas farpas em ambas as margens (que representaria uma forma intermediária entre ambos os gêneros), indica que, de fato, os dentes rostrais de *Atlanticopristis equatorialis* apresentam uma combinação ímpar de características.

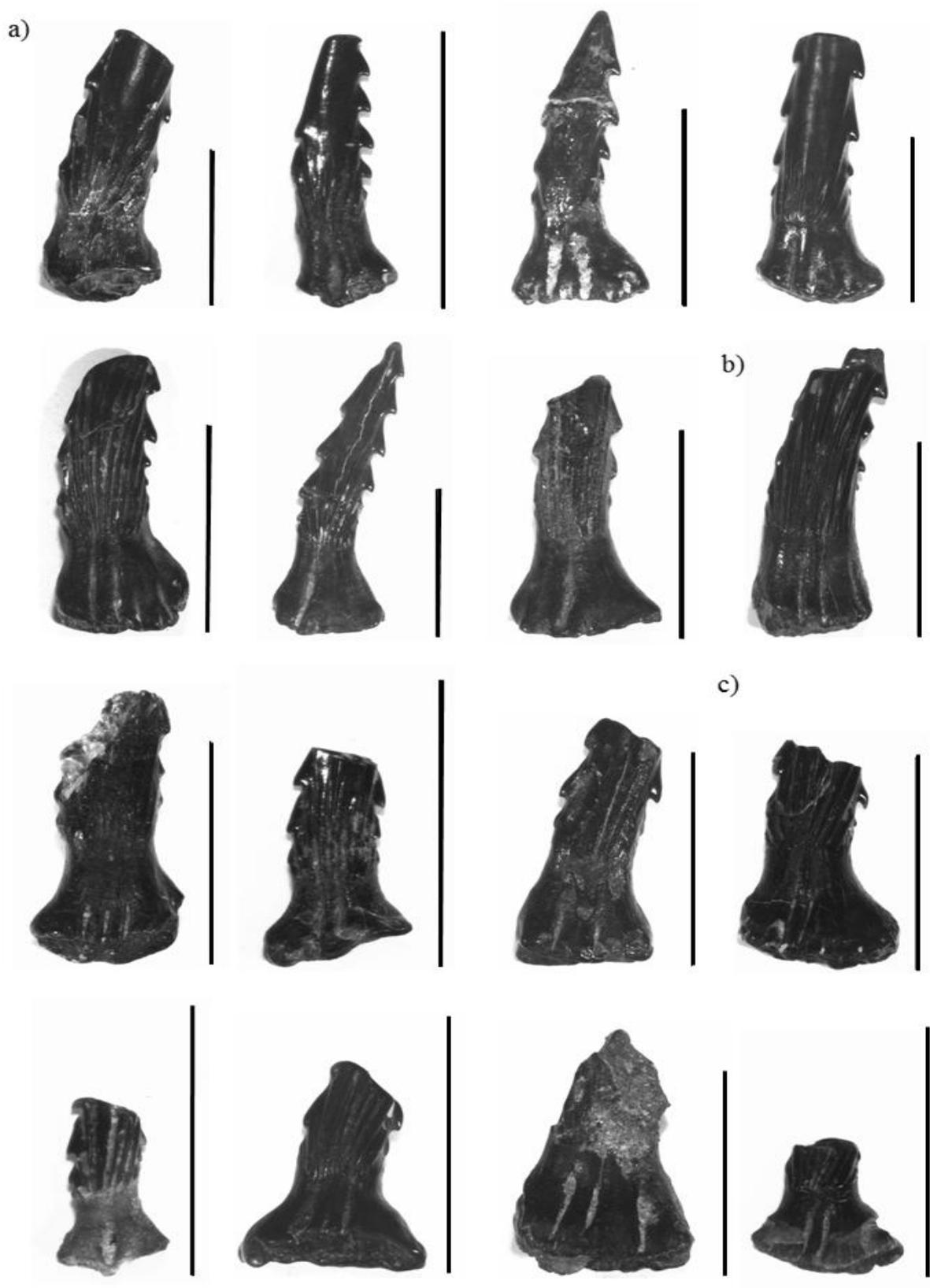


Figura 5. Visão da face 1 dos exemplares estudados. Da esquerda para direita: **a)** VT 1088-5, VT 1088-8, VT 1331, VT 1172-19, VT 1172-21, exemplares 24 e 25. **b)** VT 1088-1, VT 1088-4, VT 1088-9, exemplar 22. **c)** VT 1172-18, exemplares 12, 14, 23 e 26. Escala = 1 cm.

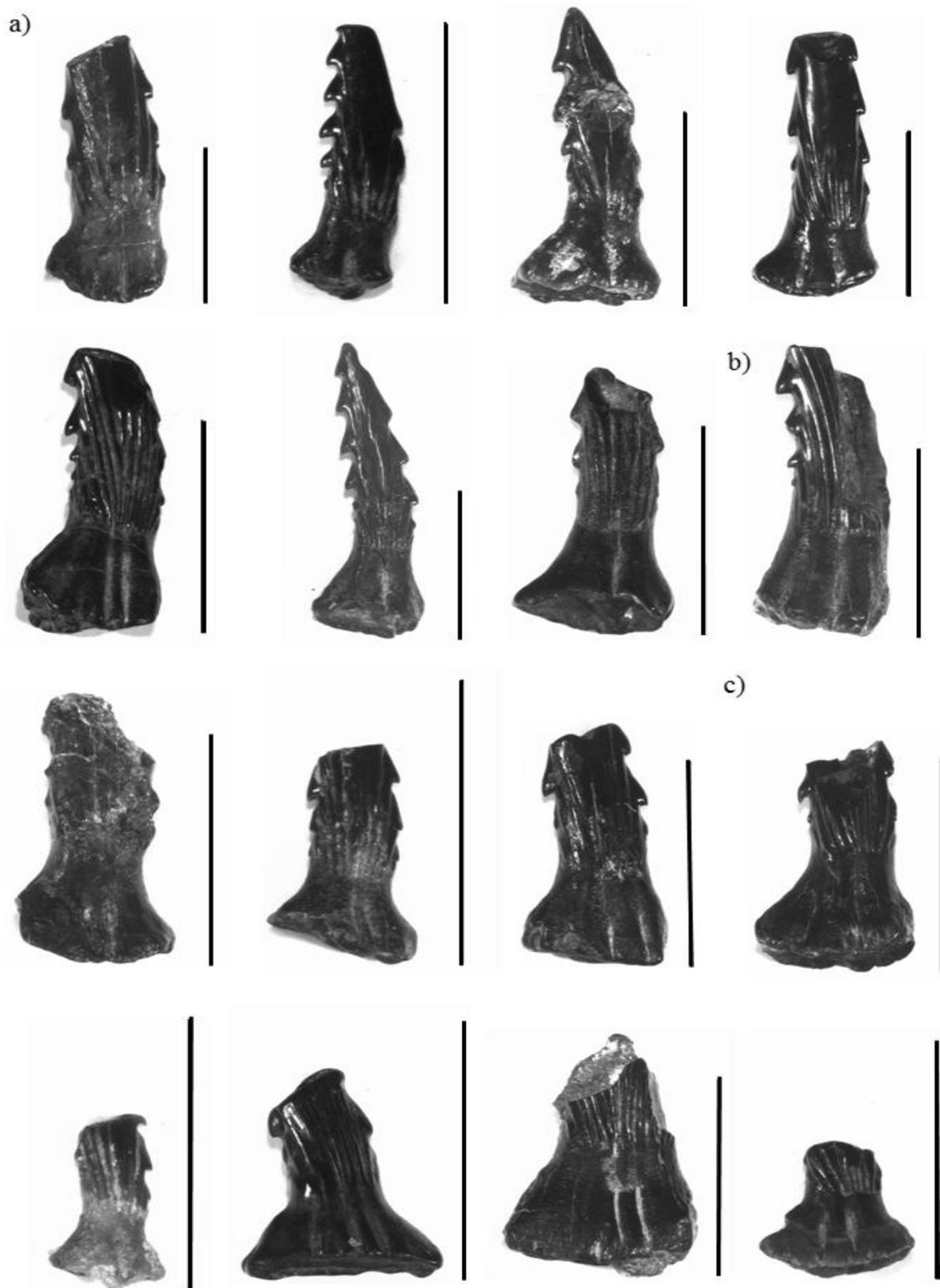


Figura 6. Visão da face 2dos exemplares estudados. Da esquerda para direita: **a)** VT 1088-5, VT 1088-8, VT 1331, VT 1172-19, VT 1172-21, exemplares 24 e 25. **b)** VT 1088-1, VT 1088-4, VT 1088-9, exemplar 22. **c)** VT 1172-18, exemplares 12, 14, 23 e 26. Escala = 1 cm.

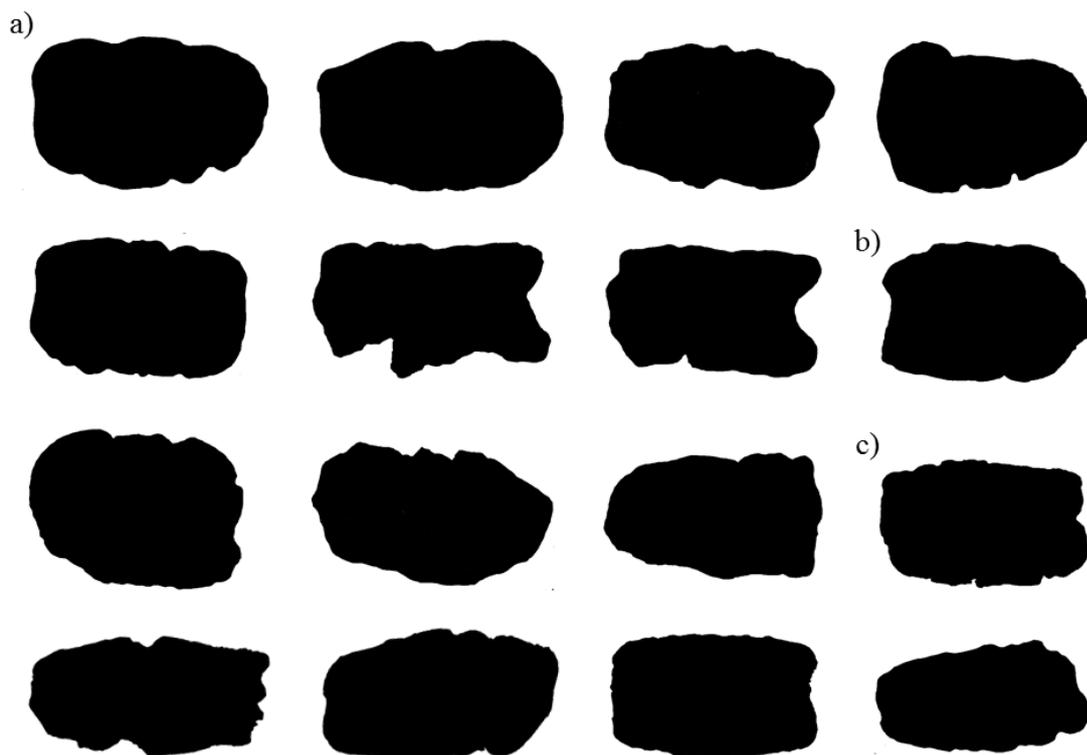
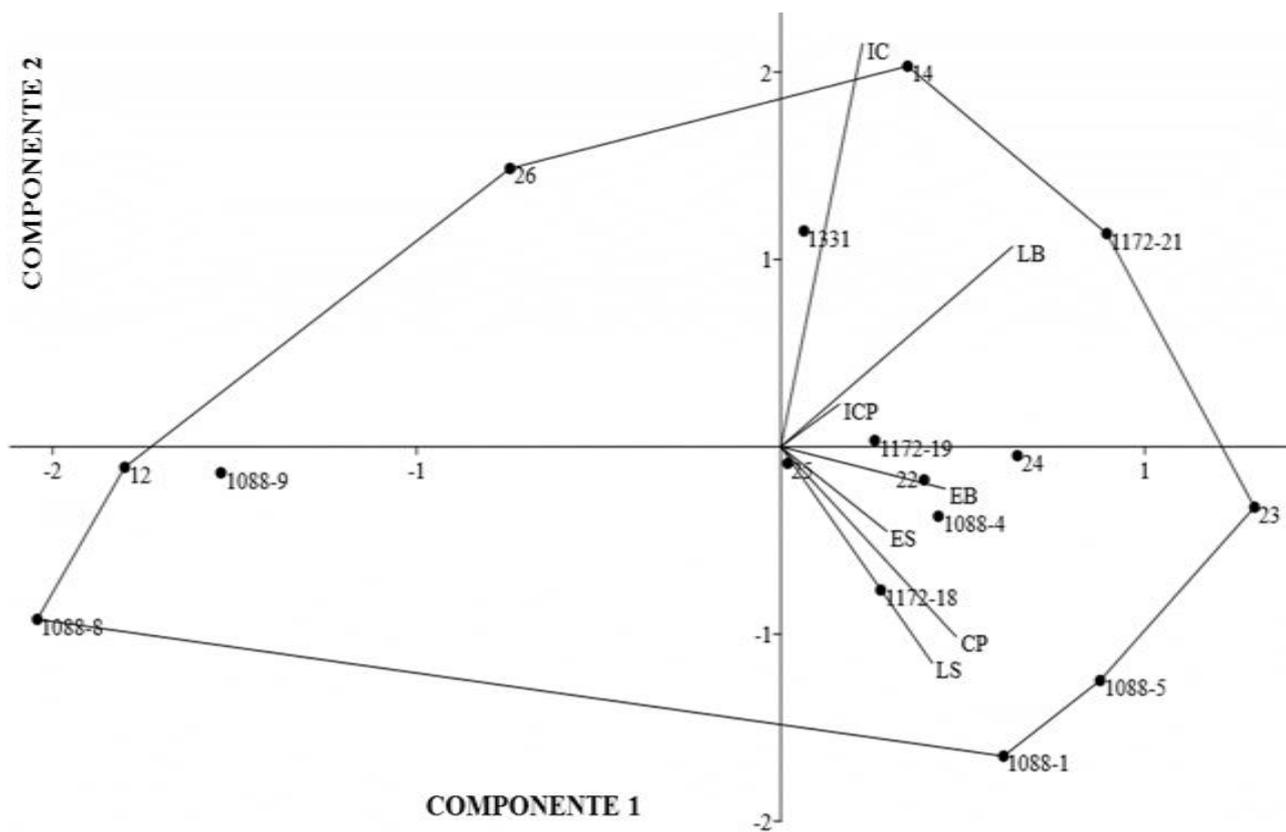


Figura 7. Contorno basal do pedúnculo dos exemplares estudados. Da esquerda para direita: **a)** VT 1088-5, VT 1088-8, VT 1331, VT 1172-19, VT 1172-21, exemplares 24 e 25. **b)** VT 1088-1, VT 1088-4, VT 1088-9, exemplar 22. **c)** VT 1172-18, exemplares 12, 14, 23 e 26. Escala = 1 cm.



Figura 8. Exemplares que apresentam parte considerável da coroa em *A. equatorialis*. Da esquerda para direita: exemplares 27, 28, 29 e 30. Escala = 1 cm.

a)



b)

	PC 1	PC 2
LB	0.58764	0.36804
EB	0.41629	-0.077063
LS	0.3839	-0.39747
ES	0.26814	-0.15505
CP	0.44412	-0.34908
IC	0.20716	0.74071
ICP	0.14814	0.077985

Figura 9. Análise de Componentes Principais. **a)** Gráfico de dispersão relacionando os 16 dentes rostrais aos 7 caracteres avaliados. **b)** Scores com os valores dos caracteres.

CONCLUSÃO

Com base na variação observada de caracteres e com as informações da literatura, todos os espécimes aqui amostrados e analisados podem ser seguramente atribuídos à espécie *A. equatorialis* Pereira & Medeiros (2008). Este estudo pode ser útil em futuras comparações de dentes rostrais pertencentes ao gênero *Atlanticopristis*, desaconselhando, posteriormente, a criação de táxons com base nestas variações, que são intraespecíficas para *A. equatorialis*.

AGRADECIMENTOS

Este trabalho foi possível graças ao apoio do Centro de Pesquisa em História Natural e Arqueologia do Maranhão (CPHNAMA), Laboratório de Entomologia e Vetores, (LEV), Laboratório de Estudos sobre as abelhas, (LEA) e a Universidade Federal do Maranhão, (UFMA), pela disponibilização dos laboratórios e equipamentos utilizados para análise dos exemplares. Ao prof. Dr. Manuel Alfredo Medeiros e prof. Dr. Rafael Matos Lindoso pela revisão do manuscrito. Ao prof. Dr. Jorge Silva Nunes pelo auxílio nas análises estatísticas. A autora também agradece a Secretaria de Turismo do Maranhão, (SECTUR), pelo suporte financeiro e a Tainá Constância pelo desenho da *A. equatorialis*.

REFERÊNCIAS

- Arambourg, C. 1940. Le groupe des Ganopristinés. *Bulletin de la Société géologique de France*, vol. 10, 5:127-147.
- Bittencourt, J. S. & Langer, M. C. 2011. Mesozoic dinosaurs from Brazil and their biogeographic implications. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, v. 83, 1:23-60.
- Branch, J. R. & Mosley, J. L. 1997. The oldest sclerorhynchid sawfish (Rajiformes: Sclerorhynchidae) from the Lower Cretaceous of Texas. *Texas Journal of Science*, 1997, vol. 49, 3:199-206.
- Cappetta, H. 1974. Sclerorhynchidae nov fam., pristidae and pristiophoridae-example of parallelism among selacians. *Comptes Rendus Hebdomadaires des Seances de L Academie des Sciences serie D*, v. 278, 2:225-228.
- Cappetta, H. 1980. Les sélaciens du Crétacé supérieur du Liban. I: Requins. *Paleontographica Abteilung A*, vol. 68:69-148.
- Cappetta, H. 1987. Chondrichthyes II: mesozoic and cenozoic elasmobranchii. In: Cappetta, H. *Handbook of Paleontology*, G. Fischer Verlag, p. 146-157.
- Carvalho, I. S. 2001. Pegadas de dinossauros em depósitos estuarinos (Cenomaniano) da Bacia de São Luís (MA), Brasil. In: Rossetti, D.F; Góes, A. M. & Truckenbrodt, W. (eds.) *O Cretáceo na Bacia de São Luís-Grajaú*, MPEG, p. 245-264.

- Corrêa-Martins, F. J. 1997. A Laje do Coringa: um bonebed da Formação Itapecuru (Cretáceo Superior da Bacia de São Luís-MA). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, v. 69, **3**:436-437.
- Dutra, M. F. A. & Malabarba, M. C. S. L. Peixes do Albiano-Cenomaniano do Grupo Itapecuru no Estado do Maranhão, Brasil. In: Rossetti, D.F; Góes, A. M. & Truckenbrodt, W. (eds.) *O Cretáceo na Bacia de São Luís-Grajaú*, MPEG, p. 191-208.
- Elias, F. A.; Bertini, R. J. & Medeiros, M. A. 2007. Pterosaur teeth from the Laje do Coringa, middle Cretaceous, São Luís-Grajaú Basin, Maranhão, Brazil. *Revista Brasileira de Geociências*, **37**:668-676.
- Fontes, N. A.; Moraes, H. M. S. & Costa, S. A. F. 2012. Ocorrência de *Ischyrhiza* (Batoide: Sclerorhynchidae) para o grupo Itapecuru, Cretáceo (Albiano) do estado do Maranhão, Brasil. *Brazilian Geographical Journal: geosciences and humanities research medium*, v. 3, **1**:41-49.
- Góes, A. M. & Rossetti, D. F. 2001. Gênese da Bacia de São Luís-Grajaú, Meio-Norte do Brasil. In: Rossetti, D.F; Góes, A. M. & Truckenbrodt, W. (eds.) *O Cretáceo na Bacia de São Luís-Grajaú*, MPEG, p. 15-29.
- Gomes, U. L.; Silva, R. F. L. & Silva, H. M. A. 2012. Elasmobranchii paleozoicos e mesozoicos na relação Brasil-África. In: Gallo, V.; Silva, H. M. A.; Brito, P. M. & Figueiredo, F. J. (eds.) *Paleontologia de vertebrados: relações entre América do Sul e África*, Interciência, p. 21-61.
- Hsiou, A. S.; Albino, A. M.; Medeiros, M. A. & Santos, R. A. B. 2014. The oldest Brazilian snakes from the Cenomanian (early Late Cretaceous). *Acta Paleontológica Polon.*, v. 59, **3**:635-642.
- Kellner, A. W. A.; Pinheiro, A. E. P.; Azevedo, S. A. K.; Henriques, D. D. R.; Carvalho, L. B. & Oliveira, G. R. A. 2009. New crocodyliform from the Alcântara Formation (Cenomanian), Caju Island, Brazil. *Zootaxa*, **2030**:49-58.
- Keyes, I.W. 1977. Records of the northern hemisphere Cretaceous sawfish genus *Onchopristis* (Order Batoidea) from New Zealand. *New Zealand journal of geology and geophysics*, v. 20, **2**:263-272.
- Kirkland, J. I. & Martínez, M. C. 2002. *Schizorhiza*: a unique sawfish paradigm from the Difunta Group, Coahuila, Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, v. 19, **1**:16-24.
- Klein, V. C. 1993. Paleontologia e estratigrafia de uma fácies estuarina da Formação Itapecuru-estado do Maranhão. *Anuário do Instituto de Geociências*, **16**:26-26.
- Klein, V. C. & Ferreira, C. S., 1979. Paleontologia e Estratigrafia de uma das fácies estuarina da Formação Itapecuru, Estado do Maranhão. *An. Acad. Bras. Ciências*, **51**:523-533.
- Kriwet, J. & Kussius, K. 2001. Paleobiology and paleobiogeography of sclerorhynchid sawfishes (Chondrichthyes Batomorphii). *Revista Española de Paleontología*, p. 35-46.
- Kriwet, J. 2004. The systematic position of the Cretaceous sclerorhynchid sawfishes (Elasmobranchii, Pristiorajea). *Mesozoic fishes*, **3**:57-73.
- Martill, D. M. & Ibrahim, N. 2012. Aberrant rostral teeth of the sawfish *Onchopristis numidus* from the Kem Kem beds (? early Late Cretaceous) of Morocco and a reappraisal of *Onchopristis* in New Zealand. *Journal of African Earth Sciences*, **64**:71-76.
- Medeiros, M. A. & Schultz, C. L. 2001. Uma paleocomunidade de vertebrados do Cretáceo médio, Bacia de São Luís. In: Rossetti, D.F; Góes, A. M. & Truckenbrodt, W. (eds.) *O Cretáceo na Bacia de São Luís-Grajaú*, MPEG, p. 209-221.

- Medeiros, M. A. & Schultz, C. L. 2002. A fauna dinossauriana da “Laje do Coringa”, Cretáceo Médio do Nordeste do Brasil. *Arquivos do Museu Nacional*, v. 60, **3**:155-162.
- Medeiros, M. A. & Schultz, C. L. 2004. *Rayososaurus* (Sauropoda, Diplodocoidea) no meso-Cretáceo do norte-nordeste Brasileiro. *Revista Brasileira de Paleontologia*, v. 7, **2**: 275-279.
- Medeiros, M. A., Castro, D. F., Toledo, C. E. V. & Sousa, E. P. D. 2004. Novas ocorrências de *Asiatoceratodus* (Osteichthyes, Dipnoiformes) na Formação Alcântara, Eocenomiano da bacia de São Luís, MA, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, vol. 7, **2**:245-248.
- Medeiros, M. A.; Araújo, K. C. O.; Sommer, M. G. & Girnos, E. C. 2011. Lenhos de Coníferas do Mesocretáceo do Norte do Maranhão, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, v. 14, **1**:29-38.
- Medeiros, M. A.; Lindoso, R. M.; Mendes, I. D. & Carvalho, I. S. 2014. The Cretaceous (Cenomanian) continental record of the Laje do Coringa flagstone (Alcântara Formation), northeastern South America. *Journal of South American Earth Sciences*, **53**:50-58.
- Mendes, I. D. 2011. Paleontologia de Moluscos Fósseis da Ilha do Cajual, Formação Alcântara, Bacia de São Luís, MA – Brasil. Ciências Biológicas, Universidade Federal do Maranhão, Trabalho de Conclusão de Curso, 25 p.
- Pedraza, E.; Arai, M., Carvalho, I. S. & Santos, M. H. B. 1993. Palinomorfos da Formação Itapecuru-análise palinológica de uma amostra de superfície da Ponta do Farol, São Luís-MA. Rio de Janeiro, Petrobras, CENPES, p. 1-10. (Relatório Técnico).
- Pereira, A. A. & Medeiros, M. A. 2003. Novas ocorrências de peixes no Eocenomiano do Maranhão. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 2003. *Boletim de Resumos*, Brasília, UNB, p. 221-222.
- Pereira, A. A. & Medeiros, M. A. 2008. A new Sclerorhynchiform (Elasmobranchii) from the middle Cretaceous of Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, v. 11, n. **3**:207-212.
- Rossetti, D. F. & Truckenbrodt, W. 1997. Revisão estratigráfica para os depósitos do Albiano-Terciário Inferior (?) na Bacia de São Luís (MA), *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi*, Série Ciências da Terra, **9**:31-4.
- Santos, B. R. C.; Carvalho, I. S.; Medeiros, M. A. & Santos, R. A. B. 2011. Dentes de *Candidodon itapecuruense* da Ilha do Cajual (Formação Alcântara), Cretáceo do MA. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, Natal. *Livro de Atas*, vol. 22, p. 379-383.
- Schaeffer, B. 1963. Cretaceous fishes from Bolivia, with comments on pristid evolution. *American Museum novitates*, **2159**:1-20.
- Slaughter, B. H. & Springer, S. 1968. Replacement of rostral teeth in sawfishes and sawsharks. *Copeia*, **3**: 499-506.
- Souza, E. P.; Medeiros, M. A.; Toledo, C. E. V.; Bertini, R. J.; Pereira, A. A & Lindoso, R. M. 2015. A new species of *Equinoxiodus* (Dipnoi: Neoceratodontidae) from the Late Cretaceous of Brazil. *Zootaxa*, v. 3905, **3**: 397–406.
- Sternes, P. C & Shimada, S. 2018. Paleobiology of the Late Cretaceous sclerorhynchid sawfish, *Ischyrhiza mira* (Elasmobranchii: Rajiformes), from North America based on new anatomical data. *Historical Biology*, **30**: 1-18.
- Suarez, M. E. & Cappetta, H. 2004. Sclerorhynchid teeth (Neoselachii, Sclerorhynchidae) from the late Cretaceous of the Quiriquina Formation, central Chile. *Andean Geology*, v.31, **1**: 89-104.

- Toledo, C. E.; Sousa, E. P. D.; Medeiros, M. A.; Bertini, R. J.; Toledo & Carlos E.V. 2011. A new genus of Dipnoiformes from the Cretaceous of Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, v. 83, **4**:1181-1192.
- Underwood, C. J. 2006. Diversification of the Neoselachii (Chondrichthyes) during the Jurassic and Cretaceous. *Paleobiology*, v. 32, **2**:215-235.
- Vilas-Bôas, I. & Carvalho, I. S. 2001. Répteis marinhos (Mosasauria e Plesiosauria) do Cretáceo Superior da Bacia de São Luís (Maranhão, Brasil). In: Rossetti, D.F; Góes, A. M. & Truckenbrodt, W. (eds.) *O Cretáceo na Bacia de São Luís-Grajaú*, MPEG, p. 223-233.
- Welten, M; Smith, M. M. & Underwood, Z. J. 2015. Evolutionary origins and development of saw-teeth on the sawfish and sawshark rostrum (Elasmobranchii; Chondrichthyes). *Royal Society open science*, v. 2, **9**:150-189.
- Wueringer, B. E.; Squire, L. & Collin, S. P. 2009. The biology of extinct and extant sawfish (Batoidea: Sclerorhynchidae and Pristidae). *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, vol. 19, **4**:445-464.