

PALEOICTIOFAUNA DA FORMAÇÃO PIMENTEIRA (DEVONIANO), BACIA DO PARNAÍBA, PI, BRASIL

RODRIGO TINOCO FIGUEROA & DEUSANA MARIA DA COSTA MACHADO

Laboratório de Estudos de Comunidades Paleozoicas – LECP, Departamento de Ciências Naturais, IBIO-CCBS,
UNIRIO, Av. Pasteur, 458 Prédio IBIO/CCET, sala 504, Urca, 22.290-255, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.
rotinof@gmail.com, deusana@gmail.com

ABSTRACT – PALEOICHTHYOFAUNA OF THE PIMENTEIRA FORMATION (DEVONIAN), PARNAÍBA BASIN, PI, BRAZIL. The Pimenteira Formation extends through the east border of the Parnaíba Basin and corresponds to the Middle and Upper Devonian (Eifelian–Frasnian). This formation possesses as characteristic fauna an invertebrate association composed mostly of gastropods, brachiopods and trilobites. However, there are also rare vertebrate remains, normally isolated and poorly preserved. The vertebrate fauna have been studied since the middle of the twentieth century and until then, had not shown a considerable taxonomic variety, only comprising *Ctenacanthus* and *Machaeracanthus* spines. In this study, besides discussing the fossil fish material already known for this formation, we describe new fossil remains, including the description of: a new *Machaeracanthus* spine; the first spines of climatiiform acanthodians, one related to *Ptomacanthus* and the other to *Climatius enodicosta*; an *Antarctilamna*-like spine; and fragments of *Ctenacanthus kegei*. Lastly, we present the possible first record of Placodermi for the Pimenteira Formation and the Parnaíba Basin. These occurrences expand considerably the vertebrate faunal composition of the Pimenteira Formation and helps to understand the connections among South American basins during the Devonian, due to the similarity between the Pimenteira Formation and other South American fossiliferous formations, especially those of Bolivia.

Key words: Chondrichthyes, Acanthodii, Placodermi, ichthyodorulites.

RESUMO – A Formação Pimenteira se estende pela borda leste da Bacia do Parnaíba e corresponde ao Devoniano Médio e Superior (Eifeliano–Frasniano). Tal formação possui como fauna característica uma associação de invertebrados, principalmente gastrópodes, braquiópodes e trilobitas. Porém, também são encontrados raros restos isolados de vertebrados em precário estado de preservação. A fauna de vertebrados dessa região vem sendo estudada desde meados do século vinte e, até então, não havia demonstrado uma variedade taxonômica significativa, sendo originalmente composta apenas por espinhos de nadadeira de *Machaeracanthus* e *Ctenacanthus*. Neste estudo, além de discutir a paleoictiofauna já conhecida para esta formação, acrescenta-se outros restos fósseis, incluindo: um novo espinho de *Machaeracanthus*; o registro inédito de espinhos de Acanthodii Climatiiformes, um deles semelhante a *Ptomacanthus* e o outro a *Climatius enodicosta*; além de Chondrichthyes representados por um espinho semelhante ao de *Antarctilamna* e fragmentos de espinho de *Ctenacanthus kegei*. Por fim, apresenta-se o primeiro possível registro de Placodermi para a Formação Pimenteira e para a Bacia do Parnaíba. Tais ocorrências ampliam consideravelmente o conhecimento da fauna de vertebrados desta unidade e também auxiliam na compreensão de conexões entre bacias sul-americanas durante o Devoniano, devido à semelhança do conteúdo fóssilífero entre a Formação Pimenteira e formações fóssilíferas da América do sul, principalmente as da Bolívia.

Palavras-chave: Chondrichthyes, Acanthodii, Placodermi, ictiodorulitos.

INTRODUÇÃO

A paleoictiofauna da Formação Pimenteira, assim como a maioria das unidades litoestratigráficas do Paleozoico brasileiro, é pouco conhecida. A falta de informações acerca dessa fauna deve-se muito provavelmente ao estado precário no qual estes restos se encontram preservados que, muitas vezes, impede uma classificação precisa.

Já foram identificados para o Paleozoico da Bacia do Parnaíba diversos restos de Osteichthyes “Paleonisciformes”, além de alguns restos mais escassos de Coelacanthiformes; Chondrichthyes, principalmente representantes de

Xenacanthiformes e Ctenacanthiformes, além de Petalodontiformes e Agassizodontiformes; e Acanthodii (Silva-Santos, 1946, 1961, 1990, 1994; Ford, 1965; Silva-Santos & Salgado, 1970; Janvier & Melo, 1988, 1992; Cox & Hutchinson, 1991; Maissey & Melo, 2005; Alves, 2010). A quantidade de táxons encontrados comprova que, apesar de pouco estudada, a fauna do Paleozoico da Bacia do Parnaíba era bastante diversa. No entanto, a maioria desses registros se concentra no Permiano da Formação Pedra do Fogo, contendo animais de hábitos de vida variados, tanto marinhos como continentais.

No Devoniano da Bacia do Parnaíba, já haviam sido identificados restos de peixes na Formação Pimenteira,

apesar de sua macrofauna ser composta principalmente por invertebrados (Kegel, 1953; Melo, 1988; Góes & Feijó, 1994; Carvalho *et al.*, 1996; Santos & Carvalho, 2009; Ponciano, *et al.*, 2012). Esses restos são representados principalmente por espinhos das nadadeiras (ictiodorulitos) de *Acanthodii* e *Chondrichthyes*, um dente bicúspide comparado a *Antarctilamna* e *Leonodus*, além de alguns outros fragmentos ósseos e escamas de difícil classificação e possíveis coprólitos ou enterólitos (Janvier & Melo, 1992; Maisey & Melo, 2005).

A litologia da Formação Pimenteira consiste de arenitos finos e micáceos com estratificação cruzada do tipo *hummocky*, folhelhos e siltitos intercalados, sendo esses dois últimos bioturbados, depositados sobre a ação de correntes e ondas de tempestades em um ambiente marinho de águas rasas sob influência flúvio-deltaica (Melo, 1988; Vaz *et al.*, 2007). Mais recentemente, Ponciano *et al.* (2012) discutiram a possibilidade da interpretação ambiental proposta para o Membro Passagem da Formação Cabeças (litoestratigraficamente superior à Formação Pimenteira), de um ambiente marinho raso com influência de um sistema flúvio-deltaico dominado por inundações episódicas, caracterizando esse membro como uma fácies proximal da Formação Pimenteira, em vez de uma unidade litoestratigráfica superior à mesma.

A partir dessas novas interpretações paleoambientais e de novas coletas de peixes fósseis na Formação Pimenteira, justifica-se um estudo abrangente sobre a sua paleoictiofauna, visando contribuir para uma melhor compreensão da paleoecologia e biogeografia dos mares paleozoicos do Gondwana Ocidental.

MARCO GEOLÓGICO

Os fósseis foram coletados no decorrer de anos por diversos pesquisadores, no entorno da cidade de Picos, Estado do Piauí, nas localidades fossilíferas da Formação Pimenteira (Figura 1) e descritas segundo Ponciano *et al.* (2012):

Afloramento Morro do Cemitério (7°04'07.8"S, 41°28'02.6"O). Caracterizado por intercalação de siltitos e arenitos micáceos finos de coloração vermelha ou arroxeada, com estratificação do tipo *hummocky*, onde são encontrados diversos fósseis, incluindo trilobitas e gastrópodes, além de restos vegetais.

Afloramento na margem da BR-316 próximo ao km 318 (7°05'03.2"S, 41°24'43.3"O). Caracterizado por siltitos e argilitos com arenitos micáceos finos com coloração esbranquiçada ou amarelada, com estratificação cruzada do tipo *hummocky*, e ondulações assimétricas associadas à interclastos, com ocorrência de fósseis de braquiópodes, gastrópodes, bivalves, trilobitas e fragmentos de plantas.

Afloramento de Riachão (7°18'23.6" S 41°25'06" O). Caracterizado por conglomerados finos, arenitos conglomerados e arenitos finos a médios, com estrutura *hummocky*, podendo ser encontrados também siltitos, que variam de coloração cinza a vermelha, e argilitos comumente de coloração cinza, possuindo uma biota composta por braquiópodes, gastrópodes, bivalves, trilobitas e restos vegetais.

Arredores de Picos, em exemplares da coleção do Museu de Cincinnati. A identificação da localidade de coleta aparece apenas como "afloramentos nas proximidades da cidade de Picos" e estão preservados em arenitos micáceos finos a médios, de coloração avermelhada, assim como em concreções.

MATERIAL E MÉTODOS

Para o presente trabalho foram estudados espécimes provenientes da Formação Pimenteira depositados nas coleções das seguintes instituições: Cincinnati Museum, Ohio, EUA (CMC-VP); Museu Nacional/UFRJ (MN); Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG); e Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro, (UNIRIO).

O material estudado é proveniente de várias campanhas de campo na Bacia do Parnaíba. Os espécimes mais antigos de "Peixes" foram coletados por Llewellyn Ivor Price e Kenneth Caster (Universidade de Cincinnati) em campanha de campo para o Conselho Nacional do Petróleo (CNP) (Santos & Carvalho, 2009), em 1946, sendo esse material enviado para os Estados Unidos da América, onde hoje se encontra depositado no Museu de Cincinnati (Ohio).

Outra campanha de campo importante para o conhecimento do Devoniano da Bacia do Parnaíba foi a Expedição Orville Derby, da Petrobrás, em 1986, com a finalidade de refazer os trabalhos de campo realizados por esse pesquisador, de importância impar para a Paleontologia do Brasil, nas bacias paleozoicas brasileiras. O material coletado nessa expedição foi inicialmente depositado na coleção do Centro de Pesquisas e Desenvolvimento Leopoldo Américo Miguez de Mello (CENPES), atualmente, transferida para o Museu Nacional/UFRJ.

Na coleção do Museu Paraense Emílio Goeldi estão depositados os espécimes coletados em 1990, por José Henrique Gonçalves Melo e Deusana Maria da Costa Machado, com a finalidade de coletar material de macrofósseis devonianos da Bacia do Parnaíba. O material depositado na coleção de Fósseis Paleozoicos da UNIRIO foi coletado em campanha de campo de 2009 do Laboratório de Estudos de Comunidades Paleozoicas (LECP).

Os espécimes analisados foram: CMC-VP5325; CMC-VP5326; CMC-VP5329; CMC-VP5342; CMC-VP5344; CMC-VP8341; MN 7545-V; MPEG 220-V-a; UNIRIO 001-Px; UNIRIO 009-Px; UNIRIO 010-Px.

Para descrição e classificação, foram utilizados os caracteres morfológicos adotados por Maisey (1981) e Janvier & Melo (1992). Os principais caracteres observados nos espinhos de nadadeiras foram: forma; tamanho; ornamentação (evidenciando alguns aspectos importantes como a ornamentação das costelas e dos espaços intercostais); presença, forma e disposição de tubérculos; presença de denticulos ou farpas nas bordas póstero-laterais dos espinhos; e simetria. Todos os espécimes foram descritos e suas respectivas medições de comprimento e largura foram feitas. Posteriormente, os espécimes foram comparados pelos seus caracteres e identificados segundo a literatura especializada. A terminologia morfológica de Maisey (1981) para ictiodorulitos foi utilizada como base. Para as placas

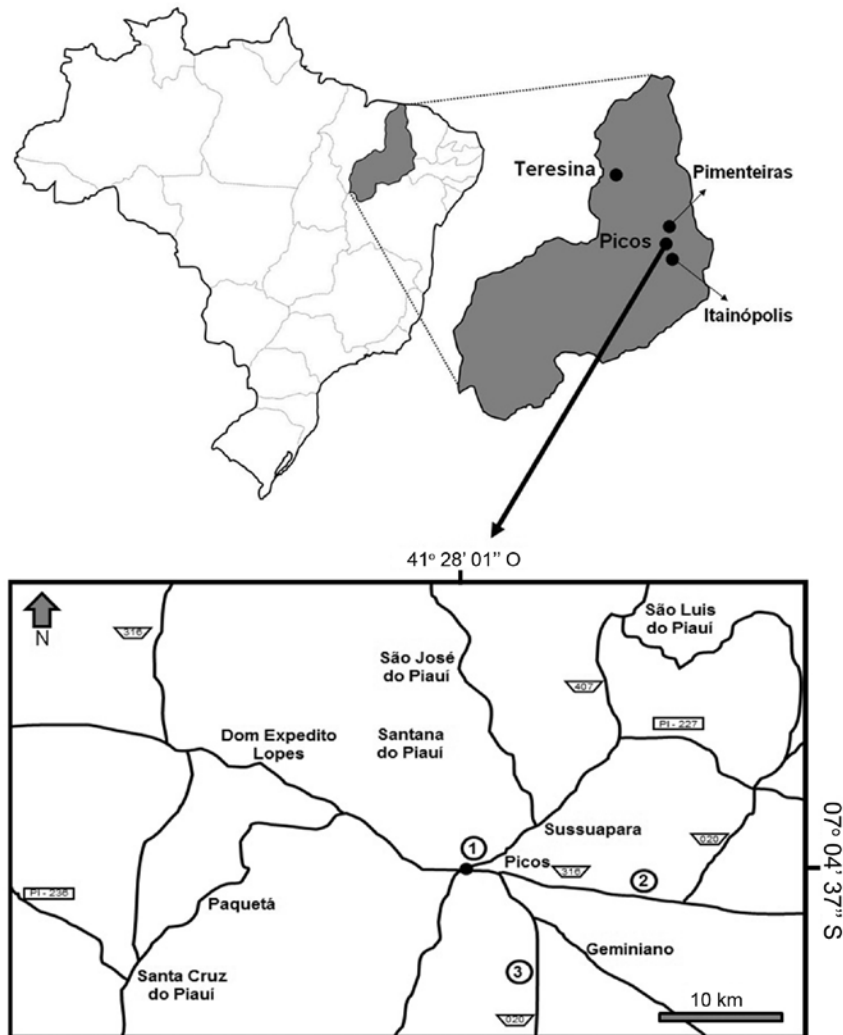


Figura 1. Mapa apresentando as localidades fossilíferas onde os fósseis descritos foram encontrados. 1, Morro do Cemitério; 2, BR 316, km 318; 3, Riachão.

Figure 1. Localities where the fossils were found. 1, Morro do Cemitério; 2, BR 316, km 318; 3, Riachão.

dermais foram utilizados caracteres de Young (1989), Long (1995) e Young & Moody (2002). O material ao qual os autores tiveram acesso direto foi devidamente fotografado. O material da coleção do Museu de Cincinnati foi fotografado em visita realizada pela segunda autora (DMCM), sendo posteriormente complementado com informações obtidas no acervo digital do referido museu, já que o empréstimo não foi possível.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Os espinhos de Acanthodii são, em geral, de pequeno porte (espinhos com cerca de 20–30 mm) já que poucas espécies atingiam grandes proporções. Podem possuir costelas longitudinais; possuir costelas em padrão *chevron-like* ou até mesmo serem lisos, desprovidos de ornamentação (e.g. Botella *et al.*, 2012). Os espaços intercostais podem variar em tamanho e profundidade, além de poderem ou não apresentar ornamentação. As costelas podem ser lisas ou apresentar nódulos, muitas vezes alongados (e.g. Maisey,

1981). Alguns Acanthodii, como o gênero *Machaeracanthus*, possuem espinhos caracteristicamente assimétricos e podendo chegar a grandes proporções (mais de 50 mm) (Anderson *et al.*, 1999). O único gênero de Acanthodii relatado formalmente para os afloramentos da Formação Pimenteira é *Machaeracanthus*, representado por espinhos mal preservados (Maisey & Melo, 2005). No presente trabalho são relatados exemplares de ictiodorulitos que podem ser associados a alguns gêneros de Climatiformes, além de mais um registro de *Machaeracanthus*. Os espinhos de Chondrichthyes são normalmente distinguíveis de espinhos de Acanthodii, levando em consideração a sua ornamentação e também seu formato. Além disso, alguns Chondrichthyes possuem características únicas que não são encontradas em espinhos de outros táxons, como a ornamentação pectinada de suas costelas. A separação entre Acanthodii e Chondrichthyes é bastante incerta e poucos são os caracteres diagnósticos que os separam, ainda mais se tratando de espinhos isolados (Brazeau & Friedman, 2014). Contudo, tratando-se de morfotipos de

espinhos, estes grupos são mais facilmente distinguíveis. Neste trabalho são descritas pela primeira vez placas dermais comparáveis às dos Placodermi.

SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

Classe ACANTHODII Owen, 1846

Ordem ISCHNACANTHIFORMES Berg, 1940

Família MACHAERACANTHIDAE Burrow & Young, 2005

Machaeracanthus Newberry, 1857

Espécie-tipo. *Machaeracanthus peracutus* Newberry, 1857.

Machaeracanthus sp.
(Figura 2)

2012 Espinho de condrictes, Ponciano *et al.* (2012) p. 17 fig.12.

Material. UNIRIO009-Px, molde de um espinho de pequeno porte.

Procedência. Afloramento na localidade de Riachão, Picos, Piauí (Figura 1).

Descrição. Molde de um espinho com formato assimétrico, possuindo uma quilha (*keel*) na sua porção anterior e uma asa (*wing*) em sua porção posterior (Figuras 2A-B) seguindo a terminologia usual para este gênero (*e.g.* Maisey & Melo, 2005; Botella *et al.*, 2012). A quilha possui cerca de 5 mm de largura e é levemente maior do que a asa que possui cerca de 3,5 mm. Apesar dessa variação de extensão anteroposterior, ambas possuem espessura similar de cerca de 1 mm. Tanto a asa quanto a quilha afilam-se gradualmente em direção ao ápice do espinho diminuindo de largura (Figuras 2C-D). O corpo do espinho possui formato subcircular sendo um dos lados mais afilado do que o outro com um aspecto mais triangular. Em sua porção mais basal é possível notar a presença de um tubo de sedimento no centro do molde do espinho que representa a cavidade pulpar de aspecto circular que não atinge a porção posterior do espinho (Figura 2D). Este molde da cavidade pulpar teria se formado com o preenchimento dessa porção interna do espinho por sedimento durante o processo diagenético. O corpo do espinho possui 4,5 mm no sentido anteroposterior e 3,2 mm lateralmente e cerca de 32 mm de comprimento. O espinho é um molde externo quase completo, incluindo a sua porção apical, inclusa no sedimento. A porção mais externa exposta possui costelas finas e aparentemente lisas dispostas bem próximas umas das outras com diminutos espaços separando-as (espaços com cerca de 1/4 da largura das costelas) (Figura 2A). Estas costelas que partem tanto da asa quanto da quilha convergem na porção mais central do espinho, formando então uma ornamentação em forma de “V” invertido (ou Λ) *chevron* peculiar.

Discussão. Espinhos de *Machaeracanthus* foram reportados para diversas localidades ao redor do globo sendo considerado cosmopolita (Burrow *et al.*, 2010) e, desta forma, facilita o posicionamento deste táxon como sendo de hábitos marinhos, já que seria bastante difícil para um animal restrito ao

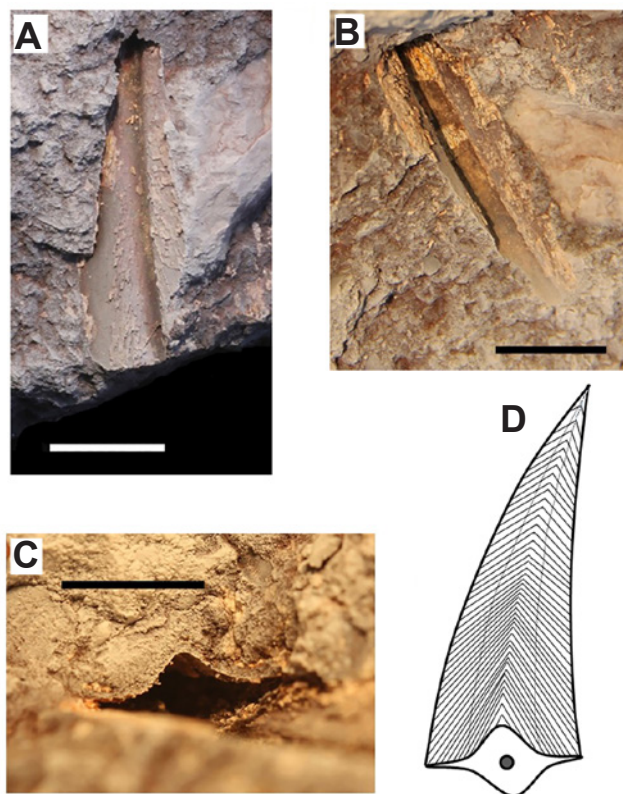


Figura 2. Espinho assimétrico de *Machaeracanthus* sp. ornamentado com costelas lisas e em padrão em “V” invertido ou “ Λ ” (*chevron*) (UNIRIO 009-PX). Escalas = 10 mm.

Figure 2. Asymmetrical spine of *Machaeracanthus* sp. ornamented with smooth costae in with a chevron pattern (UNIRIO 009-PX). Scale bars = 10 mm.

ambiente lacustre ou fluvial atingir uma distribuição tão abrangente (Anderson *et al.*, 1999). As características mais marcantes utilizadas para separar espécies deste gênero levam em conta principalmente a forma assimétrica de seus espinhos e a proporção de sua asa e quilha em relação ao corpo do espinho. Espécies de *Machaeracanthus* foram originalmente descritas baseadas em espinhos isolados e, posteriormente, novos espécimes foram encontrados, incluindo escamas e escapulocoracoides (Botella *et al.*, 2012). As características encontradas no espécime UNIRIO 009-Px são facilmente comparadas ao gênero *Machaeracanthus*, principalmente, a presença de prolongações nas faces anterior e posterior do espinho (quilha e asa, respectivamente). Além disso, como no exemplar de *M. peracutus* figurado por Burrow *et al.* (2010, fig. 3c), existem linhas alinhadas longitudinalmente em direção ao ápice e voltadas para o centro do espinho, formando um padrão *chevron* em “V” invertido ou Λ . Tais linhas representam o padrão de crescimento da osteodentina que forma o espinho. Em *M. peracutus* essas costelas se sobrepõem dando um aspecto de “escada” nas lamelas mais superficiais, que se sobrepõe a porção trabecular interna do espinho, diferente do exemplar aqui descrito no qual tais costelas parecem apenas estar dispostas, uma ao lado da outra, sem se sobreporem ou atingirem as linhas mais proximais, além de serem mais evidentes. Isso nos leva a supor que

tais estruturas seriam bastante visíveis na superfície externa do espinho. Este padrão de crescimento das costelas não é comum a todos *Machaeracanthus*, porém é possível que estivesse presente em *M. longaevus* Eastman, 1907, além de *Machaeracanthus peracutus* Newberry, 1857. Devido à variação da organização estrutural das costelas, dependendo da espécie analisada, considera-se aqui que tais características não podem ser utilizadas para separar espécies quando isoladas de outros caracteres morfológicos dos espinhos. Existem discussões acerca das afinidades do gênero *Machaeracanthus* e no presente trabalho, esse gênero foi relacionado aos Acanthodii. Nesse sentido, seguiram-se alguns autores como Reed (1986), Maisey & Melo (2005) e Südkamp & Burrow (2007) que o consideram um Acanthodii da ordem dos Ischnacanthiformes. Porém, também foi discutido por Hanke & Wilson (2010) que espinhos assimétricos seriam uma característica de alguns Chondrichthyes basais e, portanto, *Machaeracanthus* poderia ser um condricte. Apesar da discussão sobre seu posicionamento sistemático, esse espinho possui certas características comparáveis com *Machaeracanthus* e pode ser atribuído a este táxon.

Ordem CLIMATIIFORMES Berg, 1940

Climatiiformes indet. 1
(Figura 3)

2012 Espinho de condrictes, Ponciano *et al.*, p. 15, fig.10.

Material. UNIRIO 010-Px, espinho (ictiodorulito).

Procedência. Afloramento na margem da BR 316, próximo ao km 318, Picos, Piauí (Figura 1).

Descrição. Molde externo de um espinho pequeno e praticamente retilíneo de aproximadamente 30 mm de comprimento e menos de 10 mm de largura em sua porção mais proximal. Possui cerca de sete costelas longitudinais bem espaçadas e bem visíveis ornamentadas com nódulos ou tubérculos alongados em forma elipsoide, que são mais aparentes na porção proximal do espinho (Figura 3).



Figura 3. Molde natural do ictiodorulito UNIRIO 010-PX pequeno e bastante reto, ornamentado com costelas nodulares atribuído a Climatiiformes indet. 1. Escala = 10 mm.

Figure 3. Natural cast of the small and straight fin spine UNIRIO 010-PX with nodose costae of Climatiiformes indet. 1. Scale bar = 10 mm.

As costelas convergem na porção mais distal, tornando-se mais finas e em menor número devido à fusão das mesmas. Os espaços intercostais são evidentes e com largura aproximadamente igual à das costelas, sem nenhum tipo de ornamentação. O espinho afila regularmente em direção ao ápice, dando um formato triangular ao contorno do espinho, em vista lateral. A borda externa de sua porção mais proximal está quebrada, porém o número de costelas não se alteraria nessa porção já que todas surgem na região apical, sem acréscimo de novas costelas ao longo do espinho. Não possui evidência de denticulos na sua parte posterior e também a porção intramuscular não se encontra preservada.

Discussão. Devido a suas características morfológicas e ornamentação, o espinho é bastante semelhante a espinhos encontrados em climatiídeos e também aos exemplares mencionados por Janvier & Melo (1988, 1992) para a Formação Manacapuru (Devoniano Inferior da Bacia do Amazonas), os quais foram comparados ao gênero *Ptomacanthus* e também à espécie *Onchus punctatus*. O espécime UNIRIO 010-Px é similar tanto ao espinho da segunda nadadeira dorsal quanto ao espinho da nadadeira anal do exemplar analisado e figurado por Brazeau (2012, figs. 2a, 3a, 4b) da espécie *Ptomacanthus anglicus* Miles, 1973, do Devoniano Inferior do Reino Unido, pela sua forma retilínea e a presença de ornamentação nodular mais visível na porção mais proximal do espinho. Pode-se, também, comparar com o padrão de ornamentação nodular, sendo estes nódulos de tamanhos variados, muito semelhante aos fragmentos de espinho figurados por Janvier & Melo (1992, figs. 2a, 3a,b). Portanto, diferentemente de Ponciano *et al.* (2012), consideramos este espinho um Acanthodii e não um Chondrichthyes. Todavia, devido à má preservação do espécime UNIRIO 010-Px, não é possível atribuí-lo definitivamente a um gênero. Porém, pode-se dizer que se trata de um espécime de Climatiiformes com características semelhantes ao gênero *Ptomacanthus*, táxon restrito ao Devoniano Inferior (Brazeau & Friedman, 2015).

Climatiiformes indet. 2
(Figura 4)

Material. Fragmentos de espinhos de nadadeiras. CMC-VP5326, ápice de um espinho; CMC-VP5329, fragmento da porção proximal de um espinho.

Procedência. Afloramento nos arredores da cidade de Picos, Piauí (Figura 1).

Descrição. Espinhos com costelas lisas e pouco espaçadas, sendo aproximadamente 12 costelas em cada face lateral (Figuras 4A-B). Os espaços intercostais não apresentam ornamentação e são muito pequenos em comparação ao tamanho das costelas, sendo de cerca de metade da largura das mesmas. A porção apical possui uma leve curvatura no sentido anteroposterior, já bem próximo da porção mais distal (Figura 4A), não sendo possível dizer a partir de que região esta se inicia, uma vez que não se tem exemplares mais completos. Não é possível dizer se estes espinhos possuíam denticulos nas margens póstero-laterais, pois a região encontra-se encoberta pela matriz e com impossibilidade de remoção da mesma. A

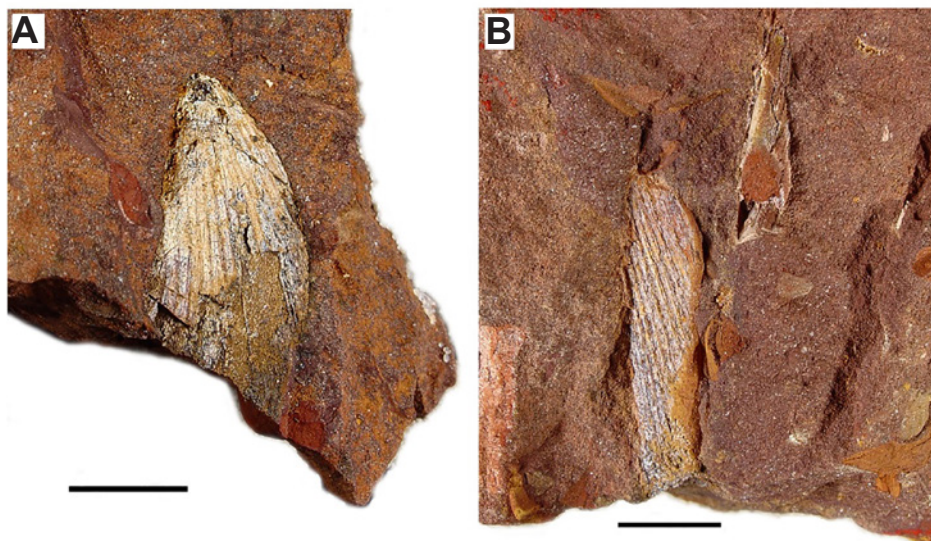


Figura 4. Espinhos de *Climatiiformes* indet. 2 com costelas aparentemente lisas e bem próximas umas das outras. **A**, ápice de um espinho mostrando leve curvatura no sentido anteroposterior (CMC-VP5326); **B**, porção proximal de um espinho com o mesmo padrão de ornamentação (CMC-VP5329). Escalas = 10 mm.

Figure 4. Fin spine of *Climatiiformes* indet. 2 with apparently smooth, closely distributed costae. **A**, apical portion of a fin spine slightly curved antero-posteriorly (CMC-VP5326); **B**, proximal portion of a fin spine with the same ornamentation pattern as in A (CMC-VP5329). Scale bars = 10 mm.

porção mais proximal encontrada no fragmento de espinho CMC-VP5329 possui um perfil basal com cerca de 18 mm, inclinação acentuada posteriormente e aproximadamente 20 mm de comprimento (Figura 4B). São aparentemente espinhos de médio porte para *Acanthodii*, porém o estado fragmentário dos mesmos impede estimar o tamanho total.

Discussão. Aparentemente, esses espinhos possuíam uma porção intramuscular pequena. Essa característica o posiciona taxonomicamente como um característico espinho de *Acanthodii* que, normalmente, não é profundamente inserido no corpo do animal. O conjunto de características, como a porção intramuscular pequena e costelas bem próximas, é bastante semelhante ao encontrado na espécie-tipo do gênero *Climatius reticulatus* Agassiz, 1844, mas difere dessa espécie por esta apresentar as costelas com leve ornamentação nodular (Burrow *et al.*, 2015). Talvez o espinho aqui descrito seja melhor comparado à espécie *C. enodicosta* descrita por Gagnier *et al.* (1988, fig. 5), por possuir costelas sem ornamentação nodular e ângulo de curvatura similar na porção distal. O estado fragmentário dos espécimes juntamente com a classificação confusa dos *Acanthodii*, principalmente se tratando de espinhos isolados, torna realmente difícil atribuir estes achados a *Climatius* ou outro gênero de *Climatiiformes* com segurança. O tamanho destes fragmentos de espinhos indica uma afinidade com um *Acanthodii* de grandes proporções, já que, mesmo fragmentados, os espinhos são grandes em relação a outros *Acanthodii* (Gagnier *et al.*, 1988 Janvier & Melo, 1992; Burrow *et al.*, 2015). A sua ornamentação com costelas lisas e com finos espaços intercostais poderia, também, ser comparada a de alguns *Ctenacanthiformes* do Carbonífero e Permiano, como *Amelacanthus* (Maisey, 1982). Contudo, *Amelacanthus*

possui um perfil basal amplo (Maisey, 1982, fig. 5), diferindo dos espécimes da Formação Pimenteira. Isso é considerado importante para sua distinção e posicionamento dentro de *Acanthodii*.

ACANTHODII indet. (Figura 5)

Material. CMC-VP5325, fragmento de um espinho.

Procedência. Afloramento nos arredores da cidade de Picos, Piauí (Figura 1).

Descrição. Fragmento de espinho com aproximadamente 5 cm de comprimento e 1,9 cm de largura na parte mais larga (Figuras 5A-B). Sua superfície é lisa e não possui nenhum tipo de ornamentação aparente (Figura 5C). Possui leve curvatura no sentido anteroposterior. A face posterior apresenta uma fina e longa depressão, ou concavidade posterior, que segue longitudinalmente por todo o fragmento do espinho, tendo cerca de 5 mm de largura na porção mais proximal e 2 mm na porção mais distal do fragmento (Figura 5B). Essa concavidade está relacionada à inserção do mesmo na nadadeira do animal. O modo como o espinho afila apicalmente é bastante peculiar, sendo de forma brusca na porção mesial do fragmento e em seguida estreitando-se levemente até a porção mais distal.

Discussão. Este espinho não possui uma ornamentação evidente em sua superfície e é relativamente assimétrico em seu afilamento longitudinal. Contudo, não possui as características projeções que conferem as “asas” e, portanto, não é possível classificá-lo como *Machaeracanthus*. A assimetria entre as faces laterais é evidente observando-se o espinho em vista posterior (Figura 5B), já que a face lateral



Figura 5. Ictiorulito de *Acanthodii* indet. sem ornamentação nas faces laterais (CMC-VP5325). **A**, vista lateral; **B**, vista posterior mostrando uma concavidade na porção central; **C**, vista lateral oposta. Escalas = 10 mm.

Figure 5. *Acanthodii* indet. fin spine without ornamentation on its lateral sides (CMC-VP5325). **A**, lateral view; **B**, posterior view showing a longitudinal depression in the central portion; **C**, opposite lateral view. Scale bars = 10 mm.

esquerda é praticamente plana enquanto a direita é mais robusta em sua região proximal. Essa assimetria, juntamente com aspecto planar da face lateral esquerda, pode ser evidência de que este espinho pertenceria a uma nadadeira par do lado esquerdo do animal. A falta de caracteres diagnósticos preservados impede a atribuição deste espinho a um táxon de forma segura. Contudo, a ausência de uma crista mediana

em CMV-VP5325 é indicativo de um *Acanthodii*, já que esta feição é encontrada em *Chondrichthyes*. Espinhos de *Acanthodii* possuem apenas a concavidade medial em sua face posterior, sem uma crista (Burrow *et al.*, 2015).

Classe CHONDRICHTHYES Huxley, 1880
Subclasse ELASMOBRANCHII Bonaparte, 1838
Superordem CLADODONTOMORPHII
Ginter, Hampe & Duffin, 2010
Ordem CTENACANTHIFORMES Glikman, 1964
Superfamília CTENACANTHOIDEA Zangerl, 1981
Família CTENACANTHIDAE Dean, 1909

Ctenacanthus Agassiz, 1837

Espécie-tipo. *Ctenacanthus major* Agassiz, 1837.

Ctenacanthus kegei Ford, 1965
(Figura 6)

1965 *Ctenacanthus kegei* Ford, p.68, pl. 3, figs. 21–22.

Material. Porção proximal de um espinho e um fragmento de uma porção mais distal, CMC-VP8341 A (lectótipo) e B (paralectótipo).

Localidade-tipo. Zona superior de concreções do Membro Picos, Formação Pimenteira. Afloramento nos arredores da cidade de Picos, Piauí (Figura 1).

Descrição. Espinho relativamente amplo (base com largura de aproximadamente 25 mm) (Figura 6A), levemente achatado lateralmente de aspecto triangular em corte transversal (Figura 6B). Não é possível dizer se possuía alguma curvatura

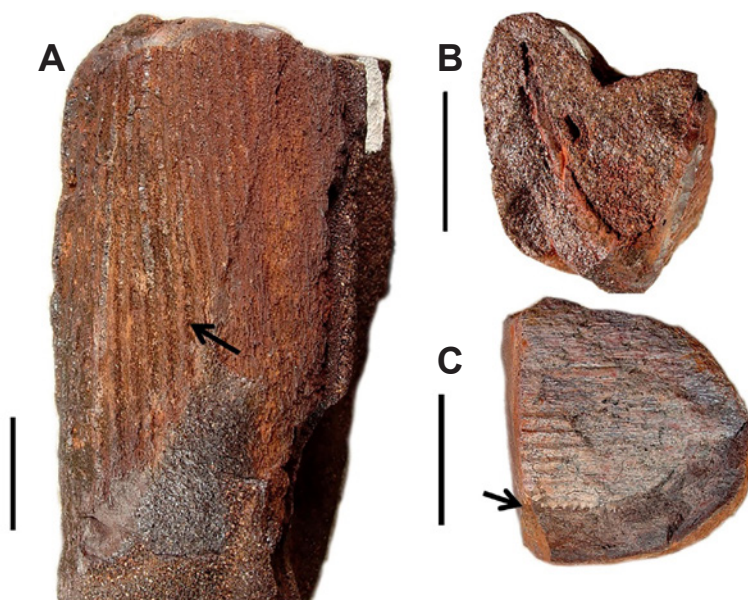


Figura 6. *Ctenacanthus kegei*. **A**, porção proximal de um espinho (seta indica os pectinos melhor preservados) CMC-VP8341; **B**, vista em corte transversal CMC-VP8341; **C**, fragmento mostrando costelas e dentículos (indicados pela seta) na borda póstero-lateral CMC-VP8340-A. Escalas = 10 mm.

Figure 6. *Ctenacanthus kegei*. **A**, proximal portion of a spine (arrow indicates the better-preserved pectines) CMC-VP8341; **B**, view in cross section of CMC-VP8341; **C**, fragment showing costae and denticles (indicated by the arrow) in the postero-lateral edge CMC-VP8340-A. Scale bars = 10 mm.

posterior devido à falta de exemplares mais completos, que apresentam sua porção mais distal. A porção externa ao corpo possui ornamentação composta de costelas com cerca de 1,5 mm de largura, sendo ligeiramente mais largas na porção anterior do espinho. Os espaços intercostais são aproximadamente da mesma largura das costelas. Não há evidências de bifurcação das costelas na porção mais proximal. Apesar da má preservação, na porção mais mesial e proximal de uma das faces laterais, observam-se indícios leves de ornamentação pectinada (Figura 6A, seta). O fragmento da porção mais distal possui aproximadamente sete pequenos denticulos na borda póstero-lateral do fragmento CMC-VP8340-A (Figura 6C, seta).

Discussão. O gênero *Ctenacanthus* possuiu por muito tempo uma diagnose muito ampla que permitia a inclusão de muitos exemplares que seriam mais característicos de outros gêneros ou até mesmo de novos táxons (Maisey, 1981, 1982, 1984), o que, por consequência, levou a complicar o entendimento das relações filogenéticas deste grupo. Maisey (1981) propôs, após revisão do gênero, uma diagnose, caracterizando-o como elasmobrânquio com: Espinhos que afilam gradualmente em direção ao ápice e curvados no sentido anteroposterior; a face anterior é estreita e arredondada; faces laterais levemente convexas e face posterior com uma crista mediana bastante pronunciada; a ornamentação é formada por costelas finas e bem próximas entre si, tais costelas possuem tubérculos separados por uma curta distância uns dos outros em uma mesma costela, os quais são alargados lateralmente caracterizando a ornamentação dita pectinada; e, devido à quantidade de tubérculos e sua proximidade, a ornamentação possui um aspecto de zíper. A presença de uma ornamentação pectinada no material tipo da espécie *Ctenacanthus kegei*, mesmo que pouco visível no exemplar, e denticulos nas bordas póstero-laterais podem associá-la ao gênero *Ctenacanthus* sensu Maisey (1981). Embora, devido ao estado precário de preservação dos espécimes, muitas características não podem ser confirmadas e algumas não são observáveis, como a presença de uma crista mediana (“median ridge”) na face posterior. Optou-se no presente trabalho revalidar a espécie descrita originalmente por Ford (1965), considerada inválida, até o presente momento. Entretanto, Ford (1965) descreveu e figurou pela primeira vez a ocorrência de Chondrichthyes para os registros fossilíferos devonianos do Brasil, pois Silva-Santos (1961) apenas havia citado a presença de *Ctenacanthus* e *Devonacanthus* (*nomen nudum*), sendo esta última inválida já que nunca foi posteriormente descrita e figurada, além de não possuir número de registro, impossibilitando a descrição deste espécime. Ford (1965) comparou *Ctenacanthus kegei* com *Ctenacanthus varians* St. John & Worthen, 1875 por conta das semelhanças morfológicas de suas costelas e de pequenos denticulos nas bordas póstero-laterais. Entretanto, *C. varians* difere por apresentar número final de costelas na face lateral maior, uma evidente curvatura no sentido anteroposterior e os pequenos denticulos restritos à porção mais distal do espinho (Maisey, 1981, fig. 4). Essa última feição a difere de

C. kegei, onde os denticulos aparentemente se estendem até mais próximo da base do espinho. Isso pode ser observado e inferido, pois o espécime CMC-VP8340-A é bastante largo e suas costelas são paralelas e dispostas perfeitamente no sentido longitudinal, posicionando-o como parte da região mais proximal, consequentemente, essa espécie possuiria denticulos até essa região. Outro aspecto encontrado em *C. kegei* que se assemelha à *C. varians* é a forma do espinho em corte transversal próximo à região proximal da porção extramuscular, cujo formato é bastante triangular em ambas as espécies, chegando a ser quase um triângulo equilátero. A única diferença, neste aspecto, seria na profundidade da concavidade posterior, que é maior em *C. varians* do que no exemplar de *C. kegei*. Pode-se notar, também, que em corte transversal a porção proximal do espinho (Figura 6 B) possui a face anterior levemente arredondada semelhante a *C. varians*, *Ctenacanthus compressus* Newberry, 1889 e *Ctenacanthus spectabilis* St. John & Worthen, 1875. Apesar das semelhanças em vista transversal destes espinhos, existem diferenças de ornamentação que os separam. Em *C. spectabilis*, os tubérculos parecem ser menos alargados lateralmente do que em *C. compressus* e as costelas possuem espaços intercostais maiores em *C. spectabilis*. Essa última característica pode ser observada também em *C. kegei*, porém como os tubérculos estão precariamente preservados não é possível determinar o seu real tamanho e forma, sendo apenas possível ver nas costelas mediais da face lateral da região proximal da base (Figura 6A, ver seta) que estes deviam ser alargados lateralmente como em *Ctenacanthus*. Maisey (1981) posicionou *C. varians* como pertencente ao gênero *Ctenacanthus* baseado nas similaridades entre seus espinhos e os da espécie tipo, *Ctenacanthus major*, embora como uma espécie distinta dessa última. Podemos então dizer que o mesmo deve ser verdade para *C. kegei*, que possui as mesmas características gerais, embora não seja possível descrever com seguridade a forma de tais tubérculos, preferindo então o posicionamento em dúvida dentro desse gênero.

Ordem CTENACANTHIFORMES Glikman, 1964

aff. *Ctenacanthus* sp.

(Figura 7)

1992 “*Ctenacanthus*” type spine, Janvier & Melo, p. 203, fig. 6.

2005 Chondrichthyan fin spine, Maisey & Melo, p. 498, fig. 2.

Material. MPEG 220-V-a, espinho da nadadeira dorsal, MN 7545-V, fragmento de espinho.

Procedência. Afloramento do Morro do Cemitério, Picos (MN 7545-V) e BR 316, próximo ao km 318 (MPEG 220-V-a) (Figura 1).

Descrição. Espinhos caracterizados principalmente por apresentar mais de 10 costelas longitudinais pouco espaçadas, em sua porção mais proximal, uma curvatura acentuada no sentido anteroposterior, como no exemplar MPEG 220-V-a (Figura 7A), e denticulos em suas bordas póstero-laterais.

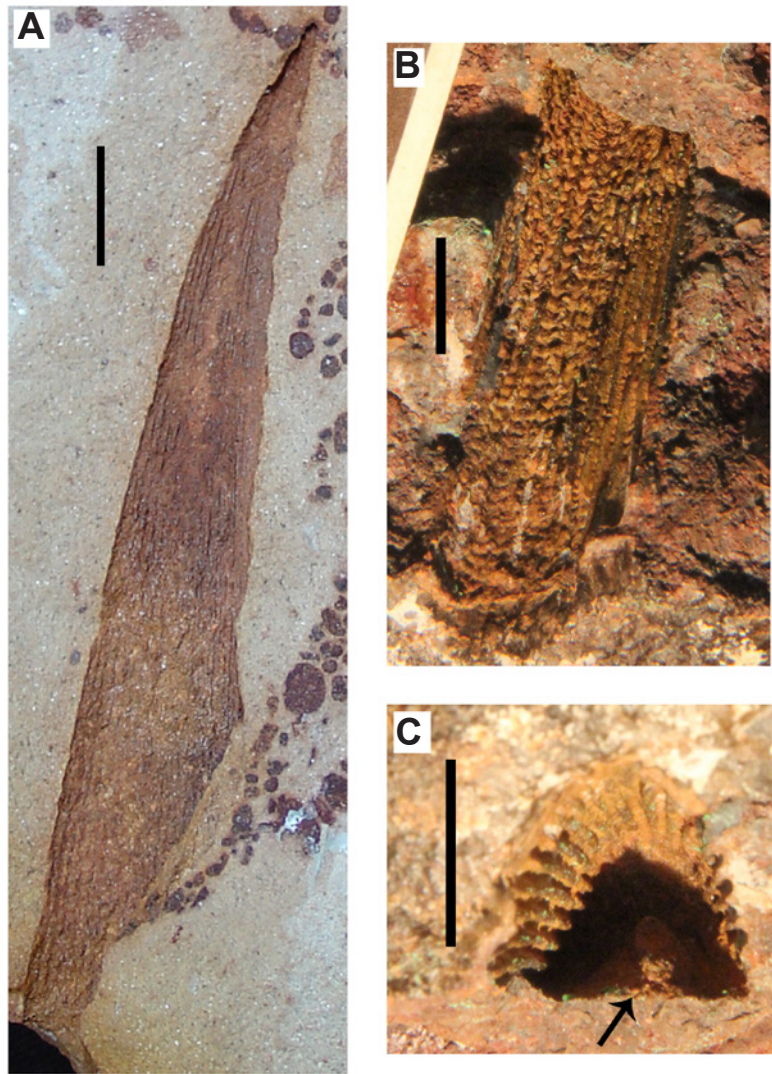


Figura 7. Espinhos de aff. *Ctenacanthus* com costelas com ornamentação pectinada e proximamente dispostas. **A**, MPEG 220-V-a; **B**, MN 7545-V; **C**, MN 7545-V em vista transversal. Escalas = 10mm.

Figure 7. aff. *Ctenacanthus* spines with closely spaced pectinate ornamentation of the costae. **A**, MPEG 220-V-a; **B**, MN 7545-V; **C**, MN 7545-V transversal view. Scale bars = 10 mm.

Ambos possuem ornamentação pectinada em suas costelas. Os tubérculos estariam bastante próximos uns dos outros e intercalando-se com os das costelas vizinhas, dando o aspecto de um zíper a sua ornamentação. Contudo, um dos exemplares possui costelas mal preservadas e não é possível dizer se elas realmente possuíam pectinação. O exemplar MN 7545-V (Figura 7B) apresenta uma grande e profunda concavidade na sua parte posterior (Figura 7C, seta), indicando que a sua inserção ia até próximo do ápice. A face posterior de um espinho de *Chondrichthyes* se inicia após a porção mais distal do encaixe da nadadeira. Essa característica indica que a face posterior, mesmo não estando preservada no espécime, era bastante pequena, já que o encaixe da nadadeira aparenta ser extenso distalmente.

Discussão. Esse material foi descrito anteriormente por Janvier & Melo (1992) e Maisey & Melo (2005) como sendo semelhantes ao gênero *Ctenacanthus*, porém, não foi possível

atribuí-los definitivamente a um gênero devido ao mau estado de preservação (Maisey & Melo, 2005).

Segundo Maisey & Melo (2005), estes espinhos podem pertencer ao mesmo táxon devido a possíveis semelhanças de suas ornamentações pectinada e bastante próxima formando o padrão de zíper, encontrado em *Ctenacanthus* e também outros gêneros de *Chondrichthyes* do Devoniano.

Analisando o formato e os dentículos das bordas pósterolaterais, é possível comparar o espécime MPEG 220-V-a à espécie *Ctenacanthus littoni* Newberry, 1889, principalmente levando em consideração o tamanho dos dentículos que é consideravelmente maior do que em outras espécies do gênero, como *C. major* e *C. varians* (Maisey, 1981). Em relação ao exemplar MN 7545-V, descrito por Janvier & Melo (1992), pouco pode ser dito, pois este apresenta poucos caracteres diagnósticos além da ornamentação pectinada. As semelhanças dos tubérculos levaram Janvier & Melo (1992)

a comparar este espécime com *Ctenacanthus clarkii*. No entanto, o aspecto retilíneo e a maior largura das costelas da porção anterior em relação a aquelas da porção mais posterior poderiam associá-lo a *Antarctilamna*. Costelas com essas proporções são encontradas em *Antarctilamna prisca* Young, 1982 e em *Antarctilamna ultima* Gess & Coates, 2015. Contudo, mais caracteres seriam necessários para sustentar esta hipótese. A face posterior é uma importante feição, visto que seu formato juntamente com a presença e o tamanho da quilha mediana são caracteres diagnósticos genéricos de *Ctenacanthus* (Maisey, 1981, 1982). Infelizmente, em nenhum destes exemplares a face posterior está bem preservada (já que é uma área frágil e se deteriora com facilidade) resultando na perda de parte dos caracteres dos espinhos durante o processo de fossilização ou então por conta do transporte antes do material ser soterrado e fossilizado é comum em espinhos de Chondrichthyes. Sem poder observar estas características torna-se bastante difícil atribuir estes espinhos a um táxon dentre os Ctenacanthiformes. Podemos então dizer apenas, como já observado por Janvier & Melo (1992) e Maisey & Melo (2005), que são espinhos com características de ornamentação semelhantes a *Ctenacanthus* de acordo com Maisey (1981), por possuírem costelas muito próximas e com tubérculos intercalados dando um aspecto de zíper, contudo, tais características também podem ser encontradas em outros gêneros como *Antarctilamna*. Entretanto, esse último gênero não possui os denticulos na face póstero-lateral, como observado no exemplar MPEG-220-V-a. Por conseguinte, preferimos a colocação de ambos os espinhos como aff. *Ctenacanthus* sp. devido à semelhança da ornamentação de ambos os espinhos, a curvatura posterior e a forma arredondada da face anterior, além da falta de caracteres conclusivos para uma melhor classificação.

Ordem ANTARCTILAMNIFORMES Ginter, Liao & Valenzuela-Rios, 2008

Família ANTARCTILAMNIDAE Ginter, Liao & Valenzuela-Rios, 2008

Antarctilamna Young, 1982

Espécie-tipo. *Antarctilamna prisca* Young, 1982.

cf. *Antarctilamna* sp.
(Figura 8)

2012 Espinho de condricte, Ponciano *et al.*, p. 14, fig. 9.

Material. UNIRIO 001-Px, espinho de nadadeira dorsal.

Procedência. Afloramento do Morro do Cemitério, Picos, Piauí (Figura 1).

Descrição. Um espinho de comprimento aproximado de 20 cm e sem curvatura no sentido anteroposterior (Figura 8A). Possui uma ornamentação de numerosas costelas com tubérculos próximos com menos de 1 mm separando-os. Os tubérculos de costelas vizinhas são bem próximos uns dos outros, formando um padrão de intercalação semelhante a

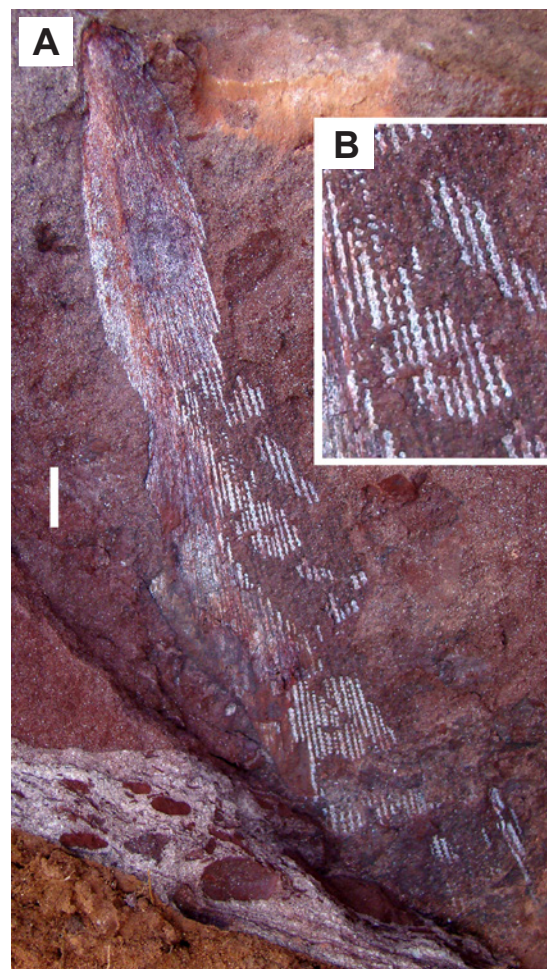


Figura 8. Espinho de cf. *Antarctilamna* com ornamentação pectinada e perfil posterior plano (UNIRIO 001-Px). **A**, UNIRIO 001-Px em vista lateral; **B**, detalhe da ornamentação. Escalas = 10 mm.

Figure 8. Spine of cf. *Antarctilamna* with pectinate ornamentation and straight posterior profile. **A**, UNIRIO 001-Px in lateral view; **B**, detail of the ornamentation. Scale bars = 10 mm.

um zíper (Figura 8B). Na face lateral visível do exemplar é possível observar pelo menos 30 costelas, entretanto, não representa a possível totalidade delas já que o espinho se encontra em estado precário de preservação. O perfil basal é aproximadamente do mesmo comprimento que a borda posterior do espinho.

Discussão. Apesar da presença de ornamentação pectinada pouco espaçada observada em *C. major*, que poderia relacioná-lo ao gênero *Ctenacanthus* sensu Maisey (1981), algumas características deste espinho são semelhantes às encontradas em *Antarctilamna*, tais como seu perfil posterior reto, numerosas costelas (cerca de 33 costelas na região mais proximal) com ornamentação pectinada, perfil basal com aproximadamente o mesmo tamanho do perfil posterior, e a falta de denticulos nas margens póstero-laterais, como foi observado em *Antarctilamna prisca* por Young (1982) e também em *Antarctilamna ultima* por Gess & Coates (2015). As más condições de preservação deste espécime, juntamente com o sedimento que recobre algumas de suas partes, não

permitem dizer com segurança se alguns outros caracteres importantes estão presentes, como costelas que sofrem dicotomia, sendo mais finas e menos pronunciadas próximo da borda pósterio-lateral do espinho e maiores e mais evidentes em sua face anterior. Caso este espinho seja confirmado como sendo de *Antarctilamna*, seria o primeiro registro desse grupo para o Brasil. Devido às grandes proporções do espinho em questão, poderia ser o maior representante conhecido deste gênero. Espinhos de *Antarctilamnideos* já foram reportados na América do Sul por diversos autores (Gagnier *et al.*, 1988; Janvier & Villarroel, 1998; Young & Moody, 2002), sendo bastante provável que também ocorressem no Brasil. *Antarctilamna seriponensis* da Bolívia (Gagnier *et al.*, 1988), posteriormente considerada apenas como um *antarctilamnideo* por Ginter *et al.*, (2010) e *Antarctilamna ultima* da África do Sul (Gess & Coates, 2015) possuem espinhos com formato triangular em vista lateral, característica também encontrada no espécime aqui descrito, diferindo consideravelmente dos espécimes de pequeno porte da espécie-tipo *A. prisca* descritos por Young (1982). Tal variação de formato das faces laterais e seu número de costelas, segundo Gess & Coates (2015), seria pelo tamanho maior de *A. ultima*, proveniente do alargamento da face e do acréscimo do número de costelas ao longo da sua superfície durante o processo de crescimento das mesmas. Essas considerações permitem inferir que o espinho aqui descrito também pertença a esta ordem, mesmo sendo diferente em seu formato triangular e número de costelas em relação à espécie-tipo. Uma ocorrência de um possível *Antarctilamnidae* para a Formação Pimenteira já é conhecida, sendo um dente bicúspide, descrito por Maisey & Melo (2005) como sendo semelhante à *Antarctilamna* e *Leonodus*. Devido ao conjunto de características encontradas, classificou-se este exemplar como sendo um *Antarctilamnidae* aparentado a *A. ultima* do Famêniano da África do Sul e a *A. seriponensis* do Devoniano Médio da Bolívia.

Classe PLACODERMI M'Coy, 1848
Ordem ARTHRODIRIFORMES Woodward, 1891
Família GROELANDASPIDIDAE Obruchev, 1964
(Figura 9)

Material. Placas dermais: CMC-VP5342 A e B, CMC-VP5344 A, B e C.

Procedência. Afloramento nos arredores da cidade de Picos, Piauí (Figura 1).

Descrição. Placas dermais com toda sua superfície coberta por diminutos nódulos aparentemente sem nenhum tipo de organização em seu posicionamento. São relativamente finas, com cerca de 3 mm de espessura. O espécime CMC-VP5342 possui um formato quase oval, porém um de seus lados é mais alongado e afilado que o outro, mostrando, também, uma pequena projeção (Figura 9A). O espécime CMC-VP5344 difere em formato da placa previamente descrita por possuir um formato mais alongado e diferenciado com aspecto reniforme (Figura 9B–D). As características distintas de formato são sugestivas para diferentes posicionamentos no corpo do animal, como anterior e medial por ser subcircular

e com um dos bordos alargado (Figura 9A) e lateral com um formato alongado anteroposteriormente, sendo a porção anterior mais arredondada e menos estendida que a porção posterior (Figura 9C).

Discussão. Até agora, não existia registro formal em relação à ocorrência de Agnatha ou Placodermi para a Formação Pimenteira, nem para outras unidades paleozoicas do Brasil, visto que as placas de “*Pteraspis*” descritas por Katzer (1897a, b) foram consideradas inválidas por Lelièvre *et al.* (1993). Uma característica dita importante na classificação de muitas placas dermais é a sua superfície coberta de denticulos dérmicos (Tarlo, 1962). Porém, estudos têm mostrado que a presença de tais nódulos seria plesiomórfico para Placodermi (Keating *et al.*, 2015), complicando a classificação deste táxon. O exemplar descrito aqui possui em sua superfície um grande número de pequenos nódulos ou grânulos que são facilmente comparáveis aos nódulos de dentina (Figura 9A'–D'), embora não seja possível determinar se estas estruturas seriam mesmo de dentina, já que este espécime precisaria ser analisado com mais detalhes através de cortes histológicos, porém inviáveis até o momento devido a sua importância histórica e raridade. Portanto, neste aspecto, apenas podemos dizer que este fóssil é semelhante a uma placa dermal de um Placodermi. Analisando a morfologia e o tamanho de tais placas pode-se compará-las a placas dermais de Arthrodiriformes (*e.g.* *Groelandaspis*). O formato mais uniforme da placa CMC-VP5342 é comparável a uma placa anterior médio-ventral, enquanto CMC-VP4344 se assemelha mais a uma anterior ventrolateral por seu formato mais alongado e menos regular, como pode ser visto em Grande & Eastman (1986) e Young (1989, fig. 5c).

CONCLUSÃO

A paleoictiofauna encontrada na Formação Pimenteira demonstrou ser mais diversa do que se pensava, sendo composta principalmente por Chondrichthyes e Acanthodii de médio e grande porte, além de Placodermi. Foram encontrados os seguintes táxons: quatro Acanthodii, como *Machaeracanthus* sp., *Climatiiformes* indet. 1., *Climatiiformes* indet. 2 e Acanthodii indet.; três Chondrichthyes, como *Ctenacanthus kegei*, aff. *Ctenacanthus* sp., e cf. *Antarctilamna* sp.; e um Placodermi, *Groelandaspidae*?

A diversidade encontrada mostra que pode ter bastante significância para o entendimento da paleoecologia do Devoniano na região, além da biogeografia dos mares paleozoicos do Gondwana.

Muitos dos fósseis de vertebrados encontrados nesta formação são de grande importância para o entendimento das conexões entre os mares do Devoniano sul-americano. As semelhanças da paleoictiofauna encontrada na Formação Pimenteira com materiais da Bolívia, incluindo principalmente uma associação de Chondrichthyes e Acanthodii, além de outros macrofósseis, permitem inferir uma conexão franca entre essas duas regiões, como alguns grupos de invertebrados também demonstram (*e.g.* Melo, 1988; Fonseca, 2004). Entretanto,

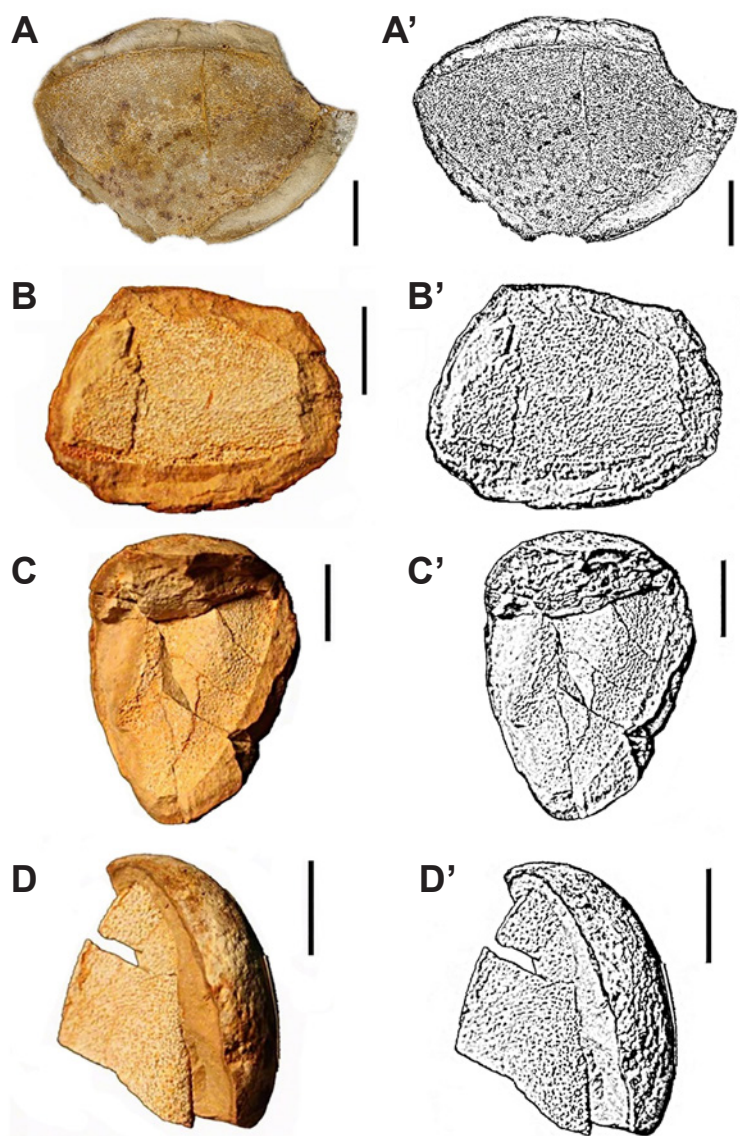


Figura 9. A–D, Placas dermais de Placodermi (Groelandaspidae?). **A**, CMC-VP5342B; **B**, CMC-VP5344A; **C**, CMC-VP5344B; **D**, CMC-VP5344C. Imagens B, C e D obtidas na base de dados da Geier Collection & Research Center – Vertebrate Paleontology Collection. **A'–D'**, desenhos dos espécimes figurados de A–D. Escalas = 10 mm.

Figure 9. A–D, Placodermi (Groelandaspidae?) dermal plates. **A**, CMC-VP5342B; **B**, CMC-VP5344A; **C**, CMC-VP5344B; **D**, CMC-VP5344C. Images B, C and D obtained on the Geier Collection & Research Center– Vertebrate Paleontology Collection Database. **A'–D'**, draws of the figured specimens in A–D. Scale bars = 10 mm.

no registro boliviano, são encontrados restos de Placodermi, mesmo que raros, em contraste com os afloramentos brasileiros onde este grupo tem seu registro a partir do presente estudo. Também, pode-se comparar essa paleoictiofauna com outras localidades da América do Sul, como a do Devoniano Superior da Colômbia, onde são encontrados diversos Acanthodii (Burrow *et al.*, 2002) e, também, com material fossilífero da Venezuela, onde alguns grupos semelhantes são encontrados incluindo Antarctilamnideos (Young & Moody, 2002).

Alguns restos de placodermos já foram encontrados na América do Sul, Austrália e Antártica. Portanto, mesmo que raros, estavam presentes no hemisfério sul durante o Devoniano. A maioria dessas ocorrências se refere ao gênero

Bothriolepis, demonstrando que estes animais estariam bem distribuídos durante o Devoniano (Grande & Eastman, 1986; Johanson, 1998; Janvier & Villarroel, 2000; Young & Moody, 2002; Young & Long, 2005; Janvier, 2007). Possivelmente, tal ausência se deva a pouca quantidade de material fóssil estudado em vez de barreiras ecológicas ou qualquer outro aspecto biológico da fauna local, já que outros grupos também encontrados em localidades sul-americanas estão presentes no registro fossilífero da Formação Pimenteira. Isso evidencia a importância da realização de mais prospecção, coleta e pesquisas nos afloramentos brasileiros a fim de compreender a aparente ausência de certos táxons (*e.g.* Bothriolepideos) no Brasil.

As condições de fossilização da maioria dos exemplares encontrados na Formação Pimenteira são extremamente precárias e, portanto, dificultam a classificação destes fósseis. Mesmo assim, os mesmos mostram-se de fundamental importância para a paleontologia por conta da raridade de material desse tipo no Devoniano brasileiro.

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem as agências de fomento, CNPq (401804/2010-0) e FAPERJ (E-26/103.056/2013) pelo auxílio a pesquisa que permitiu a realização deste trabalho. Agradecemos também a FAPERJ pela bolsa de iniciação científica que subsidiou os estudos do primeiro autor. Agradecemos as instituições de pesquisa onde os fósseis presentes neste estudo estão alocados: Museu Nacional/UFRJ, Museu Paraense Emílio Göeldi (MPEG) e Cincinnati Museum (CM), Ohio por permitirem o estudo e fotografia de seu material. Agradecemos aos pesquisadores que permitiram a análise do material ou coletaram material, D.D. Rêgo Henriques (Museu Nacional/UFRJ), R.R. Machado (DNPM e MCTer/CPRM), H. Santos (MPEG), B. Hanke (CM) e L.C.M.O. Ponciano (UNIRIO). Agradecemos também a toda equipe do Laboratório de Estudos de Comunidades Paleozoicas (LECP) pelo suporte e a M. Friedman (University of Oxford) por suas valiosas sugestões e apoio científico fundamental para a realização deste trabalho.

REFERÊNCIAS

- Alves, Y.M. 2010. Los vertebrados fósiles del Paleozoico y Mesozoico del Estado de Tocantins (Brasil): preliminar síntesis. *Caminhos de Geografia*, **11**:224–232.
- Anderson, M.E.; Almond, J.E.; Evans, F.J. & Long, J.A. 1999. Devonian (Emsian-Eifelian) fish from the Lower Bokkeveld Group (Ceres Subgroup), South Africa. *Journal of African Earth Sciences*, **29**:179–194. doi:10.1016/S0899-5362(99)00088-3
- Botella, H.; Martínez-Pérez, C. & Soler-Gijón, R. 2012. *Machaeracanthus goujeti* n.sp. (Acanthodii) from the Lower Devonian of Spain and northwest France, with special reference to spine histology. *Geodiversitas*, **34**:761–783. doi:10.5252/g2012n4a3
- Brazeau, M.D. 2012. A revision of the anatomy of the Early Devonian jawed vertebrate *Ptomacanthus anglicus* Miles. *Palaeontology*, **55**:355–367. doi:10.1111/j.1475-4983.2012.01130.x
- Brazeau, M.D. & Friedman, M. 2014. The characters of Palaeozoic jawed vertebrates. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **170**:779–821. doi:10.1111/zoj.12111
- Brazeau, M.D. & Friedman, M. 2015. The origin and early phylogenetic history of jawed vertebrates. *Nature*, **520**:490–497. doi:10.1038/nature14438
- Burrow, C.J.; Davidson, R.G.; Den Blaauwen, J.L. & Newman, M.J. 2015. Revision of *Climatius reticulatus* Agassiz, 1844 (Acanthodii, Climatidae), from the Lower Devonian of Scotland, based on new histological and morphological data. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **35**:e913421. doi:10.1080/02724634.2014.913421
- Burrow, C.J.; Desbiens, S.; Ekrt, B. & Südkamp, W.H. 2010. A new look at *Machaeracanthus*. In: D.K. Elliott; J.G. Maisey; X. Yu & D. Miao (eds.) *Morphology, phylogeny and paleobiogeography of fossil fishes*, Verlag Dr. F. Pfeil, p. 59–84.
- Burrow, C.J.; Janvier, P. & Villarroel, C. 2002. Late Devonian acanthodians from Colombia. *Journal of South American Earth Sciences*, **16**:155–161. doi:10.1016/S0895-9811(03)00026-9
- Carvalho, M.S.S.; Santos, M.E.C.M. & Fonseca, V.M.M. 1996. Eventos biológicos do Devoniano da Bacia do Parnaíba. In: SIMPÓSIO SULAMERICANO DO SILURO-DEVONIANO, 1, 1996. *Anais*, Ponta Grossa, p. 309–317.
- Cox, C.B. & Hutchinson, P. 1991. Fishes and amphibians from the late Permian Pedra de Fogo Formation of Northern Brazil. *Palaeontology*, **34**:561–573.
- Fonseca, V.M.M. 2004. Chonetoidea (Brachiopoda) do Devoniano Médio das bacias do Amazonas e Parnaíba, Brasil. *Arquivos do Museu Nacional*, **62**:193–215.
- Ford, D. 1965. *Devonian fauna in the concretionary Picos Member, Pimenteira Formation (Lower Devonian) Piauí, Brazil*. B. S. Portland State College, Dissertação de Mestrado, 95 p.
- Gagnier, P.Y.; Turner, S.; Friman, L.; Suárez-Riglos, M. & Janvier, P. 1988. The Devonian vertebrate and mollusc fauna from Seripona (Dept. Of Chuquisaca, Bolivia). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, **176**:267–297.
- Gess, R.W. & Coates, M.I. 2015. High-latitude Chondrichthyans from the Late Devonian (Famennian) Witpoort Formation of South Africa. *Paläontologische Zeitschrift*, **89**:147–169. doi:10.1007/s12542-014-0221-9
- Ginter, M.; Hampe, O. & Duffin, C. 2010. *Handbook of Paleichthyology, vol 3D, Chondrichthyes. Paleozoic Elasmobranchii: Teeth*. Munich, Verlag Friedrich Pfeil, 168 p.
- Góes, A.M.O. & Feijó, F.J. 1994. Bacia do Parnaíba. *Boletim de Geociências da Petrobras*, **8**:57–64.
- Grande, L. & Eastman, J.T. 1986. A review of Antarctic ichthyofaunas in the light of new fossil discoveries. *Palaeontology*, **29**:113–137.
- Hanke, G.F. & Wilson, M.V.H. 2010. The putative stem-group chondrichthyans *Kathemacanthus* and *Seretolepis* from the Lower Devonian Moth locality, Mackenzie Mountains, Canada. In: D.K. Elliott; J.G. Maisey; X. Yu & D. Miao (eds.) *Morphology, Phylogeny and Paleobiogeography of Fossil Fishes*, Verlag Dr. F. Pfeil, p. 159–182.
- Janvier, P. 2007. The Devonian vertebrates of South America: Malvinokaffric fishes and Gondwana-Euramerica faunal interchange. *Cuadernos del Museo Geominero*, **8**:223–227.
- Janvier, P. & Melo, J.H.G. 1988. Acanthodian fish remains from the Upper Silurian or Lower Devonian of the Amazon Basin, Brazil. *Palaeontology*, **31**:771–777.
- Janvier, P. & Melo, J.H.G. 1992. New Acanthodian and Chondrichthyan remains from the Lower and Middle Devonian of Brazil. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, **4**:193–206.
- Janvier, P. & Villarroel, C. 1998. Los peces Devónicos del Macizo de Floresta (Boyacá, Colombia). Consideraciones taxonómicas, bioestratigráficas, biogeográficas y ambientales. *Geología Colombiana*, **23**:3–18. doi:10.15446/gc
- Janvier, P. & Villarroel, C. 2000. Devonian vertebrates from Colombia. *Palaeontology*, **43**:729–763. doi:10.1111/1475-4983.00147
- Johanson, Z. 1998. The Upper Devonian Fish *Bothriolepis* (Placodermi :Antiachi) from near Canowindra, New South Wales, Australia. *Records of the Australian Museum*, **50**:315–348. doi:10.3853/j.0067-1975.50.1998.1289
- Katzer, F. 1897a. Das Amazonas-Devon und seine Beziehungen zu den anderen Devongebieten der Erde. *Sitzungsberichte der Königlichen Böhmischen Gesellschaft der Wissenschaften*, **46**:1–50.

- Katzer, F. 1897b. A fauna devonica do rio Maecurú e as suas relações com a fauna de outros terrenos devonicos do globo. *Boletim do Museu Paraense de Historia Natural*, **2**:204–246.
- Keating, J.N.; Marquart, C.L. & Donoghue, P. 2015. Histology of the Heterostracan Dermal Skeleton: insight into the origin of the vertebrates mineralized skeleton. *Journal of Morphology*, **276**:657–680. doi:10.1002/jmor.20370
- Kegel, W. 1953. *Contribuição para o estudo do Devoniano da Bacia do Parnaíba*. Rio de Janeiro, Departamento Nacional da Produção Mineral, Divisão de Geologia e Mineralogia, 48 p. (Boletim 141).
- Lelièvre, H.; Janvier, P. & Blicek, A. 1993. Silurian-Devonian vertebrates of western Gondwana. In: J.A. Long (ed.) *Palaeozoic vertebrate biostratigraphy and biogeography*, Belhaven, p. 137–173.
- Long, J.A. 1995. A new groelandaspidid arthrodire (Pisces; Placodermi) from the Middle Devonian Aztec Siltstone, southern Victoria Land, Antarctica. *Records of the Western Australian Museum*, **17**:35–41.
- Maisey, J.G. 1981. Studies on the Paleozoic Genus *Ctenacanthus* Agassiz No. 1. Historical review and revised diagnosis of *Ctenacanthus*, with a list of referred taxa. *American Museum Novitates*, **2718**:1–22.
- Maisey, J.G. 1982. Studies on the Paleozoic selachian genus *Ctenacanthus* Agassiz. No.2, *Bythiacanthus* St. John and Worthen, *Amelacanthus*, new genus, *Eunemacanthus* St. John and Worthen, *Sphenacanthus* Agassiz, and *Wodnika* Münster. *American Museum Novitates*, **2722**:1–24.
- Maisey, J.G. 1984. Studies on the Paleozoic Selachian genus *Ctenacanthus* Agassiz. No.3. Nominal species referred to *Ctenacanthus*. *American Museum Novitates*, **2774**:1–20.
- Maisey, J.G. & Melo, J.H.G. 2005. Some Middle Devonian (Eifelian-Givetian) fossil fish remains from the Pimenteira Formation of the Parnaíba Basin, Northeast Brazil. *Arquivos do Museu Nacional*, **63**:495–505.
- Melo, J.H.G. 1988. The Malvinokaffric Realm in the Devonian of Brazil. In: N.J. McMillan; A.F. Embry & D.J. Glass (eds.) *Devonian of the World*, Canadian Society of Petroleum Geologists Memoir, p. 669–802.
- Ponciano, L.C.M.O.; Castro, A.R.S.F.; Fonseca, V.M.M. & Machado, D.M.C. 2012. Tafocenoses da Formação Pimenteira, Devoniano da Bacia do Parnaíba, Piauí: mapeamento, inventário e relevância patrimonial. *Anuário do Instituto de Geociências, UFRJ*, **35**:5–27. doi:10.11137/2012_1_05_27
- Reed, J.W. 1986. The acanthodian genera *Machaeracanthus* and *Persacanthus* from the Devonian of Red Hill, Nevada. *Geobios*, **19**:409–419. doi:10.1016/S0016-6995(86)80001-8
- Santos, M.E.C.M. & Carvalho, M.S.S. 2009. *Paleontologia das Bacias do Parnaíba, Grajaú e São Luís*. 1ª ed. Rio de Janeiro, CPRM, 215 p.
- Silva-Santos, R. 1946. Duas novas formas de elasmobranquios do Paleozoico do meio norte, Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **18**:281–285.
- Silva-Santos, R. 1961. Peixes fósseis do Devoniano Inferior de Picos, Estado do Piauí. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **33**:32.
- Silva-Santos, R. da S. 1990. Paleioictiofauna da Formação Pedra de Fogo, Bacia do Parnaíba, Nordeste do Brasil: Holocephali – Petalodontidae. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **62**:347–355.
- Silva-Santos, R. 1994. Paleioictiofauna da Formação Pedra de Fogo, Bacia do Parnaíba, NE do Brasil: II. Eugeneodontida – Agassizodontidae. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **66**:413–424.
- Silva-Santos, R. & Salgado, M.S. 1970. Um espinho de *Xenacanthus* do Carbonífero do Estado do Maranhão. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **42**:223–227.
- Südkamp, W.H. & Burrow, C.J. 2007. The acanthodian *Machaeracanthus* from the Lower Devonian Hunsrück Slate of the Hunsrück region (Germany). *Paläontologische Zeitschrift*, **81**:97–104. doi:10.1007/BF02988383
- Tarlo, L.B. 1962. The classification and evolution of the Heterostraci. *Acta Palaeontologica Polonica*, **7**:249–290.
- Vaz, P.T.; Rezende, N.G.C.A.; Wanderley Filho, J.R. & Travessos, W.A. S. 2007. Bacia do Parnaíba. *Boletim de Geociências da Petrobras*, **15**:253–263.
- Young, G.C. 1982. Devonian sharks from south-eastern Australia and Antarctica. *Paleontology*, **25**:817–843.
- Young, G.C. 1989. The Aztec fish fauna (Devonian) of Southern Victoria Land: evolutionary and biogeographic influence. In: J.A. Crame (ed.) *Origins and evolution of the Antarctic Biota*, London, Geological Society, p. 43–62 (Special Publications 47).
- Young, G.C. & Long, J.A. 2005. Phyllolepid placoderm fish remains from the Devonian Aztec Siltstone, southern Victoria Land, Antarctica. *Antarctic Science*, **17**:387–408. doi: 10.1017/S095410200500283X
- Young, G.C. & Moody, J.M. 2002. A Middle-Late Devonian fish fauna from the Sierra de Perijá, western Venezuela, South America. *Fossil Record*, **5**:155–206. doi:10.1002/mmng.20020050111

Received in August, 2015; accepted in August, 2016.