

Cladodontes do Membro Taquaral (Formação Irati, Permiano), Bacia do Paraná.

Cladodonts from the Taquaral Member (Irati Formation, Permian), Paraná Basin

ARTUR CHAHUD*, SETEMBRINO PETRI**

* Universidade de São Paulo, Instituto de Geociências, Departamento de Geologia Sedimentar e Ambiental. Rua do Lago, 562. Cidade Universitária 05508-080 - São Paulo, SP – Brasil. Email: arturchahud@yahoo.com

** Universidade de São Paulo, Instituto de Geociências, Departamento de Geologia Sedimentar e Ambiental

Resumo

Dentes tipo cladodonte são conhecidos desde o século XIX. Após uma breve revisão das ocorrências de dentes cladodontes da América do Sul, todas do Neopaleozóico, são descritos três espécimes, provenientes de um afloramento de arenito conglomerático do Membro Taquaral, unidade inferior da Formação Irati (Cisuraliano). O referido arenito conglomerático aflora na região centro-leste do Estado de São Paulo, próximo a borda leste da Bacia do Paraná. O primeiro dente é semelhante a “Cladodus” parauariensis do Neocarbonífero da Bacia do Amazonas e a espécies do gênero Glikmanius devido a depressão basolabial profunda. A segunda é similar a espécimes do Pensilvaniano, Formação Lecompton de Nebraska pelo formato da base e da única cúspide e a terceira tem a coroa como de Glikmanius occidentalis e a espécies de Cladodus.

Palavras-chave: Chondrichthyes, Irati Formation, cladodontes, Permiano

Abstract

Cladodont-type teeth are known since the XIX century. After a brief review of the cladodonts teeth occurrences from South America, all from the late Paleozoic, three specimens are here described. They come from a conglomeratic sandstone outcrop of the Taquaral Member, the lower unit of the Irati Formation (Cisuralian). This conglomeratic sandstone is located at the center-east State of São Paulo, Brazil, near the eastern border of the Paraná Basin. One tooth is similar to “Cladodus” parauariensis from the Pennsylvanian of the Amazonas Basin, Brazil, and species of Glikmanius due to the presence of deep basolabial depression. The second tooth is similar to specimens of the Pennsylvanian Lecompton Formation from Nebraska, based on the shape of its base and the presence of a cusp. The third tooth has a crown, like Glikmanius occidentalis, and some species of Cladodus.

Key-words: Chondrichthyes, Irati Formation, cladodonts, Permian

1. Introdução

A Bacia do Paraná é uma bacia intracratônica com deposição do Ordoviciano ao Cretáceo (Milani et al. 2007). Das camadas do Neopaleozóico (Carbonífero e Permiano), a Formação Irati se reveste de grande importância não só pelas litologias peculiares como também por registrar grandes mudanças estruturais e paleoambientais da bacia. O Membro Taquaral, base da formação, é composto de duas fácies, a superior, predominante composta de folhelhos síltico-argilosos e a inferior constituída de sedimentos mal selecionados, com grande abundância de ictiólitos (Chahud, 2007; Chahud & Petri, 2008a; 2008b) e tetrápodes primitivos (Chahud & Petri, 2010).

Os objetivos deste trabalho são: a) a descrição do mais antigo registro de dentes cladodontes provenientes da porção basal do Membro Taquaral da região de Rio Claro (SP); b) apresentação de um breve histórico dos cladodontes sul-americanos.

Dentes tipo cladodonte, aqui descritos, estão associados a fósseis das ordens Ctenacanthiformes, Petalodontiformes, Orodontiformes e Xenacanthiformes. Provém de um arenito conglomerático da base do Membro Taquaral, unidade inferior da Formação Irati, Cisuraliano da Bacia do Paraná (Santos et al. 2006). Este arenito aflora na faixa centro-leste do Estado de São Paulo.

Tais dentes diferem de outros da Bacia do Paraná e do Brasil, por apresentar características semelhantes a cladodontes do Pensilvaniano da América do Norte e da Europa.

2. Material e métodos

O estudo foi realizado em um afloramento no Sítio Santa Maria, município de Rio Claro, SP (Figura 1) e todos os fósseis provêm de uma camada horizontal, pouco intemperizada, de 9,5 cm de espessura (Figura 2), exposta em uma área de 20 m por 7 m, na margem esquerda (SW)

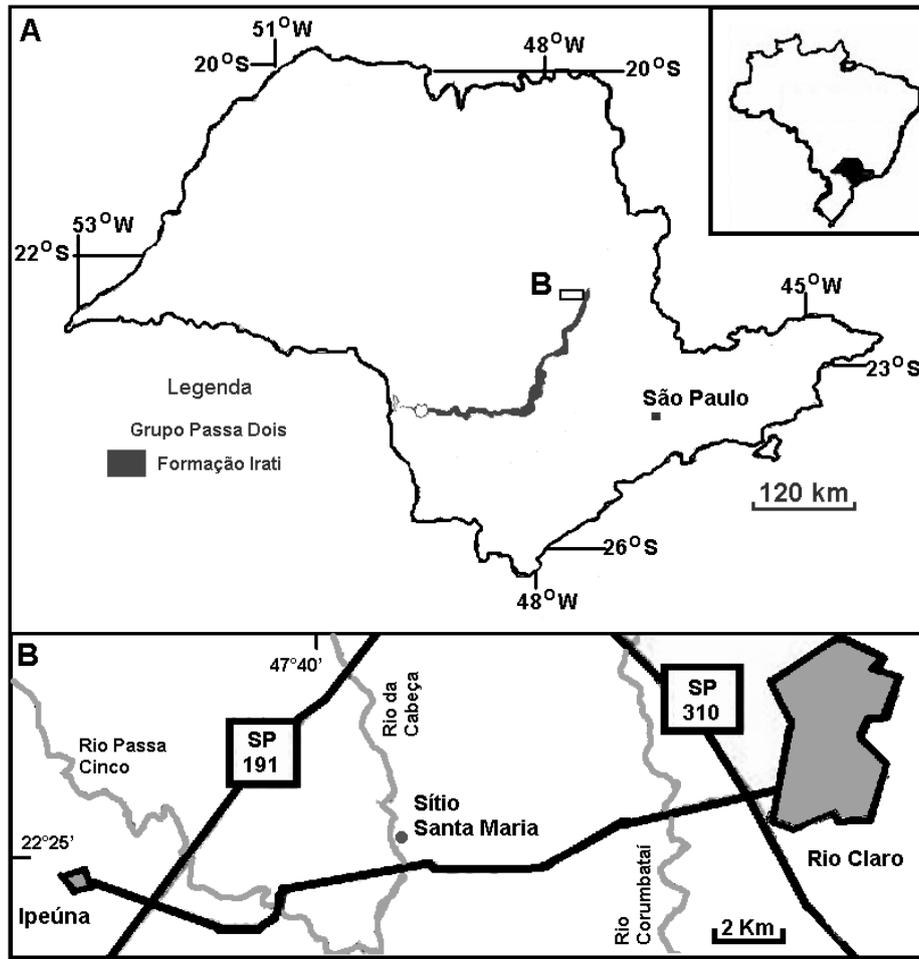


Figura 1 – Faixa de afloramentos da Formação Irati no estado de São Paulo (acima) e acesso ao sítio Santa Maria (abaixo). Outcrop belt of the Irati Formation in the state of São Paulo (above) and access to the Santa Maria homestead, Rio Claro, São Paulo, Brazil.

do Rio da Cabeça (UTM: 23K 0227055/7517325), a aproximadamente 850 m NNW da entrada do referido sítio (Figura 1).

Foram obtidas imagens digitais utilizando-se um Omega Megascan - ACCU 6000 Scanner, uma máquina fotográfica analógica SONY 3CCD e processadas em um analisador de imagem LEICA do Laboratório de Petrografia Sedimentar do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo (IGc-USP). Foram usados softwares como Corel Draw X4 e MGI Photo Suíte para o tratamento de imagens e figuras. Todos os espécimes estão registrados e depositados na coleção (GP/2E) do Laboratório de Paleontologia Sistemática (LPS) do IGc-USP.

3. Revisão dos Cladodontes sul-americanos

“Cladodus” parauariensis descrito por Silva Santos (1967) foi o primeiro fóssil de um dente cladodonte formalmente descrito na América do Sul. A espécie, baseada em um único dente, é proveniente da Formação Itaituba, Eopensilvaniano, da Bacia do Amazonas (Matsuda et al. 2004). O fóssil foi encontrado associado a braquiópodes, cefalópodes, gastrópodes e bivalves indicando ambiente deposicional marinho.

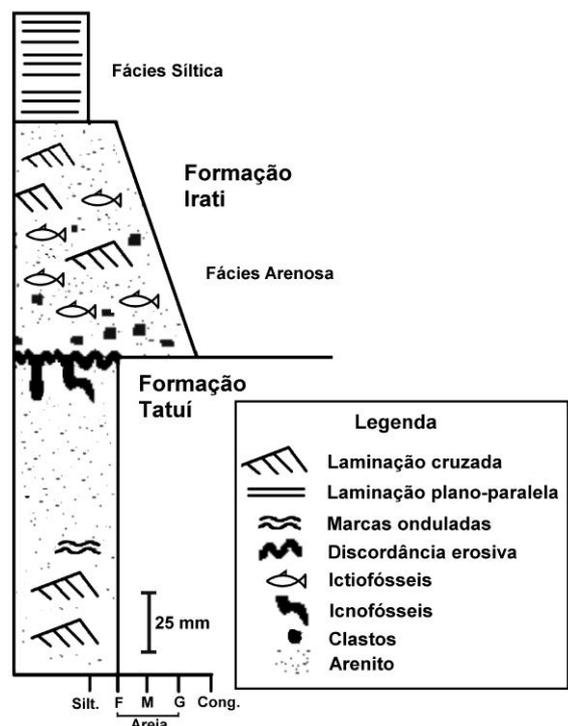


Figura 2 – Seção esquemática do afloramento, sítio Santa Maria, Rio Claro São Paulo, Brasil. Schematic cross-section of the outcrop, Santa Maria homestead, Rio Claro, São Paulo, Brazil.

Silva Santos (1967) o comparou a vários gêneros que possuem dentição tipo cladodonte como *Cladodus*, *Danaea*, *Symmorium*, *Ctenacanthus* e *Goodrichia* concluindo que o fóssil apresentava maior semelhança com dentes atribuídos a *Cladodus* do Carbonífero da Grã Bretanha e Estados Unidos, como *C. gomphoides*, *C. intercostatus* (= *C. elegans* para Duffin & Ginter, 2006) e *C. bellifer*, atribuindo-o, portanto, ao gênero *Cladodus*. A partir das revisões de dentes cladodontes de Ginter et al. (2005) e Duffin & Ginter (2006) "*Cladodus*" parauariensis pode ser comparável não a *Cladodus*, mas a *Glikmanius*, devido a presença do botão preservado na região orolingual e pelas protuberâncias basolabiais.

Na mesma Formação Itaituba, foi descrito por Duffin et al. (1996), outro exemplar, atribuído com reservas, ao gênero *Danaea*, do Carbonífero, baseado em características morfológicas externas. O fóssil é um dente fragmentado em uma das laterais, com desgaste em toda a superfície.

Duffin et al. (1996) também descreveram, para a mesma formação, um dente muito fragmentado, classificando-o, com reservas, ao gênero (?) *Triodus*, discutindo e rejeitando a possibilidade de ser *Phoebodus*, baseados em Ginter & Ivanov (1992). Estudos posteriores evidenciaram, contudo, características como o botão apical citadas pelos mesmos autores Duffin et al. (1996), que podem ser encontradas no gênero *Phoebodus*. O exemplar também mostra abrasão, além de fraturas (base quase destruída e apenas um fragmento preservado das cúspides) o que dificulta a afiliação a qualquer gênero.

Barcellos (1975) descreveu outro cladodonte sul americano para a Bacia do Paraná, proveniente da Fácies Budó, Permiano do Subgrupo Itararé do Rio Grande do Sul. Barcellos (1975) atribuiu com reservas o gênero *Cladodus* embora a própria autora tenha notado semelhanças com *Danaea*. Realmente parece ser mais apropriada a referência ao gênero *Danaea* tendo em vista comparações com formas descritas deste gênero em outras localidades do mundo (Duffin et al. 1996, Ivanov, 2005, Williams, 1985).

O único cladodonte do Neopermiano brasileiro, citado na literatura científica, é proveniente da Formação Corumbataí do Estado de São Paulo. O fóssil, que está fragmentado, foi ilustrado por Würdig-Maciel (1975). A autora não detalhou suas características anatômicas, mas é possível observar na ilustração publicada semelhanças com o dente descrito por Silva Santos (1967) na Formação Itaituba tais como uma das laterais maior e com uma cúspide intermediária a mais que a outra.

Há apenas mais um trabalho sobre a existência de cladodontes na América do Sul. Trata-se de um fóssil, muito fragmentado, proveniente da Formação Copacabana, Eopermiana, Bacia Titicaca, da Bolívia, descrito por Merino-Rodo & Janvier (1986). Os autores o compararam com *Cladodus mirabilis*, sugerindo o gênero *Cladodus*, porém a característica diagnóstica do gênero proposta por Ginter et al. (2005) não foi observada podendo, por isso, ser atribuído também a *Glikmanius*, *Tamiobatis* ou *Danaea*.

4. Cladodontes da base do Membro Taquaral

CLASSE CHONDRICHTHYES
SUBCLASSE ELASMOBRANCHII
ORDEM *incertae sedis*

Material - GP/2E-5918, dente quase completo separado da matriz rochosa, com algumas quebras e fraturas na coroa (Figura. 3), GP/2E-5919, dente completo (Figura. 4), GP/2E-6306, dente fragmentado (Figura. 5)

Localização: Sítio Santa Maria, latitude: 22°24'28.13"S e longitude 47°39'10.90"O, próximo ao Rio da Cabeça, divisa dos municípios de Rio Claro e Ipeúna, SP.

Estratigrafia - Camada de arenito conglomerático da base do Membro Taquaral, Formação Irati.

Descrição - o dente GP/2E-5918 (Figura.3) possui coroa alta localizada na região labial da base, composta de três cúspides cônicas curvas, sendo a mediana muito maior que as demais.

A cúspide principal tem 4,4 mm de largura e 4,6 mm de altura. A base e a coroa têm 10,6 mm de comprimento. As cúspides menores são de tamanhos similares com, aproximadamente, 2 mm de altura e 0,8 mm de largura.

A maior cúspide não está posicionada no centro da coroa, mas deslocada lateralmente. A maior distância de uma lateral ao centro da cúspide principal é 7,4 mm. Todas as cúspides curvam-se em sentido lingual e são ornamentadas por costelas que partem da base e aparentemente percorrem toda a superfície sem ramificações ou bifurcações. As laterais das cúspides exibem pequena inclinação lateral (provavelmente em direção à região posterior do dente). Existe uma tênue crista longitudinal (bordo cortante) que percorre as três cúspides e separa a face labial da lingual. A parte inferior da coroa, em contato com a base, apresenta curvatura côncava, mais acentuada abaixo da cúspide principal.

As cúspides estão em contato direto, sem espaço entre elas. Em vista transversal todas tem forma oval, sendo mais comprimida no sentido labial-lingual e alongada no sentido anterior-posterior.

A base é pouco espessa com um prolongamento maior na face lingual do que na labial. Tem forma alongada e irregular, com uma das laterais maior do que a outra. A base acompanha o comprimento da coroa, sem extensões laterais na parte anterior e posterior, sendo côncava na parte inferior e convexa na parte superior.

Observam-se alguns forâmens irregulares, mas nenhuma evidência de tubérculo basal ou de qualquer tipo de proeminência articulatória.

O espécime é pequeno e frágil, mas sem sinais de abrasão e as quebras se limitam apenas aos ápices das cúspides. Por causa de sua fragilidade não foi possível preparar melhor o material e observar sua face lingual.

O exemplar GP/2E-5919 (Figura.4) é um cladodonte de coroa muito alta, posicionada na região labial da base. É caracterizado por uma única cúspide cônica curva, disposta na região centro-labial.

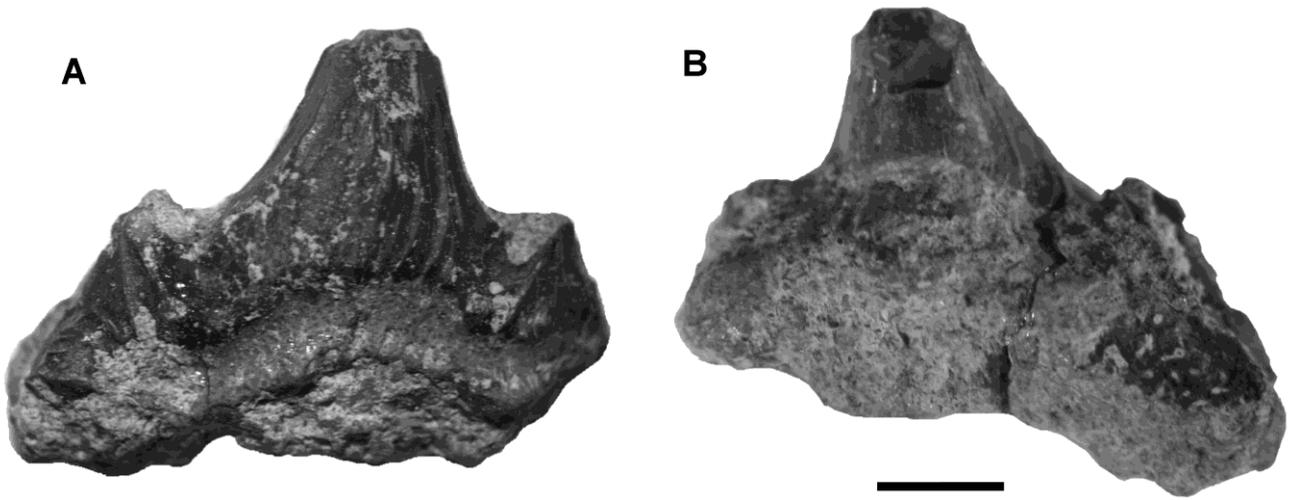


Figura 3 – Cladodonte GP/2E-5918 encontrado na base da Formação Irati. A) vista labial; B) vista lingual. Escala 2mm.
Cladodont GP/2E-5918 of the Taquaral Member. A) labial view; B) lingual view. Scale 2mm.

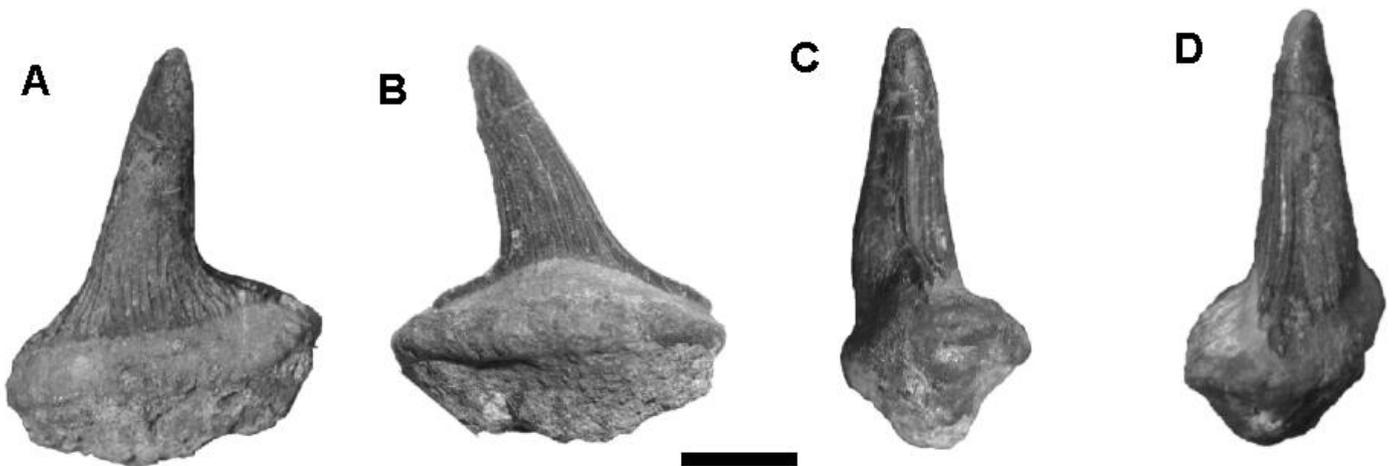


Figura 4 – Cladodonte GP/2E-5919 do Membro Taquaral. A) vista labial; B) vista lingual; C e D) vistas laterais. Escala 2mm.
Cladodont GP/2E-5919 of the Taquaral Member. A) labial view; B) lingual view; C and D) lateral views. Scale 2mm.

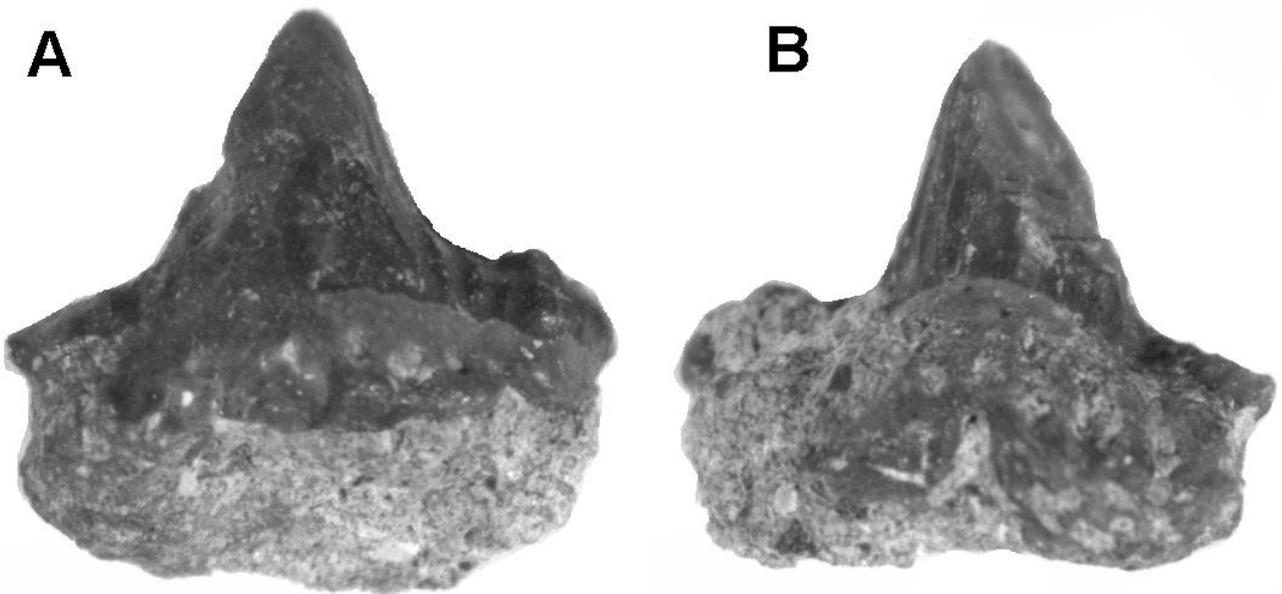


Figura 5 – Cladodonte GP/2E-6306 do Membro Taquaral. A) vista labial; B) vista lingual. Escala 2mm.
Cladodont GP/2E-6306 of the Taquaral Member. A) labial view; B) lingual view. Scale 2mm.

A cúspide é muito alongada, comparada às do exemplar GP/2E-5918, com altura (11 mm) maior que a da coroa (9,0 mm). Costelas superficiais são comuns em toda a coroa, com algumas bifurcações próximas do contato com a base. Tais costelas aparecem na base da cúspide e desaparecem na sua região central. A cúspide possui inclinação para uma das laterais, além de pequena curvatura para a face lingual.

A coroa exibe crista longitudinal proeminente, separando a face labial da lingual na cúspide, muito mais evidente do que em GP/2E-5918. A parte inferior da coroa, em contato com a base, é lisa e plana, sem concavidades ou convexidades.

A base é pouco espessa, com extensões nas duas laterais, tornando-a mais alongada (10,9 mm) do que a coroa (9,0 mm). O formato é retangular, acompanhando o formato transversal da área da coroa. A largura máxima da base é de 6,2 mm e a da coroa 3,2 mm. O prolongamento da face lingual da base, de 3,0 mm de largura da coroa ocorre até a margem.

Na base ocorrem alguns forâmens irregulares na parte inferior e sulcos na região lingual superior. O exemplar não está desgastado, porém apresenta uma pequena fratura na cúspide. O material arenoso incrustado na parte inferior da base impediu observação desta parte do dente e a fragilidade do material dificulta o processo de preparação do espécime.

O terceiro dente cladodonte aqui descrito, identificado como GP/2E-6306 (Figura. 5), é o menor dos exemplares encontrados até o momento e o que está em pior estado de preservação. A coroa, apesar de fragmentada, é robusta, posicionada na região labial central da base. Possui duas pequenas cúspides laterais, uma delas está quebrada.

Embora o espécime esteja incompleto, a porção preservada da cúspide mede 1,3 mm de altura. Costelas ou cristas verticais aparecem na cúspide e em toda a superfície da coroa, com algumas poucas costelas bifurcadas próximas do contato com a base. A cúspide possui uma pequena curvatura para a face lingual, porém não foi possível observar se existe alguma inclinação para as laterais devido a fragmentação.

A coroa exibe uma fina crista longitudinal que se estende pelas laterais da cúspide e separa a face labial da lingual do dente, semelhante a do espécime GP/2E-5918.. A parte inferior da coroa, em contato com a base, é lisa e plana, sem concavidades ou convexidades como em GP/2E-5919.

5. Discussão

Dentes cladodontes no Neopaleozóico da Bacia do Paraná são raros e o estado de preservação normalmente não é bom.

Das três formas de cladodontes encontrados na base do Membro Taquaral, o exemplar GP/2E-5918 é semelhante a dois tipos de cladodontes previamente encontrados no Brasil: A) "Cladodus" parauariensis do Neocarbonífero da Bacia do Amazonas (Silva Santos, 1967), em relação ao formato das cúspides e ornamentação por costelas, mas

difere desta espécie pelo menor número de cúspides (a espécie amazônica tem cinco), formato da base mais alongada em um dos lados, e a ausência de um minúsculo botão apical na face lingual. B) GP/2E-5918 exibe similaridade com o cladodonte da Formação Corumbataí (Würdig Maciel, 1975) como o tamanho e ornamentação das cúspides, mas difere na posição e número de cúspides, quatro no fóssil da Formação Corumbataí, sendo uma cúspide principal e três secundárias e a base é plana e sem curvaturas.

GP/2E-5918 têm uma coroa muito parecida com as espécies do Neocarbonífero do hemisfério norte, *Glikmanius occidentalis*, *Cladodus marginatus*, *Cladodus mirabilis*, *Cobelodus* e *Synechodus* (Duffin & Ginter, 2006; Ginter et al. 2005, Ginter & Maisey, 2007, Ivanov, 2005, Leidy, 1859). A semelhança está no formato, disposição das cúspides e curvatura da base. No entanto GP/2E-5918 não possui estrias observadas em *G. occidentalis*, *C. marginatus* e *C. mirabilis*. Também é muito parecido com dentes cladodontes atribuídos ao *Ctenacanthiformes Tamiobatis*, Devoniano dos Estados Unidos (Williams, 1998, 2001). Os dentes cladodontes de *Tamiobatis* possuem cúspides robustas, mas a base em *Tamiobatis* é plana e sem curvaturas basolabiais (Williams, 1998).

A base é muito similar a dos dentes de tubarões pertencentes ao gênero *Heslerodus*, Pensilvaniano dos Estados Unidos, por causa da profunda depressão basolabial, porém em *Heslerodus* a coroa é diferenciada com cúspides laterais muito grandes (Ginter, 2002).

O cladodonte GP/2E-5918 é muito semelhante a espécies do gênero *Glikmanius* por causa da depressão basolabial profunda, porém serão necessários exemplares melhor preservados para uma identificação definitiva.

Ao contrário dos dentes descritos no Hemisfério Norte, o espécime GP/2E-5918 apresenta assimetria lateral, incomum em dentes de outras localidades, apenas conhecida no exemplar de Würdig Maciel (1975) da Formação Corumbataí.

O espécime GP/2E-6306 possui uma base muito semelhante a do exemplar GP/2E-5919, porém a coroa é semelhante a do exemplar GP/2E-5918, com cúspides laterais robustas. A coroa de GP/2E-6306 é semelhante a *Glikmanius occidentalis* e *Cladodus parauariensis*, porém não foi possível constatar uma concavidade na face labial ou botões na base.

Os gêneros cladodontes *Tamiobatis*, *Ctenacanthus* e *Cladodoides* por terem bases retas e pouco ornamentadas são os que mais se aproximam de GP/2E-6306, porém sua coroa difere em tamanho e número de cúspides. *Saivodus* ainda possui cúspides laterais muito pequenas e base reta como em GP/2E-6306, porém a ornamentação da face superior lingual o diferencia.

O cladodonte GP/2E-5919 difere de todos os dentes cladodontes descritos no Brasil, no formato da base e cúspide. Em relação aos cladodontes do hemisfério norte, GP/2E-5919 possui uma cúspide similar a *Glikmanius myachkovensis* e *Glikmanius occidentalis*, por causa da

cúspide alongada, porém ela não é robusta e sem as cúspides secundárias e de botões apicais na projeção lingual.

Cúspides alongadas também são comuns nos gêneros paleozóicos Akmonistion, Saivodus, Stethacanthus e Cladoselache (Coates & Sequeira, 2001, Duffin & Ginter, 2006), porém estes gêneros diferem na base, com projeções basolabiais e ornamentações, na presença de cúspides secundárias (ou acessórias), na ornamentação da projeção lingual e presença de botões ou saliências.

O gênero Cladodoides aparentemente é muito similar ao espécime GP/2E-5919 por ter uma longa cúspide mediana triangular e uma base com pequena ou nenhuma projeção basolabial ou ornamentação na projeção lingual, porém no exemplar aqui descrito as cúspides secundárias estão ausentes.

GP/2E-5919 é semelhante a dentes neocarboníferos atribuídos a Cladodus sp. de Queen Shale da Formação Lecompton de Nebraska (EUA) (Case, 1982). Os espécimes norte-americanos desta unidade também possuem uma única cúspide, maior em altura do que o comprimento da base, porém a crista longitudinal e as costelas são menos proeminentes. Segundo a nova classificação proposta por Duffin & Ginter (2006), este espécime de cúspide única, ilustrado por Case (1982), não deve ser incluído no gênero Cladodus, representando um gênero a parte.

A ornamentação da cúspide do exemplar GP/2E-5919 do Membro Taquaral é muito similar a de Cladodus bellifer do Mississipiano da Formação Burlington de Iowa (Duffin & Ginter, 2006), porém a base difere no formato e ornamentação.

O cladodonte GP/2E-5919 aparentemente representa uma espécie ou gênero diferente das demais.

6. Conclusões

Na América do Sul relatos de fósseis de dentes cladodontes são raros, porém já foram encontrados nas Bacias do Amazonas e Paraná no Brasil e na Bacia Titicaca da Bolívia. Os mais antigos são do Carbonífero da Formação

Itaituba da Bacia do Amazonas e os mais recentes provêm da Formação Corumbataí, Neopermiano da Bacia do Paraná. Na porção arenosa da base do Membro Taquaral foram encontradas três formas cladodontes diferenciadas.

A primeira é o exemplar GP/2E-5918 que é semelhante a "Cladodus" parauariensis do Neocarbonífero da Bacia do Amazonas (Silva Santos, 1967), em relação ao formato das cúspides e ornamentação por costelas, e a espécie do gênero Glikmanius por causa da depressão basolabial profunda. Uma característica o diferencia desses gêneros, o caráter assimétrico com prolongamento em uma das laterais.

A segunda é GP/2E-5919 similar a espécimes do Pensilvaniano, Formação Lecompton de Nebraska pelo formato da base e da única cúspide. A única diferença está na ausência de uma crista longitudinal cortante presente no fóssil encontrado na Formação Irati.

A terceira é GP/2E-6306, que é o menor exemplar, com uma coroa similar a Glikmanius occidentalis e a espécie atribuídas ao gênero Cladodus, porém não foi possível constatar uma concavidade na face labial ou botões na base devido a preservação do espécime.

Tubarões com dentição cladodonte foram estudados por Ginter et al. (2005) e Duffin & Ginter (2006), porém nenhum dos exemplares aqui descritos podem ser atribuídos algum gênero conhecido.

Agradecimentos: Os autores expressam seu agradecimento ao Professor Doutor Thomas Rich Fairchild pelo apoio e auxílio dado em vários momentos durante essa pesquisa. Aos proprietários do Sítio Santa Maria no município de Rio Claro, Senhor Luis e Senhora Bernardete, pela gentileza em permitir a coleta dos fósseis aqui descritos. Ao Departamento de Geologia Sedimentar e Ambiental que permitiu que os trabalhos fossem realizados em seus laboratórios. Por último um agradecimento especial a CAPES e a FAPESP pelo apoio financeiro para o desenvolvimento da pesquisa.

Referências bibliográficas

- Barcellos M.T. 1975. Estudo de escamas e dentes de peixes da Fácies Budó, Sub-grupo Itararé, RGS. Boletim Paranaense de Geociências. 32: 3-65.
- Case G.R. 1982. A Pictorial Guide to Fossils. VNR, Ontario, Canada. 514p.
- Chahud A. 2007. Paleontologia de Vertebrados da Transição entre os grupos Tubarão e Passa Dois no Centro-Leste do Estado de São Paulo. Programa de Pós-graduação em Geologia Sedimentar. IGc-USP. São Paulo. Dissertação de Mestrado. 172p.
- Chahud A., Petri S. 2008a. Chondrichthyes no Membro Taquaral, base da Formação Itati, no centro-leste do Estado de São Paulo, Brasil. Revista de Geologia. Fortaleza. 21:169 - 179.
- Chahud A., Petri S. 2008b. Registro de Paleoniscóides na base do Membro Taquaral, Formação Irati, Permiano da Bacia do Paraná. Revista do Instituto Geológico, 29: 33 - 40.
- Chahud A., Petri S. 2010. Anfíbio e Paleonisciformes da Porção Basal do Membro Taquaral, Formação Irati (Permiano), Estado de São Paulo, Brasil. Geologia USP. Série Científica. São Paulo, 10(1): 29-37.
- Coates M.I., Sequeira S.E.K. 2001. A new stethacanthid chondrichthyan from the Lower Carboniferous of Bearsden, Scotland. Journal of Vertebrate Paleontology, 21(3): 438-459.
- Duffin C.J., Ginter, M. 2006. Comments on the selachian genus Cladodus Agassiz, 1843. Journal of Vertebrate Paleontology, 26(2): 253-266.
- Duffin C., Richte, M., Neis P.A. 1996. Shark remains from the late Carboniferous of the Amazon Basin, Brazil. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Mh., Stuttgart, 4: 232-256.
- Ginter M. 2002. Taxonomic notes on "Phoebodus heslerorum" and Symmorium reniforme (Chondrichthyes, Elasmobranchii). Acta Palaeontologica Polonica, 47:547-555.
- Ginter M., Ivanov A. 1992. Devonian phoebodont shark teeth. Acta Palaeontologica Polonica, 37, 55-75.

- Ginter M., Ivanov A., Lebedev O. 2005. The revision of "Cladodus" occidentalis, a late Paleozoic ctenacathiform shark. *Acta Paleontologica Polonica*, 50(3): 623-631.
- Ginter M., Maisey J.G. 2007. The braincase and jaws of Cladodus from the Lower Carboniferous of Scotland. *Palaeontology*, 50(2): 305--322.
- Ivanov A. 2005. Early Permian Chondrichthyans of the Middle and South Urals. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 8(2):127-138.
- Leidy J., 1859. Xystracanthus, Cladodus and Petalodus from the Carboniferous of Kansas. *Proceedings Academy Natural Science Philadelphia*, (11):3.
- Matsuda N.S., Dino R., Filho W.R.J. 2004. Revisão litoestratigráfica do Grupo Tapajós, Carbonífero Médio – Permiano da Bacia do Amazonas. *Boletim de Geociências da Petrobras*. Rio de Janeiro. CENPES, 12 (2): 435-431.
- Merino-Rodo D., Janvier P. 1986. Chondrichthyan and Actinopterygian remains from the Lower Permian Copacabana Formation of Bolivia. *Geobios*, 19(4): 479-493.
- Milani E.J., Melo J.H.G., Souza, P.A., Fernandes L.A., Franca A.B. 2007. Bacia do Paraná. *Boletim de Geociências da Petrobras*, 15: 265-287.
- Santos R.V., Souza P.A., Alvarenga C.J.S., Dantas E.L., Pimentel E.L., Oliveira C.G., Araújo L.M. 2006. Shrimp U-Pb Zircon Dating and Palynology of Bentonitic Layers from the Permian Irati Formation Parana Basin, Brazil. *Gondwana Research*, 9:456-463.
- Silva Santos R. 1967. Sobre um cladodontídeo do Carbonífero do Rio Parauarí, Amazonas. *Atas do simpósio sobre a Biota Amazônica*, (1):425-430.
- Williams M.E. 1985. The "cladodont level" sharks of the Pennsylvanian black shales of central North America. *Palaeontographica A*, 190:83–158.
- Williams M.E. 1998. A new specimen of *Tamiobatis vetustus* (Chondrichthyes, Ctenacantoidea) from the late Devonian Cleveland Shale of Ohio. *Journal Vertebrate Paleontology*, 18(2): 251-260.
- Williams M.E. 2001. Tooth retention in cladodont sharks: with a comparison between primitive grasping and swallowing, and modern cutting and gouging feeding mechanisms. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 21: 214–226.
- Würdig-Maciel N.L. 1975. Ictiodontes e ichtiodorulitos (Pisces) da Formação Estrada Nova e sua aplicação na estratigrafia do Grupo Passa Dois. *Pesquisas*, 5:7-165.