



MUSEU PARAENSE EMÍLIO GOELDI

MUSEU PARAENSE EMÍLIO GOELDI
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA
CURSO DE MESTRADO EM ZOOLOGIA

A COMUNIDADE DE TUBARÕES (CHONDRICHTHYES: SELACHII: GALEA)
DA FORMAÇÃO PIRABAS, NEÓGENO DA AMAZÔNIA ORIENTAL.

Sue Anne Regina Ferreira da Costa

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Zoologia, Curso de Mestrado, do Museu Paraense Emílio Goeldi e Universidade Federal do Pará como requisito para obtenção do grau de mestre em Zoologia.

Orientador: Dr. Peter Mann de Toledo.
Co-orientadora: Dra. Martha Richter

BELÉM-PA

2005

SUE ANNE REGINA FERREIRA DA COSTA

A COMUNIDADE DE TUBARÕES (CHONDRICHTHYES: SELACHII: GALEA)
DA FORMAÇÃO PIRABAS, NEÓGENO DA AMAZÔNIA ORIENTAL.

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Zoologia, Curso de Mestrado, do Museu Paraense Emílio Goeldi e Universidade Federal do Pará como requisito para obtenção do grau de mestre em Zoologia.

Orientador: Dr. Peter Mann de Toledo.
Co-orientadora: Dra. Martha Richter

BELÉM-PA

2005

SUE ANNE REGINA FERREIRA DA COSTA

**A COMUNIDADE DE TUBARÕES (CHONDRICHTHYES: SELACHII: GALEA)
DA FORMAÇÃO PIRABAS, NEÓGENO DA AMAZÔNIA ORIENTAL.**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Zoologia, Curso de Mestrado, do Museu Paraense Emílio Goeldi e Universidade Federal do Pará como requisito para obtenção do grau de mestre em Zoologia.

Orientadora: Dr. Peter Mann de Toledo
Departamento de Pesquisa e Pós-Graduação, MPEG

Dra. Dilce de Fátima Rossetti
Departamento de , INPE

Dra. Maria Inês Feijó Ramos
Departamento de Pesquisa e Pós-Graduação, MPEG

Dr. Horácio Higuchi
Departamento de Zoologia, MPEG

Dr. Wolmar Wosiack
Departamento de Zoologia, MPEG

Belém, 10 de março de 2005.

**Não é porque certas coisas são difíceis que nós não ousamos. É
justamente porque não ousamos que tais coisas são difíceis!
Sêneca (filósofo romano, 4AC-65DC)**

Dedicada a Helena Silva (Nena),
pela sua participação em todos os momentos da minha vida.

Agradecimentos

Gostaria de agradecer, em primeiro lugar, a Deus, maestro da Evolução. Ao meu orientador Dr. Peter Mann de Toledo, pela confiança, incentivo e apoio. A minha co-orientadora, Dra Martha Richter pela ajuda, exemplo e disposição de sempre atender aos meus pedidos, seja pessoalmente ou por e-mail.

À amiga Msc. Heloísa Maria Moraes Santos, pelos conselhos, companheirismo, cumplicidade e paciência. A estagiária Samantha Cecim, pela ajuda indispensável para realização deste trabalho e amizade indispensável na minha vida.

Ao curso de Pós-Graduação em Zoologia UFPAMPEG e ao Conselho Nacional de Pesquisa, por conceder a bolsa e apoio logístico ao desenvolvimento do trabalho.

À minha família que está sempre ao meu lado, em especial Sidemar e Lourdes, pela criação fundamentada no amor, liberdade e responsabilidade.

À Dra. Dilce Rossetti, pela elaboração do perfil stratigráfico e por me fazer pensar de forma mais interdisciplinar na paleontologia. Aos “professores” de geologia e vizinhos de sala, Jackson Paz, Antonio Emídio Santos, Lena Barata, Carolina Miranda e Anderson Mendes.

À estagiária Paula Linhares e Dra. Inês Ramos, pelos esclarecimentos sobre os ostracodes e pelas conversas intermináveis a respeito das biofáceis da Formação Pirabas.

Aos meus amigos de sala e departamento, Joseane, Hilton, Maria, Denys, Leonardo, Christovam e Livia, por tornarem o ambiente de trabalho sempre prazeroso.

À Dra. Lilian Bergqvist e os alunos do laboratório de Paleotologia de vertebrados da Universidade Federal do Rio de Janeiro, pela recepção durante a temporada na instituição.

À Dra. Marise Sadengber por ter cedido o material depositado no acervo de Paleontologia do Departamento Nacional de Produção Mineral.

À Msc. Patrícia Charvet Almeida e Msc. Maurício Almeida pelas bibliografias e a força.

Ao Dr. Mario Suarez do Museu de História Natural de La Plata, pelos comentários e artigos enviados a respeito de tubarões fósseis da América do Sul.

Às secretárias da pós-graduação Anete e Dorotéia e aos amigos de sala Tatiana, Eduardo, Flávio, Danny, João, Carol, Catarina, Ronildo, Janael, Alexandre e em especial Izaura por sua ajuda ao longo de tantos anos.

Ao Alexandre Santana, eterno companheiro, pelo amor, amizade e cuidado sempre.

SUMÁRIO

Lista de Figuras.....	vi
Resumo.....	vii
Abstract.....	viii
1. INTRODUÇÃO.....	1
1.1. Ocorrência, Geologia e Contexto Paleoambiental da Formação Pirabas.....	2
1.2. Caracterização dos Chondrichthyes	
1.2.1. Generalidades.....	5
1.2.2. Distribuição Temporal.....	6
1.2.3. Dentes e o Registro fossilífero.....	7
1.2.4. Escamas e o Registro fossilífero.....	11
2. OBJETIVO.....	14
3. MATERIAL E MÉTODO.....	14
3.1. Material Macroscópico.....	15
3.2. Material Microscópico.....	15
3.2.1. Procedimento de coleta e Preparação.....	15
4. RESULTADO E DISCUSSÃO	
4.1.Revisão e atualização das espécies de tubarões da Formação Pirabas.....	18
4.2.Material microscópico de tubarões da Formação Pirabas.....	41
4.3.Interpretações sobre aspectos de paleoecologia e paleobiogeografia.....	45
4.4.Estrutura Trófica dos tubarões da Formação Pirabas.....	51
5. CONCLUSÃO.....	59
Referências Bibliográficas.....	61
Anexo 1.....	76
Modelo para citação bibliográfica.....	80

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Mapa de localização da Formação Pirabas no Estado do Pará.....	3
Figura 2. Disposição dos dentes na arcada dos Tubarões.....	7
Figura 3. Diversos formatos de dentes e topologias dentárias utilizadas na identificação.....	9
Figura 4. Esquema do posicionamento dos dentes nas arcadas de tubarões.....	11
Figura 5. Diferentes tipos de escamas placóides.....	13
Figura 6. Coluna estratigráfica dos níveis B0-B14, Formação Pirabas, mina B17, Pará.....	18
Figura 7. Dentes de <i>Carcharhinus</i> sp1 da Formação Pirabas em vista lingual.....	21
Figura 8. Dentes de <i>Carcharhinus</i> sp2 da Formação Pirabas em vista lingual.....	22
Figura 9. Dente de <i>Carcharhinus</i> sp3 da Formação Pirabas em vista lingual.....	23
Figura 10. Dentes de <i>Carcharhinus priscus</i> da Formação Pirabas em vista lingual.....	25
Figura 11. Dentes de <i>Galeocerdo</i> sp. Da Formação Pirabas em vista lingual.....	27
Figura 12. Detalhe da borda sinfisária de <i>Galeocerdo</i> sp da Formação Pirabas.....	28
Figura 13. Dentes de <i>Sphyrna magna</i> da Formação Pirabas em vista lingual.....	29
Figura 14. Dentes de Carcharhininae indet da Formação Pirabas em vista lingual.....	31
Figura 15. Três dentes superiores e 1 inferior de <i>Hemipristis serra</i> da Formação.....	33
Figura 16. Microdentes de <i>Hemipristis serra</i> da Formação Pirabas.....	33
Figura 17. Dentes de <i>Carcharodon</i> sp da Formação Pirabas em vista lingual.....	36
Figura 18. Detalhe da região basal da coroa do dente de <i>Carcharodon</i> sp da Formação Pirabas.....	36
Figura 19. Dente de <i>Isurus</i> sp da Formação Pirabas em vista labial e vista lateral.....	38
Figura 20. Dente de <i>Ginglymostoma serra</i> da Formação Pirabas em vista labial.....	39
Figura 21. Dente de <i>Nebrius obliquum</i> da Formação Pirabas em vista labial.....	40
Figura 22. Microdentes de tubarões da Formação Pirabas.....	42
Figura 23. Escamas de tubarões da Formação Pirabas.....	43
Figura 24. Mapa mundial do Mioceno Inferior.....	47
Figura 25. Fragmentos de vertebrados com sinais de predação.....	57
Figura 26. Modelo sugerindo as relações tróficas na formação Pirabas.....	58

Resumo

A comunidade de tubarões (Selachii:Galea) proveniente da Formação Pirabas pode ser considerada como uma das mais representativas e de maior diversidade entre as unidades do Neógeno da América do Sul. A presença de 8 gêneros permitiu elaborar hipóteses sobre a reconstrução da cadeia trófica envolvendo outros elementos da paleofauna de vertebrados, assim como também serviu como um indicador paleoecológico adicional que corrobora dados anteriores sobre a reconstituição dos parâmetros paleoambientais da unidade geológica. Foi realizada uma revisão taxonômica das espécies previamente conhecidos para a Formação Pirabas, cuja composição da paleocomunidade de tubarões foi a seguinte: *Carcharhinus* sp1, *Carcharhinus* sp2, *Carcharhinus* sp3, *Carcharhinus priscus*, *Sphyrna magna*, *Hemipristis serra*, *Carcharodon megalodon*, *Isurus* sp, *Ginglymostoma serra*, *Ginglymostoma obliquum*. Novas coletas possibilitaram a expansão de 31 exemplares depositados em museus brasileiros para 231 novos indivíduos, incluindo material microscópico. Esta coleta serviu para aumentar o conhecimento sobre a diversidade e aspectos paleoecológicos dos grupos representados.

Abstract

The shark community (Selachii: Galea) from the Pirabas Formation is one of the most representative of the Neogene in South America due to its high diversity of taxa and range of ecological components. The presence of eight known genera enabled to establish hypothesis about the trophic chain of the vertebrate palaeocommunity, as well as to corroborate previous reconstructions about the paleoenvironmental parameters of this geologic unit. This study dealt with the taxonomic revision of the shark community on both generic and species levels, allowing the following composition: *Carcharhinus* sp1, *Carcharhinus* sp2, *Carcharhinus* sp3, *Carcharhinus priscus*, *Sphyrna magna*, *Hemipristis serra*, *Carcharodon megalodon*, *Isurus* sp, *Ginglymostoma serra*, *Ginglymostoma obliquum*. The analyses of newly collected specimens and microscopic material allowed a considerable expansion of identified individuals up to 231 teeth. This work is a contribution to refine the knowledge about the regional patterns of shark paleobiogeography.

1. INTRODUÇÃO

A Formação Pirabas de idade Oligo-miocênica é considerada uma das unidades estratigráficas de maior expressão paleontológica do Cenozóico brasileiro. A diversidade da fauna é representada principalmente pelos invertebrados, com cerca de 80 trabalhos documentados (Maury, 1925; Ferreira e Cunha, 1957; Ferreira, 1964 e Távora, 1998).

A paleocomunidade de vertebrados, considerada menos freqüente, é formada por sirênios, peixes cartilagosos (tubarões e raias), peixes ósseos, crocodilianos, quelônios e aves entre estes, os tubarões são considerados o grupo mais diverso (Costa *et al.*, 2004). A descrição atual da fauna desse grupo está baseada nos trabalhos de Santos & Travassos (1960) e Santos e Salgado (1971).

Inicialmente foram reconhecidos para a Formação Pirabas, nove táxons de tubarões referentes aos gêneros: *Carcharhinus*, *Hemipristis*, *Scoliodon*, *Galeocerdo*, *Shyrna*, *Ginglymostoma* (Santos & Travassos, 1960). Segundo os autores a assembléia faunística encontrada, está de acordo com de outros mares Miocênicos, apesar da falta de alguns táxons, como as grandes formas de tubarões. A inclusão desse grupo foi feita posteriormente, com a descrição de *Carcharodon* e *Isurus*, além do táxon *Hipoprion* (Santos & Salgado, 1971).

O registro fóssil de tubarões consiste de dentes, escamas e espinhos (Kemp, 1991), no caso da Formação Pirabas a identificação foi feita usando

exclusivamente dentes isolados, os quais possuem variações que podem ser influenciadas por caracteres como: posicionamento na arcada, idade e sexo (Cappetta, 1987a) que serão discutidas detalhadamente em um capítulo posterior.

Com isto, uma identificação segura deve ser baseada na comparação entre o maior número possível de exemplares de dentes isolados de tubarões. A quantidade reduzida de material utilizada nas primeiras identificações da fauna da Formação Pirabas, aproximadamente 33 exemplares, dá margem a questionamentos em relação a sua precisão.

Assim, esta pesquisa representou um esforço no sentido de contribuir para o melhor registro dos fósseis de tubarões da Formação Pirabas, possibilitado pelo aumento do material fossilífero depositado nos museus ao longo dos anos e o acréscimo de outras estruturas como escamas e microdentes, que auxiliarão no entendimento dos padrões paleobiogeográficos e paleoecológicos do grupo.

1.1. Ocorrência, Geologia e Contexto Paleambiental da Formação Pirabas

Os calcários fossilíferos da Formação Pirabas foram referidos, pela primeira vez, por Ferreira Penna em 1876, ao estudar os sambaquis da costa marítima Paraense (Ackerman, 1976). Está situada em toda região costeira do meio norte brasileiro, incluindo os estados do Pará, Maranhão e Piauí (Shimabukuru & Arai, 1999). No Pará, sua deposição encontra-se principalmente na Plataforma Bragantina (Fig. 1) (Rossetti & Góes, 2004). A idade Oligo-Mioceno foi estabelecida a partir da sua

composição faunística, principalmente pela presença do gênero de molusco *Orthaulax*, que possui distribuição temporal restrita ao Meso-Oligoceno e Eo-Mioceno (Maury, 1925).

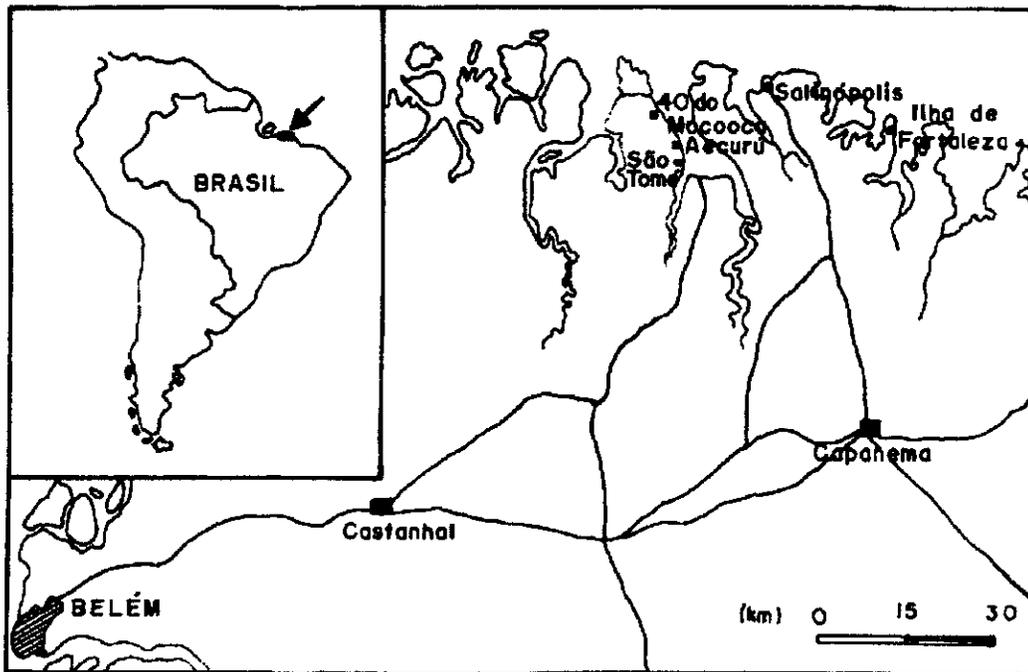


Figura 1. Mapa de localização da Formação Pirabas no estado do Pará.

Retirado de Góes *et al.* 1990.

Atualmente na Formação Pirabas são identificadas sete fácies descritivas, que refletem um ambiente deposicional atribuído a ambientes marinho de plataforma externa, plataforma restrita/laguna, litorâneo e mangue (Rossetti & Goes, 2004; Rossetti, 2001; Goes *et al.*, 1990). Essas fácies foram descritas por Góes *et al.*, (1990) como:

Biocalcitrudito: caracterizado por grande diversidade de fósseis inteiros ou fragmentados, arcabouço fechado com calcita microcristalina entre os grãos. Dentre os bioclastos podem ocorrer bivalves, gastrópodos, foraminíferos (planctônicos e

bentônicos), ostracodes, equinodermos, celenterados, briozoários, crustáceos, cefalópodos e poríferos, além de vertebrados (peixes, sirênios e répteis).

Biocalcarenito não estratificado ou com estratificação cruzada incipiente: apresentam fósseis distribuídos de maneira esparsa. Destacam-se agrupamentos de bivalves, briozoários, foraminíferos soritídeos e corais. Neste calcarenito a ocorrência de fragmentos vegetais e clastos de argila é freqüente.

Biocalcarenito estratificado: caracterizada por apresentar estratificação cruzada truncante de baixo ângulo (estratificação cruzada do tipo *hummocky*), marcas de ondas simétricas e acamamento *flaser*, localmente ocorrendo intercalações de folhelho, resultando estruturas *wavy* e *linsen*. Fragmentos fósseis formam os componentes aloquímicos que, envoltos por calcita microcristalina, formam um arcabouço fechado.

Marga: apresenta laminação plano-paralela que, localmente acha-se mascarada por biopertubação. Os principais fósseis encontrados são restos vegetais, icnofósseis verticalizados e peixes ósseos.

Folhelho: normalmente de coloração verde, contendo fósseis piritizados de vegetais intensamente fragmentados, sirênios e icnofósseis verticalizados piritizados. Subordinadamente ocorre folhelho negro apresentando elevado conteúdo de fósseis vegetais bem preservados.

Biohermitos: encontrado na praia do Maçarico, município de Salinópolis, onde se mostra bastante alterado, porém sendo possível ainda o reconhecimento de hexacorais.

Calcilutito: que normalmente encontra-se associada a marga e apresenta-se extremamente endurecido. Sua estrutura é maciça e fósseis macroscópicos são ausentes ou ocorrem de forma esporádica.

1.2. Caracterização dos Chondrichthyes

1.2.1. Generalidades

Dentro da superclasse Pisces, a Classe dos Chondrichthyes é considerada pouco numerosa quando comparada com a Classe Osteichthyes. Atualmente possui cerca de 840 espécies, divididas em duas subclasses: Holocaphalii (quimeras) e Elasmobranchii (tubarões e raias), com aproximadamente 40 e 800 espécies respectivamente (Nelson, 1994).

Os Chondrichthyes são caracterizados principalmente pela presença de esqueleto interno cartilaginoso. Possuem apenas ossos pericondrais e típica calcificação prismática da cartilagem (Richter *et al*, 2004), o que a faz diferente da encontrada nos outros vertebrados (Springer & Gold 1989). Além disto, o corpo é recoberto por dentículos dérmicos (escamas placóides) com um particular padrão de enamelóide, dentina e tecido basal. Outras características desses peixes são a presença de cláspes, ceratotriquias nas nadadeiras pares e ímpares, e glândula de sal no reto (Schaeffer, 1977).

1.2.2. Distribuição Temporal

Comparando-se com outros grupos de peixes, como os Placodermos e Osteichthyes, os Chondrichthyes possuem um registro fóssil incompleto (Kemp, 1991). Os primeiros Chondrichthyes apareceram no Eo-Siluriano (Smith & Sanson, 1997) e os tubarões no Neo-Siluriano (Carroll, 1988), tendo sua maior diversidade nos mares do Mesozóico e do Cenozóico (Benton, 2000).

A história evolutiva desse grupo do início do Cretáceo ao Plioceno, apresenta quatro períodos de extinção (Cappetta, 1987b). A mais expressiva ocorreu no limite Cretáceo-Terciário, onde cerca de 45% dos gêneros desapareceram, incluindo uma ordem e cinco famílias (Cappetta, 1987b). As outras três ocorreram nas transições Turoniano-Coniaciano, Eoceno-Oligoceno e Mioceno Médio-Superior, sendo esta última a menos expressiva.

Os tubarões da Formação Pirabas por serem miocênicos, já são considerados formas modernas. E estão incluídos na Infraclasse Neoselachii e na Superordem Gálea (Shirai, 1996), que aparece no Jurássico até recente (Richter *et al.*, 2004). Esse grupo teve sua maior radiação durante o Jurássico e Cretáceo, considerada como uma resposta oportunística ao aparecimento de novas fontes de comida, ocasionada pela radiação dos peixes ósseos, em especial os Actinopterygii (Thies & Rief, 1985).

1.2.3. Dentes e o Registro Fossilífero

Por possuir um endoesqueleto cartilaginoso, que é de difícil fossilização, os elasmobrânquios possuem um registro fossilífero, quase que totalmente formado por dentes isolados, escamas e espinhos de nadadeiras (Gaudin, 1991). A maioria dos tubarões pode ser identificada em nível de gênero com base na morfologia dos dentes (Naylor & Marcus, 1994). Essas identificações são mais precisas quando características como tamanho e distribuição dos dentes são preservadas sem modificações nas formas atuais (Naylor & Marcus, 1994).

O dente é formado da invaginação da lâmina dental, depois passando a migrar anteriormente e oclusalmente, possibilitado pelo movimento de tecido de densas fibras conjuntivas nas quais os dentes estão incorporados (Grady, 1970). Essa migração continua até que tome uma posição funcional e seja desprendido (Fig. 2). Um típico Carcharhinidae pode produzir 20.000 dentes em 25 anos e pode viver em torno de 50 anos (Hubbell, 1996).

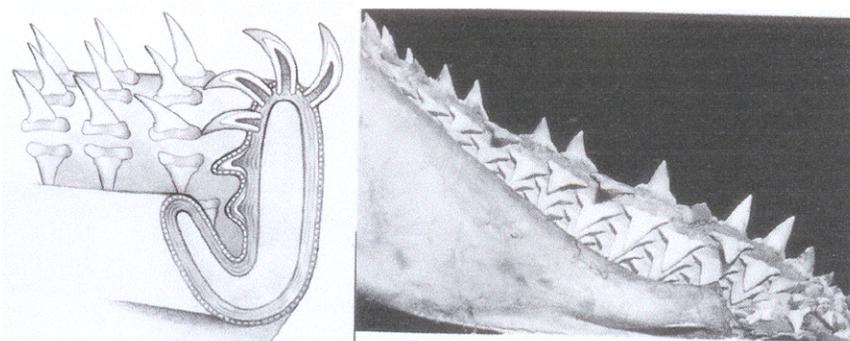


Figura 2. Disposição dos dentes na arcada dos Tubarões, mostrando o padrão de fileiras, crescimento e reposição.

As principais estruturas do dente do tubarão, são a coroa e a raiz, esta última pode ser chamada também como base de fixação devido à ausência de alvéolos, tornando a ligação não durável, já que, é realizada por fibras de tecido conjuntivo (Gomes, 1988). Neste trabalho será utilizada a terminologia dentária por Cappetta (1987a) (Fig. 3), que denomina a base de fixação de raiz.

A coroa é formada por células do epitélio dental interno, que são diferenciadas da ectoderme, e também por odontoblastos derivados da camada vascular da dermis (Reif, 1980). Há uma enorme diversidade nos padrões encontrados na morfologia da coroa, podendo ser monocuspidada, multicuspidada, com serrilhas, dentículos laterais, lisa, curva ou reta. Essas diferenças são o principal critério na identificação de dentes isolado (Gomes, 1988) (Fig. 3).

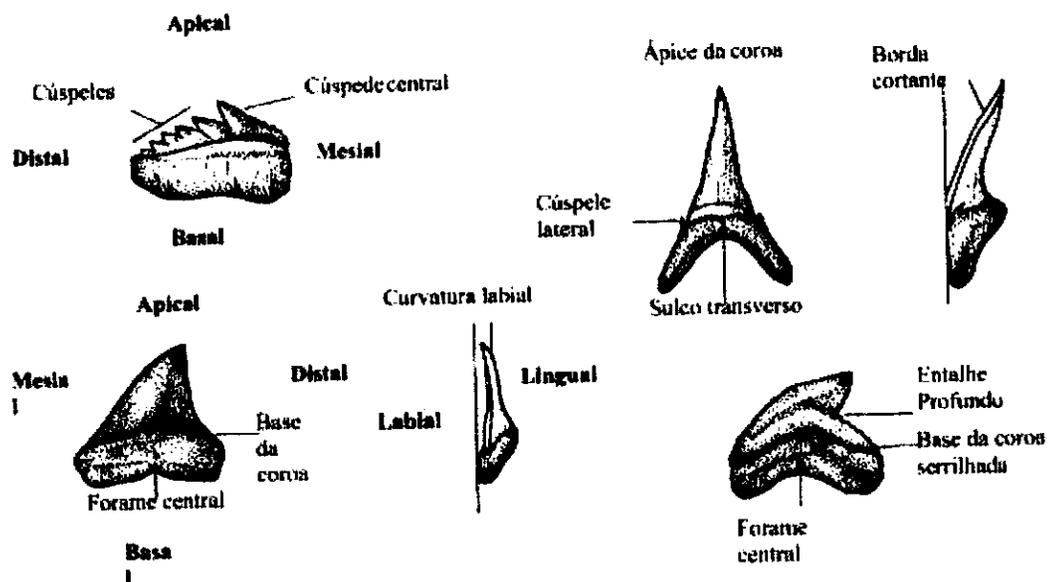


Figura 3. Diversos formatos de dentes e topologias dentárias utilizadas na identificação. Desenho adaptado de Purdy *et al.* (2001).

Diferenças na morfologia da coroa, dentro de uma mesma arcada é chamada heterodontia. Esse tipo de característica pode confundir a identificação de gêneros e espécies fósseis de tubarões realizadas com baixa representatividade de dentes isolados (Cappetta, 1987a; Purdy 1996a). As heterodontias podem ser:

Dignática: tipo mais comum e está relacionada com a diferença entre os dentes da arcada superior e inferior (Cappetta, 1987a).

Monognática: variação que ocorre ao longo da arcada, ou seja, da sínfise em direção ao ângulo posterior da boca. Dentes próximos à sínfise tendem a ter a coroa mais reta variando progressivamente em direção ao ângulo da boca (Purdy, *et al* 2001).

Ontogenética: aparece nas diferentes fases de vida, sendo os dentes dos jovens devido ao seu tamanho, geralmente são mais estreitos e mais afilados (Cappetta, 1987a).

Ginândrica: Está ligada ao dimorfismo sexual (Cappetta, 1986). Os dentes dos machos são utilizados não só para a alimentação, mas também para segurar a fêmea durante o acasalamento.

Apesar dos vários tipos de heterodontia, alguns autores descrevem características gerais que possibilitam a inclusão dos dentes em posições morfo-anatômicas (Purdy *et al.*, 2001; Shimada, 2002; Purdy 1996a; Compagno 1988; Cappetta, 1987a; Applegate, 1965), o que auxilia substancialmente a identificação de espécies fósseis (Fig. 4).

Dentes superiores são relativamente mais largos que os inferiores, com cúspides inclinadas lingualmente. Quando possuem serrilhações, estas são maiores do que as dos inferiores. Dentes inferiores, além de serem mais reduzidos, geralmente apresentam cúspides estreitas. Dentes sinfisiários são pequenos dentes simétricos ou assimétricos encontrados na sínfise (Fig. 4).

Dentes anteriores são eretos e coroas pontiagudas (Fig. 4). Numa visão lateral, apresentam aparência sigmoidal e nos superiores essa "curvatura sigmóide" não é tão acentuada quanto nos inferiores. Normalmente, a largura dos dentes é menor do que 8% da sua altura. Dentes intermediários posicionam-se entre os dentes anteriores e os laterais (Fig. 4). Embora usualmente pequenos, estes tipos de dentes podem ser quase do mesmo tamanho que os dentes vizinhos. Dentes laterais têm os lobos da raiz formando ângulos obtusos, os quais são mais acentuados nos dentes da arcada superior. A coroa dos laterais superiores é curva distalmente, enquanto que a dos inferiores tende a ser mais reta. Dentes posteriores possuem coroas pequenas e não são bem desenvolvidos, por isso dificilmente são utilizados para a identificação de espécies.

Compagno (1988) definiu termos a serem utilizados quando não houver possibilidade de identificação específica do posicionamento do dente na arcada. Quando somente os dentes posteriores podem ser identificados (como freqüentemente ocorre na mandíbula), os dentes mais mesiais são chamados de ântero-laterais. Contrariamente, quando somente os dentes anteriores são identificáveis, os mais distais são chamados de látero-posteriores. E quando nem

anteriores e posteriores podem ser diferenciados, todos os dentes parassinfisiários são designados de ântero-posteriores.

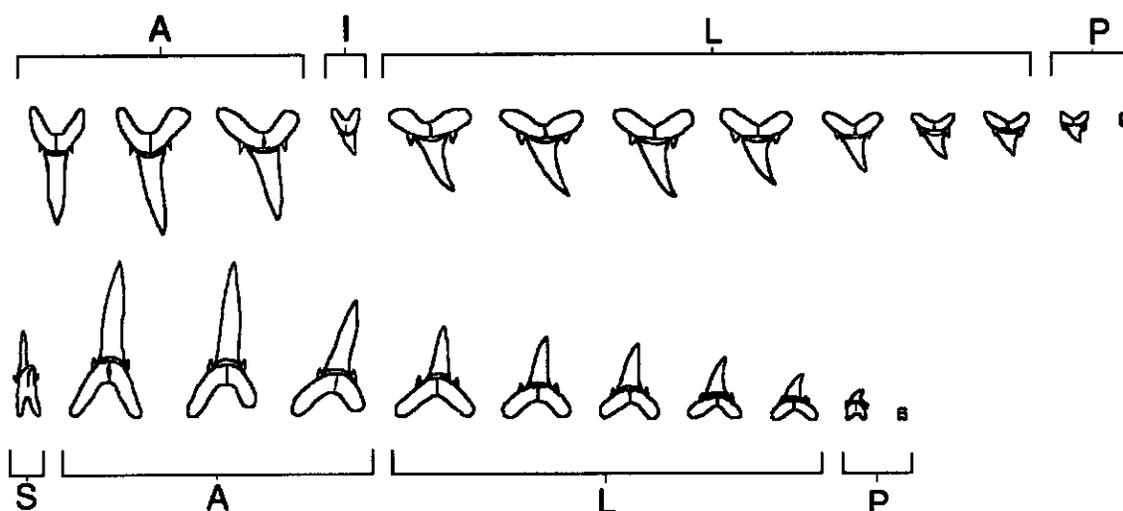


Figura 4. Esquema do posicionamento dos dentes nas arcadas de tubarões (segundo Purdy *et al.*, 2001). A=anterior, I=inferior; L=lateral; P=posterior e S=sinfisiário

1.2.4. Escamas e o Registro Fossilífero

As escamas que recobrem a pele dos tubarões freqüentemente são chamadas de escamas placóides ou dentículos dérmicos. Recentemente foi proposta a denominação odontodes, a mesma dada à estrutura que deu origem ao esqueleto dermal (incluindo dentes) de todos os vertebrados, sendo que, nos tubarões permaneceu pouco diferenciada (Sire & Huysseune, 2003).

Nos Neoselachii, as escamas são diferentes dos peixes ósseos, por que são formadas em único evento (Reif & Richter, 2001). Por isso não crescem e são calcificadas apenas uma vez. O aparecimento de novas escamas requer que haja a abertura de espaços, que ocorrem quando alguma é despreendida do corpo ou por crescimento da pele durante a ontogenia (Reif, 1982). A ascensão para superfície corporal é possível, graças à pressão proveniente dos fluidos existentes nos vacúolos da camada fibrosa da *dermis*.

A morfologia das escamas pode ser derivada de um padrão simples, onde possuem uma base em forma de quadrado sustentando a coroa (Reif, 1985a). Os quatro cantos da base são chamados de processos. A coroa consiste de quatro "asas" (*wings sensu* Reif, 1985a), uma anterior, duas laterais e uma posterior. As "asas" assim como os processos da base seguem a orientação do corpo (Reif, 1985a).

Por serem homólogas aos dentes, estruturalmente possuem uma camada de enamelóide recobrimdo a dentina, células nervosas e vasos sanguíneos (Springer & Gold, 1989). A coroa e parte superior da base são formadas por células do epitélio dental interno que são diferenciadas da ectoderme (Reif, 1980).

Várias transformações ocorrem a partir do tipo morfológico simples (Reif 1985a), como: adição, redução ou divisão de asas; redução de cúspides; redução de ornamentação da coroa, neste caso podendo tomar-se lisa, arredondada ou lobada; alongamento da cúspide; adição de cúspide nas asas laterais; inserção de bordas entre

a borda anterior e a lateral; adição de uma cúspide na asa posterior; divisão da cúspide central; divisão das bordas (Fig. 5).

As diferenças morfológicas podem estar ligadas a ontogenia, posicionamento no corpo do animal e funcionalidade (Reif, 1985a). Variações ligadas à ontogenia estão refletidas principalmente no tamanho e grau de mineralização, uma vez que quanto mais novo for o tubarão menor e menos mineralizada será sua escama (Reif, 1985a).

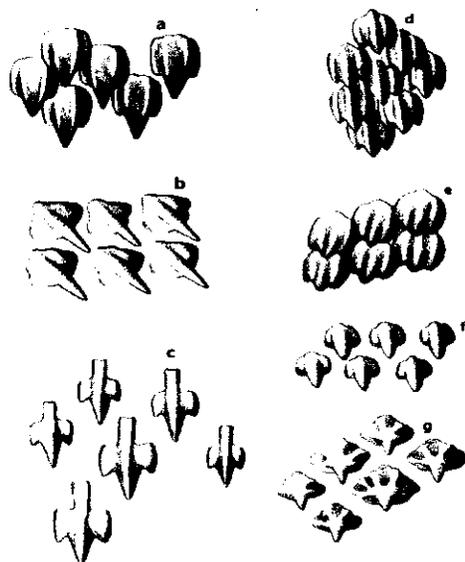


Figura 5. Diferentes tipos de escamas placóides, a- *Mustelus*, b- *Isurus*, c-*Prionace*, d- *Squatina*, e-*Squalus*, f-*Scyliorhinus*, g-*Oxynotus*. Retirado de Mojetta, 1997.

Escamas isoladas não são consideradas diagnósticas de espécies (Thies, 1995) porém, a descrição detalhada de morfotipos, pode auxiliar na determinação do posicionamento estratigráfico, como ocorrem com os morfotipos de conodontes (Reif,

1985a). A análise da morfologia da escama, possibilita de certa forma inferir paleoambientes, já que estas estão diretamente ligadas a auto-ecologia do animal (Raschi & Tabit, 1992; Reif, 1985a; Reif, 1985b).

2. OBJETIVO

Geral

Caracterização da comunidade de Galea (Shirai, 1996) da Formação Pirabas, Mioceno da região norte do Brasil e análise dos padrões paleobiogeográficos e paleoecológicos.

Específico

- Revisão da identificação das espécies
- Utilização de material microscópico de tubarões
- Identificação de padrões paleobiogeográficos e paleoecológicos.

3. MATERIAL E MÉTODO

Neste estudo foram utilizados espécimes de tubarões da Formação Pirabas, depositados nos acervos do Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG) e Departamento Nacional de Produção Mineral (DNPM). Esse material foi classificado em macroscópico e microscópico, de acordo com a necessidade de lupa ou microscópio para a sua visualização (Vilela, 2004).

3.1. Material Macroscópico

Os espécimes macroscópicos depositados nos acervos são dentes isolados procedentes do Estado do Pará, dos municípios de Salinópolis, São João de Pirabas, Capanema e Aecuru. Esse material, por não possuir detalhamento estratigráfico, foi utilizado somente na revisão da identificação taxonômica. Os critérios de morfologia dentária utilizados seguem bibliografias especializadas (Purdy, 1996a; Purdy et al, 2001; Cappetta, 1987a) e comparação com material recente (Cocke, 2002; Bourdon & Heim, 2002; Compagno, 1984; Naylor & Marcus, 1994).

3.2. Material Microscópico

Esse material trata-se de microdentes e escamas, que representam o primeiro estudo sobre a microfauna de tubarões da Formação Pirabas. Por possuírem posicionamento estratigráfico foram importantes nas interpretações paleoecológicas e na distribuição estratigráfica do grupo.

Como a grande maioria dos microdentes não é facilmente identificada de forma precisa, devido ao desconhecimento das heterodontias ontogenéticas dos grupos envolvidos, foi utilizada apenas na definição dos horizontes estratigráficos com ocorrência de tubarões na Formação Pirabas.

3.2.1. Procedimento de coleta e Preparação.

As amostras foram coletadas de horizontes, identificados em uma coluna estratigráfica de 11 metros de altura localizada na mina B17, município de Capanema-PA (Fig. 6). Seguindo a sequência de B0 a B14, com as subdivisões de B1A e B7A.

Numa descrição geral, o perfil (Fig. 6) da base para o topo mostra-se iniciando com níveis de calcário bem compactados (B0), seguido por intercalações de camadas de arenito de diferentes granulometrias (B1-B8); dentro dessa seqüência ocorre ainda um nível argiloso (B6), aparecendo novamente níveis de calcário bem compactados (B9), seguidos por intercalações de camadas de arenito de diferentes granulometrias (B10-B12), finalizando com camadas de calcários intercaladas com argilito (B13-14).

As sub-amostras foram submetidas as seguintes etapas, adaptadas de Cappetta (1970), Aldrige (1990), Johnson *et al.* (1994) e Thies (1995):

- 1) Desagregação através da imersão em água e ácido acético 4% por 24 ou 48hs de acordo com a natureza litológica. Desagregação mecânica foi utilizada nas amostras onde a imersão não foi suficiente para a redução da matriz.
- 2) Depois de diluídas, as amostras foram lavadas e peneiradas em malhas de 35 e 60 mesh, sendo então submetidas à secagem em estufa a uma temperatura média de 50^o C por cerca de 24 ou 48hs, de acordo com a necessidade.
- 3) Depois de secas, as amostras foram pesadas em balança eletrônica de alta precisão e posteriormente acondicionadas em pequenos sacos plásticos etiquetados.
- 4) Após tratamento, o sedimento foi levado à lupa para coleta dos ictiofósseis, que foram colocados em lâminas quadriculadas numeradas.

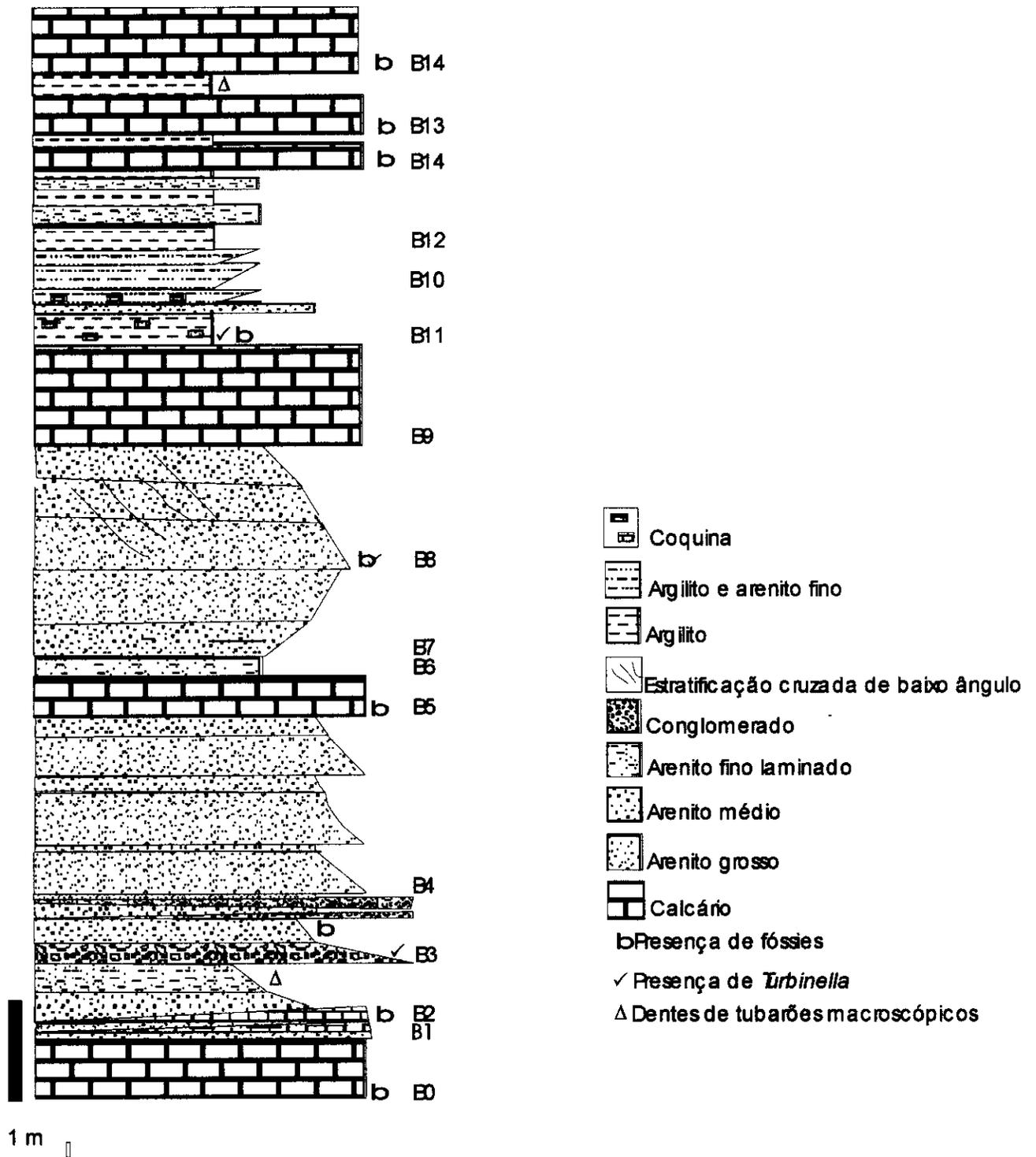


Figura 6. Coluna estratigráfica dos níveis B0-B14, Formação Pirabas, mina B17, Pará.

Perfil preliminar segundo Dilce Rossetti.

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1. Revisão e atualização das espécies de tubarões da Formação Pirabas (Anexo1).

A paleocomunidade de tubarões da Formação Pirabas, foi estabelecida a partir da utilização de 33 espécimes (dentes macroscópicos isolados). Como citada anteriormente, a identificação de espécies fósseis de tubarões é baseada na morfologia dentária e vários critérios precisam ser levados em consideração. Um dos critérios principais é a quantidade de material utilizado. Ao longo dos anos foi adicionada a coleção do Museu Paraense Emílio Goeldi novos espécimes, totalizando 231 exemplares, que possibilitou a revisão de identificação da fauna que será apresentada neste capítulo.

Superordem Galea

Ordem Carcharhiniformes

Família Carcharhinidae

Subfamília Carcharhininae

Gênero *Carcharhinus* Blainville, 1816

Este gênero é conhecido desde o Eoceno até os dias atuais (Cappetta, 1987a), sendo considerado o mais abundante nos mares tropicais Cenozóicos (Compagno, 1984; Mayse, 1984). Na Formação Pirabas, está representado por quatro espécies, tornando-se o gênero mais diverso entre os demais vertebrados. Apesar do

formato do corpo desses animais modificar pouco em relação às espécies, sua dentição ao contrário é claramente espécie-específica (Naylor & Marcus, 1994). Capetta (1987) apresenta características morfológicas da coroa para diferenciar dentes superiores e inferiores de *Carcharhinus*. Segundo o autor destaca-se o fato de que nos dentes superiores a coroa é preferencialmente larga e triangular, possuindo curva em uma das laterais ou em ambas; a cúspide central pode estar separada da região basal por um entalhe em um ou ambos os lados, ou pode não apresentar entalhes nas coroas muito largas. Por outro lado, os dentes inferiores são descritos como apresentando coroas de cúspide estreita e bem separada da região basal por entalhe. Nas formas do Neógeno assim como nas formas recentes, a borda da coroa dos dentes superiores é serrilhada, sendo que apenas nos representantes do Oligoceno algumas vezes aparece lisa (Cappetta, 1987). Essas características são importantes na definição de posicionamento de dentes isolados, pois na identificação das espécies somente dentes anteriores e superiores são precisamente diagnósticos (Naylor & Marcus, 1994).

Carcharhinus sp.1 (Fig. 7)

Carcharhinus ackermanii Santos e Travassos, 1960

Material utilizado:

- Acervo Museu Paraense Emílio Goeldi

MPEG- 94-V, 109-V, 113-114v 124-V, 130-131-V, 155-161v 178-180-V, 183-V, 190-V, 193-194-V, 274-277-V, 726-V, 729-730-V, 786-V, 788-792-V, 797-V, 815-829-V, 859-860-V, 920-921-V, 936-937-V, 951-952-V, 954-V, 977-980-V, 988-V, 1005-V

- Acervo Departamento Nacional de Produção Mineral

651-P-D.G.M- D.N.P.M.

Inicialmente, este morfotipo foi identificado como sendo a espécie *Carcharhinus ackermanii* (Santos e Travassos, 1960), endêmica da Formação Pirabas, tendo sido descrita com base em 4 dentes caracterizados por possuírem: “Coroa plana na face externa e convexa na face interna...; Cúspide central em forma de triângulo isósceles, com ápice agudo e inclinado pra trás. Coroa totalmente serrilhada com serrilhas das bordas inferiores mais fortes ... e leves chanfraduras nas bases das bordas da coroa” (Santos & Travassos, 1960).

O acréscimo de espécimes, não foi suficiente para conclusões definitivas. Porém, *Carcharhinus* sp1. apresenta dentes com uma característica distinta das outras espécies, nos dentes superiores anteriores observa-se a presença de chanfraduras profundas (Fig. 7), e não leves como descrito por Santos & Travassos (1960), em ambas as bases da borda da coroa (Fig. 7). Porém, essa característica pode ser resultante de heterodontia e não justificaria o estabelecimento de uma espécie nova. Neste caso, seria necessária a utilização de outros caracteres diagnósticos para a validação da espécie, como a quantidade de material é restrita e a identificação de diagnoses na topologia dentária ainda está sendo pesquisada. Adotou-se a identificação *Carcharhinus* sp.1 para os espécimes da Formação Pirabas atribuídos anteriormente a *C. ackermanii*.



Figura 7. MPEG-825-V, 131-V, 130-V, 954-V .Dentes de *Carcharhinus* sp1 da Formação Pirabas em vista lingual. Seta indicando o entalhe profundo na borda da coroa. (Escala=1cm).

Carcharhinus sp.2 (Fig. 8)

Carcharhinus egertoni (Agassiz, 1843)

Material utilizado:

- Acervo Museu Paraense Emílio Goeldi

MPEG- 100-V, 184-V, 89-V, 192-V, 198-V, 727-V, 772-V, 785-V, 795-796-V, 830-V, 831-V, 932-V, 833-V, 835-V, 906-V, 919-V, 1031-V.

Considerada uma das espécies fósseis de *Carcharhinus* mais citadas na literatura (Cappetta, 1987). Amplamente distribuída nas Américas durante o Mioceno (Longbottom, 1979; Purdy *et al.*, 2001), na Formação Pirabas foi identificada com base em dois dentes, descritos como: “dentes com coroa triangular, larga, baixa e com o ápice um pouco inclinado pra trás. Bordas crenuladas até o extremo distal, sendo as crenulações da região basilar mais fortes” (Santos & Travassos, 1960). Estas características são, contudo, diagnósticas do gênero e não da espécie.

Atualmente essa espécie possui exemplares que estão sendo referidos a três espécies: *C. brachyurus*, *C. falciformis* e *C. leucas* (Purdy *et al.*, 2001). A análise de 21 exemplares coletados nestes últimos anos não permite afirmar qual dessas estaria sendo representada na Formação Pirabas. Há a necessidade de uma quantidade maior de material e a descrição de caracteres diagnósticos de ambas as espécies para uma identificação precisa do material.

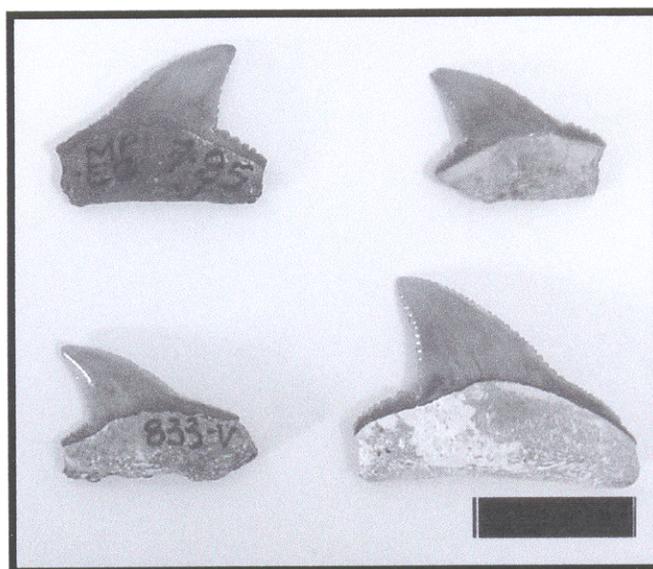


Figura 8. MPEG- 785-V, 198-V, 833-V, 832-V. Dentes de *Carcharhinus* sp2 da Formação Pirabas em vista lingual (Escala=1cm).

Carcharhinus sp3 (Fig. 9)

Hipoprion (Muller & Henle, 1841)

Material utilizado:

- Acervo Museu Paraense Emílio Goeldi

MPEG- 1031-V

O gênero *Hipoprion* atualmente é referido como *Carcharhinus* (Compagno, 1984). Sua identificação na Formação Pirabas baseia-se em um único dente (Santos & Salgado, 1971). A feição morfológica da coroa assemelha-se com *C. macroti*, do Mioceno (Formação Pungo River) e do Plioceno Inferior (Formação Yorktown) dos Estados Unidos; figurados em Purdy *et al.* (2001). O morfotipo coletado no município de São João de Pirabas foi descrito por Santos & Salgado (1971) como "... aparentemente delgado, com a face externa plana. Coroa composta de um cone principal de bordas lisas, e prolongamentos laterais (base) denteada (serrilhada)...". Essa descrição possibilita descartar a hipótese de que esse exemplar seja algum padrão de heterodontia dos outros representantes do gênero, porém a quantidade restrita de material (2 dentes) impossibilita o estabelecimento de uma espécie nova para a Formação Pirabas.

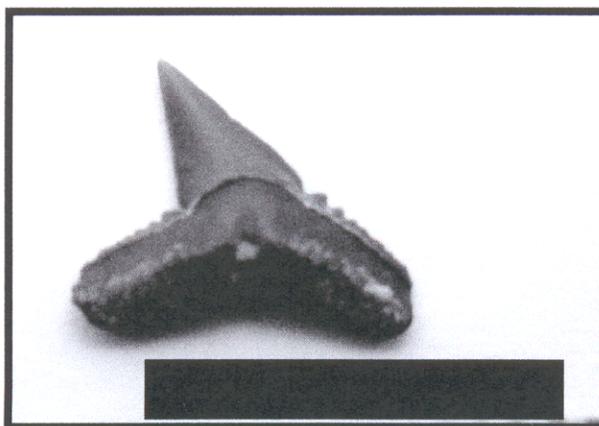


Figura 9. MPEG- 1031-V. Dente de *Carcharhinus* sp3 da Formação Pirabas em vista lingual (Escala=1cm).

Carcharhinus priscus (Fig. 10)

Sphyrna prisca (Agassiz, 1843)

Material utilizado:

- Acervo Museu Paraense Emílio Goeldi

MPEG- 93-V, 101-V, 104-V, 110-V, 112-V, 117-V, 119-V, 127-V, 132-V, 159-V, 162-163-V, 167-168-V, 170-V, 173-V, 186-V, 771-V, 773-774-V, 848-851-V, 933-V, 935-V, 950-V, 957-V, 1013-V, 1023-1033-1036-V.

- Acervo Departamento Nacional de Produção Mineral

656-P-D.G.M.-D.N.P.M

Anteriormente identificada como *Sphyrna prisca*, a sua presença na unidade geológica foi determinada com base em apenas 2 dentes laterais (Santos & Travassos, 1960). Na ocasião, os autores admitiram a existência de diferenças entre os exemplares de *Sphyrna prisca* figurados por Leriche (1927) e os provenientes da Formação Pirabas, sendo que os últimos teriam "... proporções mais elevadas ... a coroa é um pouco mais larga próximo à base". Aqueles autores consideraram essas diferenças como uma variação intra-específica. Posteriormente, foi observado que na verdade o material identificado como *S. priscas* tratava-se da espécie *Carcharhinus priscus* (Cappetta, 1970). Longbottom (1979), em seu trabalho sobre os tubarões do Mioceno do Equador, já se refere à espécie *S. prisca* da Formação Pirabas como *C. priscus*.



Figura 10. MPEG- 112-V, 850-V, 975-V, 773-V. Dentes de *Carcharhinus priscus* da Formação Pirabas em vista lingual (Escala=1cm).

Gênero *Galeocerdo* Müller & Henle, 1837

O gênero é conhecido desde o Eoceno Inferior ao Recente (Cappetta, 1987a). Os dentes são descritos com coroa em forma de “crista de galo”, com a cúspide principal oblíqua e entalhe na borda distal (Compagno, 1988). A identificação das espécies fósseis, assim como ocorre na maioria dos tubarões é dificultada pela grande variabilidade. Atualmente representantes do gênero possuem nas arcadas tanto dentes com entalhes levemente desenvolvidos como com entalhes profundos. E essas características são temporalmente separadas no registro fóssil, sendo que as formas fósseis do Eoceno Médio, Mioceno Superior da África e Mioceno Inferior da Flórida apresentam entalhe levemente desenvolvido, enquanto que nos exemplares do Eoceno

Inferior o caracter de entalhe profundo está amplamente distribuído nas espécies (Purdy *et al*, 2001).

Galeocerdo sp. (Fig. 11-12)

Galeocerdo paulinoii Santos & Travassos, 1960

Material utilizado:

- Acervo Museu Paraense Emílio Goeldi

MPEG- 96-V, 212-V, 143-V, 146-V, 150-V, 176- 177-V, 199-V, 784-V, 857-V, 861-V, 929-V, 931-V, 943-V.

- Acervo Departamento Nacional de Produção Mineral

106-P-D.G.M.-D.N.P.M, 653-P-D.G.M.-D.N.P.M.

Esta espécie também considerada como endêmica na Formação Pirabas, foi descrita com base em quatro dentes completos e alguns fragmentados (Santos & Travassos, 1960). Estes dentes são caracterizados como "...dentes grandes, com coroas largas e baixas. A borda sinfisiária apresenta uma gibosidade, que é mais pronunciada nos dentes anteriores ou laterais anteriores, sendo o ápice da coroa curto, largo e inclinado pra trás. A borda comissural é dividida por uma chanfradura em dois lobos. Bordas denticuladas, com os denticulos decrescendo em direção ao ápice da coroa...".

A adição de material na identificação manteve a afirmação de Santos e Travassos (1960) de que os dentes de *G. pulinoii* encontrados na Formação Pirabas seriam semelhantes aos da espécie atual *G. cuvieri*. Isto pode ser confirmado com a

comparação do formato e dimensão da cúspide principal e tipo de serrilhação composta encontrada em ambas as espécies (Fig. 12). A espécie *G. cuvieri* aparece a partir do Plioceno. Entre as espécies conhecidas para o Mioceno, *G. aduncus*, é a que possui morfologia mais próxima ao material proveniente da Formação Pirabas. Contudo, essa espécie foi invalidada (Purdy *et al* 2001) uma vez que a diferença com *G. cuvieri*, não foi realizada através de caracteres diagnósticos confiáveis. Semelhante situação ocorre com o material denominado como pertencente a *G. paulinoii*, já que, ocorre uma falta de caracteres diagnósticos na descrição da espécie, pois toda a morfologia dentária atribuída a espécie pode também ser referida ao atual *G. cuvieri*, além da quantidade escassa de material. Portanto, neste trabalho o material estudado será considerado como *Galeocerdo* sp.



Figura 11. MPEG- 150-V, 929-V, 177-V, 930-V. Dentes de *Galeocerdo* sp. Da Formação Pirabas em vista lingual (Escala = 1 cm).

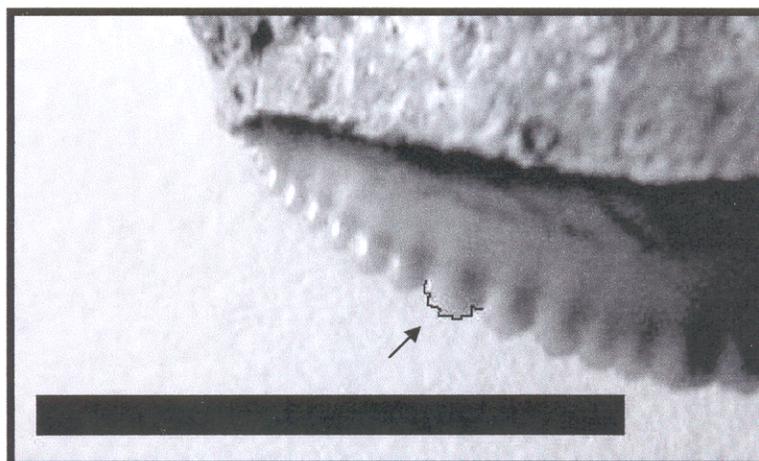


Figura 12. Detalhe da borda sinfisária de *Galeocerdo* sp da Formação Pirabas. Seta indicando as serrilhas compostas (Escala= 1cm).

Gênero *Sphyrna* Rafinesque, 1810

Os tubarões pertencentes a esse gênero, conhecidos como tubarões-martelo, são registrados desde o Mioceno Inferior até o Recente (Cappetta, 1987a). Os dentes variam de espécie para espécie, contudo, na maioria dos casos, as alterações anatômicas dentárias são sutis. Assim como em todos os tubarões características como presença ou ausência de serrilhações, são usadas na distinção entre as espécies (Gilbert, 1967). Os dentes de alguns esfirnídeos e carcarínídeos são muito semelhantes, de modo que, no registro fóssil, os dentes de *Sphyrna* são na maioria das vezes atribuídos a *Carcharhinus* (Cappetta, 1987a).

Sphyrna magna Cope 1867 (Fig. 13)

Material utilizado:

- Acervo Museu Paraense Emílio Goeldi

MPEG- 111-V, 118-V, 120-V, 122-123-V, 125-126-V, 166-V, 169-V, 171-172-V, 174-175-V, 181-182-V, 188-V, 197-V, 278-V, 775-778-V, 787-V, 836-847-V, 914-915-V, 925-928-V, 976-V, 1008-1009-V.

- Acervo Departamento Nacional de Produção Mineral
654-655-P-D.G.M.-D.N.P.M,

Santos & Travassos (1960) reconheceram essa espécie como pertencente da paleofauna de tubarões a partir de 6 dentes, caracterizados por apresentarem bordas completamente lisas e esparsamente crenuladas nas expansões basilares. Essa definição é semelhante a outros gêneros dentro da subfamília Carcharhininae, principalmente *Rhizoprionodon* (Cappetta, 1987a). Não obstante, análise bibliográfica sugere que estes dois gêneros podem ser separados a partir de proporções da coroa. Em dentes de *Sphyrna* a coroa é mais alta e a cúspide principal é mais larga. O material adicional depositado na coleção de Paleontologia/MPEG confirma a presença desta espécie.

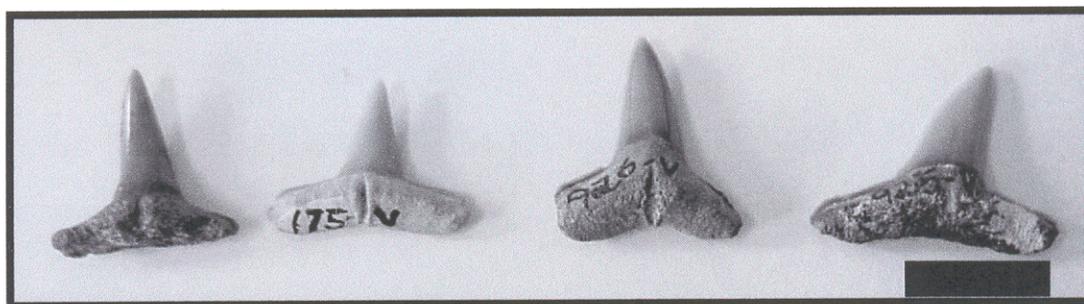


Figura 13. MPEG- 174-V, 175-V, 926-V, 925-V. Dentes de *Sphyrna magna* da Formação Pirabas em vista lingual (Escala= 1cm).

Carcharhininae indet (Fig. 14)

Scoliodon taxandriae (Leriche, 1926) e *Rhizoprionodon* ?

Material utilizado:

- Acervo Museu Paraense Emílio Goeldi

MPEG- 811-V, 858-V, 908-909-V, 923-924-V, 955-V, 984-V, 1014-V, 1037-V, 1013-V, 1037-V.

- Acervo Departamento Nacional de Produção Mineral

652-P-D.G.M- D.N.P.M.

Os dentes de *Scoliodon taxandriae* encontrados na Formação Pirabas (Santos e Travassos, 1960) são considerados os primeiros registros fósseis do gênero para as Américas (Longbottom, 1979). Springer (1964) revisou o gênero *Scoliodon*, e subdividiu o grupo em três outros gêneros: *Rhizoprionodon*, *Loxodon* e *Scoliodon*. O autor ressaltou a dificuldade em identificá-los a partir de dentes isolados no registro fóssil, levando em consideração: a) a grande similaridade morfológica entre seus dentes, e também com os de alguns esfirnídeos; e b) a falta de conhecimento adequado das variações decorrentes de dimorfismo sexual presentes em *Rhizoprionodon* e *Scoliodon*.

Compagno (1984) caracterizou os dentes de *Scoliodon* como dentes sem serrilhações ou cúspeles, sendo os superiores similares aos inferiores, os ântero-posteriores com cúspide fina e oblíqua e lâmina distal sem cúspeles ou serrilhação. A mesma diagnose é citada para *Rhizoprionodon*. Porém, numa mesma arcada de *Rhizoprionodon* é possível observar dentes totalmente lisos, com um principio de

serilhação e com serrilhação mais acentuada (Gomes, 1988). Até então, não existem critérios definidos para uma separação confiável desses gêneros (Springer, 1964; Cappetta, 1987 e Purdy *et al*, 2001). A identificação de *Soliodon taxandriae* na Formação Pirabas (Santos e Travassos, 1960) foi baseada em 2 dentes, que diante dessa problemática torna insuficiente o material para a determinação do gênero. Portanto, a classificação Carcharhininae indet será mantida, até que estudos mais detalhados possibilitem a separação.

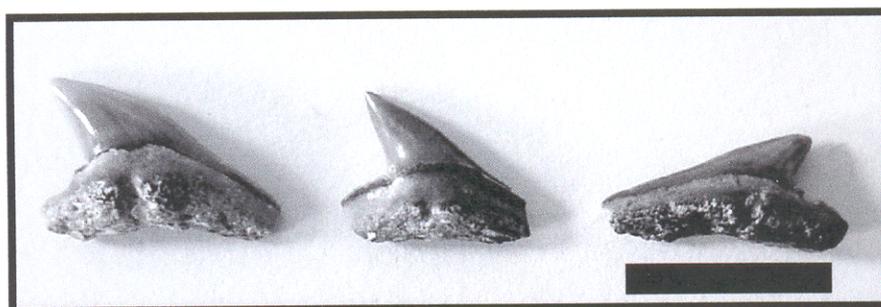


Figura 14. MPEG- 1014-V, 923-V, 811-V. Dentes de Carcharhininae indet da Formação Pirabas em vista lingual (Escala= 1cm).

Subfamília Hemigaleinae

Gênero *Hemipristis*

Esse gênero é conhecido do Eoceno Médio ao Recente (Cappetta, 1987a). Foi de ampla distribuição no Mioceno, mas atualmente está limitado ao leste do Atlântico e oeste do Pacífico (Compagno, 1984). *Hemipristis* apresenta marcada heterodontia entre os dentes superiores e inferiores, o que resultou várias publicações onde este foi identificado em diferentes gêneros, como por exemplo, *Carcharias* (Probst, 1878).

Hemipristis serra Agassiz, 1843 (Fig.15) (Fig. 16)

Material utilizado:

- Acervo Museu Paraense Emílio Goeldi

MPEG 106-108-V, 145-V, 147-148-V, 153-V, 179-V, 273-V, 279-281-V, 724-725-V, 779-783-V, 793-794-V, 852-856-V, 905-V, 916-918-V, 922-V, 938-941-V, 1012-V, 1028-1030-V, 1040-V.

- Acervo Departamento Nacional de Produção Mineral

105-P-D.G.M- D.N.P.M, 649-P-D.G.M- D.N.P.M.

Essa espécie é comum em depósitos miocênicos marinhos rasos e quentes de todo continente. Os dentes são descritos como: dentes anteriores, com coroa cilindro-cônica, lisa com bordos cortantes somente na metade apical. A secção transversal próximo à base é quase circular. Um denticulo obsoleto está presente em cada lado da base da coroa. Nos dentes laterais (anteriores e posteriores) e posteriores eles são achatados dorso-ventralmente, com a coroa mais larga. Os bordos cortantes vão do ápice à base. Devido a heterodontia, há uma diminuição e inclinação da coroa dos dentes em direção ao ângulo da boca (Longbottom, 1979; Cappetta, 1987a; Iturrealde-Vinent *et al.*, 1996; Purdy *et al.*, 2001). O acréscimo de novo material de identificação possibilitou visualizar a variação ocorrida ao longo das arcadas, principalmente da arcada superior onde há maior quantidade de material, além de um dente sinfisial pertencente à arcada inferior. Incluindo a recuperação de 6 microdentes isolados (Fig. 16), coletados do nível B1A estabelecido para a coluna estratigráfica realizada na Mina B17 (Capanema-PA).

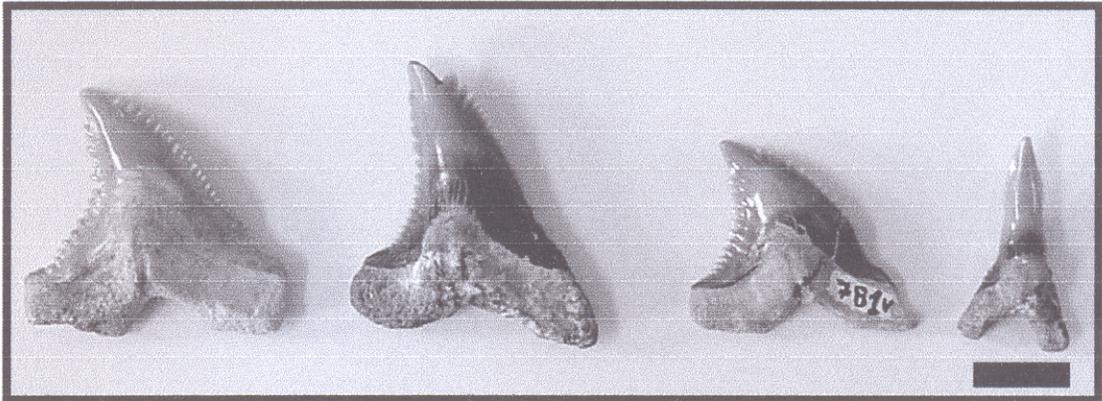


Figura 15. MPEG- 281-V, 724-V, 781-V, 779-V. Três dentes superiores e 1 inferior de *Hemipristis serra* da Formação Pirabas em vista lingual (Escala=1cm)

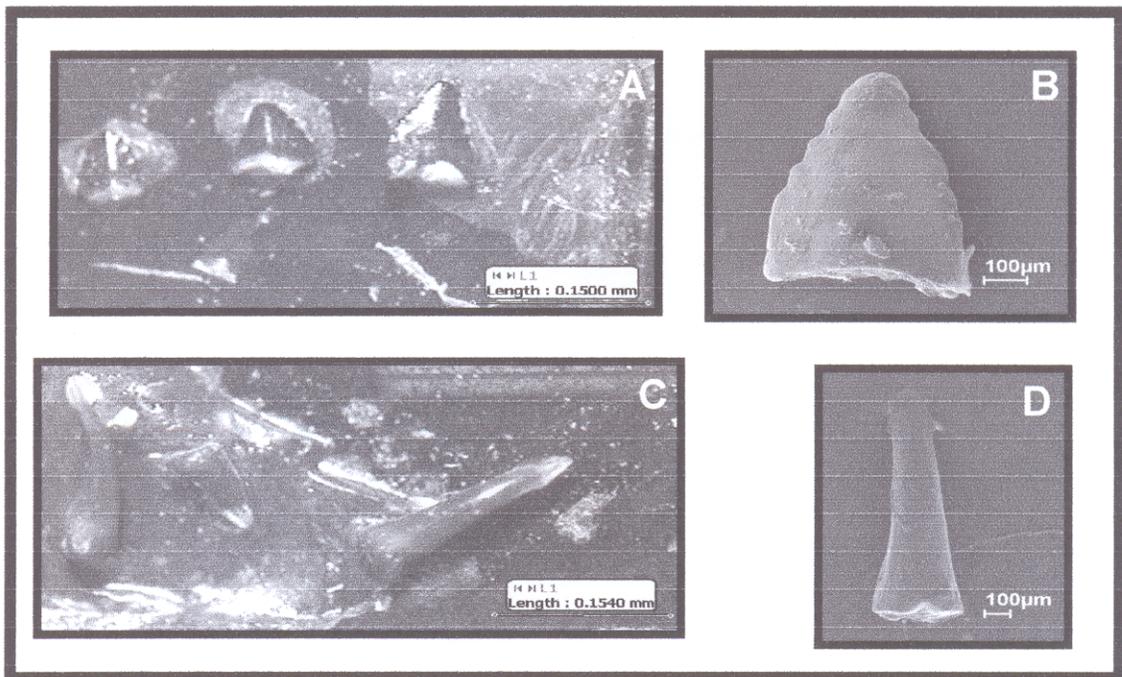


Figura 16. MPEG 1040-V. Microdentes de *Hemipristis serra* da Formação Pirabas. A, dentes superiores de *Hemipristis serra* (lupa); B, dente superior de *H.serra* (MEV); C, dente inferiores de *H.serra* (lupa); D, dente inferior *H.serra* (MEV).

Família Alopiidae

Subfamília Lamninaea

Gênero *Carcharodon* Müller & Henle, 1838

O gênero é conhecido em depósitos marinhos de todo o Terciário (Purdy, 1996b), sendo de ampla distribuição geográfica, ocorrendo em praticamente todos os continentes. Cerca de 96 espécies, entre fósseis e recentes, já foram assinaladas ao gênero, mas a maioria entrou em sinonímia, restando apenas 9 espécies cuja definição são consideradas hoje como válidas (Gottfried & Fordyce, 2001).

Carcharodon sp. (Fig. 17)

Carcharodon megalodon (Agassiz, 1835)

Material utilizado:

- Acervo Museu Paraense Emílio Goeldi

MEPG- 97-99-V, 154-V, 224-V, 723-V, 907-V, 1004-V.

- Acervo Departamento Nacional de Produção Mineral

967-P-D.G.M- D.N.P.M.

Esta espécie fóssil é bastante citada na literatura científica e popular, devido a curiosidade com relação ao porte do animal (Applegate & Espinosa-Arrubarrena, 1996). Além disto, esta espécie é uma das mais bem distribuídas e completas no registro geológico, com ocorrência desde o Mioceno até o início do Plioceno (Gottfried *et al.*, 1996). Na Formação Pirabas foi identificada a partir de dois espécimes coletados na região de Capanema e Ilha de Fortaleza em São João de

dentes, representando a primeira ocorrência desta espécie no Brasil (Santos & Salgado, 1971).

A adição de três dentes aumentou de maneira significativa os registros, que apesar de ainda não serem suficientes para conclusões definitivas, possibilitam uma discussão sobre a ocorrência da espécie. Dentes de *C. megalodon* jovens são freqüentemente confundidos com os adultos de *C. subauriculatus*, por conta do tamanho reduzido e a presença de cúspeles laterais. Entre o material novo estudado, alguns apresentam cúspeles (Fig. 18) e proporções muito próximas às encontradas em *C. subauriculatus*, sugerindo que pelo menos parte do material atribuído à *C. megalodon* na Formação Pirabas pode de fato, ser atribuída a esta espécie. Além disto, formas bem documentadas de *C. megalodon* não são conhecidas abaixo do Mioceno Médio (Applegate & Espinosa-Arrubarrena, 1996). Apesar de não existir um controle rigoroso do posicionamento estratigráfico do material estudado, sabe-se que este provém de calcários da Formação Pirabas, atribuída ao Mioceno Inferior, o que reforça a denominação de *C. subauriculatus* ao material estudado. Assim sendo, pela quantidade de material a definição *Carcharodon* sp. torna-se mais adequada para os dentes aqui documentados.

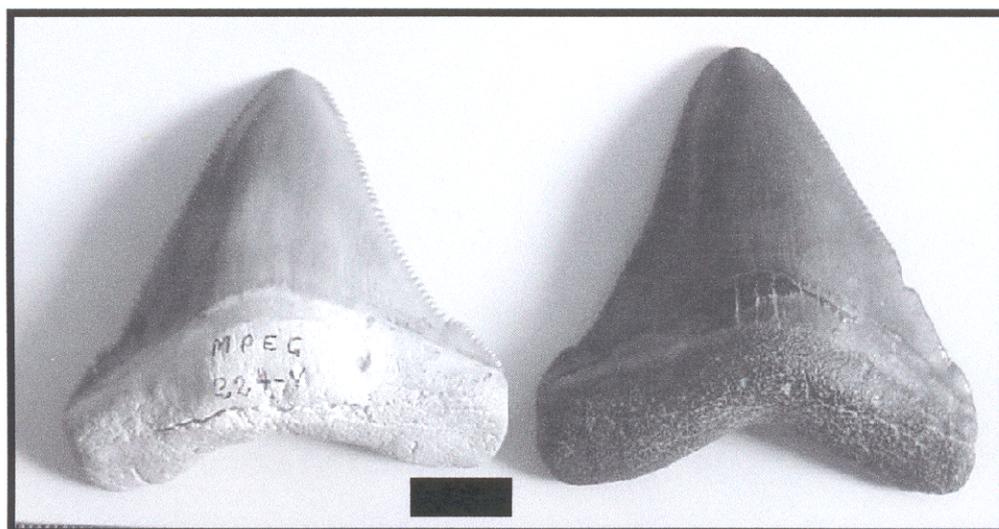


Figura 17. MPEG- 224-V, 723-V. Dentes de *Carcharodon* sp da Formação Pirabas em vista lingual (Escala= 1cm).

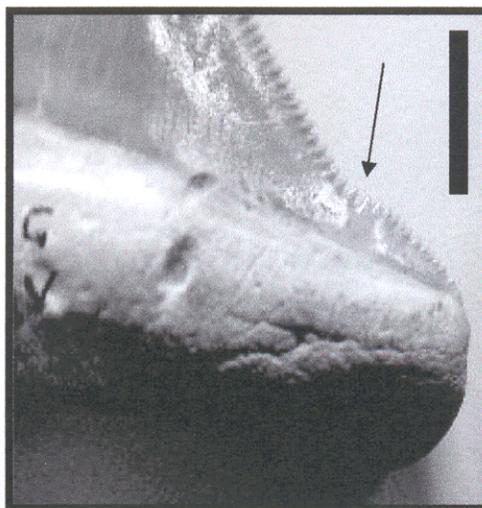


Figura 18. Detalhe da região basal da coroa do dente de *Carcharodon* sp da Formação Pirabas. Seta indicando a presença de cúspeles (Escala= 1cm).

Gênero *Isurus* Rafinesque, 1810

O gênero apareceu no Paleoceno Superior e mantém-se até o Recente (Cappetta, 1987a), tendo tido uma ampla distribuição no Mioceno (Cappetta, 1970; Cione & Expósito, 1980; Iturralde-Vinent *et al.*, 1996; Kemp, 1991; Purdy *et al.*, 2001). O gênero *Isurus* caracteriza-se por possuir dentes estreitos e finos, perfurantes ou em formato de lâminas, bordas lisas, cúspide mais ou menos flexionada e ausência de cúspeles laterais.

Isurus sp (Fig. 19)

Isurus nova (Winkler, 1874)

Material utilizado:

- Acervo Museu Paraense Emílio Goeldi

MPEG- 879-V, 910-V, 932-V.

- Acervo Departamento Nacional de Produção Mineral

968-P-D.G.M- D.N.P.M.

Santos & Salgado (1971) identificaram a espécie a partir de 2 dentes sinfisiais e comentaram a impossibilidade de fazer qualquer conclusão definitiva com essa quantidade de material. O material adicional trata-se de 3 dentes fragmentados, não sendo suficientes para conclusões a respeito da identificação. Portanto, torna-se parcimonioso utilizar a identificação *Isurus* sp. para os espécimes assinalados para a Formação Pirabas.



Figura 19. 968-P D.G.M.- D.N.P.M. Dente de *Isurus* sp da Formação Pirabas em vista labial e vista lateral (Escala= 1cm).

Família Rhincodontidae

Gêneros *Ginglymostoma* Müller & Henle, 1837 e *Nebrius* (Leidy, 1877)

O gênero é conhecido do Jurássico Superior ao Recente (Froese & Pauly, 2004). Os dentes de *Ginglymostoma* e *Nebrius*, apresentam muitas semelhanças morfológicas. Diferenciam-se pelo tamanho da cúspide central e número de cúspeles. Assim, em *Ginglymostoma* a cúspide central é alta em relação as cúspeles laterais, que são em número de 7 a 8 e decrescem em direção à base, sendo o dente mais largo que alto. Em *Nebrius*, a cúspide central é dirigida para o lado, sendo ligeiramente maior que as cúspeles laterais que, por sua vez, são numerosas (Bourdon & Heim, 2002).

Ginglymostoma serra (Leidy, 1877) (Fig. 20)

Material utilizado:

- Acervo Museu Paraense Emílio Goeldi

MPEG- 813-V.

- Acervo Departamento Nacional de Produção Mineral
657-P-D.G.M- D.N.P.M.

Esta espécie foi reconhecida na Formação Pirabas com base em apenas em um dente (Santos & Travassos, 1960). Foi descrito como um dentículo mediano (cúspide central) muito desenvolvido em relação aos laterais, que por sua vez se tornam menores à medida que se afastam daquele. Adicionalmente, os autores acrescentaram que "... A expansão mediana e externa da coroa não é muito saliente", descrição que caracteriza o gênero, como citado acima.

O material adicional dessa espécie trata-se de um dente, que apesar de apresentar as bordas da coroa desgastadas, pode ser identificado.



Figura 20. MPEG- 814-V Dente de *Ginglymostoma serra* da Formação Pirabas em vista labial. (Escala= 1cm).

Nebrius obliquus (Fig. 21)

Ginglymostoma obliquum (Leidy, 1877)

Material utilizado:

- Acervo Museu Paraense Emílio Goeldi

MPEG- 814-V.

A espécie identificada por Santos & Travassos (1960) é aqui referida como *Nebrius obliquus*. O material foi identificado com base em 2 dentes laterais, que se diferenciam de *G. serra* pela "... cúspide mediana ... dirigida para uma das bordas ...". Entretanto, esta é uma característica marcante em *Nebrius* (Bourdon & Heim, 2002). O único exemplar de *Nebrius* do Acervo de Paleontologia do MPEG está fragmentado, mas ainda preserva caracteres diagnósticos, como a assimetria da coroa e o número de cúspides laterais maior do que dois pares.

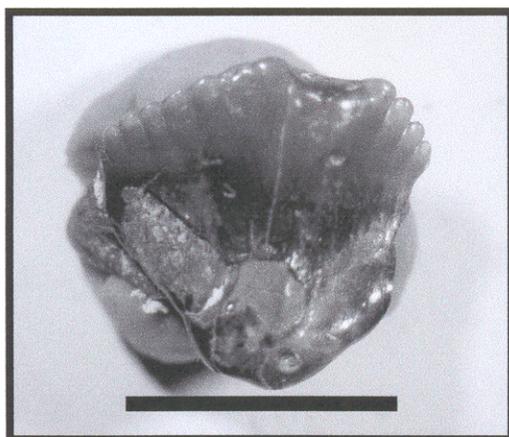


Figura 21. MPEG-813-V. Dente de *Nebrius obliquum* da Formação Pirabas em vista labial (Escala= 1cm).

4.2. Material microscópico de tubarões da Formação Pirabas

Pela primeira vez foi recuperado material microscópico de vertebrado na Formação Pirabas, pois até então os microfósseis conhecidos, eram exclusivamente invertebrados, principalmente foraminíferos e ostracodes (Ramos *et al.*, 2004; Fernandes & Távora, 1990). Nas diferentes fáceis (Fig. 6) a partir de técnicas laboratoriais foram coletados 112 espécimes de microfósseis de tubarões, entre microdentes e escamas.

O material microscópico foi encontrado em quase todos os níveis de B0 a B14, com exceção dos níveis B5 (Fig. 6) e B12 (Fig. 6). Essa ausência foi considerada reflexo do problema amostral, principalmente no nível B5, onde o volume de sedimento recuperado foi menor. A composição faunística de ostracodes estudada na mesma amostra indicou início de um novo aumento do nível do mar (Linhares & Ramos, 2004), o que não justificaria a ausência de tubarões.

Os dentes totalizaram 35 exemplares encontrados em praticamente todos os níveis em associação com escamas, com exceção da amostra B6 em que apenas uma escama foi encontrada. Desse material, apenas 6 dentes obtiveram uma identificação específica, no caso, pertenceriam a espécie *Hemipristis serra*, exibidos no capítulo anterior. Os 29 dentes restantes foram todos identificados dentro de *Carcharhininae* (Fig. 22). Essa identificação se deu por dois fatores, o primeiro foi à questão de preservação do material, já que, grande maioria dos microdentes encontra-se fragmentado; o segundo e principal motivo é pelo desconhecimento das

heterodontias ontogenéticas encontradas nos gêneros em questão, que impossibilitou uma identificação precisa.

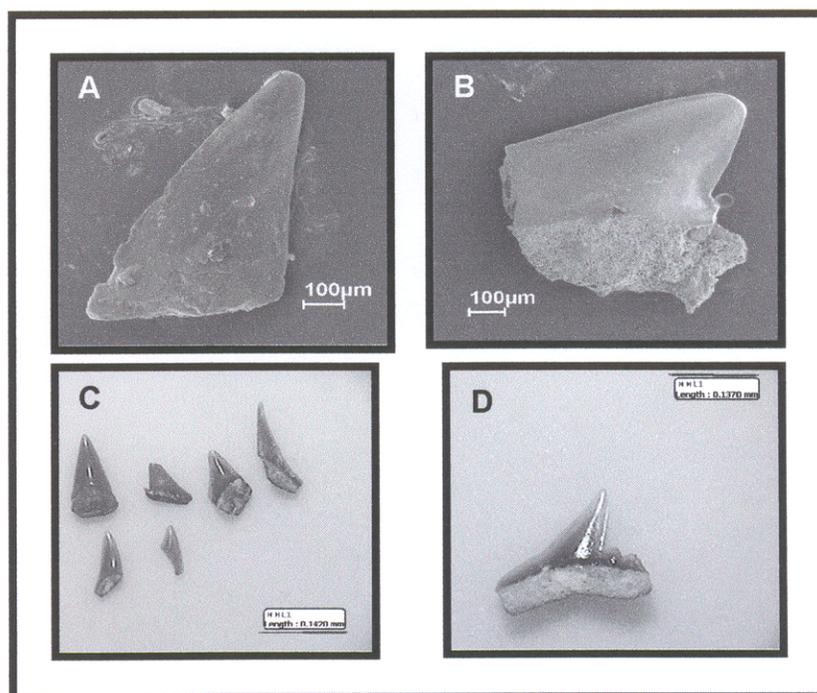


Figura 22. MPEG-1040-V. Microdentes de tubarões da Formação Pirabas. A-B, Carcharhininaea (MEV); C-D, Carcharhininae (lupa).

As escamas foram mais freqüentes, mantendo a tendência comum no registro de microfósseis de tubarões do Cenozóico (Kemp, 1991). Foram ao todo recuperados 77 escamas com coroas de diferentes tipos morfológicos. A sua descrição seguiu os critérios utilizados por Reif (1985a) e Raschi & Tabit (1992). Todas as morfologias estão restritas a topografia da coroa.

As coroas foram definidas primeiramente a partir do formato do seu contorno e estavam divididas em: formas arredondadas (Fig 23 A-I, K-L, N-O); folha

(Fig 23 J,M); ponta (Fig. 23-P); cruz (Fig. 23-Q); e sem formato definido (Fig. 23-R). Em segundo foram observadas as ornamentações ocorridas na superfície da coroa e estavam classificadas como: superfície lisa (Fig. 23-M-O) ou sem ornamentação; e com a presença de quilhas. As quilhas podem ocorrer em toda extensão (Fig. 23-A-I), ou somente na extremidade da coroa (Fig. 23-J-L), além de serem em números variados (Fig. 23 A-L). Espécimes com a cúspide central evidente, também foi observado (23-G-I).

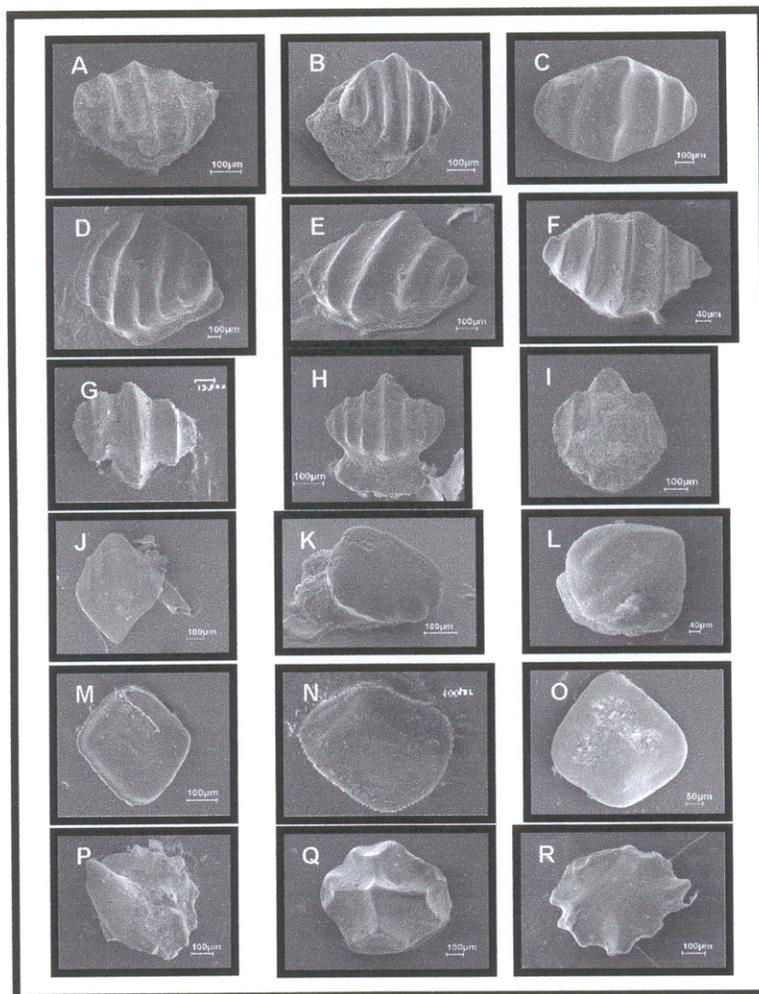


Figura 23. MPEG-1040-V. Escamas de tubarões da Formação Pirabas em imagem de microscopia eletrônica de varredura (MEV).

Do material analisado, 78% das escamas possuíram formatos arredondados. Este resultado era esperado, pois esse tipo de escama é o que prevalece na cobertura corporal dos representantes atuais dos gêneros da Formação Pirabas (Reif, 1985a).

As escamas arredondadas com ornamentação do tipo quilha por toda a superfície da coroa apareceram em maior número, perfazendo 38% do total. Essas são encontradas recobrimdo grande parte do corpo das espécies do gênero *Carcharhinus* (Raschi & Tabit, 1992), o táxon mais abundante e diverso da Formação Pirabas. A variação na quantidade de quilhas encontradas na superfície das coroas foi de 3 a 7, o que reflete a presença de vários estádios ontogenéticos nas amostras. Normalmente as escamas dos adultos apresentam até sete quilhas na superfície da coroa, enquanto que em embriões aparece em média três quilhas (Reif, 1985a).

Em segundo lugar estão as escamas arredondadas sem ornamentação na coroa, em 31% do total. Esse tipo está presente em quase todos os gêneros, pois recobre as bordas das nadadeiras e fendas branquiais. No gênero *Ginglymostoma* este tipo de escama é encontrada na maior parte da sua superfície corporal (Reif, 1985a). As escamas com formato de folha ocorrem em 14% do espécimes, e é comum na cavidade oral de *Isurus* (Reif, 1985a).

Um exemplar de coroa em formato de ponta foi encontrado na amostra. Esse tipo de morfologia não é comum aos gêneros encontrados na Formação Pirabas. Neste caso, pode-se atribuir a um embrião de *Galeocerdo*, uma vez que esses

costumam apresentar escamas com cúspides centrais para cima e voltadas para trás, na parte dorsal da cabeça, semelhante ao que foi encontrado.

Foram encontrados um exemplar de escama com coroa de formato em cruz e outro com coroa sem formato definido, esses tipos são pouco comuns e aparecem em volta dos olhos de jovens e adultos, respectivamente (Reif, 1985a). Escamas sem formato definido, também podem recobrir a parte dorsal da cabeça de adultos do gênero *Galeocерdo* (Reif, 1985a).

4.3. Interpretações sobre aspectos de paleoecologia e paleobiogeografia

A paleoecologia tem como seu principal objetivo reconstruir as relações entre os organismos do passado e seu meio ambiente, inferidas a partir do seu registro fóssil (Dutra, 2004; Ager, 1963). Nesse trabalho, a paleoecologia baseada nos tubarões foi feita com base em: analogias com representantes atuais, morfologia funcional e distribuição ao longo do perfil amostrado.

Os parâmetros ambientais a serem analisados neste estudo sobre indicadores paleoecológicos dos tubarões da Formação Pirabas são: temperatura, salinidade, profundidade e a ocupação de subambientes. Esses parâmetros, juntamente com a disponibilidade de alimento, são considerados os principais fatores no estabelecimento de comunidades de tubarões e determinação de padrões paleobiogeográficos (Reif & Tübingen, 1987).

Temperatura:

Segundo Briggs (1995) a temperatura da água é um dos fatores mais importantes que influenciam na distribuição deste grupo, sendo a distribuição atual dos gêneros encontrados na Formação Pirabas restrita a uma faixa tropical e subtropical. O que vem a corroborar com a temperatura sugerida entre 28,1 e 37°C. Esses valores foram propostos a partir da utilização da composição isotópica de calcários e de fósseis (Urdinínea, 1977). As ocorrências de espécies de tubarões como *Hemipristis serra*, *Ginglymostoma* e *Galeocerdo* também confirmam estas condições ambientais (Cappetta 1987a; Cione & Expósito, 1980, Heithaus & Dill, 2002).

Durante o Mioceno o padrão de distribuição dos tubarões (Fig. 24) mostra a grande afinidade entre a região do sistema deposicional que culminou com a Formação Pirabas e outras regiões tropicais e sub-tropicais. (Kemp, 1991; Cione & Expósito, 1980, Jubb & Gardiner, 1975; Antunes, 1972; Cappetta, 1970; Leriche, 1942; Ishiwara, 1921; Chapman & Pritchard, 1904).

A maior semelhança é observada entre as paleocomunidades pertencentes às regiões da província paleobiogeográfica caribeanas (Purdy *et al*, 2001; Iturralde-Vinent *et al*, 1996, Longbottom, 1979). Essa província teria diminuído gradativamente seus limites a partir do início do Cenozóico (Tinoco, 1975). Durante o Mioceno, possuiria os limites a Norte pelo México, e a sul pela costa norte brasileira- Estado do Pará, (Woodring, 1966).

Os tubarões aparentemente não responderam a essa “diminuição” nos limites da província, por serem nadadores ativos e com tendências migratórias (Reif & Sature, 1987). Durante o Mioceno apresentaram uma estreita relação entre a paleocomunidade da Formação Pirabas e dos EUA, principalmente com a unidade geológica conhecida como Formação Pungo River, localizada na Carolina do Norte (Purdy *et al.*, 2001).

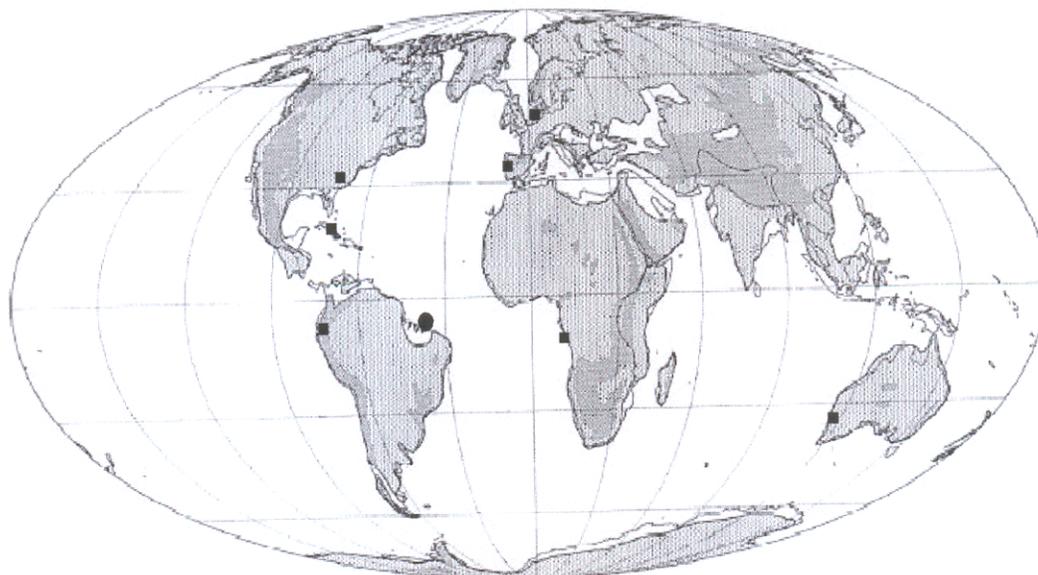


Figura 24. Mapa mundial do Mioceno Inferior. Círculo indicando a Formação Pirabas e quadrados mostrando as localidades com as associações de tubarões semelhantes. Modificado de Musick *et al.*(2004).

Salinidade:

Outro fator ambiental importante na distribuição dos tubarões é a salinidade. Apesar de uma única espécie invadir os rios, tubarões são considerados essencialmente marinhos (Musick *et al.*, 2004). A Formação Pirabas é marcada por

movimentos marinhos de transgressão da linha da costa, onde a lâmina d'água avançou aproximadamente 150Km no continente, e regressão (Costa *et al*, 1996). Esse último movimento resultaria na redução da profundidade e salinidade, provavelmente formando ambientes mais restritos, costeiros de recife e/ou baias (Linhares & Ramos, 2004).

A presença de tubarões em quase todos os níveis ao longo do perfil, reflete a predominância de ambiente marinho em todos os momentos de movimentação da linha da costa na Formação Pirabas. Apesar da indicação de diminuição da salinidade, em direção a borda da bacia, confirmada pela presença dos moluscos gregários *Mytilus*, *Teredo* e *Ostrea*, assim como a presença do foraminífero *Strebulos castsbyanus*, animais que suportam taxas de salinidade abaixo do normal (Fernandes, 1984).

Profundidade e ocupação de sub-ambientes:

Devido à diferença no tamanho amostral, a abundância do grupo ao longo dos níveis estratigráficos não pode ser verificada. Por tanto não houve resultados em relação às influências na estrutura da comunidade em consequência dos diferentes ambientes. Além do que, o material microscópico em sua grande maioria não é diagnóstico e a determinação da diversidade encontrada também é ausente. Por conta desses problemas interpretações paleoecológicas são de caráter preliminar.

O tipo de ambiente restrito, sinalizado pelos ostracodes como tendo início no nível B1 e ponto máximo no B4 (Fig. 6) (Linhares e Ramos, 2004), São conhecidos

como área de berçário por tubarões. Estes nichos são localizados em áreas geograficamente discretas, com águas rasas e produtividade elevada (Castro, 1993).

No nível B1A (Fig. 6), há uma baixa na diversidade de ostracodes em relação ao nível B0, considerado plataformal, o que poderia indicar uma pequena diminuição na profundidade da lâmina d'água (Ramos comunicação pessoal). Este nível coincide com uma abundância de dentes, escamas e fragmentos de peixes ósseos (Teleosteo), indicando alta produtividade. Em associação com esse material foi encontrada grande quantidade de escamas de tubarões jovens e embriões. Aumentando os indícios da utilização do ambiente como berçário e corroborando a interpretação de uma menor profundidade encontrada no nível estratigráfico.

A presença de escamas de jovens e embriões no nível B1A da coluna estratigráfica (Fig.6), foi determinada a partir do tamanho (Raschi & Tabit, 1992). Na amostra do nível B1A a maioria das escamas possuíam tamanhos menores de 0,2 mm, comparáveis aos tamanhos de escamas encontrados em filhotes (Reif, 1985a). Outra característica utilizada na diferenciação ontogenética das escamas, é a morfologia, isso se deve à ocupação diferenciada de hábitat entre jovens e adultos.

Jovens da subfamília Carcharhininae ocupam áreas mais rasas e restritas devido diferenças de hábitos alimentares (Lowe *et al.* 1996) e proteção contra predadores (Rechisky & Wetherbee, 2003; Carlson, 1999; - Holland *et al.*, 1993). As escamas do nível B1A apresentavam formatos bem semelhantes aos apresentados para filhotes da espécie *Carcharhinus amblyrhynchos* figurados por Reif (1985a).

A morfologia das escamas, também pode ser indicativa de ambientes costeiros. Tubarões são divididos, dentro de sete categorias ecológicas, e suas escamas estão diretamente associadas a esse comportamento (Reif, 1985a). Em todo o perfil houve o predomínio de escamas arredondadas com quilhas e arredondadas lisas. As arredondadas com quilhas aparecem recobrimdo o corpo de tubarões pertencentes às categorias que englobam os grandes caçadores costeiros, como *Galeocerdo*, e caçadores velozes pelágicos ou costeiros, como *Isurus*, *Carcharodon* e algumas espécies de *Carcharhinus* (Reif, 1985a).

As escamas arredondadas e lisas são as principais em tubarões demersais, que vivem em áreas bem rasas com substrato arenoso (e lamoso) esse tipo de escama recobre grande parte do corpo das espécies como *Ginglymostoma* e *Nebrius*.

Todos os gêneros de tubarões encontrados ocupam principalmente áreas costeiras (Compagno, 1984) que variam de 0-200m de profundidade (Musick et al., 2004). Por exemplo, a única espécie atual de *Hemipristis*, vive em áreas entre 1-30m (Compagno, 1984), concordando com a pouca profundidade proposta para o mar representado na Formação Pirabas (Fernandes, 1984; Góes et al, 1990), em torno de 0m a 50m (Ferreira, 1966).

Concluindo assim, os fatores abióticos mais importantes no estabelecimento da comunidade de tubarões, como temperatura, profundidade e salinidade (Musick et al.,

2004), estão de acordo com o comportamento atual desses animais, corroborando as interpretações paleoambientais propostas anteriormente para Formação Pirabas. Outro fator importante no estabelecimento da comunidade é a disponibilidade de alimento, discutida separadamente no próximo capítulo.

4.4. Estrutura Trófica dos tubarões da Formação Pirabas

Na organização trófica atual de ambientes marinhos, os tubarões na maioria dos casos ocupam a posição de consumidor terciário, juntamente com alguns mamíferos. Este padrão confere ao grupo uma posição de topo da cadeia alimentar (Wetherbee & Cortés, 2004). O posicionamento trófico das espécies de tubarões pode ser inferido a partir da sua morfologia dentária, até o momento, seis categorias foram descritas (Cappetta, 1986).

Os tubarões da Formação Pirabas apresentam dentição dentro das seguintes categorias: cortante (*Carcharhininae* e *Carcharodon*), cortante-apreensor (*Hemipristis*) e dilacerante (*Isurus*). Este padrão dentário é característico de uma comunidade constituída principalmente por predadores vorazes e consumidores de terceira ordem. As exceções a esse padrão são os membros da família Rhincodontidae (*Ginglymostoma* e *Nebrius*), que possuem a dentição do tipo apreensora, típica de animais que se alimentam de invertebrados e pequenos peixes, característico de consumidores de segunda ordem.

A diversidade de consumidores é explicada na estrutura trófica do tipo *suspension-feeding* (Santos e Távora, 2003) encontrada na Formação Pirabas, onde há

uma abundância de organismos suspensívoros (consumidores primários), como foraminíferos, poríferos, cnidários, briozoários, bivalves, gastrópodes, cirripédios e por algumas famílias de ostracodes.

Os consumidores de primeira ordem são item alimentar de todos os tubarões, sendo moluscos, crustáceos e equinodermos os itens preferenciais deste grupo (Compagno, 1984). Nesta unidade geológica há mais de 200 espécies descritas desses grupos (Távora *et al.*, 2004). Consumidores preferenciais desses organismos são *Ginglymostoma* e as formas jovens de *Sphyrna*, *Carcharinus* e *Galeocerdo*, devido a heterodontia ontogenética, que permite diferença de hábito alimentar de jovens e adultos (Wetherbee & Cortés, 2004; Joyce *et al.* 2002; Lowe *et al.*, 1996; Stillwell & Kohler, 1993).

Não obstante, o principal item alimentar de tubarões são vertebrados: peixes (ósseos e cartilaginosos), répteis, aves e mamíferos (Compagno, 1984), estando a preferência por algum desses grupos diretamente ligada à relação de tamanho presa-predador (Wetherbee & Cortés, 2004).

Os peixes ósseos são pouco diversos no registro fossilífero da Formação Pirabas, apesar da presença de sub-ambientes como um estuário com amplas áreas de gramíneas, devido a ocorrência de Sirênios (Jenkins *et al.*, 1997; Camargo & Isaac, 2001, Costa *et al.*, 2004). Apesar disso, o grupo está representado em apenas 5 espécies, *Diodon ferreirai*, *Arius* sp, *Sphyrna eglei*, *Sphyrna cunhai* e *Sphaerodus pirabensis* (Santos e Travassos, 1960); e 5 morfotipos referentes a microdentos

(Pamplona *et al.* 2004). Esse grupo é o principal item alimentar, tanto de formas adultas quanto jovens de várias espécies de tubarões ocorridas na Formação Pirabas.

Todas as formas de peixes ósseos identificados são de médio porte, como *Arius* (bagres marinhos em geral, gurijuba) e *Sphyræna* (barracuda), tomando as presas pouco prováveis de formas menores de tubarões. Outro gênero bastante representativo nos afloramentos, *Diodon* (baiacu espinhoso), é considerado uma presa pouco atrativa, sendo consumida apenas por *Galeocerdo* e preferencialmente entre os indivíduos menores (Lowe, 1996, Compagno, 1984).

Pelo menos 70% do conteúdo estomacal dos tubarões atuais do gênero *Carcharhinus*, é formado por peixes teleósteos (Wetherbee & Cortés, 2004; Wetherbee *et al.*, 1996), podendo se observar diferenças nas espécies de acordo com a fase ontogenética do animal (Ellis, 2003). Nos tubarões adultos do gênero *Sphyrma* quase 50% do seu conteúdo estomacal é formado por peixes ósseos, sendo a família principal Gobiidae (Bush, 2003).

Vale ressaltar que até o momento 5 morfotipos de teleósteos já foram reconhecidos, onde representantes da família Gobiidae possivelmente estão incluídos neste material, incrementado-se assim a lista de registros fossilíferos para o peixes ósseos na Formação Pirabas. Porém, esse número ainda deve ser considerado como subestimado, fazendo dessa a maior lacuna dentro da cadeia alimentar aqui proposta. Nas amostras retiradas ao longo do perfil estratigráfico (Fig. 6), observou-se uma forte associação entre os microdentos de teleósteos e microfósseis de tubarões.

A escassez desse grupo importante da comunidade de vertebrados da Formação Pirabas, pode ser resultado de processos tafonômicos. O predomínio de ambientes rasos de águas agitadas impossibilitou a preservação de ossos mais frágeis, como é o caso do esqueleto de peixes ósseos (Santos & Salgado, 1971). A temperatura proposta para o mar da Formação Pirabas entre 28 e 37°C (Urdinínea, 1977), facilitaria a flutuação das carcaças pelos gases bacterianos produzidos na decomposição, facilitando a flutuação e o carregamento para ambientes com maior energia (praia), causando a destruição do esqueleto (Costa *et al.*, 2004).

Em tubarões, o crescimento corporal significa mudança de hábito alimentar e a inclusão de presas maiores como item principal da sua dieta (Lowe *et al.*, 1996). Em *Galeocerdo*, os adultos passam a incluir presas encouraçadas, com isso tornando-se o principal predador de tartarugas marinhas (Compagno, 1984). Essa espécie além de ser um regulador populacional de tartarugas, também regula a ocupação de espaço por mamíferos aquáticos (Simpfendorfer *et al.* 2001; Lowe *et al.* 1996). Atualmente no oeste da Austrália, golfinhos tendem ocupar áreas mais rasas somente nos meses mais frios, quando a presença de tubarões tigras (*Galeocerdo*) é praticamente ausente (Heithaus & Dill, 2002). Até o momento, na Formação Pirabas a presença de outros grupos de mamíferos além de Sirênia, não foi registrada.

Mamíferos e os gêneros de tubarões encontrados na formação Pirabas, são encontrados em associações em diversas unidades Cenozóicas (Aguilera & Rodrigues de Aguilera, 2004; Goto & Kuga, 1984). A associação entre o gênero

Carcharodon e diferentes grupos de mamíferos é ainda duvidosa pelo fato de que apenas as formas adultas são estudadas, isto dificulta relações mais precisas de comportamento. Entretanto é evidenciado que *Carcharodon* apresenta uma correlação mais forte com odontocetos e misticetos (Purdy, 1996b), grupos de mamíferos não registrados na Formação.

Os registros do comportamento predatório em mamíferos são marcas e sulcos deixados nos ossos decorrentes da mordida de tubarões. Esse tipo de evidência é comum principalmente onde há presença de grandes predadores como *Carcharodon*, *Isurus* e *Galeocerdo* (Aguilera & Rodrigues de Aguilera, 2004; Domning & Thomas, 1987; Goto & Kuga, 1984).

Marcas de predação ainda não haviam sido registradas no material da Formação Pirabas, apesar do volume significativo de fragmentos ósseos (Costa *et al.*, 2004). A análise do material depositado na coleção do MPEG, referente a Sirênios e tartarugas, revelou três costelas, MPEG- 578-V, 659-V e 595-V e uma placa de tartaruga, MPEG-714-V, apresentando sinais de atividade predatória (Fig 25-A, B, C, D).

As marcas nesses exemplares são sulcos pouco profundos, numa disposição diagonal e com 1cm de comprimento em média. Estas feições são semelhantes as encontrados na região do Caribe em fragmentos ósseos de cetáceos e sirênios, atribuídas a *Carcharodon* (Aguilera & Rodrigues de Aguilera, 2004). A identificação de *Carcharodon* como o predador através de vestígios de mordidas nos

ossos não é tão simples, pois informações como marca de serrilhações, importante na determinação precisam ser preservadas (Purdy, 1996b).

Os fragmentos de costelas de sirênios e carapaça de tartaruga que possuem marcas predatórias apresentam-se bastante rolados, não possuindo características precisas para a identificação. Outrossim, como há a evidência de outros predadores em potencial, não se estabeleceu uma determinação direta do predador. Este material é proveniente do município de Salinópolis, em um afloramento na praia do Atalaia. Esta localidade é interpretada como sendo de ambiente estuarino com grandes áreas de gramíneas para pastagens de sirênios (Costa, *et al.*, 2004), tendo uma ocorrência de dentes de tubarões subordinada.

Foi registrado até o presente um único dente atribuído a *Carcharodon* para a localidade, confirmando a tendência da distribuição desses animais a partir da disponibilidade de presas (Purdy, 1996b) e da flexibilidade de ocupação de hábitat (Aguilera & Rodrigues de Aguilera, 2004). Outros grandes predadores como *Isurus* e *Galeocerdo* não possuem registros ainda confirmados na localidade, mas sabe-se que atualmente *Galeocerdo* costuma habitar áreas de gramíneas marinhas (Heithaus & Dill, 2002), utilizadas como alimentação de Sirênios (Domning, 2001).

A estrutura trófica da Formação Pirabas apresentada na Figura 26 pode ser comparada à descrita para um ambiente costeiro raso no Mioceno Inferior do Caribe (Aguilera & Rodrigues de Aguilera, 2004). Neste caso, apontam-se diferenças em alguns níveis tróficos que se encontram ainda “vazios” e possivelmente relacionado

pela falta de registro, conforme mencionado anteriormente. Outrossim, com um aumento do conhecimento sobre a diversidade de peixes ósseos através de técnicas de coleta e análise de estruturas microscópicas, principalmente dentes e otólitos, espera-se completar as lacunas desta relação entre predadores e presas de vertebrados da Formação Pirabas.

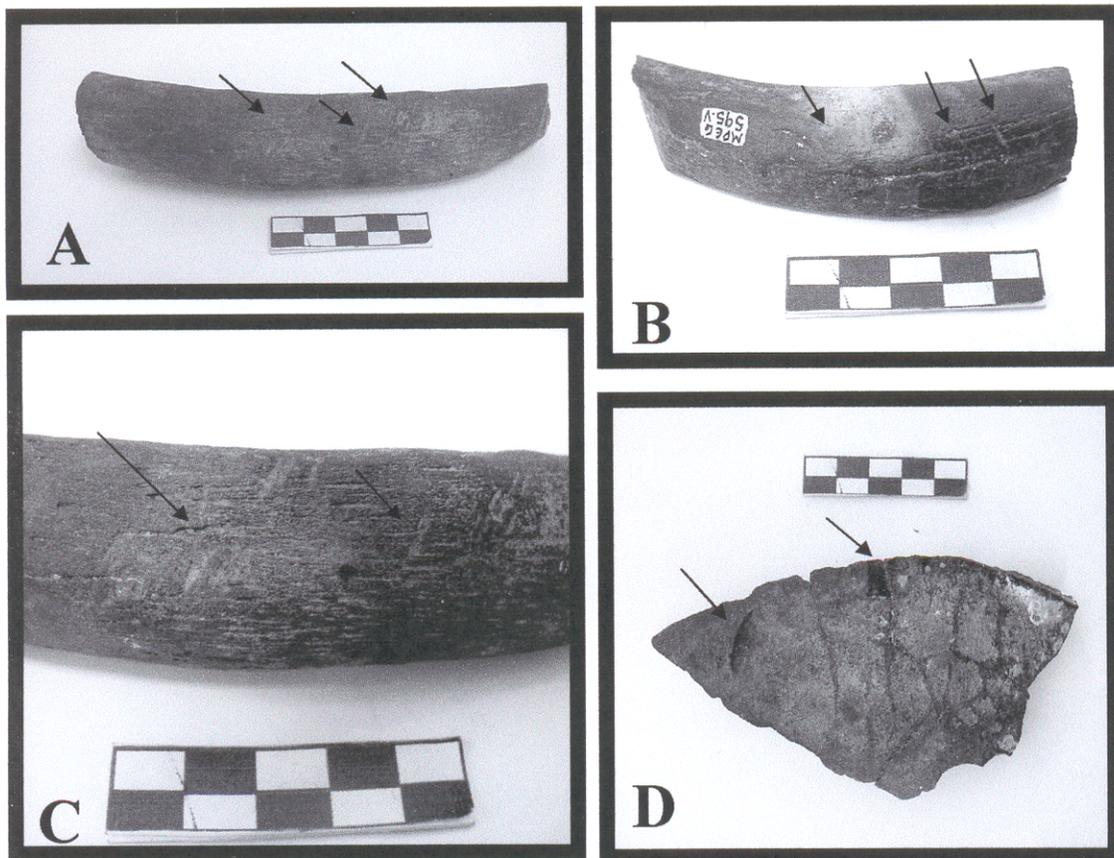


Figura 25. Fragmentos de vertebrados com sinais de predação. A-MPEG-659-V, Fragmento de costela de sirênio, setas mostrando as marcas de mordidas. B- Vista em detalhe. C-MPEG-595-V, Fragmento de costela de sirênio, setas mostrando de mordidas. D-MPEG-714-V, Fragmento de placa de Testudine, setas mostrando marcas de predação.

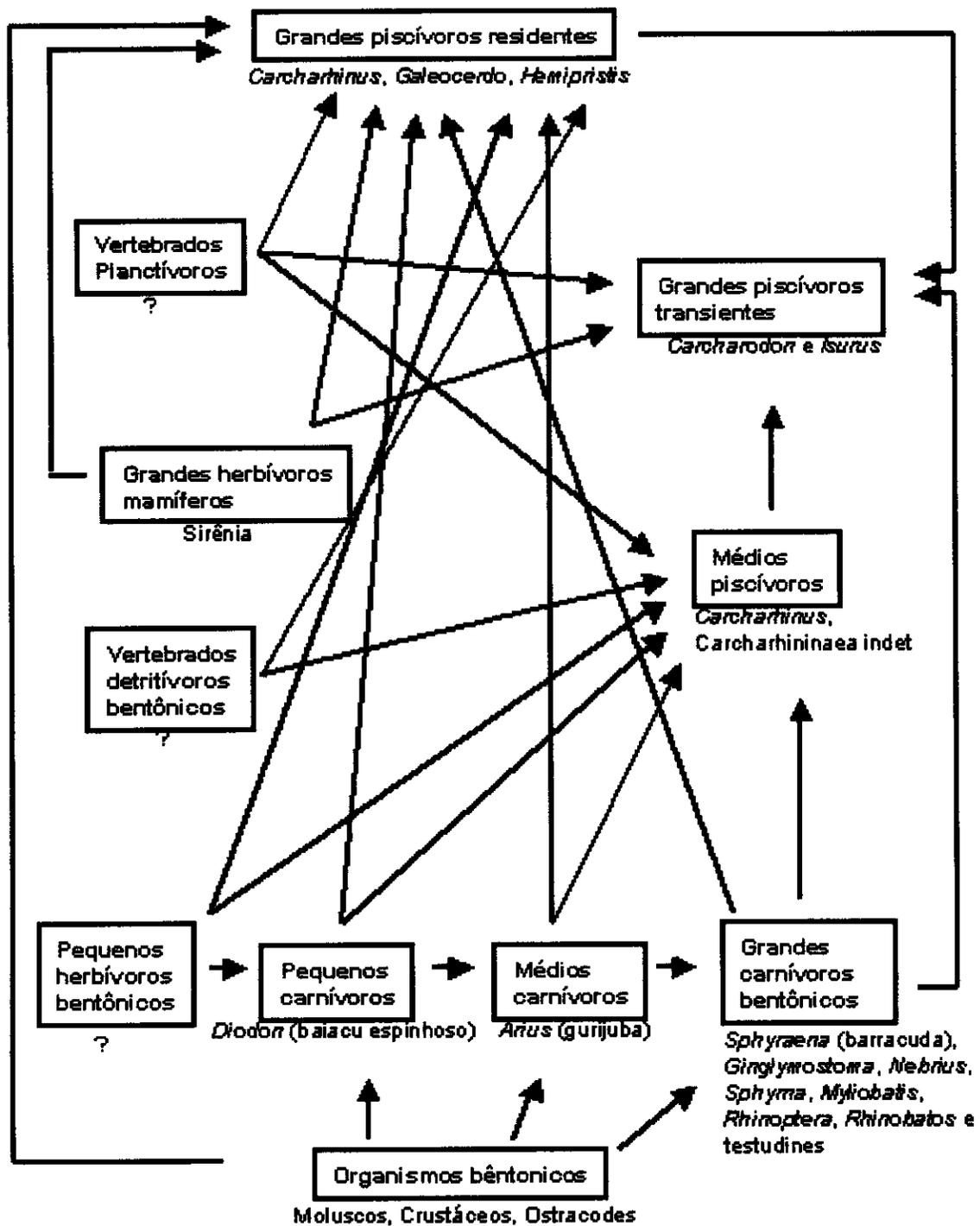


Figura 26. Modelo trófico sugerido para a Formação Pirabas, baseado em Aguilera & Rodrigues de Aguilera, 2004

5. CONCLUSÃO

- Em relação à lista das espécies de tubarões já existentes na Formação Pirabas, manteve-se um critério parcimonioso na identificação dos táxons, elevando espécies de categoria, por falta de caracteres diagnósticos precisos. A lista de tubarões encontrados na Formação Pirabas proposta foi:

Ordem Carcharhiniformes

Família Carcharhinidae

Subfamília Carcharhininae

Carcharhinus sp.1

Carcharhinus sp.2

Carcharhinus sp3

Carcharhinus priscus

Galeocerdo sp

Sphyrna magna

Carcharhininaea indet.

Subfamília Hemigaleinaea

Hemipristis serra

Ordem Lamniforme

Família Alopiidae

Subfamília Lamninaea

Carcharodon sp

Isurus sp

Ordem Orectolobiforme

Família Rincodotidae

Ginglymostoma serra

Nebrius obliquus

- A família Carcharhinidae foi a mais representativa com 7 das 11 espécies estabelecidas, sendo o gênero *Carcharhinus* o mais diverso com 4 espécie.
- A distribuição contínua dos micro-dentes e dos nove morfotipos de escamas ao longo dos horizontes estratigráficos, confirma a presença de tubarões em todos os ambientes deposicionais da Formação Pirabas, comportamento semelhante em equivalentes atuais.
- Assim como atualmente, a distribuição dos gêneros da Formação Pirabas durante o Mioceno foi ampla, apresentando ainda um grande intercâmbio faunístico fora dos limites da provincia paleobiogeográfica Caribeana delimitados para esse período.
- Uma análise intrínseca do papel que os tubarões exerciam na comunidade confirmou sua posição de topo na cadeia alimentar e grupo importante na regulação das populações, em especial de outros vertebrados.

Referências Bibliográficas

- Ackermann, F.L. 1976. *A Formação Pirabas, sua Evolução e Interpretação*. Belém, Imprensa Universitária do Pará, 79p.
- Agassiz, L. 1833-1843. *Recherches sur les Poissons fossiles*. Neuchâtel and Soleure, **3**, Viii + 390 + 32p.
- Ager, D.V. 1963. *Principles of Paleogeology: Na Introducion to the study of how and where animals and plants lived in the past*. 1^a ed. Estados Unidos, Mcgraw-Hill Book Company, p 371.
- Aguilera, O. & Rodrigues De Aguilera, D. 2004. Giant-toothed White Sharks and Wide-toothed Mako (Lamnidae) from the Venezuela Neogene: Their Role in the Caribbean, Shallow-water Fish Assemblage. *Caribbean Journal of Science*, **40** (3): 368-382.
- Aldridge, R.J. 1990. Extraction of Microfossils. *In*: D.E.G. Briggs; P.R. Crowther.(eds). *Paleobiology- A Synthesis*. Blackwell Scientific Publications, p. 502-504.
- Antunes, T.M. 1972. Faunules ichthyologiques oligo (?)__ Miocène de Guinée portugaise. *Rev. Fac. Ciênc., Univ. Lisboa, 2 sér., C (Ciênc. Natur.)*, **17**(1): 1-18
- Applegate, S.P. 1965. Tooth terminology and variation in sharks with special reference to the sand shark, *Carcharias taurus* Rafinesque. *Los Angeles County museum Contributions in science*, **86**:1-18, 5 figs.
- Applegate, S. & Espinosa-Arubarrena, L. 1996. The fóssil history of *Carcharodon* and its possible ancestor, *Cretolamna*: A study in tooth identification. *In*: A.P Klimley & D.G. Ainley. (eds) *The Biology of the white shark, Carcharodon carcharias*. Academic Press San Diego CA, p.19-36.

- Benton, M.J. 2000. Early fishes. *In*: M.J. Benton. (ed) *Vertebrate Paleontology*, Chapman & Hall, p. 37-73p.
- Blainville, H.M.D. 1816. Prodrome d' une nouvelle distribution systematique de regne animal. *Bulletin de Science de la Société Philomatique de Paris*, **8**: 113-124.
- Blob, R.W. & Fiorillo, A.R. 1996. The significance of vertebrate microfossil size and shape distributions for faunal abundance reconstructions: a Late Cretaceous example. *Paleobiology*, **22** (3): 422-435.
- Bourdon, J. & Heim, B. 2002. Extant Dentition. *World wide web eletronic publication*: <http://www.elasmo.com>, versão 2004.
- Briggs, J.C. 1995. *Global Biogeography. Developments in Paleontology and Stratigraphy*. 1^a ed . New York, Elsevier, 452 p.
- Bush, A. 2003. Diet and diel feeding periodicity of juvenile scalloped hammerhead sharks, *Sphyrna lewini*, in Kane'ohē Bay, O'ahu, Hawai'i. *Environmental Biology of Fishes*, **67**:1-11.
- Camargo, M. & Isaac, V. 2001. Os peixes estuarinos da região norte do Brasil: lista de espécies e considerações sobre a sua distribuição geográfica. *Boletim do museu Paraense Emílio Goeldi (Série Zoologia)*, **17**:133-157.
- Cappetta, H. 1986. Types dentaires adaptatifs chez les Sélaciens actuels et Post-Paléozoïques. *Paleovertebrata*, **16**(2): 57-76.
- Cappetta, H. 1987a. *Condrichthyes II, Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchs. BHandbook of Paleoichthyology 3B*. 1^a ed. New York, Gustav Fischer Verlag, 193 p.
- Cappetta, H. 1987b. Extinctions et renouveau fauniques chez les Sélaciens post-jurassiques. *Mém. Soc. Géol. France. N.S.*, **150**:113-131.

- Cappetta, H. 1970. Les sélaciens du Miocène de la région de Montpellier. *Paleovertebrata, Montpellier, mem. ext.*: 1-139.
- Carlson, J.K. 1999. Occurrence of neonate and juvenile sandbar sharks, *Carcharhinus plumbeus*, in the northeastern Gulf of Mexico. *Fishery Bulletin* **97**(2):387-391.
- Carroll, R. 1988. *Vertebrate Paleontology and Evolution*. 1^a ed. New York, W.H. FREEMAN & Co., 689 p.
- Castro, J.L., 1993. The shark nursery of Bulls Bay, South Carolina, with a review of the shark nurseries of the southeastern coast of the United States. *Environmental Biology Fish.* **38**:37-48.
- Chapman, F.A.L.S. & Pritchard, B. 1904. *Fossil fish from the Tertiaries of Australia*. Proceedings of the Royal Society of Victoria. **17**(1):267-298.
- Cigala-Fulgosi, F. & Mori, D., 1979. Osservazioni tassonomiche sul genere *Galeocerdo* (Selachii, Carcharhinidae) (Peron & Lesueur) nel Pliocene del Mediterraneo. *Bolletino della Società Paleontologica Italiana*, **18**(1): 117-132.
- Cione A. L. & Expósito, E., 1980. Chondrichthyes (pises) del "Patagoniano" S.L. de Astra, Golfo de San Jorge, Prov. De Chubut, Argentina. Su Significación Paleoclimática Y Paleobiogeográfica. *In: II CONGRESO ARGENTINO DE PALEONTOLOGIA Y BIOESTRATIGRAFÍA Y CONGRESO LATINOAMERICANO DE PALEONTOLOGIA*. 2, 1980, *Actas*, BUENOS AIRES, p. 275-290.
- Cocke, J. 2002. *Fossil Shark teeth of the world: A collector's guide*. 1^a ed. Estados Unidos, Lamna Books, 150p.
- Compagno, L.J.V. 1984. *Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date*. FAO species catalogue, **4**(1,2) 655 p.

- Compagno, L.J.V. 1988. *Sharks of the order Carcharhiniformes*. 1ª ed. New Jersey, Princeton University Press, 486p.
- Cope, E.D. 1867. An addition to the vertebrate fauna of the Miocene period, with a synopsis of the extinct Cetacea of the United States. *Proceedings Academic Natural Sciences of Philadelphia*, **19**:138-142.
- Costa, J.B.S.; Bemerguy, R.L.; Hasui, Y.; Borges, M.S.; Ferreira Junior, C.R.P.; Bezerra, P.E.L.; Costa, M.L. & Fernandes J.M.G. 1996. Neotectônica da região Amazônica: aspectos tectônicos, geomorfológicos e deposicionais. *Geonomos*, **4** (2): 23-44.
- Costa, S.A.F., Toledo, P.M. & Moraes-Santos, H.M. 2004. Paleovertebrados. In: D.F. Rossetti & A.M. Goes. (eds). *Neógeno da Amazônia Oriental*, MPEG, p. 135-166.
- Domning, D.P. 2001. Sirenians, seagrasses, and Cenozoic ecological change in the Caribbean. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, **166**: 27-50.
- Domning, D.P & Thomas, H. 1987. *Metaxytherium serresii* (Mammalia: Sirenia) from the Early Pliocene of Libya and France: A reevaluation of its morphology, phyletic position, and biostratigraphic and paleoecological significance. In: N.T Boaz; A. El-Amraoui; A.W. Gaziry; J. Heinzelin; D.D. Boaz. (eds). *Neogene paleontology and geology of Sahabi, Libya*. Alan R. Liss, p. 205-232.
- Dutra, T.L. 2004. Paleoeecologia. In: I. S. CARVALHO. (ed). *Paleontologia*. 3ª ed. Interciência, p. 235-245.
- Elder, R.L & Smith G.R. 1988. Fish Taphonomy and Environmental inference in Paleolimnology. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, **62**:577-592.
- Ellis, J.K. 2003. Diet of the Sandbar Shark, *Carcharhinus plumbeus*, in Chesapeake Bay and Adjacent Waters. The Faculty of the School of marine Science. Dissertação de Mestrado, 90p.

- Fernades, J.M.G. 1984. Paleoeecologia da Formação Pirabas, Estado do Pará. *In*: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 33, 1992. Anais, Rio de Janeiro, 1, p.330-340.
- Fernandes, J.M.G. & Távora, V.A . 1990. Estudo dos foraminíferos da Formação Pirabas procedentes do furo CB-UFPa-P1 (85), município de Capanema, Estado do Pará. *In*: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOIA, 36, Anais 1: 470-475.
- Ferreira, C.S. 1964. Contribuição à Paleontologia do Estado Pará.- Um novo Xancus da Formação Pirabas. VII-(Mollusca-Gastropdoa). *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, nova série, Geologia*, 10: 1-8.
- Ferreira, C.S. 1966. Características lito-paleontológicas da Formação Pirabas, Estado do Pará. *In*: Conferência das Guianas, 6, 1966. Anais, Belém, 41:101-111.
- Ferreira, C.S. 1977. Fáceis da Formação Pirabas (Mioceno Inferior): novos conceitos e ampliações. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 49, 353.
- Ferreira, C.S. & Cunha, O.R. 1957. Contribuição à Paleontologia do Estado do Pará. – Notas sobre a Formação Pirabas, com descrição de novos invertebrados fósseis. (Mollusca-Gastrópoda). *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, nova série, Geologia*, 2:1-60.
- Froese, R. & Pauly, D. 2004. Fish Base. World Wide Web Electronic Publication: <http://www.fishbase.org>
- Gaudin, T. J. 1991. A re-examination of Elasmobranch monophyly and Chondrichthyan phylogeny. *N.J.B. Geol. Paläont. Abh*, 182 (2):133-160.
- Gilbert,C.R. 1967. A revision of the hammerhead sharks (family Sphyrnidae). *U.S. National Museum Proceedings*, 119 (3539): 1-88.

- Góes, A. M.; Rossetti, D.F.; Nogueira, A .C.R. & Toledo, P.M. 1990. Modelo deposicional preliminar da Formação Pirabas no nordeste do Estado do Pará. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, série Ciências da Terra*, **2**: 3-15.
- Gomes, U.L. 1988. A dentição como um subsídio taxinômico dos Pleurotremata (Pisces, Chondrichthyes, Elasmobranchii). Programa de Pós-Graduação em Zoologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro. Dissertação de mestrado. 275p.
- Goto, M. & Kuga, N. 1984. *Fossil elasmobranches occurred with Desmostylians in Japan*. The Association for Geological Collaboration in Japan, Tokyo. Monograph 28: Desmostylians and their Paleoenvironment, 45-49.
- Gottfried, M. D., Compagno, L.J.V. & Bowman, S.C. 1996. Size and skeletal anatomy of the giant "Megatooth" Shark *Carcharodon megalodon*. In: A.P. Klimley & D.G. Ainley. (eds). *The Biology of the white shark, Carcharodon carcharias*. Academic Press San Diego CA, p 55-66.
- Gottfried, M. D., Doyle, P.S. & Riedel, W.R. 1984. Stratigraphic interpretations of pelagic sequences revised on the basis of ichthyoliths. *Micropaleontology*, **30** (4): 426-444.
- Gottfried, M. D. & Fordyce, R. E. 2001. An associated specimen of *Carcharodon angustidens* (Chondrichthyes, Lamnidae) from the Late Oligocene of New Zeland, with comments on *Carcharodon* interrelationships. *J. Vertebr. Paleontol.* **21**(4):730-739.
- Grady, J.E. 1970. Tooth development in sharks. *Archs.oral. Biol.* **15**: 613-619.
- Heithaus, M. R. & Dill, L. M. 2002. Food availability and tiger shark predation risk influence bottlenose dolphin habitat use. *Ecology*, **83**: 480-491.
- Hill, R. 1999. Making thin sections by hand. *World wide web eletronic publication: <http://www.lpl.arizona.edu/~rhill/fossil/thnsect.html>*. versão 14/08/03

- Holland, K.N., Wetherbee, B.M., Peterson, J.D. And Lowe, C.G. 1993. Movements and distribution of hammerhead shark pups on their natal grounds. *Copeia* **2**:495-502.
- Hubbell, G. S.1996. Using tooth structure to determine the evolutionary history of the white shark. In: A.P. Klimley & D.G. Ainley. (eds). *The Biology of the white shark, Carcharodon carcharias*. Academic Press San Diego CA, p 9-18.
- Ishiwara, Y. 1921. On some Fossil Shark-Teeth from the Neogene of Japan. *Sci. Rep. Tohoku. Imp. Univ*, **2**(5):61-74.
- Iturralde-Vinent, M., Hubbell, G. & Rojas, R. 1996. Catalogue of cuban fossil Elasmobranchii (Paleocene to Pliocene) and paleogeographic implications of their Lower to Middle Miocene occurrence. *The Journal of the Geological Society of Jamaica*, **31**:7-21.
- Jenkins, G.P., May, H.M.A., Wheatley, M.J. & Holloway, M.G. 1997. Comparisons of fish assemblages associated with sea grass and adjacent unvegetated habitats of Port Phillips Bay and Corner Inlet, Victoria, Australia, with emphasis on commercial species. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **44**:569-588.
- Johnson, G.D., Murry, P.A. & Storer, J.E. 1994. Recovery of Vertebrate Microfossil. *Proc. S.D. Acad. Sci.*, **73**:211-230.
- Joyce, W. N., Campana, S. E., Natanson, L.J., Kohler, N.E., Pratt, H.L. Jr. & Jensen, C.F. 2002. Analysis of Stomach Contents of the Porbeagle Shark (*Lamna nasus* Bonnaterre) in the Northwest Atlantic. *ICES Journal of Marine Science*. **59**:1263-1269.
- Jubb, R.A. & Gardiner, B.G. 1975. A preliminary catalogue of identifiable fossil fish material from southern Africa. *Annals of the South African Museum*, **67**(11): 381-440.

- Kajiura, S.M. & Tricas, T.C. 1996. Seasonal Dynamics of dental Sexual Dimorphism in the Atlantic Stingray *Dasyatis Sabina*. *The journal of Experimental Biology*, **199**:2297-2306.
- Kemp, N. 1991. Chondrichthyans in the Cretaceous and Tertiary of Australasia. In: P. Vickers-Rich; J.M. Monaghan; R.F. Baird & T.H. Rich. (eds) *Vertebrate Paleontology of Australasia*. Pioneer Design Studio, p. 498-519.
- Leriche, M. 1927. Les poissons de la Molasse suisse. *Memoires de la Société Paleontologique Suisse*, **46-47**: 1- 120.
- Leriche, M. 1942. Contribution a l'étude des faunes ichthyologiques marines des terrains tertiaries de la plaine cotière Atlantique et du centre des États-Unis. *Mém.Soc.Géol. De France*, T XX, **45** (8): 1-110.
- Leidy, J. 1877. Description of Vertebrate Remains, Chiefly from the phosphate beds of South Carolina. *Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, **2**(8):209-261.
- Linhares, A.P. & Ramos, M.I.F. 2004. Ostracodes Terciários da Formação Pirabas (Pará-Brasil): Um estudo preliminar de biofácies. *Paleontologia em destaque* **45**:18.
- Longbottom, A.E. 1979. Miocene shark's teeth from Ecuador. *Bull.Br.Mus.nat.Hist. (Geol.)* **32**(1):57-70.
- Lowe, C.G., Wetherbee, B.M., Crow, G.L. & Tester, A .L. 1996. Ontogenetic dietary shifts and feeding behavior of the tiger shark, *Galeocerdo cuvier*, in Hawaiian waters. *Environmental Biology of Fishes*, **47**:203-211.
- Maury, C.J. 1925. Fósseis terciários do Brasil com descrição de novas formas cretáceas. *Monografia do Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil*, **4**, 665p.

- Mayse, J.G. 1984. Higher elasmobranch phylogeny: a look at the evidence. *Zool. J. Linn. Soc.*, **82**: 33-54.
- Monsch, K.A. 1998. Miocene fish faunas the northwestern Amazonia basin (Colombia, Peru, Brazil) with evidence of marine incursions. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology* ,**143**:31-50.
- Mojetta, A. 1997. *Sharks- History and Biology of the Lords of the Sea*. 1st ed. London. Swan-Hill Press. 168p.
- Müller, J. & Henle, F.G.J. 1837. Gattungen der Haifische und Rochen nach einer von ihm mit Hr. Henle unternommenen gemeinschaftlichen Arbeit über die Naturgeschichte der Knorpelfische. *Bericht über die zur Bekanntmachung geeigneten Verhandlungen der Akademie Wissenschaften Berlin*, **1837**: 111-118.
- Müller, J. & Henle, F.G.J. 1838. On the Generic Characters of Cartilaginous Fishes. *Magazine of Natural History*. **2**:33-37, 88-91.
- Müller, J. & Henle, F.G.J. 1839-1841. *Systematische Beschreibung der Plagiostomen*. Xxii + 200. Berlin.
- Musick, J.A.; Harbin, M.M. & Compagno, L.J.V. 2004 Historical zoogeography of the selachii. In: J.C. Carrier, J.A. Musick & M.R. Heithaus (Eds). *Biology of Sharks and their Relatives*, Chemical Rubber Company Press, p. 33-78.
- Naylor, G.J.P & Marcus L.F. 1994. Identifying isolated shark teeth of the genus *Carcharhinus* to species: Relevance for tracking phyletic change through the fossil record. *American Museum Novitates*, **3109**: 1-53.
- Nelson, J.S. 1994. *Fishes of the World*. 3rd ed. United States, John Wiley & Sons Inc., 600 p.

- Pamplona Neto, C.S., Moraes-Santos, H.M., Toledo, P.M., Costi, H.T., Costa, S.A.F. & Cecim, S.F. Primeiro Registro de Microdentes de Peixes Ósseos na Formação Pirabas (Mioceno Inferior) Norte/ Nordeste do Brasil. *Paleontologia em Destaque*, **45**: 53.
- Petri, S. 1957. Foraminíferos miocênicos da Formação Pirabas. *Bol. Fac. Ciênc. Let., Univ. São Paulo*, **216** (16):1-78.
- Pough, F.H., Heiser, J.B. & William, N.M. 1999 Geografia e Ecologia na Era cenozóica. In: F.H. Pough; J.B. Heiser & N.M. William. (eds). *A Vida dos vertebrados*. 2ª ed., Editora Atheneu, p. 620-635.
- Probst, J. 1878. Beiträge zur Kenntniss der fossilen Fische aus der Molasse von Baltringen. *Jahr. Ver. Vaterl. Naturk. Württemberg*, **33**, 69-103.
- Purdy, R.W. 1996a. A Key to the common genera of Neogene shark teeth. National museum of Natural History. *World wide web eletronic publication: www.nmnh.si.edu/paleo/sharkteeth/*
- Purdy, R.W. 1996b. Paleoecology of fossil white sharks. In: A.P. Klimley & D.G. Ainley. (eds). *The Biology of the white shark, Carcharodon carcharias*. Academic Press San Diego CA, p 67-78.
- Purdy, R., J.H. Mcdellan, V.P. Schneider, S.P. Applegate, R. Meyer & R. Slaughter. 2001. The Neogene sharks, rays and bony fishes from Lee Creek Mine, aurora, North Carolina. *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, **90**:71-202.
- Rafinesque, S.C.S. 1810. Caratteri di alcuni novi generi e nuove specie di Animali e Piante della Sicilia com varie osservazioni sopra i medeseni. *Palermo*. 1-105p.
- Ramos, M.I.F., Távora, V.A., Pinheiro, M.P. & Baia, N.B. 2004. Microfósseis. In: D.F. Rossetti & A .M. Goes. (eds). *Neógeno da Amazônia Oriental*, MPEG, p.93-107.

- Raschi, W. & Tabit, C. 1992. Functional Aspects of Placoid Scales: A Review and Update. *Aust. J. Mar. Freshwater. Res.*, **43**:123-147.
- Rechisky E.L. & Wetherbee, B.M. 2003. Short-term movements of juvenile and neonate sandbar sharks, *Carcharhinus plumbeus*, on their nursery grounds in Delaware Bay. *Biology of Fishes.* **68**:113-128.
- Reif, W.E. 1980. Development of dentition and dermal skeleton in embryonic *Scylliorhinus canicula*. *Journal of Morphology* **166**: 275-288.
- Reif, W.E. 1982. Evolution of dermal skeleton and dentition in vertebrates. *Evol. Biol.*, **15**: 287-368.
- Reif, W.E. 1985a. Squamation and Ecology of Sharks. *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg*, **78**: 1-255.
- Reif, W.E. 1985b. Morphology and hydrodynamic effects of the scales of fast swimming sharks. *Fortschritte der Zoologie*, Band 30, 483:485.
- Reif, W.E. & Richter, M. 2001. Revisiting the lepidomorial and the odontode regulation theories of dermo-skeletal morphogenesis. *N. Jb. Geol. Palaont. Abh.*, **219**: 285-304.
- Reif, W.E. & Sature, C. 1987. Shark Biogeography: vicariance is not even half the story. *Neues Jahrbuch fur Geologie und Paläontologie*, **175**, 1- 17.
- Reif, W.E. & Tübingen, C.S. 1987. Shark biogeography: Vicariance is not even half the story. *N.Jb. Geol. Paläont. Abh.* **175**(1): 1-17.
- Richter, M., Viana, M.M.S. & Malabarba, M.C.S.L., 2004. Agnatos e Peixes. In: I. S. CARVALHO. (ed). *Paleontologia*. 3^a ed. Interciência, p. 733-761.
- Rossetti, D.F. 2001. Late Cenozoic sedimentary evolution in northeastern Pará, Brazil, within the context of sea level changes. *Journal of South American Earth Sciences*, **14**: 77-89.

- Rossetti, D.F. & Góes, A.M. 2004. Geologia. *In*: D.F. Rossetti & A .M. Goes. (eds). *Neógeno da Amazônia Oriental*, MPEG, p.13-52.
- Santos, A.F.F. & Távora, V.A. 2003. Estrutura Trófica do Paleomar de Pirabas (Mioceno inferior), Estado do Pará. *Paleontologia em Destaque nº 44*, Belém, p. 24-25.
- Santos, R.S. & Travassos, S. 1960. Contribuição à Paleontologia do Estado do Pará. Peixes fósseis da Formação Pirabas. *Monografia da divisão de Geologia e Mineralogia, Departamento Nacional da Produção Mineral*, **16**:1-35.
- Santos, R.S. & Salgado, M.S. 1971. Contribuição à Paleontologia do Estado do Pará.- Novos restos de peixes da Formação Pirabas. *Boletim do Museu paraense Emílio Goeldi, nova série, Geologia*, **16**:1-13.
- Schaeffer, B., 1977. Relationships of Fossil and living Elasmobranchs. *Amer. Zool.* **17**: 293-302.
- Shimabukuro, S. & Arai, M. 1999. A transgressão marinha miocênica no Brasil: considerações baseadas no estudo do Grupo Barreiras e da Formação Pirabas. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **71**(1):144.
- Shimada, K. 2002. Dental Homologies in Lamniforms Sharks (Chondrichthyes: Elasmobranchii). *Journal of Morphology*, **251**: 38-72.
- Shirai, S. 1996. Phylogenetic Interrelationships of neoselachians (Chondrichthyes: Euselachii). *In*: M.L.J. Stiassny, L.R. Parenti, & G.D. Johnson. (eds). *Interrelationships of Fishes*. Academic Press, p 9-32.
- Simpfendorfer, C.A. Goodreid, A.B. & Mcauley, R.B. 2001. Size, sex and geographic variation in the diet of the tiger shark, *Galeocerdo cuvier*, from Western Australian waters. *Environmental Biology of Fishes*, **61**:37-46.

- Sire, J.-Y. & Akimenko, M.-A. 2004. Scale development in fish: a review, with description of sonic hedgehog (shh) expression in the zebrafish (*Danio rerio*). *Int. J. Biol.*, **48**:233-247.
- Sire, J.-Y. & Huysseune, A. 2003. Formation of skeletal and dental tissues in fish: A comparative and evolutionary approach. *Bid. Rev.*, **78**:219-249.
- Smith, M.M. & Sanson, I. J. 1997. exoskeletal micro-remains of an Ordovician fish from the Harding Sandstone of Colorado. *Paleontology*, **40** (3): 645-658.
- Springer, V.G., 1964. A revision of the carcharhinid shark genera *Scoliodon*, *Ioxodon* and *Rhizoprionodon*. *U.S. National museum proc.*, **115** (3493) 559-632.
- Springer, V.G. & Gold, J.P. 1989. *Sharks in question. The Smithsonian Answer Book*. 1st ed. Washington, D.C. 187p.
- Stillwell, C.E. & Kohler, N.E. 1993. Food habits of the sandbar shark *Carcharhinus plumbeus* off the U.S. northeast coast, with estimates of daily ration. *Fish. Bull.* **91**:138-150.
- Távora, V.A. 1998. Ocorrência de uma nova espécie de ostracoda na Formação Pirabas (EoMioceno)-Estado do Pará. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, série Ciências da terra*, **10**:3-15.
- Távora, V.A, Miranda, V.F.O, Viegas, L.G.F. & Baia, N.B. 2004. Novos Registros de Crustáceos Decápodes do Cenozóico do Brasil. *Paleontologia em Destaque* **45**. No Prelo.
- Thies, D. & Reif, W.E. 1985. Phylogeny and Evolutionary Ecology of Mesozoic Neoselachii. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **169**:333-361.

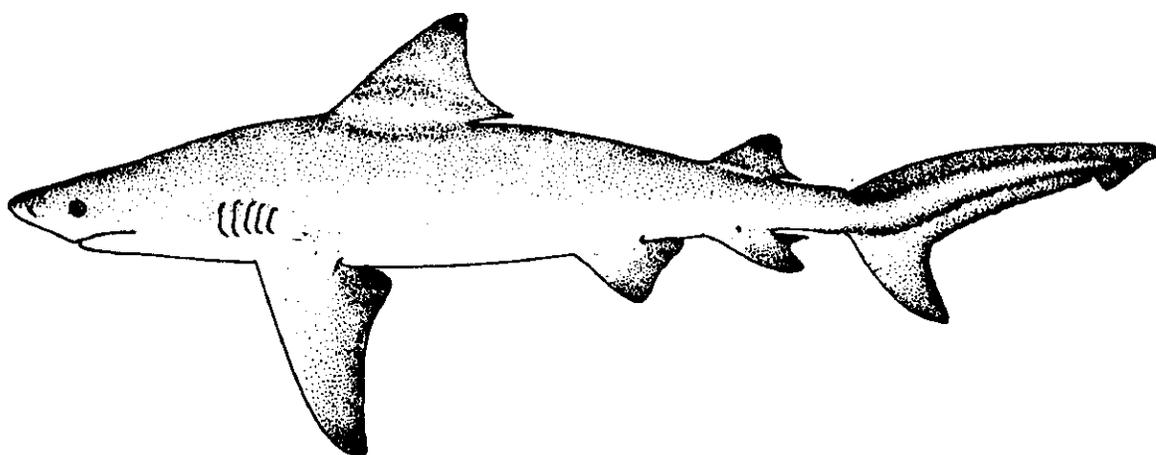
- Thies, D. 1995. Placoid Scales (Chondrichthyes: Elasmobranchii) from the late Jurassic (Kimmeridgian) of northern Germany. *Journal of Vertebrate Paleontology* **15**(3): 463-481.
- Tinoco, I.M. 1975. Estabelecimentos e desenvolvimento da província biogeográfica das índias Ocidentais. *Arq. Mus. Nac.*, **55**: 167-171
- Toledo, P.M. 1989. Sobre novos achados de Sirênios (*Sirenotherium pirabense* Paula Couto, 1967) na Formação Pirabas (Pará, Brasil). *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, série Ciências da Terra*, **1**:5-10.
- Toledo, P.M. & Domming, D.P. 1989. Fossil sirenia (Mammalia-Dugongidae) from the Pirabas Formation (Early Miocene), northern Brazil. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, série Ciências da Terra*, **1**(2): 119-145.
- Urdinínea, J.A. 1977. Aspectos geoquímicos e ambientais dos calcários da Formação Pirabas. Programa de Pós-graduação em Geologia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Tese de Doutorado, 198 p.
- Vilela, C.G. 2004. Foraminíferos. In: I. S. CARVALHO. (ed). *Paleontologia*. 3ª ed. Interciência, p. 267-284.
- Wetherbee, B.M., Crow, G.L. & Lowe, C.G. 1996. Biology of the Galapos shark, *Carcharhinus galapagensis*, in Hawai'i. *Environmental Biology of Fishes*, **45**: 299-310.
- Wetherbee, B.M. & Cortés, E. 2004. Food Consumption and Feeding Habits. In: J.C. Carrier, J.A. Musick & M.R. Heithaus. (eds) *Biology of Sharks and their Relatives*. Chemical Rubber Company Press, p. 223-242.
- Winkler, T.C. 1874. Deuxième mémoire sur les Dents de Poissons fossiles du terrain Bruxellien. *Extrait des Archives du Musée Teyler*, **4**(1): 16-48.

Woodring, W.P. 1966 The Panama land Bridge as a sea barrier. *Amer. Phil. Soc. Proc.*,
110, 425-433.

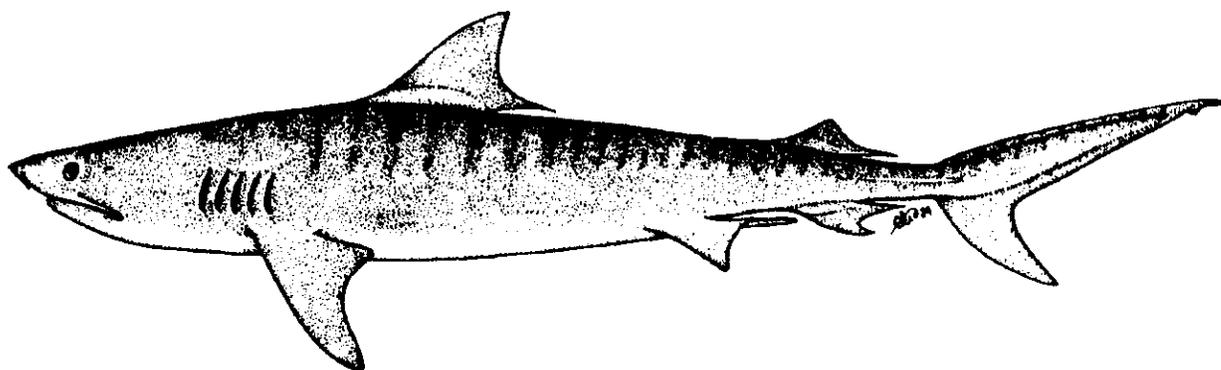
ANEXO 1

Representantes atuais dos gêneros identificados na Formação Pirabas. Retirados de Compagno (1984)

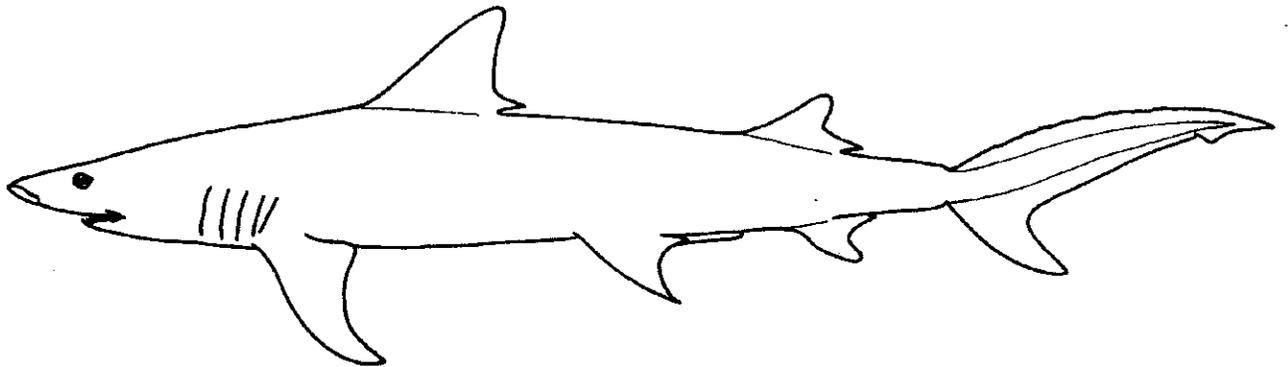
1. *Carcharhinus*



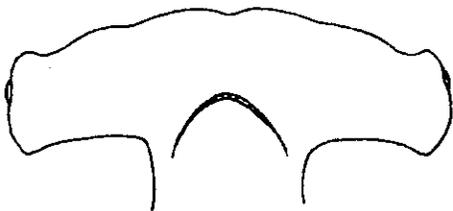
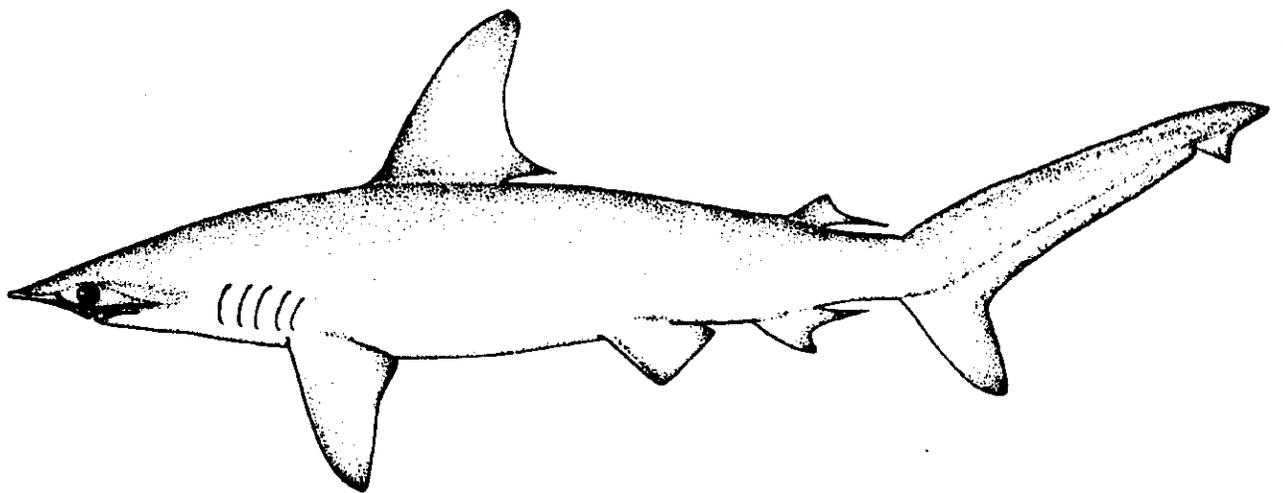
2. *Galeocerdo*



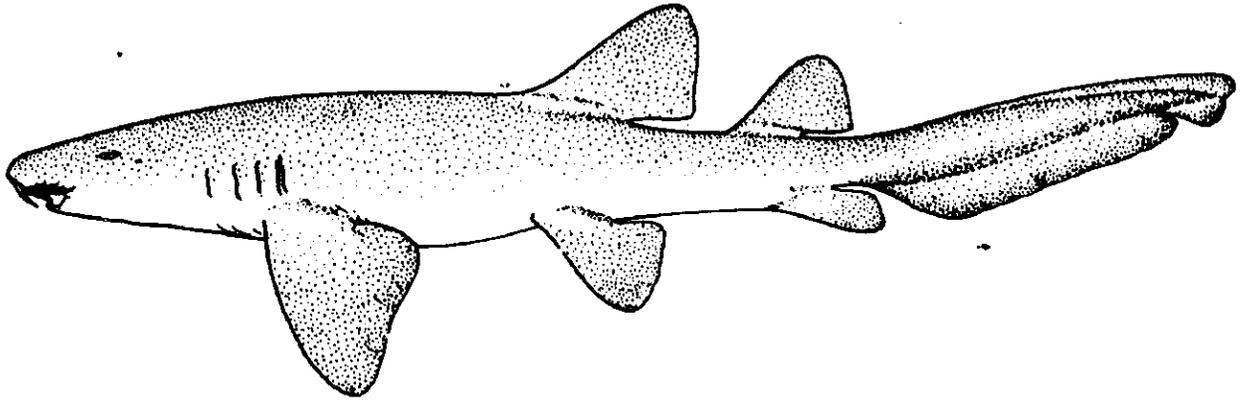
3. *Hemipristis*



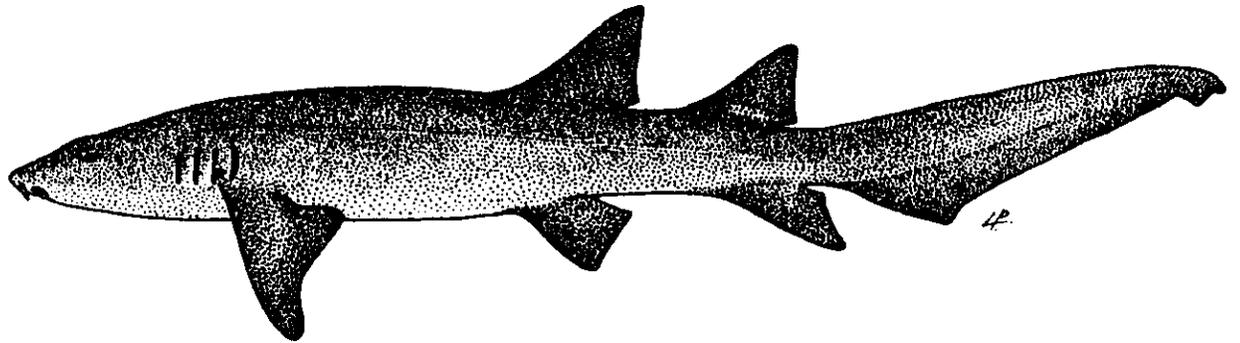
4. *Sphyrna*



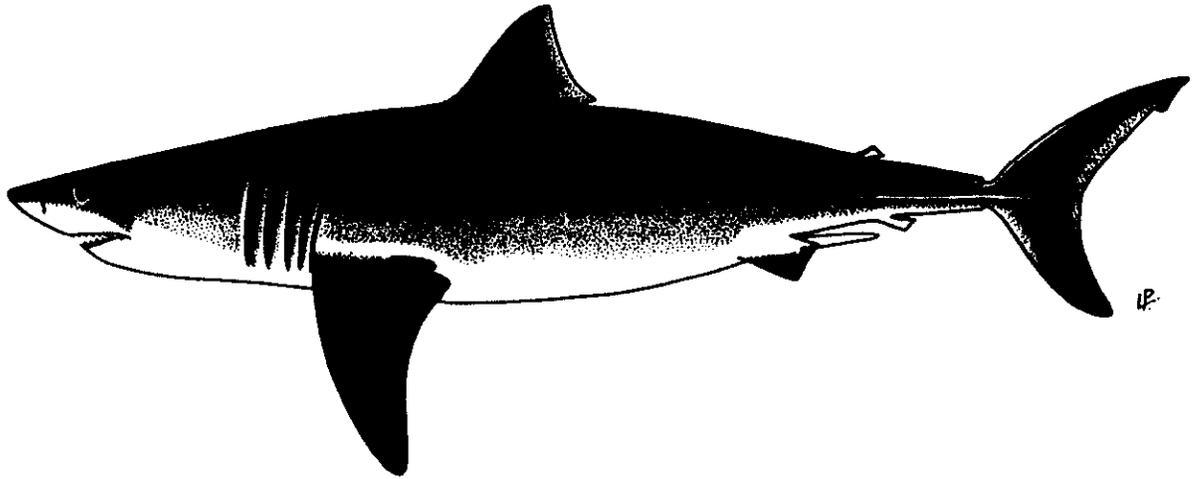
5. *Ginglymostoma*



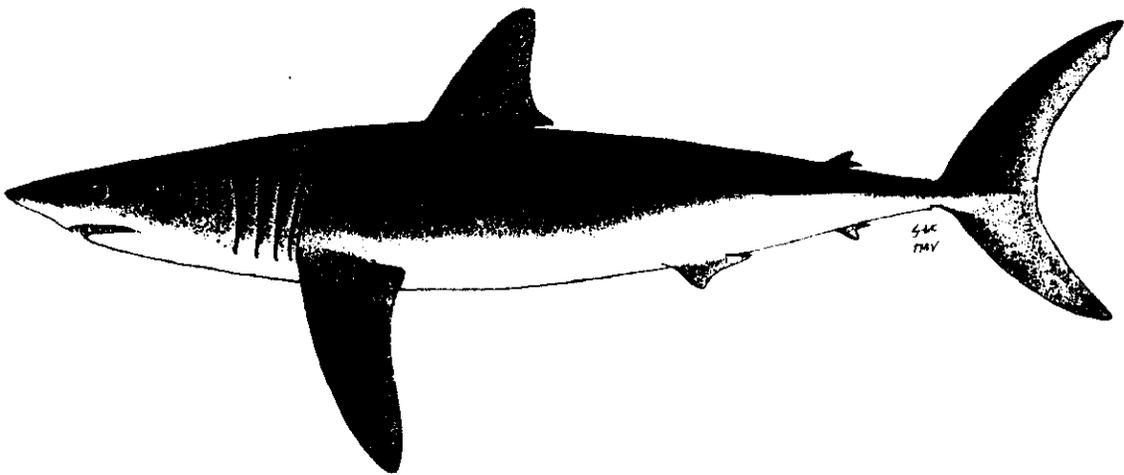
6. *Nebrius*



7. *Carcharodon*



8. *Isurus*



Modelo para citação bibliográfica (Revista Brasileira de Paleontologia)

Ao final do texto, ordenar as referências na ordem alfabética do sobrenome do primeiro autor, empregando os seguintes formatos:

Artigos e Periódicos

Costa, S. O . 1994. Estudo morfoestrutural ao microscópio óptico dos nanofósseis de *Chiasmolithus* (Familia Coccolithaceae) reconhecidos no intervalo Paleoceno/Eoceno Médio da Bacia do Espírito Santo. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **66** (2):145-165.

Drehmer, C.J. & Ribeiro, A . M. 1998. A temporal bone of na Otariidae (Mammalia, Pinnipedia), from the Late Pleistocene of Rio Grande de Sul, Brazil. *Revista Uiversidade Guarulhos, Geociências*, **3**(6):39-44.

Artigos de Publicações Seriadas

Price, L.I. 1953. *Os quelônios da formação Bauru, Cretáceo terrestre do Brasil Meridional*. Rio de Janeiro, Departamento Nacional da Produção Mineral/ Dvisão de Geologia e Mineralogia, 34p. (Boletim 147).

Vicalvi, M.A.; Kotzian S.C.B. & Forti-Esteves, I.R. 1977. A ocorrência de microfuna estuarina no quaternário da plataforma continental de São Paulo. *In: Evolução Sedimentar Holocênica da Plataforma Continental e Talude do Sul do Brasil, Rio de Janeiro, CENPES/DINTEP*, p. 77-97. (Série Projeto REMAC 2).

Dissertações e Teses

Morais, M.H.C. 1998. *Equinóides regulares da Formação Pirabas (Oligo-Mioceno), Pará, Brasil – Sistemática, Tafonomia e Paleoecologia*. Programa de Pós-

Graduação em geologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Dissertação de Mestrado, 69p.

Artigos Publicados em eventos

Dias-Brito, D. 1992. Ocorrências de calcíferas em depósitos carbonáticos do Atlântico Sul: impacto na configuração paleocenográfica do Tétis Cretácico. *In: SIMPÓSIO SOBRE AS BACIAS CRETÁICAS BRASILEIRAS*, 2, 1992. *Resumos expandidos*, Rio Claro, UNESP, p.30-34.

Livros

Taylor, T.N. & Taylor, E.L. 1993. *The Biology and Evolution of Fossil Plants*. 1^a ed. Nova Jersey, Prentice Hall, 982p.

Capítulos de livros

Ostrom, J.H. 1992. Dromaeosauridae. *In: D.B. Weishampel; P. Dodson & H. Osmólska. (eds) The Dinosauria*, University of California Press, p. 269-279.