



Universidade de Brasília
Instituto de Geociências
Programa de Pós-graduação em Geologia

Revisão taxonômica, sistemática e paleoecológica dos Gonorynchiformes e outros fósseis de vertebrados associados da Formação Quiricó, Grupo Areado, Cretáceo Inferior, Bacia Sanfranciscana, Brasil

Taxonomic, systematic, and paleoecologic review of Gonorynchiformes and other vertebrates from the Quiricó Formation, Areado Group, Lower Cretaceous, Sanfranciscana Basin, Brazil

Flávia Sibeles Foltran Fialho

Tese de Doutorado N° 222

Orientador: Prof. Dr. Dermeval Aparecido do Carmo

Co-Orientador: Prof. Dr. Rodrigo Miloni Santucci

Brasília, DF agosto de 2025



Universidade de Brasília

Instituto de Geociências

Programa de Pós-graduação em Geologia

Revisão taxonômica, sistemática e paleoecológica dos Gonorynchiformes e outros fósseis de vertebrados associados da Formação Quiricó, Grupo Areado, Cretáceo Inferior, Bacia Sanfranciscana, Brasil

Taxonomic, systematic, and paleoecologic review of Gonorynchiformes and other vertebrates from the Quiricó Formation, Areado Group, Lower Cretaceous, Sanfranciscana Basin, Brazil

Flávia Sibeles Foltran Fialho

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Geologia – Instituto de Geociências – IG da Universidade de Brasília – UnB como requisito parcial obrigatório para a obtenção do título de Doutora em Geologia.

Área de concentração: Bioestratigrafia e Paleoecologia.

Orientador: Prof. Dr. Dermeval A. do Carmo

Co-Orientador: Prof. Dr. Rodrigo Miloni Santucci

Comissão Examinadora:

Prof. Dr. Paulo Henrique Franco Lucinda (UFT – Universidade Federal do Tocantins);

Prof. Dr. George Mendes Taliaferro Mattox (Suplente UFSCar – Campus Sorocaba);

Prof. Dr. Ricardo Lourenço Pinto (IG/UnB);

Prof. Dr. Eduardo Bessa Pereira da Silva (Suplente FUP/UnB).

FF439r Foltran Fialho, Flávia Sibeles Foltran Fialho
Revisão taxonômica, sistemática e paleoecológica dos
Gonorynchiformes e outros fósseis de vertebrados associados
da Formação Quiricó, Grupo Areado, Cretáceo Inferior, Bacia
Sanfranciscana, Brasil / Flávia Sibeles Foltran Fialho
Foltran Fialho; orientador Dermeval Aparecido Do Carmo;
co-orientador Rodrigo Miloni Santucci. Brasília, 2025.
199 p.

Tese (Doutorado em Geologia) Universidade de Brasília,
2025.

1. Taxonomia. 2. Sistemática. 3. peixes fósseis. 4.
Tafonomia. 5. Formação Quiricó. I. Do Carmo, Dermeval
Aparecido, orient. II. Miloni Santucci, Rodrigo, co-orient.
III. Título.

AGRADECIMENTOS

Esta tese é fruto de uma ampla rede de apoiadores e colaboradores que, de diferentes formas, contribuíram para que ela se tornasse realidade. Antes de tudo, quero expressar minha gratidão à energia maior — que alguns chamam de Deus, e que para mim se manifesta como uma força interna que nos move em direção aos nossos propósitos mais profundos. Também agradeço às forças da natureza — à energia do interior da Terra, das águas, dos ventos, do fogo — e, sobretudo, à energia vital que nos sustenta e impulsiona. Independentemente dos nomes que damos aos nossos desejos e à maneira como se organizam no tempo e no espaço, sou imensamente grata por ter sido guiada por essa força. Agradeço ao desejo que me moveu a buscar ser uma profissional melhor, uma bióloga mais consciente, uma servidora mais dedicada ao Museu de Geociências e, finalmente, por me permitir realizar o sonho de me tornar uma paleontóloga de verdade.

Também não posso deixar de agradecer profundamente aos meus orientadores. Ao professor Dr. Dermeval Aparecido do Carmo, meu orientador, que me acolheu no Instituto de Geociências, em seu laboratório e em suas disciplinas, plantando em mim grandes sonhos e contribuindo diretamente para a formação da profissional que sempre aspirei ser. O professor Dermeval me ensinou muito além da paleontologia e, se hoje esta tese existe, é porque ele acreditou em mim. Por isso, meu sincero e emocionado agradecimento.

Mas uma pessoa como eu precisa de mais de um grande orientador — e por isso tive o privilégio de contar com dois. O professor Dr. Rodrigo Miloni Santucci foi essencial e imprescindível nesta trajetória. Esteve presente no cotidiano da pesquisa, nas grandes decisões e também nos desafios diários. Com dedicação incansável, orientou, apoiou, enfrentou dificuldades ao meu lado e me ensinou imensamente. A ele, e a todo o Laboratório de Paleontologia de Dinossauros e Afins – LAPADA, com quem convivi intensamente nos últimos dois anos, deixo meu profundo agradecimento por tanto aprendizado, leveza e pela alegria dos momentos compartilhados — todos simplesmente incríveis.

Aos colegas do Laboratório de Micropaleontologia, meu sincero agradecimento, em especial ao professor Ricardo Lourenço, pela orientação, apoio e confiança, e aos queridos Alexandre e Ceci, que se tornaram grandes amigos e parceiros ao longo desta jornada. Aos amigos e colegas do LAPADA — Patrícia, Ana Júlia, Gabriel, Matheus, Alex, Daniel, Joyce e todos os demais alunos do professor Rodrigo — minha gratidão pela convivência, pelas trocas e pelo apoio no dia a dia. Um agradecimento especial à minha amiga Patrícia Fabiana Rodrigues Costa, que gentilmente contribuiu com algumas ilustrações e com a reconstituição

paleoambiental deste trabalho, e à Luiza Madeira, pela valiosa colaboração nas ilustrações anatômicas do *Francischanos*. Foram dois anos de trabalho em conjunto que resultaram em lindas pranchas, fruto de muita dedicação, sensibilidade e talento.

Agradeço aos proprietários da Fazenda São José, no município de Presidente Olegário, Minas Gerais, por gentilmente permitirem a realização de coletas de fósseis em sua propriedade, contribuindo de forma fundamental para o desenvolvimento deste trabalho.

Agradeço também ao Instituto Nacional de Criminalística, em especial ao Laboratório de Geologia, pela valiosa contribuição nas análises geoquímicas realizadas para este trabalho. Meu agradecimento especial aos peritos criminais Caio Tadao, Michele e Bruno Pitanga, pelo apoio técnico, disponibilidade e colaboração ao longo do processo, e aos Laboratórios de Propriedades Físicas da Rocha, de Laminação, de Difractometria de Raios X e de Microsonda Eletrônica do Instituto de Geociências pela realização das análises geoquímicas e geofísicas que subsidiaram o desenvolvimento desta tese.

Agradeço aos curadores das coleções científicas visitadas e analisadas durante o desenvolvimento desta pesquisa. Ao curador da coleção paleontológica do Laboratório de Micropaleontologia do Instituto de Geociências da Universidade de Brasília (UnB), Lucas Antonieto, pela disponibilidade e apoio. À equipe responsável pela coleção de paleontologia do Laboratório de Dinossauros e Afins – LAPADA, da Faculdade UnB de Planaltina, sob a curadoria do professor Dr. Rodrigo Santucci. À coleção paleontológica do Museu de Geociências, também vinculado ao Instituto de Geociências da UnB, pela sua acessibilidade e importância científica. Agradeço ainda ao Museu da Terra (CPRM), localizado na cidade do Rio de Janeiro, em especial ao curador, Dr. Rafael Costa, pela oportunidade de acesso ao acervo paleontológico. Por fim, expresso minha gratidão ao Museu Americano de História Natural (AMNH), em Nova York, pela possibilidade de análise da coleção de peixes fósseis, sob a curadoria do Dr. John Maisey, com especial agradecimento à Alana Gishlick, que me ofereceu todo o suporte necessário durante minha visita à instituição.

Agradeço também ao Dr. Felipe Lima Pinheiro, da Universidade Federal do Pampa (Unipampa), pelo envio das fotografias do holótipo de *Ludodactylus sibbicki*, que foram de grande importância para o desenvolvimento desta pesquisa.

Agradeço aos professores do Instituto de Geociências da Universidade de Brasília pelo acolhimento e apoio ao longo desta trajetória. Em especial, à professora Paola Barbosa, ao professor Weliton, ao professor Elói, ao professor Ricardo Lourenço, à professora Júlia Curto e ao professor Adriano Domingos, Adriana Chatack, Detlef e Martino, e também aos professores do Campus UnB de Planaltina, Eduardo Bessa Pereira da Silva, Danilo Arruda

Furtado, Dulce Maria Sucena da Rocha, pelo incentivo constante e pelas contribuições diretas e indiretas que tornaram possível a realização deste trabalho.

Sou profundamente grata por ter sido recebida com tanto respeito e generosidade neste Instituto, no Museu de Geociências, e por hoje fazer parte desta equipe comprometida com a ciência e com a formação de pesquisadores. Agradeço a todos os colegas técnicos do Instituto de Geociências, em especial à Rivany, Cleriane, Alice, Tião, Marcos, Ana Cristina, Flávio, Mendes, Rafael, Vagney, Renato e, *in memoriam*, à Desirée Bittencourt, pelo apoio direto e indireto que me permitiu a realização deste trabalho.

Aos meus amigos Fernanda Mergulhão, Manuel e Onildo Marini, Teresinha Santana, Márcia Seabra Fialho, que, mesmo distantes por vezes devido ao tempo e à correria do dia a dia, sempre estiveram presentes com seu apoio constante. Ao Manuel, em especial, que acompanhou meus momentos de choro, desespero e todas as histórias inacreditáveis que, por alguma razão, só acontecem comigo — sua paciência e amizade, mesmo quando precisei me ausentar em prol deste projeto, só fortaleceram nosso laço, que já dura mais de 15 anos. E não poderia deixar de agradecer à minha melhor amiga e parceira — que às vezes quer me matar, mas que nos momentos mais afetuosos me oferece sua sabedoria fraterna e o privilégio de conviver com meus sobrinhos — minha irmãzinha, Dra. Paula Juliana Foltran Fialho. Incrivelmente, essa mulher, quatro anos mais nova que eu, sempre foi uma grande inspiração. À minha família, que mesmo com a distância e ausência imposta por esse projeto, soube compreender e respeitar esse sonho — só por isso já ajudaram mais do que muitas pessoas próximas.

Peço desculpas se, porventura, omiti o nome de alguém. Todos aqui representados — mestres, colegas, instituições, professores, chefes, amigos, familiares — sabem o valor de suas contribuições. A todos, o meu mais sincero agradecimento.

Este trabalho foi realizado com o apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001, e do Decanato de Pesquisa e Inovação da Universidade de Brasília.

Dedico esta tese à minha família: ao meu pai, Luiz Alfredo, minha mãe, Ivone Clara, meus irmãos, Alfredo e Paula, meus sobrinhos, Sofia, Theo, Ernesto, Katarina e Melissa, e também aos meus gatinhos Chuvisco e Blue. E, *in memoriam*, a Claudinha, Frajola, Tatá e Lua, que hoje brilham no céu dos gatinhos.

Sobre esta tese:

“Good morphology lasts forever, whereas today’s matrix and the cladograms it yields will soon be superseded.”

Colin Patterson (1998).

E todo o resto...

“Justo a mim coube ser eu! ”

Mafalda (Criado por Quino, 1964).

RESUMO

A Formação Quiricó, integrante da Bacia Sanfranciscana, configura-se como um importante “parque paleontológico” brasileiro, cujo interesse científico tem crescido significativamente nas últimas décadas em função da sua notável diversidade fossilífera. Entre os registros mais expressivos destacam-se plantas, ostracodes, crocodiliformes, dinossauros, pterossauros e, de forma predominante, o peixe Gonorynchiformes *Francischanos moraesii*. Esta tese está organizada em uma introdução e três capítulos. A introdução geral, traz o contexto geológico, paleontológico e histórico dos estudos sobre fósseis na Formação Quiricó. O primeiro capítulo descreve detalhadamente a anatomia de *F. moraesii*, complementando informações já publicadas desde sua descrição original e revisões posteriores, com novos dados sobre ontogenia e estruturas anatômicas até então inéditas. Também foi reavaliada a posição filogenética da espécie, empregando diferentes parâmetros para identificar possíveis inconsistências nas análises anteriores e interpretações morfológicas. O segundo capítulo concentra-se na caracterização tafonômica, descrições petrográficas e interpretação paleoecológica de exemplares provenientes de folhelhos papiráceos da Fazenda São José. Foram realizadas análises de lâminas petrográficas, microtomografia computadorizada de alta resolução e espectroscopia de quebra induzida por laser (LIBS). Os resultados indicaram que *F. moraesii* provavelmente se alimentava de insetos, fornecendo subsídios para reconstruir o ambiente lacustre de baixa energia que caracterizou o Aptiano na região. Por fim, o terceiro capítulo descreve um novo fóssil associado ao mesmo nível estratigráfico dos folhelhos estudados, incluindo um dente de pterossauro Ornithocheiriformes, ocorrência inédita para essa unidade geológica. Este material foi objeto de um artigo já aceito para publicação nos *Anais da Academia Brasileira de Ciências (Annals of the Brazilian Academy of Sciences)*, enquanto os demais manuscritos resultantes desta pesquisa serão submetidos após a defesa desta tese. Este estudo amplia significativamente o conhecimento sobre anatomia, sistemática, tafonomia e paleoecologia de Gonorynchiformes, com destaque para *F. moraesii*, e dos depósitos lacustres da Formação Quiricó, contribuindo para a compreensão das interações entre organismos, processos de fossilização e condições paleoambientais do Cretáceo Inferior, reforçando o papel desta unidade como um dos mais relevantes registros fossilíferos lacustres da América do Sul.

Palavras-chave: *Francischanos moraesii*; tafonomia; paleoecologia; anatomia; sistemática; microtomografia; espectroscopia LIBS; peixes fósseis, pterossauros.

ABSTRACT

The Quiricó Formation, a unit of the Sanfranciscana Basin, constitutes a significant Brazilian “paleontological park,” whose scientific interest has grown remarkably in recent decades due to its notable fossil diversity. The most prominent records include plants, ostracods, crocodylomorphs, dinosaurs, pterosaurs, and, predominantly, the gonorynchiform fish *Francischanos moraesii*. This thesis is structured into an introduction and three chapters. The general introduction provides the geological, paleontological, and historical context of studies within the Quiricó Formation. Chapter 1 describes in detail the anatomy of *F. moraesii*, supplementing previously published information from its original description and subsequent revisions with novel data on ontogeny and hitherto undescribed anatomical structures. The phylogenetic position of the species was also reassessed with the aid of different parameters to identify potential inconsistencies in earlier analyses and morphological interpretations. The Chapter 2 focuses on the taphonomic characterization, petrographic description, and paleoecological interpretation of specimens unearthed from papery shales of the São José Farm. Petrographic thin-section analysis, high-resolution computed microtomography (μ CT), and Laser-Induced Breakdown Spectroscopy (LIBS) were performed. The results suggested that *F. moraesii* likely fed on insects, providing evidence to reconstruct the low-energy lacustrine environment that characterized the Aptian in this region. Finally, the Chapter 3 describes a new fossil in the same stratigraphic level assigned to an Ornithocheiriformes pterosaur tooth, comprising the first occurrence for this geological unit. This material has already been published in the *Annals of the Brazilian Academy of Sciences*, while the remaining manuscripts resulting from this research will be submitted following the defense of this thesis. This study significantly expands the knowledge of the anatomy, systematics, taphonomy, and paleoecology of Gonorynchiformes, with a focus on *F. moraesii*, and of the lacustrine deposits of the Quiricó Formation. It contributes to understanding the interactions between organisms, fossilization processes, and paleoenvironmental conditions of the Lower Cretaceous deposits of the Quiricó Formation, reinforcing this unit role as one of the most relevant lacustrine fossil records in South America.

Keywords: *Francischanos moraesii*; taphonomy; paleoecology; anatomy; systematics; microtomography; LIBS spectroscopy; fossil fishes; pterosaurs.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

CAPÍTULO I

Figura 1	Mapa geológico da área de estudo e localização do ponto de coleta, situado às margens do rio São José, no município de Presidente Olegário, Formação Quiricó (Grupo Areado), Minas Gerais, Brasil (Fialho et al. 2025), com modificações.	32
Figura 2	Medidas realizadas nos espécimes de <i>Francischanos moraesii</i> (Silva-Santos, 1955), Formação Quiricó, Bacia Sanfranciscana, Brasil - ca comprimento da cabeça; TL – comprimento total; cmax – comprimento da maxila superior; cnadc - comprimento da nadadeira caudal; dedf – distância do olho até a origem da nadadeira dorsal; do – diâmetro do olho; mac – maior altura do corpo; sl – comprimento rostral. Escala 1 cm.	37
Figura 3	<i>Francischanos moraesii</i> (Silva-Santos, 1955): Reconstrução do esqueleto com anatomia atualizada. Escala 10 mm.	43
Figura 4	Crânio de <i>Francischanos moraesii</i> (Silva-Santos, 1955) em vista lateral ilustrando várias condições de preservação. A , MAF 558 vistas lateral esquerda (Escala: 5 mm); B , MAF 612 laterais-direito direitos (Escala 2 mm); C , MAF 753 laterais esquerdos (Escala: 5 mm) e D , MAF 572 laterais esquerdos (Escala: 5 mm). BR , raios branquiestegais; Den , dentário; Ect , ectopterigóide; End , endopterigóide; Fro , frontal; Hyo , hiomandíbula; Iop , Interopérculo; Max , maxila; Met , metapterigóide; mn. sens. can , canal sensorial mandibular; Op , opérculo; Pmax , premaxila; Pop , Preopérculo; Psph , paraesfenóide; Pto , pterótico; Qua , quadrado; Soc , supraoccipital; Sop , subopérculo; Sorb , supraorbital; Supra. c. , canal supraorbital.	44
Figura 5	Reconstrução do crânio de <i>Francischanos moraesii</i> (Silva-Santos, 1955). Baseada em vários exemplares diferentes) em vista lateral esquerda, abreviações de acordo com Dietze, 2007 (com atualizações): AnAr , angulo-articular; Apal , autopalatino; BR , raios branquiestegais; Den , dentário; Ect , ectopterigóide; End , endopterigóide; Fro , frontal; Hyo , hiomandíbula; Io 4 , infraorbital 4; Io 5 , infraorbital 5; Iop , interopérculo; Max , maxila; Mes , mesetmóide Met , metapterigóide; mn. sens. can , canal sensorial mandibular; Op , opérculo; Pmax , premaxila; Pop , preopérculo; Psph , paraesfenóide; Qua , quadrado; Ret , retroarticular; Soc , supraoccipital; Sop , subopérculo; Sorb , supraorbital; Sym , simplético; Syn , sínfise - (Cintura peitoral: Cle , cleitro e Scle , supracleitro). Escala: 5 mm,	45
Figura 6	Anatomia do osso frontal de <i>Francischanos moraesii</i> (Silva-Santos, 1955), em vista dorsal, MAF 572: A) Figura do frontal evidenciando as suturas e B) Ilustração do frontal destacando as seguintes estruturas: Fro , frontal; irf.s. , sutura interfrontal; Sorb , supraorbital; Supra.c , canal supraorbital. Escala 1mm.	47

Figura 7	Crânio de <i>Francischanos moraesii</i> (Silva-Santos, 1955), seta aponta detalhes das estruturas: Fro , frontal; Par , parietal Pto , pterótico; MAF 572, em vista lateral esquerda (Escala: 2 mm).	48
Figura 8	Anatomia do crânio de <i>Francischanos moraesii</i> (Silva-Santos, 1955), em vista lateral. A) Esquema do crânio, evidenciado as estruturas anatômicas DGM 593-P (holótipo) vista lateral direita; BR , raios branquiostegais; Den , dentário; Fro , frontal; Hyo , hiomandibular; Iop , interopérculo; Max , maxila; Mes , mesetmóide; Met , metapterigóide; Op , opérculo; Par , parietal; Pmax , premaxila; Pop , preopérculo; Psph , paraesfenóide; Qua , quadrado; Sop , subopérculo; Sym , simplético - (Cintura peitoral: Cle , cleitro). B) Foto do crânio em vista lateral direita. Escala 2 mm.	50
Figura 9	Anatomia do aparelho bucal de <i>Francischanos moraesii</i> (Silva-Santos, 1955), em vista lateral. A) Esquema do aparelho bucal, evidenciado as estruturas anatômicas DGM 596-P (Parátipo) vista lateral esquerda. B) Foto do aparelho bucal em vista lateral esquerda. Den , dentário; Max , maxila; Pmax , premaxila. Escala 1 mm.	52
Figura 10	<i>Francischanos moraesii</i> (Silva-Santos, 1955), em vista lateral. As setas brancas indicam, respectivamente de cima para baixo, as estruturas endopterigóide e ectopterigóide no espécime MAF 558. Escala: 0,2 mm	57
Figura 11	Vértex de <i>Francischanos moraesii</i> (Silva-Santos, 1955). NS , espinho neural; HS espinho hemal; NA , arco neural; Rb , costelas; VC centrum vertebral; (A) Esquema das vertebra setas aponta as costelas e os espinhos neurais; (B) Seta aponta para o centrum vertebral e (C) Esquema mostrando dos espinhos hemal e neural. Exemplos: DGP 593-P (holótipo) vista lateral direita (D) MAF 572 (E), 558 (F). Escala: 0,5 mm.	59
Figura 12	Costelas de <i>Francischanos moraesii</i> (Silva-Santos, 1955). (A) Fotografia das costelas. (B) Ilustração indicando, por meio de seta, a posição das costelas (Rb.). Exemplo DGP 593-P (holótipo). Escala = 1 cm.	60
Figura 13	Anatomia espinhos de <i>Francischanos moraesii</i> (Silva-Santos, 1955). Exemplo: DGP593-P (holótipo). En , epineural; Ep , epipleural; HA , arco hemal; HS , espinho hemal; NA . arco neural; NS , espinho neural; V , vértebra. Escala. 0,5 mm	61
Figura 14	Nadadeira dorsal de <i>Francischanos moraesii</i> (Silva-Santos,1955), exemplo MAF 558. A) Nadadeira dorsal em vista lateral esquerda. B) Esquema da nadadeira dorsal em vista lateral esquerda. DoR , raios da nadadeira dorsal; DRd , radial distal; PMRd , radial médio-proximal. Escala 2 mm.	62
Figura 15	Nadadeira peitoral de <i>Francischanos moraesii</i> (Silva-Santos, 1955), espécime MAF 558. (A) Nadadeira peitoral em vista ventrolateral. (B) Esquema da nadadeira peitoral: os ossos pontilhados representam os elementos da nadadeira esquerda em vista ventrolateral, enquanto os ossos em branco ilustram os elementos da nadadeira direita em vista medial. Cor , coracóide; PecR , raios da nadadeira peitoral; PecRD , radial da nadadeira peitoral; Sca , escápula. Escala: 2 mm.	63

Figura 16	Nadadeira pélvica de <i>Francischanos moraesii</i> (Silva-Santos, 1955), MAF 558. (A) Foto da nadadeira pélvica em vista ventrolateral. (B) Esquema da nadadeira pélvica: os ossos pontilhados representam os elementos em vista ventro-lateral da nadadeira esquerda, os ossos em branco representam os elementos da nadadeira direita em vista medial. Bpt , basipterígio; PvLatRd , radial lateral da nadadeira pélvica; PvR , raios da nadadeira pélvica. Escala: 1 mm.	64
Figura 17	Anatomia da nadadeira pélvica de <i>Francischanos moraesii</i> (Silva-Santos, 1955), espécime DGM 593-P (holótipo). Esquema da nadadeira pélvica com os elementos, Bpt , basipterígio; PvRd , radial da nadadeira pélvica; PvR , raios da nadadeira pélvica. Escala 5 mm.	65
Figura 18	Nadadeira anal de <i>Francischanos moraesii</i> (Silva-Santos, 1955), espécime MAF 572. (A) Nadadeira anal vista lateral esquerda. (B) Esquema da nadadeira anal em vista lateral esquerda. AnR , raios da nadadeira anal; DRd , radial distal; PMRd , radial-médio proximal. Escala 2 mm.	67
Figura 19	Nadadeira caudal de <i>Francischanos moraesii</i> (Silva-Santos, 1955). Espécime MAF 572, em vista lateral esquerda. CdR , raios da nadadeira caudal; Dia , diastema; DPR , raios procorrentes dorsal; Ep1 , epural 1; Ep2 , epural 2; H , hipural; PH , parahipural; PCdR , raios principais da nadadeira caudal; Pu1 , 1º centro pré-ural; Pu2 , 2º centro pré-ural; Pu3 , 3º centro pré-ural; Pu2HA+HS , arco e espinho hemal do 2º centro pré-ural; Pu3HA+HS , arco e espinho hemal do 3º centro pré-ural; Pu2NA+NS , arco neural e espinho do 2º centro pré-ural; Pu3NA+NS , arco neural e espinho do 3º centro pré-ural; U1 , centro ural 1; U2 , centro ural; Un1 , uroneural 1; Un2 , uroneural 2; VPR , raios procorrentes ventrais. Escala 1 cm.	68
Figura 20	<i>Francischanos moraesii</i> (Silva-Santos, 1955). A) Esqueleto caudal em vista lateral direita do exemplar DGM 593-P (holótipo), evidenciando as hipurais (H). B) Esquema das hipurais (H) em vista lateral esquerda espelhada do exemplar DGM 600-P (parátipo). Escala: 2 mm.	70
Figura 21	<i>Francischanos moraesii</i> , (Silva-Santos, 1955). A) Foto em detalhe da nadadeira caudal MAF 572. B) Foto em detalhe da nadadeira caudal DGM 593-P (holótipo). C) Foto em detalhe da nadadeira caudal DGM 600c-P. D) Foto em detalhe da nadadeira caudal MAF 753. Escala 1 mm.	71
Figura 22	<i>Francischanos moraesii</i> , (Silva-Santos, 1955). A) Estruturas do esqueleto caudal do espécime MAF 572 (Juvenil) mostrando as urais 1 e 2 separadas e uma pequena vértebra. B) Estruturas do esqueleto caudal do espécime MAF 753 (adulto). U , ural; PI , pleurocelo.	72
Figura 23	Escamas de <i>Francischanos moraesii</i> (Silva-Santos, 1955), região abdominal MAF 753. Escala 1 cm. A, foto das escamas e B, esquema mostrando as marcas elevadas na superfície da escama.	73
Figura 24	Distribuição do comprimento total (TL) de <i>Francischanos moraesii</i> (Silva-Santos, 1955), abrangendo valores entre 13,5 mm e 75,33 mm, com média de 27,45 mm, obtidos a partir da amostra analisada.	74
Figura 25	Relação entre a variação do comprimento total (TL) e o comprimento do crânio (CC) em <i>Francischanos moraesii</i> (Silva-Santos, 1955).	75

Figura 26	Relação entre o comprimento total (TL) e o comprimento do corpo, excluídos a cabeça e a nadadeira caudal, em <i>Francischanos moraesii</i> (Silva-Santos, 1955).	76
Figura 27	Relação entre o comprimento total (eixo x) e a distância da margem posterior da órbita até a origem da nadadeira dorsal (eixo y) em <i>Francischanos moraesii</i> (Silva-Santos, 1955).	77
Figura 28	Relação entre o comprimento total (TL) e o comprimento da nadadeira caudal em <i>Francischanos moraesii</i> (Silva-Santos, 1955).	78
Figura 29	Filogenia dos Gonorynchiformes baseada na matriz de Grande et al. (2010), modificada e revisada com a inclusão de novos táxons e utilização de caracteres ordenados e atualizados, com 33 táxons, 133 caracteres e comprimento de 346 passos. Árvore calibrada de acordo com o registro fóssil.	81
Figura 30	Suporte de Bremer e <i>Bootstrap</i> . Única árvore resultante da análise incluindo todos os táxons, com 33 táxons e 346 passos. Os valores do suporte de Bremer associados a cada nó estão em negrito. Os valores de <i>Bootstrap</i> representam as porcentagens de recuperação para os grupos com mais de 50% de frequência. Os clados não numerados têm valor de suporte de Bremer igual a zero e/ou <i>Bootstrap</i> com frequência inferior a 50%.	82
Figura 31	<i>Francischanos moraesii</i> (Silva-Santos, 1955): Reconstituição. Ilustração: Luísa Torres Madeira. Escala 10 mm.	83
Figura 32	Testes de exclusão de táxons previamente inseridos no grupo externo (A-F) e de táxons incompletos (G-L). Árvores em A-C e G-I foram obtidas com caracteres ordenados e em D-F e J-L com todos os caracteres não-ordenados. Para todas as topologias são fornecidos o número de MPTs, número de passos e número de táxons incluídos. Para os resultados com mais de uma MPT, o cladograma de consenso estrito é utilizado. A, análise usada como hipótese de trabalho com todos os 33 táxons incluídos e 10 caracteres multiestado ordenados. B, exclusão de <i>Diplomystus</i> . C, exclusão de <i>Brycon</i> e <i>Opsariichthys</i> . D-F, mesma análise feita em A-C, mas com todos os caracteres considerados como não-ordenados. G, exclusão apenas do táxon mais incompleto da análise (<i>Vango fahiny</i> , 84% de <i>missing data</i>). H, exclusão dos táxons com mais de 60% de <i>missing data</i> (<i>Vango fahiny</i> , <i>Halecopsis insignis</i> e <i>Erfoudichthys rosae</i>). I, exclusão dos táxons com mais de 50% de <i>missing data</i> (<i>Vango fahiny</i> , <i>Halecopsis insignis</i> , <i>Erfoudichthys rosae</i> , <i>Sapperichthys chiapanensis</i> e <i>Lecceichthys spinosus</i>). J-L, mesma análise feita em G-I, mas com todos os caracteres considerados como não-ordenados.	89

CAPÍTULO 2

Figura 33	Mapa geológico da área de estudo e localização do ponto de amostragem, perfil litoestratigráfico do afloramento da Formação Quiricó, Grupo Areado, nas margens do Rio São José, localizado no município de Presidente Olegário, Minas Gerais, Brasil. (Fialho et al. 2025, com correções).	139
------------------	--	------------

Figura 34	Esquema típico de um sistema LIBS, no qual os principais componentes são: (1) fonte de energia; (2) lentes para focalizar o pulso de laser na superfície da amostra; (3) suporte da amostra que pode ser montada em uma câmara de ablação; (4) fibra óptica responsável pela coleta da radiação oriunda do plasma; (5) sistema de detecção (espectrômetro/detector) e (6) computador para controle preciso dos eventos temporais, como: disparo do pulso do laser e registro do espectro.	141
Figura 35	Ilustração dos pontos analisados em <i>Francischanos moraesii</i> (Silva-Santos, 1955), na LIBS: (1) crânio; (2) massa e (3) folhelho da Formação Quiricó, Bacia do Sanfranciscana, Brasil.	141
Figura 36	Fotomicrografias de lâminas confeccionadas a partir de amostras de laminitos: (A) lâminas de calcita deposicional, onde as camadas são intercaladas por matéria orgânica. Os tamanhos dos grãos aumentam gradualmente, onde os maiores estão na parte inferior da lâmina (aumento de 5x, NP); (B) mesma lâmina de calcita deposicional (5x, N\); (C) Presença do mineral zircão NP; (D) Presença do mineral zircão N\; Aumento 5x. N\; Nicóis cruzados e NP: Nicóis paralelos. Fonte: os autores.	144
Figura 37	Amostra de folhelho no nível das espécies de peixes <i>Francischanos moraesii</i> (Silva-Santos, 1955): em destaque presença de colofana (fosforita). Observar a deformação das camadas sedimentares acima e abaixo da colofana. Escala 1 cm.	145
Figura 38	Resultado da amostra com colofana, mostrando grande quantidade de Ca, F, P e O e locais dos pontos amostrados.	146
Figura 39	Gráfico comparativo dos resultados obtidos por (LIBS), indicando os elementos químicos em três porções distintas analisadas da amostra de fósseis de <i>Francischanos moraesii</i> (Silva-Santos, 1955), (MAF 605), da Formação Quiricó: (rocha matriz (cinza), ossos do crânio (laranja) e possível material estomacal (azul).	146
Figura 40	Gráfico comparativo dos resultados obtidos por (LIBS), indicando os elementos químicos em três porções distintas analisadas da amostra controle (MAF 567), da Formação Quiricó: (rocha matriz (cinza), ossos do crânio (laranja) e região estomacal sem massa preservada (azul).	147
Figura 41	Modelo 3D obtido por microtomografia <i>Francischanos moraesii</i> (Silva-Santos, 1955): com possível conteúdo estomacal. A imagem destaca, em evidência, a massa ou material de densidade superior à da matriz rochosa e aos ossos fossilizados. Exemplar MAF 605, coletado em Presidente Olegário, Minas Gerais, Brasil.	148
Figura 42	Tratamento com textura a possível massa estomacal do espécime <i>Francischanos moraesii</i> (Silva-Santos, 1955), proveniente da Formação Quiricó. Escala 1 mm.	148
Figura 43	Vista geral do afloramento nas margens do Rio Meloso, Fazenda São José, município de Presidente Olegário, Minas Gerais, com ocorrência de fósseis da Formação Quiricó. B) Coleta de peixes fósseis no afloramento.	149

	C) Detalhe do folhelho cinza-escuro, laminar e rico em matéria orgânica, onde os fósseis estão concentrados. D) Fragmento de folhelho recém-coletado contendo um exemplar de <i>Francischanos moraesi</i> (Silva-Santos, 1955); escala de 2 cm.	
Figura 44	Gráfico de classes tafonômicas das espécies de peixes <i>Francischanos moraesi</i> (Silva-Santos, 1955).	152
Figura 45	Gráfico de grau de articulação do esqueleto geral das espécies de peixes <i>Francischanos moraesi</i> (Silva-Santos, 1955).	152
Figura 46	Gráfico de grau de conservação das escamas das espécies de peixes <i>Francischanos moraesi</i> (Silva-Santos, 1955).	152
Figura 47	Gráfico de grau de articulação dos ossos cranianos das espécies de peixes <i>Francischanos moraesi</i> (Silva-Santos, 1955).	153
Figura 48	Gráfico de articulação das nadadeiras peitorais, pélvicas, dorsais e anais das espécies de peixes <i>Francischanos moraesi</i> (Silva-Santos, 1955).	153
Figura 49	Gráfico de grau de articulação e preservação da nadadeira caudal das espécies de peixes <i>Francischanos moraesi</i> (Silva-Santos, 1955).	153
Figura 50	Gráfico de grau de articulação das costelas pleurais das espécies de peixes <i>Francischanos moraesi</i> (Silva-Santos, 1955).	154
Figura 51	Gráfico de grau de decomposição do tecido mole das espécies de peixes <i>Francischanos moraesi</i> (Silva-Santos, 1955).	154
Figura 52	Gráfico sobre a presença de Tetania das espécies de peixes <i>Francischanos moraesi</i> (Silva-Santos, 1955).	154
Figura 53	Folhelho contendo múltiplos exemplares de <i>Francischanos moraesi</i> (Silva-Santos, 1955): A seta branca indica a direção do Norte no momento da coleta; as setas pretas indicam a orientação dos espécimes. Escala: 10 cm.	158
Figura 54	<i>Francischanos moraesi</i> (Silva-Santos, 1955): ilustrando os estados de preservação. (A) MAF 589; (B) MAF 572 (exemplares bem preservados e articulados, observar a mandíbula fechada e as nadadeiras retraídas); (C) MAF 753 (exemplar com parte da nadadeira dorsal incompleta); (D) MAF 558 (exemplar com a porção final da série axial curvada e desarticulada da nadadeira caudal que se mantém em posição de vida). Escala 10 mm.	159
Figura 55	<i>Francischanos moraesi</i> (Silva-Santos, 1955), da Formação Quiricó. (A) Crânio bem preservado do exemplar MAF 605; a seta indica a posição da boca, como observado na maioria dos exemplares. (B) Fragmento craniano do exemplar MAF 580. (C) Exemplar MAF 558 com torção na nadadeira caudal e ausência parcial do crânio. (D) Exemplar MAF 558 com a mandíbula parcialmente aberta. (E) Exemplar MAF 730 com nadadeira caudal desarticulada. (F) Exemplar juvenil MAF 740, com 18 mm de comprimento. Escala: 5 mm.	160
Figura 56	Reconstituição paleoambiental da biota local associada a <i>Francischanos moraesi</i> (Silva-Santos, 1955), com base nas evidências apresentadas nesta tese. Formação Quiricó, Bacia Sanfranciscana, Minas Gerais,	162

	Cretáceo Inferior. A cena inclui associações com plantas e pterossauros do clado Ornithocheiriformes. (Ilustração: Patrícia Fabiana Rodrigues Costa).	
--	---	--

CAPÍTULO 3

Figura 57	Mapa geológico da área de estudo e localização do ponto de amostragem, perfil litoestratigráfico do afloramento da Formação Quiricó, Grupo Areado, nas margens do Rio São José, localizado no município de Presidente Olegário, Minas Gerais, Brasil.	175
Figura 58	Dente isolado (MAF 755). (a) vista lingual; (b e d) vistas mesial e distal; (c) vista labial; (f) base da coroa; (g) ápice da coroa; (h) secção transversal próxima ao ápice da coroa, barra de escala = 1 cm; (e) detalhe da carena, barra de escala = 1 mm. Abreviação: ca , carena.	178
Figura 59	Dente isolado (MAF 755), ilustrações. (a) vista lingual; (b e d) vistas mesial e distal; (c) vista labial; (f) secção transversal próxima ao ápice da coroa, barra de escala = 1 cm; (e) detalhe da carena, barra de escala = 2 mm. Abreviação: ca , carena.	178
Figura 60	Mapa de distribuição geográfica dos clados de pterossauros no Brasil, com suas respectivas unidades geológicas e atribuições taxonômicas. Afinidades taxonômicas com base em: <i>Anhanguera</i> (Andres & Myers 2013), <i>Araripedactylus</i> (Wellnhofer 1977; Kellner & Tomida 2000), <i>Arthurdactylus</i> (Frey & Martill 1994), <i>Aymberedactylus</i> (Pêgas et al. 2016), <i>Barbosania</i> (Elgin & Frey 2011; Pêgas et al. 2019), <i>Brasileodactylus</i> (Veldmeijer et al. 2009), <i>Caiuajara</i> (Manzig et al. 2014), <i>Caupedactylus</i> (Kellner 2013), <i>Cearadactylus</i> (Holgado & Pêgas 2020), <i>Coloborhynchus</i> (Holgado & Pêgas 2020), <i>Kariridraco</i> (Cerqueira et al. 2021), <i>Keresdrakon</i> (Kellner et al. 2019), <i>Lacusovagus</i> (Wu et al. 2017), <i>Ludodactylus</i> (Holgado & Pêgas 2020), <i>Maaradactylus</i> (Holgado & Pêgas 2020), <i>Tapejara</i> (Campos & Kellner 1997), <i>Thalassodromeus</i> (Longrich et al. 2018), <i>Torukjara</i> (Pêgas 2024), <i>Tropeognathus</i> (Holgado & Pêgas 2020), <i>Tupandactylus</i> (Frey et al. 2003b; Andres et al. 2014), <i>Tupuxuara</i> (Kellner & Campos 1988), <i>Unwindia</i> (Martill 2011).	183
Figura 61	Reconstrução paleogeográfica de dois intervalos do Cretáceo, mostrando as ocorrências de táxons de pterossauros com suas respectivas afinidades taxonômicas: (a) Albiano-Cenomaniano; (b) Barremiano-Aptiano. (Reconstruções paleogeográficas adaptadas de Scotese, 2014).	184

LISTA DE TABELAS E MATERIAL SUPLEMENTAR

R1	Material Suplementar - R1 – Lista dos materiais analisados.	103
R2	Material Suplementar – R2 – Material Suplementar R2 – Lista de caracteres com codificação de <i>Francischanos moraesii</i> (Silva-Santos, 1955): e comentada.	116
R3	Dados morfométricos finais (material separado).	-
R4	Material Suplementar – Matriz arquivo. nexus (material separado).	-

R5	Material Suplementar – Matriz arquivo tnt (material separado).	-
R6	Material Suplementar – Lista de sinapomorfias (material separado).	-
R7	Material Suplementar – Suporte de Bootstrap (material separado).	-

CAPÍTULOS 1 E 2

TABELA 1	Lista das espécies incluídas na análise filogenética, com respectivas quantidades e porcentagens de dados ausentes (<i>missing data</i>) e porcentagens de caracteres codificados.	90
TABELA 2	Codificação de assinaturas tafonômicas. Baseada em Santana et al. (2023)	143
TABELA 3	Resultado dos elementos químicos presentes em três partes principais da amostra de fóssil de <i>Francischanos moraesii</i> (Silva-Santos, 1955), conteúdo estomacal; crânio, e folhelho.	147
TABELA 4	Classificação dos peixes fósseis em classes tafonômicas, com base nos intervalos de valores das assinaturas tafonômicas. Os códigos de assinatura utilizados são: (1) grau de articulação do esqueleto geral; (2) grau de articulação dos ossos cranianos; (3) grau de articulação das nadadeiras peitorais, pélvicas, dorsais e anais; (4) grau de articulação e preservação da nadadeira caudal; (5) grau de articulação das costelas pleurais; (6) grau de decomposição dos tecidos moles; (7) grau de conservação das escamas; (8) Tetania. As classes tafonômicas foram definidas da seguinte forma: Classe 1 – espécimes completos; Classe 2 – cabeça e/ou nadadeira caudal desarticuladas; Classe 3 – fragmentos corporais. (Ver Tabela 1 para informações de codificação).	150

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO	23
1 INTRODUÇÃO	23
2 REFERÊNCIAS	26
CAPÍTULO I	28
ESTUDO TAXONÔMICO, SISTEMÁTICO E ONTOGENÉTICO DOS GONORYNCHIFORMES DA FORMAÇÃO QUIRICÓ, CRETÁCEO INFERIOR DA BACIA SANFRANCISCANA (MINAS GERAIS), BRASIL.	29
RESUMO	29
ABSTRACT	30
1. INTRODUÇÃO	31
2. GEOLOGIA REGIONAL	34
3. MATERIAIS E MÉTODOS	37
<i>3.1 Métodos de Trabalho</i>	<i>39</i>
<i>3.2 Preparação das amostras e descrições anatômicas</i>	<i>39</i>
<i>3.2 Análises morfométricas e métricas</i>	<i>40</i>
<i>3.3 Sistemática Filogenética</i>	<i>40</i>
<i>3.4 Testes de exclusão de táxons:</i>	<i>42</i>
<i>3.5 Análise estatística</i>	<i>42</i>
<i>Abreviações Institucionais:</i>	<i>43</i>
<i>Abreviações anatômicas, (Mattox et al. 2014):</i>	<i>43</i>
4 RESULTADOS	44
PALEONTOLOGIA SISTEMÁTICA	44
<i>4.1 Descrição Geral</i>	<i>45</i>
<i>Elementos do teto craniano e do neurocrânio.</i>	<i>46</i>
<i>Região Etmoidal</i>	<i>48</i>
<i>Região Ótica</i>	<i>51</i>
<i>Região Occipital</i>	<i>51</i>
<i>Região Orbital</i>	<i>51</i>
<i>Maxilar Superior</i>	<i>52</i>
<i>Mandíbula</i>	<i>55</i>
<i>Ossos Operculares</i>	<i>56</i>
<i>Suspensório</i>	<i>58</i>
ESQUELETO PÓS-CRANIANO	60
	16

<i>Cintura Peitoral</i>	60
<i>Esqueleto Axial</i>	61
<i>Ossos Intermusculares</i>	63
<i>Nadadeira Dorsal</i>	64
<i>Nadadeira Pélvica</i>	66
<i>Nadadeira Peitoral</i>	67
<i>Nadadeira Anal</i>	68
<i>Nadadeira Caudal</i>	70
<i>Escamas</i>	76
4.3	<i>Sistemática</i>
<i>Filogenética</i>	82
5 DISCUSSÕES	87
<i>5.1 Morfologia e ontogenia</i>	87
<i>5.2 Sistemática Filogenética</i>	90
6 CONCLUSÕES	97
7 REFERÊNCIAS	99
<i>Material Suplementar R1 – Lista dos materiais analisados</i>	107
<i>Material Suplementar R2 – Lista de caracteres com codificação de <i>Francischanos moraesii</i> e comentada.</i>	120
CAPÍTULO 2	137
Manuscrito 2: IMPLICAÇÕES TAFONÔMICAS PALEOAMBIENTAIS DOS GONORYNCHIFORMES DA FORMAÇÃO QUIRICO, BACIA SANFRANCISCANA, CRETÁCEO INFERIOR	138
RESUMO	138
ABSTRACT	139
1. INTRODUÇÃO	140
2. CONTEXTO GEOLÓGICO:	142
3. MATERIAIS E MÉTODOS	144
<i>2.1 Lâmina petrográficas</i>	144
<i>2.2 Dados Químicos</i>	144
<i>2.2.1 Espectroscopia com quebra induzida por laser (LIBS)</i>	144
<i>2.2.3 Microtomografia e preparação das amostras</i>	145
<i>2.4 Dados tafonômicos</i>	146
4. RESULTADOS	147

<i>3.1 Lâminas petrográficas e dados químicos</i>	147
<i>3.2 Análise tafonômica</i>	152
DISCUSSÕES	159
5 CONSIDERAÇÕES FINAIS	165
REFERÊNCIAS	168
CAPÍTULO 3	172
PRIMEIRO REGISTRO DE RESTOS DE PTEROSSAUROS NA FORMAÇÃO QUIRICÓ, CRETÁCEO INFERIOR, BACIA SANFRANCISCANA (MINAS GERAIS), BRASIL	173
RESUMO	173
INTRODUÇÃO	174
CONTEXTO GEOLÓGICO	176
MATERIAIS E MÉTODOS	179
RESULTADOS	180
<i>PALEONTOLOGIA SISTEMÁTICA</i>	<i>180</i>
DISCUSSÃO	182
<i>COMPARAÇÕES</i>	<i>182</i>
<i>DISTRIBUIÇÃO E PALEOGEOGRAFIA</i>	<i>187</i>
CONCLUSÕES	189
REFERÊNCIAS	190

INTRODUÇÃO

1 INTRODUÇÃO

A Bacia Sanfranciscana é uma unidade intracratônica que se estende por uma ampla área do território brasileiro, abrangendo sucessões sedimentares depositadas desde o final do Proterozoico até o Cenozoico. Do ponto de vista litoestratigráfico, a bacia é dividida em nove grupos: Espinhaço, Araí, Macaúbas, Paranoá, Bambuí, Santa Fé, Areado, Urucuia e Mata da Corda (Campos & Dardenne, 1997; Zalán & Silva, 2007). Dentre essas unidades, o Grupo Areado destaca-se por sua expressiva riqueza fossilífera. Este grupo aflora em diversas porções da bacia e apresenta significativa variação litológica lateral, que reflete a atuação de diferentes sistemas deposicionais ao longo do tempo. É composto pelas formações Abaeté, Quiricó e Três Barras (Campos & Dardenne, 1997; Zalán & Silva, 2007), sendo a Formação Quiricó particularmente notável pela diversidade e abundância de fósseis de vertebrados.

A Formação Quiricó abriga uma notável assembleia de vertebrados fósseis, com destaque para os peixes, que constituem um registro paleontológico de grande relevância para a reconstrução dos paleoambientes do Cretáceo Inferior da Bacia Sanfranciscana. Entre os principais grupos registrados estão os Mawsoniidae (Carvalho, 2002; Machado et al. 2004), os Lepisosteidae (Carvalho & Santucci, 2018, 2021; Fragoso et al. 2021) e os Gonorynchiformes (Silva-Santos, 1955, 1985; Ribeiro et al. 2018, 2022), sendo este último representado predominantemente pela espécie *Francischanos moraesi*. Esses grupos apresentam ampla variação morfológica, tanto em tamanho quanto em forma, evidenciando a diversidade ictiofaunística da unidade. A espécie *F. moraesi* foi encontrada especificamente nas margens do rio Meloso, localizado na Fazenda São José, no município de Presidente Olegário, Minas Gerais, Brasil.

O principal objetivo desta pesquisa é revisar de forma abrangente a anatomia, ontogenia e filogenia de *Francischanos moraesi*, avaliar os aspectos paleoecológicos dos folhelhos papiráceos da Formação Quiricó à luz de novos registros fósseis, e descrever um novo registro de pterossauro, contribuindo assim para a ampliação do conhecimento sobre a diversidade faunística e paleoambiental da Bacia Sanfranciscana. A integração dessas abordagens proporciona uma visão mais detalhada sobre a dinâmica dos sistemas lacustres cretáceos e sobre os processos evolutivos que moldaram a fauna do Gondwana durante o início do Cretáceo.

Esta tese está organizada em três capítulos, precedidos por uma introdução, que aborda a geologia da Bacia Sanfranciscana e da Formação Quiricó, bem como a diversidade de sua fauna fóssil. O trabalho tem como objetivo aprofundar o conhecimento acerca da paleofauna da

Formação Quiricó, com ênfase especial em *Francischanos moraesii* (Silva-Santos, 1955). Além disso, são discutidos aspectos paleoecológicos, taxonômicos e sistemáticos, à luz de novas evidências.

O Capítulo I, intitulado Estudo Taxonômico, Sistemático e Ontogenético de Gonorynchiformes da Formação Quiricó, Cretáceo Inferior da Bacia Sanfranciscana (Minas Gerais, Brasil), é dedicado à análise da anatomia, ontogenia e filogenia de *Francischanos moraesii* (Silva-Santos, 1955). Apresenta-se uma nova descrição anatômica da espécie, baseada em uma série ontogenética composta por espécimes de diferentes tamanhos e graus de preservação. A elaboração de uma descrição detalhada é fundamental para a identificação precisa de caracteres morfológicos, os quais constituem a base para análises sistemáticas robustas e interpretações filogenéticas mais confiáveis. O capítulo inclui, ainda, uma revisão sistemática abrangente, com o propósito de redefinir as características diagnósticas da espécie e reavaliar suas relações filogenéticas dos Gonorynchiformes. Ademais, esta nova descrição busca estabelecer um marco de referência para estudos futuros, auxiliando na identificação de novos espécimes e na revisão de táxons relacionados em outras unidades sedimentares.

A compreensão desse contexto é potencializada pela análise geológica da Formação Quiricó, cuja composição sedimentar e diversidade fossilífera fornecem o cenário necessário para interpretar os processos de preservação e a ecologia dos organismos ali encontrados. A Formação Quiricó, datada do Cretáceo Inferior, é composta predominantemente por sedimentos finos — argilitos, siltitos e arenitos de granulometria fina — depositados em um sistema essencialmente lacustre. A área de coleta analisada neste estudo distingue-se por apresentar folhelhos papiráceos extremamente ricos em matéria orgânica, que contrastam de forma marcante com outros depósitos sedimentares da mesma formação. Nestes outros depósitos, de caráter mais arenoso ou siltooso, são registrados vertebrados de maior porte, incluindo dinossauros saurópodos como †*Tapuiasaurus macedoi* (Zaher et al. 2011), restos de Rebbachisauridae (Carvalho & Santucci, 2018) e o terópodo †*Spectrovenator ragei* (Zaher et al. 2020), além de Squamata como †*Cryptobicuspidon pachysymphysealis* (Borioteiioidea) (Carvalho & Santucci, 2024), Paramacellodidae (Bittencourt et al. 2020), Mesoeucrocodylia como †*Thilastikosuchus scutorectangularis* (Carvalho et al. 2025), peixes actinoptérgios (Lepisosteidae indet.; Carvalho & Santucci, 2021) e sarcopterígeos †*Ceratodus* (Carvalho & Santucci, 2021) e †*Mawsonia gigas* (Carvalho & Maisey, 2008).

A natureza fina, laminada e rica em matéria orgânica dos folhelhos estudados sugere um sistema deposicional de baixa energia e condições potencialmente anóxicas, favorecendo a preservação de fósseis de pequeno porte com elevado grau de detalhamento anatômico — um

contexto tafonômico distinto dos depósitos dos demais depósitos da Formação Quiricó, onde predominam registros de grandes vertebrados.

O Capítulo II: Implicações tafonômicas e paleoambientais dos Gonorynchiformes da Formação Quiricó, Bacia Sanfranciscana, Cretáceo Inferior — Este estudo foca na caracterização tafonômica, descrições petrográficas e interpretação paleoecológica de exemplares de *Francischanos moraesi* provenientes de folhelhos papiráceos da Fazenda São José (Presidente Olegário, MG). Os fósseis foram analisados por microtomografia computadorizada de alta resolução, visando identificar padrões de preservação, estruturas internas e eventuais conteúdos abdominais. A matriz sedimentar associada foi amostrada e preparada em lâminas petrográficas de acordo com protocolos padronizados, sendo examinada em microscópio óptico de luz polarizada para determinação mineralógica e textural. Análises elementares por espectroscopia de quebra induzida por laser (LIBS) foram conduzidas para investigar composições químicas específicas de ossos e da matriz, com atenção especial a potenciais indícios de dieta. Os dados obtidos foram integrados em uma abordagem interdisciplinar, considerando parâmetros sedimentares, energéticos e de oxigenação, com o objetivo de inferir hábitos alimentares e reconstruir o paleoambiente lacustre de baixa energia no qual esses Gonorynchiformes viveram.

O Capítulo III: Primeiro registro de restos de pterossauros na Formação Quiricó (Cretáceo Inferior), Bacia Sanfranciscana (Minas Gerais), Brasil, apresenta a descrição formal de um novo registro de pterossauro ornitoqueirídeo proveniente dos folhelhos da Fazenda São José, cuja publicação já foi aceita pela revista *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. O manuscrito descreve um dente bem preservado, atribuído a Ornithocheiridae com base em características morfológicas diagnósticas e comparações com outros grupos. Esta descoberta, representa o primeiro registro de pterossauros para a Formação Quiricó e para a Bacia Sanfranciscana, ampliando o conhecimento sobre a distribuição desses répteis no Gondwana durante o Eocretáceo.

2 REFERÊNCIAS

- CAMPOS, J. E. G., & DARDENNE, M. A. (1997). Estratigrafia e sedimentação da Bacia Sanfranciscana: uma revisão. *Revista Brasileira de Geociências*, 27(3), 269–282.
- CARVALHO, M. S. S. D. (2002). O gênero *Mawsonia* (Sarcopterygii, Actinistia) no Cretáceo das Bacias Sanfranciscana, Tucano, Araripe, Parnaíba e São Luiz. Tese de Doutorado, Universidade Federal do Rio de Janeiro, RJ.
- CARVALHO, J. C., & SANTUCCI, R. M. (2018). New dinosaur remains from the Quiricó Formation, Sanfranciscana Basin (Lower Cretaceous), Southwestern Brazil. *Cretaceous Research*, 85, 20–27.
- CARVALHO, J. C., & SANTUCCI, R. M. (2021). New fish remains from the Quiricó Formation (Lower Cretaceous, Sanfranciscana Basin), Minas Gerais, Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, 111, 103430.
- CARVALHO, J. C. & SANTUCCI, R. M. (2024). A new fossil Squamata from the Quiricó Formation (Lower Cretaceous), Sanfranciscana Basin, Minas Gerais, Brazil. *Cretaceous Research*, 154, 105717.
- CARVALHO, J.C., SANTOS, D.M., PINTO, R.L., SANTUCCI, R.M. (2024). Anatomical description and systematics of a new notosuchian (Mesoeucrocodylia; Crocodyliformes) from the Quiricó Formation, Lower Cretaceous, Sanfranciscana Basin, Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology* 44, e2452947. <https://doi.org/10.1080/02724634.2025.2452947>.
- FRAGOSO, D. G. C., BITTENCOURT, J. S., MATEUS, A. L. D., COZZUOL, M. A., & RICHTER, M. (2021). Shark (Chondrichthyes) microremains from the Lower Cretaceous Quiricó Formation, Sanfranciscana Basin, Southeast Brazil. *Historical Biology*, 33, 1308–1316.
- MACHADO, M. R., BRITO, P. M., & RODRIGUES, M. A. (2004). *Análise da paleobiota do Grupo Areado, Cretáceo da Bacia Sanfranciscana e sua correlação com outras bacias sedimentares* (Dissertação de mestrado). Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil.
- RIBEIRO, A. C., BOCKMANN, F. A., & POYATO-ARIZA, F. J. (2022). *Francischanos*, a replacement genus for *Dastilbe moraesii* Silva-Santos, 1955, from the Quiricó Formation, Lower Cretaceous of the Sanfranciscana Basin, Brazil (Ostariophysii: Gonorynchiformes). *Cretaceous Research*, 135, 105212.

- RIBEIRO, A. C., POYATO-ARIZA, F. J., BOCKMANN, F. A., & CARVALHO, M. R. D. (2018). Phylogenetic relationships of Chanidae (Teleostei: Gonorynchiformes) as impacted by *Dastilbe moraesi*, from the Sanfranciscana Basin, Early Cretaceous of Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 16(3), e180059.
- SILVA-SANTOS, R. (1985). *Laeliichthys ancestralis*, novo gênero e espécie de Osteoglossiformes do Aptiano da Formação Areado, Estado de Minas Gerais, Brasil. *Revista Brasileira de Geociências*, 15, 161–167.
- SILVA-SANTOS, R. (1955). Descrição dos peixes fósseis. In E. P. Scorza & R. Silva Santos (Eds.), *Ocorrência de folhelho fossilífero cretácico no Município de Presidente Olegário, Minas Gerais* (Boletim da Divisão de Geologia e Mineralogia do DNPM, No. 155, pp. 17–27).
- ZALÁN, P. V., & ROMEIRO-SILVA, P. C. (2007). Bacia do São Francisco. *Boletim de Geociências da Petrobrás*, 15(2), 561–571.

CAPÍTULO I

Revisão taxonômica, sistemática e ontogenética dos Gonorynchiformes da Formação Quiricó, Cretáceo Inferior da Bacia Sanfranciscana (Minas Gerais), Brasil.

**ESTUDO TAXONÔMICO, SISTEMÁTICO E ONTOGENÉTICO DOS
GONORYNCHIFORMES DA FORMAÇÃO QUIRICÓ, CRETÁCEO INFERIOR
DA BACIA SANFRANCISCANA (MINAS GERAIS), BRASIL.**

Flávia Sibebe Foltran Fialho; Dermeval Aparecido do Carmo & Rodrigo Miloni Santucci

RESUMO

As ocorrências de Gonorynchiformes de água doce do Cretáceo Inferior (Aptiano), provenientes da Bacia do Sanfranciscana, no município de Presidente Olegário, Estado de Minas Gerais, Brasil, têm sua taxonomia e sistemática revisadas neste trabalho. O principal objetivo é realizar uma nova descrição morfológica e anatômica detalhada da espécie *Francischanos moraesi*, com base em materiais inéditos coletados na Formação Quiricó, bem como de outras coleções científicas reconhecidas, revisando sua posição sistemática e avaliando a variabilidade intraespecífica associada ao desenvolvimento ontogenético. As características morfológicas aqui descritas são apresentadas pela primeira vez e estão diretamente relacionadas a diferentes estágios ontogenéticos, evidenciadas por análises com ênfase em caracteres morfológicos que impactam significativamente os resultados das inferências filogenéticas. Foram identificadas variações ontogenéticas inéditas em *Francischanos moraesi*, como a presença de um sexto elemento hipural e a fusão dos urais, observadas exclusivamente em indivíduos adultos. Adicionalmente, as relações filogenéticas de *Francischanos moraesi* com outros Gonorynchiformes foram avaliadas. Os resultados indicam que a espécie não constitui grupo-irmão do táxon vivente *Chanos chanos*, e que as abordagens metodológicas adotadas influenciam consideravelmente as topologias e a resolução das árvores filogenéticas. Estas implicações são discutidas ao longo do estudo.

Palavras-chave: Gonorynchiformes, taxonomia, sistemática, ontogenia, Aptiano, peixes fósseis.

ABSTRACT

The freshwater gonorynchiform fossils from the Lower Cretaceous (Aptian) of the Sanfranciscana Basin, located in the municipality of Presidente Olegário, State of Minas Gerais, Brazil, are taxonomically and systematically reviewed in this study. The main goal is to provide a detailed anatomical description of the species *Francischanos moraesii*, based on previously undescribed material collected from the Quiricó Formation, as well as from other specimens housed in scientific collections. This study aims to reassess its systematic position and evaluate intraspecific variability associated with ontogenetic development. Some morphological features described herein are presented for the first time and are directly related to different ontogenetic stages, as revealed by detailed anatomical analyses, with emphasis on morphological characters that significantly impact phylogenetic inferences. Previously unreported ontogenetic variations in *Francischanos moraesii* were identified, such as the presence of a sixth hypural and the fusion of ural elements, observed exclusively in adult individuals. Additionally, the phylogenetic relationships of *Francischanos moraesii* with other gonorynchiforms were reassessed. The results indicate that the species does not constitute a sister group to the extant taxon *Chanos chanos*, and that the methodological approaches adopted have a considerable influence on the topologies and resolution of phylogenetic trees. These implications are discussed throughout the study.

Keywords: Gonorynchiformes, taxonomy, systematics, ontogeny, Aptian, fossil fishes.

1. INTRODUÇÃO

O registro de peixes fósseis do Cretáceo no Brasil é significativo em diversas bacias sedimentares, sendo a Bacia do Araripe a mais conhecida, frequentemente referida como um importante sítio fossilífero devido à abundância e diversidade de peixes e pterossauros (e.g. Maisey, 1991; Voltani, 2011; Polck et al. 2015). Outras bacias também apresentam ocorrências relevantes, como a Bacia de Taubaté, especialmente na Formação Tremembé, reconhecida por seus fósseis de peixes (Woodward, 1898; Arratia, 1982; Malabarba, 1998; Malabarba & Lundberg, 2007). Contudo, entre essas bacias, também destaca-se a Bacia Sanfranciscana, em especial, a Formação Quiricó, onde, em um determinado nível estratigráfico aflorante na Fazenda São José, às margens do Rio Meloso, ocorre um folhelho papiráceo que preserva numerosos fósseis de Gonorynchiformes (Silva-Santos, 1955; Leite et al. 2018; Ribeiro et al. 2018, 2022).

A excepcional preservação dos exemplares articulados, representando diferentes estágios ontogenéticos, constitui um caso raro na paleontologia de peixes fósseis. Essa condição singular possibilita a realização de análises anatômicas, filogenéticas, ontogenéticas e tafonômicas que não seriam possíveis com um número reduzido de exemplares incompletos, por exemplo, contribuindo de forma significativa para a compreensão da biologia e do contexto paleoambiental desses organismos.

Além dos exemplares articulados de Gonorynchiformes mencionados anteriormente (Silva-Santos, 1955; Brito & Amaral, 2008; Ribeiro et al. 2018, 2022), a Formação Quiricó abriga uma considerável diversidade de outros grupos de peixes fósseis, como, celacantos (Carvalho et al. 1995, 2002), Osteoglossiformes (Silva-Santos, 1985), Lepisosteiformes (Bittencourt et al. 2015, 2017; Carvalho & Santucci, 2021) e †Hybodontiformes (Fragoso et al. 2021). Essa diversidade ictiológica fornece subsídios significativos para a compreensão da história evolutiva tanto dos peixes ósseos (Osteichthyes) quanto dos peixes cartilagosos (Chondrichthyes), contribuindo para o entendimento das paleoictiofaunas associadas a sistemas lacustres do Cretáceo Inferior na América do Sul. Estes dados assumem especial relevância no contexto paleobiogeográfico da fragmentação do Gondwana e da abertura do Atlântico Sul.

O gênero †*Dastilbe*, atualmente reconhecido como pertencente aos Chanidae, foi inicialmente classificado como um clupeíodes por Jordan, (1910). A afinidade entre †*Dastilbe* e *Chanos* já havia sido proposta por Arambourg, (1935), que agrupou esses táxons, juntamente com †*Parachanos*, interpretação posteriormente adotada por diversos autores. Arambourg

considerava os fósseis cretáceos africanos como formas intermediárias, sugerindo um caráter polifilético para este último grupo. Em contraste, a classificação de Arambourg & Bertin, (1958) inseriu os Chanoidei, juntamente com Kneriidae e Phractolaemidae, na ampla ordem Clupeiformes, reservando Cromerioidei para táxons proximalmente relacionados. Nessa proposta, os Gonorynchidae foram posicionados em um subgrupo separado, mais próximo dos Salmonoidei e Cromerioidei. Essa organização segue, em parte, o modelo proposto por Berg (1940), que reconheceu relações entre os grupos Chanoidei, Kneriidae, Phractolaemoidei e Cromerioidei, embora os tenha mantido distantes dos Gonorynchoidei, evidenciando a diversidade e complexidade filogenética dentro dos Clupeiformes (Grande & Poyato-Ariza, 2010).

O gênero *Dastilbe* foi estabelecido por Jordan (1910) com a descrição da espécie-tipo *Dastilbe crandalli*, proveniente da Formação Muribeca (Riacho do Rio Doce), situada na Bacia Sergipe-Alagoas e datada do Aptiano. Posteriormente, Arambourg e Schneegans (1935) consideraram *Dastilbe*, juntamente com *Parachanos* e *Prochanos*, morfologicamente próximos ao gênero atual *Chanos*, incluindo-os na família Chanidae. Schaeffer (1947), ao examinar novos espécimes da localidade-tipo, confirmou a validade de *D. crandalli* e sugeriu a idade como Eoceno Inferior para os depósitos que a continham. No mesmo ano, Silva-Santos (1947) descreveu *Dastilbe elongatus* com base em exemplares da Formação Crato (Cretáceo Inferior) da Bacia do Araripe, diferenciando-a da espécie-tipo pela contagem vertebral e pelo contexto estratigráfico. O autor também mencionou que o holótipo (DGM 441-P) teria origem na Formação Codó, na Bacia do Parnaíba, permanecendo essa informação em manuscrito inédito.

Silva-Santos (1955) acrescentou à sistemática do grupo a espécie *Dastilbe moraesii*, oriunda da Formação Quiricó (Bacia Sanfranciscana), e a atribuiu à família Chanidae com base em suas características morfológicas: corpo pequeno e moderadamente alongado (cerca de 65 mm de comprimento), cabeça proporcionalmente grande, opérculo liso, 35 vértebras (22 abdominais e 13 caudais) e nadadeiras bem desenvolvidas (13 raios dorsais, 10 anais, 9 pélvicos e 11 peitorais). O autor distinguiu *D. moraesii* de *D. crandalli* e *D. elongatus* pela combinação dessas características anatômicas.

Estudos posteriores revisaram o status taxonômico das espécies atribuídas ao gênero. Blum (1991) e Poyato-Ariza (1996) reavaliaram *D. crandalli* e *D. elongatus*, considerando a segunda um sinônimo júnior da primeira. Davis & Martill (1999), com base em caracteres pós-cranianos, também reconheceram *D. elongatus*, *D. batai* (Gayet, 1989) e *D. moraesii* como táxons próximos ou sinônimos de *D. crandalli*, embora tenham destacado que os exemplares

de *D. moraesii* eram insuficientemente preservados para comparações detalhadas. Em uma revisão abrangente, Brito & Amaral (2008) propuseram que *D. elongatus*, *D. moraesii* e *D. minor* deveriam ser consideradas sinônimos de *D. crandalli*. A espécie *D. batai*, descrita para a Guiné Equatorial, foi apontada como mal preservada, dificultando sua identificação taxonômica precisa.

Uma contribuição fundamental foi realizada por Dietze (2007), que descreveu detalhadamente *Dastilbe crandalli* com base em novos exemplares provenientes da Formação Crato, fornecendo um diagnóstico revisado e completo do táxon. A autora destacou um conjunto de caracteres diagnósticos, incluindo supraoccipital compacto; maxila anteroventralmente côncava, com eixo paralelo ao palato em posição oclusal; articulação mandibular situada abaixo da margem anterior da órbita; ausência de estriações nos ossos operculares; subopérculo estreito com margem anterodorsal distinta; hiomandíbula robusto; supracleito quase tão alto quanto o opérculo; corpo esguio; parietal largo e levemente afilado anteriormente; pós-parietal pequeno e trapezoidal; etmóide lateral bem definido; e seis hipurais dispostos em ordem decrescente dorsoventral. Essa análise estabeleceu *D. crandalli* como espécie válida e morfologicamente distinta dentro da família Chanidae.

Ribeiro et al. (2018) revisaram as relações filogenéticas da família Chanidae por meio de uma matriz morfológica contendo 14 espécies e 106 caracteres derivados. Nessa análise, *Dastilbe moraesii* foi incluída em uma matriz revisada, que excluiu táxons problemáticos e caracteres incompletos, resultando em uma única árvore filogenética. Os resultados indicaram que *D. moraesii* constitui grupo-irmão de *Chanos chanos*, formando, juntamente com *Tharrhias*, o clado Chanini, enquanto *D. crandalli* se manteve como espécie distinta. Posteriormente, Ribeiro et al. (2022) propuseram a reclassificação de *Dastilbe moraesii* para o gênero *Francischanos*, com base em autapomorfias diagnósticas, como a presença de cinco hipurais e características exclusivas da morfologia craniana e opercular, incluindo a conformação da sínfise mandibular e do osso preopercular.

Atualmente, *Dastilbe crandalli* é reconhecida como uma espécie válida e amplamente distribuída em depósitos do Barremiano superior-Aptiano superior. Sua morfologia geral apresenta notável semelhança com *Chanos chanos*, embora essas correspondências sejam interpretadas como resultado de caracteres plesiomórficos compartilhados (Dietze, 2007).

Nesse contexto, destaca-se o objeto de estudo deste artigo: *Francischanos moraesii*, espécie descrita por Silva-Santos, (1955), pertencente ao clado Gonorynchiformes, um grupo basal de Ostariophysii. Os Gonorynchiformes são amplamente reconhecidos como um grupo monofilético (Fink & Fink, 1981, 1996; Grande & Poyato-Ariza, 1999; Fara et al. 2009),

embora estudos recentes apontem para instabilidades nas relações internas do grupo, evidenciando conflitos entre filogenias baseadas em dados morfológicos e moleculares (Lavoué et al. 2005, 2012; Near & Thacker, 2024). O grupo inclui aproximadamente 65 espécies válidas viventes segundo (Fricke et al. 2025), distribuídas em quatro famílias — Chanidae, Gonorynchidae, Kneriidae e Phractolemidae — além de diversos gêneros fósseis, como †*Dastilbe*, †*Tharrhias*, †*Rubiesichthys*, †*Lecceichthys*, †*Judeichthys*, *Francischanos*, entre outros. No total, são conhecidos aproximadamente 18 gêneros e 65 espécies válidas, com formas água doce e marinhas registradas do Cretáceo Inferior ao Holoceno (Grande & Poyato-Ariza, 1999).

Apesar da recente proposta de realocação, ainda persistem lacunas na descrição anatômica de *Francischanos moraesii*, tornando necessária uma abordagem mais abrangente, tanto do ponto de vista morfológico quanto filogenético. Estudos recentes envolvendo descrições taxonômicas e análises filogenéticas de outros Gonorynchiformes fósseis têm fornecido novas evidências relevantes, tais como em *Nanaichthys longipinnus* (Amaral & Brito, 2012), *Cabindachanos dartevellii* (Taverne et al. 2019), *Vango fahiny* (Murray et al. 2023) e *Chanos chautus* (Guadarrama & Cantalice, 2025). Esses trabalhos fortalecem os fundamentos teóricos e metodológicos do presente estudo, que tem como objetivo realizar uma nova descrição morfológica e anatômica detalhada de *Francischanos moraesii* (Silva-Santos, 1955), com base em materiais inéditos provenientes da Formação Quiricó. A proposta visa caracterizar e revisar sua posição sistemática, além de avaliar a variabilidade intraespecífica associada ao desenvolvimento ontogenético. Além disso, as ocorrências fossilíferas dessa espécie, em seu contexto estratigráfico, ampliam de forma significativa o entendimento da biodiversidade do Cretáceo Inferior continental brasileiro.

2. GEOLOGIA REGIONAL

A Bacia Sanfranciscana é uma bacia intracratônica que inclui estratos geológicos que se estendem desde o Neoproterozoico até o Cenozoico. Do ponto de vista litoestratigráfico, é composta por nove grupos, respectivamente: Espinhaço, Araí, Macaúbas, Paranoá, Bambuí, Santa Fé, Areado, Urucuia e Mata da Corda (Zalán & Silva, 2007; Leite et al. 2024). Destes grupos, o Grupo Areado refere-se ao intervalo litoestratigráfico associado ao Cretáceo Inferior, destacando-se como o principal objeto de estudo nesta pesquisa que aborda a paleoictiofauna da Formação Quiricó (Fig. 1).

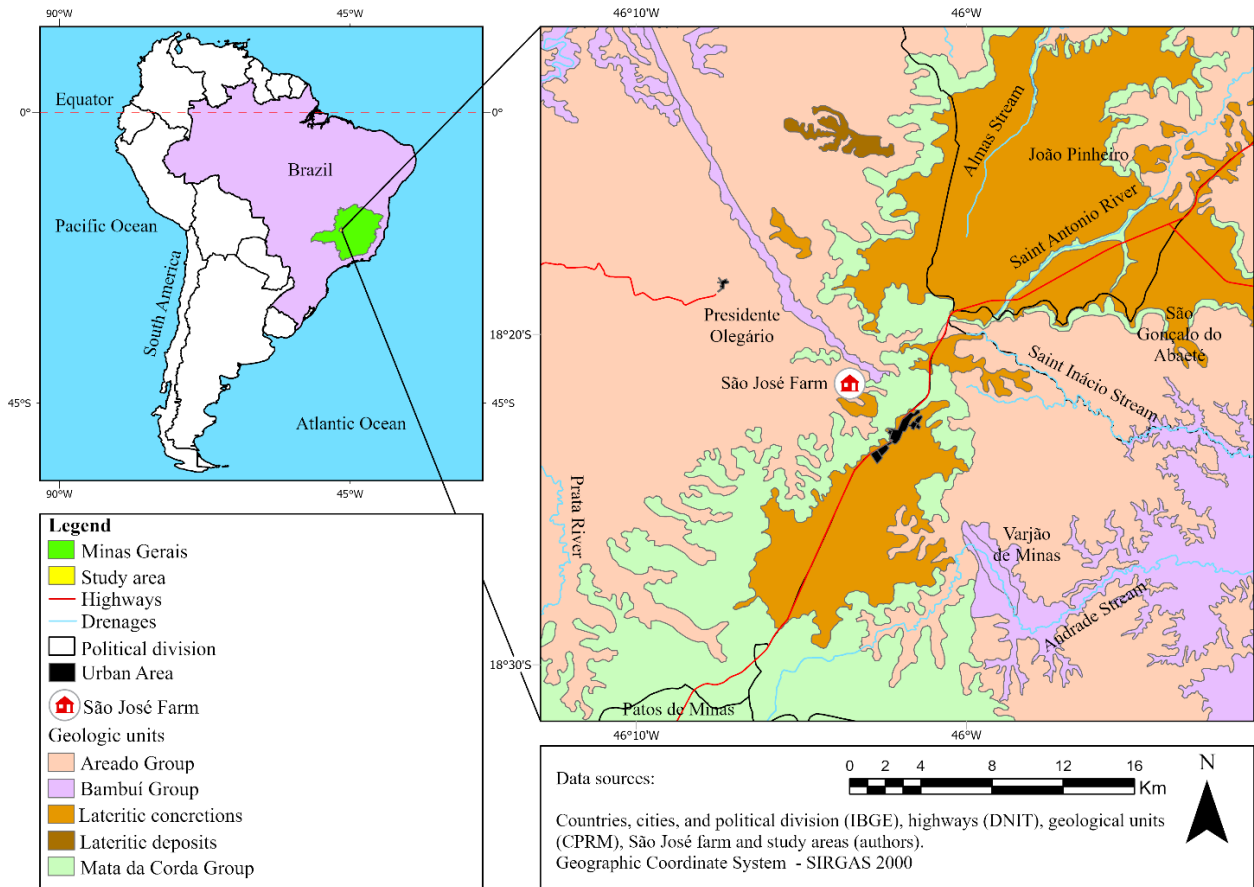


Figura 1. Mapa geológico da área de estudo e localização do ponto de coleta, situado às margens do Rio São José, no município de Presidente Olegário, Formação Quiricó (Grupo Areado), Minas Gerais, Brasil (Fialho et al. 2025), com modificações.

O Grupo Areado aflora em toda a extensão da bacia, exibindo uma notável variação lateral de litofácies, resultado da influência simultânea de diversos sistemas deposicionais. Este grupo é composto por três formações distintas: Abaeté, Quiricó e Três Barras. A Formação Abaeté revela dois ambientes sedimentares distintos; na região sul da bacia, apresenta conglomerados matriz-suportados imaturos, enquanto nas demais áreas da bacia, foi depositada por sistemas de rios entrelaçados, exibindo conglomerados clastos-suportados maduros. A Formação Quiricó, por sua vez, teve sua deposição em um sistema lacustre, contendo siltitos predominantemente na base, arenitos finos, médios e grossos na porção intermediária, tornando-se mais frequentes na parte superior, além de folhelhos e calcários micríticos. Notavelmente, esta é a única formação do Grupo Areado onde foram identificados fósseis de ostracodes até o momento (Leite, 2017).

Do ponto de vista tectônico, o Grupo Areado encontra-se contextualizado no intervalo Barremiano/Aptiano, coincidindo com a fase extensional da abertura do Atlântico Sul. Este

período corresponde ao primeiro registro de subsidência mecânica na bacia, propiciando a deposição de sedimentos no Grupo Areado (Campos & Dardenne, 1997). A evolução sedimentar do Grupo Areado transcorreu durante o processo de subsidência crustal, inicialmente preenchida por conglomerados e arenitos da Formação Abaeté, os quais foram depositados em sistemas de leques aluviais e fluviais. Posteriormente, observou-se a transição para um sistema flúvio-lacustre na porção central da bacia, favorecendo a sedimentação da Formação Quiricó. A porção inferior da Formação Três Barras é caracterizada pela deposição de sedimentos provenientes de um sistema flúvio-deltaico. Por fim, na região predomina um sistema desértico, culminando na formação de dunas eólicas e interdunas na porção superior da Formação Três Barras, no final do Cretáceo Superior (Fragoso et al. 2011; Leite, 2017). A Formação Três Barras, por sua vez, destaca-se pela maior diversidade litológica e pelo volume mais significativo de rochas. Sua deposição ocorreu através de sistemas fluviais, flúvio-deltaicos e eólicos, apresentando uma heterogeneidade de arenitos (Campos & Dardenne, 1997; Campos & Carmo, 2005; Leite, 2017).

Localmente, no Município de Presidente Olegário, no Estado de Minas Gerais, há ocorrência de folhelhos betuminosos, notáveis pela riqueza em matéria orgânica, além da presença de peixes e folhas fósseis na Formação Quiricó (Leite & Carmo, 2021).

A Formação Quiricó apresenta uma área atual de distribuição alargada de sul para norte da bacia. Depocentros isolados, caracterizados por espessuras predominantemente menores, indicam a presença de diversos corpos de água conectados em períodos de maior umidade, isolando-se durante períodos áridos, ao invés de formar um único lago (Sgarbi et al. 2001). A espessura dessa formação varia, atingindo 100 m no depocentro da bacia e diminuindo para poucos metros nas bordas do sistema lacustre. O contato inferior desta unidade litoestratigráfica se dá comumente com a Formação Abaeté ou rochas proterozoicas do Grupo Bambuí. Tipicamente, o contato superior apresenta interdigitação, lateralmente se entrelaçando com a Formação Três Barras (Campos & Dardenne, 1997).

Nas proximidades das margens do sistema lacustre, observam-se litotipos evaporíticos e crostas carbonáticas, particularmente suscetíveis a variações no nível da água. A influência eólica também é evidente, manifestando-se em vários níveis de arenitos lateralmente contínuos, compostos por grãos de areia eólica, coexistindo com a deposição de pelitos e o retrabalho de dunas (Campos & Dardenne, 1997; Leite, 2017; Leite et al. 2018; Leite, 2022; Leite et al. 2024).

Do ponto de vista litológico, a Formação Quiricó é constituída por siltitos, predominantemente interestratificados na base da sequência. Na porção intermediária, ocorrem

arenitos de diversas granulometrias: fino, médio e grosso. Na região do Município de Presidente Olegário a Formação Quiricó apresenta níveis de folhelho papiráceo cinza e altamente fossilífero, contendo calcário e rico teor em matéria orgânica. No topo da sequência, há uma riqueza significativa de fósseis, incluindo plantas, ostracodes, peixes e outros vertebrados (Leite et al., 2018; Leite & Carmo, 2021; Ribeiro et al., 2018 e 2022; Bittencourt et al., 2015; Bittencourt & Brandão, 2021; Carvalho & Santucci, 2018, 2021).

Recentemente, Leite (2022) propôs formalmente a Biozona OSF (*Ostracod São Francisco*) - 1.4 *Harbinia sp.*, Aptiano para a localidade onde ocorre *Francischanos moraesi*. Vale ressaltar que a Formação Quiricó também foi recentemente atribuída ao intervalo Berriasiano-Aptiano/Albiano? com base na bioestratigrafia de ostracodes (Leite & Carmo, 2021; Leite, 2022). Os autores apontam que a deposição da Formação Quiricó em sistema lacustre apresenta dois contextos distintos bem marcados e suportados por dados litoestratigráficos, bioestratigráficos e paleogeográficos. O contexto mais antigo é equivalente ao hipostatótipo da Fazenda Santa Tereza, com idade mais antiga do que aquela da Fazenda São Bento. Na parte inferior do trecho da Fazenda Santa Tereza, os depósitos estão associados ao intervalo Berriasiano-Valanginiano, sendo os limites inferior e superior desta zona definidos pelas ocorrências mais superiores de *Cypridea hystrix* Krömmelbein, 1962, e *Alicenula longiformis* Leite et al. 2018, respectivamente (Leite & Carmo, 2021).

A Formação Três Barras, que compõe a parte superior do Grupo Areado na Bacia Sanfranciscana, é formada principalmente por depósitos de origem eólica. Estudos sedimentológicos e estratigráficos identificaram uma extensa superfície de deflação que marca a transição entre dois sistemas eólicos com diferentes características faciológicas, diagenéticas e paleoambientais. O conjunto inferior está associado a um sistema eólico úmido, com dunas, interdunas encharcadas, lençóis de areia e, ocasionalmente, canais fluviais efêmeros ou permanentes. A espessura da unidade varia ao longo da bacia, chegando a aproximadamente 150 metros na região sul e diminuindo progressivamente em direção ao norte (Sgarbi et al., 2001; Mescolotti & Assine, 2016; Mescolotti et al., 2019).

3. MATERIAIS E MÉTODOS

O material analisado neste estudo foi coletado na Fazenda São José, localizada no município de Presidente Olegário, estado de Minas Gerais. Os espécimes examinados foram obtidos durante expedições de campo realizadas entre 2020 e 2022 e encontram-se atualmente depositados na Coleção Científica de Macrofósseis do Museu de Geociências da Universidade

de Brasília (MGEO–UnB). Os números de tombamento dos exemplares, bem como as informações detalhadas sobre o material analisado em outras instituições, estão disponíveis no Material Suplementar R1.

Adicionalmente, foram realizadas análises comparativas com materiais depositados em instituições científicas nacionais e internacionais. Em setembro de 2022 e outubro de 2023, foram conduzidas visitas técnicas ao Museu de Ciências da Terra da Companhia de Pesquisa de Recursos Minerais (CPRM), no Rio de Janeiro – RJ, e à Coleção de Vertebrados da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro (UFRRJ), ambas detentoras de acervos significativos de peixes fósseis. O Museu de Ciências da Terra abriga um expressivo conjunto de espécimes, incluindo os holótipos e parátipos de *Francischanos moraesii*, além de exemplares provenientes de diversas bacias sedimentares brasileiras. Já a coleção da UFRRJ reúne representantes de grupos relevantes para o presente estudo. Também foi realizada visita técnica ao Museu Americano de História Natural de Nova York, cuja coleção de peixes fósseis inclui diversos exemplares de Gonorynchiformes. A organização e o estado de conservação desse material facilitaram significativamente as análises comparativas e a verificação de caracteres utilizados na matriz de dados filogenética.

Adicionalmente, foi realizada a coleta de uma ampla diversidade de outros fósseis pertencentes aos seguintes clados: Angiospermas, Mollusca e Pterosauria, dada a notável fossilização presente na Formação Quiricó. Os espécimes de *Francischanos moraesii* coletados foram utilizados para análise detalhada e para comparação, visando examinar a variação morfológica em diferentes estágios de desenvolvimento.

O local de coleta está localizado às margens do Rio Meloso. Nessa localidade, a Formação Quiricó é composta por um pacote de aproximadamente 4 metros. (Leite & Carmo, 2021). A base consiste em um pacote de 50 centímetros de siltito maciço, de coloração cinza, quando fresco e roxo quando alterado, com lâminas intercaladas de areia fina. Em seguida, há uma camada de 20 centímetros de arenito fino siltoso esverdeado, maciço e fracamente carbonático. Posteriormente, ocorre um arenito médio esverdeado com cor de alteração avermelhada, com 2,35 metros de espessura. Os primeiros 30 centímetros são levemente carbonáticos, enquanto o restante da camada é fortemente carbonáticas. No nível de cerca de 2 metros, aparece folhelho com mica detrítica, nos quais foram identificados fitofósseis e também foram encontrados fósseis de peixes, e o primeiro registro dente de Pterosauria na Formação Quiricó, Grupo Areado (Fialho et al. 2025). Após uma análise mais refinada de lâminas petrográficas identificamos a rocha como um laminito calcítico.

3.1 Métodos de Trabalho

O presente estudo abrange um conjunto de 96 espécimes, caracterizados por diversos estados de conservação. A seleção criteriosa englobou elementos cranianos e pós-cranianos, como vértebras, nadadeira peitoral, nadadeira pélvica, nadadeira dorsal, nadadeira anal e nadadeira caudal, proporcionando uma representação abrangente da anatomia da espécie. A diversidade de estados de conservação observada nos exemplares oferece uma oportunidade única de explorar a morfologia da espécie em condições variadas.

A influência do folhelho foi considerada como um fator condicionante na disponibilidade de espécimes. Apesar das variações inerentes aos estados de conservação, a quantidade e diversidade dos espécimes selecionados mostraram-se adequadas para permitir uma reconstrução quase completa do esqueleto da espécie em análise.

3.2 Preparação das amostras e descrições anatômicas

Para uma melhor identificação das estruturas morfológicas, os blocos contendo exemplares de *Francischanos moraesi* foram preparados mecanicamente com o auxílio de lupa estereoscópica (Leica Z4). Utilizou-se agulha e pincel para a remoção cuidadosa do sedimento, até a exposição completa dos espécimes.

Em regiões mais frágeis, aplicou-se Paraloid® B72 como consolidante, a fim de estabilizar a matriz e preservar as estruturas fósseis. As etapas de captura de imagens, identificação anatômica, elaboração das ilustrações e descrição morfológica foram realizadas com o auxílio de um microscópio estereoscópico da marca Zeiss modelo (Stemi 2000-C), equipado com câmera integrada, o que permitiu a documentação detalhada dos espécimes e de suas estruturas anatômicas. Após a identificação completa das estruturas, alguns exemplares foram ilustrados com base em observações diretas, com desenhos específicos para cada elemento morfológico.

Concluídas as ilustrações manuais, procedeu-se à digitalização das imagens e à elaboração das pranchas anatômicas, utilizando o software Inkscape®. A descrição morfológica foi conduzida de forma concomitante à identificação e ilustração das estruturas, permitindo a formulação de descrições padronizadas. A nomenclatura anatômica empregada seguiu a proposta de Mattox et al. (2014), com adaptações e atualizações conforme os dados obtidos neste estudo.

3.2 Análises morfométricas e merísticas

Para a análise morfométrica, utilizou-se um paquímetro digital da marca *Mitutoyo*®, com registro das medidas em milímetros, arredondadas para uma casa decimal. As mensurações realizadas incluíram: comprimento total, comprimento da cabeça, comprimento do corpo, número de vértebras e comprimento da nadadeira caudal (Fig. 2). Essas medidas foram usadas na distinção de indivíduos jovens e adultos, além de possibilitar a identificação de possíveis relações alométricas.

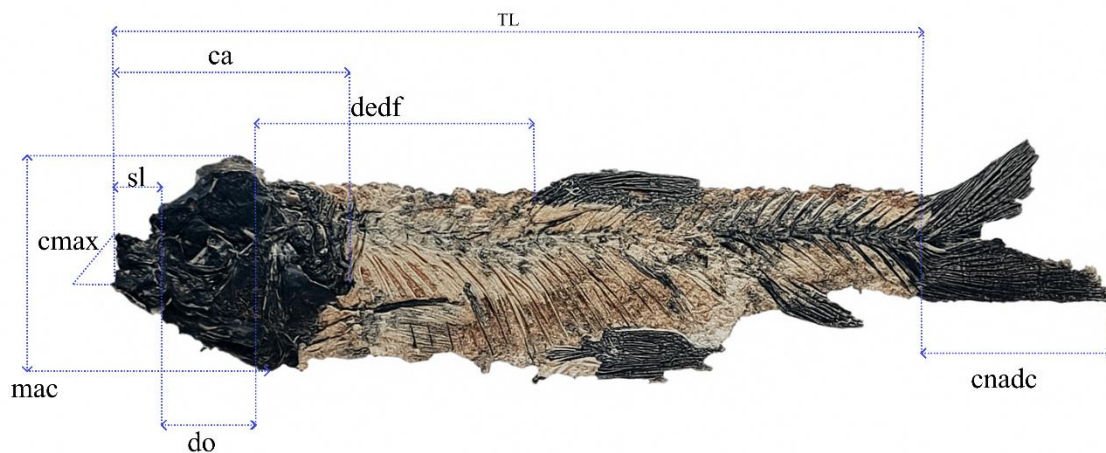


Figura 2: Medidas realizadas nos espécimes de *Francischanos moraesii* (Silva-Santos, 1955), Formação Quiricó, Bacia Sanfranciscana, Brasil. Medidas: **ca** comprimento da cabeça; **cmax** – comprimento da maxila superior; **cnadc** - comprimento da nadadeira caudal; **dedf** – distância do olho até a origem da nadadeira dorsal; **do** – diâmetro do olho; **mac** – maior altura do corpo; **sl** – comprimento rostral; **TL** – comprimento total. Escala 1 cm.

3.3 Sistemática Filogenética

Para a realização das inferências filogenéticas do material em estudo foi empregado o método clássico de reconstrução cladística por parcimônia (Hennig, 1966; Wiley, 1981). Na análise cladística, utilizou-se a matriz de dados proposta por Grande & Poyato-Ariza et al. (2010), a qual é a mais abrangente disponível para os Gonorynchiformes, incluindo espécies fósseis e viventes. A matriz utilizada nas análises filogenéticas foi modificada com base nas

propostas Grande & Poyato-Ariza et al. (2010), incorporando novos táxons e atualizações de codificação. Os seguintes táxons foram adicionados: *Denticeps clupeoides* (grupo externo), conforme Diogo et al. (2008), com modificações e revisões; *Sapperichthys chiapanensis* (Amaral & Brito, 2013); *Francischanos moraesi*, recodificado e revisado a partir de Ribeiro et al. (2018); *Vango fahiny* (Murray et al. 2023); *Chanos chautus* (Guadarrama & Cantalice, 2025); totalizando 33 táxons. Além disso, foram incorporados três caracteres adicionais derivados de Ribeiro et al. (2018): os caracteres 29 e 30, que correspondem aos caracteres 131 e 132 nesta matriz, respectivamente, e o caráter 35, renumerado como 133 na versão atual da matriz. Os caracteres multiestado 3; 13; 33; 55; 77; 78; 95; 97, 100 e 102 foram ordenados. As codificações de *Francischanos moraesi* estão destacadas em negrito no Material Suplementar R2. As modificações realizadas na matriz estão detalhadas no Material Suplementar R4.

Os caracteres originalmente propostos por Poyato-Ariza et al. (2010), que foram excluídos por Ribeiro et al. (2018) sob a justificativa de não estarem presentes no grupo interno, foram mantidos e codificados na presente análise: 33, 54, 62, 66, 73, 105, 109 e 112–130.

A matriz de dados compreende 133 caracteres e 33 táxons, resultado da inclusão e codificação dos dados referentes ao material coletado da Formação Quiricó, juntamente com uma reavaliação da codificação existente realizada por Ribeiro et al. (2018 e 2022). A incorporação dos dados do material analisado foi realizada por meio do software Mesquite, versão 4.0 beta 2 (Maddison & Maddison, 2025). A matriz resultante foi exportada em dois formatos: “. Nexus” e “. Tnt”, compatíveis com o software TNT, utilizado para as análises cladísticas subsequentes. A busca por árvores mais parcimoniosas foi conduzida no software TNT (*Tree Analysis Using New Technology*), versão 1.6 (Goloboff & Morales, 2023), em duas fases. Na primeira fase, foi utilizada a nova tecnologia de busca com 10.000 réplicas para sequência de adição randômica. As árvores mais parcimoniosas obtidas foram submetidas a uma segunda rodada de análise de busca tradicional, utilizando o algoritmo de rearranjo TBR (*Tree Bisection and Reconnection*). O conjunto de árvores mais parcimoniosas obtidas na segunda rodada foi submetido a um consenso estrito, e esta árvore de consenso foi utilizada como hipótese de trabalho no material suplementar R4, R5.

A mesma matriz também foi analisada em outro programa de análise filogenética, PAUP (*Phylogenetic Analysis Using*), versão 4 (Swofford, 2003), que realiza uma análise heurística de maneira muito similar à do TNT na metodologia de busca tradicional. No caso do PAUP, a busca heurística foi realizada com o método de sequência de adição randômica, utilizando 10.000 réplicas e métodos de cortes e rearranjo TBR. Para as análises em ambos os programas, o método de otimização dos caracteres foi o ACCTRAN (transformações

aceleradas). Como medidas de suporte da árvore, foram utilizados os índices de suporte de Bremer e *Bootstrap*. Para o suporte de Bremer, o estudo foi realizado até o limite de cinco passos adicionais. O *Bootstrap* foi realizado com 10000 réplicas e os grupos monofiléticos Dietze com mais de 50% de representatividade foram ilustrados no cladograma Material Suplementar R7.

3.4 Testes de exclusão de táxons:

Realizamos análises de exclusão seletiva de táxons para avaliar a sensibilidade da topologia à presença de táxons fósseis e táxons com alto índice de dados ausentes. A matriz completa (33 táxons) foi analisada como referência, com *Denticeps* como grupo externo (Clupeomorpha). Para testar o efeito da codificação de caracteres, repetimos todas as análises com caracteres ordenados e não ordenados. Em um conjunto de experimentos avaliamos exclusões pontuais de táxons previamente identificados como potencialmente influentes (*Diplomystus*, *Brycon* e *Opsariichthys*), isoladamente e em combinações, e também realizamos exclusões por limiares de missing data (taxa de dados ausentes >80%, >60% e >50%), em consonância com os dados expostos na Tabela 1 e na Figura 32, localizadas na seção de discussão dos resultados.

Em cada cenário executamos buscas heurísticas extensivas para recuperar árvores mais parcimoniosas e registramos o número de árvores mais parcimoniosas (MPTs), comprimento das árvores, índices de consistência e retenção (CI, RI), e suporte nodal (Bremer e *Bootstrap*).

Para comparar topologias entre cenários calculamos distâncias topológicas e inspecionamos mudanças de posição de táxons chave (por exemplo, *Sorbininardus*). Relatamos os consensos estritos e destacamos casos em que exclusões geraram aumento acentuado do número de MPTs ou perda de resolução, interpretando esses padrões como indicadores de instabilidade filogenética atribuível à presença/ausência dos táxons testados.

3.5 Análise estatística

Foram realizadas medições morfométricas em cada exemplar e as proporções corporais relativas ao comprimento padrão (CP), expressas em porcentagem, foram calculadas. Para avaliar a relação entre determinadas medidas morfométricas e o comprimento padrão foram testados diferentes modelos de regressão (linear, logarítmico e exponencial), sendo adotado o

modelo que apresentou o melhor ajuste, com base no maior coeficiente de correlação (r^2). Os dados brutos encontram-se no Material Suplementar R6.

Abreviações Institucionais e Acrônimos das instituições:

Serviço Geológico do Brasil - Museu de Ciências da Terra (**DGM**); Museu de Geociências, Instituto de Geociências da Universidade de Brasília – MGEO – (**MAF**) Laboratório de Micropaleontologia, Instituto de Geociências da Universidade de Brasília (**Labmicro**), (**MAF**); **LaPaDA** – Laboratório de Paleontologia de Dinossauros e Afins; **AMNH** – *American Museum of Natural History*, Nova York - Estados Unidos (**AMNH**)

Abreviações anatômicas, (Mattox et al. 2014):

AnAr, anguloarticular; **AnR**, raios da nadadeira anal; **Apal**, autopalatino; **Bpt**, basipterígio; **BR**, raios branquiostegais; **CdR**, raios da nadadeira caudal; **Cle**, cleitro; **Cor**, coracóide; **Den**, dentário; **Dia**, diastema; **DoR**, raios da nadadeira dorsal; **DPR**, raios procorrentes dorsal; **DRd**, radial distal; **Ect**, ectopterigóide; **En**, epineural; **End**, endopterigóide; **Ep1**, epural 1; **Ep2**, epural 2; **Epl**, epipleural; **Fro**, frontal; **H**, hipural; **HS**, espinho hemal; **Hyo**, hiomandíbula; **ifr**, s., sutura interfrontal; **Io**, infraorbital; **Iop**, interopérculo; **Max**, maxila; **Mes**, mesetmóide; **Met**, metapterigóide; **mn. sens. can**, canal sensorial mandibular; **NA**, arco neural; **NS**, espinho neural; **Op**, opérculo; **Par**, parietal; **PCdR**, raios principais da nadadeira caudal; **PecR**, raios da nadadeira peitoral; **PecRd**, radial da nadadeira peitoral; **PH**, parahipural; **Pl**, pleurocelo; **Pmax**, premaxila; **PMRd**, radial médio-proximal; **Pop**, preopérculo; **Psph**, paraesfenóide; **Pto**, pterótico; **Pu1**, 1º centro pré-ural; **Pu2**, 2º centro pré-ural; **Pu2HA+HS**, arco e espinho hemal do 2º centro pré-ural; **Pu2NA+NS**, arco neural e espinho do 2º centro pré-ural; **Pu3**, 3º centro pré-ural; **Pu3HA+HS**, arco e espinho hemal do 3º centro pré-ural; **Pu3NA+NS**, arco neural e espinho do 3º centro pré-ural; **PvR**, raios da nadadeira pélvica; **PvLatRd**, nadadeira pélvica radial lateral; **Qua**, quadrado; **Rb**, costelas; **Ret**, retroarticular; **Sca**, escápula; **Scle**, supraclitro; **Soc**, supraoccipital; **Sop**, subopérculo; **Sorb**, supraorbital; **Supra. c.**, canal supraorbital; **Sym**, simplético; **Syn**, sínfise; **U1**, centro ural 1; **U2**, centro ural 2; **Un1**, uroneural 1; **Un2**, uroneural 2; **V**, vértebra; **VC**, centrum vertebral; **VPR**, raios procorrentes ventral.

4 RESULTADOS

PALEONTOLOGIA SISTEMÁTICA

OSTEICHTHYES Huxley, 1880

ACTINOPTERYGII Cope, 1887

OSTARIOPHYSI Sagemehl, 1885

GONORYNCHIFORMES Greenwood, Rosen, Weitzmann & Myers, 1966

CHANIDAE Jordan, 1887

Sinonímia:

1955 – *Dastilbe moraesi* (Silva-Santos, 1955)

2022 – *Francischanos moraesi* (Ribeiro et al. 2022)

Diagnose - Peixe canídeo com uma autapomorfia: apresenta apenas cinco hipurais no endoesqueleto caudal (Ribeiro et al., 2018). Apresenta uma combinação única de outros caracteres derivados, tais como: mesetmóide grande com expansões posterolaterais curtas e largas (asas); exoccipitais com borda posterior côncavo-convexa projetando-se acima do supraoccipital; presença de expansão posterolateral nos exoccipitais; maxila com faceta maxilar bem desenvolvida e processo para articulação com autopalatino; presença de uma crista no ramo anteroventral do osso preopercular; ramos do preopérculo formando um ângulo reto; presença de expansão no canto posteroventral, na maior porção do ramo posterodorsal do osso preopercular; ausência de pós-cleito; e presença de arco neural bem desenvolvido e espinho no primeiro centro pré-ural, sendo o espinho aproximadamente metade do comprimento dos anteriores.

Material-tipo: N° 593-P, D.G.M., crânio em vista lateral direita, encontra-se bem preservado, com relevos dos ossos mais destacados. Não foram preservadas as seguintes estruturas cranianas: premaxila, ângular+articular, retroarticular, mesetmóide, raios branquiostegais e ossos infraorbitais. O preopérculo apresenta uma localização diferente, provavelmente deslocado para uma posição mais frontal. O subopérculo está totalmente visível, mas os raios branquiais estão ausentes.

Localidade tipo: Fazenda São José do Geribá, Município de Presidente Olegário, Estado de Minas Gerais. Nota: Atualmente conhecida apenas como Fazenda São José.

Horizonte tipo: Município de Presidente Olegário, Estado de Minas Gerais, Brasil, Formação Quiricó, Bacia Sanfranciscana, Aptiano, Cretáceo Inferior.

Material examinado: Consulte o material suplementar para obter uma lista completa do material examinado (Material Suplementar R1).

Comentários: A base da nadadeira caudal é formada por seis elementos hipurais separados por um diastema, com os hipurais 1 e 2 situados ventralmente e os demais dorsalmente. Os hipurais 1, 2 e 3 são morfologicamente semelhantes, destacando-se o hipural 1 por seu maior tamanho, formato retangular e leve constrição na articulação proximal. O hipural 4 apresenta características intermediárias, sendo menor e mais espesso lateralmente, com concavidade anteroventral acentuada. Os hipurais 5 e 6, posicionados dorsal e posteriormente, são os menores e mantêm a concavidade anteroventral típica. Maxilar com região posterior expandida e bulbosa; dentário com entalhe anterodorsal; articulação quadrado-mandibular anterior à órbita; quadrado deslocado; simplético alongado ($\approx 2\times$ mais que em outros grupos); opercular expandido ($\approx \frac{1}{3}$ do comprimento da cabeça); suprapreopercular grande e achatado.

4.1 Descrição Geral

O conjunto de exemplares analisado neste estudo compreende um total de 96 espécimes de *Francischanos moraesii* (Material Suplementar R1), os quais apresentam variados estados de preservação. De modo geral, a amostragem incluiu elementos cranianos e pós-cranianos, como vértebras, nadadeiras peitoral, pélvica, dorsal, anal e caudal. A disponibilidade e integridade dos espécimes estavam condicionadas, em grande parte, às propriedades tafonômicas. Ainda assim, os exemplares disponíveis permitiram a reconstrução quase completa do esqueleto da espécie. Observou-se que o crânio e os elementos pós-cranianos encontravam-se geralmente achatados na rocha, predominantemente em compressão lateral, embora alguns espécimes apresentassem compressão dorsoventral, de forma menos frequente (ver reconstrução do esqueleto completo Fig. 3). Além dos exemplares coletados na Fazenda São José, a pesquisa incorporou espécimes provenientes de diversas coleções científicas: Museu de Geociências da Universidade de Brasília (MGEO/UnB), Laboratório de Microfósseis (LabMicro/UnB) e Laboratório de Paleontologia de Dinossauros e Afins (LaPaDA/FUP-UnB), bem como acervos externos, como a Coleção Científica do Museu de Ciências da Terra (DGM/CPRM), que abriga o material tipo da espécie. Adicionalmente, foram analisados exemplares da coleção “*Fossil Fish*” do American Museum of Natural History, em Nova York, que reúne mais de 30.000 exemplares de peixes fósseis, incluindo representantes de Gonorynchiformes, relevantes para comparação morfológica. Essa abordagem ampla e integrativa permitiu preencher lacunas no conhecimento anatômico de *Francischanos moraesii* e de outros Gonorynchiformes, aproveitando a riqueza de detalhes morfológicos e o elevado

grau de preservação dos materiais para uma análise precisa dos caracteres diagnósticos do grupo.

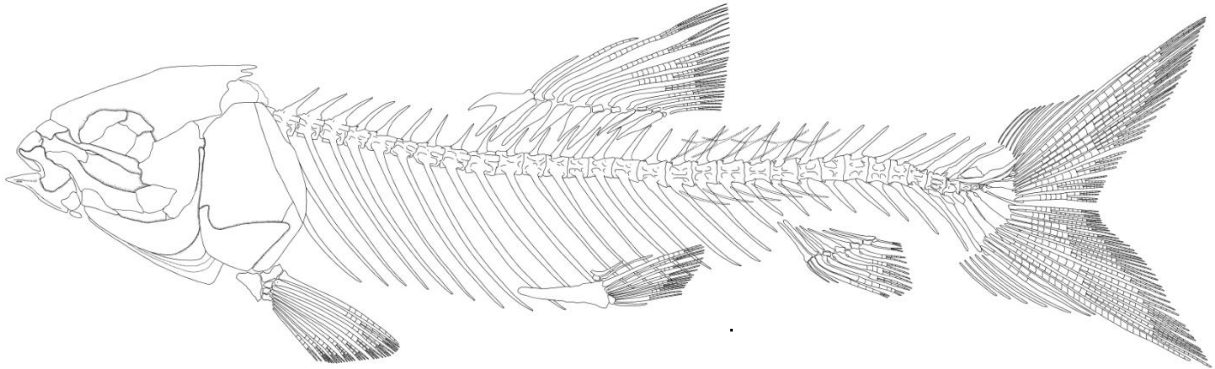


Figura 3: *Francischanos moraesii* (Silva-Santos, 1955): Reconstrução do esqueleto com anatomia atualizada. Escala 10 mm.

Elementos do teto craniano e do neurocrânio.

Crânio: O crânio apresenta dimensões relativamente reduzidas e uma morfologia ligeiramente (pouco) alongada. A variação observada entre os espécimes coletados é significativa. Na fase inicial do desenvolvimento, o tamanho do crânio dos indivíduos pode variar entre 4 e 8 mm, enquanto os tamanhos intermediários situam-se na faixa de 8 a 12 mm, e os adultos alcançam dimensões compreendidas entre 13 e 25 mm. O estado de preservação da maioria dos espécimes coletados é geralmente excelente, permitindo a visualização clara das estruturas. Contudo, o achatamento do crânio na matriz sedimentar dificulta a interpretação dessas estruturas, tornando essencial uma análise detalhada de múltiplos crânios, considerando tanto a perspectiva diferenciada quanto o achatamento observado. A morfologia geral dos crânios, conforme ilustrado nas Figs. 4A, C, D (em vista lateral esquerda), assim como na Fig. 4B (em vista lateral direita), evidencia a presença dos seguintes ossos: opérculo, frontal e parietal, dentário, premaxila e maxila, quadrado, paraesfenóide, hiomandibular, preopérculo, entre outros. A reconstrução detalhada das estruturas anatômicas do crânio de *Francischanos moraesii* está representada na (Fig. 5). Esses elementos anatômicos são descritos abaixo.

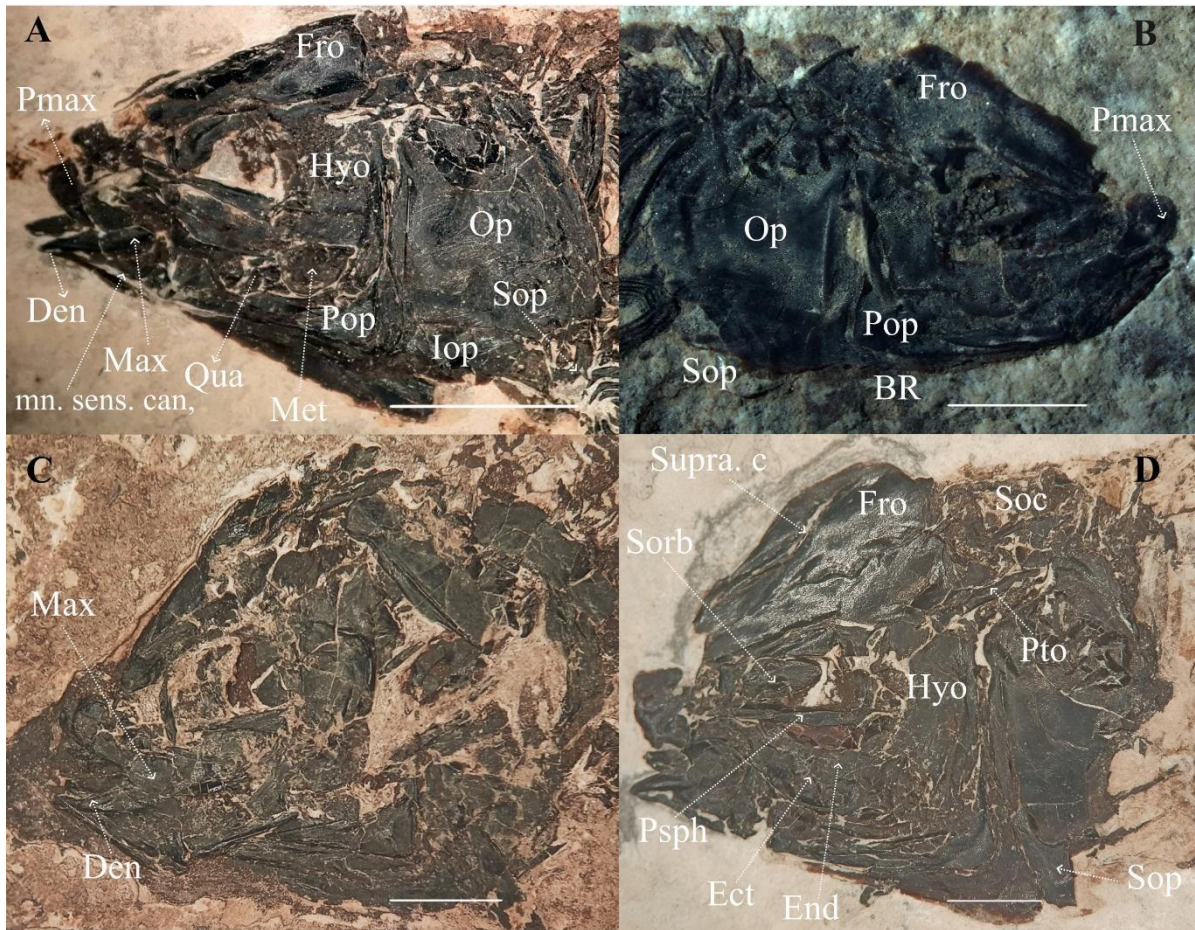


Figura 4: Crânio de *Francischanos moraesii* (Silva-Santos, 1955) em vista lateral ilustrando várias condições de preservação. **A**, MAF 558 vistas lateral esquerda (Escala: 5 mm); **B**, MAF 612 laterais-direitos direitos (Escala 2 mm); **C**, MAF 753 laterais esquerdos (Escala: 5 mm) e **D**, MAF 572 laterais esquerdos (Escala: 5 mm). **BR**, raios branquiostegais; **Den**, dentário; **Ect**, ectopterigóide; **End**, endopterigóide; **Fro**, frontal; **Hyo**, hiomandíbula; **Iop**, Interopérculo; **Max**, maxila; **Met**, metapterigóide; **mn. sens. can.**, canal sensorial mandibular; **Op**, opérculo; **Pmax**, premaxila; **Pop**, Preopérculo; **Psp**, paraesfenóide; **Pto**, pterótico; **Qua**, quadrado; **Soc**, supraoccipital; **Sop**, subopérculo; **Sorb**, supraorbital; **Supra. c.**, canal supraorbital.

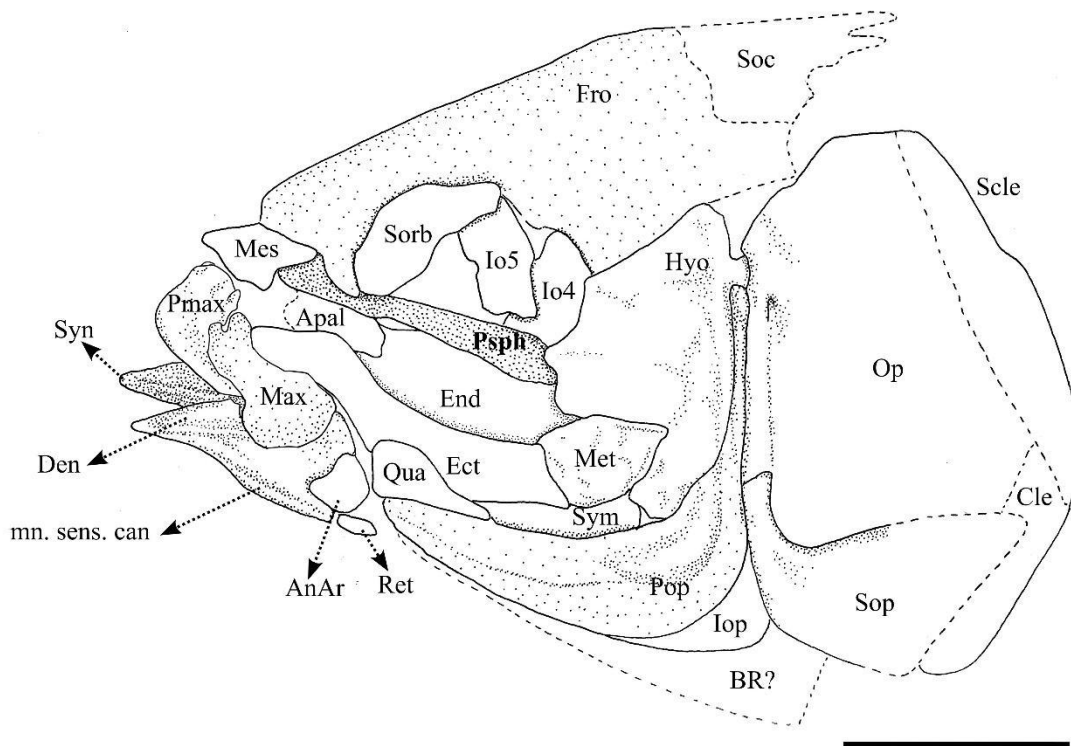


Figura 5: Reconstrução do crânio de *Francischanos moraesii* (Silva-Santos, 1955). Baseada em vários exemplares diferentes) em vista lateral esquerda, abreviações de acordo com Dietze, 2007 (com atualizações): **AnAr**, ângulo-articular; **Apal**, autopalatino; **BR**, raios branquiostegais; **Den**, dentário; **Ect**, ectopterigóide; **End**, endopterigóide; **Fro**, frontal; **Hyo**, hiomandíbula; **Io 4**, infraorbital 4; **Io 5**, infraorbital 5; **Iop**, interopérculo; **Max**, maxila; **Mes**, mesetmóide **Met**, metapterigóide; **mn. sens. can**, canal sensorial mandibular; **Op**, opérculo; **Pmax**, premaxila; **Pop**, preopérculo; **PspH**, paraesfenóide; **Qua**, quadrado; **Ret**, retroarticular; **Soc**, supraoccipital; **Sop**, subopérculo; **Sorb**, supraorbital; **Sym**, simplético; **Syn**, sínfise - (Cintura peitoral: **Cle**, cleitro e **Scle**, supracleitro). Escala: 5 mm,

Região Etmoidal

Etmóides (dermetmóide, mesetmóide e etmóide lateral). Os etmóides incluem o dermetmóide, o mesetmóide e o etmóide lateral. O dermetmóide e o mesetmóide localizam-se na região anterior do teto craniano, enquanto o etmóide lateral situa-se lateralmente ao osso frontal. O dermetmóide é um osso relativamente pequeno em comparação ao frontal, porém mais longo do que largo. Sua morfologia sugere uma estrutura de transição entre os elementos ósseos dérmicos do crânio e a cartilagem mesetmóide. Articula-se posteriormente com a premaxila e ventrolateralmente com o autopalatino e o paraesfenóide. Devido à sua natureza predominantemente cartilaginosa, o dermetmóide geralmente apresenta preservação limitada

(Fig. 5). O etmóide lateral, por sua vez, não pôde ser identificado nos exemplares analisados. Nem mesmo a expansão lateral da região etmoidal é visível, provavelmente em decorrência do forte achatamento lateral das amostras. Assim, não é possível descrever com segurança sua forma, uma vez que não há elementos diagnósticos que permitam confirmar sua presença.

Nasais. A presença do osso nasal em *Francischanos moraesi* permanece incerta. A análise direta dos exemplares não permitiu a observação desse osso nem de sua forma, motivo pelo qual o caráter foi recodificado como incerto (“?”). Embora *Ribeiro et al.* (2022) o tenham codificado como presente (“1”), os autores não forneceram ilustração ou descrição que comprove sua ocorrência. Da mesma forma, Dietze (2009) também não descreveu o nasal em *Dastilbe crandalli*, o que reforça a possibilidade de ausência ou de uma condição extremamente reduzida e pouco acessível à observação. Por outro lado, em *Chanos chanos*, o osso nasal é fortemente reduzido, mas sua presença foi confirmada com base em descrições detalhadas (Grande & Poyato-Ariza 2010), o que sugere que, mesmo quando presente, esse osso pode ser de difícil visualização dependendo do grau de ossificação e da preservação.

Frontais. O osso frontal está localizado na região dorsal da cabeça, entre o osso etmóide, anteriormente, e os ossos parietais, localizados posteriormente. Apresenta formato levemente trapezoidal e é alongado no sentido anteroposterior, sendo mais estreito em sua porção anterior, onde se articula com o osso dermetmóide, e mais largo posteriormente, onde se conecta medialmente aos parietais e, lateral e posterolateralmente, aos ossos esfenótico e pterótico (Figs. 6A-B), respectivamente. Medialmente, o frontal articula-se com seu par homólogo contralateral, formando a sutura interfrontal, a qual é retilínea anteriormente e levemente sinuosa posteriormente. A superfície externa (dorsal) do frontal é suavemente convexa e apresenta sulcos neurosensoriais associados ao sistema da linha lateral cefálica. A superfície interna (ventral) é côncava. O osso frontal possui um processo posterior supraoccipital bem desenvolvido, que se projeta levemente sobre o osso parietal, dividindo-o parcialmente. Essas estruturas são visíveis apenas em vista dorsal.

Parietais. O parietal, de pequenas dimensões, pode ser facilmente confundido com o frontal. Em *Francischanos moraesi*, os parietais são reduzidos, com margens arredondadas, como observado no exemplar MAF 572. Devido ao seu tamanho diminuto, os limites dessa estrutura não são claramente definidos. A Figura 7 indica a posição do parietal esquerdo e a disposição dessas estruturas no exemplar. Em *Ribeiro et al.* (2022), os parietais estão ilustrados na Figura

6B, onde se observa que são estruturas separadas entre si pelos exoccipitais na porção mediana do supraoccipital. Internamente, próximo à borda orbital lateral, encontra-se o canal supraorbital, um dos principais canais neurosensoriais do crânio. Esse canal é parcialmente intraósseo, ou seja, inserido no interior do osso, podendo apresentar aberturas visíveis externamente na forma de forames ou sulcos delgados, dispostos ao longo da superfície óssea.

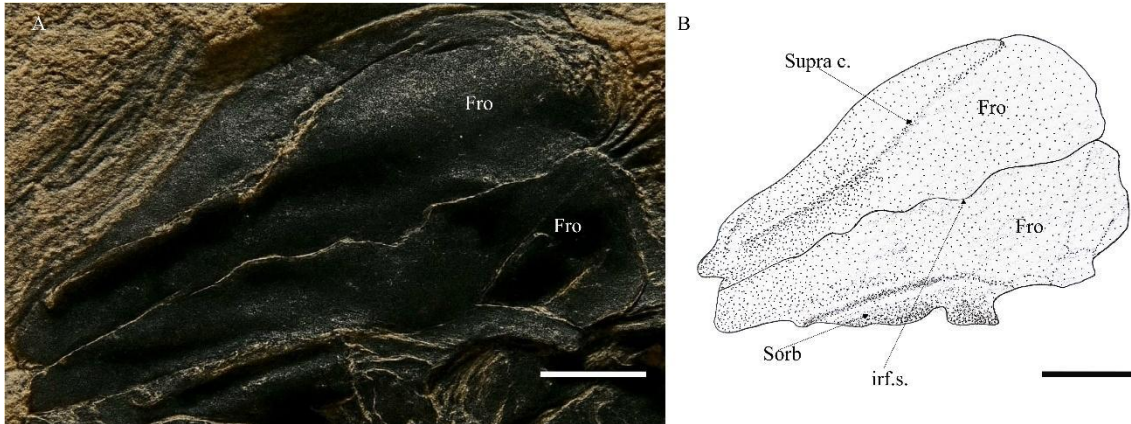


Figura 6. Frontal de *Francischanos moraesii* (Silva-Santos, 1955), em vista dorsal, MAF 572: A) Frontal evidenciando as suturas e B) Ilustração do frontal destacando as seguintes estruturas: **Fro**, frontal; **irf.s.**, sutura interfrontal; **Sorb**, supraorbital; **Supra.c.**, canal supraorbital. Escala 1mm.

Parasfenóide. O parasfenóide é um osso alongado e estreito que compõe a base do neurocrânio. Sua porção posterior é relativamente mais larga, enquanto a anterior se estende até a região da série etmoidal, com a qual se articula anteriormente. O parasfenóide articula-se posterolateralmente com o proótico e posteromedialmente com o supraoccipital. A superfície ventral do osso é lisa e apresenta uma crista longitudinal mediana pouco proeminente. Trata-se de um elemento frequentemente preservado, sendo observado com clareza em diversos exemplares (MAF 558, MAF 612, MAF 753, MAF 572 e o holótipo DGM 593-P). As (Figs. 4 A-D; 5, 8A-B,10) ilustram tanto a forma do parasfenóide quanto sua reconstrução, evidenciando suas principais características anatômicas e relações articulares. O orbitoesfenóide, pteroesfenóide e basisfenóide, pertencentes à região orbital, não foram observados em nenhum dos exemplares analisados.

Região Ótica

Pterótico. O pterótico é uma estrutura localizada na região posterior do neurocrânio. É laminar, relativamente delgado, com contornos suaves e alongados no plano anteroposterior. Sua porção posterior está em contato com o proótico, que se encontra preservado. A Figura 7 (MAF 572) mostra essa estrutura em vista lateral esquerda.

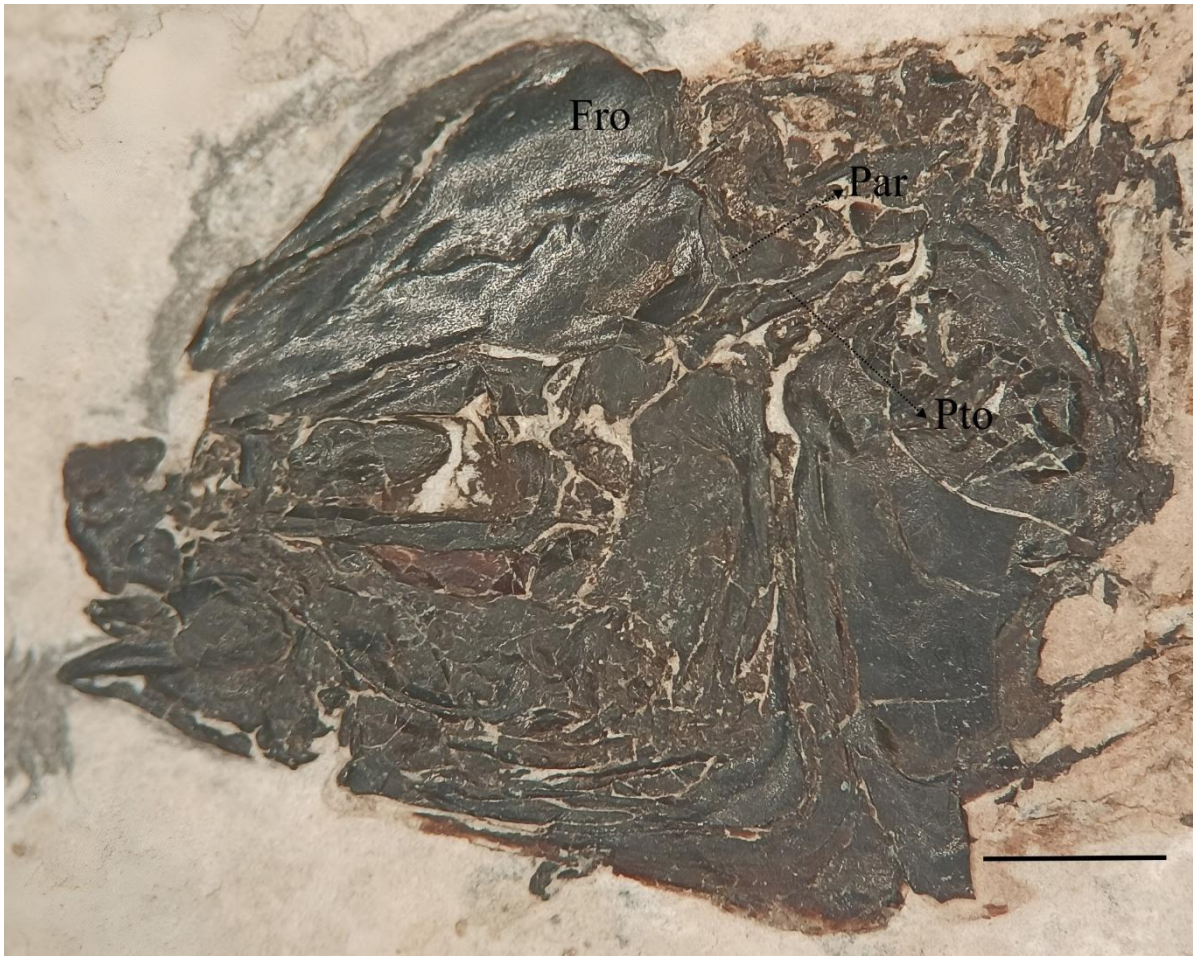


Figura 7: Crânio de *Francischanos moraesii* (Silva-Santos, 1955), seta aponta detalhes das estruturas: **Fro**, frontal; **Par**, parietal **Pto**, pterótico; MAF 572, em vista lateral esquerda (Escala: 2 mm).

Região Occipital

Exoccipital. Esta estrutura não se encontra preservada nos exemplares analisados, impossibilitando sua descrição detalhada. Informações adicionais sobre os exoccipitais são apresentadas na seção da discussão.

Região Orbital

Infraorbital. Os ossos infraorbitais estão usualmente dispostos em sequência ao longo da margem ventral e posterior da órbita. Nos exemplares analisados, essas estruturas não foram preservadas, e até o momento não há descrição formal dessas estruturas, tanto em Ribeiro *et al.* (2022) quanto na descrição original de Silva-Santos (1955). No entanto, Ribeiro *et al.* (2022) identificou quatro elementos em suas imagens, sendo três localizados na borda ventral da órbita e um em posição mais posterior, os quais foram interpretados como infraorbitais. No espécime MAF 558, observa-se um elemento posicionado lateralmente à órbita, enquanto os

demais não foram preservados. O osso identificado como IO4 apresenta formato alongado e uma leve curvatura que contorna a órbita; dorsalmente, articula-se com o osso frontal e posteriormente com o hiomandibular. Devido ao achatamento lateral do material, este osso pode ter sido deslocado dorsalmente, entrando em contato com os supraorbitais e o frontal. As Figuras 4A-D, 5, 8A-D ilustram os elementos interpretados como infraorbitais.

Supraorbital. O osso supraorbital está localizado dorsalmente à órbita. De maneira geral, trata-se de um osso laminar, alongado. Sua extremidade anterior é ligeiramente mais estreita, enquanto a posterior apresenta uma expansão. O osso exibe uma curvatura que acompanha o contorno superior da órbita. A superfície externa apresenta estriações, além de um canal sensorial supraorbital que percorre parte de sua extensão. Articula-se ventroposteriormente com o infraorbital 4 e dorsalmente com o osso frontal. Os exemplares MAF 572 e MAF 558, bem como as Figuras 4A-D e 5, ilustram claramente essas características.

Maxilar Superior

Maxila. A maxila é desprovida de dentes, com extremidades expandidas e um processo inferior semelhante ao de uma clava. Esta conformação é observada em espécimes com crânios bem preservados, como MAF 572, 558, 753 e DGM 593-P (holótipo) (Figs. 4A-D, 5, 8A-B, 9A-B). Nos elementos articulados em sua posição original, o eixo maior da maxila inclina-se posteriormente, configurando uma extremidade posteroventral expandida com contorno arredondado. Nessa expansão posteroventral (aba ventral), nota-se que ela é mais desenvolvida que a dorsal. Na porção anterodorsal, há também uma expansão, embora menos acentuada. A margem ântero-ventral apresenta uma pequena projeção e uma protuberância com uma ponta levemente curvada para cima. Já a margem anterodorsal exibe um contorno arredondado com espessamento e rugosidade na porção lateral (Figs. 4A-B). Nos indivíduos juvenis a maxila apresenta basicamente a mesma forma, inclusive com a presença de uma projeção ântero-ventral levemente arqueada. A única diferença para os adultos é que as extremidades são menos expandidas.

Premaxila/Supramaxila. A premaxila, assim como a maxila, é desprovida de dentes e não apresenta supramaxila. Essa estrutura é alongada e delgada, com a borda anterodorsal levemente arredondada e a porção posteroventral alongada, apresentando uma pequena projeção. A superfície externa é lisa e desprovida de ornamentação. A articulação da premaxila ocorre por meio de sua extremidade posterior, que se conecta à região anterior da maxila. Com

base na análise dos espécimes DGM 596-P, DGM 593-P (holótipo), MAF 605, MAF 572, MAF 575 e, especialmente, do indivíduo adulto MAF 753, foi possível reconstituir a estrutura completa da premaxila (Figs. 4A-D, 5, 8A-B, 9A-B), frequentemente ausente ou fragmentada em indivíduos juvenis. Nestes (Figs. 8A-B e 9A-B), a projeção anteroventral muitas vezes não está bem preservada, o que dificulta sua descrição e observação. Contudo, os espécimes MAF 753 e MAF 605 apresentam excelente estado de conservação, permitindo uma análise detalhada.

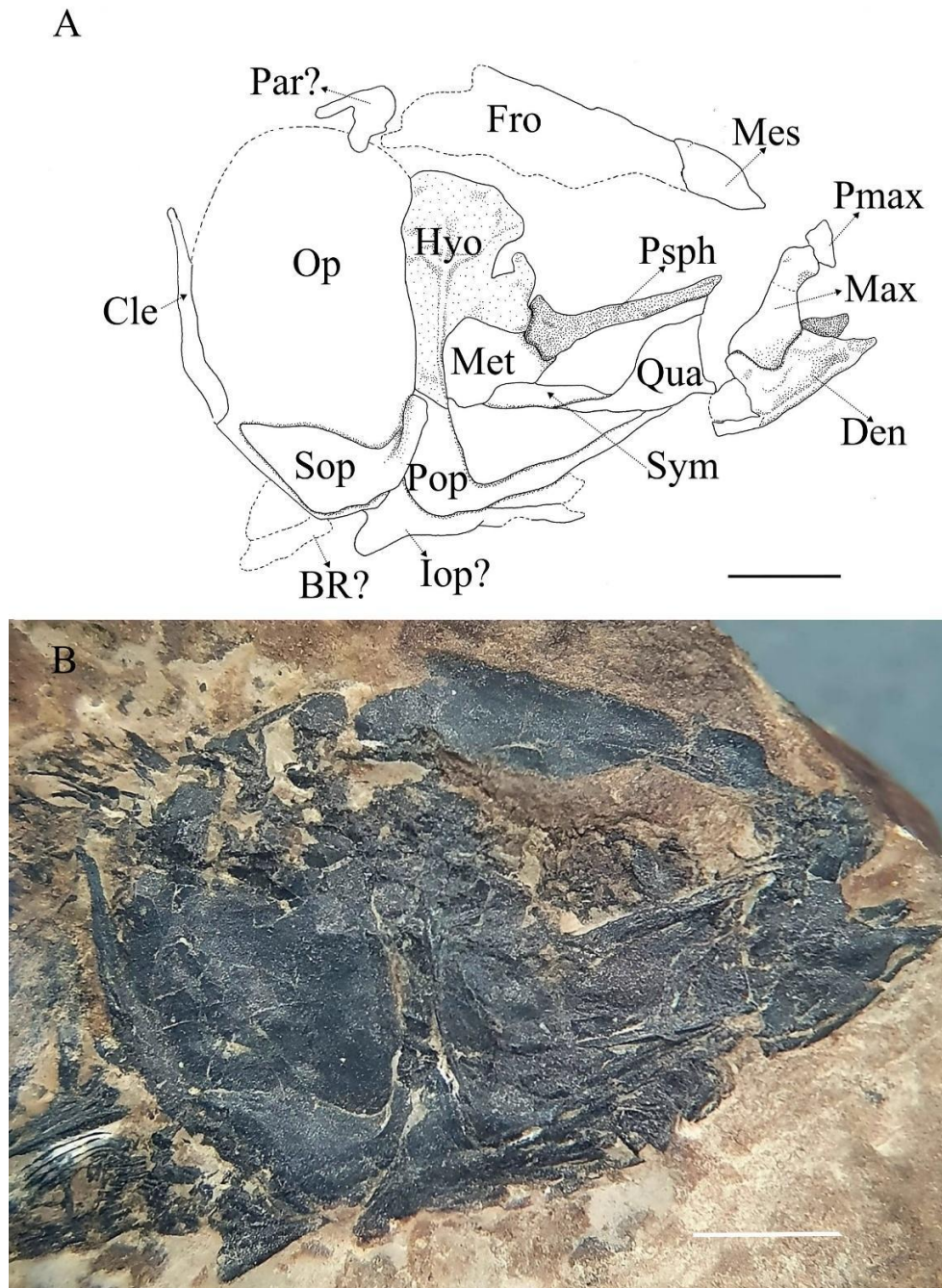


Figura 8: Crânio de *Francischanos moraesii* (Silva-Santos, 1955), em vista lateral direita. A) Esquema do crânio, evidenciado as estruturas anatômicas DGM 593-P (holótipo); **BR**, raios branquiostegais;

Den, dentário; **Fro**, frontal; **Hyo**, hiomandibular; **Iop**, interopérculo; **Max**, maxila; **Mes**, mesetmóide; **Met**, metapterigóide; **Op**, opérculo; **Par**, parietal; **Pmax**, premaxila; **Pop**, preopérculo; **Psph**, paraesfenóide; **Qua**, quadrado; **Sop**, subopérculo; **Sym**, simplético - (cintura peitoral: **Cle**, cleitro). B) Foto do crânio em vista lateral. Escala 2 mm

Mandíbula

Dentário e Sínfise. O dentário tem formato triangular, desprovido de dentes em todos os exemplares observados. Em vista lateral, apresenta uma protuberância/crista robusta que se desenvolve logo abaixo da margem onde os dentes estavam inseridos e se estende horizontalmente desde a porção anterior até a posterior do osso. Na sua região médio-posterior ocorre uma depressão rasa, triangular, localizada entre a crista horizontal e a margem dorsal do dentário. Ainda em vista lateral, na parte ventral, abaixo da crista horizontal, ocorrem na porção mais anterior forames ovalados que posteriormente se conectam ao canal mandibular (sensorial) que corre paralelamente à margem ventral do dentário. O mesmo canal é observado no exemplar DGM 594-P (parátipo) e ilustrado em Ribeiro *et al.* (2022 Fig. 5B). Em alguns exemplares (MAF 572, 559 e 753) quando os dentários direito e esquerdo estão desarticulados é possível observar na porção anterior em vista medial, que estes são levemente curvados, dando um leve contorno arredondado à sua margem anterior.

A sínfise mandibular é pouco desenvolvida, restrita a um processo sinfisial de seção elíptica com eixo maior inclinado para frente. Em vista medial, observa-se que o dentário tem duas porções separadas por uma crista horizontal bem marcada. A porção dorsal perfaz aproximadamente 80% da altura do dentário e consiste em uma concavidade suave. Abaixo da crista, observa-se uma área mais rebaixada com um forame ovalado (o eixo maior está na horizontal) na porção anterior (Figs. 4A-D, 5, 8A-B, 9A-B).

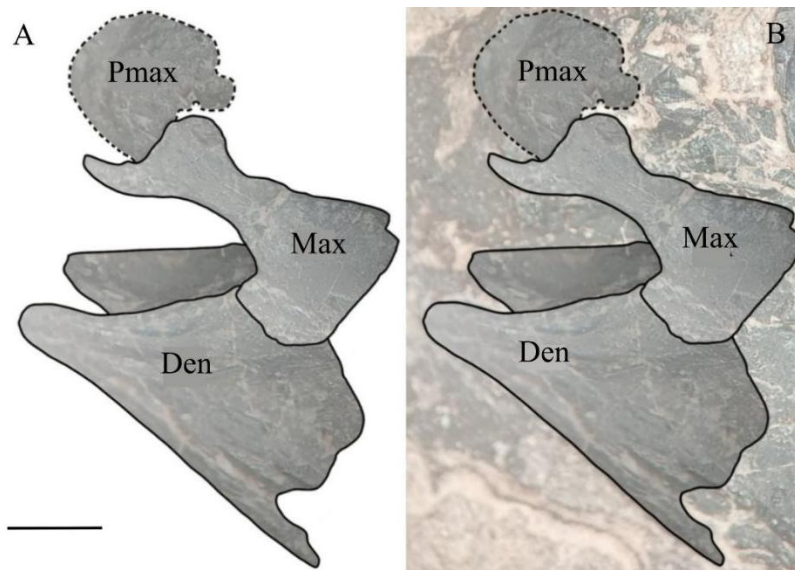


Figura 9: Anatomia do aparelho bucal de *Francischanos moraesii* (Silva-Santos, 1955), em vista lateral. A) Esquema do aparelho bucal, evidenciado as estruturas anatômicas DGM 596-P (Parátipo) vista lateral esquerda. B) Foto do aparelho bucal em vista lateral esquerda. **Den**, dentário; **Max**, maxila; **Pmax**, premaxila. Escala 1 mm

Retroarticular. O retroarticular é uma estrutura óssea situada na porção posterior da mandíbula, onde ocorre a articulação com os ossos ângulo-articular (**AnAr**). Em comparação com o **AnAr**, o retroarticular é relativamente pequeno, apresentando uma forma alongada e aproximadamente ovalada. Em muitos exemplares, essa estrutura não é preservada, sendo observável apenas no MAF 753, um exemplar adulto, onde é possível examinar detalhes da sua anatomia (Figs. 4A-D e 5).

Ângulo-articular. O osso ângulo-articular, aqui referido como osso **AnAr**, apresenta fusão e se encontra situado na região posterior dos ossos dentários bilateralmente, constituindo a mandíbula e estabelecendo articulação com o osso quadrado adjacente. Essa estrutura exhibe uma forma aproximadamente quadrangular e é caracterizada por dois processos distintos: um anteroventral e outro anterodorsal, resultando em uma margem anterior côncava na junção entre o **AnAr**. Este aspecto anatômico pode ser observado nas Figuras 4A-D e 5.

Ossos Operculares

Preopérculo. De modo geral, a maioria dos espécimes analisados apresenta o preopérculo bem preservado, permitindo a observação detalhada de sua estrutura nos exemplares MAF 572, 753, 558 e 575 e DGM 593-P, os quais foram fundamentais para a reconstrução e descrição

completa da estrutura. As (Figs. 4A-D, 5 e 8A-B) ilustram adequadamente a série opercular descrita.

O preopérculo está localizado na região anteroventral em relação ao opérculo e apresenta dois processos alongados em formato de "L": o processo inferior (anteroventral) e o processo superior (pósterio-dorsal). Porém, o processo inferior é um pouco maior que o superior e formam um ângulo ligeiramente inferior a 90°, devido à inclinação sutil do processo inferior. A margem dorsal do processo inferior articula-se anteriormente com o quadrado, simplético e com parte da hiomandíbula. O processo superior está posicionado entre o hiomandíbula (pósterio-dorsal) e o opérculo. Já a margem ventral do processo inferior estabelece articulação com o interopérculo. É importante destacar que a porção posterior do preopérculo apresenta-se arredondada, sobrepondo parcialmente o interopérculo. A porção anterior do processo inferior (anteroventral) é mais estreita do que sua porção posterior. Na borda ventral desse processo, observa-se uma crista aguda pouco desenvolvida.

Opérculo. O opérculo está localizado na porção posterior do crânio. Trata-se de um osso grande, largo e lateralmente achatado, com superfície externa aparentemente lisa e sem ornamentações proeminentes. Sua borda posterior é arredondada (convexa), enquanto a margem anterior, aparentemente é coberta pelo preopérculo, apresentando-se visualmente retilínea. A margem dorsal é livre e ligeiramente arredondada, embora, na maioria dos espécimes analisados, incluindo o holótipo DGP 593-P (Figs. 8a e 8b) e os exemplares MAF 753, 575 e 572 (Figs. 4A-D, 5, 8A-B), essa porção do osso não está bem preservada. Apenas no exemplar MAF 605 foi possível definir melhor sua forma, uma vez que se encontra em bom estado de preservação (Figs. 4A-D e 8A-B). Na margem ventral do opérculo, entre o preopérculo e o subopérculo, está localizado o interopérculo. Já na margem posterodorsal encontra-se o supracleitro, que, em conjunto com o opérculo, recobre as primeiras vértebras. Na porção posteroventral do opérculo, observa-se possivelmente o cleitro que pode ter se deslocado no processo de fossilização. Os arcos branquiostegais não foram preservados, impossibilitando a determinação exata do seu número e forma. No entanto, na descrição original de Silva-Santos (1955), esses arcos são caracterizados como limitados, em torno de cinco ou um pouco mais, e descritos como longos e delgados.

Interopérculo. O interopérculo localiza-se ventralmente na série opercular, conectando-se ao preopérculo e ao subopérculo. Trata-se de um osso alongado e delgado, posicionado ventralmente ao preopérculo e em contato com o subopérculo posteriormente. Sua forma é

predominantemente curva, acompanhando a curvatura da margem posteroventral do preopérculo. Relativamente pequeno, o interopérculo se sobrepõe aos arcos branquiostegais. Sua articulação ocorre dorsalmente com o preopérculo e posteriormente com o subopérculo, (Figs. 4A-D, 5, 8A-B, 9A-B).

Subopérculo. O subopérculo está localizado na região posterior e ventral do opérculo, posicionando-se abaixo deste e posteriormente ao preopérculo e ao interopérculo. Sua forma é aproximadamente triangular na margem posterior, apresentando um processo ascendente na margem anterior. As margens dorsal e ventral são retilíneas, sendo que a última apresenta um nível específico horizontal. Na descrição original, Silva-Santos, (1955) menciona a presença de estrias na margem posterior do subopérculo. No entanto, essa característica não foi observada nos exemplares analisados. Notamos a presença de algumas escamas sobrepondo a maior parte do osso, o que pode ter sido interpretado erroneamente como estrias. De maneira geral, a preservação do subopérculo é satisfatória, sendo raros os exemplares com morfologia completamente preservada. No entanto, no holótipo DGM 593-P, esse osso encontra-se com suas estruturas bem conservadas, permitindo a observação da sua morfologia completa (Figs. 8A-B e 7).

Suspensório

Hiomandíbula. A hiomandíbula está situada entre o neurocrânio e o arco hioide. Apresenta uma superfície aparentemente rugosa e bem desenvolvida. Possui um formato irregular e apresenta um processo anterior que se estende em direção ao metapterigóide (Fig. 7). Em vista dorsal, a hiomandíbula articula-se com o neurocrânio; a margem anterodorsal conecta-se aos ossos infraorbitais, enquanto a região ântero-medial articula-se com o paraesfenóide. A margem posterior, por sua vez, estabelece contato com a série opercular. De modo geral, o estado de preservação do hiomandibular não é satisfatório, sendo frequentemente encontrado fragmentado em muitos exemplares. No entanto, assim como ocorre no subopérculo, o holótipo DGM 593-P apresenta-se bem conservado, permitindo a observação detalhada de sua morfologia completa (Figs. 4A-D,5, 8A-B).

Metapterigóide. O osso metapterigóide apresenta uma forma aproximadamente quadrangular e laminar, com bordas irregulares, sendo lateralmente achatado e relativamente delgado. A borda anterior articula-se anterolateralmente com a porção póstero-lateral do ectopterigóide, enquanto a porção dorso-posterior, que possui uma área de contato maior, conecta-se a

hiomandíbula. A porção posteroventral articula-se, em sua maior parte, com o hiomandibular e, na região anteroventral, com o simplético, exibindo uma borda aparentemente arredondada. Os espécimes MAF 558 (Fig. 4A) e DGM 593-P (holótipo Figs. 8A-B) evidenciam claramente as características do metapterigóide, que são mais nítidas em espécimes adultos. No entanto, a preservação completa desse osso é relativamente rara.

Simplético. O osso simplético localiza-se entre o quadrado e o hiomandibular, na porção medial do aparelho de suspensão da mandíbula. Trata-se de um elemento ósseo alongado e delgado, com formato ligeiramente cônico e curvado, apresentando extremidades afinadas. Articula-se anteriormente com o osso quadrado e posteriormente conecta-se a hiomandíbula. Os exemplares MAF 572 e MAF 558, juntamente com as (Figs. 4A-D, 5), ilustram de forma clara essas características morfológicas.

Quadrado. Em vista lateral esquerda, o osso quadrado apresenta uma margem anterior mais ampla em comparação com a margem posterior. As bordas anterodorsal e anteroventral são ligeiramente retas, afilando-se em direção à região posterior. Observa-se, ainda, uma inclinação dorsal em direção à porção posterior do osso, cuja superfície é fina e lisa. Este osso articula-se dorsalmente com o ectopterigóide e na porção anterodorsal com o angular-articular. Nas Figuras 7 e 8, é possível observar que o osso quadrado está ventralmente sobreposto ao osso proopercular. Poucos exemplares preservam o quadrado, sugerindo que em indivíduos juvenis, o quadrado pode não ser preservado devido à fragilidade ou ao estágio de desenvolvimento. Nos espécimes MAF 558 e MAF 753, ambos adultos, o osso encontra-se em excelente estado de preservação (Figs. 4A-D, 5, 8A-B, 9A-B).

Ectopterigóide. Em vista lateral esquerda, os espécimes MAF 558 (juvenil) e 753 (adulto), apresentam os ossos em excelente estado de preservação. O ectopterigóide caracteriza-se como um osso alongado, laminar, com superfície lisa e sem ornamentações. Suas extremidades anterior e posterior apresentam afinamento progressivo em direção às articulações. A extremidade proximal do ectopterigóide é ligeiramente curvada, articulando-se dorsalmente com o autopalatino e anteriormente com a maxila. Ventralmente, estabelece articulação com o osso quadrado, enquanto sua extremidade posterior conecta-se ao metapterigóide. Com relação ao estado de preservação dessa estrutura e às variações morfológicas associadas aos estágios ontogenéticos, é relevante destacar que poucos indivíduos apresentam o ectopterigóide preservado em sua totalidade. Dessa forma, não foi possível identificar diferenças morfológicas

significativas entre espécimes juvenis e adultos. O espécime juvenil mais bem preservado é o MAF 558, com comprimento aproximado de 54,73 mm. Adicionalmente, observa-se que o holótipo e o parátipo não possuem essa estrutura preservada, como ilustrado na Figura 10. Tal ausência também não foi descrita por Silva-Santos (1955).

Endopterigóide. O endopterigóide está localizado abaixo do eixo longitudinal principal do crânio, entre o paraesfenóide, posicionado dorsalmente, e a porção mais ventral com o osso quadrado. É uma estrutura alargada e alongada, com uma superfície relativamente lisa. Sua margem anterior é mais estreita, enquanto a margem posterior apresenta-se mais ampla e robusta. Anteriormente, articula-se com o autopalatino, contribuindo para a formação da estrutura que suporta o arco maxilar. Posteriormente, conecta-se ao metapterigóide, garantindo a continuidade estrutural com o suspensório mandibular. Na região ventral, articula-se com o osso quadrado, enquanto dorsalmente está em contato, ou próximo, ao paraesfenóide, integrando parte do assoalho craniano. Este osso apresenta uma leve inclinação posterior, acompanhando a orientação dos ossos adjacentes da série pterigoidea. Em vista lateral, o endopterigóide aparece como uma estrutura intermediária, conectando a porção rostral do crânio (representada pelo palatino) à região caudal e inferior (metapterigóide). Os espécimes MAF 589 e 572 estão com o endopterigóide em perfeito estado de preservação (Figs. 4A-D, 5,8A-B,10).



Figura 10: *Francischanos moraesi* (Silva-Santos, 1955), em vista lateral. As setas brancas indicam, respectivamente de cima para baixo, as estruturas endopterigóide e ectopterigóide no espécime MAF 558. Escala: 0,2 mm.

ESQUELETO PÓS-CRANIANO

Cintura Peitoral

Cleitro. O cleitro está localizado lateralmente, próximo à região peitoral, onde se articula com elementos do esqueleto peitoral. Trata-se de um osso grande, laminar e com formato de foice, apresentando uma projeção dorsal alongada e uma curvatura que acompanha o contorno lateral do corpo do peixe. Sua extremidade dorsal projeta-se em direção à linha mediana dorsal, articulando-se com o supracleitro. A extremidade ventral estende-se anteriormente, contribuindo para a formação da base estrutural da cintura peitoral. A superfície do cleitro é ampla e lisa. As figuras 8A e 8B, referentes ao holótipo DGM 593-P, ilustram essa estrutura, assim como as Figuras 6A, 6B e 7.

Supracleitro. O osso supracleitro está localizado na região posterodorsal ao opérculo, imediatamente acima do cleitro, compondo parte da porção lateral do crânio. Trata-se de um

osso laminar, alongado e levemente curvado, com arqueamento ao longo do eixo dorsoventral. Na vista lateral, como foi preservado, apresenta-se estreito na porção dorsal, alargando-se ventralmente e afinando em direção ao topo. Articula-se inferiormente com o cleitro e, posteriormente, encontra-se coberto por escamas. As Figuras 8A e 8B, correspondentes ao holótipo DGM 593-P, ilustram essa estrutura, assim como as Figuras 6A, 6B e 7.

Esqueleto Axial. O esqueleto axial é composto por um conjunto de 32 a 38 vértebras, organizadas em três grupos distintos. O primeiro grupo compreende as vértebras anteriores (V1 a V6), sendo que as três primeiras são cobertas pelo opérculo. No entanto, no exemplar MAF 753, essas vértebras estão visíveis, pois o opérculo não foi preservado (Fig. 13). O segundo grupo inclui as vértebras abdominais, caracterizadas por iniciarem-se na região onde as costelas se articulam (aproximadamente V7 a V28). Até onde se pode observar, todas as vértebras são anficélicas.

Vértebras abdominais. O centro da vértebra articula-se com os centros adjacentes por meio de articulações intervertebrais. A sequência das primeiras vértebras (V1 a V6) apresenta formato retangular e ornamentos de lâminas laterais distintas, sendo que as três primeiras vértebras são encobertas pelo opérculo o que dificulta um pouco sua descrição (Fig. 11). De maneira geral, essas vértebras apresentam uma lâmina horizontal principal que divide a lateral do centro em porções ventral e dorsal aproximadamente iguais. A porção dorsal (cela dorsal) ainda pode ser dividida por um sistema de lâminas verticais e/ou diagonais complexo, dividindo essa cela dorsal em celas menores (anterior e posterior). A porção ventral tende a apresentar menor desenvolvimento desse sistema de lâminas complexo, geralmente apresentando uma cela mais ampla, com eixo maior ântero-posterior.

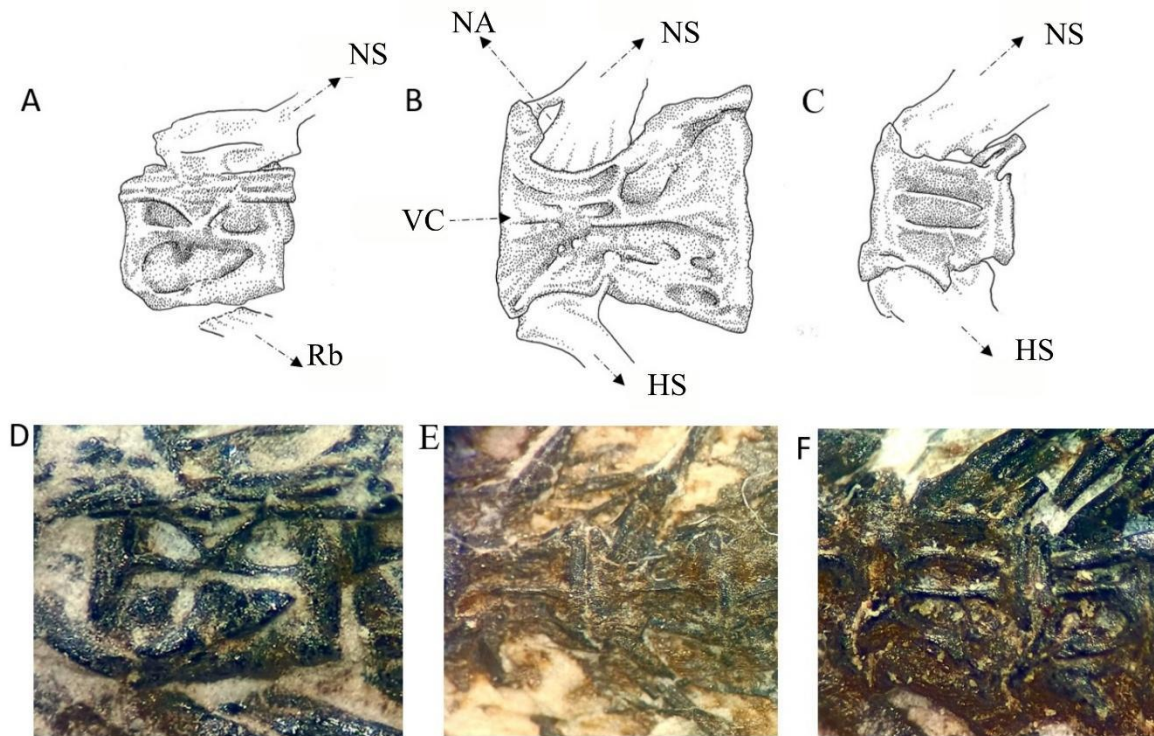


Figura 11: Vértex de *Francischanos moraesii* (Silva-Santos, 1955). **HS** espinho hemal; **NA**, arco neural; **NS**, espinho neural; **Rb**, costelas; **VC** centrum vertebral; (A) Esquema das vértebras, setas apontam as costelas e os espinhos neurais; (B) Seta aponta para o centrum vertebral e (C) Esquema mostrando dos espinhos hemais e neural. Exemplos: DGP 593-P (holótipo) vista lateral direita (D) MAF 572 (E), 558 (F). Escala: 0,5 mm.

Costelas cefálicas. As costelas cefálicas consistem em ossificações pareadas, delgadas e alongadas, ligeiramente mais curtas que as costelas torácicas. Estão situadas anteriormente no esqueleto axial, em associação com os ossos occipitais e as primeiras vértebras, estendendo-se ventralmente. Devido ao estado de preservação dos exemplares, não foi possível verificar se essas estruturas se articulam com os exoccipital e basioccipital. A Figura 6C (MAF 753) apresenta essas ossificações.

Vértex Caudais. As vértebras caudais são constituídas por aproximadamente cinco elementos, com centros alongados no sentido ântero-posterior, geralmente mais estreitos do que os das vértebras abdominais. Apresentam arcos neurais bem desenvolvidos, cujos espinhos neurais são afilados e orientados obliquamente, especialmente nas vértebras mais distais (Fig. 11C). Apresentam lâminas horizontais, nesse caso, duas paralelas entre si, que dividem o centro em três celas de igual tamanho orientadas ântero-posteriormente. Em alguns indivíduos,

principalmente naqueles de maior tamanho, há também lâminas verticais e diagonais menos desenvolvidas subdividindo as celas formadas pelas lâminas horizontais.

Costelas. As costelas apresentam-se em aproximadamente 19 pares e estão associadas às parapófises das vértebras. Projetam-se lateralmente ao longo do corpo do peixe a partir da região ventral do centro vertebral, sendo estruturas longas, delgadas e ligeiramente curvadas. Ao longo de sua superfície lateral observa-se um sulco raso que divide a costela longitudinalmente em praticamente toda sua extensão (Figs. 12A-B e Fig.3).

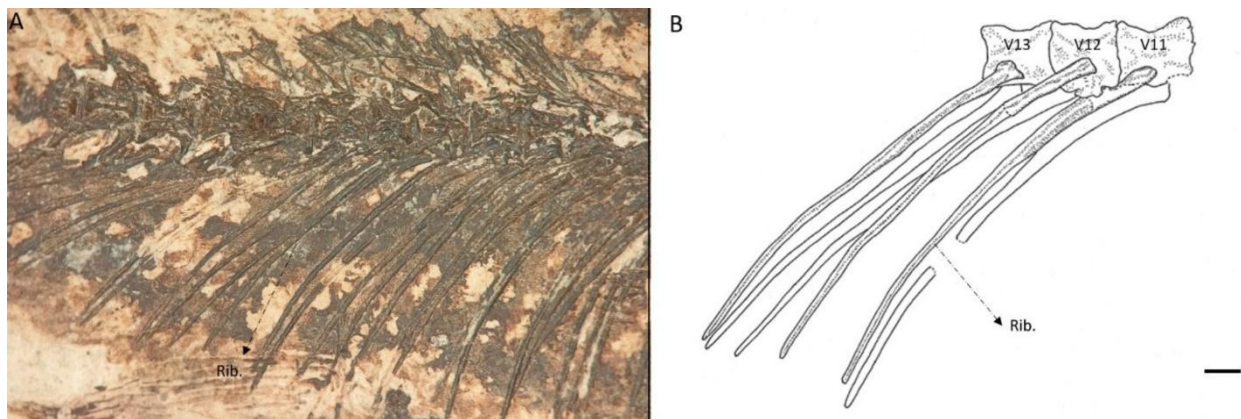


Figura 12: Costelas de *Francischanos moraesii* (Silva-Santos, 1955). (A) Fotografia das costelas. (B) Ilustração indicando, por meio de seta, a posição das costelas (Rib.). Exemplar DGP 593-P (holótipo). Escala = 1 cm.

Ossos Intermusculares

Epineurais e Epipleurais. Os ossos intermusculares associados às vértebras são classificados em três tipos: epineurais epipleurais e epicentrais, esse último não foi observado nos exemplares. Os epineurais estão exclusivamente associados aos espinhos neurais, projetando-se dorsalmente e apresentando formato geralmente bifurcado, semelhante à letra “Y”. Os epipleurais estão exclusivamente associados às costelas, sendo estruturas simples, não ramificadas e levemente arqueadas. Já os epicentrais associam-se diretamente aos centros vertebrais, apresentando forma semelhante à dos epipleurais, embora sem bifurcação. Aparentemente, as seções transversais desses ossos são circulares. A partir da vértebra V22, observam-se epineurais e epipleurais associados aos espinhos neurais e hemais, respectivamente (Fig.12), conforme ilustrado na reconstrução da Figura 13.

Espinhos Neurais e Hemais. Os espinhos neurais e hemais são estruturas ósseas alongadas, laminares, aparentemente achatadas lateralmente, localizadas na região mais anterior (podendo

alcançar a região mais central) das vértebras. Suas porções anteriores articulam-se com a região anterodorsal e anteroventral, respectivamente, dos espinhos neurais e hemais conforme descrito na seção anterior, e apresentam bifurcação, enquanto as porções posteriores são mais delgadas (Fig. 12 e 13).

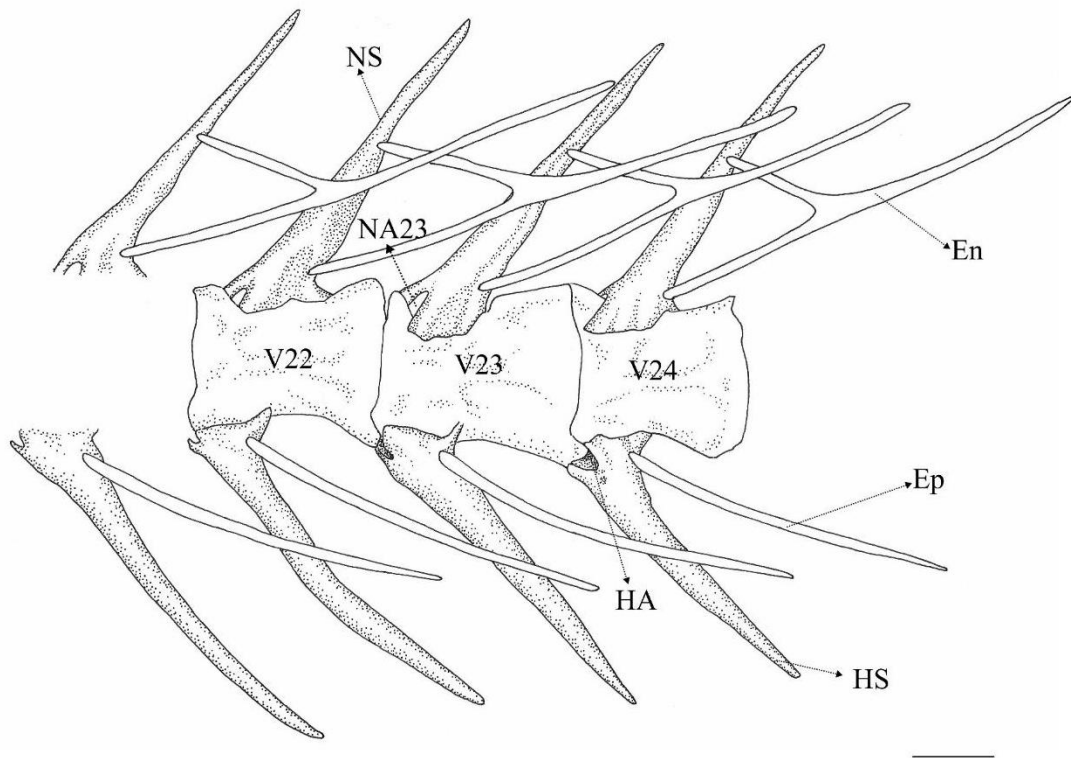


Figura 13: Anatomia espinhos de *Francischanos moraesii* (Silva-Santos, 1955). Exemplar: DGP593-P (holótipo). **En**, epineural; **Ep**, epipleural; **HA**, arco hemal; **HS**, espinho hemal; **NA**, arco neural; **NS**, espinho neural; **V**, vértebra. Escala. 0,5 mm

Nadadeira Dorsal

A nadadeira dorsal encontra-se anteriormente à posição de inserção da nadadeira pélvica. Observa-se, pelo contorno do corpo do peixe, que os radiais médio-proximais estão internos ao corpo do animal e sobrepostos aos espinhos neurais, apresentando uma superfície de contato extensa. A nadadeira dorsal é composta por três elementos principais: o radial médio-proximal, o radial distal e os raios da nadadeira. Os radiais médio-proximais (Pmr) consistem em nove elementos de tamanhos e formas variadas. O tamanho desses elementos (Pmr) diminui gradualmente em direção à região posterior (Fig. 14). O elemento mais anterior é alongado, bifurcado na porção proximal e estreito lateralmente, sendo o maior de todos. As margens anterodorsal e ventro-posterior apresentam cristas laterais que conferem ao osso uma seção

transversal em forma de “trilho de trem”. A porção distal (articular) sofre um estreitamento dorso-ventral e adquire uma seção aproximadamente circular. A superfície articular apresenta uma divisão que separa duas concavidades para a articulação dos raios. Este elemento se articula com os dois primeiros raios proximais. Os demais elementos são semelhantes entre si em suas formas e tamanhos, sendo alongados e com a extremidade proximal mais pontiaguda, com formato aproximado de um triângulo agudo. Assim como o primeiro elemento, eles são estreitos lateralmente, mas apresentam apenas uma crista nas faces laterais, sendo esta paralela à margem ventro-posterior com seção transversal em formato de cruz invertida. Na porção distal, as articulações com os raios da nadadeira ou com os radiais distais não são tão desenvolvidas quanto no primeiro radial proximal. Os radiais distais são de tamanho reduzido, com formato aproximadamente retangular em vista lateral, não apresentando facetas de articulação visíveis. Geralmente, não estão presentes junto aos primeiros radiais proximais, surgindo a partir do quinto radial proximal, quando se articulam com os raios da nadadeira. Os segmentos mais distais vão progressivamente diminuindo de tamanho.

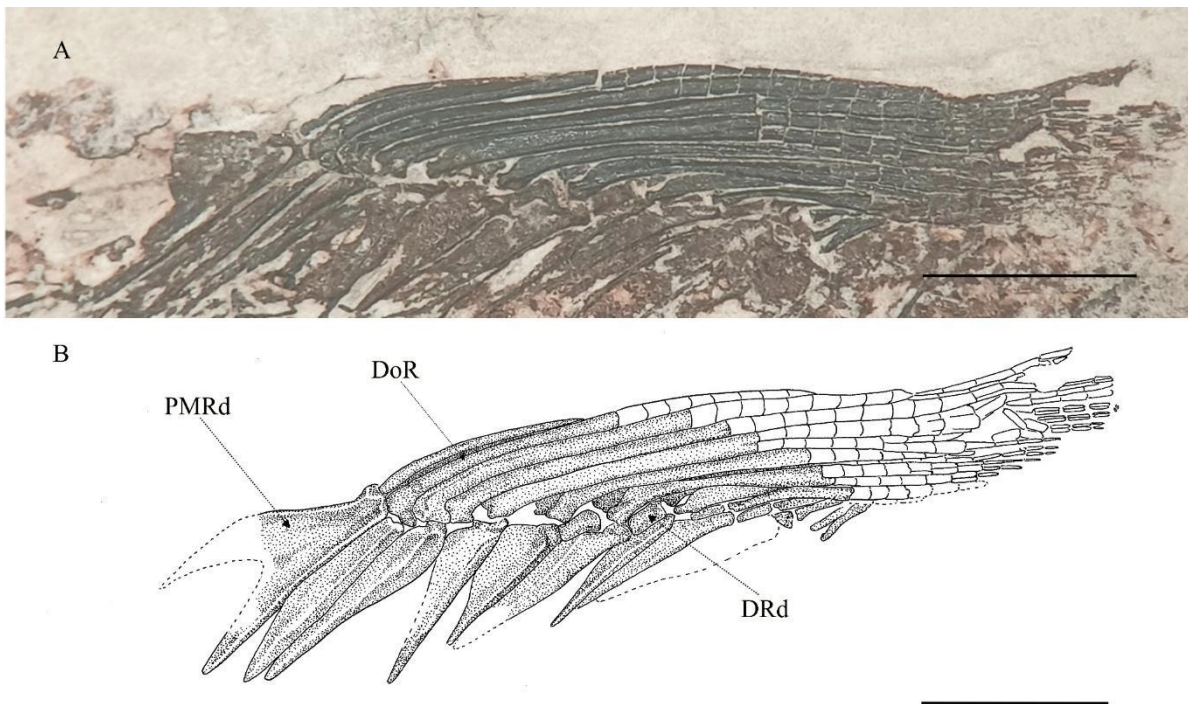


Figura 14: Nadadeira dorsal de *Francischanos moraesii* (Silva-Santos,1955), exemplar MAF 558. A) Nadadeira dorsal em vista lateral esquerda. B) Esquema da nadadeira dorsal em vista lateral esquerda. **DoR**, raios da nadadeira dorsal; **DRd**, radial distal; **PMRd**, radial médio-proximal. Escala 2 mm.

Nadadeira Peitoral

As nadadeiras peitorais estão inseridas na cintura peitoral, próximas ao contorno ventral do corpo e apresentam um aparato de sustentação formado principalmente pela escápula, coracóide e elementos radiais. A escápula é um osso de formato predominantemente retangular, posicionado posteriormente na cintura peitoral. Ela se articula posteriormente com os radiais distais e lateralmente com os radiais principais, funcionando como ponto de ancoragem para a base da nadadeira. O procoracóide é uma estrutura de formato triangular, localizada anteriormente à escápula, e contribui para a sustentação medial da base da nadadeira. Sua posição sugere uma função estrutural importante na estabilização da articulação escapular. Os radiais, dispostos distalmente, compõem uma série de elementos alongados e segmentares que conectam os ossos basais à região distal da nadadeira. Observa-se que os radiais são dispostos de forma linear, com leve divergência em direção ao contorno distal da nadadeira (Fig. 15).

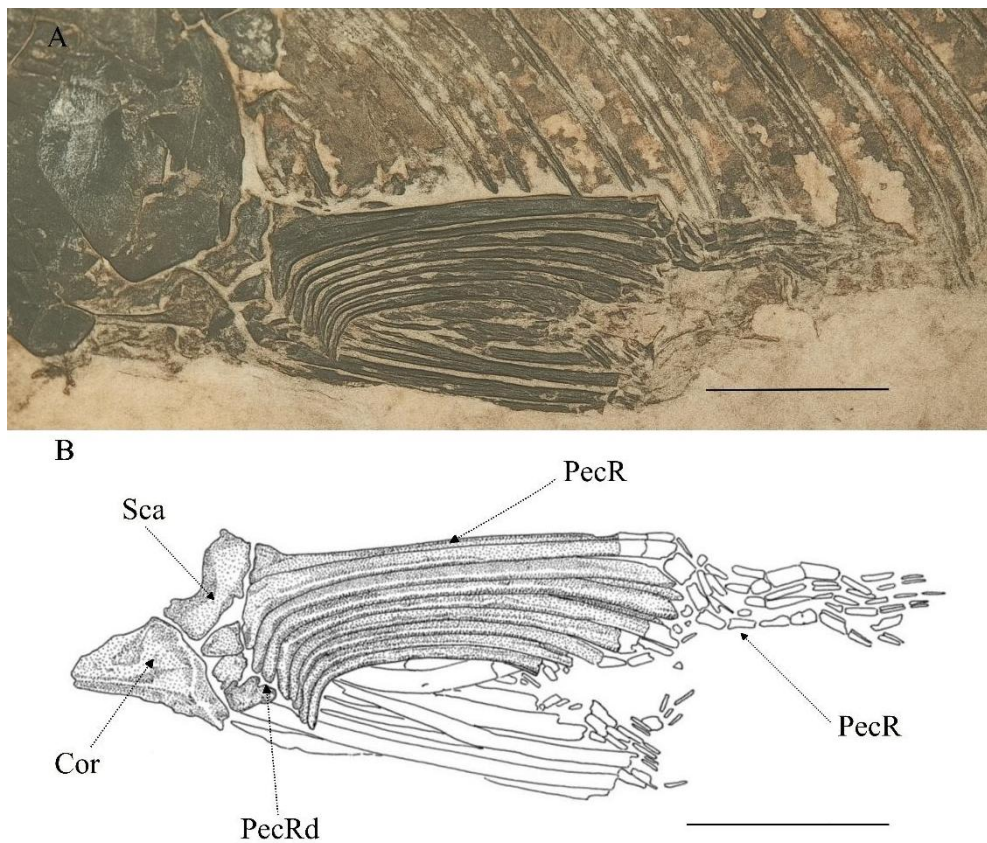


Figura 15: Nadadeira peitoral de *Franciscanos moraesii* (Silva-Santos, 1955), espécime MAF 558. (A) Nadadeira peitoral em vista ventrolateral. (B) Esquema da nadadeira peitoral: os ossos pontilhados representam os elementos da nadadeira esquerda em vista ventrolateral, enquanto os ossos em branco ilustram os elementos da nadadeira direita em vista medial. **Cor**, coracóide; **PecR**, raios da nadadeira peitoral; **PecRD**, radial da nadadeira peitoral; **Sca**, escápula. Escala: 2 mm.

Nadadeira Pélvica

A nadadeira pélvica apresenta um arcabouço de sustentação formado pelo basipterígio, no qual a delimitação entre os elementos radiais encontra-se bem definida. Estes elementos, caracterizados por uma forma alongada e achatada dorso-ventralmente, exibem uma lâmina mais delgada na porção anterior, com sua largura aumentando gradualmente em direção à porção posterior, onde se articula com os raios principais (Figs. 16 e 17). Os raios principais, constituídos por nove elementos, além de dois raios menores acessórios destituídos de ramificações (ressaltos laterais), realizam a sua articulação na porção distal do basipterígio. De maneira geral, os raios principais (PR 1 e 2) assemelham-se em termos de formato, apresentando-se como estruturas alongadas e arqueadas. Destaca-se que a articulação do PR 1 difere do PR 2, sendo mais ampla e arqueada. A seção transversal desses elementos é ovalada. Os segmentos posteriores, a partir do 2º ao 4º seguimento, bifurcam-se, sendo de menor dimensão. Os raios principais 3 ao 6 compartilham semelhanças em sua forma, destacando-se por serem menores que os PR 1 e 2. Estes raios, ao se articularem na porção distal do basipterígio, exibem uma configuração alongada e levemente arqueada. A porção anterior desses segmentos é arredondada e pouco espessa, enquanto os segmentos subsequentes são de menor tamanho.

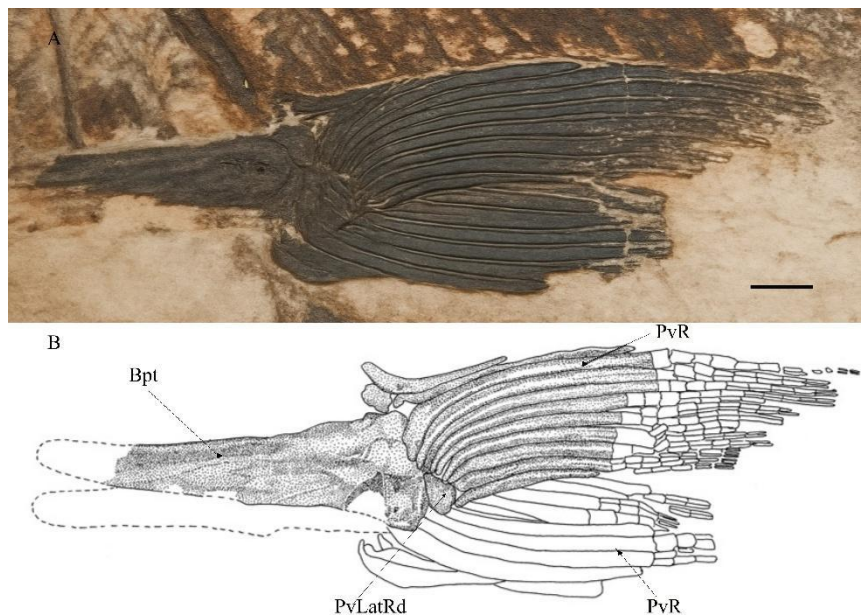


Figura 16: Nadadeira pélvica de *Francischanos moraesii* (Silva-Santos, 1955), MAF 558. (A) Foto da nadadeira pélvica em vista ventrolateral. (B) Esquema da nadadeira pélvica: os ossos pontilhados representam os elementos em vista ventro-lateral da nadadeira esquerda, os ossos em branco representam os elementos da nadadeira direita em vista medial. **Bpt**, basipterígio; **PvLatRd**, radial lateral da nadadeira pélvica; **PvR**, raios da nadadeira pélvica. Escala: 1 mm.

No exemplar DGM 593-P (holótipo), a preservação inadequada do basipterígio compromete sua integridade anatômica. Além disso, a visualização lateral predominante impossibilita a observação de ambas as nadadeiras, conforme evidenciado na (Fig. 17).

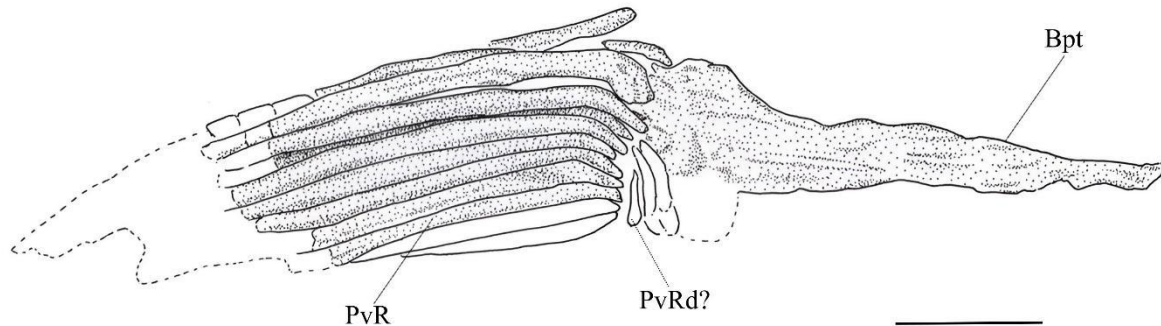


Figura 17. Anatomia da nadadeira pélvica de *Francischanos moraesii* (Silva-Santos, 1955), espécime DGM 593-P (holótipo). Esquema da nadadeira pélvica com os elementos, **Bpt**, basipterígio; **PvRd**, radial da nadadeira pélvica; **PvR**, raios da nadadeira pélvica. Escala 5 mm.

Nadadeira Anal

As estruturas da nadadeira anal apresentam os seguintes elementos ossificados: radiais proximal-médios e radiais distais, cujos números não exibem correspondência linear. Observa-se a presença de sete radiais proximais-médios, dispostos internamente ao contorno corporal do peixe. De modo geral, esses radiais apresentam formato tetrarradiado, caracterizado por uma configuração em cruz em seção transversal. A porção anterior afina-se progressivamente, culminando em uma extremidade pontiaguda, enquanto a porção posterior exibe expansões dorsoventral e lateral destinadas à articulação com os radiais proximal-médios. A superfície articular dos elementos proximal-médios, fundidos entre si, apresenta-se plana. Destaca-se que os radiais distais demonstram maior desenvolvimento da morfologia tetrarradiada, ao passo que os radiais proximais são menores, exibindo cristas laterais visíveis na porção distal (Fig. 18). Os elementos proximal-médios, presumivelmente em número de cinco, não parecem estar presentes nos dois ou três primeiros raios distais, sugerindo que esses radiais proximal-médios se articulam diretamente com os distais. Em comparação com os radiais proximal-médios e distais, os elementos situados na porção medial são menores, apresentando formato cilíndrico, extremidades levemente expandidas e uma depressão lateral. Suas superfícies articulares são ligeiramente convexas. Os raios distais compreendem oito elementos principais emparelhados (direito e esquerdo). Os dois primeiros raios distais, denominados raios da nadadeira pélvica,

são menores, sem ramificações ou segmentações na porção distal. Ambos se articulam com o primeiro radial proximal-médio, cuja extremidade proximal termina em uma ponta afilada. De modo geral, esses elementos apresentam forma laminar, achatada dorsoventralmente, especialmente na porção distal. Os raios principais distais exibem compressão lateral, exceto na articulação proximal com os raios proximais/mediais, que se expande lateralmente, formando uma superfície plana. Os três primeiros radiais distais articulam-se diretamente com os três primeiros radiais proximal-médios, representando os maiores elementos da série. Os raios 4, 5 e 6 conectam-se aos radiais proximais e mediais, apresentando um elemento ósseo acessório, aproximadamente esférico, em sua margem ântero-ventral. Os radiais distais 7 e 8 são rudimentares, mantendo a mesma forma geral, porém em menor escala e sem o elemento ósseo acessório. De modo geral, todos os radiais distais exibem uma região proximal levemente curvada dorsalmente, com a porção lateral mais espessa e a região medial achatada dorsoventralmente em seção transversal. Ressalta-se que os radiais proximal-médios se localizam aproximadamente abaixo das vértebras 23^a a 25^a (MAF 572) (Fig. 18).

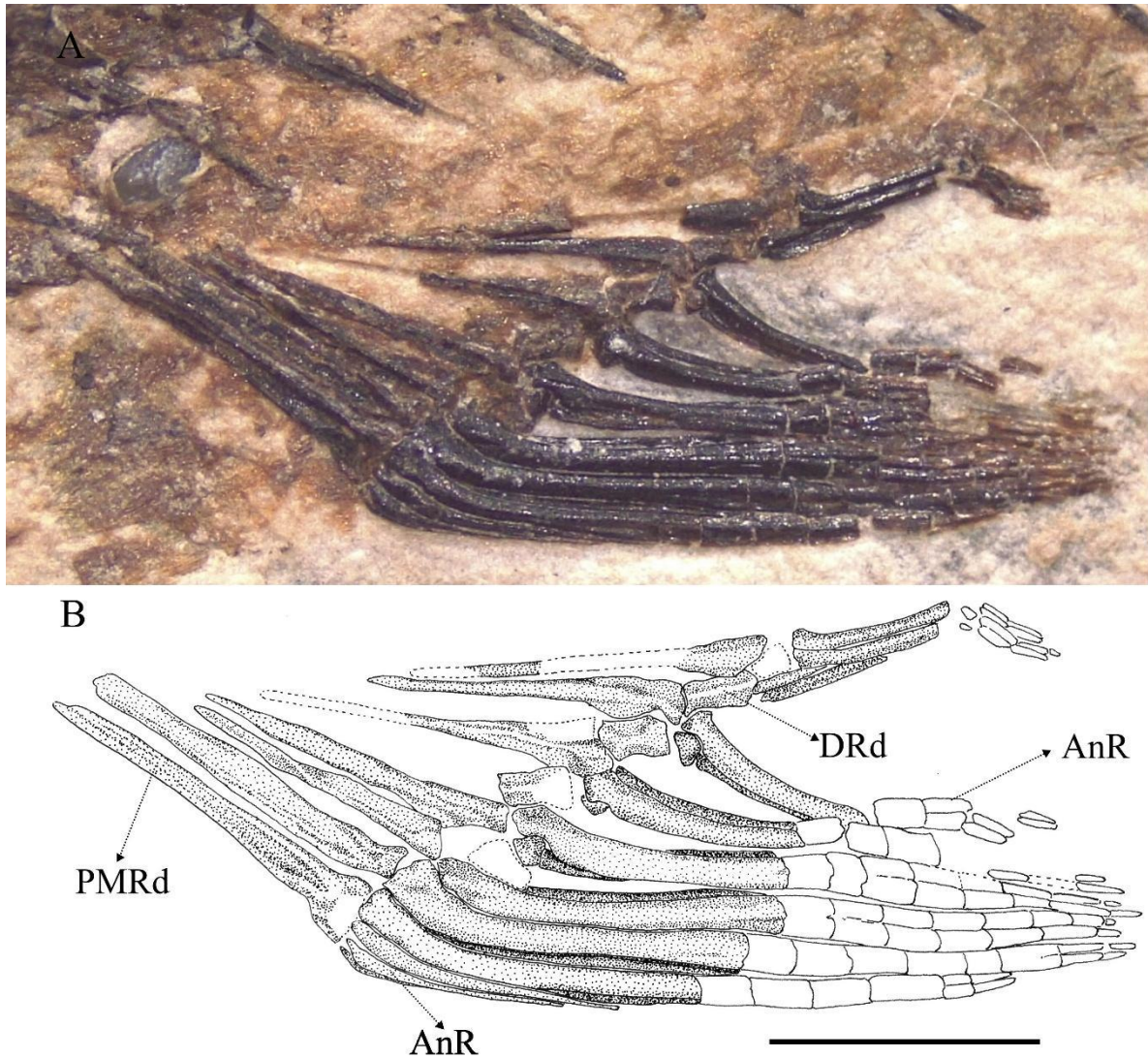


Figura 18: Nadadeira anal de *Francischanos moraesii* (Silva-Santos, 1955), espécime MAF 572. (A) Nadadeira anal vista lateral esquerda. (B) Esquema da nadadeira anal em vista lateral esquerda. **AnR**, raios da nadadeira anal; **DRd**, radial distal; **PMRd**, radial-médio proximal. Escala 2 mm.

Nadadeira Caudal

A nadadeira caudal exibe dois lobos distintos de tamanho e formato semelhantes, caracterizando-se como homocerca. O lobo dorsal, composto por nove raios principais, contrasta com o lobo ventral, que abriga dez raios, todos eles segmentados (Fig.19). Notavelmente, os raios mais ventrais no lobo ventral e dorsal no lobo dorsal destacam-se por seu maior comprimento e espessura, enquanto os demais raios diminuem progressivamente em tamanho, medido pelo número de segmentos, em direção à porção axial. A articulação do primeiro segmento dos raios principais com os hipurais pode variar, com as articulações dos hipurais 2 e 3 assumindo um perfil retangular, enquanto as demais apresentam formato

pontiagudo. A articulação proximal do primeiro segmento dos raios principais é caracterizada por dois raios articulares que abraçam a extremidade posterior dos hipurais. Os segmentos subsequentes dos raios principais aumentam ligeiramente em tamanho em direção à posição posterior da nadadeira, sendo o primeiro segmento o mais proeminente (3 a 4 vezes o tamanho médio dos demais segmentos). Em termos de seção transversal, os segmentos dos raios assumem uma forma de clava, sendo a porção dorsal mais espessa e a parte ventral adotando uma configuração laminar. As faces articulares dos segmentos dos raios não apresentam uma superfície plana, mas sim uma articulação sinusoidal em vista lateral. A partir do oitavo ao décimo segmento de cada raio, observa-se uma bifurcação em direção à porção distal da nadadeira, resultando na variação do tamanho dos raios por meio dos segmentos ramificados.

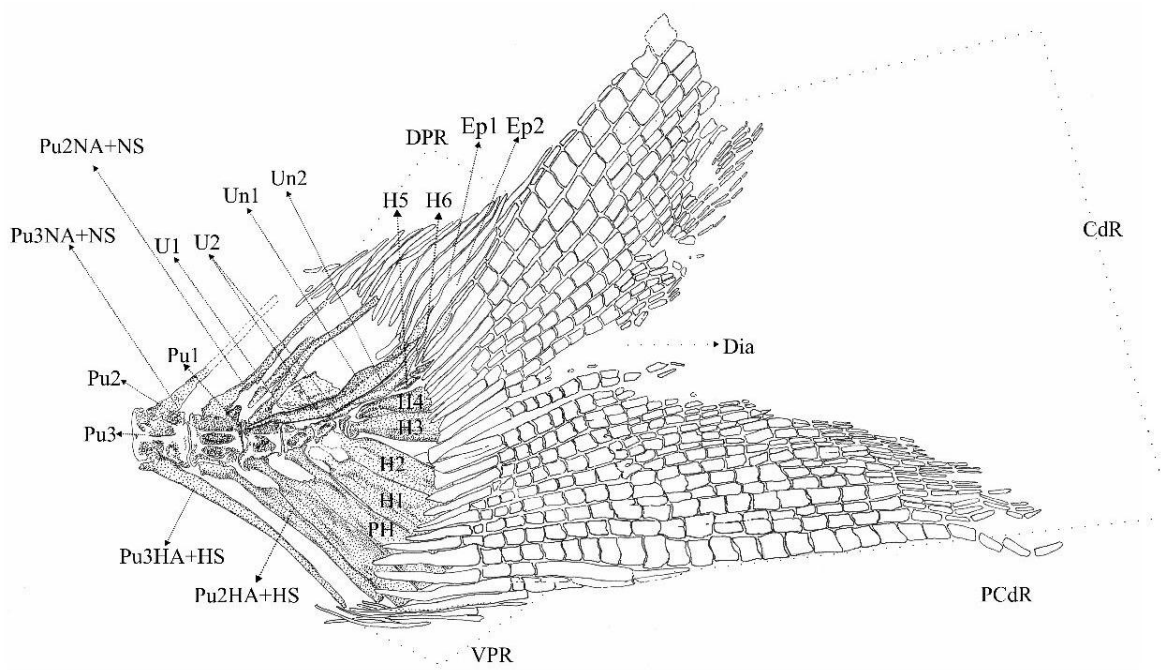


Figura 19: Nadadeira caudal de *Francischanos moraesii* (Silva-Santos, 1955). Espécime MAF 572, em vista lateral esquerda. **CdR**, raios da nadadeira caudal; **Dia**, diastema; **DPR**, raios procorrentes dorsal; **Ep1**, epural 1; **Ep2**, epural 2; **H**, hipural; **PH**, parahipural; **PCdR**, raios principais da nadadeira caudal; **Pu1**, 1º centro pré-ural; **Pu2**, 2º centro pré-ural; **Pu3**, 3º centro pré-ural; **Pu2HA+HS**, arco e espinho hemal do 2º centro pré-ural; **Pu3HA+HS**, arco e espinho hemal do 3º centro pré-ural; **Pu2NA+NS**, arco neural e espinho do 2º centro pré-ural; **Pu3NA+NS**, arco neural e espinho do 3º centro pré-ural; **U1**, centro ural 1; **U2**, centro ural; **Un1**, uroneural 1; **Un2**, uroneural 2; **VPR**, raios procorrentes ventrais. Escala 1 cm.

Os raios procorrentes, localizados na parte dorsal do lobo dorsal e na parte ventral do lobo ventral, totalizam aproximadamente treze elementos dorsais e sete elementos ventrais. De maneira geral, a forma desses raios assemelha-se ao primeiro segmento dos raios principais, não apresentando segmentação. Em indivíduos mais desenvolvidos, os primeiros raios procorrentes podem exibir segmentação na porção mais distal. A base de sustentação da nadadeira caudal é composta por seis elementos hipurais, divididos por um diastema, com os hipurais 1 e 2 posicionados abaixo do diastema, e os demais localizados acima. Os hipurais 1, 2 e 3 compartilham semelhanças morfológicas, sendo o hipural 1 o maior elemento ural, apresentando achatamento lateral e formato retangular, com exceção da articulação com as vértebras urais, que exibe uma constrição formando uma espécie de pescoço com perfil mais cilíndrico e terminando em uma articulação proximal ligeiramente mais larga. O hipural 4 representa uma transição morfológica entre os hipurais 1, 2 e 3, sendo consideravelmente menor que o hipural 3 e apresentando uma espessura lateral mais pronunciada, acompanhada por uma concavidade acentuada na porção anteroventral. Os hipurais 5 e 6, situados dorsal e posteriormente ao hipural 4, são significativamente menores, mantendo a forma geral com uma concavidade na margem ântero-ventral (Fig.20).

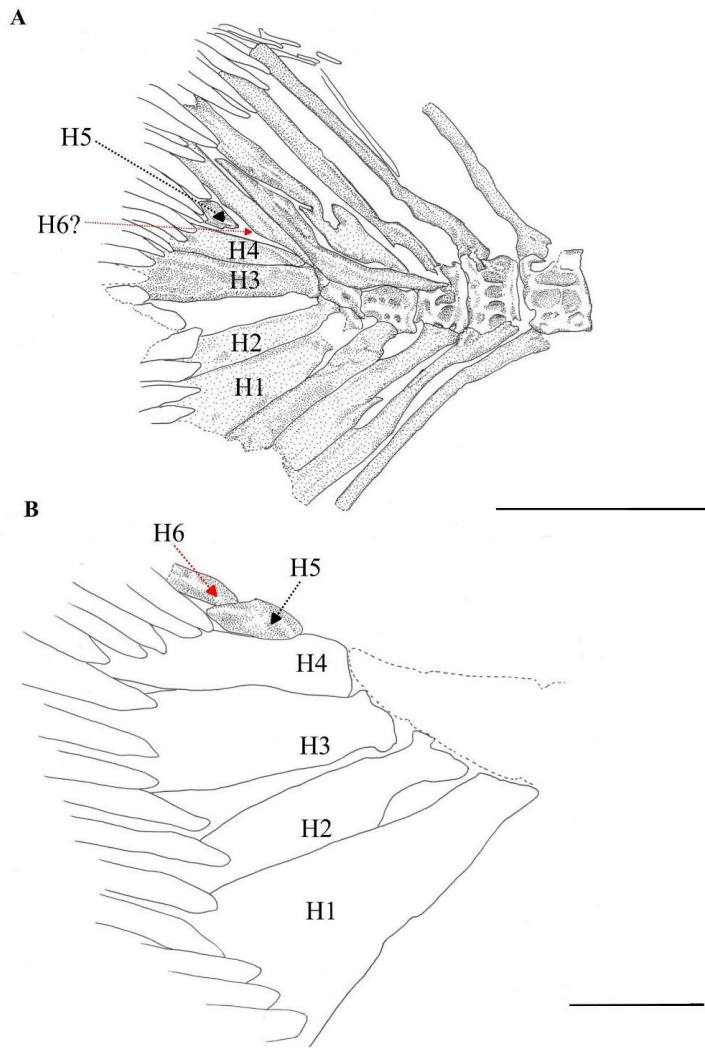


Figura 20. *Francischanos moraesii* (Silva-Santos, 1955). A) Esqueleto caudal em vista lateral direita do exemplar DGM 593-P (holótipo), evidenciando as hipurais (**H**). B) Esquema das hipurais (**H**) em vista lateral esquerda espelhada do exemplar DGM 600-P (parátipo). Escala: 2 mm.

Dois elementos uroneurais (UN) estão presentes, sendo o UN1 aproximadamente o dobro do tamanho do UN2. O UN2 sobrepõe-se à margem dorsal da vértebra U2 e dos elementos H4, H5 e H6, enquanto o UN1 está sobreposto às vértebras pré-urais 1 e 2, à vértebra ural 1 e à superfície dorsal do uroneural 2. Ambos possuem uma seção transversal aproximadamente retangular, sendo dorso-ventralmente mais achatados que lateralmente. De maneira geral, acompanham a expansão dos raios da nadadeira caudal, resultando em uma deflexão posterodorsal na região posterior. As extremidades anterior e posterior são levemente afinadas, terminando em pontas arredondadas. Dois epurais estão presentes, localizados na porção dorsal e distal do uroneural 2. Assim como os raios procorrentes, os epurais são ligeiramente alongados, achatados dorso-ventralmente e apresentam uma leve curvatura,

terminando em pontas arredondadas. O parahipural articula-se na margem ventral do elemento pré-ural (PU1) e lateralmente ao hipural 1. Sua articulação com a vértebra PU1 apresenta uma ampla superfície dividida em dois planos, sendo o primeiro ligeiramente vertical e o segundo quase horizontal, formando um ângulo de 90°. Uma fossa ovalada está presente na superfície lateral da articulação. O parahipural possui uma constrição que forma um pescoço, unindo a parte proximal do elemento, e o restante do elemento exhibe uma seção triangular com uma depressão ovalada na face ventral, com eixo maior paralelo ao parahipural (Figs. 19A-B, 20, 21, 22).

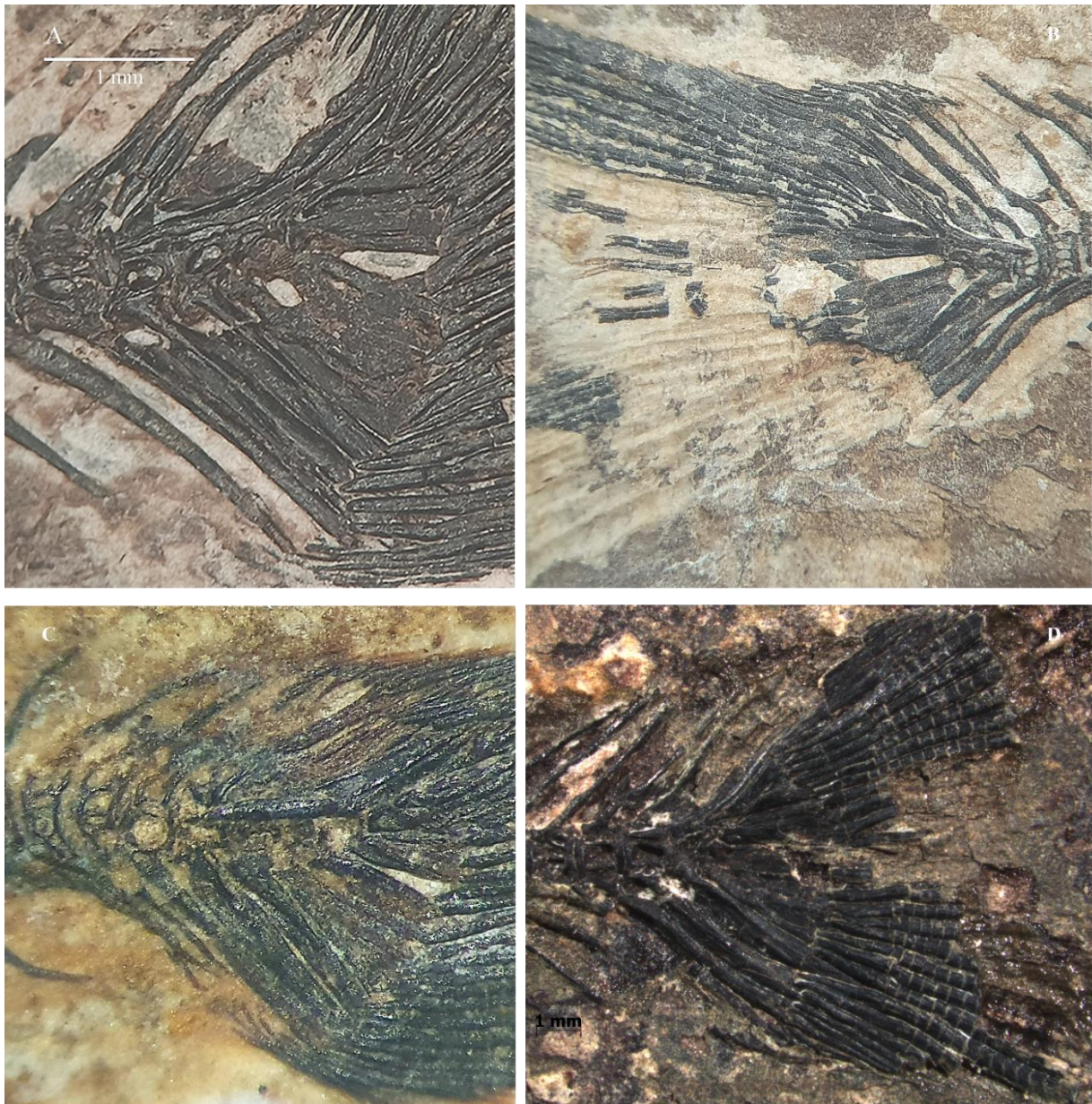


Figura 21: *Francischanos moraesi*, (Silva-Santos, 1955). A) Foto em detalhe da nadadeira caudal MAF 572. B) Foto em detalhe da nadadeira caudal DGM 593-P (holótipo). C) Foto em detalhe da nadadeira caudal DGM 600c-P. D) Foto em detalhe da nadadeira caudal MAF 753. Escala 1 mm.

O exemplar MAF 572, um juvenil, exibe um comprimento total do corpo, incluindo a nadadeira, estimado em aproximadamente 49,50 mm, apresentando as urais 1 e 2, além de uma vértebra menor. Enquanto isso, no exemplar MAF 753 (82,08 mm), as urais 1 e 2 encontram-se fusionadas, com suturas não visíveis. Essa fusão estrutural resulta em um corpo alongado, adotando uma configuração cuneiforme quando observado lateralmente, com uma parte posterior afinada. A ural 1 exibe um “pleurocelo” de maior dimensão, característico do indivíduo juvenil, enquanto a ural 2 possui dois “pleuroceolos” menores, separados por um septo (Figs. 19A-B, 20, 21, 22).

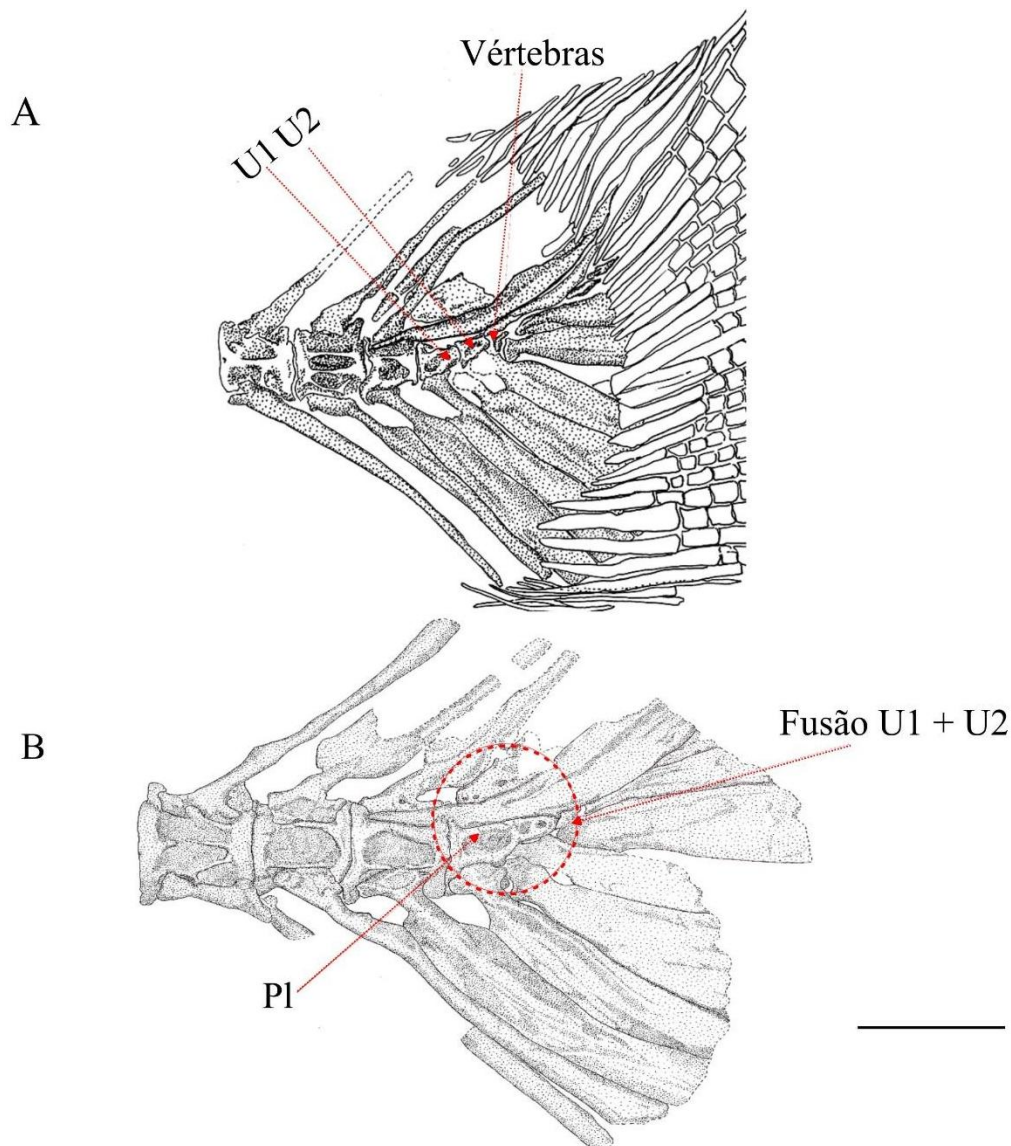


Figura 22: *Francischanos moraesii*, (Silva-Santos, 1955). A) Estruturas do esqueleto caudal do espécime MAF 572 (Juvenil) mostrando as urais 1 e 2 separadas e uma pequena vértebra. B) Estruturas do esqueleto caudal do espécime MAF 753 (adulto). U, ural; Pl, pleuroceleolo.

Escamas

As escamas são do tipo cicloide, apresentando-se sobrepostas e distribuídas ao longo de praticamente todo o corpo do peixe. Observam-se marcas superficiais irregulares com espaçamentos variados entre os anéis de crescimento que podem ser os radii. Não é possível identificar com precisão a forma geral da escama por se tratar apenas de um “filme” que se forma sobre a rocha ou os ossos do peixe e pela aparente sobreposição de vários desses elementos. Não apresentam espinhos nem outros tipos de ornamentação evidentes. Possuem coloração dourada e são transparentes (Figs. 23A-B).

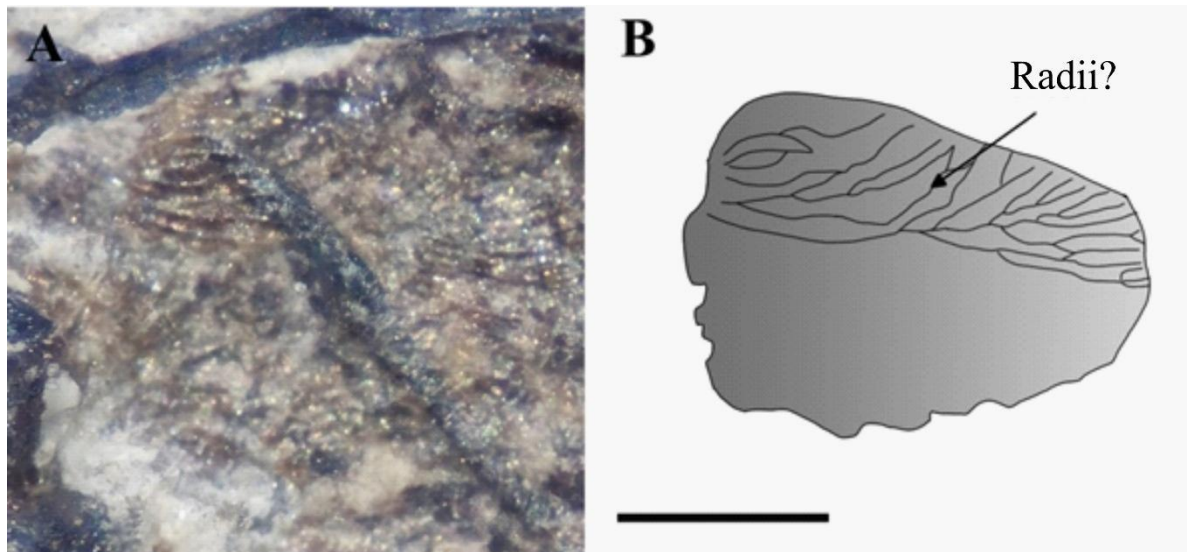


Figura 23: Escamas de *Francischanos moraesi* (Silva-Santos, 1955), região abdominal MAF 753. Escala 1 cm. A, foto das escamas e B, esquema mostrando as marcas elevadas na superfície da escama.

4.2 Análise morfométrica

As amostras analisadas representam cerca de 70 espécimes de *Francischanos moraesi*, relativamente completos, já que alguns exemplares se apresentavam incompletos — seja sem a cabeça, sem a nadadeira caudal, apenas com a cabeça, ou mesmo fraturados ao meio. Apesar dessas limitações, a amostra apresentou uma ampla variação de tamanhos, com indivíduos variando entre 13,5 mm e 75,33 mm de comprimento total, e uma média de 27,45 mm.

A Figura 24 ilustra a distribuição dos tamanhos dos espécimes analisados em forma de histograma. Observa-se que a maioria dos exemplares completos recuperados está na faixa aproximada dos 25 milímetros.

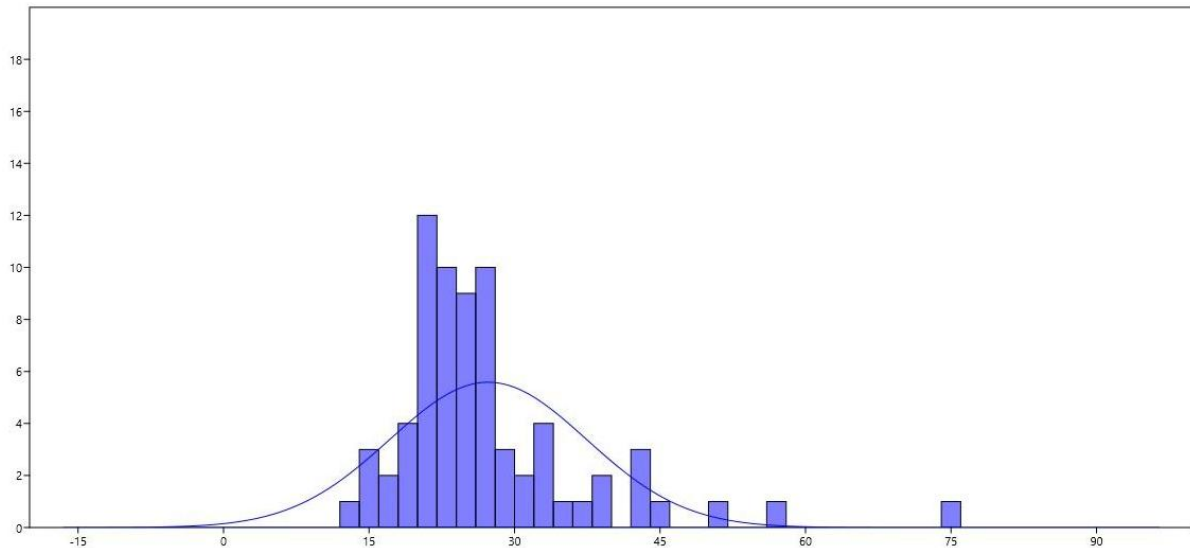


Figura 24. Distribuição do comprimento total (TL) de *Francischanos moraesii* (Silva-Santos, 1955), abrangendo valores entre 13,5 mm e 75,33 mm, com média de 27,45 mm, obtidos a partir da amostra analisada.

A presença de indivíduos muito pequenos (13,5 mm) e muito grandes (75,33 mm), embora menos frequente, sugere que a amostra contempla múltiplos estágios ontogenéticos, o que enriquece a interpretação paleoecológica do conjunto fossilífero. Essa variação reforça a importância de considerar o viés de preservação na interpretação das distribuições de tamanho em populações fósseis (Fig. 24).

Para a realização de comparações e verificação de crescimento alométrico, o comprimento total foi comparado com o comprimento da cabeça, comprimento da órbita até a nadadeira dorsal e comprimento do corpo sem a nadadeira caudal e sem o crânio.

Com relação ao comprimento total e ao comprimento do crânio, observa-se uma correlação positiva, indicando que, à medida que o comprimento corporal aumenta, o comprimento da cabeça também se eleva proporcionalmente. A linha de tendência (regressão) com melhor ajuste aos pontos foi a linear ($R^2 = 0,866$). A Figura 25 mostra a relação positiva entre o comprimento do crânio (CC) e o comprimento total (TL) dos espécimes analisados. A correlação observada indica que o crescimento da cabeça acompanha proporcionalmente o crescimento total do corpo, sugerindo um padrão de crescimento relativamente uniforme.

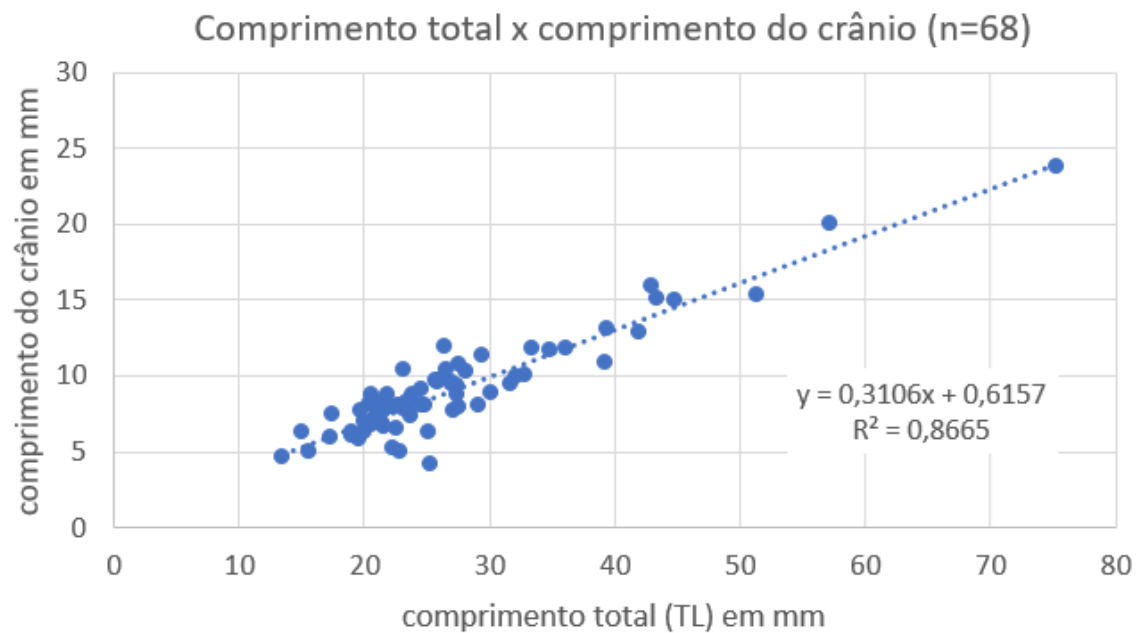


Figura 25: Relação entre a variação do comprimento total (TL) e o comprimento do crânio (CC) em *Francischanos moraesii* (Silva-Santos, 1955).

A Figura 26 apresenta a relação entre o comprimento total (TL) e o comprimento do corpo, desconsiderando o crânio, ajustada por uma regressão linear ($R^2 = 0,970$). O ajuste linear, mais adequado para essa relação, sugere que o crescimento do corpo ocorre de maneira proporcional ao aumento do comprimento total, com baixa dispersão dos dados. Quando comparamos este resultado com as outras medidas analisadas como o comprimento entre a órbita e a nadadeira dorsal (DEDF; $R^2 = 0,777$), fica evidente que o corpo apresenta a relação mais próxima da isometria, indicando um crescimento proporcional e previsível em relação ao tamanho total.

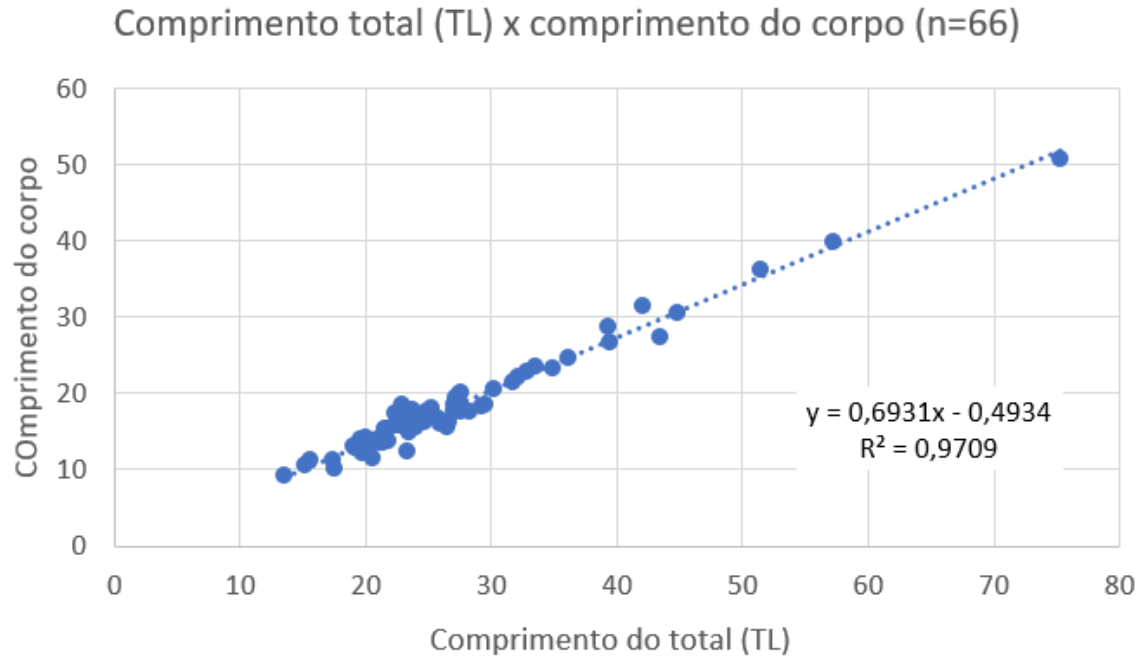


Figura 26: Relação entre o comprimento total (TL) e o comprimento do corpo, excluídos a cabeça e a nadadeira caudal, em *Francischanos moraesii* (Silva-Santos, 1955).

A relação entre o comprimento total (TL) e a distância da órbita à origem da nadadeira dorsal (DEDF) apresenta uma correlação positiva, conforme ilustrado na Figura 27, com coeficiente de correlação de $R^2 = 0,775$. A maior dispersão dos dados em comparação a outras variáveis sugere uma variabilidade mais acentuada nessa proporção ao longo do crescimento. Ainda assim, os resultados corroboram a hipótese de que o crescimento corporal está associado a um aumento proporcional da distância entre o olho e a origem da nadadeira dorsal. No caso, o melhor ajuste se refere a uma função logarítmica, sugerindo que a velocidade de crescimento da região entre a órbita e a nadadeira dorsal desacelera em relação ao aumento do comprimento total do corpo ao longo da ontogenia.

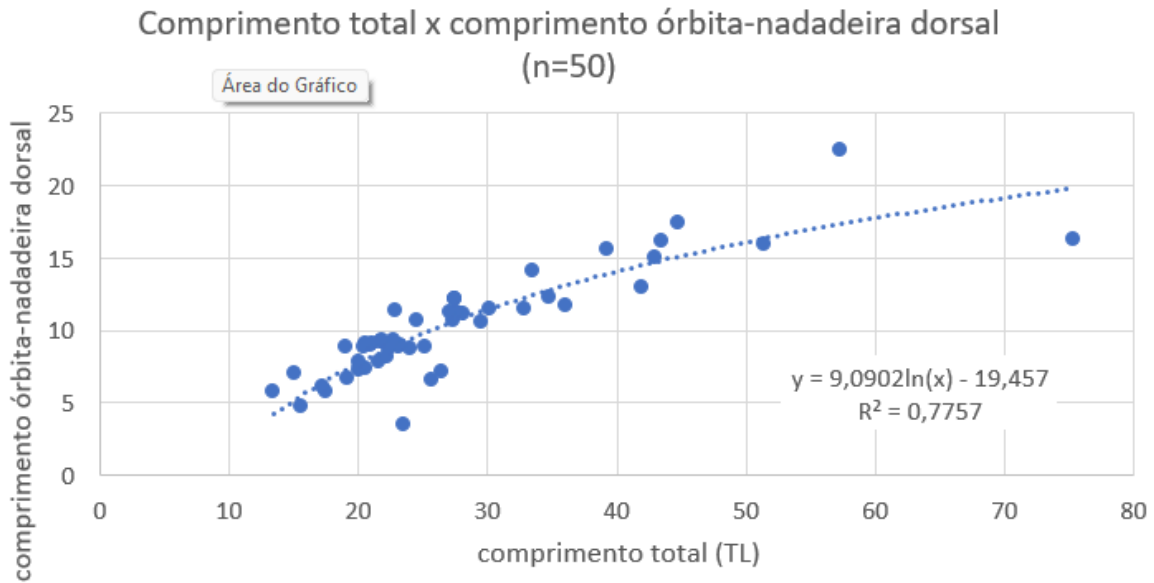


Figura 27: Relação entre o comprimento total (eixo x) e a distância da margem posterior da órbita até a origem da nadadeira dorsal (eixo y) em *Francischanos moraesii* (Silva-Santos, 1955).

Apresenta a relação entre o comprimento total e o comprimento da nadadeira caudal também apresenta um melhor ajuste linear ($R^2 = 0,702$). O ajuste sugere que o crescimento da nadadeira caudal é proporcional ao desenvolvimento corporal. Cabe ressaltar, nesse caso, que essa medida foi obtida a partir de fósseis, nos quais a porção distal da nadadeira caudal tende a não se preservar integralmente. A perda de cartilagem durante a fossilização reduz os valores medidos para o comprimento da nadadeira caudal, o que pode ter contribuído para a maior dispersão dos pontos e para a menor capacidade explicativa do modelo. Dessa forma, os valores obtidos provavelmente subestimam o real comprimento da nadadeira em indivíduos vivos, sendo fundamental considerar essa limitação na interpretação da relação morfométrica e em comparação com espécies atuais ou entre diferentes espécimes fósseis (Fig.28).

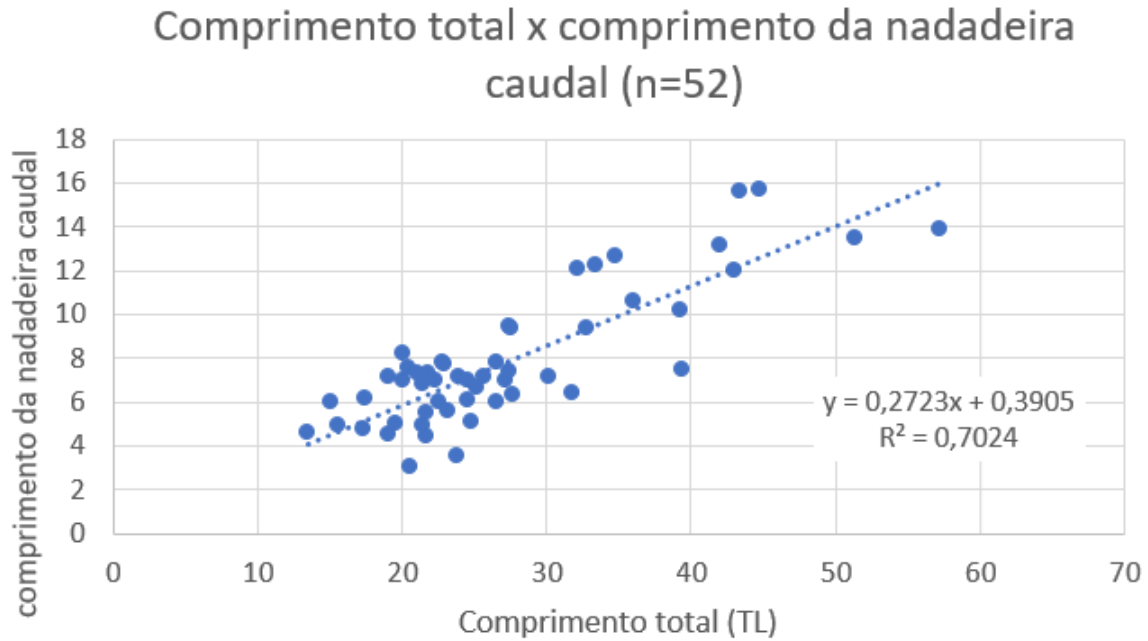


Figura 28: Relação entre o comprimento total (TL) e o comprimento da nadadeira caudal em *Francischanos moraesii* (Silva-Santos, 1955).

Assim, os resultados mostram que predominantemente diversas regiões do corpo de *Francischanos moraesii* apresentam crescimento isométrico quando comparadas com o comprimento total do corpo, exceto pela região entre a órbita e a nadadeira dorsal, que parece ter sua taxa de crescimento reduzida durante a ontogenia.

4.3 Sistemática Filogenética

A análise filogenética resultou em uma única árvore mais parcimoniosa, com 346 passos (Material Suplementar I). Os índices de consistência (CI) e de retenção (RI) foram, respectivamente, 0,552 e 0,732. A árvore foi enraizada em *Denticeps clupeioides*, um representante basal de Clupeiformes, grupo-irmão dos Gonorynchiformes (Mertzen 2019). Os resultados recuperaram a maior parte dos Gonorynchiformes conhecidos, sustentados por um conjunto de sinapomorfias (Fig. 29, Material Suplementar R6), entre as quais se destacam: ausência do orbitoesfenóide; pteroesfenóide ligeiramente reduzido, sem articulação anteroventral, mas com aproximação anterodorsal; presença de costelas cefálicas; ausência de dentes na premaxila, maxila e dentário; presença anterior do processo metapterigóide do osso hiomandibular; ausência de dentes no quinto ceratobranquial; presença de quatro ossos infraorbitais; contato entre o arco neural da primeira vértebra e os exoccipitais; e articulação entre o segundo hipural e o centro terminal. Esses caracteres fornecem evidências robustas para

o monofiletismo do clado e permitem inferir relações evolutivas consistentes entre os táxons analisados. Adicionalmente, a topologia da árvore evidencia a separação de três famílias bem distintas: Chanidae, Kneriidae e Gonorynchidae.

A família Chanidae é representada pelos seguintes táxons: *Gordichthys conquensis*, *Rubiesichthys gregalis*, *Aethalionopsis robustus*, *Nanaichthys longipinnus*, *Parachanos aethiopicus*, *Dastilbe crandalli*, *Tharrhias*, *Francischanos moraesii*, *Vango fahiny*, *Chanos chautus* e *Chanos chanos*. Esses táxons compartilham um conjunto de sinapomorfias diagnosticadas (Fig. 29), dentre as quais se destacam: região posterior do maxilar bastante aumentada, expandida até formar um contorno bulboso com a borda posterior curvada; presença de um entalhe na borda anterodorsal do dentário; articulação quadrado-mandibular posicionada anteriormente à órbita, com o quadrado deslocado, porém não alongado; simplético bastante alongado, medindo aproximadamente o dobro do comprimento observado nos demais grupos internos; osso opercular expandido, correspondendo a pelo menos um terço do comprimento da cabeça; e osso suprapreopercular desenvolvido, relativamente grande e achatado. Esses caracteres sustentam o monofiletismo da família e a distinguem de forma consistente das demais linhagens do clado.

A família Kneriidae é composta pelos táxons *Phractolaemus ansorgii*, *Grasseichthys gabonensis*, *Cromeria nilotica*, *Kneria* e *Parakneria*, os quais compartilham um conjunto de sinapomorfias diagnosticadas. Entre essas características destacam-se: parietais reduzidos a ossos portadores de canais; forâmen magno ampliado e limitado dorsalmente pelo supraoccipital; presença de extensões nos etmóides laterais; simplético posicionado anteriormente à órbita, com alongamento do corpo do quadrado em vez de deslocamento; processo metapterigóide do osso hiomandibular voltado ventralmente; presença de processo ascendente posterodorsal no osso interopercular; arcos neurais anteriores em contato lateral direto com os arcos adjacentes, sem sobreposição; presença de dois ou menos supraneurais e ausência de uroneurais; presença do segundo centro ural, mas ausência do segundo uroneural; hipural 1 e centro terminal separados por um hiato; arco hemal e centro pré-ural 2 fundidos; além de um músculo *adductor mandibulae* A1-OST-M com morfologia peculiar.

Por fim, a família Gonorynchidae, representada pelos táxons *Sapperichthys chiapanensis*, *Notogoneus*, *Lecceichthys wautyi*, *Gonorhynchus*, *Halecopsis insignis*, *Sorbininardus apuliensis*, *Charitosomus*, *Charitopsis*, *Hakeliosomus hakelensis*, *Judeichthys haasi* e *Ramallichthys orientalis*, é sustentada por um conjunto de sinapomorfias que incluem: presença de ossos intermusculares cranianos em forma de “escova” (*brush-like*); frontais alongados e estreitos, exceto na região pós-orbital; presença de dentes gengivais pré-maxilares;

articulação fraca entre dentário e ângulo+articular, com a extremidade posterior do dentário em formato de “V”; presença de cerca de 20 dentes cônicos dispostos no endopterigóide e no segundo basibrânquial; relação espacial entre o vômer e o mesetmóide na porção anterior, com o mesetmóide estendendo-se anteriormente além da margem anterior do vômer; ausência do osso supraorbital; inserção do músculo *Protractor hyoidei* no processo coronóide; inserção direta do músculo *Adductor mandibulae A2* na região ântero-mesial do dentário; inserção adicional do *Adductor arcus palatini* no preopérculo; e presença de um processo articular maxilar robusto e volumoso.

Os resultados referentes aos suportes de Bremer e *Bootstrap* estão representados na árvore (Fig. 30), a qual inclui todos os táxons analisados, com poucos grupos apresentando suporte de Bremer maior que zero ou *Bootstrap* maior que 50%, entre eles Gonorynchiformes e Kneridae.

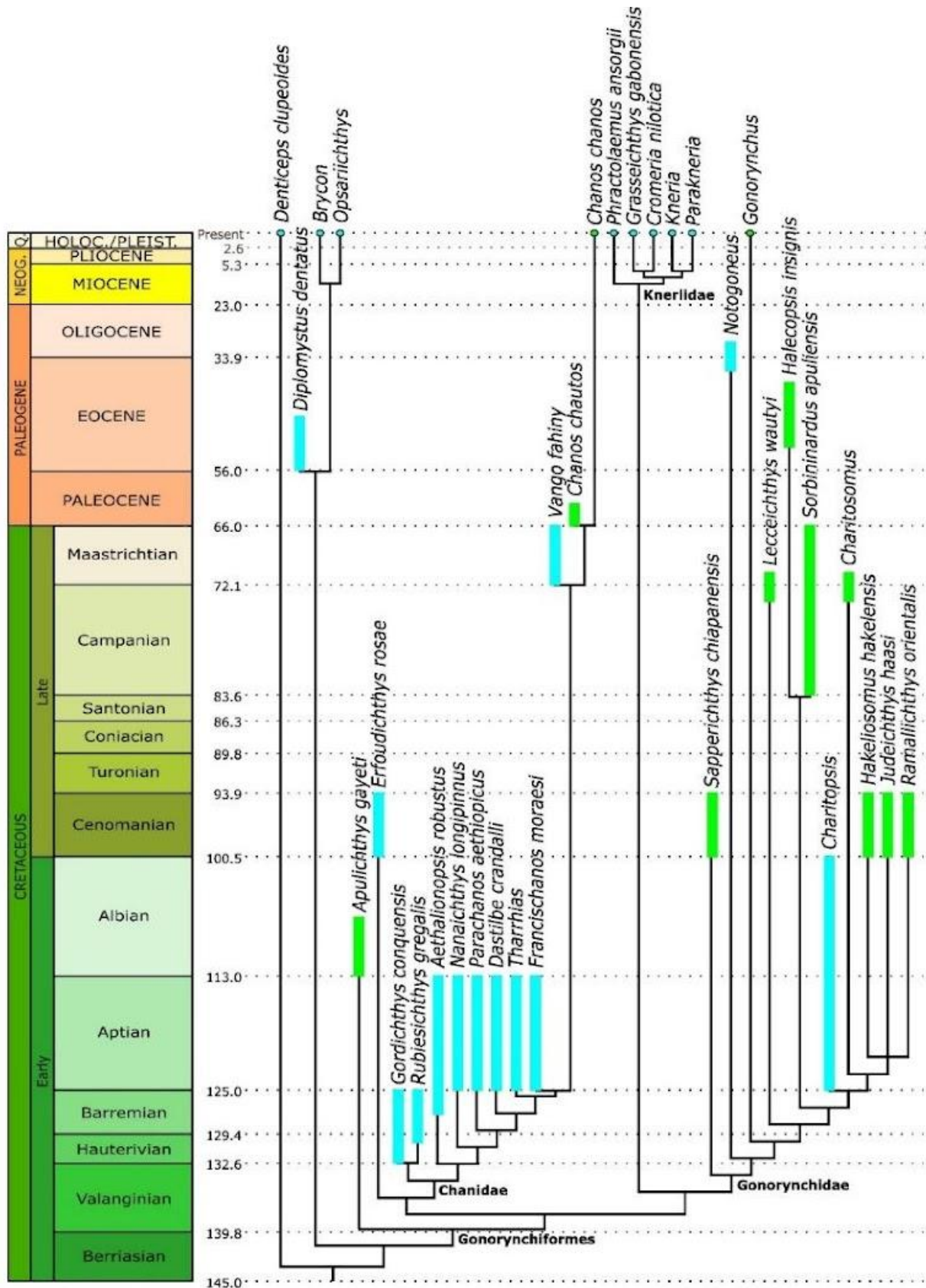


Figura 29. Filogenia baseada na matriz de Grande *et al.*, (2010), modificada e revisada com a inclusão de novos táxons e utilização de caracteres ordenados e atualizados, com 33 táxons, 133 caracteres e comprimento de 346 passos. Árvore calibrada de acordo com o registro fóssil.

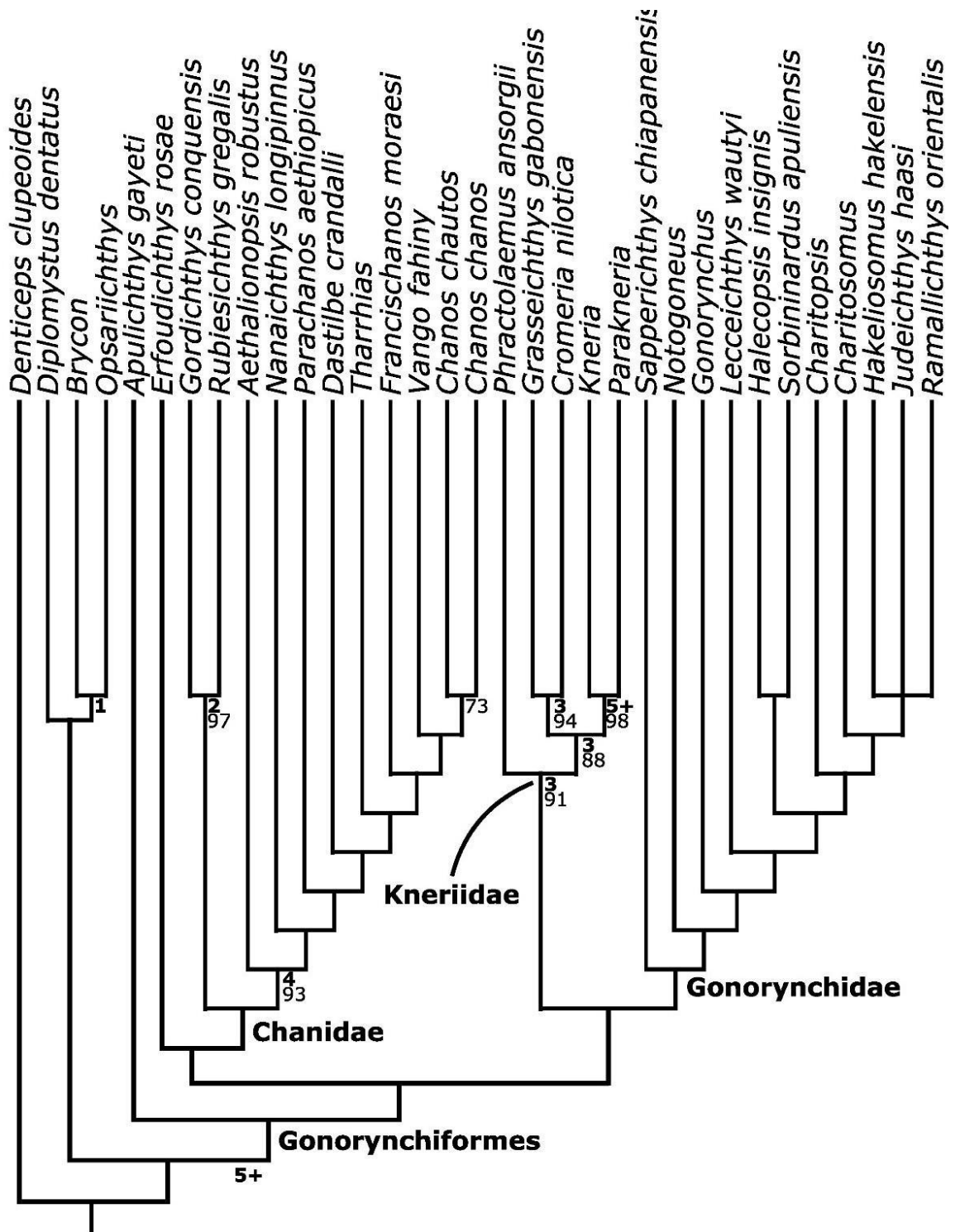


Figura 30. Suporte de Bremer e *Bootstrap*. Única árvore resultante da análise incluindo todos os táxons, com 33 táxons e 346 passos. Os valores do suporte de Bremer associados a cada nó estão em negrito. Os valores de *Bootstrap* representam as porcentagens de recuperação para os grupos com mais de 50%

de frequência. Os clados não numerados têm valor de suporte de Bremer igual a zero e/ou *Bootstrap* com frequência inferior a 50%.

5 DISCUSSÕES

Historicamente, a espécie *Francischanos moraesii* (Silva-Santos, 1955), assim como outros Gonorynchiformes fósseis, enfrentou diversas alterações interpretativas ao longo das décadas, especialmente no que se refere às suas características morfológicas. Esses desafios derivam de múltiplos fatores, como o estado de preservação dos espécimes, a escassez de material representando diferentes estágios ontogenéticos, limitações nas técnicas de preparação e a complexidade da interpretação morfológica resultante do frequente achatamento lateral dos fósseis. Nesta seção, discutem-se as implicações morfológicas e ontogenéticas da espécie em questão — *Francischanos moraesii*, originalmente descrita por (Silva-Santos, 1955) e posteriormente revisada por (Ribeiro et al. 2018, 2022) —, além das relações filogenéticas do táxon, com ênfase na topologia do cladograma obtido neste trabalho. Também são realizadas comparações com topologias previamente publicadas e a robustez dos dados utilizados neste trabalho.

5.1 Morfologia e ontogenia



Figura 31: *Francischanos moraesii* (Silva-Santos, 1955): Reconstituição. Ilustração: Luisa Torres Madeira. Escala 10 mm.

Do ponto de vista morfológico, apresenta-se aqui uma descrição anatômica mais completa de †*Francischanos moraesii* (Silva-Santos, 1955) (Fig. 31), adicionando informações aos estudos anteriores (Silva-Santos, 1955; Ribeiro et al., 2022). Foram identificados elementos anatômicos até então não reportados, com base na análise de novos esqueletos quase

completos — à exceção de algumas estruturas pequenas que requerem observação em vista dorsal, como os exoccipitais, a expansão lateral dos etmóides, os parietais e os nasais. Além disso, foram observadas, pela primeira vez, variações ontogenéticas significativas, evidenciando que certas características morfológicas se alteram ao longo do desenvolvimento do organismo. Essa constatação reforça a importância de uma amostragem abrangente e de análises criteriosas em diferentes estágios ontogenéticos, tendo impacto direto na codificação de caracteres morfológicos e na interpretação de determinados traços, como possíveis autapomorfias ou diferenças atribuídas apenas a indivíduos juvenis ou adultos.

Ribeiro et al. (2022) sugeriram que a presença de cinco hipurais seria uma característica exclusiva de †*Francischanos moraesii*, distinguindo essa espécie das demais representantes dos Chanidae. No entanto, a análise realizada neste estudo, bem como a observação de exemplares depositados em outras coleções científicas, revelou a presença de seis hipurais em diversos indivíduos. Esses dados corroboram a descrição original de †*Francischanos moraesii* (Silva-Santos, 1955), além de estarem em conformidade com o padrão observado na maioria das espécies do grupo, como †*Dastilbe crandalli* (Jordan, 1910, Maisey, 1991, Dietze, 2007), †*Tharrhias* (Jordan & Branner, 1908, Maisey, 1991), †*Nanaichthys longipinnus* (Amaral & Brito, 2012), †*Parachanos aethiopicus* (Weiler, 1922), †*Chanos chautus* (Guadarrama & Cantalice, 2025), †*Vango fahiny* (Murray et al., 2023) e a espécie vivente *Chanos chanos* (Forsskål, 1775). Ressalta-se que se trata de uma estrutura de pequenas dimensões, frequentemente perdida durante os processos tafonômicos ou durante a preparação mecânica e química dos fósseis, além de ser de difícil visualização em exemplares juvenis.

Outra questão relevante referente à anatomia da região caudal pode ser vista no exemplar juvenil MAF 572, com comprimento corporal total estimado em 49,5 mm, onde observam-se as urais 1 e 2 separadas. Por outro lado, no exemplar MAF 753 (82,08 mm), essas estruturas encontram-se fusionadas. Nos indivíduos juvenis, a ural 1 apresenta um “pleurocelo” de maior tamanho, enquanto a ural 2 exibe dois “pleurocelos” menores, separados por um septo. Em vista lateral, à crista horizontal é menos evidente nos espécimes menores, tornando-se progressivamente mais desenvolvida nos adultos. A depressão triangular entre a crista e a margem posterior não foi observada nos exemplares juvenis. Esta é a primeira vez que a fusão das urais 1 e 2 é registrada para †*Francischanos moraesii*. Em Ribeiro et al. (2022), essas estruturas são descritas como dois elementos separados. Os resultados obtidos por esses autores sugerem que a amostragem analisada provavelmente era composta por indivíduos mais juvenis. Para a espécie †*Dastilbe crandalli*, descrita juntamente com o gênero por Jordan (1910) e posteriormente revisada por Dietze (2007), as urais 1 e 2 também se apresentam separadas —

um padrão igualmente observado nos exemplares mais jovens de †*Francischanos moraesii*. Por outro lado, a espécie †*Chanos chautus*, considerada representativa do gênero e de seus morfotipos, exibe uma característica distinta: o uroneural 1 está fundido ao centro preural 1 e aos centros urais 1 e 2, formando um complexo caudal conhecido como pleurostilo (Guadarrama & Cantalice, 2025). O mesmo arranjo foi descrito para *Chanos chanos* por Grande & Arratia (2010). Infelizmente, para a espécie †*Vango fahiny*, um pouco mais derivada que †*Francischanos moraesii* e mais relacionada ao gênero *Chanos*, não foi possível realizar a comparação dessa característica, uma vez que as nadadeiras caudais não foram preservadas nos exemplares conhecidos (Murray et al., 2023).

Por fim, Brito & Amaral, (2012) observaram, na espécie †*Nanaichthys longipinnus* — originalmente descrita como “*Dastilbe minor*” —, a presença de dois centros urais independentes. Nos demais Gonorynchiformes descritos por Grande & Poyato-Ariza (2010), as urais 1 e 2 encontram-se fusionadas. Essa diferença chama atenção no contexto dos Chanidae, cujas espécies, em sua maioria, têm sido descritas como centros urais separados. Os resultados obtidos neste trabalho indicam que essa característica, dentro do grupo, pode refletir variações ontogenéticas, sendo, portanto, um aspecto que requer cautela ao ser utilizado em diagnósticos taxonômicos e análises filogenéticas.

Com relação à anatomia da mandíbula, nos indivíduos juvenis, o canal mandibular é mais aberto e pouco definido, tornando-se progressivamente mais fechado e bem delineado nos adultos. A presença dessa estrutura não foi mencionada por (Silva-Santos, 1955) e nem por (Ribeiro et al. 2022), e tampouco foi possível realizar comparações com outros Gonorynchiformes, uma vez que não há referências à morfologia desse canal nas descrições disponíveis para o grupo.

Por fim, destaca-se uma consideração adicional relevante sobre a morfologia de *Francischanos moraesii*, especialmente no que se refere ao processo maxilar. Trabalhos anteriores demonstraram que *F. moraesii* pode ser claramente distinguido de *Dastilbe crandalli*, espécie-tipo do gênero ao qual foi anteriormente atribuído, principalmente com base na forma da maxila.

Em *Francischanos*, a porção posterior da maxila é mais larga e apresenta contorno bulboso, enquanto em *D. crandalli* a estrutura é delgada, com alargamento gradual ao longo do eixo anteroposterior. Além disso, as duas espécies diferem quanto à morfologia dos processos anteriores da maxila: *Francischanos*, *Chanos chanos* e *Tharrhias* apresentam um processo curto e robusto para articulação com o autopalatino, ao passo que *D. crandalli* exibe essa região pouco desenvolvida (Dietze, 2007; Ribeiro et al., 2022).

Entretanto, os resultados obtidos neste estudo indicam que a articulação da maxila, ao longo de sua margem anterolateral, ocorre primeiramente com o ectopterigóide e anteriormente com a premaxila. A extremidade proximal do ectopterigóide é levemente curvada, articulando-se dorsalmente com o autopalatino e anteriormente com a maxila. Ventralmente, estabelece contato com o osso quadrado, enquanto sua extremidade posterior articula-se com o metapterigóide.

No que se refere ao estado de preservação do ectopterigóide, observa-se que essa estrutura se encontra ausente ou incompleta na maioria dos exemplares analisados, tanto neste estudo quanto em trabalhos anteriores. Essa limitação provavelmente justifica a ausência de descrições mais detalhadas sobre suas articulações e morfologia, dificultando, inclusive, a identificação de possíveis variações ontogenéticas entre indivíduos juvenis e adultos.

5.2 Sistemática Filogenética

Um dos principais desafios na construção de árvores filogenéticas, amplamente discutido na literatura, é a presença de dados ausentes (*missing data*), especialmente em registros fósseis (Wiens, 2003). A exclusão de fósseis ou de táxons com informações incompletas é uma prática comum, baseada na premissa de que a elevada proporção de dados faltantes compromete a acurácia das inferências filogenéticas. No entanto, essa abordagem pode ser problemática. Estudos demonstram que a inclusão de táxons incompletos pode resultar em múltiplas árvores igualmente parcimoniosas, dificultando a obtenção de topologias confiáveis (Wiens, 2003).

O impacto negativo dos dados ausentes na reconstrução de filogenias é especialmente relevante quando se trata de táxons fósseis, os quais raramente preservam informações moleculares, comportamentais ou relativas a tecidos moles. Mesmo os caracteres morfológicos disponíveis frequentemente se apresentam fragmentados ou mal preservados, o que dificulta sua codificação precisa (Wiens, 2003). Apesar de ser uma prática comum, ainda não está completamente elucidado por qual razão os dados ausentes afetam de forma tão significativa as análises filogenéticas. Evidências empíricas e resultados de simulações computacionais indicam que a presença de dados faltantes pode reduzir a resolução das árvores e contribuir para a geração de árvores de consenso pouco informativas devido à incerteza na alocação dos táxons incompletos (Wiens, 2003).

Diante desse cenário, é comum encontrar na literatura a prática de excluir táxons com mais de 50% de dados ausentes, sob a justificativa de que a elevada proporção de dados ausentes na matriz compromete os resultados filogenéticos ou que não alteram a topologia

final. No entanto, essa abordagem tem sido cada vez mais questionada, uma vez que o impacto dos dados ausentes pode depender não apenas de sua quantidade, mas também de quais caracteres estão ausentes e de como essas lacunas influenciam a inferência das relações evolutivas (Wiens, 1998; Wiens, 2003).

Diversos estudos têm abordado a problemática dos dados ausentes e dos táxons incompletos sob diferentes perspectivas metodológicas. Wiens (1998) avaliou os efeitos da adição e remoção de caracteres sobre a acurácia das árvores filogenéticas, destacando a importância da densidade de dados na matriz. Posteriormente, Wiens (2003) investigou diretamente como a presença de dados ausentes e a inclusão de táxons incompletos influenciam os resultados das inferências filogenéticas. Santini & Tyler, (2004) demonstraram a relevância da inclusão de fósseis altamente incompletos na reconstrução das relações filogenéticas dos Tetraodontiformes (Acanthomorpha, Pisces), evidenciando que mesmo registros fragmentados podem fornecer informações cruciais para a compreensão da história evolutiva.

Por fim, Wiens (2006) enfatizou a importância de manter o maior número possível de caracteres e táxons na análise, argumentando que a exclusão indiscriminada pode comprometer a recuperação de relações filogenéticas bem suportadas.

Diante desse contexto, realizamos testes experimentais com exclusões seletivas de táxons e caracteres, com o objetivo de avaliar o impacto dessas remoções na topologia das árvores resultantes.

No primeiro teste, utilizamos uma matriz contendo todos os 33 táxons disponíveis, com a árvore enraizada em *Denticeps*, considerado um Clupeomorpha. A opção pela codificação de um Clupeomorpha vivente para a função de grupo externo tem duas motivações principais. A primeira tem relação com a possibilidade de usar um grupo externo mais completo e com posição melhor resolvida dentro de Clupeomorpha. A segunda questão tem relação com um possível problema identificado nas análises envolvendo Gonorynchiformes fósseis: o uso de três táxons predefinidos como grupo externo (*Diplomystus*, *Brycon* e *Opsariichthys*). Essa prática traz um problema de definição *a priori* das relações do grupo externo, seja monofilético ou parafilético. Essa questão é ainda mais agravada quando se verifica que em análises filogenéticas moleculares envolvendo categorias taxonômicas mais inclusivas, *Brycon* e *Opsariichthys* são, respectivamente, Characiformes e Cypriniformes, compondo com outros grupos o clado Otophysi, grupo-irmão de Gonorynchiformes (e.g. Lavoué et al. 2005).

Ao realizar a análise com caracteres ordenados, a exclusão do táxon fóssil *Diplomystus* (Clupeomorpha) resultou em uma alteração significativa na topologia: o táxon *Sorbininardus* foi atraído para uma posição mais basal, passando a figurar como grupo-irmão de *Brycon* e

Opsariichthys (Figura 32A-B). Esse deslocamento sugere que a presença de *Diplomystus* exerce um papel importante na estabilização da posição de *Sorbininardus* na árvore filogenética.

Por outro lado, ao manter *Diplomystus* e excluir *Brycon* e *Opsariichthys*, que normalmente ocupam posições mais apicais (Figura 32C), observou-se o surgimento de uma politomia basal envolvendo *Diplomystus*, *Apulichthys* e *Erfoudichthys*, além de uma extensa politomia entre os representantes de *Chanidae* e *Gonorynchidae*.

Quando o mesmo teste foi realizado utilizando todos os caracteres não ordenados, a árvore com os 33 táxons apresentou menor resolução geral, com politomia em *Gonorynchidae* (Figura 32D). A exclusão de *Diplomystus* novamente causou o deslocamento de *Sorbininardus* para uma posição basal, agora inserido em uma politomia; entretanto, essa exclusão contribuiu para a resolução parcial da politomia interna em *Gonorynchidae* (Figura 32E). A remoção de *Brycon* e *Opsariichthys* acarretou uma drástica redução na resolução da árvore, restando apenas *Chanidae* e *Neriidae* como clados monofiléticos (Figura 32F).

Também foram realizados testes de exclusão de táxons incompletos. A partir da (Tab. 1), que lista os táxons com suas respectivas porcentagens de dados ausentes (*missing data*) e caracteres codificados, procedeu-se à exclusão de espécies com mais de 80% de dados ausentes (*Vango fahiny*, 84%). Na Figura 32G, essa exclusão resultou em uma extensa politomia em *Chanidae* e *Gonorynchidae*, além de gerar três árvores mais parcimoniosas em vez de uma. Na Figura 32H, foram removidos os táxons com mais de 60% de dados ausentes (*Vango fahiny*, *Halecopsis insignis* e *Erfoudichthys rosae*), e na Figura 32I, os táxons com mais de 50% de dados ausentes (*Vango fahiny*, *Halecopsis insignis*, *Erfoudichthys rosae*, *Sapperichthys chiapanensis* e *Lecceichthys spinosus*). As análises (Figs. 32H e I) resultaram em 15 e 39 árvores mais parcimoniosas, respectivamente, e mantiveram uma grande politomia como principal resultado dessas exclusões. O mesmo teste foi repetido sem a ordenação dos caracteres com praticamente os mesmos efeitos observados, com pequenas variações na resolução dos cladogramas de consenso, geralmente menos resolvidos, devido ao maior número de árvores mais parcimoniosas (Fig. 32 J-L).

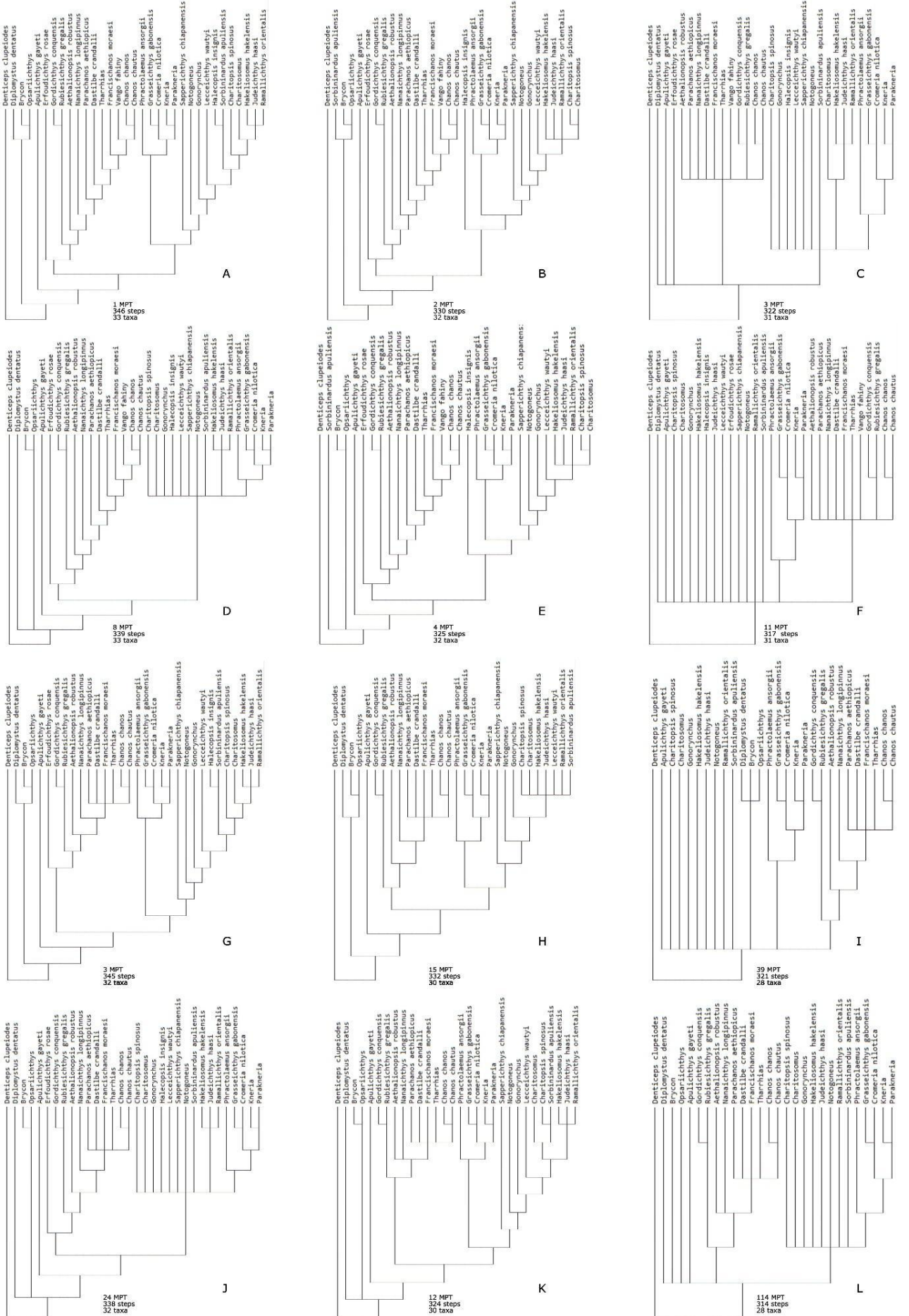


Figura 32: Testes de exclusão de táxons previamente inseridos no grupo externo (A-F) e de táxons incompletos (G-L). Árvores em A-C e G-I foram obtidas com caracteres ordenados e em D-F e J-L com todos os caracteres não-ordenados. Para todas as topologias são fornecidos o número de MPTs, número de passos e número de táxons incluídos. Para os resultados com mais de uma MPT, o cladograma de consenso estrito é utilizado. A, análise usada como hipótese de trabalho com todos os 33 táxons incluídos e 10 caracteres multiestado ordenados. B, exclusão de *Diplomystus*. C, exclusão de *Brycon* e *Opsariichthys*. D-F, mesma análise feita em A-C, mas com todos os caracteres considerados como não-ordenados. G, exclusão apenas do táxon mais incompleto da análise (*Vango fahiny*, 84% de *missing data*). H, exclusão dos táxons com mais de 60% de *missing data* (*Vango fahiny*, *Halecopsis insignis* e *Erfoudichthys rosae*). I, exclusão dos táxons com mais de 50% de *missing data* (*Vango fahiny*, *Halecopsis insignis*, *Erfoudichthys rosae*, *Sapperichthys chiapanensis* e *Lecceichthys spinosus*). J-L, mesma análise feita em G-I, mas com todos os caracteres considerados como não-ordenados.

Por fim, as análises (Figs. 32J–L) foram repetidas com caracteres não ordenados, excluindo-se táxons com mais de 80% (J), 60% (Fig. K) e 50% (Fig. 32L) de dados ausentes. Nesses casos, o número de árvores mais parcimoniosas aumentou consideravelmente, politomias apareceram em famílias anteriormente bem resolvidas, táxons derivados foram atraídos para posições basais, e o número de árvores mais parcimoniosas aumentou.

Tabela 1. Lista das espécies incluídas na análise filogenética, com respectivas quantidades e porcentagens de dados ausentes (*missing data*) e porcentagens de caracteres codificados.

Táxon	Quantidade de <i>missing data</i>	Porcentagem de <i>missing data</i>	Porcentagem de caracteres codificados
<i>Vango fahiny</i>	112	84,21	15,79
<i>Halecopsis insignis</i>	94	70,68	29,32
<i>Erfoudichthys rosae</i>	85	63,91	36,09
<i>Sapperichthys chiapanensis</i>	72	54,14	45,86
<i>Lecce Ichthys walti</i>	68	51,13	48,87
<i>Cheiridopsis spinosus</i>	66	49,62	50,38
<i>Nanaichthys longipinnus</i>	61	45,86	54,14
<i>Aethalionopsis robustus</i>	59	44,36	55,64
<i>Parachanos aethiopicus</i>	54	40,60	59,40
<i>Sorbininardus apuliensis</i>	54	40,60	59,40
<i>Chanos chautus</i>	52	39,10	60,90
<i>Francischanos moraesi</i>	47	35,34	64,66
<i>Jude Ichthys haasi</i>	42	31,58	68,42
<i>Rubiesichthys gregalis</i>	41	30,83	69,17
<i>Apulichthys gayet</i>	40	30,08	69,92
<i>Gord Ichthys conquense</i>	40	30,08	69,92
<i>Hakeliosomus hakelensis</i>	40	30,08	69,92

<i>Ramallichthys orientalis</i>	40	30,08	69,92
<i>Notogoneus</i>	36	27,07	72,93
<i>Dastilbe crandalli</i>	35	26,32	73,68
<i>Charitosomus</i>	34	25,56	74,44
<i>Diplomystus dentatus</i>	27	20,30	79,70
<i>Tharrhias</i>	27	20,30	79,70
<i>Denticeps clupeiodes</i>	14	10,53	89,47
<i>Grasseichthys gabonensis</i>	8	6,02	93,98
<i>Cromeria nilotica</i>	3	2,26	97,74
<i>Parakneria</i>	2	1,50	98,50
<i>Kneria</i>	1	0,75	99,25
<i>Opsariichthys</i>	1	0,75	99,25
<i>Phractolaemus ansorgii</i>	1	0,75	99,25
<i>Brycon</i>	0	0,00	100,00
<i>Chanos chanos</i>	0	0,00	100,00
<i>Gonorynchus</i>	0	0,00	100,00

Os testes realizados nos direcionaram para dois grupos principais de estudos sobre a filogenia dos Gonorynchiformes. O primeiro grupo é composto por trabalhos que apresentam uma matriz de caracteres mais completa e incluem um maior número de táxons, como os de Grande & Poyato-Ariza (1999), Grande & Poyato-Ariza (2010) e Diogo et al. (2008). O segundo grupo, mais recente, concentra-se exclusivamente na família Chanidae, com contribuições de Amaral & Brito (2012), Ribeiro et al. (2018), Murray et al. (2023) e Guatarrama & Cantalice (2025). Este último grupo apresenta análises baseadas em um conjunto reduzido de táxons e caracteres, o que resulta em topologias significativamente distintas dos resultados obtidos em nosso estudo.

A presente discussão filogenética sobre os Gonorynchiformes, com base na matriz proposta por Grande e Poyato-Ariza (2010), evidencia importantes avanços e desafios na compreensão evolutiva do grupo. O estudo original resultou em 92 árvores igualmente parcimoniosas (297 passos cada), e a árvore de consenso estrito revelou que os Gonorynchiformes não constituem um grupo monofilético claramente definido. Esse padrão parece ser influenciado pelo ruído filogenético associado à inclusão dos táxons †*Apulichthys gayeti* e †*Erfoudichthys rosae*, os quais comprometem a estabilidade das relações recuperadas. Por outro lado, os Chanoidei são consistentemente recuperados como um clado bem sustentado, grupo-irmão dos Gonorynchoidei (incluindo Gonorynchidae e Kneriidae), embora as relações internas dentro de Chanoidei permaneçam parcialmente resolvidas.

Os resultados obtidos neste estudo, em virtude da inclusão de novos táxons fósseis e da preservação dos caracteres originais da matriz, não corroboram com as topologias propostas

por Grande & Poyato-Ariza (2010), Ribeiro et al. (2018), Murray et al. (2023) e Guatarrama & Cantalice (2025). A inserção de táxons adicionais, como *Vango fahiny* e *Chanos chautus*, alterou significativamente as relações filogenéticas previamente sugeridas.

No que se refere às sinapomorfias da família Chanidae, este estudo confirma duas das características apontadas por Ribeiro et al. (2018) e pelos demais trabalhos que utilizaram a mesma matriz para a codificação de *Vango fahiny* e *Chanos chautus*: (1) a presença de costelas cefálicas e (2) a presença de um processo metapterigóide no hiomandibular. Esses caracteres se mantêm consistentes como diagnósticos para a família, mesmo diante das mudanças topológicas observadas.

Além disso, a incorporação de novos táxons recentemente descritos da família Chanidae — como *Francischanos moraesii* (Silva-Santos, 1955; Ribeiro et al., 2018, 2022), *Vango fahiny* (Murray et al., 2023), *Nanaichthys longipinnus* (Amaral & Brito, 2012) e *Chanos chautus* (Guatarrama & Cantalice, 2025) — resultou em uma topologia distinta daquela originalmente proposta. A inclusão dessas formas fósseis permitiu a resolução de relações anteriormente representadas por politomias. Por exemplo, *Francischanos moraesii*, anteriormente proposto como grupo-irmão de *Chanos chanos*, foi igualmente aqui recuperado como mais derivado que †*Tharrhias*, mas mais relacionado ao clado formado por †*Vango fahiny* e o grupo-irmão formado por *Chanos chautus* (Paleoceno, Daniano) e o táxon vivente *C. chanos*.

Apesar da robustez dos dados, optamos por não propor subdivisões subfamílias dentro de Chanidae, uma vez que essa abordagem ultrapassa os objetivos do presente estudo. No entanto, destacamos que a inclusão de novas espécies permitiu a resolução de algumas politomias.

Por fim, algumas politomias persistem, como aquelas envolvendo †*Hakeliosomus hakelensis*, †*Judeichthys haasi* e †*Ramallichthys orientalis*, indicando que, embora a inclusão de novos táxons e caracteres contribua para a elucidação de relações filogenéticas, ainda há limitações associadas à natureza fragmentária dos fósseis e à necessidade de ampliação das amostragens morfológicas. Esses resultados reiteram a importância da abordagem integrativa e da cautelosa interpretação filogenética diante de matrizes com alta proporção de dados ausentes, especialmente quando se trabalha com registros fósseis.

6 CONCLUSÕES

A anatomia de *Francischanos moraesii* (Silva-Santos, 1955) foi revisada com base em exemplares previamente coletados no Brasil, descrições disponíveis na literatura e novos espécimes obtidos neste estudo.

Foram avaliadas características morfológicas relevantes para a diagnose da espécie, como o número de hipurais, além da descrição inédita de estruturas até então não reconhecidas, incluindo o canal sensorial mandibular, o pterótico, ossos intermusculares (epineurais, epipleurais e epicentrais) e escamas.

Observou-se, de forma inédita, variações ontogenéticas significativas em *Francischanos moraesii*, demonstrando que determinadas estruturas se modificam ao longo do desenvolvimento do indivíduo — como a presença da sexta hipural e a fusão das urais, restritas aos exemplares maiores.

Essa constatação reforça a necessidade de se trabalhar com uma amostragem ampla e diversificada, aliada a uma análise criteriosa dos diferentes estágios ontogenéticos. Tais cuidados impactam diretamente na codificação de matrizes de dados morfológicos que incluem táxons fósseis e na robustez das interpretações filogenéticas, ressaltando a importância de considerar a ontogenia em estudos comparativos futuros.

A análise morfométrica revelou uma amostra heterogênea e informativa, composta por indivíduos em diferentes estágios ontogenéticos, com ampla variação de tamanho corporal (13,5 a 75,3 mm de comprimento total). Apesar das limitações impostas pela incompletude inerente ao registro fóssil, foi possível identificar padrões consistentes de crescimento e proporções corporais. A região central do corpo apresentou a maior correlação linear com o comprimento total ($R^2 = 0,92$), próxima da isometria, enquanto as nadadeiras dorsais ($R^2 = 0,78$) e caudal ($R^2 = 0,52$) mostraram maior dispersão, possivelmente devido a variações ontogenéticas. As análises morfométricas apontam para uma predominância de crescimento isométrico para diferentes partes do corpo de *Francischanos moraesii*.

Do ponto de vista filogenético, a adoção de um grupo externo mais basal e mais completo (*Denticeps clupeoides*), a preservação de conjuntos completos de caracteres, a inclusão de novos táxons e a reintegração de caracteres previamente excluídos resultaram em mudanças na topologia da hipótese filogenética. Essas alterações permitiram recuperar uma árvore mais robusta, mesmo com a presença de mais *missing data*. Destaca-se que a inclusão de *Chanos chautus* rompeu o ramo longo que atraía artificialmente *Francischanos moraesii* como grupo-irmão de *Chanos chanos*. Esses resultados reforçam que a inclusão de táxons

incompletos nem sempre resulta na queda da resolução do cladograma, ao contrário, pode ser uma estratégia eficaz para melhorar a resolução filogenética e ampliar o potencial informativo de análises envolvendo fósseis e outros táxons fragmentados.

Embora a exclusão de táxons com grande quantidade de dados ausentes seja uma prática recorrente na literatura, essa abordagem tem sido progressivamente reconsiderada à luz de evidências que demonstram sua limitação. Estudos como os de Wiens (1998, 2003, 2006) e Santini & Tyler (2004) indicam que a influência dos dados ausentes sobre os resultados filogenéticos é mais complexa do que a simples proporção de lacunas na matriz. A natureza dos caracteres ausentes, sua distribuição entre os táxons e sua relevância evolutiva são fatores determinantes na acurácia das inferências. Assim, a manutenção de táxons incompletos — inclusive fósseis relativamente incompletos — pode contribuir significativamente para a resolução de relações filogenéticas, ampliando a abrangência histórica e taxonômica das análises. Dessa forma, recomenda-se cautela na exclusão automática de dados e uma consideração mais criteriosa sobre os impactos reais de sua ausência.

Em síntese, a amostra analisada representa adequadamente a variação ontogenética da espécie, refletindo diferentes estágios de desenvolvimento e revelando padrões morfométricos distintos entre regiões corporais mais ossificadas e estruturas cartilagenosas mais suscetíveis à degradação pós-morte. Esses achados contribuem para uma compreensão mais abrangente da biologia e paleoecologia de *Francischanos moraesi* (Fig. 32), além de fornecer parâmetros valiosos para futuras comparações com outros Gonorynchiformes fósseis ou atuais.

7 REFERÊNCIAS

- AMARAL, C. R., & BRITO, P. M. (2012). A new Chanidae (Ostariophysii: Gonorynchiformes) from the Cretaceous of Brazil with affinities to Laurasian gonorynchiforms from Spain. *PLoS ONE*, 7(5), e37247. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0037247>
- AMARAL, C. R., ALVARADO-ORTEGA, J., & BRITO, P. M. (2013). *Sapperichthys* gen. nov., a new gonorynchid from the Cenomanian of Chiapas, Mexico. In G. Arratia, H.-P. Schultze, & M. V. H. Wilson (Eds.), *Mesozoic Fishes 5 – Global Diversity and Evolution* (pp. 305–323).
- ARAMBOURG, C., & BERTIN, L. (1958). On the fossil fishes found by Mr. Gardner in the Province of Ceara, in the North of Brazil. *Edinburgh New Philosophical Journal*, 30, 82–84.
- ARAMBOURG, C., & SCHNEEGANS, D. (1935). Poissons fossiles du Bassin sédimentaire du Gabon. *Annales de Paléontologie*, 24, 139–160.
- ARRATIA, G. (1982). A review of freshwater percoids from South America (Pisces, Perciformes, Percichthyidae and Perciliidae). *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft*, 540, 1–52.
- BERG, L. S. (1940). *Classification of fishes, both recent and fossil* (Tr. Imf. Zool. Acad. Sci. USSR, 5, pp. 85–517). [In Russian]
- BITTENCOURT, J. S., KUCHENBECKER, M., VASCONCELOS, A. G., & MEYER, K. E. (2015). O registro fóssil das coberturas sedimentares do Cráton do São Francisco em Minas Gerais. *Geonomos*, 23(2), 129–144. <https://doi.org/10.18285/geonomos.v23i2.12>
- BITTENCOURT, J. S., GALLO, V., & RODRIGUES, G. A. (2017). Escamas de peixes do tipo lepisosteóide no Barremiano-Aptiano (Cretáceo Inferior) da Bacia Sanfranciscana, sudeste do Brasil. *Cretaceous Research*, 70, 1–7. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2016.09.003>
- BITTENCOURT, J. S., & BRANDÃO, N. C. (2021). Um espécime segmentado, semelhante a um verme, dos folhelhos lacustres do Cretáceo Inferior da Bacia Sanfranciscana, no sudeste do Brasil. *Journal of South American Earth Sciences*, 111, 103488.
- BLUM, S. (1991). *Tharrhias* Jordan and Branner, 1908. In W. D. S. Kellner (Ed.), *Santana Fossils: An Illustrated Atlas* (pp. 286–298). TFH Publications, Neptune City.
- BRITO, P. M., & AMARAL, C. R. (2008). An overview of the specific problems of *Dastilbe* Jordan, 1910 (Gonorynchiformes, Chanidae) from the Lower Cretaceous of western

- Gondwana. In G. Arratia, H.-P. Schultze, & M. V. H. Wilson (Eds.), *Mesozoic Fishes 4 – Homology and Phylogeny* (pp. 279–294).
- CAMPOS, J. E. G., & DARDENNE, M. A. (1997). Estratigrafia e sedimentação da Bacia Sanfranciscana: uma revisão. *Revista Brasileira de Geociências*, 27(3), 269–282.
- CAMPOS, J. E. G., & DO CARMO, D. A. (2005). Bacia Sanfranciscana. *Phoenix*, 73(7), 1–5.
- CARVALHO, M. S. S. D., CAMPOS, D. A., DARDENNE, M. A., SGARBI, G. N. C., & CARTELLE, C. (1995). Celacantos do Cretáceo Inferior de Minas Gerais, Brasil. In *14º Congresso Brasileiro de Paleontologia, Uberaba – Atas* (p. 35).
- CARVALHO, M. S. S. D. (2002). *O gênero Mawsonia* (Sarcopterygii, Actinistia) no Cretáceo das Bacias Sanfranciscana, Tucano, Araripe, Parnaíba e São Luiz. Tese de Doutorado, Universidade Federal do Rio de Janeiro, RJ.
- CARVALHO, J. C., & SANTUCCI, R. M. (2018). New dinosaur remains from the Quiricó Formation, Sanfranciscana Basin (Lower Cretaceous), Southwestern Brazil. *Cretaceous Research*, 85, 20–27. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2017.12.010>
- CARVALHO, J. C., & SANTUCCI, R. M. (2021). New fish remains from the Quiricó Formation (Lower Cretaceous, Sanfranciscana Basin), Minas Gerais, Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, 111, 103430. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2021.103430>
- COPE, E. D. (1887). Geology and paleontology. *The American Naturalist*, 21, 1014–1019.
- DAVIS, S. P., & MARTILL, D. M. (1999). The gonorynchiform fish *Dastilbe* from the Lower Cretaceous of Brazil. *Palaeontology*, 42(4), 715–740.
- DIETZE, K. (2007). Redescription of *Dastilbe crandalli* (Chanidae, Euteleostei) from the Early Cretaceous Crato Formation of north-eastern Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27(1), 8–16. [https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2007\)27\[8:RODCCE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2007)27[8:RODCCE]2.0.CO;2)
- DIOGO, R., DOADRIO, I., & VANDEWALLE, P. (2008). Teleostean phylogeny based on osteological and myological characters. *International Journal of Morphology*, 26(3), 567–582. <https://doi.org/10.4067/S0717-95022008000300005>
- FARA, E., GAYET, M., & TAVERNE, L. (2009). The fossil record of Gonorynchiformes. In J. S. Nelson, H.-P. Schultze, & M. V. H. Wilson (Eds.), *Gonorynchiformes and ostariophysan relationships: A comprehensive review* (pp. 173–226). Science Publishers.
- FIALHO, F. S. F., SANTUCCI, R. M., GOMES, M., & DO CARMO, D. A. (2025). First report of pterosaur remains from the Lower Cretaceous Quiricó Formation, São Francisco

- Basin (Minas Gerais), Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 97 (Suppl. 1): 1-17 p.
- FINK, S. V., & FINK, W. L. (1996). Inter-relações dos peixes ostariofísicos (Teleostei). In M. L. J. Stiassny, L. R. Parenti, & G. D. Johnson (Eds.), *Inter-relações de peixes* (pp. 209–249). Academic Press.
- FINK, S. V., & FINK, W. L. (1981). Interrelationships of the ostariophysan fishes (Teleostei). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 72(4), 297–353. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1981.tb01575.x>
- FORSSKÅL, P. (1775). *Descriptiones animalium avium, amphibiorum, piscium, insectorum, vermium; quae in itinere orientali observavit...*. Post mortem auctoris edidit Carsten Niebuhr. Hauniae: 1–20 + i–xxxiv + 1–164, map.
- FRAGOSO, D. G. C., BITTENCOURT, J. S., MATEUS, A. L. D., COZZUOL, M. A., & RICHTER, M. (2021). Shark (Chondrichthyes) microremains from the Lower Cretaceous Quiricó Formation, Sanfranciscana Basin, Southeast Brazil. *Historical Biology*, 33, 1308–1316. <https://doi.org/10.1080/08912963.2021.1918574>
- FRAGOSO, D. G. C., UHLEIN, A., SANGLARD, J. C. D., SUCKAU, G. L., GUERZONI, H. T. G., & FARIA, P. H. (2011). Geologia dos grupos Bambuí, Areado e Mata da Corda na folha Presidente Olegário (1:100.000), MG: registro deposicional do Neoproterozóico ao Neocretáceo da Bacia do São Francisco. *Geonomos* 19: 28-38.
- FRICKE, R.; ESCHMEYER, W.N.; FONG, J.D. ESCHMEYER'S. 2025. Catalog of Fishes: Species by Family/Subfamily. Available online: <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/SpeciesByFamily.asp> (accessed on 15/9/2025).
- GAYET, M. 1989. Not e preliminar e sur le matériel paleoichthyologique eocretacique du Rio Benito (sud de Bata, Guine e Equatoriale). *Bull. Mus. Natn. Hist. Nat.*, 4^a ed., serie 11, sect. C (1): 21-31.
- GOLOBOFF, P. A., & MORALES, M. E. (2023). TNT version 1.6, with a graphical interface for MacOS and Linux, including new routines in parallel. *Cladistics*, 39(2), 144–153. <https://doi.org/10.1111/cla.12542>
- GRANDE, T., & ARRATIA, G. (2010). Morphological analysis of the gonorynchiform postcranial skeleton. In J. S. Nelson, H.-P. Schultze, & M. V. H. Wilson (Eds.), *Gonorynchiformes and ostariophysan relationships: A comprehensive review* (pp. 39–71). Science Publishers.

- GRANDE, T., & POYATO-ARIZA, F. J. (1999). Phylogenetic relationships of fossil and recent gonorynchiform fishes (Teleostei: Ostariophysii). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 125(2), 197–238. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1999.tb00754.x>
- GRANDE, T., & POYATO-ARIZA, F. J. (2010). Reassessment and comparative morphology of the gonorynchiform head skeleton. In J. S. Nelson, H.-P. Schultze, & M. V. H. Wilson (Eds.), *Gonorynchiformes and ostariophysan relationships: A comprehensive review* (pp. 1–39). Science Publishers.
- GRANDE, T., POYATO-ARIZA, F. J., & DIOGO, R. (2010). *Gonorynchiformes and ostariophysan relationships*. Enfield, NH: Science Publishers.
- GREENWOOD, P. H., ROSEN, D. E., WEITZMAN, S. H., & MYERS, G. S. (1966). Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 131, 341–455.
- GUADARRAMA, A., & CANTALICE, K. M. (2025). Two contemporaneous morphs of fossil *Chanos* Lacepède, 1803 (Gonorynchiformes, Chanidae) from Paleocene (Danian) outcrops near Palenque (Mexico) revealed by geometric morphometrics indicate conservatism in milkfishes after the K/Pg boundary. *PLOS ONE*, 20(3), e0313912. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0313912>
- HENNIG, W. (1966). *Phylogenetic systematics*. University of Illinois Press.
- HUXLEY, T. H. (1880). On the applications of the laws of evolution to the arrangement of the Vertebrata and more particularly of the Mammalia. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1880, 649–662.
- JORDAN, D. S., & BRANNER, J. C. (1908). The Cretaceous fishes of Ceará, Brazil. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 52(5), 1–29.
- JORDAN, D. S. (1910). Description of a collection of fossil fishes from the bituminous shales at Riacho Doce, State of Alagoas, Brazil. *Annals of the Carnegie Museum*, 7(1), 23–34.
- JORDAN, D. S. (1887). A catalogue of the fishes known to inhabit waters of North America, north of the Tropic of Cancer, with notes on species discovered in 1883 and 1884. *United States Commission of Fish and Fisheries, Report of the Commissioner for 1885*, 13, 789–973.
- KRÖMMELBEIN, K. (1962). Zur Taxionomie und Biochronologie stratigraphisch wichtiger Ostracoden-Arten aus der oberjurassisch? —Unterkretazischen Bahia-Serie (Wealden-Fazies) NE-Brasiliens. *Senckenbergiana Lethaea*, 43, 437–527.
- LAVOUÉ, S., MIYA, M., INOUE, J. G., SAITOH, K., ISHIGURO, N. B., & NISHIDA, M. (2005). Molecular systematics of the gonorynchiform fishes (Teleostei) based on whole

- mitogenome sequences: Implications for higher-level relationships within the Otocephala. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 37(1), 165–177.
- LAVOUÉ, S., MIYA, M., MORITZ, T., ET AL., (2012). A molecular timescale for the evolution of the African freshwater fish family Kneriidae (Teleostei: Gonorynchiformes). *Ichthyological Research*, 59, 104–112. <https://doi.org/10.1007/s10228-011-0258-7>
- LEITE, A. M., DO CARMO, D. A., RESS, C. B., PESSOA, M., CAIXETA, G. M., DENEZINE, M., & ANTONIETTO, L. S. (2018). Taxonomy of limnic Ostracoda (Crustacea) from the Quiricó Formation, Lower Cretaceous, São Francisco Basin, Minas Gerais State, Southeast Brazil. *Journal of Paleontology*, 92(4), 661–680. <https://doi.org/10.1017/jpa.2018.19>
- LEITE, A. M. (2017). *Ostracodes da Formação Quiricó, Cretáceo Inferior, Bacia do São Francisco, estado de Minas Gerais, região Sudeste do Brasil* [Dissertação de Mestrado, Universidade de Brasília].
- LEITE, A. M. (2022). *Ostracoda from the Quiricó Formation, Lower Cretaceous, São Francisco Basin, Minas Gerais State, Brazil: Stratigraphy, taxonomy, biostratigraphy and paleozoogeography* [Tese de Doutorado, Universidade de Brasília].
- LEITE, A. M., & DO CARMO, D. A. (2021). Description of the stratotype section and proposal of hypostratotype section of the Lower Cretaceous Quiricó Formation, São Francisco Basin, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 93(Suppl 2), e20201296. <https://doi.org/10.1590/0001-3765202120201296>
- LEITE, A. M., DO CARMO, D. A., GONÇALVES, L. R., & XI, D. (2024). Biostratigraphy of limnic Ostracoda (Crustacea) from the Quiricó Formation, Lower Cretaceous of the São Francisco Basin, Minas Gerais State, Brazil: An approach on paleozoogeographic evolution of Gondwana. *Cretaceous Research*, 158, 105816. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2024.105816>
- MADDISON, W. P., & MADDISON, D. R. (2025). *Mesquite: A modular system for evolutionary analysis* (Version 4.01). <https://www.mesquiteproject.org>
- MAISEY, J. G. (1991). *Santana fossils: An illustrated atlas*. Neptune City: TFH Publications.
- MALABARBA, M. C., & LUNDBERG, J. G. (2007). A fossil loricariid catfish (Siluriformes: Loricarioidea) from the Taubaté Basin, eastern Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 5, 263–270. <https://doi.org/10.1590/S1679-62252007000300006>
- MALABARBA, M. C. S. L. (1998). Phylogeny of fossil Characiformes and paleobiogeography of the Tremembé Formation, São Paulo, Brazil. In L. R. Malabarba,

- R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. Lucena & C. A. S. Lucena (Eds.), *Phylogeny and classification of neotropical fishes* (pp. 69–84). Porto Alegre: EDIPUCRS.
- MATTOX, G. M., BRITZ, R., & TOLEDO-PIZA, M. (2014). Skeletal development and ossification sequence of the characiform *Salminus brasiliensis* (Ostariophysi: Characidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 25(2), 103-158.
- MERTZEN, M. (2019). *Denticeps clupeoides* as key species for understanding the evolution of Clupeiformes and Otomorpha (Teleostei). Dissertation, Friedrich-Schiller-Universität Jena, 285 p.
- MESCOLOTTI, P.C. & ASSINE, M. L. (2016). Sistemas eólicos da Formação Três Barras, Cretáceo da Bacia Sanfranciscana. *Holos Environment*, 16(2), 36–49. <https://www.cea-unesp.org.br/holos/article/view/12163>
- MESCOLOTTI, P. C., VAREJÃO, F. G., WARREN, L. V., LADEIRA, F. S. B., GIANNINI, P. C. F., & ASSINE, M. L. (2019). The sedimentary record of wet and dry eolian systems in the Cretaceous of Southeast Brazil: Stratigraphic and paleogeographic significance. *Brazilian Journal of Geology*, 49, e20190057. <https://doi.org/10.1590/2317-4889201920190057>
- MURRAY, A. M., BRINKMAN, D. B., FRIEDMAN, M., & KRAUSE, D. W. (2023). A large, freshwater chanid fish (Ostariophysi: Gonorynchiformes) from the Upper Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 43(2), e2255630.
- NEAR, T. J., & THACKER, C. E. (2024). Phylogenetic classification of living and fossil ray-finned fishes (Actinopterygii). *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History*, 65(1), 3–302. <https://doi.org/10.3374/014.065.0101>
- POLCK, CARVALHO, M. S. S. D., MIGUEL, R., & GALLO, V. (2015). *Guia de identificação de peixes fósseis das formações Crato e Santana da Bacia do Araripe*. Rio de Janeiro: CPRM – DIEDIG/Divisão de Editoração Geral.
- POYATO-ARIZA, F. J. (1996). The phylogenetic relationships of *Rubiesichthys gregalis* and *Gordichthys conquensis* (Ostariophysi, Chanidae), from the Early Cretaceous of Spain. In G. Arratia & G. Viohl (Eds.), *Mesozoic Fishes—Systematics and Paleoecology* (pp. 329–348). Munich: Verlag Dr. Friedrich Pfeil.
- RIBEIRO, A. C., BOCKMANN, F. A., & POYATO-ARIZA, F. J. (2022). *Francischanos*, a replacement genus for *Dastilbe moraesii* Silva-Santos, 1955, from the Quiricó Formation, Lower Cretaceous of the Sanfranciscana Basin, Brazil (Ostariophysi: Gonorynchiformes). *Cretaceous Research*, 135, 105212. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2022.105212>

- RIBEIRO, A. C., POYATO-ARIZA, F. J., BOCKMANN, F. A., & CARVALHO, M. R. D. (2018). Phylogenetic relationships of Chanidae (Teleostei: Gonorynchiformes) as impacted by *Dastilbe moraesi*, from the Sanfranciscana Basin, Early Cretaceous of Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 16(3), e180059. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-20180059>
- SAGEMAH, M. (1885). Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische. III. Das Cranium der Characiniden nebst allgemeinen Bemerkungen über die mit dem Weber'schen Apparat versehenen Physostomenfamilien. *Morphologisches Jahrbuch*, 10, 1–119.
- SANTINI, F., & TYLER, J. C. (2004). The importance of even highly incomplete fossil taxa in reconstructing the phylogenetic relationships of the Tetraodontiformes (Acanthomorpha: Pisces). *Integrative and Comparative Biology*, 44(5), 349–357.
- SANTOS, R. S. (1985). *Laeliichthys ancestralis*, novo gênero e espécie de Osteoglossiformes do Aptiano da Formação Areado, Estado de Minas Gerais, Brasil. *Revista Brasileira de Geociências*, 15, 161–167.
- SGARBI, G. N. C. (2001). The Cretaceous Sanfranciscan basin, eastern plateau of Brazil. *Brazilian Journal of Geology*, 30(3), 450–452.
- SCHAEFFER, B. 1947. Cretaceous and Tertiary actinopterygian fishes from Brazil. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 89: 1-39.
- SILVA-SANTOS, R. (1955). Descrição dos peixes fósseis. In E. P. Scorza & R. Silva Santos (Eds.), *Ocorrência de folhelho fossilífero cretácico no Município de Presidente Olegário, Minas Gerais* (Boletim da Divisão de Geologia e Mineralogia do DNPM, No. 155, pp. 17–27).
- SILVA-SANTOS, R. (1947). Um *Ctenacanthus* do Gondwana brasileiro. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 19(4), 282–284.
- SWOFFORD, D. L. (2003). *PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and other methods*) (Version 4). <http://paup.csit.fsu.edu/>
- TAVERNE, L., DE PUTTER, T., & SMITH, T. (2019). *Cabindachanos dartevellei* gen. et sp. nov., um novo peixe chanídeo (Ostariophysi, Gonorynchiformes) do Paleoceno marinho de Cabinda (África Central). *Geologica Belgica*, 22(1–2), 29–38.
- VOLTANI, C. G. (2011). *O acervo paleoictiológico do Aptiano-Albiano da Formação Santana (Bacia do Araripe), existente nas coleções do Museu de Paleontologia e Estratigrafia Paulo Milton Barbosa Landim, DGA-IGCE UNESP Rio Claro* (Dissertação de Mestrado). Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” (UNESP), Rio Claro, 177 p.

- WEILER, W. (1922). Die Fischreste aus den bituminösen Schiefern von Ibando bei Bata (Spanisch-Guinea). *Paläontologische Zeitschrift*, 5(2), 148–160.
- WIENS, J. J. (1998). Does adding characters with missing data increase or decrease phylogenetic accuracy? *Systematic Biology*, 47(4), 625–640. <https://doi.org/10.1080/106351598260635>
- WIENS, J. J. (2003). Missing data, incomplete taxa, and phylogenetic accuracy. *Systematic Biology*, 52(4), 528–538. <https://doi.org/10.1080/10635150390218330>
- WIENS, J. J. (2006). Missing data and the design of phylogenetic analyses. *Journal of Biomedical Informatics*, 39(1), 34–42. <https://doi.org/10.1016/j.jbi.2005.04.001>
- WILEY, E. O. (1981). Remarks on Willis' species concept. *Systematic Biology*, 30(1), 86–87. <https://doi.org/10.1093/sysbio/30.1.86>
- WOODWARD, A. S. (1898). Considerações sobre alguns peixes Terciários dos xistos de Taubaté, Estado de São Paulo, Brasil. *Revista do Museu Paulista*, 3, 63–75.
- ZALÁN, P. V., & ROMEIRO-SILVA, P. C. (2007). Bacia do São Francisco. *Boletim de Geociências da Petrobras*, 15(2), 561–571.

Material Suplementar R1 – Lista dos materiais analisados

<i>Táxon</i>	Collection number	Unit	Age	Locality
<i>Dastilbe moraesii</i>	MAF 546B	Quiricó Formation	Aptian	Presidente Olegário, MG
<i>Dastilbe moraesii</i>	MAF 554A	Quiricó Formation	Aptian	Presidente Olegário, MG
<i>Dastilbe moraesii</i>	MAF 554B	Quiricó Formation	Aptian	Presidente Olegário, MG
<i>Dastilbe moraesii</i>	MAF 558A	Quiricó Formation	Aptian	Presidente Olegário, MG
<i>Dastilbe moraesii</i>	MAF 558B	Quiricó Formation	Aptian	Presidente Olegário, MG
<i>Dastilbe moraesii</i>	MAF 559A	Quiricó Formation	Aptian	Presidente Olegário, MG
<i>Dastilbe moraesii</i>	MAF 559B	Quiricó Formation	Aptian	Presidente Olegário, MG
<i>Dastilbe moraesii</i>	MAF 560	Quiricó Formation	Aptian	Presidente Olegário, MG
<i>Dastilbe moraesii</i>	MAF 562	Quiricó Formation	Aptian	Presidente Olegário, MG
<i>Dastilbe moraesii</i>	MAF 565	Quiricó Formation	Aptian	Presidente Olegário, MG
<i>Dastilbe moraesii</i>	MAF 571A	Quiricó Formation	Aptian	Presidente Olegário, MG
<i>Dastilbe moraesii</i>	MAF 571B	Quiricó Formation	Aptian	Presidente Olegário, MG
<i>Dastilbe moraesii</i>	MAF 572A	Quiricó Formation	Aptian	Presidente Olegário, MG
<i>Dastilbe moraesii</i>	MAF 572B	Quiricó Formation	Aptian	Presidente Olegário, MG
<i>Dastilbe moraesii</i>	MAF 575A	Quiricó Formation	Aptian	Presidente Olegário, MG
<i>Dastilbe moraesii</i>	MAF 575B	Quiricó Formation	Aptian	Presidente Olegário, MG
<i>Dastilbe moraesii</i>	MAF 576	Quiricó Formation	Aptian	Presidente Olegário, MG
<i>Dastilbe moraesii</i>	MAF 580A	Quiricó Formation	Aptian	Presidente Olegário, MG
<i>Dastilbe moraesii</i>	MAF 580B	Quiricó Formation	Aptian	Presidente Olegário, MG
<i>Dastilbe moraesii</i>	MAF 589	Quiricó Formation	Aptian	Presidente Olegário, MG
<i>Dastilbe moraesii</i>	MAF 590	Quiricó Formation	Aptian	Presidente Olegário, MG
<i>Dastilbe moraesii</i>	MAF 591A	Quiricó Formation	Aptian	Presidente Olegário, MG
<i>Dastilbe moraesii</i>	MAF 591B	Quiricó Formation	Aptian	Presidente Olegário, MG
<i>Dastilbe moraesii</i>	MAF 592	Quiricó Formation	Aptian	Presidente Olegário, MG
<i>Dastilbe moraesii</i>	MAF 593	Quiricó Formation	Aptian	Presidente Olegário, MG
<i>Dastilbe moraesii</i>	MAF 594	Quiricó Formation	Aptian	Presidente Olegário, MG
<i>Dastilbe moraesii</i>	MAF 595	Quiricó Formation	Aptian	Presidente Olegário, MG
<i>Dastilbe moraesii</i>	MAF 596A	Quiricó Formation	Aptian	Presidente Olegário, MG
<i>Dastilbe moraesii</i>	MAF 596B	Quiricó Formation	Aptian	Presidente Olegário, MG
<i>Dastilbe moraesii</i>	MAF 597	Quiricó Formation	Aptian	Presidente Olegário, MG
<i>Dastilbe moraesii</i>	MAF 599	Quiricó Formation	Aptian	Presidente Olegário, MG
<i>Dastilbe moraesii</i>	MAF 600	Quiricó Formation	Aptian	Presidente Olegário, MG
<i>Dastilbe moraesii</i>	MAF 602	Quiricó Formation	Aptian	Presidente Olegário, MG
<i>Dastilbe moraesii</i>	MAF 603B	Quiricó Formation	Aptian	Presidente Olegário, MG

<i>Dastilbe moraesi</i>	MAF 816	Quiricó Formation	Aptian	Presidente Olegário, MG
<i>Dastilbe moraesi</i>	MAF 817	Quiricó Formation	Aptian	Presidente Olegário, MG
<i>Dastilbe moraesi</i>	MAF 819	Quiricó Formation	Aptian	Presidente Olegário, MG
<i>Dastilbe moraesi</i>	MAF 820	Quiricó Formation	Aptian	Presidente Olegário, MG
<i>Dastilbe moraesi</i>	MAF 821	Quiricó Formation	Aptian	Presidente Olegário, MG
<i>Dastilbe moraesi</i>	DGM 593-P	Quiricó Formation	Aptian	Presidente Olegário, MG
<i>Dastilbe moraesi</i>	DGM 594-P	Quiricó Formation	Aptian	Presidente Olegário, MG
<i>Dastilbe moraesi</i>	DGM 595-P	Quiricó Formation	Aptian	Presidente Olegário, MG
<i>Dastilbe moraesi</i>	DGM 596-P	Quiricó Formation	Aptian	Presidente Olegário, MG
<i>Dastilbe moraesi</i>	DGM 598-P	Quiricó Formation	Aptian	Presidente Olegário, MG
<i>Dastilbe moraesi</i>	DGM 599-P	Quiricó Formation	Aptian	Presidente Olegário, MG
<i>Dastilbe moraesi</i>	DGM 600-P	Quiricó Formation	Aptian	Presidente Olegário, MG
<i>Dastilbe moraesi</i>	DGM 601-P	Quiricó Formation	Aptian	Presidente Olegário, MG
<i>Dastilbe moraesi</i>	DGM 602-P	Quiricó Formation	Aptian	Presidente Olegário, MG
<i>Dastilbe moraesi</i>	DGM 603-P	Quiricó Formation	Aptian	Presidente Olegário, MG
<i>Dastilbe moraesi</i>	DGM 604-P	Quiricó Formation	Aptian	Presidente Olegário, MG
<i>Dastilbe moraesi</i>	DGM 605-P	Quiricó Formation	Aptian	Presidente Olegário, MG
<i>Dastilbe moraesi</i>	DGM 606-P	Quiricó Formation	Aptian	Presidente Olegário, MG
<i>Dastilbe moraesi</i>	DGM 607-P	Quiricó Formation	Aptian	Presidente Olegário, MG
<i>Dastilbe moraesi</i>	DGM 608-P	Quiricó Formation	Aptian	Presidente Olegário, MG
<i>Dastilbe moraesi</i>	DGM 609-P	Quiricó Formation	Aptian	Presidente Olegário, MG
<i>Dastilbe moraesi</i>	DGM 610-P	Quiricó Formation	Aptian	Presidente Olegário, MG
<i>Dastilbe moraesi</i>	DGM 611-P	Quiricó Formation	Aptian	Presidente Olegário, MG
<i>Dastilbe moraesi</i>	DGM 612-P	Quiricó Formation	Aptian	Presidente Olegário, MG
<i>Dastilbe moraesi</i>	DGM 613-P	Quiricó Formation	Aptian	Presidente Olegário, MG
<i>Dastilbe moraesi</i>	DGM 614-P	Quiricó Formation	Aptian	Presidente Olegário, MG
<i>Dastilbe crandalli</i>	DGM 162-P	Muribeca Formation	Aptian	Riacho Doce, Alagoas
<i>Dastilbe crandalli</i>	DGM 163-P	Muribeca Formation	Aptian	Riacho Doce, Alagoas
<i>Dastilbe crandalli</i>	DGM 164-P	Muribeca Formation	Aptian	Riacho Doce, Alagoas
<i>Dastilbe crandalli</i>	DGM 167-P	Muribeca Formation	Aptian	Riacho Doce, Alagoas
<i>Dastilbe crandalli</i>	DGM 170-P	Muribeca Formation	Aptian	Riacho Doce, Alagoas
<i>Dastilbe crandalli</i>	DGM 171-P	Muribeca Formation	Aptian	Riacho Doce, Alagoas
<i>Dastilbe crandalli</i>	DGM 173-P	Muribeca Formation	Aptian	Riacho Doce, Alagoas
<i>Dastilbe crandalli</i>	DGM 176-P	Muribeca Formation	Aptian	Riacho Doce, Alagoas
<i>Dastilbe crandalli</i>	DGM 205-P	Missão Velha Formation	Berriasian	Riachão, Jardim Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	DGM 331-P	Itapecuru Formation	Albian	Nova Olinda, Itapecuru, Maranhão

<i>Santanaclupea silvasantosi.</i>	DGM 441-P	Santana Formation	Albian	Ladeira da Berlenga, Piauí.
<i>Dastilbe elongatus</i>	DGM 469-P	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Santanaclupea silvasantosi</i>	DGM 521-P	Santana Formation	Albian	Ladeira da Berlenga, Piauí
<i>Santanaclupea silvasantosi</i>	DGM 522-P	Santana Formation	Albian	Ladeira da Berlenga, Piauí.
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 10018	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 10019	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 10020	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 10021	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 10022	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 10023	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 10024	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 10025	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 10026	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 10027	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 10028	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 10029	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 10030	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 10031	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 10032	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 10033	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 10034	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 10035	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 10036	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 10037	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 10038	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 10039	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 10040	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 10041	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 10042	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 10043	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 10044	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 10045	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 12673	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 12674	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 12675	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 12676	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará

<i>Dastilbe elongatus</i>	AMNH FF 12735	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe elongatus</i>	AMNH FF 12736	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe elongatus</i>	AMNH FF 13650	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe elongatus</i>	AMNH FF 13651	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 13652	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe elongatus</i>	AMNH FF 13653	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe?</i>	AMNH FF 18977	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 18979	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 18980	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 18992	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 18993	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe elongatus?</i>	AMNH FF 18994	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 19040	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 19041	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 19042	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 19043	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 19044	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 19045	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 19046	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 19047	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 19048	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 19049	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 19050	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 19051	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 19052	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 19053	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 19054	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 19055	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 19056	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 19057	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 19058	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 19059	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 19062	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 19061	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 19062	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 19063	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará

<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 19064	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 19065	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 19066	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 19067	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe elongatus? JGM</i>	AMNH FF 19190	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe elongatus? JGM</i>	AMNH FF 19191	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 19430	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 19431	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 19432	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 19433	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 19434	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 19435	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 19436	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 19437	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 19438	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe elongatus</i>	AMNH FF 19440	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Dastilbe crandalli</i>	AMNH FF 19494	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Tharrhias? Araripis</i>	AMNH FF 10345	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Tharrhias araripis</i>	AMNH FF 11879	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Tharrhias araripis</i>	AMNH FF 11880	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Tharrhias rochae</i>	AMNH FF 11881	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Tharrhias rochae</i>	AMNH FF 11882	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Tharrhias rochae</i>	AMNH FF 11883	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Tharrhias rochae</i>	AMNH FF 11884	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Tharrhias rochae</i>	AMNH FF 11885	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Tharrhias rochae</i>	AMNH FF 11886	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Tharrhias araripis</i>	AMNH FF 11894	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Tharrhias araripis</i>	AMNH FF 11902	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Tharrhias araripis</i>	AMNH FF 11908	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Tharrhias araripis</i>	AMNH FF 11909	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Tharrhias araripis</i>	AMNH FF 11910	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Tharrhias araripis</i>	AMNH FF 11916	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Tharrhias rochae</i>	AMNH FF 11926	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Tharrhias araripis</i>	AMNH FF 11941	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Tharrhias araripis</i>	AMNH FF 12369	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Tharrhias araripis</i>	AMNH FF 12470	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará

<i>Tharrhias araripis</i>	AMNH FF 12471	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Tharrhias araripis</i>	AMNH FF 12472	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Tharrhias araripis</i>	AMNH FF 12473	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Tharrhias araripis</i>	AMNH FF 12474	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Tharrhias araripis</i>	AMNH FF 12475	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Tharrhias araripis</i>	AMNH FF 12476	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Tharrhias araripis</i>	AMNH FF 12477	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Tharrhias araripis</i>	AMNH FF 12478	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Tharrhias araripis</i>	AMNH FF 12479	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Tharrhias araripis</i>	AMNH FF 12532	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Tharrhias</i>	AMNH FF 12574	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Tharrhias araripis</i>	AMNH FF 12575	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Tharrhias</i>	AMNH FF 12577	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Tharrhias araripis</i>	AMNH FF 12578	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Tharrhias</i>	AMNH FF 12579	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Tharrhias</i>	AMNH FF 12580	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Tharrhias</i>	AMNH FF 12581	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Tharrhias</i>	AMNH FF 12582	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Tharrhias</i>	AMNH FF 12583	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Tharrhias araripis</i>	AMNH FF 12584	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Tharrhias araripis</i>	AMNH FF 12585	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Tharrhias araripis</i>	AMNH FF 12586	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Tharrhias araripis</i>	AMNH FF 12587	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Tharrhias araripis</i>	AMNH FF 12588	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Tharrhias</i>	AMNH FF 12589	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Tharrhias araripis</i>	AMNH FF 12590	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Tharrhias</i>	AMNH FF 12591	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Tharrhias araripis</i>	AMNH FF 12592	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Tharrhias</i>	AMNH FF 12593	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Tharrhias araripis</i>	AMNH FF 12594	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Tharrhias</i>	AMNH FF 12595	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Tharrhias</i>	AMNH FF 12596	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Tharrhias</i>	AMNH FF 12597	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Tharrhias araripis</i>	AMNH FF 12598	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Tharrhias araripis</i>	AMNH FF 12599	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará
<i>Tharrhias araripis</i>	AMNH FF 12600	Crato Formation	Aptian	Sítio Romualdo, Ceará

<i>Tharrhias araripis</i>	AMNH FF 19331	Crato Formation	Aptian	Sitio Romualdo, Ceará
<i>Tharrhias araripis</i>	AMNH FF 19332	Crato Formation	Aptian	Sitio Romualdo, Ceará
<i>Tharrhias sp.</i>	AMNH FF 22653	Crato Formation	Aptian	Sitio Romualdo, Ceará
<i>Parachanos aethiopicus</i>	AMNH FF 12794	Bituminous shale	Upper Cretaceous	Near Ibando, Equatorial Guiné
<i>Parachanos aethiopicus</i>	AMNH FF 12795	Bituminous shale	Upper Cretaceous	Near Ibando, Equatorial Guiné
<i>Parachanos aethiopicus</i>	AMNH FF 12796	Bituminous shale	Upper Cretaceous	Near Ibando, Equatorial Guiné
<i>Hakeliosomus hakelensis</i>	AMNH FF 3757	No collection information	Upper Cretaceous	Hakel/Hakil 1: Lebanon/Syria
<i>Hakeliosomus hakelensis</i>	AMNH FF 3770	No collection information	Upper Cretaceous	Hakel/Hakil 1: Lebanon/Syria
<i>Hakeliosomus hakelensis</i>	AMNH FF 3856	No collection information	Upper Cretaceous	Hakel/Hakil 1: Lebanon/Syria
<i>Hakeliosomus hakelensis</i>	AMNH FF 5859	No collection information	Upper Cretaceous	Hakel/Hakil 1: Lebanon/Syria
<i>Hakeliosomus hakelensis</i>	AMNH FF 19487	No collection information	Upper Cretaceous	Hakel/Hakil 1: Lebanon/Syria
<i>Hakeliosomus hakelensis</i>	AMNH FF 19488	No collection information	Upper Cretaceous	Hakel/Hakil 1: Lebanon/Syria
<i>Charitopsis spinosus</i>	AMNH FF 3746	No collection information	Upper Cretaceous	Hakel/Hakil 1: Lebanon/Syria
<i>Charitopsis spinosus</i>	AMNH FF 3895	No collection information	Upper Cretaceous	Hakel/Hakil 1: Lebanon/Syria
<i>Charitosomus hakelensis</i>	AMNH FF 3639	No collection information	Upper Cretaceous	Hakel/Hakil 1: Lebanon/Syria
<i>Charitosomus hakelensis</i>	AMNH FF 3751	No collection information	Upper Cretaceous	Hakel/Hakil 1: Lebanon/Syria
<i>Charitosomus? Sp</i>	AMNH FF 3759	No collection information	Upper Cretaceous	Hakel/Hakil 1: Lebanon/Syria
<i>Charitosomus hakelensis</i>	AMNH FF 3817	No collection information	Upper Cretaceous	Hakel/Hakil 1: Lebanon/Syria
<i>Charitosomus hakelensis</i>	AMNH FF 3894	No collection information	Upper Cretaceous	Hakel/Hakil 1: Lebanon/Syria
<i>Charitosomus lineolatus</i>	AMNH FF 5865	No collection information	Upper Cretaceous	Hakel/Hakil 1: Lebanon/Syria
<i>Charitosomus lineolatus</i>	AMNH FF 5866	No collection information	Santonian	Sahel-Alma 1: Lebanon/Syria
<i>Charitosomus lineolatus</i>	AMNH FF 5867	No collection information	Upper Cretaceous	Hakel/Hakil 1: Lebanon/Syria
<i>Charitosomus hakelensis</i>	AMNH FF 5868	No collection information	Upper Cretaceous	Hakel/Hakil 1: Lebanon/Syria
<i>Charitosomus hakelensis</i>	AMNH FF 5869	No collection information	Upper Cretaceous	Hakel/Hakil 1: Lebanon/Syria
<i>Charitosomus hakelensis</i>	AMNH FF 5870	No collection information	Upper Cretaceous	Hakel/Hakil 1: Lebanon/Syria
<i>Charitosomus sp</i>	AMNH FF 11426	No collection information	Upper Cretaceous	Hakel/Hakil 1: Lebanon/Syria
<i>Charitosomus sp</i>	AMNH FF 11427	No collection information	Upper Cretaceous	Hakel/Hakil 1: Lebanon/Syria
<i>Charitosomus sp</i>	AMNH FF 11428	No collection information	Upper Cretaceous	Hakel/Hakil 1: Lebanon/Syria
<i>Notogoneus osculus</i>	AMNH FF 1340	Green River	Eocene	United States of America: Wyoming
<i>Notogoneus osculus</i>	AMNH FF 1755	Green River	Eocene	United States of America: Wyoming
<i>Notogoneus osculus</i>	AMNH FF 2503	Green River	Eocene	United States of America: Wyoming
<i>Notogoneus osculus</i>	AMNH FF 2504	Green River	Eocene	United States of America: Wyoming
<i>Notogoneus osculus</i>	AMNH FF 6309	Green River	Eocene	United States of America: Wyoming
<i>Notogoneus osculus</i>	AMNH FF 10322	Green River	Eocene	United States of America: Wyoming
<i>Notogoneus osculus</i>	AMNH FF 10323	Green River	Eocene	United States of America: Wyoming
<i>Notogoneus osculus</i>	AMNH FF 10324	Green River	Eocene	United States of America: Wyoming

Material Suplementar R2

Lista de caracteres com codificação de *Francischanos moraesii* e comentada.

A matriz utilizada nas análises filogenéticas foi modificada com base em Poyato-Ariza *et al.* (2010), incorporando novos táxons e atualizações de codificação. Foram adicionados: *Denticeps clupeoides* (grupo externo), conforme Diogo *et al.* (2008), com modificações e revisões; *Sapperichthys chiapanensis* (Amaral & Brito, 2013); *Francischanos moraesii*, recodificado e revisado a partir de Ribeiro *et al.* (2018); *Vango fahiny* (Murray *et al.*, 2023); *Chano chautus* (Guadarrama *et al.*, 2025); e *Cabindachanos* (codificado com base em Taverne *et al.*, 2019), totalizando 34 táxons. Além disso, foram incorporados três caracteres adicionais derivados de Ribeiro *et al.* (2018): os caracteres 29 e 30, que correspondem aos caracteres 131 e 132 nesta matriz, respectivamente, e o caráter 35, renumerado como 133 na presente versão da matriz. Em negrito as codificações de *Francischanos moraesii*. Os caracteres originalmente propostos por Poyato-Ariza *et al.* (2010), que foram excluídos por Ribeiro *et al.* (2018) sob a justificativa de não estarem presentes no grupo interno, foram mantidos e codificados na presente análise: 33, 54, 62, 66, 73, 105, 109 e 112–130.

1. Orbitoesfenóide:

(0) presente

(1) ausente

Observação: Ribeiro *et al.* 2018.

2. Basisfenóide:

(0) presente

(1) ausente

Observação: Ribeiro *et al.* 2018.

3. Pteroesfenóides: – Caráter ordenado

(0) bem desenvolvidos e articulando-se entre si.

(1) ligeiramente reduzidos, não se articulam anteroventralmente, mas aproximam-se anterodorsalmente.

(2) muito reduzidos e amplamente separados tanto anteroventral quanto anterodorsalmente.

Observação: Caráter originalmente codificado por Ribeiro *et al.* (2018; 2022) como estado 2. Contudo, não foi possível verificar, a partir do texto ou das imagens fornecidas, a presença, o formato ou os limites desse osso. Nos exemplares analisados, o caráter não se encontra preservado, e as condições de fossilização não permitem sua observação confiável. Por esse motivo, o caráter foi recodificado como incerto (“?”).

4. Expansão posterolateral dos exocciptais:

(0) ausente

(1) presente

Observação: Caráter originalmente codificado por Ribeiro *et al.* (2018; 2022) como estado 1. No entanto, não foi possível verificar a presença, o formato ou os limites desse osso com base no texto ou nas imagens fornecidas. Nos exemplares analisados, o caráter não se encontra preservado, e as condições de fossilização não permitem sua observação confiável. Por esse motivo, o caráter foi recodificado como incerto (“?”).

5. Exocciptais:

(0) posteriormente lisos, sem projeção acima do basioccipital

(1) com borda posterior côncavo-convexa e projeção acima do basioccipital

Observação: Nenhum dos exemplares analisados, tanto por observação direta quanto por meio da literatura, permite a visualização clara desse caráter. O material ilustrado por Ribeiro *et al.* (2018; 2022, Fig. 6A), referente ao exemplar CPUFMT 732, não apresenta qualquer estrutura que possa ser inequivocamente atribuída ao Exoccipital, uma vez que o elemento em questão não exibe o brilho característico observado em outros ossos, além de não apresentar simetria bilateral no plano sagital. Por esse motivo, o caráter foi recodificado como incerto (“?”).

6. Costelas cefálicas:

(0) ausentes

(1) presentes e todas articulando-se com os exoccipitais

(2) presentes e articulando-se tanto com os exoccipitais quanto com o basioccipital

Observação: Devido à impossibilidade de observar os exoccipitais e o basioccipital, o caráter foi recodificado como 1/2, pois não há como determinar os padrões de contato desses elementos com as costelas cefálicas.

7. Ossos intermusculares cranianos em forma de escova (sensu Patterson e Johnson, 1995):

(0) ausentes

(1) presentes

Observação: A descrição do caráter indica que *Francischanos moraesii* não possuem essa condição. Dada a ampla amostragem de exemplares bem preservados, a codificação foi revisada de incerta (“?”) para ausente (“0”).

8. Osso nasal:

(0) pequeno, porém achatado

(1) apenas uma ossificação tubular ao redor do canal

(2) ausente como ossificação independente

Observação: A análise direta dos exemplares não permitiu a observação do osso nasal nem de seu formato, motivo pelo qual o caráter foi recodificado como incerto (“?”). Apesar de Ribeiro *et al.* (2022) o terem codificado como “1”, os autores não apresentaram ilustração nem descrição do referido osso.

9. Frontais:

(0) largos na maior parte do seu comprimento, afinando anteriormente para formar uma borda anterior triangular

(1) alongados e estreitos, exceto na região pós-orbital

(2) largos, encurtados anteriormente, com borda anterior aproximadamente reta

(3) com contorno aproximadamente retangular, estreitos ao longo de todo o comprimento

10. Fontanela interfrontal:

(0) ausente

(1) presente

11. Ossos frontais:

(0) pareados no adulto

(1) co-ossificados, sem sutura mediana

12. Forame para nervo olfatório nos ossos frontais:

(0) ausente

(1) presente

Observação: A codificação deste caractere não foi possível, uma vez que sua característica original não foi preservada.

13. Posição relativa dos parietais:

- (0) medioparietal (em contato total entre si ao longo da linha média)
- (1) mesoparietal
- (2) lateroparietal (completamente separados entre si pelo supraoccipital)**

14. Porção parietal do canal supraorbital:

- (0) ausente
- (1) presente**

15. Parietais:

- (0) grandes
- (1) reduzidos, porém planos e em forma de lâmina**
- (2) reduzidos a ossos que contêm canal
- (3) ausentes como ossificações independentes

16. Crista supraoccipital:

- (0) pequena, curta em vista lateral
- (1) longa e ampliada, projetando-se acima da região occipital e das primeiras vértebras, formando uma lâmina vertical, profundamente pectinada posteriormente**

17. Forame magno:

- (0) limitado dorsalmente pelos exoccipitais
- (1) ampliado e limitado dorsalmente pelo supraoccipital

Observação: A codificação deste caractere não foi possível, uma vez que sua característica original não foi preservada.

18. Mesetmóide:

- (0) largo e curto
- (1) longo e delgado, com extensões laterais anteriores alongadas
- (2) grande, com amplas expansões posterolaterais em forma de asas**
- (3) alongado e fino

Observação: Essa característica foi codificada como estado "2"; contudo, não temos certeza quanto à presença de expansão lateral, pois não foi possível observá-la em nossos exemplares, devido ao forte achatamento lateral. Ribeiro et al. (2022) mencionam essa expansão, porém não identificamos nenhuma figura na publicação que a ilustre de forma clara.

19. Asas (extensões) dos etmóides laterais:

- (0) ausentes
- (1) presentes

Observação: Ribeiro et al. (2018) codificaram esse caráter como presente; no entanto, não identificamos tais estruturas nos exemplares analisados. Observamos que as espécies que apresentam essa característica possuem uma espécie de gancho anterior bem desenvolvido, que pode ser claramente visualizado — inclusive em *Chanos*, onde a expansão lateral é mais sutil. Assim, consideramos mais prudente codificar esse caráter como incerto ("?").

20. Dentes na pré-maxila, maxila e dentário:

- (0) presentes
- (1) ausentes

21. Premaxila:**(0) constituída por uma porção sólida única**

- (1) premaxila composta por duas porções distintas, com um elemento mais curto, não ósseo, situado ventralmente a uma porção óssea muito mais longa, que por sua vez se articula com a maxila

22. Dentes premaxilares (gengivais)?:

- (0) ausentes
- (1) presentes

23. Premaxila:

- (0) pequena, plana e aproximadamente triangular
- (1) **grande, muito ampla, côncavo-convexa, com longo processo oral**
- (2) estreita e alongada, com comprimento superior à metade do comprimento da maxila

24. Processo ascendente da premaxila:

- (0) presente
- (1) ausente

25. Bordas dorsal e ventral do processo articular da maxila:

- (0) **retas ou ligeiramente curvadas**
- (1) muito curvadas, quase formando um ângulo

26. Processo maxilar para articulação com o autopalatino:

- (0) ausente
- (1) presente

27. Região posterior da maxila:

- (0) ligeiramente e progressivamente expandida, formando uma lâmina fina, com borda posterior aproximadamente reta
- (1) **muito ampliada, inchada com contorno bulboso, com borda posterior curva**

28. Supramaxila:

- (0) presente
- (1) ausente

29. Entalhe entre os ossos dentário e ângulo articular:

- (0) ausente
- (1) presente

30. Articulação entre dentário e ângulo articular:

- (0) **forte, dentário não em forma de “V” na região posterior**
- (1) fraca, com dentário em forma de “V” na região posterior

31. Entalhe na borda anterodorsal do dentário:**(0) ausente**

(1) presente

Observação: Aparentemente, essa característica não está presente no exemplar MAF 753, o maior entre os analisados.**32. Canal sensorial mandibular:****(0) presente**

(1) ausente

33. Processos retroarticular inferior e superior ampliados da mandíbula:**(0) ambos ausentes**

(1) processo retroarticular inferior presente, processo retroarticular superior ausente

(2) processos retroarticular inferior e superior presentes

Observação: Apenas a porção inferior pôde ser observada, e esta não apresenta alargamento. Por esse motivo, optamos por não codificar o caráter. Excluído por Ribeiro et al. 2018.**34. Quadrado com:****(0) margem posterior lisa**

(1) processo posterior alongado e bifurcado

35. Articulação quadrado-mandíbula:**(0) abaixo ou posterior à órbita, sem alongação ou deslocamento do quadrado****(1) anterior à órbita, quadrado deslocado, mas não alongado**

(2) anterior à órbita, com alongação do corpo do quadrado em vez de deslocamento

36. Simplético:**(0) alongado, porém relativamente curto****(1) muito longo, cerca do dobro do comprimento do grupo interno**

(2) anterior à órbita, com alongação do corpo do quadrado em vez de deslocamento

(3) ausente como ossificação independente

37. Simplético e quadrado:**(0) articulando-se diretamente entre si**

(1) separados por cartilagem

(2) anteriores à órbita, com alongação do corpo do quadrado em vez de deslocamento

(3) sem contato devido à ausência do simplético

38. Metaptide:**(0) grande, amplo e em contato com o quadrado e simplético por meio de cartilagem**

(1) reduzido a uma haste fina

Observação: Apesar de ter sido originalmente codificado como estado "0", o metapterigóide não apresenta contato com o quadrado. Recomenda-se, portanto, a reformulação deste caráter.**39. Dermopalatino:****(0) presente**

(1) ausente

Observação: Essa estrutura não foi observada em *Francischanos moraesi*; por isso, optamos por manter o caráter como incerto ("?").

40. Conjunto de cerca de 20 dentes cônicos em endopterigóide e basibranquial 2:

- (0) ausente
- (1) presente

41. Ectopterigóide:**(0) bem desenvolvidos, ectopterigóide sobrepondo-se à superfície ventral do autopalatino em pelo menos 50%**

- (1) bem desenvolvidos, com três ramos em vista lateral, reduzidos, mas em contato direto com o autopalatino
- (2) reduzidos, articulando-se com a superfície ventral do autopalatino em no máximo 10% por meio de cartilagem, resultando em um suspensório frouxamente articulado
- (3) ausentes como ossificações distintas

42. Dentes no vômer e basisfenóide:

- (0) ausentes
- (1) presentes

43. Porção anterior do vômer:

- (0) horizontal
- (1) inclinado anteroventralmente, quase vertical
- (2) curvado dorsalmente

Observação: Essa estrutura não foi observada em *Francischanos moraesi*; por isso, optamos por manter o caráter como incerto ("?").

44. Relação espacial entre vômer e mesetmóide na porção anterior:

- (0) vômer e mesetmóide terminando aproximadamente no mesmo nível anterior
- (1) mesetmóide estendendo-se anteriormente além da margem anterior do vômer
- (2) vômer estendendo-se anteriormente além da margem anterior do mesetmóide

Observação: Essa estrutura não foi observada em *Francischanos moraesi*; por isso, optamos por manter o caráter como incerto ("?").

45. Cabeça articular do osso hiomandibular:**(0) dupla, com ambas as superfícies articulares posicionadas na borda dorsal do corpo principal do osso**

- (1) dupla, com a superfície articular anterior formando uma cabeça separada da superfície articular posterior

46. Processo metapterigóide do osso hiomandibular:

- (0) ausente
- (1) presente, anterior
- (2) presente, ventral

47. Interhial ossificado:

- (0) presente
- (1) ausente como ossificação independente

Observação: Essa estrutura não foi observada em *Francischanos moraesi*; por isso, optamos por manter o caráter como incerto ("?").

48. Dentes no quinto ceratobranquial:

- (0) presentes
- (1) ausentes

Observação: Essa estrutura não foi observada em *Francischanos moraesii*; por isso, optamos por manter o caráter como incerto ("?").

49. Primeiro basibranquial em espécimes adultos:

- (0) ossificado
- (1) não ossificado

Observação: Essa estrutura não foi observada em *Francischanos moraesii*; por isso, optamos por manter o caráter como incerto ("?").

50. Quinto basibranquial em espécimes adultos:

- (0) cartilaginoso
- (1) ossificado

Observação: Essa estrutura não foi observada em *Francischanos moraesii*; por isso, optamos por manter o caráter como incerto ("?").

51. Primeiro faringobranquial em espécimes adultos:

- (0) ossificado
- (1) não ossificado

Observação: Essa estrutura não foi observada em *Francischanos moraesii*; por isso, optamos por manter o caráter como incerto ("?").

52. Tamanho do osso opercular:

- (0) normal, cerca de um quarto do comprimento da cabeça
- (1) **expandido, pelo menos um terço do comprimento da cabeça**

53. Forma do osso opercular em vista lateral:

- (0) **arredondado/oval**
- (1) triangular
- (2) quadrado ou quase quadrado

54. Espinhos operculares:

- (0) **ausentes**
- (1) presentes

Observação: Devido à excelente preservação do opérculo na maioria dos nossos exemplares, foi possível codificar este caráter como "ausente". Vale destacar que esse caráter foi excluído nas análises de Ribeiro et al. (2018).

55. Aparelho opercular na superfície externa do opérculo:

- (0) **ausente**
- (1) presente

56. Bordas do opérculo:

- (0) livres da lateral da cabeça
- (1) parcialmente ou quase completamente conectadas à lateral da cabeça pela pele.

Observação: Não foi possível observar essa característica, pois as bordas não estão bem preservadas. Por esse motivo, optamos por não codificar esse caráter.

57. Ângulo formado pelos ramos preoperculares:

(0) obtuso

(1) aproximadamente reto

(2) agudo

Observação: Alteramos a codificação proposta por Ribeiro et al. (2018) para o estado "1", pois, nos exemplares analisados, o ângulo é claramente reto.**58. Ramo posterodorsal do osso preopercular:****(0) bem desenvolvido**

(1) reduzido, correlacionado com a expansão do ramo anteroventral que se encontra com seu equivalente ao longo da linha média ventral

59. Crista no ramo anteroventral do osso preopercular:

(0) ausente

(1) presente**60. Expansão preopercular:**

(0) ausente, preopercular não ampliado

(1) presente, restrita ao canto posteroventral

(2) presente no canto posteroventral e parte do ramo posterodorsal

(3) presente apenas no ramo anteroventral

Observação: Nos exemplares analisados, apenas a porção posteroventral apresenta expansão; não foi observada expansão no ramo dorsal.**61. Osso suprapreopercular:**

(0) ausente

(1) presente como um osso relativamente grande e plano

(2) presente como ossificação(ões) tubular(es)

Observação: Verificar se é possível criar um novo caráter relacionado à projeção do supraopérculo.**62. Espinho na borda posterior do subopérculo:****(0) ausente**

(1) presente

Observação: Codificamos este caráter como "ausente", pois os exemplares analisados não apresentam espinhos na borda posterior do subopérculo. Excluído por Ribeiro et al. 2018.**63. Eixo maior do subopérculo em vista lateral:**

(0) inclinado

(1) subhorizontal

(2) subvertical

Observação: Nos exemplares analisados, o subopérculo está muito bem preservado, e, como não apresenta a inclinação entre 30° e 60°, alteramos a codificação para o estado "1".**64. Fendas do subopérculo:****(0) ausentes**

(1) presentes

65. Osso interopercular:**(0) relativamente largo e posicionado medioventralmente ao osso preopercular**

- (1) reduzido a uma espinha longa e fina, posicionado mediodorsalmente ao osso preopercular
- (2) reduzido a uma espinha longa e fina, posicionado lateroventralmente ao osso preopercular

66. Espinho na borda posterior do osso interopercular:**(0) ausente**

- (1) presente

Observação: Codificamos este caráter como “ausente”. Excluído por Ribeiro et al. 2018.

67. Processo ascendente posterodorsal do osso interopercular:**(0) ausente**

- (1) presente

Observação: Apesar de preservada, a estrutura está coberta pelo subopérculo, impossibilitando sua observação. Por esse motivo, optamos por não codificar esse caráter.

68. Número de infraorbitais:**(0) cinco ou mais****(1) quatro**

- (2) três ou menos

Observação: Em nossos exemplares, o IO4 está preservado, e, com base nas descrições de Ribeiro et al. (2022), *Francischanos moraesii* também possui quatro infraorbitais.

69. Ossos infraorbitais, excluindo o lacrimal:**(0) bem desenvolvidos**

- (1) reduzidos a pequenas ossificações tubulares
- (2) hipertróficos

Observação: Com base nas imagens publicadas por Ribeiro et al. (2022).

70. Lacrimal:**(0) plano e comparável em comprimento aos infraorbitais subsequentes**

- (1) tubular e extremamente longo, sem quilha
- (2) plano, longo e grande, com quilha próxima à borda inferior
- (3) longo e grande, com espinhos e cristas

Observação: Essa estrutura não foi observada em *Francischanos moraesii*; por isso, optamos por manter o caráter como incerto ("?").

71. Supraorbital:**(0) presente**

- (1) ausente

72. Duas vértebras mais anteriores:**(0) tão longas quanto as posteriores**

- (1) mais curtas do que as posteriores

Observação: Não foi possível codificar esse caráter, pois as primeiras vértebras estão encobertas pelo opérculo nos exemplares analisados. Por esse motivo, optamos por não codificar esse caráter.

73. Segundo centro abdominal:

- (0) tão longo quanto o primeiro
- (1) mais curto que o primeiro

Observação: Não foi possível codificar esse caráter, pois as primeiras vértebras estão encobertas pelo opérculo nos exemplares analisados. Por esse motivo, optamos por não codificar esse caráter. Excluído por Ribeiro et al. 2018.

74. Arco neural autógeno anterior ao arco da primeira vértebra:

- (0) presente
- (1) ausente

Observação: Não foi possível codificar esse caráter, pois as primeiras vértebras estão encobertas pelo opérculo nos exemplares analisados. Por esse motivo, optamos por não codificar esse caráter.

75. Arco neural da primeira vértebra e exoccipitais:

- (0) separados
- (1) em contato

Observação: Não foi possível codificar esse caráter, pois as primeiras vértebras estão encobertas pelo opérculo nos exemplares analisados. Por esse motivo, optamos por não codificar esse caráter.

76. Arco neural da primeira vértebra e supraoccipital:

- (0) separados
- (1) em contato

Observação: Não foi possível codificar esse caráter, pois as primeiras vértebras estão encobertas pelo opérculo nos exemplares analisados. Por esse motivo, optamos por não codificar esse caráter.

77. Espinha no arco neural da primeira vértebra:

- (0) presente, bem desenvolvida
- (1) presente, porém reduzida
- (2) ausente

Observação: Não foi possível codificar esse caráter, pois as primeiras vértebras estão encobertas pelo opérculo nos exemplares analisados. Por esse motivo, optamos por não codificar esse caráter.

78. Arcos neurais anteriores:

- (0) sem contato com arcos adjacentes**
- (1) contato lateral direto com arcos adjacentes, sem sobreposição
- (2) contato lateral com sobreposição dos arcos adjacentes

Observação O caráter foi recodificado de incerto (“?”) para “0”, pois foi possível observá-lo nos exemplares analisados, incluindo o holótipo.

79. Arcos neurais não modificados anteriores à nadadeira dorsal em adultos:

- (0) fundidos aos centros
- (1) autógenos, ao menos lateralmente**

Observação O caráter foi recodificado de incerto (“?”) para “1”.

80. Arcos neurais das vértebras posteriores à nadadeira dorsal em adultos:

- (0) fundidos ao centro**
- (1) autógenos, ao menos lateralmente

Observação: Na maioria dos exemplares em que é possível observar essa característica, os arcos neurais não estão totalmente fundidos, mesmo em indivíduos com aproximadamente 5 cm de comprimento padrão. A fusão completa foi observada apenas em um único exemplar com 9 cm de comprimento, no qual os arcos neurais imediatamente posteriores à nadadeira dorsal estão fundidos à região central. Entretanto, os arcos neurais mais posteriores ainda não apresentam fusão.

81. Duas primeiras parapófises anteriores:

- (0) autógenas
- (1) fundidas aos centros

Observação: Essa estrutura não foi observada em *Francischanos moraesii*; por isso, optamos por manter o caráter como incerto ("?").

82. Costela no terceiro centro vertebral:

- (0) similar às posteriores
- (1) **alargada e encurtada**
- (2) modificada no *Weberian apparatus*

83. Ossos intermusculares pareados consistindo em três séries:

- (0) ausentes
- (1) **presentes**

84. Ossos epicentrais anteriores (seis primeiros):

- (0) **não modificados, sem diferença de tamanho em relação aos outros**
- (1) altamente modificados, muito maiores que os posteriores
- (2) epicentrais nas vértebras anteriores ausentes

Observações: Foi possível observar os epicentrais no exemplar MAF 753; por esse motivo, o caráter foi recodificado de incerto ("?") para "0".

85. Tamanho e arranjo dos supraneurais anteriores (independentemente do número presente):

- (0) **grandes, separados entre si se mais de um supraneural estiver presente**
- (1) maiores, em contato com os vizinhos se mais de um supraneural estiver presente
- (2) supraneurais muito reduzidos em tamanho

86. Processo posterior na borda posterior do primeiro supraneural:

- (0) **ausente**
- (1) presente

87. Número de supraneurais:

- (0) **vários supraneurais em uma longa série**
- (1) dois ou menos supraneurais

88. Pós-cleito:

- (0) presentes
- (1) **ausentes**

89. Linha lateral e supracleito:

- (0) supracleito perfurado na região dorsal

(1) supracleitro perfurado ao longo de todo o seu comprimento

(2) linha lateral não perfura o supracleitro

Observação: Essa estrutura não foi observada em *Francischanos moraesii*; por isso, optamos por manter o caráter como incerto ("?").

90. Lobo carnososo das nadadeiras pares:

(0) ausente

(1) presente

91. Morfologia da nadadeira caudal:

(0) alongada, bifurcada posteriormente

(1) mais alta do que longa, levemente curvada posteriormente

(2) em forma de crescente

92. Fulcrais marginais no lobo dorsal da nadadeira caudal:

(0) presentes

(1) ausentes

93. Escudos caudais:

(0) ausentes

(1) presentes

94. Centros urais, primeiro centro pré-ural e primeiro uroneural:

(0) autógenos

(1) fundidos

(2) fundidos, exceto pelo segundo centro ural, que é autógeno

Observações: Foi confirmado que, mesmo em indivíduos adultos, esses elementos permanecem separados.

95. Arco neural e espinha do primeiro centro pré-ural:

(0) ambos bem desenvolvidos, espinha com cerca de metade do comprimento das anteriores

(1) arco completo e fechado, espinha rudimentar

(2) arco aberto, sem espinha

96. Uroneurais:

(0) dispostos em uma série linear

(1) dispostos em uma série dupla

97. Número de uroneurais:

(0) três

(1) dois ou um

(2) nenhum

98. Extensão anterior do primeiro uroneural:

(0) até a extremidade anterior do primeiro pré-ural

(1) até a extremidade anterior do segundo pré-ural

(2) até a extremidade anterior do terceiro pré-ural

(3) uroneural fundido ao complexo da nadadeira caudal

99. Segundo uroneural e segundo centro ural:**(0) em contato**

- (1) separados
- (2) segundo uroneural ausente

100. Parahipural e primeiro centro pré-ural:**(0) independentes em adultos**

- (1) fundidos apenas em adultos grandes
- (2) fundidos desde os estágios ontogenéticos iniciais

Observações: Mesmo no indivíduo adulto, os elementos não estão fundidos.

101. Redução no número de hipurais:**(0) seis**

- (1) menos de seis

Observação: O caráter foi recodificado de “1” para “0”, pois foram encontrados exemplares com seis hipurais.

102. Hipurais 1 e 2:**(0) independentes**

- (1) parcialmente fundidos entre si
- (2) totalmente fundidos entre si

103. Hipural 1 e centro terminal:**(0) articulados**

- (1) separados por um hiato
- (2) fundidos

104. Hipural 2 e centro terminal:**(0) fundidos**

- (1) articulados**

105. Hipural 5:**(0) de tamanho comparável aos anteriores**

- (1) consideravelmente maior

Observação: Codificamos o caráter utilizando a mesma lógica aplicada para *Dastilbe crandalli*. Entretanto, esse caráter necessita de revisão, pois as hipurais mencionadas parecem ser as mesmas que as demais hipurais. Excluído por Ribeiro et al. 2018.

106. Hipural 5 (e 6, se presente) e segundo centro ural:**(0) separados**

- (1) articulados

107. Arco hemal e centro pré-ural 2**(0) fundidos**

- (1) independentes

108. Processo posterolateral do endoesqueleto caudal:**(0) ausente**

- (1) presente

109. Escamas no corpo:**(0) presentes**

(1) ausentes

Observação: O caráter foi recodificado de incerto ("??") para "0", pois observamos diversas escamas ao longo do corpo. Excluído por Ribeiro et al. 2018.**110. Tipo de escamas:****(0) ciclóides**

(1) ctenoides modificadas

Observação: O caráter foi recodificado de incerto ("??") para "0", pois observamos diversas escamas ao longo do corpo com forma de escamas ciclóides.**111. Linha lateral:**

(0) não se estende até a margem posterior dos hipurais

(1) estende-se até a margem posterior dos hipurais

Observação: Essa estrutura não foi observada em *Francischanos moraesii*; por isso, optamos por manter o caráter como incerto ("?").**112. *Intermandibularis*:**

(0) inserido principalmente no dentário

(1) inserido exclusivamente no ângulo-articular

Observação: Optamos por manter os caracteres musculares, pois não podemos presumir que as espécies fósseis não os possuíam. É importante deixar claro que esses caracteres simplesmente não são preservados nas espécies fósseis, sendo, portanto, classificados como "indeterminados" (?). Excluído por Ribeiro et al. 2018.**113. *Protractor hyoidei*:**

(0) não inserido no processo coronóide

(1) inserido no processo coronóide

Observação: Optamos por manter os caracteres musculares, pois não podemos presumir que as espécies fósseis não os possuíam. É importante deixar claro que esses caracteres simplesmente não são preservados nas espécies fósseis, sendo, portanto, classificados como "indeterminados" (?). Excluído por Ribeiro et al. 2018.**114. *Hyohyoideus inferioris de ambos os lados*:**

(0) sobrepondo-se principalmente um ao outro

(1) misturando-se principalmente entre si na região medial

Observação: Optamos por manter os caracteres musculares, pois não podemos presumir que as espécies fósseis não os possuíam. É importante deixar claro que esses caracteres simplesmente não são preservados nas espécies fósseis, sendo, portanto, classificados como "indeterminados" (?). Excluído por Ribeiro et al. 2018.**115. *Hyohyoideus abductor*:**

(0) não inserido na cintura peitoral

(1) com parte significativa de suas fibras inseridas na cintura peitoral

Observação: Optamos por manter os caracteres musculares, pois não podemos presumir que as espécies fósseis não os possuíam. É importante deixar claro que esses caracteres simplesmente não são preservados nas espécies fósseis, sendo, portanto, classificados como "indeterminados" (?). Excluído por Ribeiro et al. 2018.

116. *Adductor profundus*:

- (0) não subdividido em seções distintas
- (1) subdividido em seções distintas

Observação: Optamos por manter os caracteres musculares, pois não podemos presumir que as espécies fósseis não os possuíam. É importante deixar claro que esses caracteres simplesmente não são preservados nas espécies fósseis, sendo, portanto, classificados como "indeterminados"(.?). Excluído por Ribeiro et al. 2018.

117. Inserção do *adductor profundus*:

- (0) apenas no primeiro raio peitoral
- (1) no primeiro e segundo raios peitorais

Observação: Optamos por manter os caracteres musculares, pois não podemos presumir que as espécies fósseis não os possuíam. É importante deixar claro que esses caracteres simplesmente não são preservados nas espécies fósseis, sendo, portanto, classificados como "indeterminados"(.?). Excluído por Ribeiro et al. 2018.

118. Feixes mais laterais do *adductor mandibulae*:

- (0) inseridos na mandíbula e/ou no ligamento primordial
- (1) inseridos também, ou até exclusivamente, em outros ossos como o maxilar ou o premaxilar

Observação: Optamos por manter os caracteres musculares, pois não podemos presumir que as espécies fósseis não os possuíam. É importante deixar claro que esses caracteres simplesmente não são preservados nas espécies fósseis, sendo, portanto, classificados como "indeterminados"(.?). Excluído por Ribeiro et al. 2018.

119. Posição do *adductor mandibulae* A1-OST:

- (0) predominantemente horizontal
- (1) com uma porção anterior peculiar, quase perpendicular à porção posterior

Observação: Optamos por manter os caracteres musculares, pois não podemos presumir que as espécies fósseis não os possuíam. É importante deixar claro que esses caracteres simplesmente não são preservados nas espécies fósseis, sendo, portanto, classificados como "indeterminados"(.?). Excluído por Ribeiro et al. 2018.

120. Seção A2 do *adductor mandibulae*:

- (0) presente
- (1) ausente

Observação: Optamos por manter os caracteres musculares, pois não podemos presumir que as espécies fósseis não os possuíam. É importante deixar claro que esses caracteres simplesmente não são preservados nas espécies fósseis, sendo, portanto, classificados como "indeterminados"(.?). Excluído por Ribeiro et al. 2018.

121. Vários pequenos tendões ramificando-se do *adductor mandibulae* A2:

- (0) ausentes
- (1) presentes

Observação: Optamos por manter os caracteres musculares, pois não podemos presumir que as espécies fósseis não os possuíam. É importante deixar claro que esses caracteres simplesmente não são preservados nas espécies fósseis, sendo, portanto, classificados como "indeterminados"(.?). Excluído por Ribeiro et al. 2018.

122. Adductor mandibulae A1-OST-M peculiar:

(0) ausente

(1) presente

Observação: Optamos por manter os caracteres musculares, pois não podemos presumir que as espécies fósseis não os possuíam. É importante deixar claro que esses caracteres simplesmente não são preservados nas espécies fósseis, sendo, portanto, classificados como "indeterminados" (?). Excluído por Ribeiro et al. 2018.

123. Inserção direta do adductor mandibulae A2 na região ântero-mesial do dentário:

(0) ausente

(1) presente

Observação: Optamos por manter os caracteres musculares, pois não podemos presumir que as espécies fósseis não os possuíam. É importante deixar claro que esses caracteres simplesmente não são preservados nas espécies fósseis, sendo, portanto, classificados como "indeterminados" (?). Excluído por Ribeiro et al. 2018.

124. Dilatator operculi:

(0) principalmente medial e/ou dorsal ao adductor mandibulae a2

(1) marcadamente lateral ao a2

Observação: Optamos por manter os caracteres musculares, pois não podemos presumir que as espécies fósseis não os possuíam. É importante deixar claro que esses caracteres simplesmente não são preservados nas espécies fósseis, sendo, portanto, classificados como "indeterminados" (?). Excluído por Ribeiro et al. 2018.

125. Tendão peculiar do adductor mandibulae A2, correndo perpendicularmente ao corpo principal desta seção e conectando-o à superfície anteroventral do quadrado:

(0) ausente

(1) presente

Observação: Optamos por manter os caracteres musculares, pois não podemos presumir que as espécies fósseis não os possuíam. É importante deixar claro que esses caracteres simplesmente não são preservados nas espécies fósseis, sendo, portanto, classificados como "indeterminados" (?). Excluído por Ribeiro et al. 2018.

126. Seção distinta A3 do adductor mandibulae:

(0) ausente

(1) presente

Observação: Optamos por manter os caracteres musculares, pois não podemos presumir que as espécies fósseis não os possuíam. É importante deixar claro que esses caracteres simplesmente não são preservados nas espécies fósseis, sendo, portanto, classificados como "indeterminados" (?). Excluído por Ribeiro et al. 2018.

127. Adductor mandibulae A?:

(0) presente

(1) ausente

Observação: Optamos por manter os caracteres musculares, pois não podemos presumir que as espécies fósseis não os possuíam. É importante deixar claro que esses caracteres simplesmente não são preservados nas espécies fósseis, sendo, portanto, classificados como "indeterminados" (?). Excluído por Ribeiro et al. 2018.

128. Adductor arcus palatini:

- (0) não inserido no preopérculo
- (1) inserido também no preopérculo

Observação: Optamos por manter os caracteres musculares, pois não podemos presumir que as espécies fósseis não os possuíam. É importante deixar claro que esses caracteres simplesmente não são preservados nas espécies fósseis, sendo, portanto, classificados como "indeterminados" (?). Excluído por Ribeiro et al. 2018.

129. Levator arcus palatini:

- (0) não dividido
- (1) dividido em dois feixes bem diferenciados

Observação: Optamos por manter os caracteres musculares, pois não podemos presumir que as espécies fósseis não os possuíam. É importante deixar claro que esses caracteres simplesmente não são preservados nas espécies fósseis, sendo, portanto, classificados como "indeterminados" (?). Excluído por Ribeiro et al. 2018.

130. Origem do dilatator operculi:

- (0) na superfície ventro-lateral do neurocrânio
- (1) na margem dorsal do teto craniano

Observação: Optamos por manter os caracteres musculares, pois não podemos presumir que as espécies fósseis não os possuíam. É importante deixar claro que esses caracteres simplesmente não são preservados nas espécies fósseis, sendo, portanto, classificados como "indeterminados" (?). Excluído por Ribeiro et al. 2018.

131. Morfologia do processo articular do maxilar: (Caráter 11 - Poyato-Ariza 1996; caráter 29 - Ribeiro et al 2018).

- (1) robusto e volumoso
- (2) plano e hipertrofiado, mais alto que o corpo principal do osso

132. Comprimento do processo articular do maxilar: (Caráter 12 - Poyato-Ariza 1996; caráter 30- Ribeiro et al 2018).

- (0) curto, menos de 30% do comprimento total do maxilar
- (1) longo, entre 30% e 40% do comprimento total do maxilar
- (2) muito longo, cerca de 50% do comprimento total do maxilar

133. Sínfise: (caráter 35 - Ribeiro et al. 2018).

- (0) baixa e pontiaguda
- (1) mais alta que a parte imediatamente posterior do dentário, robusta

CAPÍTULO 2

Implicações tafonômicas e paleoambientais dos Gonorynchiformes da Formação Quiricó, Bacia Sanfranciscana, Cretáceo Inferior

**Manuscrito 2: IMPLICAÇÕES TAFONÔMICAS PALEOAMBIENTAIS DOS
GONORYNCHIFORMES DA FORMAÇÃO QUIRICÓ, BACIA
SANFRANCISCANA, CRETÁCEO INFERIOR**

RESUMO

A Bacia Sanfranciscana, importante unidade sedimentar intracratônica no Brasil, abriga a Formação Quiricó, caracterizada por depósitos lacustres de siltitos, arenitos, calcários micríticos e folhelhos. O topo desta formação é notavelmente fossilífero, com registros abundantes de peixes, plantas, ostracodes e vertebrados diversos. Diferentemente da Formação Tremembé (Bacia de Taubaté) e da Bacia do Araripe, que apresentam alta diversidade taxonômica, os folhelhos ricos em matéria orgânica da Formação Quiricó apresentam um conjunto monoespecífico de fósseis de peixes, o gonorynchiforme *Francischanos moraesii*. Este estudo focaliza a tafonomia e paleoecologia desta espécie, incluindo exemplares em variados estágios ontogenéticos e um exemplar com possível conteúdo estomacal preservado. Análises por microtomografia de raios X e espectroscopia LIBS revelaram uma massa densa na região abdominal desse exemplar, interpretada como conteúdo estomacal enriquecido predominantemente de elementos como Fe, P, Ca, Mn e Zn. A sedimentação ocorreu em sistema lacustre de baixa energia, com fases alternadas de sedimentos silto-arenosos e argilosos ricos em matéria orgânica, associadas à condições de baixa oxigenação no fundo e favorecendo a preservação excepcional dos fósseis. A ausência de bioturbações corrobora esse cenário. Os fósseis exibem boa preservação e articulação, porém escamas são raras e finas, indicando baixo potencial de preservação desses elementos. A análise tafonômica aponta para processos de soterramento e preservação sem a ação de correntes de fluxo e sob condições anóxicas, porém, sem evidências de eventos de mortandade em massa. A integração de dados tafonômicos, geoquímicos e sedimentológicos contribui para uma compreensão detalhada do paleoambiente e estratégias alimentares de *Francischanos moraesii* na Formação Quiricó, elucidando as condições que influenciaram a fossilização neste paleolago.

Palavras-chave: Bacia Sanfranciscana; Formação Quiricó; tafonomia; espectroscopia LIBS; conteúdo estomacal.

ABSTRACT

The Sanfranciscana Basin, a major intracratonic sedimentary unit in Brazil, among other units, is comprised by the Quiricó Formation, characterized by lacustrine deposits of siltstones, sandstones, micritic limestones, and shales. The top of this formation is notably fossiliferous, with abundant records of fishes, plants, ostracods, and other vertebrates. Unlike the Tremembé Formation (Taubaté Basin) and Araripe Basin, which shows high taxonomic diversity, the Quiricó Formation is dominated by a monospecific assemblage of *Francischanos moraesi*. This study focuses on the taphonomy and paleoecology of this species, including specimens of different ontogenetic stages and one sample with possible preserved stomachal content. X-Ray microtomography and LIBS spectroscopy revealed a dense mass in the abdominal region of fossils, interpreted as stomach content mainly depicting elevated concentrations of Fe, P, Ca, Mn, and Zn. Sedimentation occurred in a low-energy lacustrine environment with alternating silty-sandy and clayey organic-rich layers, in a context of low oxygen conditions at the bottom and favoring exceptional fossil preservation. The absence of bioturbation supports this scenario. Fossils show good skeletal preservation, but scales are rare and thin, indicating low preservation potential. Taphonomic analysis suggests burial and preservation under anoxic conditions, in the absence of flux currents, with no evidence supporting mass mortality events. The integration of taphonomic, geochemical, and sedimentological data provides detailed insights into the paleoenvironment and feeding strategies of *Francischanos moraesi* in the Quiricó Formation, elucidating the conditions that influenced fossilization in this paleolake.

Keywords: Sanfranciscana Basin; Quiricó Formation; taphonomy; LIBS spectroscopy; stomachal content.

1. INTRODUÇÃO

A Bacia Sanfranciscana é uma unidade sedimentar intracratônica de grande extensão territorial no Brasil, cuja sucessão estratigráfica abrange desde o Proterozoico Superior até o Cenozoico. Estratigráfica e litoestratigraficamente, essa bacia é dividida em nove grupos principais: Espinhaço, Araí, Macaúbas, Paranoá, Bambuí, Santa Fé, Areado, Urucuaia e Mata da Corda (Campos & Dardenne, 1997; Zalán & Silva, 2007). Dentre essas unidades, o Grupo Areado, datado do Cretáceo, destaca-se pela abundante ocorrência fossilífera e pela diversidade de ambientes deposicionais registrados em suas formações constituintes: Abaeté, Quiricó e Três Barras (Campos & Dardenne, 1997; Zalán & Silva, 2007).

A Formação Quiricó, posicionada estratigraficamente entre as formações Abaeté e Três Barras, corresponde a depósitos lacustres compostos por siltitos, arenitos, calcários micríticos e folhelhos. O topo dessa unidade é particularmente fossilífero, apresentando registros abundantes de peixes, plantas, ostracodes e outros vertebrados (Leite et al., 2018; Leite & Carmo, 2021; Leite & Carmo 2024). Essa formação exibe ampla distribuição geográfica, com forma alongada no sentido norte-sul, além de centros deposicionais isolados e espessuras variáveis, o que sugere a existência de múltiplos corpos d'água interconectados durante períodos úmidos e isolados em fases áridas (Sgarbi et al., 2001).

Diversos estudos foram realizados na região da Fazenda São José, às margens do Rio Meloso, município de Presidente Olegário, Minas Gerais, local de interesse deste trabalho, porém nenhum investigou de forma aprofundada os processos tafonômicos que atuaram na deposição e preservação da assembleia de peixes Gonorynchiformes na Formação Quiricó, cuja idade é atribuída ao Aptiano.

Diversos trabalhos vêm documentando a presença de fósseis na Formação Quiricó, revelando uma crescente diversidade taxonômica para essa unidade estratigráfica do Cretáceo Inferior. No entanto, os registros descritos diferem substancialmente quanto à natureza dos materiais recuperados e aos grupos representados.

Bittencourt et al. (2015) apresentaram um panorama geral do registro fóssil nas coberturas sedimentares do Cráton do São Francisco, incluindo a Formação Quiricó, enquanto Bittencourt et al., (2017) relataram escamas atribuídas a lepisosteídeos, indicando a presença de actinopterygídeos no intervalo Barremiano–Aptiano. Por outro lado, Carvalho & Santucci (2018, 2021) destacaram a ocorrência de restos de dinossauros e de peixes ainda indeterminados, reforçando o potencial paleontológico da unidade.

Mais recentemente, Carvalho et al. (2025) descreveram um novo notossúquio com base em materiais cranianos e pós-cranianos bem preservados, ampliando a diversidade de crocodyliformes para a formação.

Estudos tafonômicos em outras bacias brasileiras oferecem parâmetros importantes para comparação. Santana et al. (2023) analisaram a Formação Tremembé, na Bacia de Taubaté, onde folhelhos revelam uma alta diversidade taxonômica de peixes fósseis, indicando condições paleoambientais e tafonômicas favoráveis para a preservação de um conjunto heterogêneo. Em contraste, a Formação Quiricó apresenta uma assembleia monoespecífica, dominada por *Francischanos moraesii*, levantando questões sobre os fatores paleoecológicos e tafonômicos que restringiram a diversidade da ictiofauna nesse “paleolago”.

Outro exemplo relevante é o Konservat-Lagerstätte referente à Formação Crato (Aptiano, Bacia do Araripe), conhecido pela excepcional preservação fóssil em calcários laminados lacustres. Embora muitos estudos taxonômicos tenham sido realizados, a tafonomia desse sítio foi pouco explorada até Varejão et al. (2020), que apresentaram evidências do papel fundamental das esteiras microbianas na preservação de crustáceos decápodes em laminitos rugosos, sugerindo que processos biogeoquímicos bentônicos influenciaram significativamente as vias de fossilização nesse ambiente. Essas comparações ressaltam a necessidade de investigações tafonômicas detalhadas para entender as especificidades paleoambientais e preservacionais dos depósitos lacustres cretáceos brasileiros.

O presente estudo concentra-se na análise tafonômica, principalmente fossilidiagnéticos, e na reconstrução paleoambiental de um nível fossilífero específico de folhelho negro desta formação, onde se encontram exemplares excepcionalmente preservados de *Francischanos moraesii* (Silva-Santos, 1955; Ribeiro et al., 2018, 2022). Desta forma, o estudo propõe-se a aprofundar a análise tafonômica e paleoecológica da ictiofauna da Formação Quiricó a partir de novos materiais fósseis recuperados em diferentes afloramentos da região de Presidente Olegário (MG), com especial atenção aos exemplares provenientes dos folhelhos papiráceos da Fazenda São José.

A partir da análise de uma ampla amostragem de *Francischanos moraesii*, incluindo exemplares em diferentes estágios ontogenéticos e um indivíduo com um possível conteúdo estomacal preservado, discutem-se aspectos geológicos, ambientais e paleoecológicos, incluindo possíveis estratégias alimentares de *Francischanos moraesii* e as condições que influenciaram a preservação diferencial dos fósseis.

2. CONTEXTO GEOLÓGICO

A Bacia Sanfranciscana constitui uma unidade intracratônica composta por estratos geológicos que se estendem do Proterozoico Superior ao Cenozoico. Litoestratigraficamente, é subdividida em nove grupos: Espinhaço, Araí, Macaúbas, Paranoá, Bambuí, Santa Fé, Areado, Urucuia e Mata da Corda (Campos & Dardenne, 1997; Zalán & Silva, 2007). Dentre esses, o Grupo Areado, de idade Cretácea, destaca-se pelo expressivo conteúdo fossilífero. Esse grupo aflora amplamente na bacia e apresenta variações litológicas laterais associadas a distintos sistemas deposicionais, sendo constituído pelas formações Abaeté, Quiricó e Três Barras (Campos & Dardenne, 1997; Zalán & Silva, 2007).

A Formação Abaeté, unidade basal do Grupo Areado e de idade Cretáceo Inferior, é composta por depósitos de alta energia e transporte gravitacional. Na porção sul da bacia, predominam conglomerados polimíticos ricos em clastos de metassiltito provenientes do embasamento, enquanto em outras áreas ocorrem conglomerados oligomíticos sustentados por clastos. A Formação Três Barras, unidade superior do grupo, corresponde a depósitos de sistemas flúvio-deltáicos e eólicos, formados sob condições áridas no final do Cretáceo Inferior (Fragoso et al., 2011; Leite et al., 2018). Essa formação sobrepõe a Formação Quiricó e caracteriza-se pela diversidade litológica e pelo expressivo volume de arenitos, originados de sistemas fluviais, flúvio-deltaicos e eólicos (Campos & Dardenne, 1997; Campos & Carmo, 2005; Leite et al., 2018).

A Formação Quiricó foi depositada em ambiente lacustre, apresentando sequência estratigráfica composta por siltitos basais, arenitos intermediários e calcários micríticos e folhelhos no topo. É a única unidade do grupo que contém fósseis de ostracodes (Leite et al., 2018). Na região de Presidente Olegário, onde ocorrem fósseis de *Dastilbe moraesi*, os folhelhos são cinza a negros, intercalados por lâminas de siltito com grãos de quartzo e cimento carbonático. O topo da sequência é rico em fósseis de plantas, ostracodes, peixes e outros vertebrados (Leite et al., 2018; Leite & Carmo, 2021; Campos & Carmo, 2005; Leite et al., 2024).

A Formação Quiricó possui ampla distribuição geográfica, com forma alongada no sentido norte-sul e centros deposicionais isolados de espessura variável, sugerindo múltiplos corpos d'água interconectados durante períodos úmidos e isolados em fases áridas, em vez de um único lago (Sgarbi et al., 2001). Sua espessura varia de até 100 m no centro da bacia a poucos metros nas bordas.

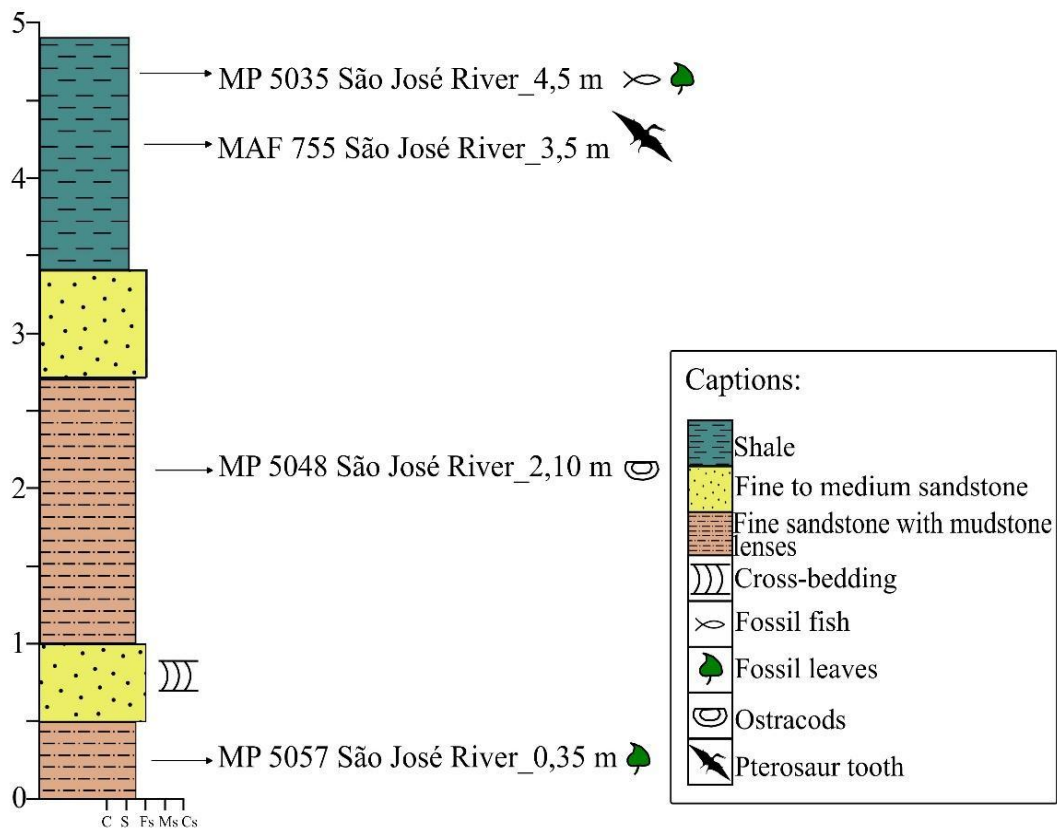
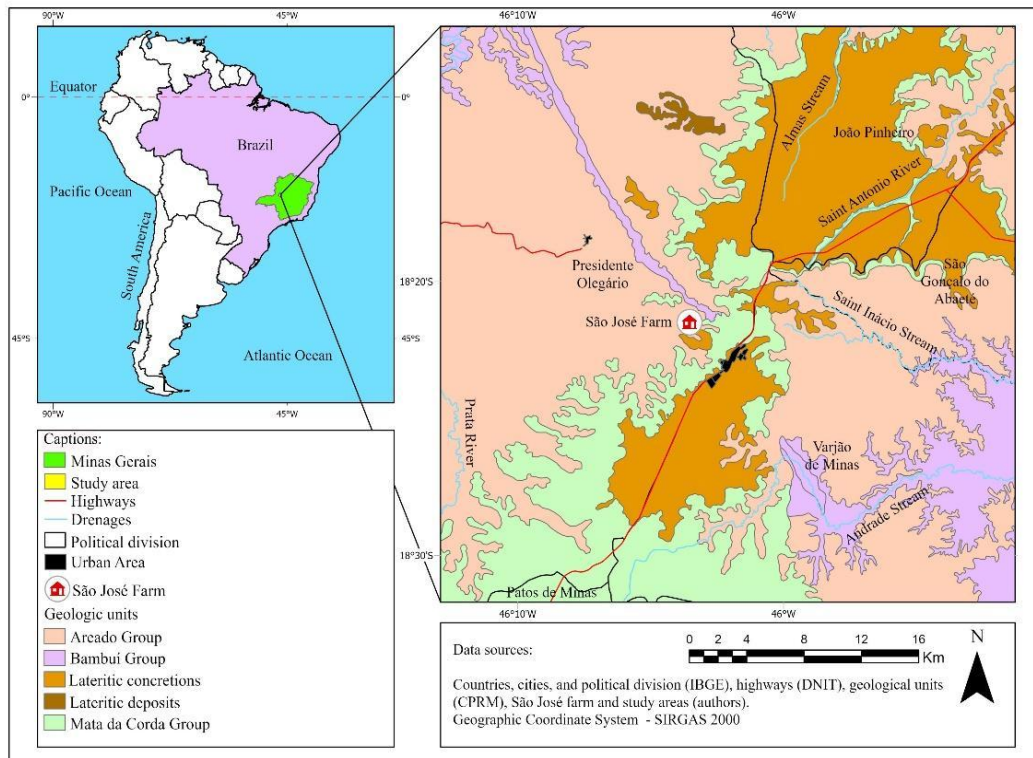


Figura 33: Mapa geológico da área de estudo e localização do ponto de amostragem, perfil litoestratigráfico do afloramento da Formação Quiricó, Grupo Areado, nas margens do Rio São José, localizado no município de Presidente Olegário, Minas Gerais, Brasil. (Fialho et al. 2025).

3. MATERIAIS E MÉTODOS

3.1 Lâmina petrográficas

Amostras da rocha sedimentar onde os fósseis de peixes Gonorynchiformes foram encontrados foram laminadas de acordo com os procedimentos padrão (Allman & Lawrence, 1972) para análise em microscópio óptico de luz polarizada.

3.2 Dados Químicos

3.2.1 Espectroscopia com quebra induzida por laser (LIBS)

Com os resultados das análises do microtomógrafo foi possível verificar uma massa de densidade superior à de *Francischanos moraesii* e do folhelho. Com intuito de identificar os elementos químicos desta massa foi realizado uma espectrometria de quebra induzida por laser (*Microscope with Laser Induced Breakdown Spectroscopy* - LIBS), JEOL (Modelo JXA-8230), conduzida no Laboratório de Microsonda Eletrônica da Universidade de Brasília).

A análise baseia-se na espectrometria de emissão óptica e consiste em uma fonte de laser que, com o auxílio de lentes focalizadoras, emite pulsos de alta energia diretamente na amostra. Essa amostra pode ser sólida, líquida ou gasosa. Após a incidência do pulso de laser, que pode apresentar uma duração de nano, pico ou femto segundos, a amostra passa pelos processos de aquecimento, derretimento (amostras sólidas) e vaporização em um curto intervalo de tempo. A energia do pulso de laser produz um plasma em altas temperaturas (da ordem de 10.000-20.000 K) (Fig. 34).

O material vaporizado (átomos, íons e moléculas) é excitado para um nível de maior energia e ao retornar ao de menor energia (emissão espontânea), emite radiação específica em comprimento de onda para cada elemento (Costa et al., 2019).

A amostra MAF 605, contendo a massa densa e uma outra amostra controle (MAF 567) foi analisada em 3 pontos (Fig. 35), um referente à rocha sedimentar (para controle), um referente ao material ósseo do peixe (crânio) e um referente à massa de material mais denso na região ventral do peixe.

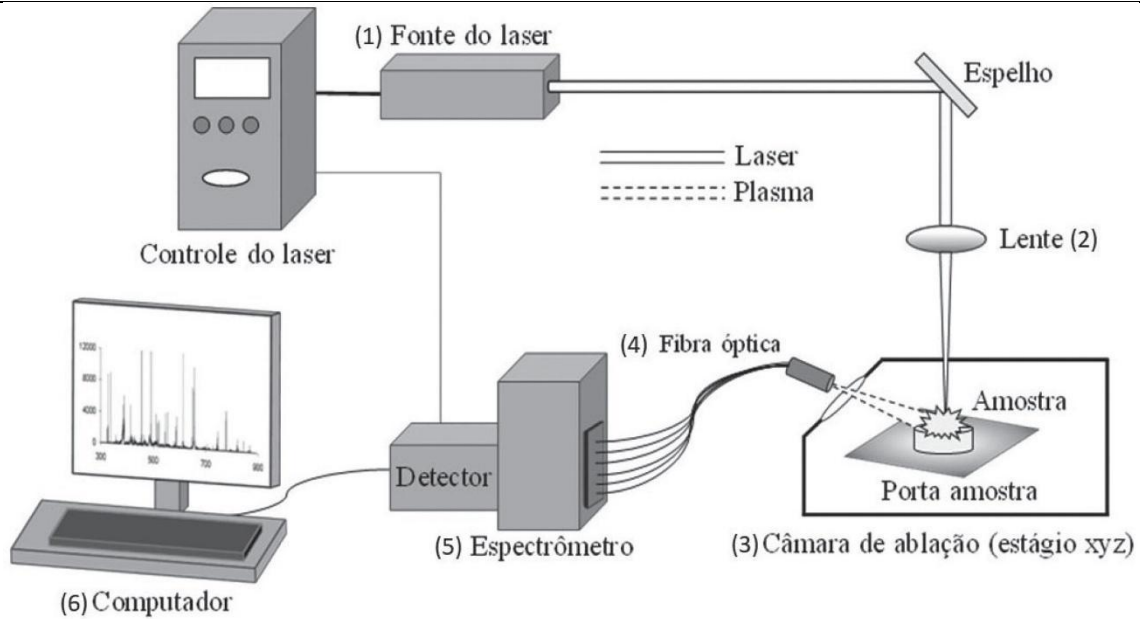


Figura 34: Esquema típico de um sistema LIBS, no qual os principais componentes são: (1) fonte de energia; (2) lentes para focalizar o pulso de laser na superfície da amostra; (3) suporte da amostra que pode ser montada em uma câmara de ablação; (4) fibra óptica responsável pela coleta da radiação oriunda do plasma; (5) sistema de detecção (espectrômetro/detector) e (6) computador para controle preciso dos eventos temporais, como: disparo do pulso do laser e registro do espectro.

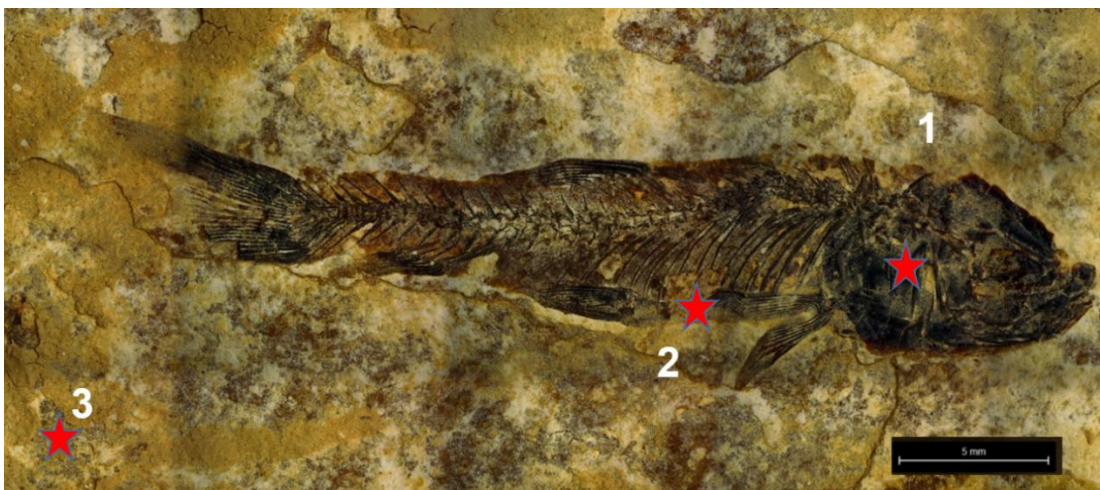


Figura 35: Ilustração dos pontos analisados em *Francischanos moraesii* (Silva-Santos, 1955), na LIBS: (1) crânio; (2) massa e (3) folhelho da Formação Quiricó, Bacia Sanfranciscana, Brasil.

3.2.3 Microtomografia e preparação das amostras

Utilizou-se o Microtomógrafo SkyScan 1172 (Bruker) que possibilitou análises em alta resolução de feições texturais e morfológicas de amostras com conteúdo fossilífero. Este procedimento foi realizado no Laboratório de Propriedades Físicas das Rochas (LPFR) em

conjunto com o Laboratório de Micropaleontologia (LabMicro), ambos da Universidade de Brasília, em amostras de siltitos e folhelhos da Formação Quiricó. As amostras passaram por um tratamento de secagem, limpeza e cortes em lâminas de altura máxima de 70 mm, respeitando os limites físicos do equipamento. Nas análises realizadas neste trabalho foi aplicada uma tensão de 80 kV e corrente de 124 μ A, filtro de alumínio (0,5 mm) e tempo de exposição entre 1000 e 1250 ms, com tamanho de pixel entre 5,37 e 11,82 μ m, dependendo da amostra.

Os protocolos para reconstrução das imagens e análise dos dados utilizaram os softwares NRecon (V2.0.1) e CTAn (V1.20.8), respectivamente. Na escala de cinza aplicada, o conteúdo fóssilífero foi identificado no intervalo entre 120-180 DN (digital number), o que corresponde a um coeficiente de atenuação entre 0,0456-0,0609 mm⁻¹. A microtomografia de raios X identifica diferentes tipos de materiais de acordo com diferenças de densidade, no caso das amostras analisadas, os materiais mais densos aparecem com um sinal claro (mais brilho).

3.4 Dados tafonômicos

A análise tafonômica dos fósseis de peixes segue uma abordagem metodológica (Anderson & Woods, 2013; Bienkowska, 2004; Chellouche, 2015; Elder & Smith, 1984, 1988; Iniesto et al., 2013; Pan et al., 2015; Voltani et al., 2023; Whitmore, 2003; Wilson & Barton, 1996) recentemente atualizada por Santana et al. (2023) em um estudo abrangente sobre a Formação Tremembé, na Bacia de Taubaté. Nesse trabalho, os autores aplicaram uma análise sistemática de assinaturas tafonômicas a uma diversidade de peixes fósseis de água doce, incluindo *Brycon avus* (Bryconidae), *Lignobrycon ligniticus* (Triportheidae), *Megacheiroduon unicus* (Characidae), *Cyphocharax mosesi* e *Plesiocurimata alvarengai* (Curimatidae), *Steindachneridion iheringi* e *S. silvasantosi* (Pimelodidae), *Taubateia paraíba* (Loricariidae), *Santosius antiquus* (Percichthyidae) e *Tremembichthys pauloensis* (Cichlidae). A padronização desses critérios forneceu um referencial metodológico atual para o estudo tafonômico de peixes fósseis em depósitos lacustres do Cenozoico, sendo também útil como base comparativa para contextos do Cretáceo, como o da Formação Quiricó.

No caso do *Francischanos moraesi*, um gonorinquíforme preservado em associação com restos vegetais e materiais atribuídos a pterossauros, a metodologia considera as seguintes assinaturas tafonômicas: (1) grau de articulação do esqueleto completo; (2) preservação das escamas; (3) articulação dos ossos cranianos; (4) integridade das nadadeiras peitorais, pélvicas, dorsal e anal; (5) articulação e preservação da nadadeira caudal; (6)

organização das costelas pleurais; (7) grau de decomposição dos tecidos moles; (8) presença de tetania; (9) padrão de disposição espacial dos fósseis; (10) associação com outros organismos fossilizados; e (11) características das fácies sedimentares associadas (ver Tabela 2). Esses critérios foram originalmente propostos por Elder e Smith (1988), Wilson & Barton (1996), Whitmore (2003), Petra (2011) e Mancuso (2012), e vêm sendo atualizados por estudos recentes como o de Santana et al. (2023).

Tabela 2: Codificação de assinaturas tafonômicas. Baseada em Santana et al. (2023).

Assinatura Tafonômica	Faixa	Significado das condições
Grau de articulação do esqueleto geral	1-3	1 = completamente articulado 2= articulado razoável 3 = totalmente desarticulado
Grau de conservação das escamas	1-4	1 = alto 2= médio 3 = baixo 4= espécimes sem conservantes
Grau de articulação dos ossos cranianos	1-4	1 = articulado 2= associado 3 = desarticulado 4= não identificável
Grau de articulação das nadadeiras peitorais, pélvicas, dorsais e anais	1-4	1 = articulado 2= associado 3 = desarticulado 4= não identificável
Grau de articulação e preservação da nadadeira caudal	1-4	1 = articulado 2= associado 3 = desarticulado 4= não identificável
Grau de articulação das costelas pleurais	1-3	1 = articulado 2= associado 3 = desarticulado
Grau de decomposição do tecido mole	1-3	1 = espécimes lentamente decompostos 2= espécimes moderadamente decompostos 3 = espécimes fortemente decompostos
Tetania	1-3	1 = presente 2= ausente 3 = indeterminado

4. RESULTADOS

4.1 Lâminas petrográficas e dados químicos

As seções delgadas apresentam intercalações de lâminas de material essencialmente detrítico mais grosso, composto predominantemente por quartzo e micas, mas também apresentando minerais acessórios como zircão. Os grãos são mal selecionados, apresentando cimento carbonático. Os grãos são ligeiramente mais grossos na base da lâmina e tendem a afinar para o topo. As camadas de material detrítico mais grosso com cimentação carbonática são intercaladas por lâminas bem mais finas apresentando grande quantidade de matéria orgânica e clastos da fração argila. A passagem de uma litologia para outra é essencialmente abrupta. Em algumas lâminas com matéria orgânica de sedimento mais fino, observa-se a ocorrência de grãos detríticos consideravelmente maiores (Figura 36).

Tanto em seções delgadas como em amostras de mão não foram observadas estruturas de fluxo por ondas ou correntes como marcas de ondas ou ondulações cavalgantes. Adicionalmente, não foram encontrados, até o momento, evidências de bioturbação do substrato ou de eventos de exposição subaérea como gretas de ressecamento, por exemplo.

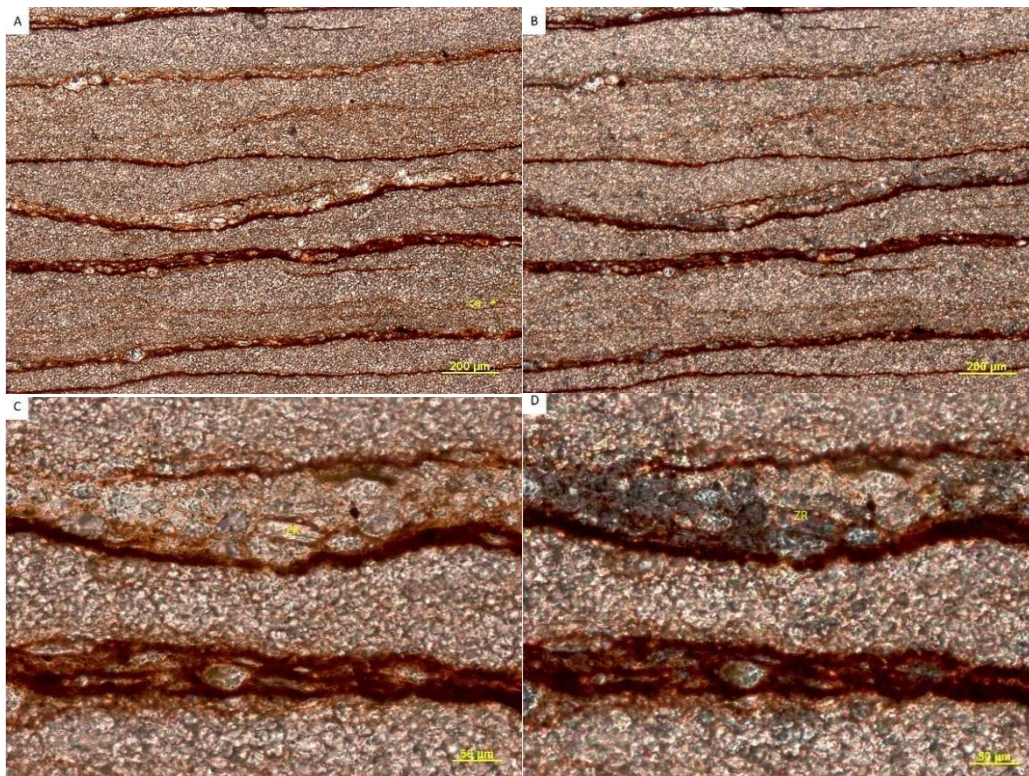


Figura 36: Fotomicrografias de lâminas confeccionadas a partir de amostras de laminitos: (A) lâminas de calcita deposicional, onde as camadas são intercaladas por matéria orgânica.

Os tamanhos dos grãos aumentam gradualmente, onde os maiores estão na parte inferior da lâmina (aumento de 5x, NP); (B) mesma lâmina de calcita deposicional (5x, N\); (C) Presença do mineral zircão NP; (D) Presença do mineral zircão N\; Aumento 5x. N\; Nicóis cruzados e NP: Nicóis paralelos. Fonte: os autores.

Adicionalmente, foi encontrada colofana, uma forma de apatita criptocristalina de tamanho centimétrico deformando as lâminas originais da rocha sedimentar (Figura 37). Análises por microsonda eletrônica mostram grande quantidade de cálcio, flúor, fósforo e oxigênio na amostra, elementos tipicamente presentes na colofana (Figura 38).



Figura 37: Amostra de folhelho no nível das espécies de peixes *Francischanos moraesii* (Silva-Santos, 1955): em destaque presença de colofana (fosforita). Observar a deformação das camadas sedimentares acima e abaixo da colofana. Escala 1 cm.

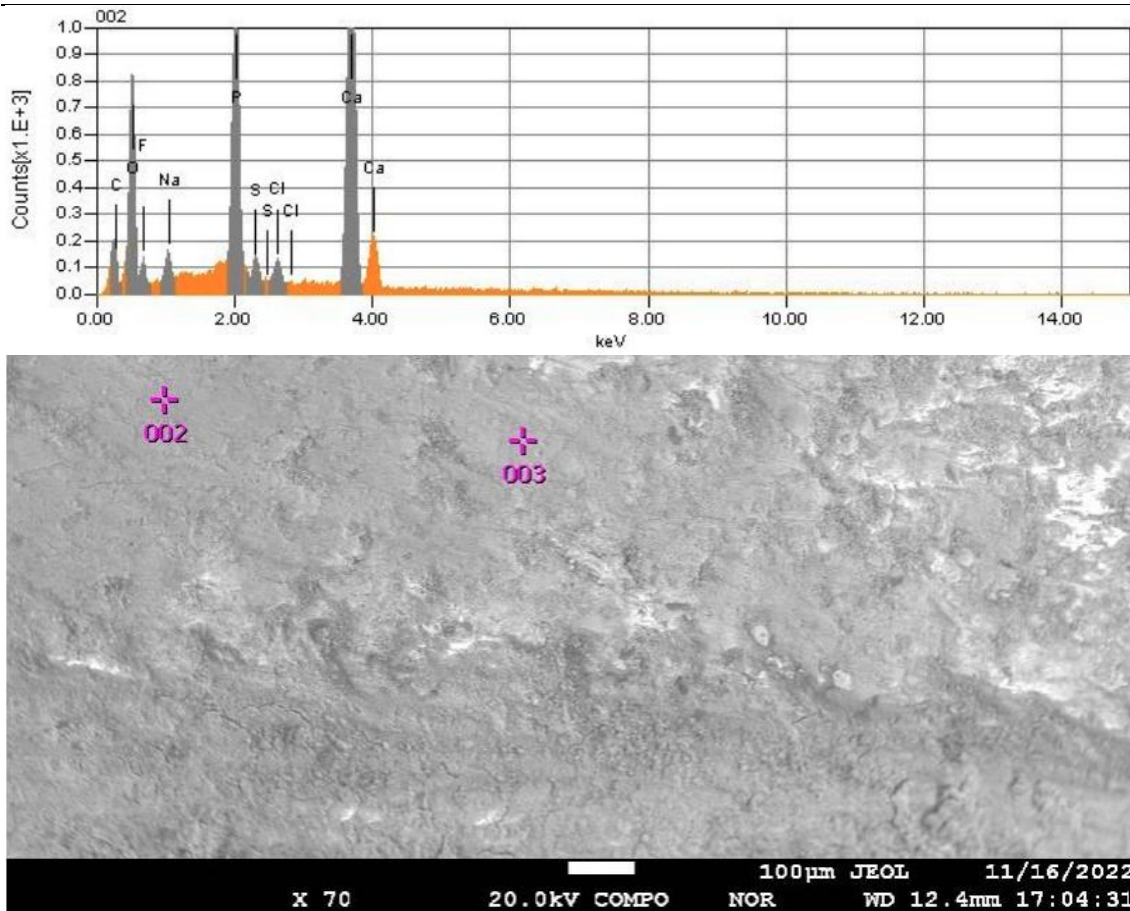


Figura 38: Resultado da amostra com colofana, mostrando grande quantidade de Ca, F, P e O e locais dos pontos amostrados.

As análises elementares conduzidas por LIBS, mostram uma quantidade cerca de três vezes maior de Sr, tanto no material ósseo craniano quanto no material referente ao possível conteúdo estomacal, do que na rocha circundante (Tabela 3 e Figuras 39 e 40). Também foi observada uma proporção maior nos elementos ósseos e no possível conteúdo estomacal com relação à rocha circundante quanto aos elementos Fe, Mn, P, Zn, Cu, S, e U. A rocha circundante é mais enriquecida em Si, Al, K, S e Mo.

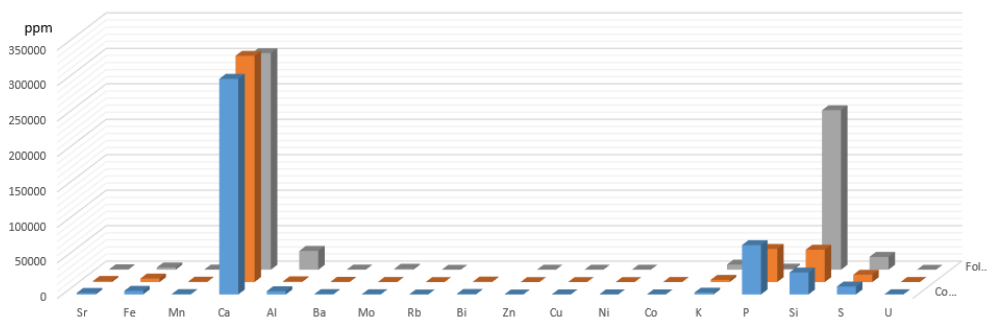


Figura 39: Gráfico comparativo dos resultados obtidos por (LIBS), indicando os elementos químicos em três porções distintas analisadas da amostra de fósseis de *Francischanos moraesii* (Silva-Santos,

1955), (MAF 605), da Formação Quiricó: (rocha matriz (cinza), ossos do crânio (laranja) e possível material estomacal (azul)).

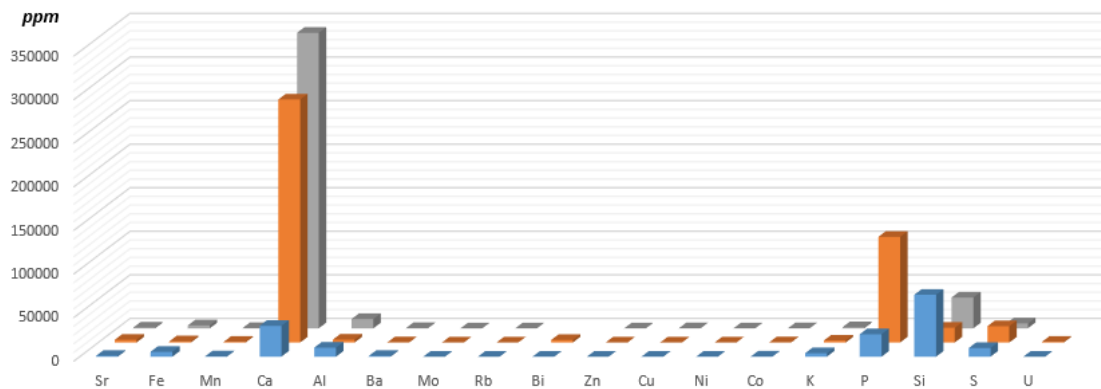


Figura 40: Gráfico comparativo dos resultados obtidos por (LIBS), indicando os elementos químicos em três porções distintas analisadas da amostra controle (MAF 567), da Formação Quiricó: (rocha matriz (cinza), ossos do crânio (laranja) e região estomacal sem massa preservada (azul)).

Tabela 3: Resultado dos elementos químicos presentes em três partes principais da amostra de fóssil de *Francischanos moraesii* (Silva-Santos, 1955), conteúdo estomacal; crânio, e folhelho.

MAF 605

ELEMENTOS QUÍMICOS	Conteúdo Estomacal	Crânio	Folhelho
Sr	2077,66	1674,05	578,35
Fe	5081,62	5045,93	3182,02
Mn	556,18	497,35	264,7
Ca	304017,84	319114,16	305425,3
Al	4613,83	1121,42	26581,77
Ba	425,49	353,12	228,08
Mo	244,93	256,41	1426,39
Rb	28,84	19,19	6,16
Bi	723,19	822,88	
Zn	37,16	40,97	18,71
Cu	144,28	122,82	53,63
Ni	74,28	65,05	53,32
Co	183,17	144,61	
K	2610,32	3096	7254,6
P	69479,72	46736,85	1564,6
Si	30967,05	45663,16	224965,5
S	11239,73	10432,94	18148
U	266,19	229,24	7,41

As imagens obtidas por microtomografia e os modelos 3D gerados, mostram que essa massa de material mais denso é bem definida e ocupa somente a região abdominal do exemplar, coincidindo com a região associada ao trato digestivo do peixe. De maneira geral,

o material aparenta ter uma textura interna homogênea e granulosa, sem evidências de ossos ou escamas mais mineralizadas que, por sua densidade poderiam aparecer com sinal de material mais denso na massa (Figuras 41 e 42).

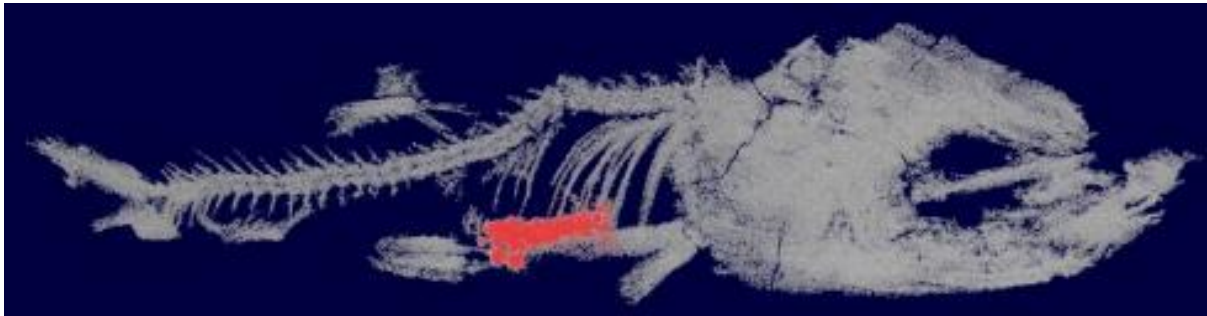


Figura 41. Modelo 3D obtido por microtomografia *Francischanos moraesii* (Silva-Santos, 1955): com possível conteúdo estomacal. A imagem destaca, em evidência, a massa ou material de densidade superior à da matriz rochosa e aos ossos fossilizados. Exemplar MAF 605, coletado em Presidente Olegário, Minas Gerais, Brasil.

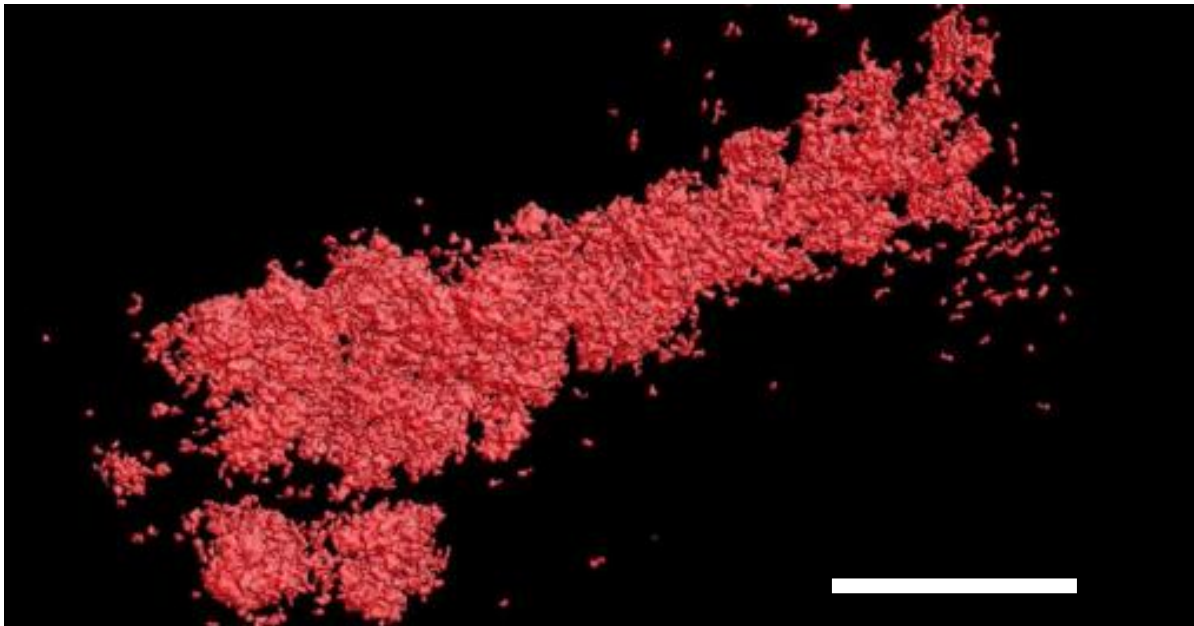


Figura 42. Tratamento com textura a possível massa estomacal do espécime *Francischanos moraesii* (Silva-Santos, 1955), proveniente da Formação Quiricó. Escala 1 mm.

4.2 Análise tafonômica

A análise do material coletado às margens do Rio Meloso, na Fazenda São José, município de Presidente Olegário, Minas Gerais (Figura 43A), indica que os peixes fósseis da Formação Quiricó ocorrem em um nível estratigráfico específico, constituído por folhelho cinza-escuro rico em matéria orgânica. Esse nível fossilífero apresenta uma associação tafonômica composta por restos de peixes (*Francischanos moraesii* em vários estágios

ontogenéticos), fósseis vegetais e raros vestígios de pterossauros. As Figuras 43A–D ilustram a localidade de coleta, o processo de amostragem e a qualidade dos fósseis atribuídos aos Gonorynchiformes, descritos originalmente por Silva-Santos (1955) e posteriormente revisados por Ribeiro et al. (2018, 2022) e (Fialho et al. 2025).



Figura 43. A) Vista geral do afloramento nas margens do Rio Meloso, Fazenda São José, município de Presidente Olegário, Minas Gerais, com ocorrência de fósseis da Formação Quiricó. B) Coleta de peixes fósseis no afloramento. C) Detalhe do folhelho cinza-escuro, laminar e rico em matéria orgânica, onde os fósseis estão concentrados. D) Fragmento de folhelho recém-coletado contendo um exemplar de *Francischanos moraesii* (Silva-Santos, 1955); escala de 2 cm.

A análise tafonômica dos fósseis coletados considerou vários aspectos classicamente utilizados nesses tipos de estudos (e.g. Santana et al. 2023), com os resultados principais mostrados na Tabela 4 e nas Figuras 44-52. Vale ressaltar aqui que não será realizada uma análise estritamente quantitativa do material amostrado porque desde a coleta foi dada preferência para a amostragem dos exemplares mais bem preservados, o que causa um viés na análise. De toda maneira, destaca-se, mesmo a partir de uma observação aproximada

realizada em campo, a grande quantidade de exemplares bem preservados sem sinais aparentes de desarticulação do esqueleto (Tabela 4 e Figuras 44 e 45).

Com relação à presença de escamas, apesar da ótima condição geral de preservação e articulação do esqueleto, raros são os casos em que as escamas estão preservadas (Figura 46). Quando presentes, estão cobrindo boa parte do esqueleto do exemplar, mas são muito finas, o que pode ter contribuído para seu baixo grau de preservação.

Isoladamente, o grau de preservação dos ossos cranianos e nadadeiras também é alto (Figuras 47-50), geralmente apenas os raios mais distais das nadadeiras não se encontram completamente preservados, apresentando também algum grau de desarticulação.

Nenhum dos exemplares coletados apresentou evidências de tecido mole preservado (Figura 51).

Poucos são os exemplares que apresentam evidência de tetania, como a presença de boca ou nadadeiras abertas (Figura 52). No caso, a maior parte das nadadeiras é preservada retraída, com os raios alinhados e agrupados.

Alguns exemplares apresentam as últimas vértebras na articulação com a nadadeira caudal, curvadas em arco ou em “S”. Contudo, a nadadeira caudal ainda continua em aparente posição de vida. Destaco, ainda, que a maioria dos exemplares está preservada em posição lateral, sendo poucos os espécimes exibindo algum detalhe da região ventral ou dorsal.

Tabela 4. Classificação dos peixes fósseis em classes tafonômicas, com base nos intervalos de valores das assinaturas tafonômicas. Os códigos de assinatura utilizados são: (1) grau de articulação do esqueleto geral; (2) grau de articulação dos ossos cranianos; (3) grau de articulação das nadadeiras peitorais, pélvicas, dorsais e anais; (4) grau de articulação e preservação da nadadeira caudal; (5) grau de articulação das costelas pleurais; (6) grau de decomposição dos tecidos moles; (7) grau de conservação das escamas; (8) Tetania. As classes tafonômicas foram definidas da seguinte forma: Classe 1 – espécimes completos; Classe 2 – cabeça e/ou nadadeira caudal desarticuladas; Classe 3 – fragmentos corporais. (Ver Tabela 2 para informações de codificação).

Espécimes	<i>Assinaturas tafonômicas</i>								
	Classes	1	2	3	4	5	6	7	8
MAF 546	2	2	3	1	1	3	2	3	2
MAF 558	2	2	3	2	2	3	1	3	3
MAF 559	2	2	3	1	3	3	1	3	1
MAF 560	2	2	3	1	1	1	1	3	3
MAF 562	3	4	4	4	3	4	3	3	3
MAF 565	2	1	3	2	2	2	2	3	3
MAF 571	1	1	3	2	1	1	1	3	1
MAF 572	1	1	1	1	1	1	1	3	1
MAF 575	2	3	1	1	3	3	2	3	3

MAF 576	3	4	3	3	3	3	3	3	3
MAF 580	3	3	3	3	4	4	4	3	3
MAF 589	1	1	1	1	1	1	1	3	1
MAF 590	1	1	3	1	1	1	1	3	2
MAF 591	1	1	3	2	2	2	2	3	3
MAF 592	3	3	3	4	3	2	3	3	3
MAF 592.1	2	2	3	1	1	1	1	3	3
MAF 593	3	3	4	4	3	4	3	3	3
MAF 594	3	4	3	4	4	4	3	3	3
MAF 595	2	2	3	1	1	1	1	3	3
MAF 596	1	1	3	1	1	1	1	3	3
MAF 598	1	1	3	2	1	1	1	3	3
MAF 599	3	3	3	3	3	3	3	3	3
MAF 600	3	3	3	3	3	3	3	3	3
MAF 601	1	1	1	1	1	1	1	3	2
MAF 602	2	2	2	2	2	2	2	3	3
MAF 603	1	1	3	1	1	1	1	3	2
MAF 605	1	1	3	1	1	1	1	3	1
MAF 606	1	1	1	1	1	1	1	3	2
MAF 607	3	3	2	3	4	3	3	3	3
MAF.608	1	1	3	1	1	1	1	3	2
MAF. 609	3	3	3	3	3	3	3	3	3
MAF. 610	2	2	2	1	1	4	1	3	2
MAF 611	1	1	3	1	1	1	1	3	2
MAF 612	1	1	3	2	1	2	3	3	3
MAF 613	2	1	1	3	2	3	3	3	3
MAF 729	1	1	3	2	1	1	1	3	2
MAF 730	1	1	3	1	1	1	1	3	2
MAF 731	2	2	3	1	1	4	2	3	3
MAF 732	2	2	3	1	1	4	2	3	3
MAF 735	2	2	3	1	1	1	1	3	3
MAF 736	2	2	3	1	1	1	1	3	2
MAF 737	2	2	3	2	2	3	2	3	3
MAF 738	2	2	3	2	2	2	1	3	3
MAF 753	1	1	2	2	1	1	1	3	1

Observação. Muitos dos espécimes coletados não foram incluídos nesta análise (~nº. 40 espécimes) por estarem preservados em películas muito finas de folhelho, que ressecaram e não conservaram adequadamente os fósseis. Essa limitação afetou especialmente os exemplares juvenis, cujos ossos aparentam não se preservar bem sob essas condições tafonômicas.

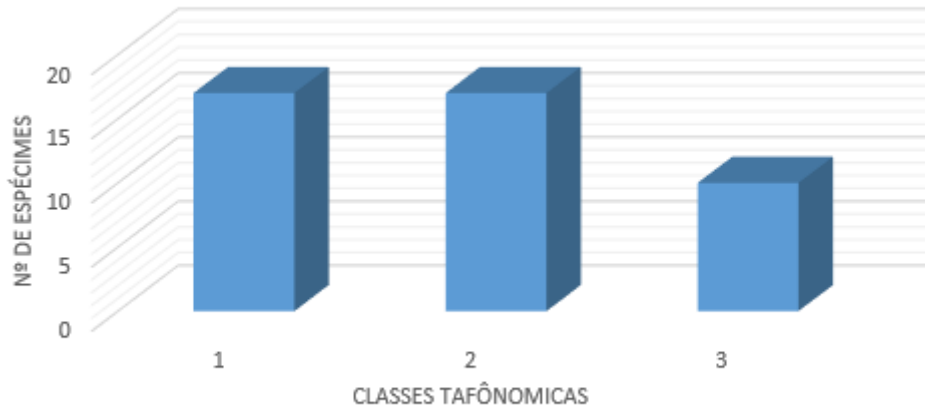


Figura 44. Gráfico de classes tafonômicas das espécies de peixes *Francischanos moraesii* (Silva-Santos, 1955).

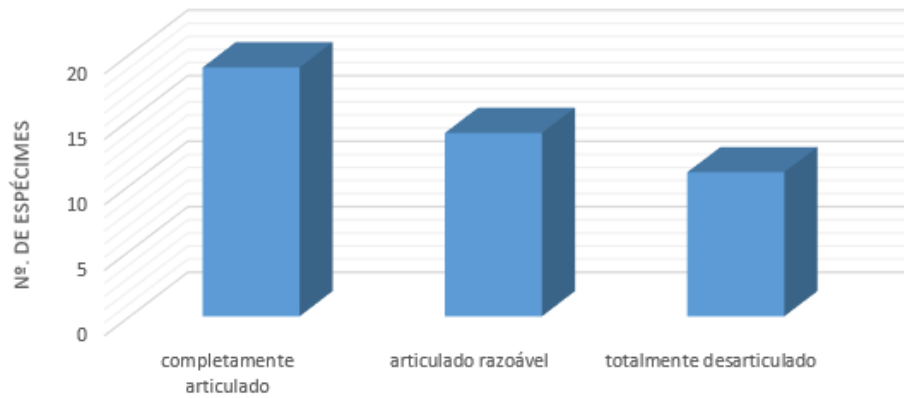


Figura 45. Gráfico de grau de articulação do esqueleto geral das espécies de peixes *Francischanos moraesii* (Silva-Santos, 1955).

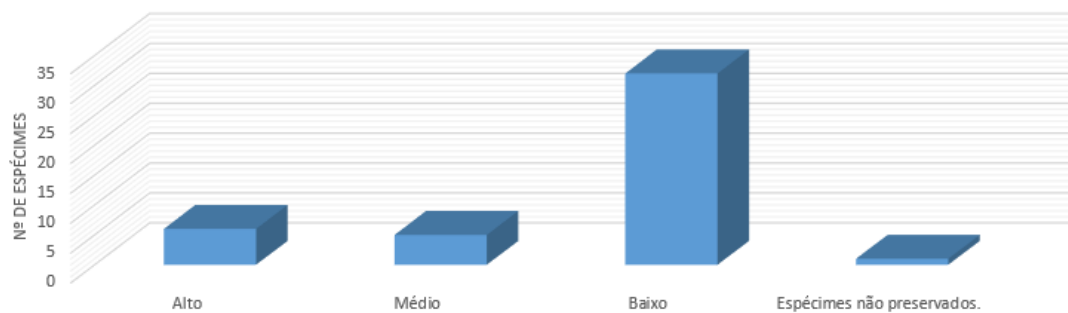


Figura 46. Gráfico de grau de conservação das escamas das espécies de peixes *Francischanos moraesii* (Silva-Santos, 1955).

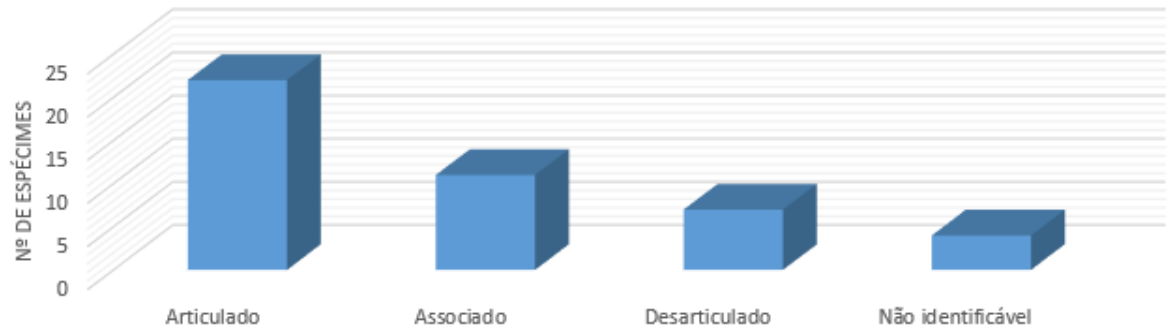


Figura 47. Gráfico de grau de articulação dos ossos cranianos das espécies de peixes *Francischanos moraesii* (Silva-Santos, 1955).

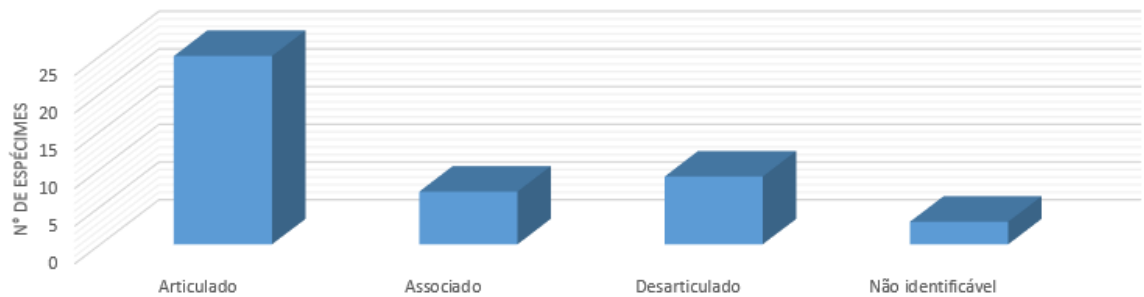


Figura 48. Gráfico de articulação das nadadeiras peitorais, pélvicas, dorsais e anais das espécies de peixes *Francischanos moraesii* (Silva-Santos, 1955).

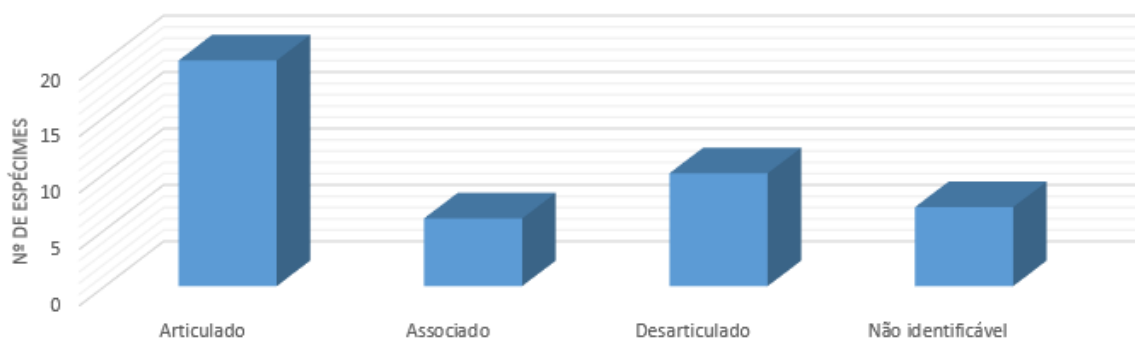


Figura 49. Gráfico de grau de articulação e preservação da nadadeira caudal das espécies de peixes *Francischanos moraesii* (Silva-Santos, 1955).

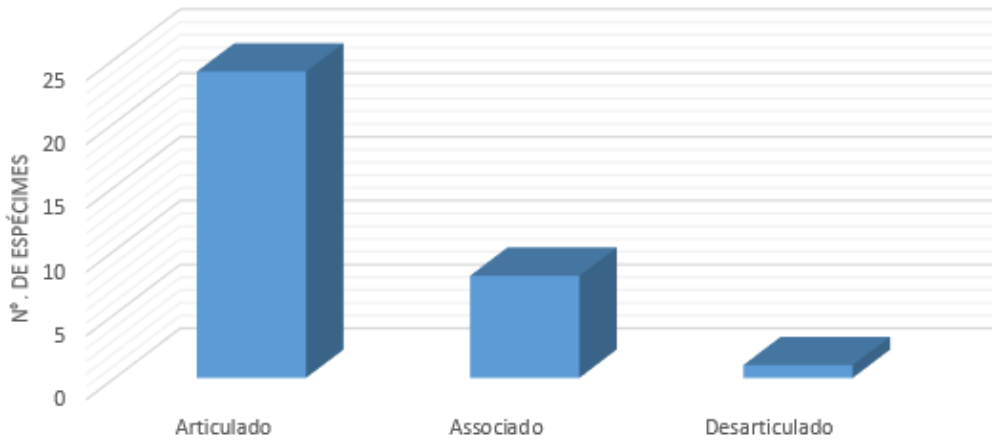


Figura 50. Gráfico de grau de articulação das costelas pleurais das espécies de peixes *Francischanos moraesii* (Silva-Santos, 1955).

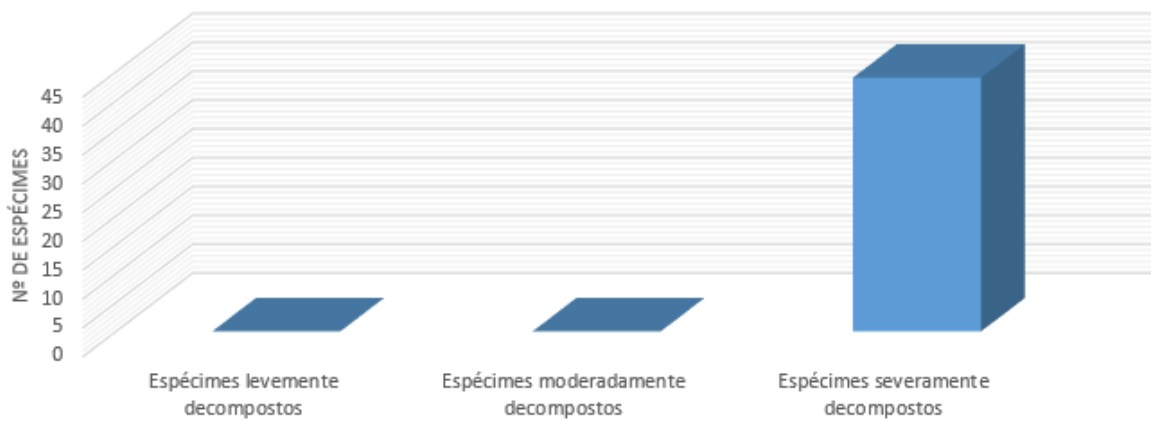


Figura 51. Gráfico de grau de decomposição do tecido mole das espécies de peixes *Francischanos moraesii* (Silva-Santos, 1955).

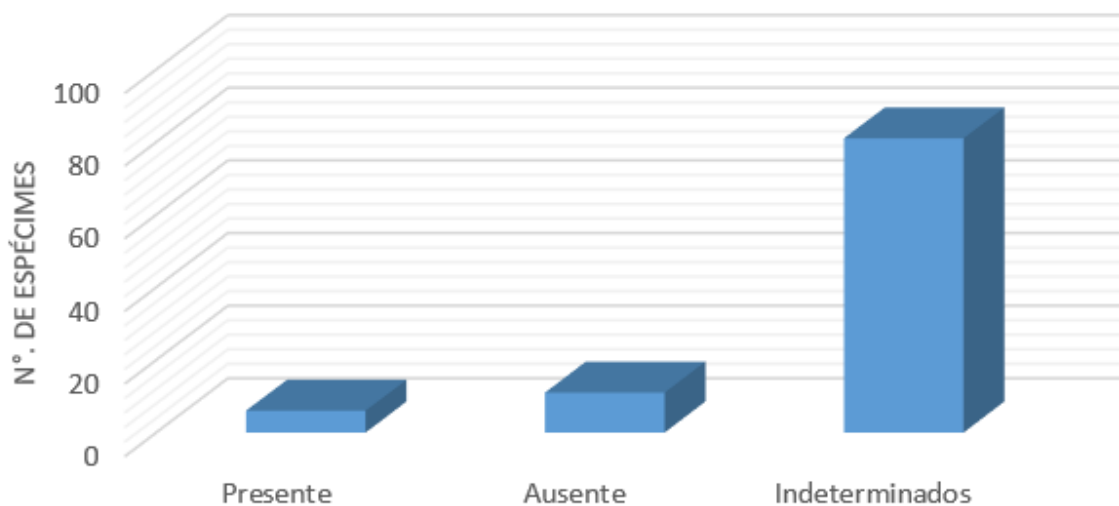


Figura 52. Gráfico sobre a presença de Tetania das espécies de peixes *Francischanos moraesii* (Silva-Santos, 1955).

5. DISCUSSÕES

Com base nos resultados obtidos, principalmente das análises químicas da rocha e das seções delgadas, que mostram uma sequência de lâminas de sedimento intercaladas — uma sem matéria orgânica, com predomínio de areia muito fina e silte, e outra, de espessura mais fina, composta por grãos da fração argila é rica em matéria orgânica —, a intercalação desses dois tipos de depósitos indica que o corpo lacustre onde *Francischanos moraesii* vivia estava sujeito a pelo menos dois processos deposicionais de baixa energia bem marcados, que se alternavam ao longo do tempo.

A ausência de marcas de onda, ondulações cavalgantes e qualquer tipo de estrutura sedimentar de fluxo também aponta para uma baixa energia do sistema deposicional ou uma maior profundidade da lâmina d'água (fora do alcance da perturbação das ondas), com predomínio de processos de decantação de sedimentos. Somadas a isso, a ausência de bioturbações, a presença de matéria orgânica concentrada em níveis de sedimento mais finos e a ausência de gretas de ressecamento ou níveis evaporíticos sugerem que a lâmina d'água não apresentava grande variação, prevalecendo condições de deposição mais constantes, com períodos intercalados de acúmulo de matéria orgânica no substrato sob condições anóxicas favoráveis à preservação da matéria orgânica.

A presença de colofana intercalada à laminação parece suportar esse cenário. Trabalhos recentes mostram que a presença de colofana em rochas sedimentares, como folhelhos ricos em matéria orgânica, está associada ao acúmulo de fósforo derivado da decomposição da matéria orgânica animal e vegetal acumulada no substrato (Zhang et al., 2024).

A massa mais densa encontrada no exemplar MAF 605, por apresentar composição química, em parte semelhante àquela dos ossos do próprio peixe e, em grande parte, diferindo da rocha matriz, além de sua forma e posição no corpo do peixe, parece realmente se tratar de conteúdo estomacal parcialmente preservado. Elementos pouco comuns em minerais detríticos e carbonáticos, como Sr, Mn, Zn, Cu e Co, estão presentes em mais alta concentração nessa massa do que na rocha. Especificamente, o enriquecimento por Sr, Ba, ETR (elementos terras raras) e U em fósseis desde estágios iniciais da diagênese (e.g. Gatti et al., 2022; Herwartz et al., 2013; Wang et al., 2020).

Considerando que *Chanos chanos* é o único representante vivente dos Chanidae, a comparação de seus hábitos alimentares e comportamentais com os dados obtidos para *Francischanos moraesii* fornece um importante referencial ecológico e funcional para

compreender as estratégias tróficas desse grupo no passado. Segundo Villaluz & Unggui (1980), o *milkfish* apresenta, em ambiente natural, um comportamento alimentar oportunista, consumindo diversas fontes de alimento disponíveis, como fitoplâncton, zooplâncton, pequenos invertebrados e detritos orgânicos suspensos na coluna d'água ou depositados no substrato. Os autores destacam que, sob condições favoráveis de temperatura e oxigênio, os indivíduos mantêm-se ativos e em constante alimentação ao longo do dia, ajustando suas preferências conforme a disponibilidade e abundância de recursos — o que reflete sua ampla tolerância ecológica e capacidade de explorar diferentes nichos tróficos em ambientes variáveis, como lagoas costeiras, estuários e viveiros.

Considerando a origem orgânica da massa encontrada na região abdominal do exemplar MAF 605, sua composição química, quando comparada à rocha e aos próprios ossos fossilizados, mostra uma quantidade alta de Mn, Zn e P, enquanto Al e K são muito baixos. Além disso, não foram observados na tomografia sinais de ossos ou escamas mineralizadas, tampouco minerais detríticos — o que sugere que *Francischanos moraesii* não se alimentava de material do substrato, já que esse tipo de alimentação implicaria ingestão de sedimento e, conseqüentemente, maior concentração de elementos como Al e Si na massa estomacal (e.g. Sardans & Peñuelas, 2014; Borges et al. 2020; Castrillon et al. 2023).

A ausência de Mg e as baixas quantidades de K indicam que a fonte alimentar não era vegetal, visto que vegetais tendem a ser ricos nesses elementos (e.g. Sardans & Peñuelas, 2014; Borges et al., 2020; Castrillón et al., 2023). Já as maiores concentrações de Zn, Mn e Ca são compatíveis com a ingestão de invertebrados com exoesqueleto (e.g. Schofield & Lefevre, 1993; Schofield, 2001; Schofield et al., 2003).

Assim, enquanto o *milkfish* atual exibe uma alimentação generalista e flexível, ajustando-se às condições ambientais e à oferta de recursos (Villaluz & Unggui, 1980), *Francischanos moraesii* parece ter mantido hábitos alimentares mais seletivos, voltados à ingestão de invertebrados — o que indica uma estratégia trófica diferenciada e uma possível especialização ecológica mais acentuada no contexto de seu ambiente aquático lacustre mais restrito.

Com base nas análises tafonômicas do material coletado nas margens do Rio Meloso, nos folhelhos papiráceos ricos em matéria orgânica e com ocorrência associada de plantas fósseis e evidências de pterossauros ornitoqueiriformes (Fialho et al. 2025), observou-se que, nessa porção da Formação Quiricó, ocorre uma faixa sedimentar de folhelho escuro (Figura 53). Os fósseis de Gonorynchiformes analisados estão distribuídos em grande abundância em todo o intervalo desse folhelho.

A Figura 53 evidencia que não há orientação preferencial na disposição desses fósseis, estando os exemplares dispersos de maneira aleatória. Segundo Santana et al. (2023), a ausência de orientação preferencial nas carcaças indica deposição em ambiente de baixa energia, sem evidências de retrabalhamento.

A partir da análise de diferentes parâmetros tafonômicos — articulação geral do esqueleto, grau de preservação das escamas, articulação dos ossos cranianos, articulação das nadadeiras, articulação das costelas pleurais e estado de decomposição de tecidos moles (Elder & Smith, 1998; Wilson & Barton, 1996; Whitmore, 2003; Pietra, 2011; Mancuso, 2012; Santana et al., 2023) — e considerando as Tabelas 2 e 4 e as Figuras 44–52, foi possível identificar três classes tafonômicas distintas, semelhantes às descritas nos estudos anteriores.

A classificação dos fósseis seguiu a metodologia empregada por Santana et al. (2023) e outros autores, que divide os exemplares em três classes de preservação: Classe 1, composta por exemplares totalmente completos e articulados; Classe 2, que reúne espécimes com preservação incompleta, geralmente com ausência de partes mais suscetíveis à desarticulação, como a nadadeira caudal (mais comum) ou, em casos menos frequentes, o crânio; e Classe 3, formada por fragmentos isolados do esqueleto.

Nos resultados apresentados por Santana et al. (2023), observou-se maior concentração de peixes nas Classes 1 e 2. De modo semelhante, na assembleia estudada, a maior parte dos exemplares encontra-se na Classe 1 (39%), seguida pela Classe 2 (39%), com um número considerável de exemplares correspondentes à Classe 3 (22%).



Figura 53. Folhelho contendo múltiplos exemplares de *Francischanos moraesii* (Silva-Santos, 1955): A seta branca indica a direção do Norte no momento da coleta; as setas pretas indicam a orientação dos espécimes. Escala: 10 cm.

No estudo da Formação Tremembé, observou-se maior concentração de espécimes na Classe 1, especialmente nas fácies de folhelho negro e, em menor proporção, no folhelho cinza, onde quase todos os exemplares foram classificados nessa categoria. As Classes 1 e 2 apresentam distribuição relativamente homogênea, enquanto a Classe 3 é pouco representada. Alguns espécimes foram excluídos da análise por preservarem apenas impressões parciais no folhelho, especialmente indivíduos jovens, cuja ossificação incompleta (ainda com porções cartilaginosas) não favoreceu a preservação. De forma geral, os indivíduos de maior porte, com esqueleto completamente ossificado, encontram-se melhor preservados (Figuras 53 e 54).

Um aspecto inédito observado neste afloramento é que alguns peixes apresentam o esqueleto axial desarticulado da nadadeira caudal e projetado abruptamente para fora da linha corporal, configurando um padrão que possivelmente representa a ruptura e expulsão post-mortem decorrente de gases de decomposição durante a flutuação. Esses exemplares foram classificados como Classe 2. É possível notar, entretanto, que a nadadeira caudal em si não se desarticulou e permaneceu em sua posição original (de vida), evidenciando que ainda estava presa ao corpo por tecidos moles.

A Classe 3, conforme descrito por Santana et al. (2023), representa o menor grau de preservação, associado à intensa ação de processos pós-morte, elevado grau de decomposição após a flutuação e/ou maior energia no ambiente deposicional.

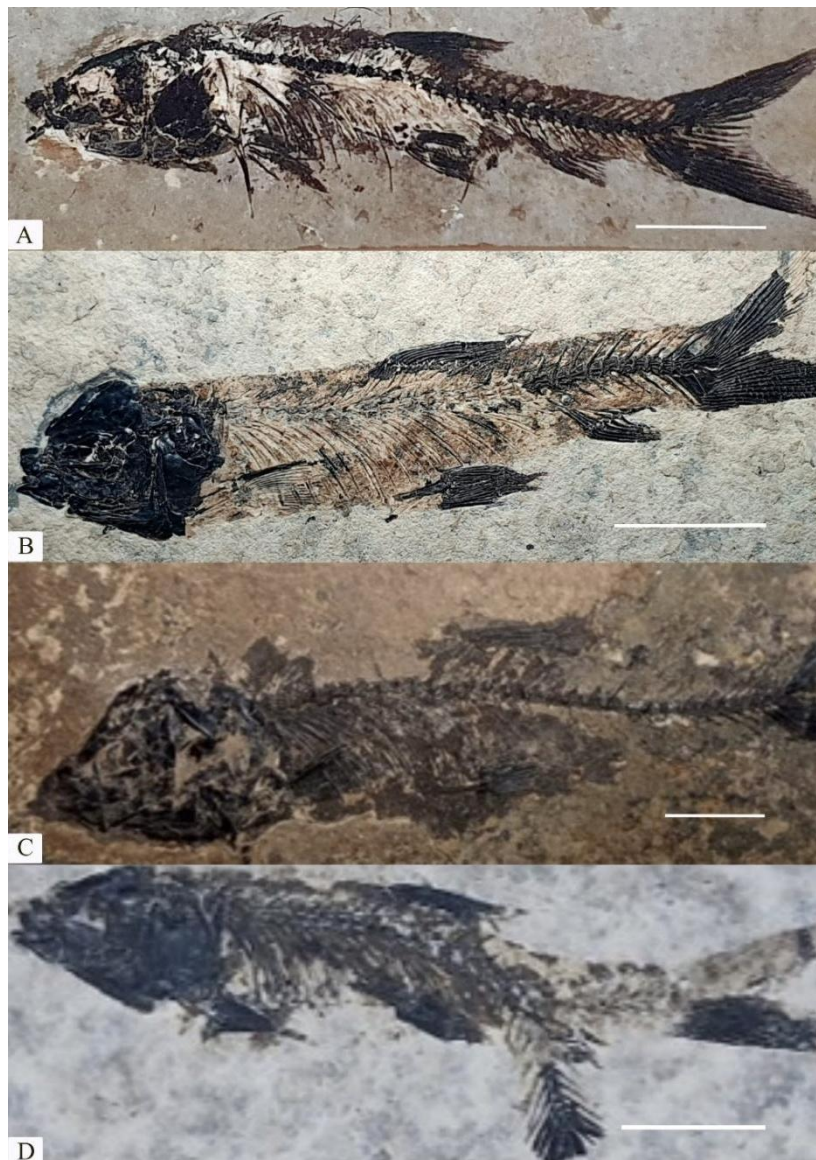


Figura 54. *Francischanos moraesi* (Silva-Santos, 1955): ilustrando os estados de preservação. (A) MAF 589; (B) MAF 572 (exemplares bem preservados e articulados, observar a mandíbula fechada e as nadadeiras retraídas); (C) MAF 753 (exemplar com parte da nadadeira dorsal incompleta); (D) MAF

558 (exemplar com a porção final da série axial curvada e desarticulada da nadadeira caudal que se mantém em posição de vida). Escala 10 mm.

Não há evidências de transporte por correntes nem de tetania nos fósseis analisados (Figuras 54 e 55), indicando que provavelmente não representam um evento de mortandade em massa. Em contrapartida, Santana et al. (2023) relatam que a mortalidade em massa nas fácies de folhelho preto e cinza é corroborada pelo caráter politípico da ictiofauna e pela presença de tetania. Essas mortes em massa foram atribuídas a processos de eutrofização e variações na salinidade, que desencadearam florações de algas durante os períodos chuvoso e seco, respectivamente. A ocorrência dessas algas sugere alta luminosidade na superfície do Paleolago Tremembé, associada a elevada concentração de matéria orgânica e sais inorgânicos, com temperaturas da água entre 20 e 30 °C. Tais evidências não foram observadas na Formação Quiricó, onde a maioria dos peixes apresenta mandíbula fechada e ausência de rigidez nas nadadeiras (retraídas), além de não se concentrarem em níveis específicos da rocha, reforçando a hipótese de ausência de mortandade em massa.

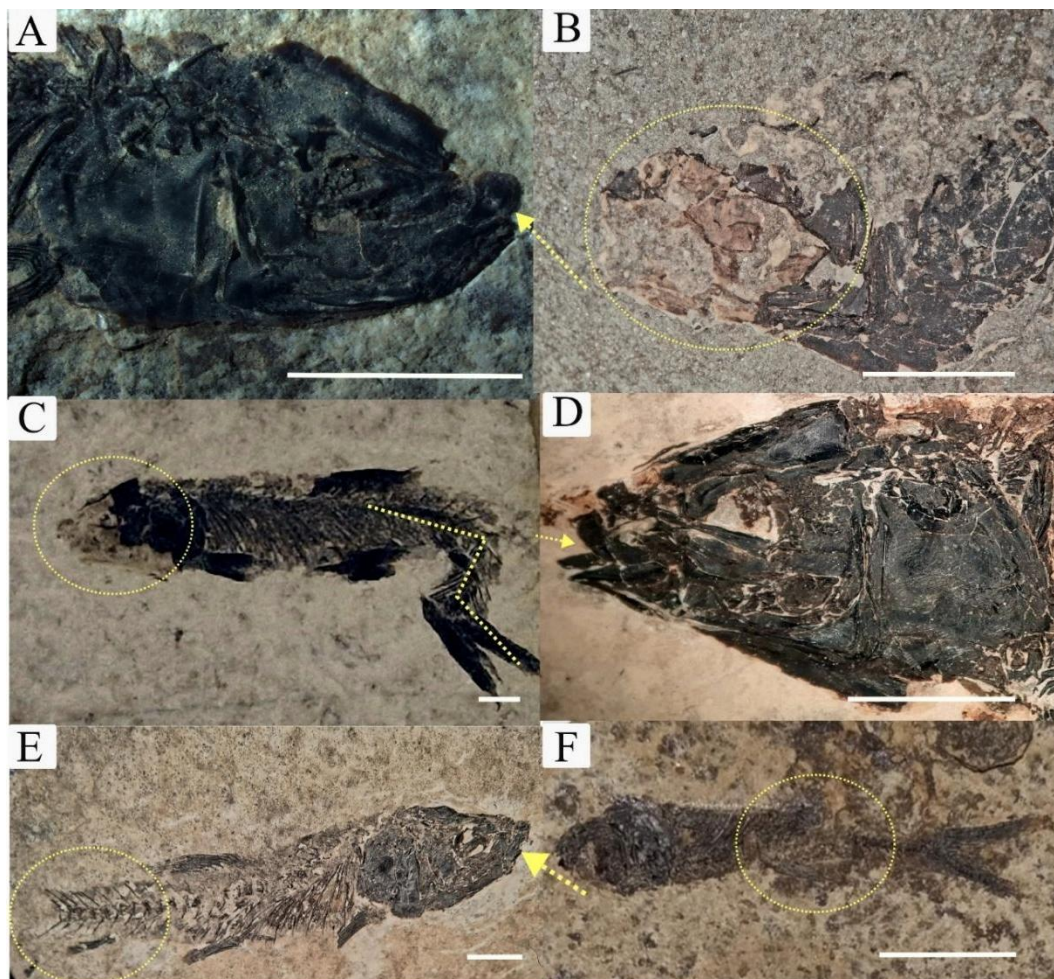


Figura 55. *Francischanos moraesii* (Silva-Santos, 1955), da Formação Quiricó. (A) Crânio bem preservado do exemplar MAF 605; a seta indica a posição da boca, como observado na maioria dos exemplares. (B) Fragmento craniano do exemplar MAF 580. (C) Exemplar MAF 558 com torção na

nadadeira caudal e ausência parcial do crânio, (círculo amarelo). (D) Exemplar MAF 558 com a mandíbula parcialmente aberta (seta amarela). (E) Exemplar MAF 730 com nadadeira caudal desarticulada, (círculo amarelo). (F) Exemplar juvenil MAF 740, com 18 mm de comprimento com a coluna vertebral desarticulada (círculo amarelo). Escala: 5 mm.

5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

O corpo d'água onde a espécie *Francischanos moraesii* vivia era de águas com baixa energia (Fig. 56), apresentando duas fases cíclicas intercaladas e bem-marcadas: uma com deposição de sedimentos mais grossos (fração silte e areia muito fina) e outra com sedimento argiloso, rico em matéria orgânica. A baixa energia desse sistema parece ter contribuído para que, em momentos recorrentes, ocorresse baixa oxigenação do fundo do corpo aquoso, favorecendo a preservação dos peixes, livres da ação de correntes e de processos de degradação por oxidação. A ausência de bioturbações no substrato aponta para a inexistência de uma biota abundante que coloniza o fundo, o que parece estar de acordo com um sistema aquoso com condições de baixa oxigenação.

A presença de mineral fosfático criptocristalino (colofana) também parece estar associada a essas condições de baixa energia do substrato lacustre, acumulando elementos propícios para a formação dessas ocorrências em estágios iniciais da diagênese, visto que a colofana apenas deforma as lâminas de sedimento depositadas.

A análise da massa de material mais denso encontrada em um dos exemplares de *Francischanos moraesii* sugere tratar-se de conteúdo estomacal parcialmente preservado. A baixa quantidade de elementos como Si e Al nessa massa indica que esse peixe não se alimentava de matéria do substrato do corpo aquoso. A baixa quantidade de K e a ausência de Mg sugerem que a dieta não era majoritariamente baseada em material vegetal. Por outro lado, a presença de elementos como Fe, P, Ca, Mn e, principalmente, Zn indica que a dieta desses peixes tinha composição predominantemente insetívora.

A análise da massa estomacal indica que *Francischanos moraesii* tinha dieta composta principalmente por invertebrados, sem ingestão significativa de sedimentos ou material vegetal, enquanto a comparação com *Chanos chanos* revela que o primeiro apresentava alimentação mais seletiva e especializada, refletindo adaptações específicas ao seu ambiente lacustre. Mesmo com uma ocorrência relativamente alta de exemplares preservados, incluindo distintos estágios ontogenéticos, a baixa ocorrência de indivíduos com sinais de tetania e a

ausência de concentração de fósseis em níveis estratigráficos específicos mostram que o depósito em questão não representa eventos de mortandade em massa.



Figura 56. Reconstituição paleoambiental da biota local associada a *Francischanos moraesii* (Silva-Santos, 1955), com base nas evidências apresentadas nesta tese. Formação Quiricó, Bacia Sanfranciscana, Minas Gerais, Cretáceo Inferior. A cena inclui associações com plantas e pterossauros do clado Ornithocheiriformes. (Ilustração: Patrícia Fabiana Rodrigues Costa).

As análises tafonômicas dos fósseis de Gonorynchiformes na Formação Quiricó evidenciam uma predominância de exemplares bem preservados, principalmente na Classe 1, associada a ambientes de baixa energia e condições favoráveis à fossilização. A Figura 56 ilustra um ambiente lacustre calmo, com vegetação submersa no substrato, cardumes de *Francischanos moraesii* nadando e um pterossauro em voo, reforçando a interpretação paleoambiental de um ecossistema aquático estável, propício à preservação dos fósseis.

REFERÊNCIAS

- ALLMAN, M AND LAWRENCE, D. F. 1972. Geological Laboratory Techniques. Blandford, (London). 1-335.
- ANDERSON, K., WOODS, A.D., 2013. Taphonomy of early Triassic fish fossils of the vegaphroso siltstone member of the Sulphur mountain formation near wapiti lake, British Columbia, Canada. *J. Palaeogeogr.* 2, 321–343.
- BIENKOWSKA, M., 2004. Taphonomy of ichthyofauna from an Oligocene sequence (tylawá limestones horizon) of the outer carpathians, Poland. *Geol. Q.* 48, 181–192.
- BITTENCOURT, J. S., GALLO, V., & RODRIGUES, G. A. (2017). Lepisosteoid-type fish scales in the Barremian–Aptian (Lower Cretaceous) of the Sanfranciscana Basin, Southeastern Brazil. *Cretaceous Research*, 70, 1–7.
- BITTENCOURT, J. S., KUCHENBECKER, M., VASCONCELOS, A. G., & MEYER, K. E. (2015). O registro fóssil das coberturas sedimentares do Cráton do São Francisco em Minas Gerais. *Geonomos*, 23(2), 121–136.
- BORGES, C. S., WEINDORF, D. C., CARVALHO, G. S., GUILHERME, L. R. G., TAKAYAMA, T., CURI, N., RIBEIRO, B. T. (2020). Foliar Elemental Analysis of Brazilian Crops via Portable X-ray Fluorescence Spectrometry. *Sensors*, 20(9), 2509. doi:10.3390/s20092509.
- CAMPOS, J. E. G. & DARDENNE, M. A. (1997). Estratigrafia e sedimentação da Bacia Sanfranciscana: uma revisão. *Revista Brasileira de Geociências*, 27(3), 269–282.
- CAMPOS J. E. G & DO CARMO D. A. 2005. Bacia Sanfranciscana. *Phoenix*. 73(7): 1-5.
- CARVALHO, J. C. & SANTUCCI, R. M. (2018). New dinosaur remains from the Quiricó Formation, Sanfranciscana Basin (Lower Cretaceous), Southwestern Brazil. *Cretaceous Research*, 85, 20–27. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2017.12.006>
- CARVALHO, J. C., & SANTUCCI, R. M. (2021). New fish remains from the Quiricó Formation (Lower Cretaceous, Sanfranciscana Basin), Minas Gerais, Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, 111, 103430.
- CARVALHO, J. C., MARTINS DOS SANTOS, D., PINTO, R. L., & SANTUCCI, R. M. (2025). Anatomical description and systematics of a new notosuchian (Mesoeucrocodylia; Crocodyliformes) from the Quiricó Formation, Lower Cretaceous, Sanfranciscana Basin, Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 44(4), e2452947.

- COSTA, V. C., AUGUTO, A. S., CASTRO, J. P., MACHADO, R. C., ANDRADE, D. F., BABOS, D. V. & PEREIRA-FILHO, E. R. (2019). Laser induced-breakdown spectroscopy (LIBS): histórico, fundamentos, aplicações e potencialidades. *Química Nova*, 42(5), 527-545.
- CASTRILLON, R. G.; HELM, C. V. & MATHIAS, Á. L. (2023). *Araucaria angustifolia* and the pinhão seed: Starch, bioactive compounds and functional activity – A bibliometric review. *Ciência Rural*, 53(9), e20220048. <https://doi.org/10.1590/0103-8478cr20220048>
- CHELLOUCHE, P., 2015. Comparative Actinopterygian Fish Taphonomy of Laminated Fossil Lagerstätten: “ Case Studies from the Late Mesozoic of Eurasia, pp. 1–360.
- ELDER, R.L., SMITH, G.R., 1984. Fish taphonomy and paleoecology. *Geobios* 17, 287–291.
- ELDER, R.L., SMITH, G.R., 1988. Fish taphonomy and environmental inference in paleolimnology. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 62, 577–592.
- FRAGOSO, D. G. C., UHLEIN, A., SANGLARD, J. C. D., SUCKAU, G. L., GUERZONI, H. T. G., & FARIA, P. H. (2011). Geologia dos grupos Bambuí, Areado e Mata da Corda na folha Presidente Olegário (1:100.000), MG: registro deposicional do Neoproterozóico ao Neocretáceo da Bacia do São Francisco. *Geonomos* 19: 28-38.
- FIALHO, F. S. F., SANTUCCI, R. M., GOMES, M., & DO CARMO, D. A. (2025). First report of pterosaur remains from the Lower Cretaceous Quiricó Formation, São Francisco Basin (Minas Gerais), Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 97 (Suppl. 1): 1-17 p.
- GATTI, L., LUGLI, F., SCIUTTO, G. ET AL. (2022). Combining elemental and immunochemical analyses to characterize diagenetic alteration patterns in ancient skeletal remains. *Sci Rep* 12, 5112. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-08979-3>.
- INIESTO, M., LOPEZ-ARCHILLA, A.I., FREGENAL-MARTINEZ, M., BUSCALIONI, A.D., GUERRERO, M.C., 2013. Involvement of Microbial mats in delayed decay: an experimental essay on fish preservation. *Palaios* 28, 56–66.
- HERWARTZ, D., TÜTKEN, T., JOCHUM, K. P. & SANDER, P. M. (2013). Rare earth element systematics of fossil bone revealed by LA-ICPMS analysis. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 103, 161–183.
- LEITE, A. M., DO CARMO, D. A., RESS, C. B., PESSOA, M., CAIXETA, G. M., DENEZINE, M., & ANTONIETTO, L. S. (2018). Taxonomy of limnic Ostracoda (Crustacea) from the Quiricó Formation, Lower Cretaceous, São Francisco Basin,

-
- Minas Gerais State, Southeast Brazil. *Journal of Paleontology*, 92(4), 661–680.
<https://doi.org/10.1017/jpa.2017.143>
- LEITE, A. M., & DO CARMO, D. A. (2021). Description of the stratotype section and proposal of hypostratotype section of the Lower Cretaceous Quiricó Formation, São Francisco Basin, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 93(suppl 2), e20201296. <https://doi.org/10.1590/0001-3765202120201296>
- LEITE, A. M., DO CARMO, D. A., GONÇALVES, L. R., & XI, D. (2024). Biostratigraphy of limnic Ostracoda (Crustacea) from the Quiricó Formation, Lower Cretaceous of the São Francisco Basin, Minas Gerais State, Brazil: An approach on paleozoogeographic evolution of Gondwana. *Cretaceous Research*, 158, 105816.
<https://doi.org/10.1016/j.cretres.2024.105816>
- MANCUSO, A. C. (2012). Taphonomic analysis of fish in rift lacustrine systems: Environmental indicators and implications for fish speciation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 339, 121–131.
- PAN, Y., FÜRSICH, F.T., ZHANG, J., WANG, Y., ZHENG, X., 2015. Biostratigraphic analysis of lycoperia beds from the Early Cretaceous Yixian Formation, western Liaoning, China. *Palaeontology* 58, 537–561.
- PETRA, R. (2011). Análise tafonômica da ictiofauna da Formação Morro do Chaves, Cretáceo Inferior da Bacia de Sergipe-Alagoas, Nordeste do Brasil (Tese de doutorado). *Universidade do Estado do Rio de Janeiro*, Rio de Janeiro, Brasil.
- RIBEIRO, A. C., POYATO-ARIZA, F. J., BOCKMANN, F. A., & CARVALHO, M. R. D. (2018). Phylogenetic relationships of Chanidae (Teleostei: Gonorynchiformes) as impacted by *Dastilbe moraesi*, from the Sanfranciscana Basin, Early Cretaceous of Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 16(3), e180059. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-20180059>
- RIBEIRO, A. C., BOCKMANN, F. A., & POYATO-ARIZA, F. J. (2022). *Francischanos*, a replacement genus for *Dastilbe moraesi* Silva-Santos, 1955, from the Quiricó Formation, Lower Cretaceous of the Sanfranciscana Basin, Brazil (Ostariophysi: Gonorynchiformes). *Cretaceous Research*, 135, 105212.
- SGARBI, A. C., SILVA, J. H., & MATOS, J. R. (2001). Estratigrafia e paleogeografia da Formação Quiricó. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 73(2), 205–214.
- SANTANA, J.F.O.M., ARAÚJO-JÚNIOR, H.I., FIGUEIREDO, F.J., POLCK, M.A.R., & ADE, M.V.B. (2023). Taphonomy of the fish fauna of the Tremembé formation
-

-
- (Oligocene of the Taubaté basin), Southeastern Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, 131, 104599. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2023.104599>.
- SARDANS, J., & PEÑUELAS, J. (2014). Climate and taxonomy underlie different elemental concentrations and stoichiometries of forest species: the optimum “biogeochemical niche”. *Plant Ecology*, 215, 441–455.
- SCHOFIELD, R. M., NESSON, M. ., RICHARDSON, K. ., & WYETH, P. (2003). Zinc is incorporated into cuticular “tools” after ecdysis: The time course of the zinc distribution in “tools” and whole bodies of an ant and a scorpion. *Journal of Insect Physiology*, 49(1), 31–44.
- SCHOFIELD, R.M.S., 2001. Metals in cuticular structures. In: Brownell, P., Polis, G. (Eds.), *Scorpion Biology and Research*. Oxford University Press, Oxford, UK, pp. 234–256.
- SCHOFIELD, R.M.S., LEFEVRE, H.W., 1993. Analysis of unsectioned specimens: 2D and tomographic PIXE with STIM. *Nuclear Instruments and Methods in Physics Research B* 77, 217–224.
- SILVA-SANTOS, R. (1955). Descrição dos peixes fósseis (pp. 17–25). In E. P. Scorza & R. da Silva-Santos (Eds.), *Ocorrência de folhelho fossilífero cretácico no município de Presidente Olegário, Minas Gerais. Boletim do Ministério da Agricultura, Divisão de Geologia e Mineralogia*, 155, 1–211.
- VAREJÃO, F. G., WARREN, L. V., SIMÕES, M. G., ASSINE, M. L., & FREITAS, B. T. (2020). Microbial mats and fossil preservation in the Aptian Crato Konservat-Lagerstätte, Brazil. *Scientific Reports*, 10, 8610. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-65425-4>
- VILLALUZ, A. C., & UNGGUI, A. (1983). Effects of temperature on behavior, growth, development and survival in young milkfish, *Chanos chanos* (Forsk.). *Aquaculture*, 35, 321-330.
- VOLTANI, C.G., MENEGAZZO, M.C., GALEAZZI, C.P., MONTEFELTRO, F.C., DE ALMEIDA, R.P., ANELLI, L.E., 2023. Fish biostratigraphy applied to lacustrine paleoenvironmental reconstructions: Oligocene deposits of Taubaté Basin, Brazil. *J. S. Am. Earth Sci.* 129, 104530 <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2023.104530>.
- WANG, S., HUANG, T. D., YAN, R., CHEN, H., ZHANG, S., LI, X., KÓTAI, L., & REISZ, R. R. (2020). *Rare Earth Elements in Dinosaur Bones Across the Embryo-Adult Spectrum*. *Frontiers in Earth Science*, 8, 230.
- WHITMORE, J.H., 2003. *Experimental Fish Taphonomy with a Comparison to Fossil Fishes*. Loma Linda University, California, p. 327pp.
-

-
- WILSON, M.V.H., BARTON, D.G., 1996. Seven centuries of taphonomic variation in Eocene freshwater fishes preserved in varves: paleoenvironments and temporal averaging. *Paleobiology* 22, 535–542.
- ZÁLAN, P. V., & SILVA, M. A. (2007). Litoestratigrafia e tectônica da Bacia Sanfranciscana. *Geologia USP Série Científica*, 7(1), 45–59.
- ZHANG, Y., DAI, C., BIAN, C., BAI, B., & JIANG, X. (2024). Characteristics and Genesis of Collophane in Organic-Rich Shale of Chang 7 Member in Ordos Basin, North China. *Minerals*, 14(12), 1184. <https://doi.org/10.3390/min14121184>

CAPÍTULO 3

Primeiro registro de restos de pterossauros na Formação Quiricó, Cretáceo Inferior, Bacia Sanfranciscana (Minas Gerais), Brasil

**PRIMEIRO REGISTRO DE RESTOS DE PTEROSSAUROS NA FORMAÇÃO
QUIRICÓ, CRETÁCEO INFERIOR, BACIA SANFRANCISCANA (MINAS
GERAIS), BRASIL**

RESUMO

O registro de fósseis de pterossauros no Brasil é significativo, porém permanece limitado a algumas bacias sedimentares, predominantemente do período Cretáceo. Este estudo descreve um dente isolado de pterossauro atribuído ao clado Ornithocheiriformes, coletado na Formação Quiricó, Bacia Sanfranciscana, Cretáceo Inferior (Aptiano), no estado de Minas Gerais. O dente foi encontrado em associação com fósseis de plantas e peixes Gonorynchiformes articulados. Apresenta uma seção transversal elíptica, estreita, marcada por carenas pouco desenvolvidas tanto mesial quanto distalmente, sem denticulos. Em vista lateral, possui formato triangular, sendo ligeiramente curvado lingualmente. O esmalte é fino e desprovido de estrias. Essas características, aliadas à idade do Cretáceo Inferior dos depósitos em que foi encontrado, sugerem que o dente pertence a um pterossauro ornitoqueiriforme. Esse achado representa o primeiro registro de material de pterossauro na Bacia Sanfranciscana e preenche uma lacuna geográfica quando considerados os registros prévios de ornitoqueirídeos no Brasil (bacias do Araripe, Bauru, Grajaú e Recôncavo), sugerindo uma distribuição mais ampla desses arcosauros voadores no país. Além disso, esse novo registro de Ornithocheiriformes na Bacia Sanfranciscana reforça a similaridade de sua fauna de vertebrados com os vertebrados encontrados nos Kem Kem Beds, no Marrocos.

Palavras-chave: Pterossauro, Formação Quiricó, Cretáceo Inferior, Aptiano, *Ornithocheiriformes*, dente.

1. INTRODUÇÃO

Diversos estudos relataram a ocorrência de pterossauros no Brasil, concentrando-se principalmente em quatro bacias sedimentares: a Bacia do Araripe (Ceará), a Bacia Bauru e o Grupo Caiuá (Paraná), a Bacia do Recôncavo (Bahia) e a Bacia de São Luís-Grajaú (Maranhão). Todos esses depósitos apresentam ocorrências restritas ao período Cretáceo. Entre os achados mais antigos conhecidos, a Bacia do Araripe se destaca como a mais significativa devido ao grande número de táxons, à abundância e à qualidade de seus fósseis, conforme demonstrado por inúmeros estudos realizados nas últimas décadas (e.g., Price 1971; Campos & Kellner 1985; Leonardi & Borgomanero 1985; Dalla Vecchia & Ligabue 1988; Kellner & Almeida Campos 1988; Kellner 1989; Kellner & Tomida 2000; Veldmeijer 2003; Sayão & Kellner 2006; Veldmeijer *et al.* 2009; Martill 2011; Elgin & Campos 2012; Pinheiro & Schultz 2012; Kellner 2013; Kellner *et al.* 2013; Aires *et al.* 2014; Pinheiro & Rodrigues 2017; Bantim *et al.* 2014; Leal *et al.* 2018; Cerqueira *et al.* 2021; Duque *et al.* 2023). Essa bacia é reconhecida como uma das regiões com maior diversidade de pterossauros no Brasil e no mundo, ressaltando sua importância para o estudo do grupo.

Notavelmente, a Formação Romualdo é amplamente reconhecida como um dos depósitos fósseis mais importantes do Aptiano superior, Cretáceo Inferior (Guzmán *et al.* 2023), sendo classificada globalmente como uma *Konservat-Lagerstätte* (Maisey 1991; Martill 2007; Kellner *et al.* 2002). Essa unidade contém uma grande diversidade de fósseis, incluindo vertebrados, invertebrados e plantas (Castro *et al.* 2006). Além disso, produziu numerosas espécies de pterossauros, atribuídas a diversos gêneros e clados, como *Anhanguera piscator*, *Cearadactylus atrox*, *Maaradactylus kellneri*, *Tapejara wellnhoferi*, *Caupedactylus ybaka*, *Azhdarchidae*, *Thalassodromeus sethi*, *Ludodactylus sibbicki*, entre outras espécies (Kellner & Tomida 2000; Leonardi & Borgomanero 1985; Bantim *et al.* 2014; Elgin & Campos 2012; Kellner *et al.* 2013; Pinheiro & Schultz 2012; Kellner *et al.* 2002; Frey *et al.* 2003; Vila Nova *et al.* 2011; Pinheiro & Rodrigues 2017).

A Bacia de São Luís-Grajaú, localizada na margem equatorial brasileira, compreende depósitos cretáceos formados durante os intervalos Aptiano-Albiano e Albiano-Cenomaniano (Rossetti 2001; Rossetti *et al.* 2004). A Formação Alcântara é considerada como tendo se formado no intervalo entre o Albiano superior e o Cenomaniano (Rossetti & Truckenbrodt 1997; Rossetti 2001). Durante esse período, a abertura do Oceano Atlântico levou à separação da América do Sul e da África e à formação de bacias sedimentares ao longo de suas

respectivas costas, em um contexto de depósitos costeiros transgressivos (Aranha *et al.* 1990; Góes & Rossetti 2001; Haq 2014).

Na Formação Alcântara, dentes isolados de pterossauros atribuídos a *Ornithocheiroidea* foram identificados (Elias *et al.* 2007; Lindoso *et al.* 2011). O primeiro estudo descreveu nove dentes isolados provenientes da localidade de Lage do Coringa, no estado do Maranhão. O segundo destacou a relevância paleoecológica de algumas centenas de dentes coletados em conglomerados e siltitos da Formação Alcântara. Nesse trabalho, os autores revisaram, descreveram e classificaram os dentes em quatro morfotipos distintos dentro de *Ornithocheiroidea* (Lindoso *et al.* 2011).

A Bacia do Recôncavo, localizada no estado da Bahia, é notável pelo registro de dois dentes isolados encontrados em associação com restos de celacantos da espécie *Mawsonia gigas* (Mawson & Woodward 1907; Rodrigues & Kellner 2010). A Bacia do Recôncavo é composta predominantemente por depósitos lacustres e fluviais datados do Cretáceo Inferior (Da Silva *et al.* 2007). Rodrigues & Kellner (2010) atribuíram esse material a *Anhangueria* com base em diversas características morfológicas: coroa alongada, estreita e uniformemente curvada, seção transversal oval, ausência de carena visível e presença de estriações longitudinais. Segundo os autores, essas características são consistentes com os dentes de outros representantes de *Anhangueridae*.

Mais recentemente, registros de pterossauros foram encontrados no Grupo Caiuá, na Bacia do Bauru, representados por vários espécimes em diferentes estágios ontogenéticos de pelo menos duas espécies distintas (Manzig *et al.* 2014; Kellner *et al.* 2019). Manzig *et al.* (2014) identificaram a espécie *Caiuajara dobruskii* em Cruzeiro do Oeste, estado do Paraná, Brasil, em depósitos da Formação Goio-Erê. Posteriormente, na mesma localidade, Kellner *et al.* (2019) descreveram uma segunda espécie, *Keresdrakon vilsoni*, e *Torukjara bandeirae* (Pêgas 2024). Essas três espécies foram descobertas em um raro *bone bed*, localizado em um depósito considerado um paleodeserto. A idade da Formação Goio-Erê (e do Grupo Caiuá como um todo) é debatida, com propostas que variam entre os intervalos Aptiano-Albiano (Batezelli 2015) e Turoniano-Campaniano (Basilici *et al.* 2012).

Os registros de pterossauros em bacias sedimentares brasileiras são variados em termos do número de táxons, com predominância nas bacias do Araripe, Bauru (Grupo Caiuá) e São Luís-Grajaú, embora permaneçam limitados a poucos depósitos. Este estudo adiciona uma nova ocorrência às localidades brasileiras de pterossauros, sugerindo que esses arcosauros eram mais comuns do que se supunha anteriormente, com uma distribuição geográfica mais homogênea. O objetivo deste trabalho é descrever um dente isolado de pterossauro encontrado

em folhelhos papiráceos, associado a fósseis de peixes Gonorynchiformes e plantas da sequência lacustre da Formação Quiricó. Esse registro representa a primeira ocorrência de pterossauro na Bacia Sanfranciscana, adicionando um novo clado à lista de descobertas paleontológicas da região. Além da descrição do dente, foi realizada uma revisão abrangente dos registros de pterossauros em bacias brasileiras durante o Cretáceo, com o objetivo de compreender a distribuição desses animais ao longo do período e destacar a diversidade do grupo nas bacias sedimentares do Brasil.

2. CONTEXTO GEOLÓGICO

A Bacia Sanfranciscana é uma unidade intracratônica, composta por estratos geológicos que variam do Proterozóico Superior ao Cenozóico. Em termos litoestratigráficos, a bacia é dividida em nove grupos: Espinhaço, Araí, Macaúbas, Paranoá, Bambuí, Santa Fé, Areado, Urucuia e Mata da Corda (Campos & Dardenne 1997; Zalán & Silva 2007). Entre essas unidades, o Grupo Areado (Cretáceo) se destaca pelo alto conteúdo fossilífero. Esse grupo aflora ao longo da bacia e apresenta variações litológicas laterais, refletindo diferentes sistemas deposicionais. Ele é composto pelas formações Abaeté, Quiricó e Três Barras (Campos & Dardenne 1997; Zalán & Silva 2007).

A Formação Abaeté é a unidade basal do Grupo Areado, atribuída ao Cretáceo Inferior, composta por depósitos de alta energia e de transporte gravitacional. Na porção sul da Bacia Sanfranciscana, essa formação apresenta conglomerados polimíticos dominados por clastos de metassiltito provenientes do embasamento local, enquanto em outras áreas da bacia, os conglomerados são oligomíticos e sustentados por clastos. A Formação Três Barras (a unidade superior da Bacia Sanfranciscana) é caracterizada pela deposição de sedimentos de um sistema flúvio-deltaico. No final do Cretáceo Inferior, a região passou por condições áridas, culminando na formação de dunas e interdunas eólicas na porção superior, representadas pela Formação Três Barras (Fragoso *et al.* 2011; Leite *et al.* 2018). Essa unidade sobrepõe a Formação Quiricó e se distingue pela diversidade litológica e pelo significativo volume de rochas. Essas rochas foram depositadas por sistemas fluviais, flúvio-deltaicos e eólicos, resultando em uma composição heterogênea de arenitos (Campos & Dardenne 1997; Campos & Do Carmo 2005; Leite *et al.* 2018).

A Formação Quiricó foi depositada em um ambiente lacustre, apresentando uma sequência estratigráfica composta por siltitos na base, arenitos na porção intermediária e calcários micríticos e folhelhos no topo. Entre as formações do Grupo Areado, é a única que contém fósseis de ostracodes (Leite *et al.* 2018) (Fig. 1). Na região de Presidente Olegário,

onde fósseis de *Dastilbe moraesii* são encontrados, os folhelhos exibem coloração cinza/negra intercalada com lâminas de siltitos contendo grãos de quartzo e cimento carbonático.

O topo da sequência é rico em fósseis de plantas, ostracodes, peixes e outros vertebrados (Leite *et al.* 2018; Leite & Do Carmo 2021; Campos & Do Carmo 2005; Leite *et al.* 2024). Apresenta uma ampla distribuição geográfica e forma alongada de sul a norte, além de centros de deposição isolados com espessuras variadas, indicando múltiplos corpos d'água conectados durante períodos úmidos e isolados durante períodos áridos, em vez de formar um único lago (Sgarbi *et al.* 2001). A espessura dessa formação varia de até 100 m no centro da bacia a apenas alguns metros das bordas (Fig. 57).

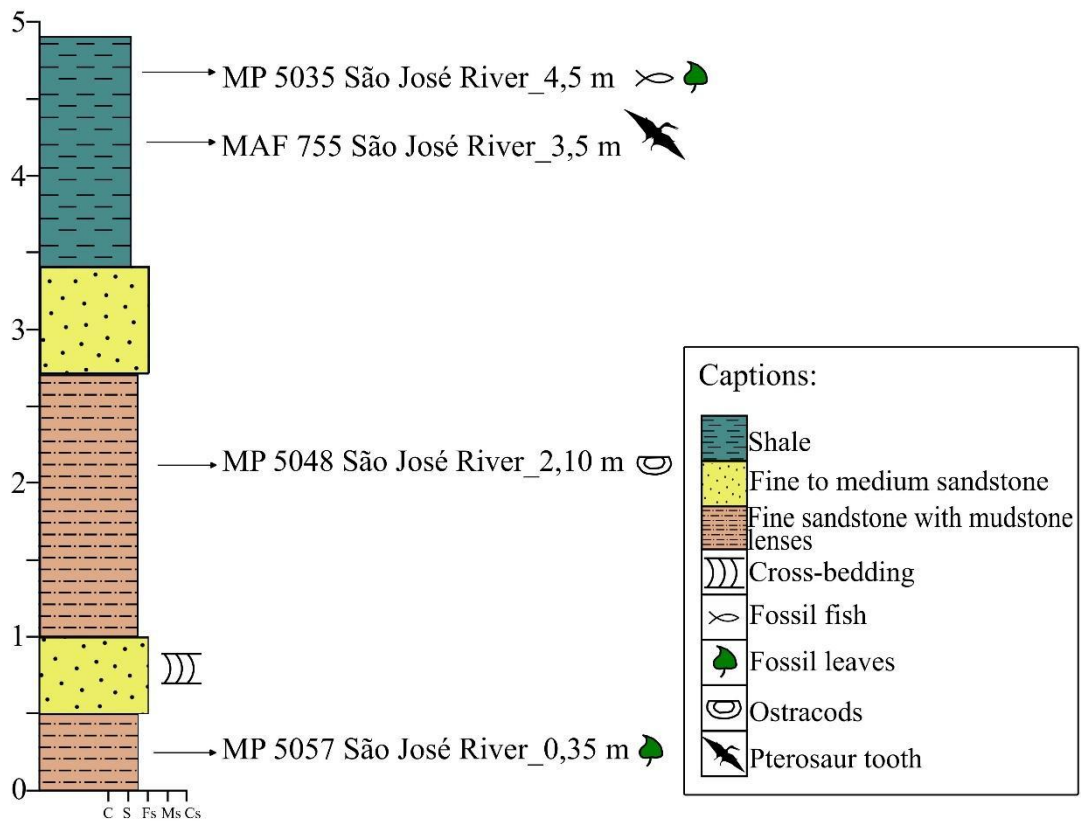
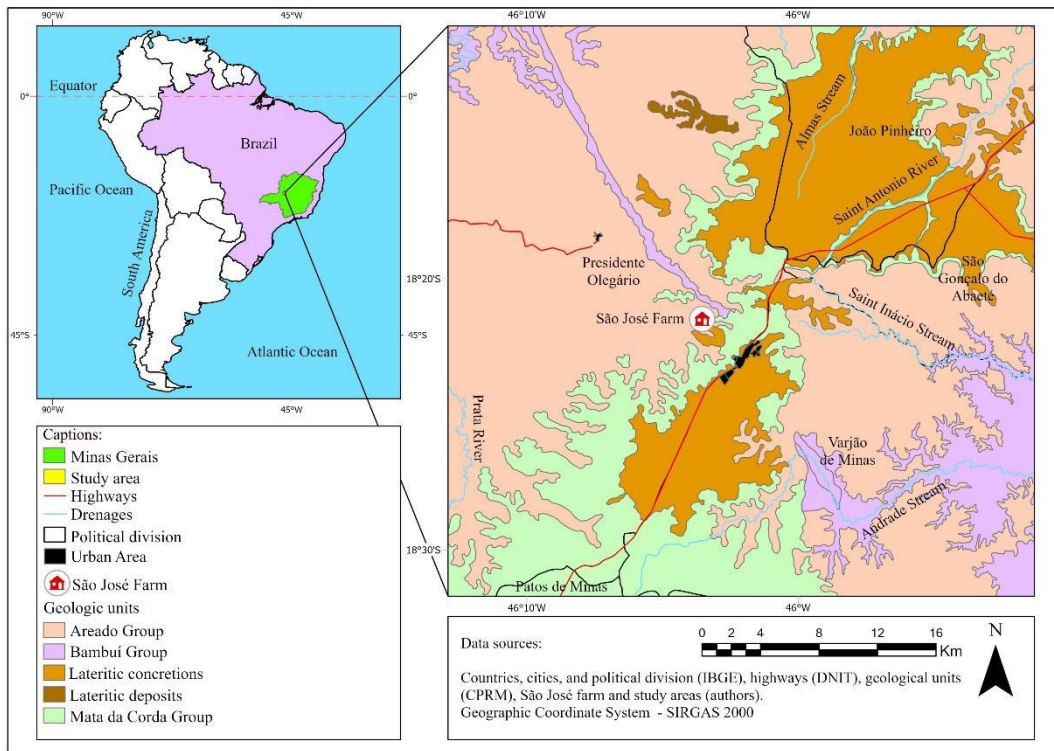


Figura 57: Mapa geológico da área de estudo e localização do ponto de amostragem, perfil litoestratigráfico do afloramento da Formação Quiricó, Grupo Areado, nas margens do Rio São José, localizado no município de Presidente Olegário, Minas Gerais, Brasil.

O contato inferior ocorre comumente com a Formação Abaeté ou diretamente com os metassedimentos do Grupo Bambuí, enquanto o contato superior se interdigitam lateralmente com a Formação Três Barras. Próximo às margens do sistema lacustre, são observados litótipos evaporíticos e crostas carbonáticas, que são suscetíveis às variações do nível da água. A influência eólica é evidente em vários níveis de arenitos laterais contínuos, compostos por grãos de areia eólica, coexistindo com pelitos e dunas *reworking* (Campos & Dardenne 1997; Leite *et al.* 2018; Leite & Do Carmo 2021).

Quanto ao nível estratigráfico onde o material descrito aqui foi encontrado, ele corresponde ao mesmo nível onde fósseis de peixes e folhas foram previamente relatados e são considerados de idade Aptiana (Arai *et al.* 1995; Leite & Do Carmo 2021; Leite *et al.* 2024). No afloramento ao longo do Córrego São José, os depósitos representam principalmente uma sequência lacustre formada sob condições mais áridas, evidenciada pela presença de níveis evaporíticos. A presença de folhelhos indica períodos de inundação do lago, levando à deposição de sedimentos finos ricos em matéria orgânica. A presença de camadas pelíticas, folhelhos e fósseis de peixes e folhas bem preservados sugere que sofreram pouco transporte (Leite *et al.* 2018). O dente de pterossauro foi encontrado no nível estratigráfico Am 3,6 metros, sem sinais de abrasão ou transporte (Fig. 57).

3. MATERIAIS E MÉTODOS

O dente descrito neste trabalho (MAF 755) está guardado na coleção de macrofósseis do Museu de Geociências (MGEO), sob os cuidados do Laboratório de Micropaleontologia (LabMicro) da Universidade de Brasília. O horizonte de coleta está localizado em um afloramento de folhelhos papiráceos da Formação Quiricó, na Fazenda São José, Município de Presidente Olegário, Estado de Minas Gerais (Fig. 57).

Para as imagens e medições morfológicas, foi utilizado um microscópio digital DVM 6 (LEICA®) com um objetivo de alta ampliação, campo de visão máximo de 12,55mm, distância de 33 mm e faixa de magnificação de 46x a 675x. Essas análises foram realizadas no Instituto Nacional de Criminalística (INC) da Polícia Federal.

4. RESULTADOS

PALEONTOLOGIA SISTEMÁTICA

Pterosauria Kaup 1834

Pterodactyloidea Plieninger 1901

Ornithocheiromorpha Andres *et al.* 2014

Ornithocheiriformes Andres 2021

Material: Um dente isolado (MAF 755), representado pela coroa completa, sem a raiz.

Localidade: Folhelhos papiráceos, margens do Rio Meloso, Fazenda São José, Município de Presidente Olegário, MG. Outros fósseis estão presentes nesta localidade, como peixes Gonorynchiformes e impressões de folhas. Cretáceo Inferior, Aptiano (Arai *et al.* 1995; Leite & Do Carmo 2021; Leite *et al.* 2024).

Descrição: O dente apresenta uma coroa relativamente bem preservada, com porções onde o esmalte está ausente (desgastados por erosão). A dentina é de cor preta, e o esmalte é de coloração cinza-bege e translúcido. Na base da coroa, a dentina aparece mais lisa e sem estriações. O aspecto da superfície da dentina, com algumas áreas rugosas, sugere que passou por algum tipo de dissolução. A altura total da coroa é de 22,6 mm. As dimensões na base da coroa são 8,95 mm em comprimento mesiodistal e 2,2 mm de largura. A posição exata do dente não foi definida. No entanto, com base em sua forma e comparações com outros Ornithocheiridae, provavelmente pertence à porção posterior do crânio ou mandíbula, pois essas porções possuem uma seção transversal mais estreita na direção lábio-lingual. A seção transversal do dente é mais alongada mesio distalmente e mais estreita lábio-lingualmente, com uma seção transversal elíptica. Uma carena está presente nas margens mesial e distal, ligeiramente deslocada lingualmente no topo da coroa. As carenas estão bem preservadas e se estendem desde o ápice até a porção média da coroa, exibindo uma ligeira ondulação que não forma serrilhas (verdadeiros dentículos). Nas vistas labial e lingual, as margens mesial e distal são simétricas e retas, conferindo ao dente um perfil simétrico, assumindo um perfil triangular agudo de aproximadamente 21° no ápice da coroa. Os lados labial e lingual diferem, sendo o labial ligeiramente convexo, enquanto o lado lingual é quase plano. A coroa exibe uma leve curvatura distal. O esmalte é liso e não apresenta ornamentação ou estriações, com rachaduras devido à alteração diagenética. No entanto, linhas longitudinais estão presentes devido ao padrão de trinca do esmalte, sendo preenchidas por sedimentos. O esmalte possui uma espessura média de 60 µm (Figs. 58 e 59).

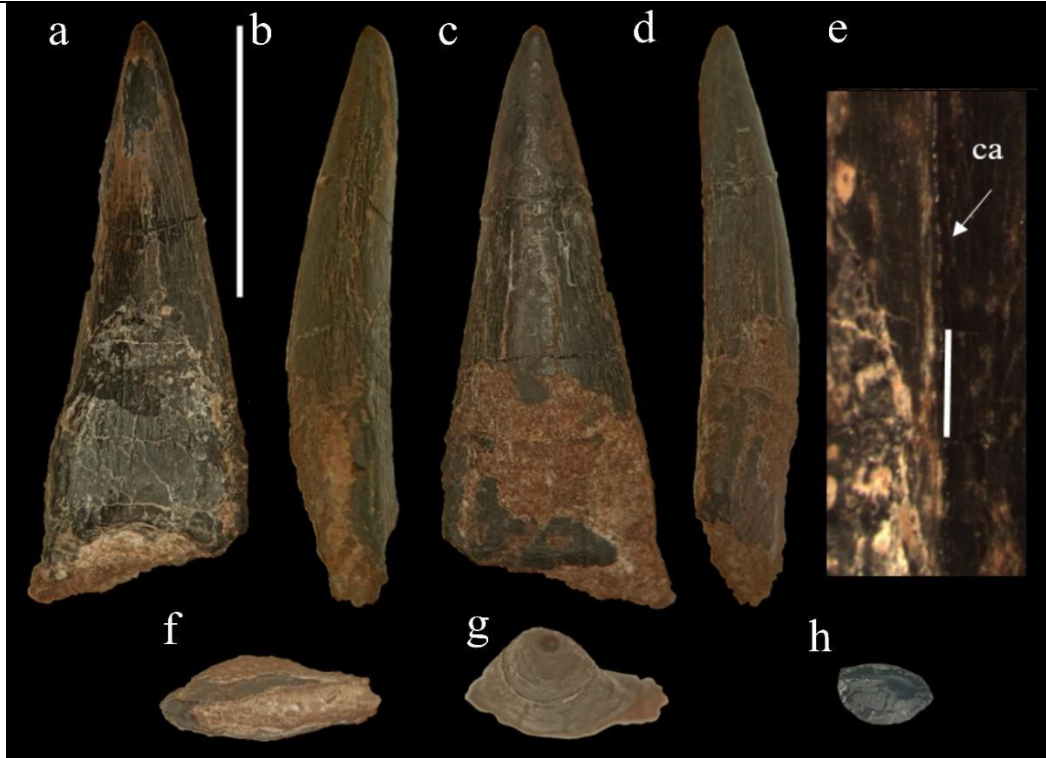


Figura 58. Dente isolado (MAF 755). (a) vista lingual; (b e d) vistas mesial e distal; (c) vista labial; (f) base da coroa; (g) ápice da coroa; (h) secção transversal próxima ao ápice da coroa, barra de escala = 1 cm; (e) detalhe da carena, barra de escala = 1 mm. Abreviação: ca, carena.

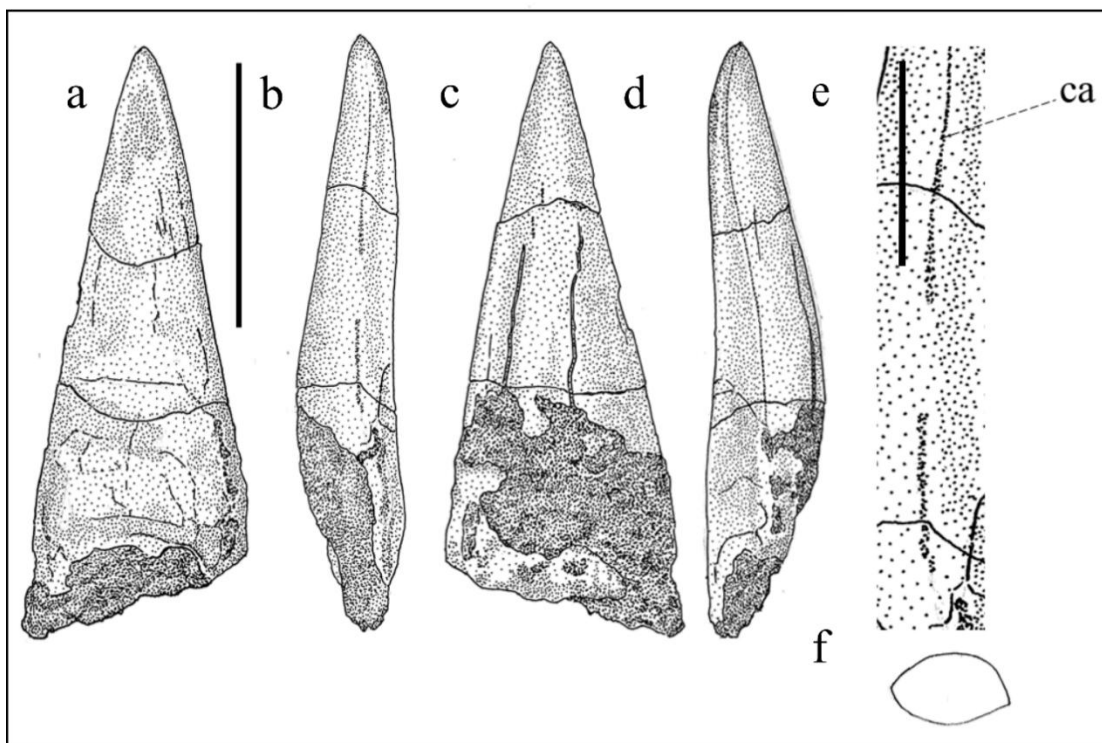


Figura 59. Dente isolado (MAF 755), ilustrações. (a) vista lingual; (b e d) vistas mesial e distal; (c) vista labial; (f) secção transversal próxima ao ápice da coroa, barra de escala = 1 cm; (e) detalhe da carena, barra de escala = 2 mm. Abreviação: ca, carena.

5. DISCUSSÃO

5.1 COMPARAÇÕES

A identificação de dentes isolados pode ser desafiadora, especialmente quando o material em questão não apresenta características distintivas exclusivas de um grupo específico. Até o momento, diversos grupos de vertebrados foram reportados da Formação Quiricó, incluindo peixes (Silva-Santos 1955; Silva-Santos 1985; Carvalho 2002; Machado 2004; Cupello *et al.* 2016; Ribeiro *et al.* 2018; Fragoso *et al.* 2021; Carvalho & Santucci 2021; Ribeiro *et al.* 2022), dinossauros saurópodes (Titanosauriformes e Rebbachisauridae) e terópodes (Carcharodontosauridae e Abelisauridae), assim como fragmentos de lagartos como Paramacellodidae e Borioteiioidea (Zaher *et al.* 2011, 2020; Carvalho & Santucci 2018; Bittencourt *et al.* 2020; Carvalho & Santucci 2024).

Quanto aos peixes fósseis descritos para a Formação Quiricó, incluindo grupos como Mawsoniidae (Carvalho 2002; Machado 2004), Hybodontidae (Cupello *et al.* 2016), Lepisosteidae (Carvalho & Santucci 2018, 2021; Fragoso *et al.* 2021) e Gonorynchiformes (Silva-Santos 1955, 1985; Ribeiro *et al.* 2018, 2022), é importante destacar a significativa variação morfológica observada dentro desses grupos, tanto em tamanho quanto em forma. Especificamente, os dentes de Lepisosteidae são pequenos, estiliformes e robustos, com cúspides achatadas ou arredondadas. Os dentes de Hybodontidae também são pequenos, geralmente milimétricos, com coroa elevada e achatada labiolingualmente. Em contraste, os Gonorynchiformes não possuem dentes. Mawsoniidae, por outro lado, apresenta placas dentárias distintas. Devido a essas diferenças morfológicas, o dente MAF 755 não pode ser atribuído a nenhum dos grupos de peixes previamente reportados para a Formação Quiricó.

Entre os arcossauros, o dente MAF 755 difere dos dentes dos grupos de saurópodes encontrados nas unidades (Titanosauriformes e Rebbachisauridae) por ser mais lateralmente achatado, apresentar uma coroa com ápice triangular e cristas relativamente bem desenvolvidas, características que não são observadas nos dentes em forma de lápis ou colher típicos desses saurópodes (Wilson & Sereno 1998; Wilson 2002; Upchurch *et al.* 2004; Zaher *et al.* 2011).

Em relação aos dentes de Carcharodontosauridae, conforme descrito por Carvalho & Santucci (2018), eles apresentam uma seção transversal elíptica com dentículos nas carenas. O lado mesial é ligeiramente curvado, enquanto as rugas no esmalte são notáveis na coroa.

Essas características diferem consideravelmente do dente MAF 755. Comparando com os dentes de Abelisauridae, a principal diferença diz respeito à forma da coroa, caracterizada pela margem mesial curvada para trás, enquanto a porção distal é quase reta (Smith *et al.* 2005; Hendrickx & Mateus 2014; Carvalho & Santucci 2018), sendo estritamente diferente do MAF 755.

O dente MAF 755, por sua vez, se assemelha em termos de forma geral aos dentes de alguns plesiossauros—devido à sua forma triangular e simétrica, com o ápice da coroa exibindo um ângulo agudo, além da curvatura lingual—como, por exemplo, espécies como *Gronausaurus wegneri* (Hampe 2013); Leptocleididae cf. *Leptocleidus* (Bunker *et al.* 2022); *Scanisaurus* (Kear *et al.* 2017) e Cryptocleididae (Weryński & Błażejowski 2023). No entanto, os dentes de plesiossauros diferem do MAF 755 por apresentarem uma seção transversal mais circular, esmalte significativamente mais espesso (maior que 100 μm) e cristas apicobasais bem desenvolvidas na coroa (e.g., Kear *et al.* 2017; Bunker *et al.* 2022; Weryński & Błażejowski 2023). Além disso, as ocorrências de plesiossauros em depósitos continentais são extremamente raras e controversas (e.g., Bunker *et al.* 2022).

O clado Ornithocheiriformes engloba diversos táxons que compartilham semelhanças com o espécime MAF 755, embora a identificação taxonômica inequívoca com base nas características dentárias seja dificultada pela heterodontia inter e intraespecífica nesse clado, como apontado por Ciaffi & Bellardini (2024). A ausência de características diagnósticas claras torna a classificação de dentes isolados, como o MAF 755, um desafio. No entanto, a relevância deste espécime no contexto da Bacia Sanfranciscana ultrapassa as limitações taxonômicas, representando o primeiro registro na região. A variabilidade morfológica observada na forma, seção transversal, curvatura e tamanho das coroas nos dentes de Ornithocheiriformes de outras bacias brasileiras também complica uma identificação e comparação adequadas.

No entanto, características semelhantes aos dentes de pterossauros do morfotipo 2, descritos por Wellnhofer & Buffetaut (1999) nas Kem Kem Beds, incluindo dentes longos e delgados com uma seção transversal elíptica e estreita labiolateralmente, e a presença de carenas mesial e distal bem desenvolvidas, indicam que o MAF 755 é similar aos dentes de pterossauros Ornithocheiriformes de Marrocos e da espécie *Ludodactylus sibbicki* (Frey *et al.* 2003; Rodrigues & Kellner 2010).

Além disso, a espessura do esmalte e a ornamentação da superfície do MAF 755 exibem semelhanças com outros pterossauros brasileiros. Apesar da variação morfológica, certas características, como a seção transversal elíptica, dentes alongados e delgados com leve

curvatura distal, e a presença de linhas longitudinais, ausentes no dente da Formação Quiricó, são comuns entre pterossauros dentados da Formação Romualdo (Kellner 2003; Rodrigues & Kellner 2010), permitindo a classificação do MAF 755 dentro do clado Ornithocheiriformes. A principal distinção em relação aos registros da Formação Romualdo é a presença de carenas nas vistas mesial e distal, semelhante aos dentes isolados encontrados nas Kem Kem Beds de Marrocos (Wellnhofer & Buffetaut 1999).

Os registros de dentes isolados de pterossauros do Cretáceo Inferior no Brasil são relativamente raros. Eles são encontrados na Bacia do Recôncavo (Barrett *et al.* 2008; Rodrigues & Kellner 2010), na Bacia São Luís-Grajaú (Elias *et al.* 2007) e na Bacia Araripe (Wellnhofer 1985).

Um exemplo notável da Formação Crato na Bacia Araripe é o crânio completo e articulado de *Ludodactylus sibbicki*, um Ornithocheiridae (Frey *et al.* 2003; Rodrigues & Kellner 2010). A forma dos dentes de *Ludodactylus sibbicki* e de outros Ornithocheiridae exhibe variação tanto em tamanho quanto em forma geral. Esses dentes são achatados labiolateralmente, com uma seção transversal elíptica, coroas alongadas e delgadas, uma leve curvatura distal da coroa e a presença de carena mesial e distal, sendo difícil a distinção entre o MAF 755 e os dentes posteriores de *Ludodactylus sibbicki* (Frey *et al.* 2003a; Sayão & Kellner 2006; Veldmeijer *et al.* 2009; Sweetman & Martill 2010; Lindoso *et al.* 2011; Martill *et al.* 2018). Outras espécies dentadas com afinidades taxonômicas ao clado Anhangueria, como *Cearadactylus atrox* e *Guidraco venator*, possuem dentes semelhantes (Leonardi & Borgomanero 1985; Kellner & Tomida 2000; Wang *et al.* 2012). No entanto, elas diferem do MAF 755 na seção transversal, que é elíptica, com o desenvolvimento de carenas nas margens mesial e distal. A presença de carenas parece ser uma característica altamente relevante nos clados Anhangueria e Ornithocheiriformes. Comparações entre esses dois grupos mostram uma ampla variação na presença dessa característica, sendo encontrada em espécies como *Anhanguera santanae* (Wellnhofer 1985) e no Morfotipo II mencionado por Wellnhofer & Buffetaut (1999) do Marrocos. No entanto, essa característica está ausente em *Coloborhynchus moroccensis* (Mader & Kellner 1999) e no Morfotipo I de Wellnhofer & Buffetaut (1999). Um dente isolado da Austrália atribuído a Anhangueria carece de carenas, com as superfícies mesial e distal sendo planas (Brougham *et al.* 2017).

O clado Ctenochasmatidae, um Pterodactyloidea não-Ornithocheiroidea, é caracterizado por dentes em forma de agulha, curvados e alongados, como nos gêneros *Huanhepterus*, *Gegepterus* e *Moganopterus* (Dong 1982; Wang *et al.* 2007; Lü *et al.* 2008), por exemplo. Esses gêneros apresentam uma forma bem distinta da observada no MAF 755. Durante o

Cretáceo, diversos grupos de pterossauros passaram por uma significativa diversificação, com algumas linhagens perdendo parcial ou completamente a dentição. Entre os clados que exibem essa característica estão Azhdarchidae, Nyctosauridae, Pteranodontidae, Chaoyangopteridae e Tapejaridae, os quais são excluídos como possíveis candidatos aos quais o MAF 755 poderia ser atribuído. No entanto, o clado Dsungaripteridae, uma exceção dentro de Azhdarchoidea, retém dentes com cristas apicobasais curtas e ápices arredondados e pontiagudos, restritos às porções posteriores dos maxilares superior e inferior (Young 1964; Uirwin 2003; Brougham et al. 2017).

A espécie *Caiuajara dobruskii* (Manzig et al. 2014) e *Keresdrakon wilsoni* (Kellner et al. 2019), da Bacia Bauru, pertencem ao clado *Tapejaromorpha* e também são pterossauros desdentados (Frey et al. 2003). O registro deste pterossauro da Bacia Sanfranciscana adiciona informações importantes para o entendimento da distribuição geográfica desses répteis voadores nas bacias sedimentares brasileiras. Até agora, a maioria dos registros estava restrita à região Nordeste do Brasil (por exemplo, Price 1971; Campos & Kellner 1985; Dalla Vecchia & Ligabue 1988; Kellner & Tomida 2000; Veldmeijer 2003; Veldmeijer et al. 2009; Martill 2011; Pinheiro & Schultz 2012; Kellner 2013; Kellner et al. 2013; Aires et al. 2014; Bantim et al. 2014; Leal et al. 2018; Cerqueira et al. 2021; Duque et al. 2023, entre outros), com algumas ocorrências no Paraná (Manzig et al. 2014; Kellner et al. 2019) e registros de grupos basais no sul do Brasil (Bonaparte et al. 2010; Kellner et al. 2022) (Fig. 60). Assim, a descoberta na Bacia Sanfranciscana preenche uma lacuna significativa entre essas regiões, indicando que a distribuição dos pterossauros brasileiros durante o Cretáceo era mais ampla e menos localizada do que se pensava anteriormente. Essa descoberta também abre novas perspectivas para futuras pesquisas sobre pterossauros na Bacia Sanfranciscana, já que novas descobertas podem fornecer informações mais precisas sobre sua morfologia e suas relações filogenéticas. Além disso, características como a presença de carenas mesial e distal no MAF 755 são semelhantes às encontradas em pterossauros dos Kem Kem Beds no Marrocos (Wellnhofer & Buffetaut 1999). A semelhança entre as faunas vertebradas da Bacia Sanfranciscana e as bacias africanas já foi destacada em estudos anteriores sobre dinossauros saurópodes (Carvalho & Santucci 2018) e lagartos Borioteiioidea (Carvalho & Santucci 2024), reforçando a ideia de que as faunas vertebradas eram notavelmente semelhantes entre esses continentes.



Figura 60. Mapa de distribuição geográfica dos clados de pterossauros no Brasil, com suas respectivas unidades geológicas e atribuições taxonômicas. Afinidades taxonômicas com base em: *Anhanguera* (Andres & Myers 2013), *Araripedactylus* (Wellnhofer 1977; Kellner & Tomida 2000), *Arthuractylus* (Frey & Martill 1994), *Aymberedactylus* (Pêgas et al. 2016), *Barbosania* (Elgin & Frey 2011; Pêgas et al. 2019), *Brasileodactylus* (Veldmeijer et al. 2009), *Caiuajara* (Manzig et al. 2014), *Caupedactylus* (Kellner 2013), *Cearadactylus* (Holgado & Pêgas 2020), *Coloborhynchus* (Holgado & Pêgas 2020), *Kariridraco* (Cerqueira et al. 2021), *Keresdrakon* (Kellner et al. 2019), *Lacusovagus* (Wu et al. 2017), *Ludodactylus* (Holgado & Pêgas 2020), *Maaradactylus* (Holgado & Pêgas 2020), *Tapejara* (Campos & Kellner 1997), *Thalassodromeus* (Longrich et al. 2018), *Torukjara* (Pêgas 2024), *Tropeognathus*

(Holgado & Pêgas 2020), *Tupandactylus* (Frey et al. 2003b; Andres et al. 2014), *Tupuxuara* (Kellner & Campos 1988), *Unwindia* (Martill 2011).

5.2 DISTRIBUIÇÃO E PALEOGEOGRAFIA

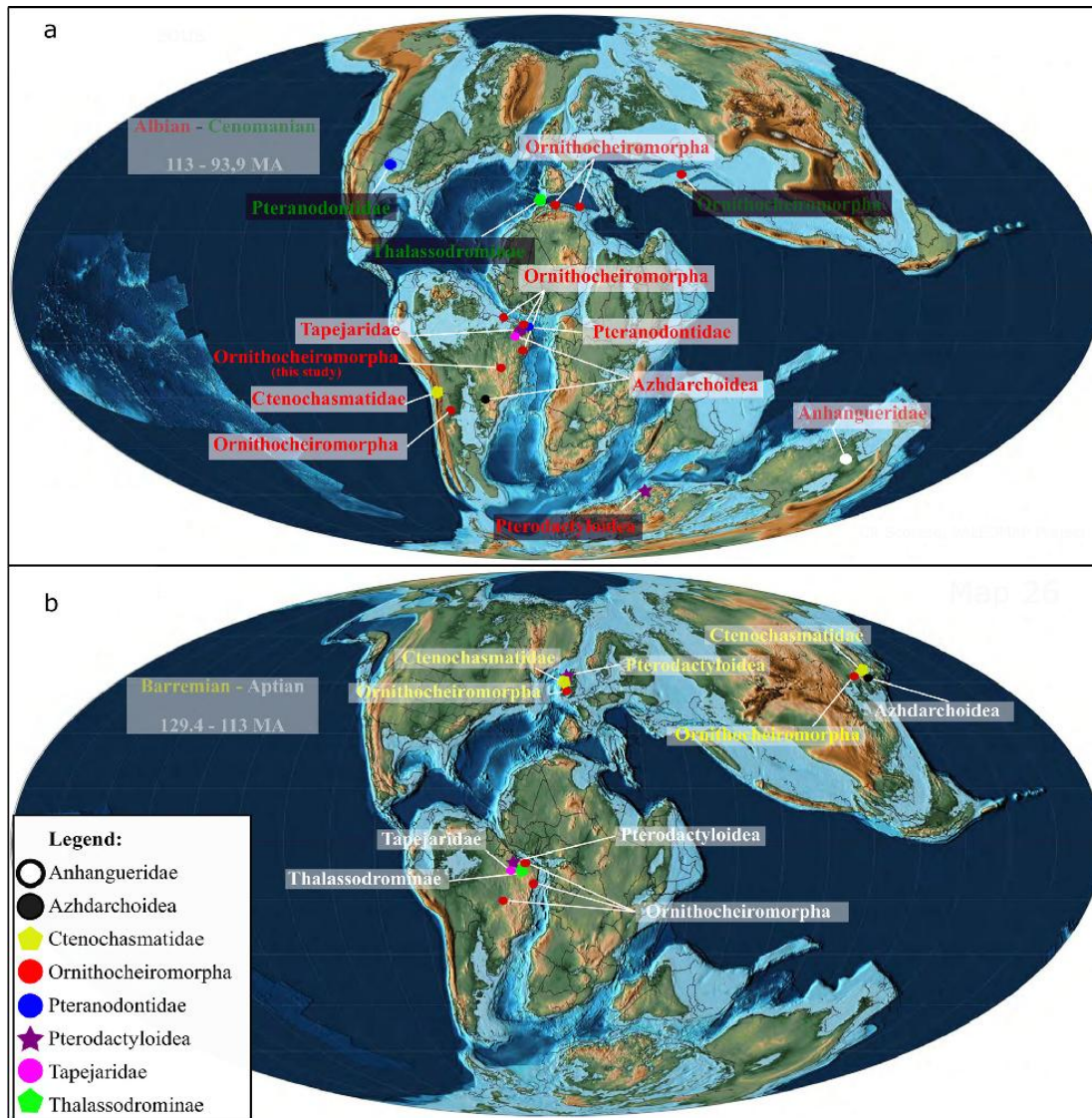


Figura 61. Reconstrução paleogeográfica de dois intervalos do Cretáceo, mostrando as ocorrências de táxons de pterossauros com suas respectivas afinidades taxonômicas: (a) Albiano-Cenomaniano; (b) Barremiano-Aptiano. (Reconstruções paleogeográficas adaptadas de Scotese, 2014).

Para evidenciar a distribuição e diversidade dos pterossauros brasileiros durante o Cretáceo Inferior, foi realizada uma síntese dos registros disponíveis, conforme ilustrado nas (Figs. 60 e 61). Com base em uma revisão detalhada da literatura, esta análise busca fornecer uma visão abrangente desses registros, contribuindo para uma compreensão mais profunda da presença e variedade desses arcossauros no território brasileiro durante esse período. A Bacia do Araripe destaca-se como a região com a maior diversidade e número de espécies de

pterossauros no Brasil. Representantes de Ornithocheiriformes foram registrados nas bacias do Araripe, São Luís-Grajaú, Recôncavo e Sanfranciscana (este trabalho).

A distribuição cronoestratigráfica de Ornithocheiriformes abrange do Aptiano ao Cenomaniano. O dente MAF 755, encontrado na Formação Quiricó, pode ser considerado um dos registros mais antigos desse clado no Brasil, uma vez que essa unidade é atribuída ao Aptiano (Arai *et al.* 1995; Campos & Dardenne 1997; Leite & Do Carmo 2021). Esse material é contemporâneo de espécies como *Arthurdactylus conandoye* (Sayão & Kellner 2006) da Formação Romualdo e *Ludodactylus sibbicki* (Frey *et al.* 2003) de Nova Olinda, bem como de representantes da família Anhangueridae na Bacia do Recôncavo (Rodrigues & Kellner 2010).

Outros registros de Ornithocheiriformes, como *Anhanguera* sp. da Formação Romualdo (Kellner & Tomida 2000; Fastnacht 2001), são datados do Albiano, coincidindo em idade com fósseis de pterossauros dos Kem Kem Beds, no Norte da África. Os táxons desta região incluem gêneros como *Anhanguera*, *Ornithocheirus* e *Coloborhynchus* (Ibrahim *et al.* 2020). No entanto, a idade do Grupo Santana tem sido objeto de debate recente, sugerindo que a sedimentação ocorreu durante o desenvolvimento de um ambiente transicional marinho ao longo do Aptiano (Guzmán *et al.* 2023).

Ibrahim *et al.* (2020) relataram pelo menos nove táxons de pterossauros nos Kem Kem Beds, incluindo cinco Ornithocheiriformes e quatro Azhdarchiformes sugerindo a coexistência de pterossauros dentados e edêntulos em um ambiente com ampla diversidade de recursos alimentares e áreas adequadas para reprodução e nidificação (Ibrahim *et al.* 2020; Jacobs *et al.* 2020). Esses registros são fundamentais para compreender a distribuição de Ornithocheiriformes no Brasil, na África e na Europa, além de fornecer insights sobre a dispersão desses pterossauros por grandes distâncias (Barret *et al.* 2008; Ibrahim *et al.* 2020; Martill & Smith 2024).

Além disso, é importante destacar que a diversidade de pterossauros nas bacias sedimentares brasileiras é significativamente maior do que a descrita em revisões anteriores, especialmente no contexto da abertura do Atlântico Sul (Pentland & Poropat 2023; Martill & Smith 2024).

6. CONCLUSÕES

O dente MAF 755 apresenta um conjunto de características que permitem sua atribuição a um pterossauro Ornithocheiriformes, incluindo seção transversal da coroa elíptica com carenas mesial e distal, coroa triangular em vista lateral com leve curvatura labial, superfície lisa sem estriações e esmalte relativamente fino. Este espécime representa o primeiro registro de pterossauro na Formação Quiricó, Bacia Sanfranciscana, Aptiano, Cretáceo Inferior. A ocorrência deste fóssil em sistemas deposicionais lacustres de baixa energia, associados a peixes Gonorynchiformes, sugere novas possibilidades de pesquisa na Formação Quiricó, abordando aspectos taxonômicos, sistemáticos, paleoecológicos e comportamentais dos pterossauros. Além disso, essa descoberta amplia os dados existentes sobre pterossauros nas bacias sedimentares brasileiras, representando a primeira ocorrência no estado de Minas Gerais e preenchendo uma lacuna geográfica na distribuição desses arcossauros voadores no Cretáceo Inferior do Brasil.

7. REFERÊNCIAS

- AIRES AS, KELLNER AWA, MÜLLER RT, DA SILVA LR, PACHECO CP & DIAS-DA-SILVA S. 2014. New postcranial elements of the Thalassodrominae (Pterodactyloidea, Tapejaridae) from the Romualdo Formation (Aptian–Albian), Santana Group, Araripe Basin, Brazil. *Pap Palaeontol* 57: 343-355.
- ANDRES B, CLARK J & XU X. 2014. The earliest pterodactyloid and the origin of the group. *Curr Biol* 24: 1011-1016.
- ANDRES B & MYERS TS. 2013. Lone Star Pterosaurs. *Earth Environ Sci Trans R Soc Edinb* 103(3-4): 383-398.
- ARAI M, DINO R, MILHOMEM OS & SGARBI GNC. 1995. Micropaleontologia da Formação Areado, Cretáceo da Bacia Sanfranciscana: estudo dos ostracodes e palinologia. In: *Congr Bras Paleontol Atas*, Uberaba, SBP 14: 1-2.
- ARANHA LG, DE LIMA, HP, SOUZA JMP DE & MAKINO RK. 1990. Origem e evolução das bacias de Bragança-Viseu, São Luís e Ilha Nova. In: GABAGLIA GPR & MILANI EJ (Eds), *Origem e Evolução de Bacias Sedimentares*, Petrobrás, p. 221-233.
- BANTIM RA, SARAIVA AA, OLIVEIRA GR & SAYAO JM. 2014. A new toothed pterosaur (Pterodactyloidea: Anhangueridae) from the Early Cretaceous Romualdo Formation, NE Brazil. *Zootaxa* 3869: 201-223.
- BARRETT PM, BUTLER RJ, EDWARDS NP & MILNER AC. 2008. Pterosaur distribution in time and space: *Zitteliana* 28: 61-107.
- BASILICI G, SGARBI GN & DAL'BO PFF. 2012. A Sub-bacia Bauru: um sistema continental entre deserto e cerrado. In: HASUI Y, CARNEIRO CDR, ALMEIDA FFM & BARTORELLI A (Eds), *Geol Bras*, São Paulo: Beca, p. 520-543.
- BATEZELLI A. 2015. Continental systems tracts of the Brazilian Cretaceous Bauru Basin and their relationship with the tectonic and climatic evolution of South America. *Basin Res* 27: 1-25.
- BITTENCOURT JS, SIMÕES TR, CALDWELL MW & LANGER MC. 2020. Discovery of the oldest South American fossil lizard illustrates the cosmopolitanism of early South American squamates. *Commun Biol* 3: 201.
- BONAPARTE JF, SCHULTZ CL & SOARES MB. 2010. Pterosauria from the Late Triassic of southern Brazil. In: *New Asp Mesoz Biodivers*, p. 63-71.

- BROUGHAM T, SMITH ET & BELL PR. 2017. Isolated teeth of Anhangueria (Pterosauria: Pterodactyloidea) from the Lower Cretaceous of Lightning Ridge, New South Wales, Australia. *PeerJ* 5: e3256.
- BUNKER G, MARTILL DM, SMITH RE, ZOUHRI S & LONGRICH N. 2022. Plesiosaurs from the fluvial Kem Kem Group (mid-Cretaceous) of eastern Morocco and a review of non-marine plesiosaurs. *Cretac Res* 140: 105-310.
- CAMPOS DA & KELLNER AWA. 1985. Um novo exemplar de Anhanguera blittersdorffi (Reptilia, Pterosauria) da Formação Santana, Cretáceo Inferior do Nordeste do Brasil. In: Congresso Brasileiro de Paleontologia, Rio de Janeiro, Resumos, vol. 13.
- CAMPOS DA & KELLNER AWA. 1997. Short note on the first occurrence of Tapejaridae in the Crato Member (Aptian), Santana Formation, Araripe Basin, northeast Brazil. *An Acad Bras Cienc* 69: 83-88.
- CAMPOS JEG & DARDENNE MA. 1997. Estratigrafia e sedimentação da Bacia Sanfranciscana: uma revisão. *Braz J Geol* 27: 269-282.
- CAMPOS JEG & DO CARMO DA. 2005. Bacia Sanfranciscana. *Phoenix* 73: 1-5.
- CARVALHO MSS. 2002. O gênero Mawsonia (Sarcopterygii, Actinistia) no Cretáceo das bacias Sanfranciscana, Tucano, Araripe, Parnaíba e São Luiz. Tese de Doutorado, 208 p.
- CARVALHO JC & SANTUCCI RM. 2018. New dinosaur remains from the Quiricó Formation, Sanfranciscana Basin (Lower Cretaceous), Southwestern Brazil. *Cretac Res* 85: 20-27.
- CARVALHO JC & SANTUCCI RM. 2021. New fish remains from the Quiricó Formation (Lower Cretaceous, Sanfranciscana Basin), Minas Gerais, Brazil. *J S Am Earth Sci* 111: 103-430.
- CARVALHO JC & SANTUCCI RM. 2024. A new fossil Squamata from the Quiricó Formation (Lower Cretaceous), Sanfranciscana Basin, Minas Gerais, Brazil. *Cretac Res* 154: 105-717.
- CASTRO JC, VALENÇA LMM & NEUMANN VHDML. 2006. Ciclos e sequências deposicionais das formações Rio da Batateira e Santana (Andar Alagoas), Bacia do Araripe, Brasil. *Geociênc* 25: 289-296.
- CERQUEIRA GM, SANTOS MA, MARKS MF, SAYÃO JM & PINHEIRO FL. 2021. A new azhdarchid pterosaur from the Lower Cretaceous of Brazil and the paleobiogeography of the Tapejaridae. *Acta Palaeontol Pol* 66: 555-570.

- CIAFFI A & BELLARDINI F. 2024. Pterosaur teeth from the Southern Neuquén Basin (Patagonia, Argentina): New insights on the reconstruction of ornithocheiriform dental anatomy. *Acta Palaeontol Pol* 69: 73-86.
- CUPELLO C, BATISTA TA, FRAGOSO LG & BRITO PM. 2016. Mawsoniid remains (Sarcopterygii: Actinistia) from the lacustrine Missão Velha Formation (Lower Cretaceous) of the Araripe Basin, Northeast Brazil. *Cretac Res* 6: 315-321.
- DA SILVA OB, CAIXETA JM, DA SILVA MILHOMEM P & KOSIN MD. 2007. Bacia do Recôncavo. *Bol Geociênc PETROBRAS* 15: 423-431.
- DALLA VECCHIA FMD & LIGABUE G. 1988. On the presence of a giant pterosaur in the Lower Cretaceous (Aptian) of Chapada do Araripe (northeastern Brazil). *Boll Soc Paleontol Ital Campos* 32: 131-136.
- DONG Z. 1982. A new pterosaur (*Huanhepterus quingyangensis* gen. et sp. nov.) from Ordos, China. *Vertebr Palasiat* 20: 115-121.
- DUQUE RR, PINHEIRO FL, COUTINHO DLC & BARRETO AMF. 2023. New pterosaur specimens with geographic and stratigraphic precedence from the Romualdo Formation (Lower Cretaceous, Araripe Basin, Brazil). *J S Am Earth Sci* 127: 104-408.
- ELGIN RA & CAMPOS HBN. 2012. A new specimen of the azhdarchoid pterosaur *Tapejara wellnhoferi*. *Hist Biol* 24: 586-591.
- ELGIN RA & FREY E. 2011. A new ornithocheirid, *Barbosania gracilirostris* gen. et sp. nov. (Pterosauria, Pterodactyloidea) from the Santana Formation (Cretaceous) of NE Brazil. *Swiss J Palaeontol* 130: 259-275.
- ELIAS FA, BERTINI RJ & MEDEIROS MAA. 2007. Pterosaur teeth from the Laje do Coringa, middle Cretaceous, São Luís-Grajaú Basin, Maranhão state, Northern-Northeastern Brazil. *Braz J Geol* 37: 668-676.
- FASTNACHT M. 2001. First record of *Coloborhynchus* (Pterosauria) from the Santana Formation (Lower Cretaceous) of the Chapada do Araripe, Brazil. *PalZ* 75: 23-36.
- FRAGOSO DGC, BITTENCOURT JS, MATEUS ALD, COZZUOL MA & RICHTER M. 2021. Shark (Chondrichthyes) microremains from the Lower Cretaceous Quiricó Formation, Sanfranciscana Basin, Southeast Brazil. *Hist Biol* 33: 1308-1316.
- FRAGOSO DGC, UHLEIN A, SANGLARD JCD, SUCKAU GL, GUERZONI HTG & FARIA PH. 2011. Geologia dos grupos Bambuí, Areado e Mata da Corda na folha Presidente Olegário (1: 100.000), MG: registro deposicional do Neoproterozóico ao Neocretáceo da Bacia do São Francisco. *Geonomos* 19: 28-38.

- FREY E & MARTILL DM. 1994. A new pterosaur from the Crato Formation (Lower Cretaceous, Aptian) of Brazil. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen* 194: 379-412.
- FREY E, MARTILL DM & BUCHY MC. 2003a. A new crested ornithocheirid from the Lower Cretaceous of northeastern Brazil and the unusual death of an unusual pterosaur. *Geol Soc Lond Spec Publ* 217: 55-63.
- FREY E, MARTILL DM & BUCHY MC. 2003b. A new species of tapejarid pterosaur with soft-tissue head crest. *Geol Soc Lond Spec Publ* 217: 65-72.
- GÓES AM & ROSSETTI DF. 2001. Gênese da Bacia de São Luís Grajaú, meio norte do Brasil. In: Rossetti DF, Góes AM & Truckenbrodt W (Ed.), *O Cretáceo da Bacia de São Luís Grajaú*. Belém, Col. Friedrich Katzer, Mus Para Emílio Goeldi, p. 15-31.
- GUZMÁN J, PIOVESAN EK, MELO RM, ALMEIDA-LIMA D, SOUSA EADJ & NEUMANN VH DML. 2023. Ostracoda and foraminifera biostratigraphy and palaeoenvironmental evolution of the Aptian Santana Group, post-rift of the Araripe Basin, Brazil. *Gondwana Res* 124: 18-38.
- HAMPE O. 2013. The forgotten remains of a leptocleidid plesiosaur (Sarcopterygii: Plesiosauroidea) from the Early Cretaceous of Gronau (Münsterland, Westphalia, Germany). *Palaeontol Z* 87: 473-491.
- HAQ BU. 2014. Cretaceous eustasy revisited. *Glob Planet Change* 113: 44-58.
- HENDRICKX C & MATEUS O. 2014. Abelisauridae (Dinosauria: Theropoda) from the Late Jurassic of Portugal and dentition-based phylogeny as a contribution for the identification of isolated theropod teeth. *Zootaxa* 3759: 1-74.
- HOLGADO B & PÊGAS RV. 2020. A taxonomic and phylogenetic review of the anhanguerid pterosaur group Coloborhynchinae and the new clade Tropeognathinae. *Acta Palaeontol Pol* 65(4): 743-761.
- IBRAHIM N, SERENO PC, VARRICCHIO DJ, MARTILL DM, DUTHEIL DB, UNWIN DM & KAOUKAYA A. 2020. Geology and paleontology of the Upper Cretaceous Kem Kem Group of eastern Morocco. *ZooKeys* 928: 1-216.
- JACOBS ML, MARTILL DM, UNWIN DM, IBRAHIM N, ZOUHRI S & LONGRICH NR. 2020. New toothed pterosaurs (Pterosauria: Ornithocheiridae) from the middle Cretaceous Kem Kem Beds of Morocco and implications for pterosaur Palaeobiogeography and diversity. *Cretac Res* 110: 104-413.
- KEAR BP, LARSSON D, LINDGREN J & KUNDRAT M. 2017. Exceptionally prolonged tooth formation in elasmosaurid plesiosaurians. *PLoS ONE* 12: e0172759.

- KELLNER AWA. 1989. A new edentate pterosaur of the Lower Cretaceous from the Araripe Basin, Northeast Brazil. *An Acad Bras Cienc* 61: 439-446.
- KELLNER AWA. 2003. Pterosaur phylogeny and comments on the evolutionary history of the group. *Geol Soc Lond Spec Publ* 217: 105-137.
- KELLNER AWA. 2013. A new unusual tapejarid (Pterosauria, Pterodactyloidea) from the Early Cretaceous Romualdo Formation, Araripe Basin, Brazil. *Earth Environ Sci Trans R Soc Edinb* 103: 409-421.
- KELLNER AWA & CAMPOS DA. 1988. Sobre um novo pterossauro com crista sagital da Bacia do Araripe, Cretáceo Inferior do nordeste do Brasil. *An Acad Bras Cienc* 60: 459-469.
- KELLNER AWA, CAMPOS DA, SAYAO JM, SARAIVA AA, RODRIGUES T, OLIVEIRA G & FERREIRA JS. 2013. The largest flying reptile from Gondwana: a new specimen of *Tropeognathus* cf. *T. mesembrinus* Wellnhofer 1987 (Pterodactyloidea, Anhangueridae) and other large pterosaurs from the Romualdo Formation, Lower Cretaceous, Brazil. *An Acad Bras Cienc* 85: 113-135.
- KELLNER AWA, HOLGADO B, GRILLO O, PRETTO FA, KERBER L, PINHEIRO FL & MÜLLER RT. 2022. Reassessment of *Faxinalipterus minimus*, a purported Triassic pterosaur from southern Brazil with the description of a new taxon. *PeerJ* 10: e13276.
- KELLNER AWA, SCHOBENHAUS C, CAMPOS DA, QUEIROZ ET, WINGE M & BERBERT-BORN MLC. 2002. Membro Romualdo da Formação Santana, Chapada do Araripe, CE. Um dos mais importantes depósitos fossilíferos do Cretáceo brasileiro. *Sítios Geol Paleontol Bras* 1: 21-130.
- KELLNER AWA & TOMIDA Y. 2000. Description of a new species of Anhangueridae (Pterodactyloidea) with comments on the pterosaur fauna from the Santana Formation (Aptian-Albian), northeastern Brazil. *Natl Sci Mus Monogr* 17: 1-137.
- KELLNER AWA, WEINSCHÜTZ LC, HOLGADO B, BANTIM RA & SAYAO JM. 2019. A new toothless pterosaur (Pterodactyloidea) from Southern Brazil with insights into the paleoecology of a Cretaceous desert. *An Acad Bras Cienc* 91: 1-32. DOI 10.1590/0001-3765201920190768.
- LEAL ME, PÊGAS RV, BONDE N & KELLNER AWA. 2018. Cervical vertebrae of an enigmatic pterosaur from the Crato Formation (Lower Cretaceous, Araripe Basin, NE Brazil). *Geol Soc Lond* 455: 195-208.

- LEITE AM & DO CARMO DA. 2021. Description of the stratotype section and proposal of hypostratotype section of the lower cretaceous Quiricó formation, São Francisco Basin, Brazil. *An Acad Bras Cienc* 93: e20201296. DOI 10.1590/0001-3765202120201296.
- LEITE AM, DO CARMO DA, GONÇALVES LR & XI D. 2024. Biostratigraphy of liminic Ostracoda (Crustacea) from the Quiricó Formation, Lower Cretaceous of the São Francisco Basin, Minas Gerais State, Brazil: An approach on paleozoogeographic evolution of Gondwana. *Cretac Res* 158: 1-26.
- LEITE AM, DO CARMO DA, RESS CB, PESSOA M, CAIXETA GM, DENEZINE M & ANTONIETTO LS. 2018. Taxonomy of limnic Ostracoda (Crustacea) from the Quiricó Formation, Lower Cretaceous, São Francisco Basin, Minas Gerais State, Southeast Brazil. *J Paleontol* 92: 661-680.
- LEONARDI G & BORGOMANERO G. 1985. *Cearadactylus atrox* nov. gen., nov. sp. novo Pterosauria (Pterodactyloidea) da Chapada do Araripe, Ceará, Brasil. *Ser Geo Dep Prod Miner* 27: 75-80.
- LINDOSO RM, ELIAS FA, MEDEIROS MA, BARROS SANTOS RA & PEREIRA AA. 2011. Pterosaur teeth from the Alcântara Formation, Cretaceous of Brazil. In *Dinosaurios y Paleontología desde América Latina. Proc III Congr Latinoam Paleontol Vertebr Ediunc Univ Nac Cuyo* 171-177.
- LONGRICH NR, MARTILL DM & ANDRES B. 2018. Late Maastrichtian pterosaurs from North Africa and mass extinction of Pterosauria at the Cretaceous- Paleogene boundary. *PLoS Biol* 16: e1002627.
- LÜ J, HANYONG PU, XU L, YANHUA WU & XUEFANG WEI. 2012. Largest toothed pterosaur skull from the Early Cretaceous Yixian Formation of Western Liaoning, China, with comments on the family Boreopteridae. *Acta Geol Sin-Engl* 86: 287-293.
- MACHADO MS. 2004. Análise da Paleobiota do Grupo Areado, Cretáceo da Bacia Sanfranciscana e sua correlação com outras bacias sedimentares, Tese de Mestrado, Universidade Estadual do Rio de Janeiro, 58 p. (Unpublished).
- MADER BJ & KELLNER AWA. 1999. A new anhanguerid pterosaur from the Cretaceous of Morocco. *Museo Nacional. (Nova Série), Geologia* 45: 1-11.
- MAISEY JG. 1991. *Santana Fossils: an illustrated atlas*. Neptune: TFH Publications Inc., 459 p.
- MANZIG PC, KELLNER AWA, WEINSCHÜTZ LC, FRAGOSO CE, VEGA CS, GUIMARÃES GB & MOURA CC. 2014. Discovery of a rare pterosaur bone bed in a

-
- Cretaceous desert with insights on ontogeny and behavior of flying reptiles. PLoS ONE 9: e100005.
- MARTILL DM. 2007. The age of the Cretaceous Santana Formation fossil Konservat Lagerstätten of northeast Brazil: a historical review and an appraisal of the biochronostratigraphic utility of its palaeobiota. Cretac Res 28: 895-920.
- MARTILL DM. 2011. A new pterodactyloid pterosaur from the Santana Formation (Cretaceous) of Brazil. Cretac Res 32: 236-243.
- MARTILL DM, IBRAHIM N & BOUAZIZ S. 2018. A giant pterosaur in the Early Cretaceous (Albian) of Tunisia. J Afr Earth Sci 147: 331-337.
- MARTILL DM & SMITH RE 2024. Cretaceous pterosaur history, diversity and extinction. Geol Soc Lond Spec Publ 544: 501-524.
- MAWSON J & WOODWARD AS. 1907. On the Cretaceous formation of Bahia (Brazil) and on vertebrate fossils collected therein. Q J Geol Soc 63: 1-128.
- PÊGAS RV. 2024. A taxonomic note on the tapejarid pterosaurs from the Pterosaur Graveyard site (Caiuá Group,? Early Cretaceous of Southern Brazil): evidence for the presence of two species. Hist Biol, 1–22.
- PÊGAS RV, HOLGADO B & LEAL MEC. 2019. On Targaryendraco wiedenrothi gen. nov. (Pterodactyloidea, Pteranodontoidea, Lanceodontia) and recognition of a new cosmopolitan lineage of Cretaceous toothed pterodactyloids. Hist Biol 33: 1266-1280.
- PÊGAS RV, LEAL MEC & KELLNER AWA. 2016. A basal tapejarine (Pterosauria; Pterodactyloidea; Tapejaridae) from the Crato Formation, Early Cretaceous of Brazil. PLoS ONE 11: e0162692.
- PENTLAND AH & POROPAT SF. 2023. A review of the Jurassic and Cretaceous Gondwanan pterosaur record. Gondwana Res 119: 341-383.
- PINHEIRO FL & RODRIGUES T. 2017. Anhanguera taxonomy revisited: is our understanding of Santana Group pterosaur diversity biased by poor biological and stratigraphic control. PeerJ5: e3285.
- PINHEIRO FL & SCHULTZ CL. 2012. An unusual pterosaur specimen (Pterodactyloidea, Azhdarchoidea) from the Early Cretaceous Romualdo Formation of Brazil, and the evolution of the pterodactyloid palate. PLoS ONE 7: e50088.
- PRICE LI. 1971. A presença de Pterosauria no Cretáceo Inferior da Chapada do Araripe, Brasil. An Acad Bras Cienc 43(Suppl.): 451-461.
- RIBEIRO AC, BOCKMANN FA & POYATO-ARIZA FJ. 2022. *Francischanos*, a replacement genus for *Dastilbe moraesi* Silva-Santos, 1955, from the Quirico
-

-
- Formation, Lower Cretaceous of the Sanfranciscana basin, Brazil (Ostariophysis: Gonorynchiformes). *Cretac Res* 135: 105-212.
- RIBEIRO AC, POYATO-ARIZA FJ, BOCKMANN FA & CARVALHO MRD. 2018. Phylogenetic relationships of Chanidae (Teleostei: Gonorynchiformes) as impacted by *Dastilbe moraesi*, from the Sanfranciscana basin, Early Cretaceous of Brazil. *Neotrop Ichthyol* 16: 1-12.
- RODRIGUES T & KELLNER AWA. 2010. Note on the pterosaur material described by Woodward from the Recôncavo Basin, Lower Cretaceous, Brazil. *Rev Bras Paleontol* 13: 159-164.
- ROSSETTI DF. 2001. Arquitetura deposicional da Bacia de São Luís-Grajaú. O Cretáceo na Bacia de São Luís-Grajaú, p. 31-46.
- ROSSETTI DF, PAZ-JACKSON DS & GÓES, AM. 2004. Facies analysis of the Codó Formation (late Aptian) in the Grajaú area, Southern São Luís-Grajaú Basin. *An Acad Bras Cienc* 76: 791-806. DOI 10.1590/S0001-37652004000400012.
- ROSSETTI DF & TRUCKENBRODT W. 1997. Revisão estratigráfica para os depósitos do Albiano-Terciário Inferior (?) na bacia de São Luís, Maranhão. *Bol Mus Para Emílio Goeldi, Sér Ciênc Terra* 9: 29-41.
- SAYÃO JM & KELLNER AWA. 2006. Novo esqueleto parcial de pterossauro (Pterodactyloidea, Tapejaridae) do Membro Crato (Aptiano), Formação Santana, Bacia do Araripe, nordeste do Brasil. *Estud Geol* 16: 1-16.
- SCOTese CR. 2014. Atlas of Early Cretaceous paleogeographic maps. *Paleomap atlas for ArcGis* 2: 23-31.
- SGARBI GNC, SGARBI PDA, CAMPOS JEG, DARDENNE MA & PENHA UC. 2001. Bacia Sanfranciscana: o registro Fanerozoico da Bacia do São Francisco. *Bacia do São Francisco: Geol Rec Nat, Belo Horizonte, SBG/MG* p. 93-138.
- SILVA-SANTOS R. 1955. Descrição dos peixes fósseis. Ocorrência de folhelho fossilífero cretácico no Município de Presidente Olegário, Minas Gerais. *Bol Div Geol Miner, DNPM* 155: 17-27.
- SANTOS RS. 1985. *Laeliichthys ancestralis*, novo gênero e espécies de Osteoglossiformes do Aptiano da Formação Areado, estado de Minas Gerais, Brasil. In: Campos DA, Ferreira CS, Brito IM & Viana CF (eds). *Paleontol Estratigr, Colet Trab Paleontol Brasília: DNPM* 27: 161-167.

- SMITH JB, VANN DR & DODSON P. 2005. Dental morphology and variation in theropod dinosaurs: implications for the taxonomic identification of isolated teeth. *The Anat Rec Part A* 285: 699-736.
- SWEETMAN SC & MARTILL DM 2010. Pterosaurs of the Wessex Formation (Early Cretaceous, Barremian) of the Isle of Wight, southern England: a review with new data. *J Iber Geol* 36: 225-242.
- UNWIN DM. 2003. On the phylogeny and evolutionary history of pterosaurs. *Geol Soc Lond Spec Publ* 217:139-190.
- UPCHURCH P, BARRETT PM & DODSON P. 2004. Sauropoda. In: WEISHAMPEL DB, DODSON P & OSMÓLSKA H (Eds), *The Dinosauria*, Berkeley and Los Angeles: Univ Calif Press, p. 259-322.
- VELDMEIJER AJ. 2003. Description of *Coloborhynchus spielbergi* sp. nov. (Pterodactyloidea) from the Albian (Lower Cretaceous) of Brazil. *Scr Geol* 125: 35-106.
- VELDMEIJER AJ, MEIJER JMH & SIGNORE M. 2009. Description of pterosaurian (Pterodactyloidea: Anhangueridae, *Brasileodactylus*) remains from the Lower Cretaceous of Brazil. *Deinsea* 13: 9-40.
- VILA NOVA BC, SARAIVA AA, MOREIRA JK & SAYAO JM. 2011. Controlled excavations in the Romualdo Formation Lagerstätte (Araripe basin, Brazil) and pterosaur diversity: Remarks based on new findings. *Palaios* 26: 173-179.
- WANG X, KELLNER AWA, JIANG S & CHENG X. 2012. New toothed flying reptile from Asia: close similarities between early Cretaceous pterosaur faunas from China and Brazil. *Naturwissenschaften* 99: 249-257.
- WANG X, KELLNER AWA, ZHOU Z & CAMPOS DA. 2007. A new pterosaur (Ctenochasmatidae, Archaeopterodactyloidea) from the lower Cretaceous Yixian Formation of China. *Cretac Res* 28: 245-260.
- WELLNHOFER P. 1977. *Araripedactylus dehmi* nov. gen., nov. sp., ein neuer Flugsaurier aus der Unterkreide von Brasilien: Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontol. *Hist Geol* 17: 157-167.
- WELLNHOFER P. 1985. Neue Pterosaurier aus der Santana Formation (Apt.) der Chapada do Araripe, Brasilien *Palaeontogr Abt A* 187: 105-182.
- WELLNHOFER P & BUFFETAUT E. 1999. Pterosaur remains from the Cretaceous of Morocco. *Palaeontol Z* 73: 133-142.

-
- WERYŃSKI Ł & BŁAŻEJOWSKI B. 2023. Late Jurassic teeth of plesiosauroid origin from the Owadów-Brzezinki Lagerstätte, Central Poland. *PeerJ* 11: e15628.
- WILSON JA. 2002. Sauropod dinosaur phylogeny: critique and cladistic analysis. *Zool J Linn Soc* 136: 215-275.
- WILSON JA & SERENO PC. 1998. Early evolution and higher-level phylogeny of sauropod dinosaurs. *J Vertebr Paleontol* 18: 1-79.
- WU WH, ZHOU CF & ANDRES B. 2017. The toothless pterosaur *Jidapterus edentus* (Pterodactyloidea: Azhdarchoidea) from the Early Cretaceous Jehol Biota and its paleoecological implications. *PLoS ONE* 12: e0185486.
- YOUNG CC. 1964. On a new pterosaurian from Sinkiang, China. *Vertebr Palasiat* 8: 221-256.
- ZAHER H, POL D, CARVALHO AB, NASCIMENTO PM, RICCOMINI C, LARSON P & CAMPOS DA. 2011. A complete skull of an Early Cretaceous sauropod and the evolution of advanced titanosaurs. *PLoS ONE* 6: e16663.
- ZAHER H, POL D, NAVARRO BA, DELCOURT R & CARVALHO AB. 2020. An Early Cretaceous theropod dinosaur from Brazil sheds light on the cranial evolution of the Abelisauridae. *Comptes Rendus Palevol* 19: 101-115.
- ZALÁN PV & ROMEIRO-SILVA PC. 2007. Bacia do São Francisco. *Bol Geociênc PETROBRÁS* 15: 561-571.