



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ**  
CENTRO DE CIÊNCIAS  
DEPARTAMENTO DE GEOLOGIA  
Programa de Pós-graduação em Geologia

# **NOVO ANURO DO MEMBRO CRATO (APTIANO) DA FORMAÇÃO SANTANA, BACIA DO ARARIPE**

**KARLA JANAÍSA GONÇALVES LEITE**

Fortaleza  
2013



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ**  
CENTRO DE CIÊNCIAS  
DEPARTAMENTO DE GEOLOGIA  
Programa de Pós-graduação em Geologia

# **NOVO ANURO DO MEMBRO CRATO (APTIANO) DA FORMAÇÃO SANTANA, BACIA DO ARARIPE**

**KARLA JANAÍSA GONÇALVES LEITE**

**Orientadora: Prof<sup>a</sup> Dr<sup>a</sup> Maria Helena Hessel**

Dissertação submetida à Coordenação do  
Curso de Pós-graduação em Geologia da  
Universidade Federal do Ceará, como requisito  
parcial para a obtenção do  
grau de Mestre em Geologia

Fortaleza  
2013

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação  
Universidade Federal do Ceará  
Biblioteca de Ciências e Tecnologia

- 
- L553n Leite, Karla Janaína Gonçalves.  
Novo anuro do membro crato (aptiano) da formação santana, Bacia do Araripe / Karla Janaína Gonçalves Leite. – 2013.  
76 f. : il. color., enc. ; 30 cm.
- Dissertação (mestrado) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências, Departamento de Geologia, Programa de Pós-Graduação em Geologia, Fortaleza, 2013.  
Orientação: Prof<sup>ª</sup> Dr<sup>ª</sup> Maria Helena Ribeiro Hessel.  
Co-Orientação: Prof<sup>ª</sup> Dr<sup>ª</sup> Maria Eduarda Santos de Castro Leal
1. Cretáceo. 2. Calcários laminados. 3. Membro Crato. I. Título.

KARLA JANAÍSA GONÇALVES LEITE

**NOVO ANURO DO MEMBRO CRATO (APTIANO)  
DA FORMAÇÃO SANTANA, BACIA DO ARARIPE**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Geologia da Universidade Federal do Ceará, orientada pela Profa. Dra. Maria Helena Hessel, como preenchimento parcial dos requisitos para a obtenção do grau de Mestre em Geologia na área de concentração Geologia Regional, Geodinâmica e Recursos Minerais

Data de aprovação 10/10/2013

---

Profa. Dra. Maria Eduarda Santos de Castro Leal (UERJ)

---

Prof. Dr. Marcio Mendes (UFC)

---

Profa. Dra. Maria Helena Ribeiro Hessel (UFC)

# SUMÁRIO

**Resumo**  
**Abstract**  
**Agradecimentos**

<b>1. INTRODUÇÃO</b>	9
1.1. Geologia da Bacia do Araripe	9
1.2. Paleobiogeografia mesozoica do Gondwana Ocidental	15
1.3. Morfologia e taxonomia dos anuros	17
1.4. Filogenia de anfíbios	28
1.5. Anuros mesozoicos do Gondwana Ocidental	32
1.6. História dos anuros fósseis do Brasil	36
1.7. Anuros da Bacia do Araripe	39
<b>2. OBJETIVOS</b>	47
<b>3. MATERIAL E MÉTODOS</b>	48
3.1. Localização da área	48
3.2. Procedimentos	49
<b>4. SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA</b>	50
<b>5. CONSIDERAÇÕES FINAIS</b>	61
5.1. Considerações paleoecológicas	63
5.2. Considerações paleobiogeográficas	65
5.3. Considerações filogenéticas	66
<b>6. CONCLUSÕES</b>	67
<b>REFERÊNCIAS</b>	69

## Resumo

No presente estudo são descritos um novo gênero e espécie aptiano de Neobatrachia da família Leptodactylidae, encontrado nos calcários laminados do Membro Crato da Formação Santana, Bacia do Araripe, aflorante no município de Nova Olinda, sul do Ceará, Brasil, preservado com o esqueleto articulado quase completo e restos de tecido mole. Esta nova espécie se caracteriza por possuir maxila estreita com dentes pedicelados; vômer com distinto *torus dentigerus* de seis dentes; nasais separados pelo paraesfenoide; cápsula ótica grande; rádio e ulna mais curtos e robustos do que o úmero; comprimento do fêmur similar ao da tíbio-fíbula; astrágalo e calcâneo fundidos; dígito IV mais longo do que os dígitos III e V; e extremidade distal das falanges terminais ligeiramente encurvadas e nodosas. Tafonomicamente, por ter sido preservado com os membros posteriores flexionadas, o espécime deve ter sido desidratado em ambiente subaéreo antes de ser recoberto por sedimentos quando as águas cobriram as margens do lago onde morreu, tendo sofrido pouca ou nenhuma destruição por organismos necrófagos, e sendo assim depositado para-autóctonamente. Como os atuais Leptodactylidae, deve ter vivido entre a vegetação semi-aquática e marginal de lagos, se alimentando de pequenos insetos e sendo predado por crocodilianos juvenis. Tendo sido registrado apenas no Araripe, nordeste do Brasil, não permite sugerir ainda uma rota ou distribuição paleobiogeográfica e nem confirmar a hipótese do nordeste brasileiro ter sido temporariamente, africano, durante algum período do Cretáceo.

## Abstract

In this study a new Aptian genus and species of Neobatrachia of the Leptodactylidae family are described, found in the laminated limestones of the Crato Member of the Santana Formation, Araripe Basin, that outcrops in Nova Olinda Municipality, south of the Ceará State, Brazil, preserved with the almost complete articulated skeleton and remains of tissue. This new species is characterized for possessing narrow maxilla with pedicelated teeth; vomer with a distinct six teeth *torus dentigerus*; separate nasals for the parasphenoid; large optical capsules; radioulna more shorter and robust than humerus; length of femora similar to the tibiofibula; astragalus and calcaneum fusioned; digit IV more longer than digits III and V; and distal extremity of the terminal phalanges slightly incurvated and knotted. About thaphonomy for having been preserved with the bent legs, the specimen must have been dehydrated in subaerial environment before being recovered by sediments when the waters had covered the lake margins where it died, having suffered little or no destruction for scavengers organisms, being then parautoctonous. Since current Leptodactylidae, must have lived between the semi-aquatic and marginal vegetation lakes, feeding on small insects and and being preyed upon by juvenile crocodilians. Having only been registered in Araripe, northeastern Brazil, does not allow suggest a route or paleobiogeographic distribution, and nor confirm the hypothesis of northeastern Brazil have been temporarily African during some period of the Cretaceous.

## **Agradecimentos**

Sou muito grata à professora Dra. Maria Helena Hessel (UFC), minha orientadora desde o Curso de Especialização em Paleontologia e Geologia Histórica, por toda a dedicação, incentivo, confiança e amizade, além do apoio em diversos eventos científicos que participei durante a realização deste trabalho. À professora Dra. Maria Eduarda Santos de Castro Leal (UERJ) meus sinceros agradecimentos pela ajuda na preparação do material, pelas contribuições no capítulo de livro sobre o tema que faz parte desta dissertação, e pela ótima receptividade durante o período que estive estagiando no Rio de Janeiro. Minha gratidão ao professor Dr. José de Araújo Nogueira Neto (UFC) por todo apoio, incentivo e amizade, assim como sugestões de melhoria do trabalho.

Sou igualmente grata ao professor Dr. Márcio Mendes (UFC) pelas valiosas contribuições no exame de qualificação. Deixo também expresso meus agradecimentos aos professores Dr. Paulo Marques Machado Brito (UERJ) e Dra. Valéria Gallo da Silva (UERJ), por disponibilizarem gentilmente seus equipamentos de estudo durante meu estágio na Universidade Estadual do Rio de Janeiro, e também por sua acolhida e contribuições a este trabalho. Quero ainda agradecer a todos os professores do Programa de Pós-Graduação em Geologia da UFC, com os quais muito aprendi. Também sou grata a todos os funcionários do DEGEO-UFC, em especial ao secretário João Benício Cavalcanti Júnior, por toda ajuda e colaboração em resolver pequenos problemas. Agradeço igualmente e de forma especial ao professor Dr. Christian Westerkamp (UFC) pelas fotos do exemplar descrito, e ao técnico Luiz Melo (UERJ) por contribuir na preparação inicial do exemplar estudado.

Agradeço carinhosamente ao casal de amigos professor Dr. Alexandre Magno Feitosa Sales e M.Sc. Lana Luiza Maia Nogueira, por todo o apoio e incentivo. Minha gratidão a todos os meus amigos, os que torcem de longe e os mais presentes, especialmente Ana Paula de Assis Oliveira Westerkamp, Maria de Jesus Gomes, Joel Pedrosa, Danúzio Leite e Simoni Oliveira, pela cumplicidade, e aos demais colegas do Programa de Pós-graduação em Geologia da UFC, pelo companheirismo. Sou muito grata a Niégela Souza, Francilene Lima e Elenice Ferreira pelo acolhimento e carinho ao chegar a Fortaleza para seguir o curso de mestrado.

Minha gratidão sincera e cordial à minha família pelo carinho e apoio, e em especial aos meus pais, Francisca Francei Gonçalves e João Leite Torquato, por todo amor e dedicação, e que, apesar da distância e da saudade, sempre respeitam e apoiam minhas decisões de vida.

Agradecimentos também são devidos à Coordenação de Apoio à Pesquisa no Ensino Superior (CAPES) pela bolsa de estudos concedida para a realização do mestrado.

Finalmente, sou grata a todos que direta ou indiretamente me auxiliaram e tiveram sua parcela de contribuição na realização deste trabalho.

## 1. INTRODUÇÃO

Os anuros compõem a maioria dos anfíbios recentes, um grupo de animais vertebrados que sempre despertou muito interesse por representar o elo entre a vida dos ambientes aquático e terrestre. Devido à raridade de restos de anuros fossilizados, principalmente no início de sua diversificação no Mesozoico, o achado de cada exemplar se reveste de grande importância, não só para melhor entender sua história geológica e relações filogenéticas, mas principalmente pelas informações de cunho paleoambiental que podem ser deduzidas de sua morfologia. Suas variadas maneiras de adaptação a diferentes nichos ecológicos, especialmente porque sofreram a competição com outros animais terrestres mais desenvolvidos, tornam os anuros excelentes bioindicadores ambientais. Na busca de formas alternativas de sobrevivência, os anuros foram muito bem sucedidos, pois das 5000 espécies de anfíbios conhecidas, mais de 4500 pertencem a este grupo.

A Bacia do Araripe é uma pequena área sedimentar no interior do nordeste brasileiro, onde ocorre uma abundante e bem preservada biota eocretácea, com pteridófitas, gimnospermas, angiospermas, lacertílios e dinossauros terrestres; anfíbios, crocodylomorfos e tartarugas de ambientes transicionais; peixes e crustáceos dulcícolas e salobros; pterossauros e insetos voadores; e formas marinhas, como moluscos, equinodermas, foraminíferos e dinoflagelados. É nos estratos aptianos desta bacia que ocorre a mais diversificada fauna brasileira de anuros.

Pela dificuldade de preservação por ter esqueleto frágil e viver em áreas emersas, a história geológica dos anuros é cheia de lacunas. E na Bacia do Araripe não é diferente, ainda que três espécies já tenham sido descritas. O estudo de um novo espécime eocretáceo da Formação Santana traz novas informações que auxiliam na elucidação de parte da história geológica do Cariri, assim como pode embasar futuras reconstruções paleogeográficas e paleoambientais da porção brasileira do Gondwana Ocidental, sem mencionar as questões filogenéticas que naturalmente envolve.

### 1.1. Geologia da Bacia do Araripe

A Bacia do Araripe, localizada no limite dos Estados do Ceará, Piauí e Pernambuco, entre as coordenadas 38°30' e 40°50'W, e 07°05' e 07°50'S, abrange uma área de aproximadamente 10.000km<sup>2</sup> (Assine, 2007), apresentando uma sequência de rochas predominantemente

mesozoicas (Fig.1). As camadas sedimentares que a compõem são praticamente horizontais, com suave mergulho de 5° para oeste (Brito, 1990).

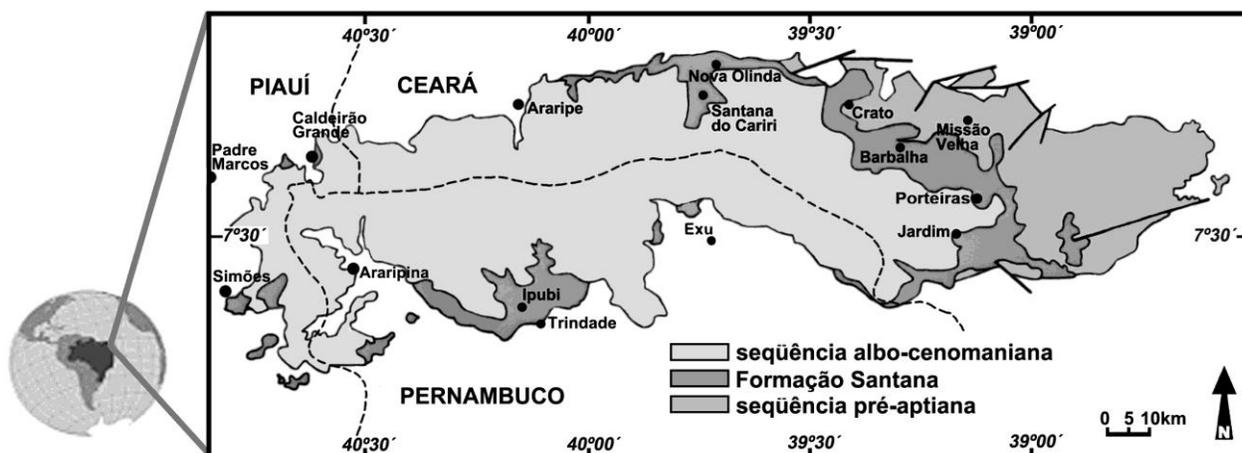


Figura 1. Bacia do Araripe e a porção aflorante da Formação Santana, incluindo o Membro Crato (modificado de Bruno & Hessel, 2006).

É uma bacia *pull-apart*, formada em ambiente distensivo sob compressão subperpendicular ao eixo de distensão, consequência de eventos tectônicos relacionados ao rifteamento do antigo Gondwana Ocidental e subsequente abertura do Atlântico Sul durante o Neojurássico/Eocretáceo (Andrade & Hessel, 2010). A intensa atividade tectônica no continente sulamericano criou depressões possibilitando a formação de pequenos centros de deposição, um dos quais constituem hoje a seqüência sedimentar da Bacia do Araripe, constituída pela superposição de seqüências estratigráficas separadas por hiatos regionais paleontologicamente definidos (Fig.2), que representam o registro sedimentar de três bacias geneticamente distintas e superpostas (Hessel & Freitas, 2009).

A seqüência sedimentar da Bacia do Araripe se inicia com os arenitos médios e grossos da Formação Cariri, que provavelmente representam a continuidade da Formação Jaicós, depositada em sistemas deltaicos a marinho raso durante o Neosiluriano da Bacia do Parnaíba (Hessel & Freitas, 2009). No Neojurássico, esta seqüência é constituída pelas formações Brejo Santo e Missão Velha, similares à deposição de unidades das bacias de Tucano, Jatobá e Recôncavo, com as quais deveria ter alguma ligação, como sugeriu Braun (1966). A Formação Brejo Santo é constituída principalmente por argilitos avermelhados e esverdeados de provável origem continental. A Formação Missão Velha é composta por argilitos e arenitos de médio a conglomeráticos com estratificação cruzada e coloração branca ou amarelada, com restos petrificados de troncos de gimnospermas (Freitas *et al.*, 2009). Esta seqüência é sobreposta por

rochas arenosas ecretáceas da Formação Abaiara, cujo topo é truncado por uma superfície erosional, conhecida como discordância pré-aptiana (Fig.2).

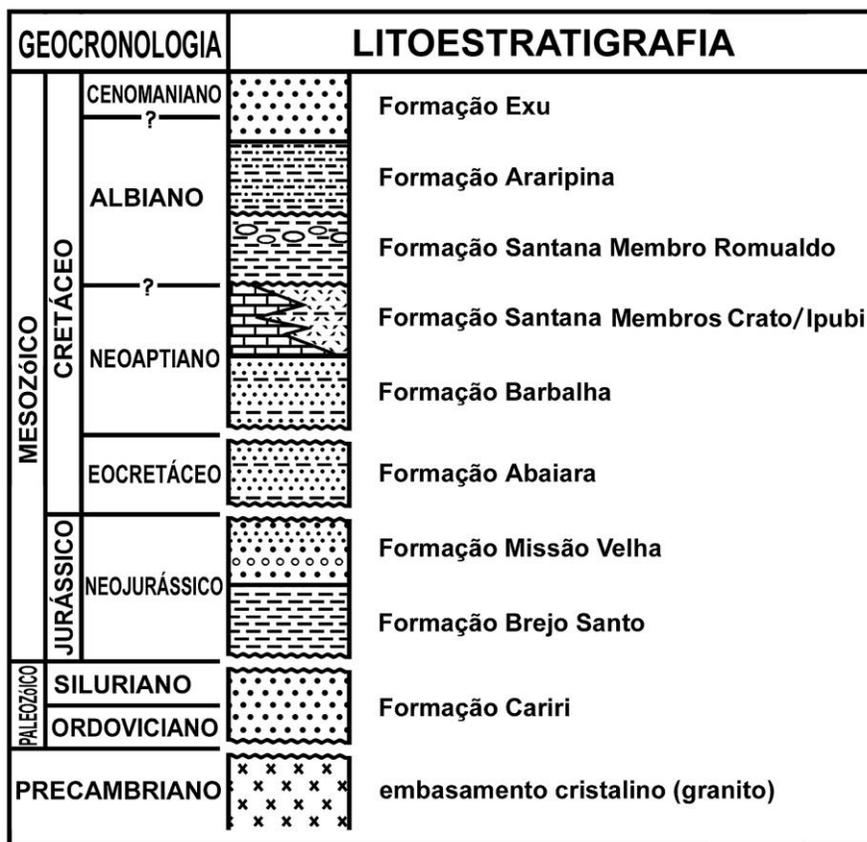


Figura 2. Coluna estratigráfica simplificada da Bacia do Araripe (adaptado de Assine, 2007).

Após este evento, teve início o último ciclo sedimentar, representado pelas formações Barbalha, Santana, Araripina e Exu, de provável idade aptiana-cenomaniana. As planícies aluviais, lagos e lagunas que as formaram parecem ter sido interligadas ao sistema lacustre que depositou a Formação Codó da Bacia do Grajaú, como sugeriu Campos (1964), com a qual a sequência cariri partilha diversas litologias e gêneros de peixes e insetos. A Formação Santana aflora principalmente na porção leste da Bacia do Araripe, sobre os arenitos finos e folhelhos da Formação Barbalha, mas também diretamente sobre o embasamento, na borda da bacia. Compreende os membros Crato, Ipubi e Romualdo, registrando uma extensa sedimentação lacustre que, em certos períodos e aparentemente por razões climáticas, teve a coluna aquosa dos lagos evaporada.

O Membro Crato, de onde provém o exemplar de anuro descrito nesta dissertação, aflora como bancos carbonáticos descontínuos, com espessuras que ultrapassam a 20m. É constituído

predominantemente por calcários laminados, onde ocorre uma flora e fauna taxonomicamente muito diversificadas e excepcionalmente bem preservadas. É caracterizado por um acamadamento rítmico de lâminas escuras e claras, resultado da precipitação autigênica de calcita da coluna de água acima, provavelmente induzida e/ou mediada por atividade pico- e fitoplanctônica (Heimhofer *et al.*, 2010). O registro fossilífero de organismos não-marinhos, como vegetais e anuros, sugere um ambiente de sedimentação lacustre (Neumann, 1999). Evidências litológicas e dados isotópicos de oxigênio e carbono indicam a deposição em um sistema de lagos fechados ou semi-fechados (Heimhofer *et al.*, 2010). Os calcários laminados deste membro não ocorrem na porção oeste da Bacia do Araripe.

O Membro Ipubi, com espessura máxima de 30m, mostra uma sequência de gipsita e anidrita com folhelhos escuros intercalados. A descontinuidade das camadas deste membro, a existência de intercalações de folhelhos betuminosos ricos em fragmentos vegetais carbonizados, peixes e ostracodes não-marinhos, sugerem que não havia uma ampla bacia evaporítica na região, e sim ambientes supramarginais sujeitos a variações do nível do lago sob um clima árido a semi-árido (Silva, 1986). Embora existam diversas ocorrências em toda a bacia, as camadas de gipsita concentram-se, sobretudo, na porção oeste, de Ipubi a Araripina (Pernambuco).

O Membro Romualdo, com estimados 60m de espessura, mostra em sua porção inferior arenitos finos e folhelhos interdigitados (Chagas, 2006). Conforme Assine (2007), esses folhelhos adquirem coloração mais escura em direção ao topo, onde há 20m de folhelhos ricos em matéria orgânica. Neles, há um nível de quase 6m onde ocorrem concreções calcárias de diversas formas e tamanhos, muitas delas contendo restos de peixes, pterossauros e outros animais e plantas. Poucos metros acima há arenitos finos e um nível de quase 1m de espessura com concentração de restos esqueléticos de moluscos e equinoides marinhos, correspondendo, segundo Assine (2007), a uma superfície de inundação máxima. A sequência sedimentar do Membro Romualdo, rica em ostracodes e palinóforos típicos de ambientes mesohalinos (Arai & Coimbra, 1990), representa a deposição em um golfo, enseada ou sistema de lagunas costeiras, com alguma influência marinha nos tempos finais de sua deposição. Este membro parece ter sido depositado em descontinuidade erosiva de curta duração sobre os membros Crato e Ipubi (Andrade & Hessel, 2010). Na parte oeste da bacia, como, por exemplo, na mina Lagoa de Dentro (Araripina), também existem evidências de retrabalhamento, com a presença de delgado nível de paraconglomerados acima dos evaporitos (Silva, 1986).

Finalmente, os arenitos das formações Araripina e Exu representam o ressecamento deste sistema lacustre. Assim, a sequência sedimentar que constitui a atual Bacia do Araripe corresponde a três diferentes episódios de deposição, com padrões de preenchimento e afinidades paleogeográficas distintas, que registram três bacias superpostas no mesmo espaço geográfico, conforme também sugerem as direções de paleocorrentes das diversas unidades (Assine, 1994).

A biota preservada no Membro Crato, de onde provém o exemplar aqui estudado, compreende representantes de vertebrados, invertebrados, vegetais e algas. Na fauna de invertebrados, os artrópodos predominam e, em particular, os insetos, tanto em quantidade quanto em diversidade taxonômica. Cerca de 300 espécies de insetos já foram reconhecidas, pertencentes aos blatópteros, coleópteros, dípteros, efemerópteros, hemípteros, himenópteros, odonatas, etc. Crustáceos decápodos e camarões são raros, assim como ácaros, centopeias, aranhas, escorpiões e outros grupos menos conhecidos de artrópodos (mantoideos, fasmatoideos, anfiesmenópteros, etc.).

Os vertebrados estão representados por peixes, anuros, tartarugas, lagartos, crocodilos, pterossauros, dinossauros e possivelmente aves. A ictiofauna é abundantemente preservada, com nove espécies reconhecidas, mas sendo dominada por *Dastilbe crandalli* Jordan 1910 e *Cladocyclus gardneri* Agassiz 1841. Os anuros são preservados quase completos e articulados (Leal *et al.*, 2007). As tartarugas são incomuns, todas pertencentes à espécie *Araripemys barreto* Price 1973, com formas adultas e juvenis. Lagartos e crocodilianos são raros. Entre os pterossauros predominam dos tapejarídeos, como *Arturdactylus conandoylei* Frey & Martill 1994, *Lacusovacus magnificens* Witton 2009, *Ludodactylus sibbicki* Frey, Martill & Buchi 2003, *Tupandactylus navigans* Frey, Martill & Buchy 2003, *Tupandactylus imperator* Kellner & Campos 2007 e *Tupuxuara deliradamus* Witton 2008. Fósseis de aves e dinossauros são extremamente raros (Naish *et al.*, 2007; Leite & Hessel, 2011), ainda que plumas isoladas ocorram com certa frequência.

Os vegetais fósseis também se destacam pela abundância, diversidade e excelente preservação. Mohr *et al.* (2007) estimaram que a flora do Membro Crato está composta por cerca de 10% de pteridófitas, 30% de angiospermas e 60% de gimnospermas. As pteridófitas são representadas predominantemente por folhas de *Ruffordia* sp. (Fig.3a), provavelmente um vegetal de pequeno porte que vivia à sombra nas matas marginais de corpos d'água. As angiospermas possuíam formas arbustivas terrestres e outras menores, semi-aquáticas ou aquáticas. Entre estas,

destacam-se *Klitzchophyllites flabellatus* Mohr & Rydin 2002, uma planta emersa (enraizada no fundo d'água, mas com folhas acima dela) composta por eixos trifurcados cada um deles com uma folha flabelada terminal de margens serradas (Fig.3b); *Pluricarpellatia peltata* Mohr, Bernardes de Oliveira & Taylor 2008, um planta relativamente pequena (cerca de 25cm de altura), com folhas flutuantes e rizomas alongados como uma cabeleira, sugerindo serem aquáticas de hábito similar ao dos água-pés atuais que vivem flutuando na coluna d'água, em locais de pouca turbulência (Fig.3c); *Iara iguassu* Fanton, Branco, Dilcher & Bernardes de Oliveira 2006, uma espécie de caule fino e cilíndrico, verticilado, com folhas filamentosas que provavelmente vivia com grande parte submersa na água (Fig.3d); e *Isoetites* sp., com caules curtos e suculentos do tipo colmo, e folhas alongadas (Fig.3e). A palinoflora revela que as gimnospermas habitavam provavelmente áreas mais afastadas da água, ao contrário das angiospermas, cuja maior abundância ocorre perto do corpo aquoso (Neumann, 1999).

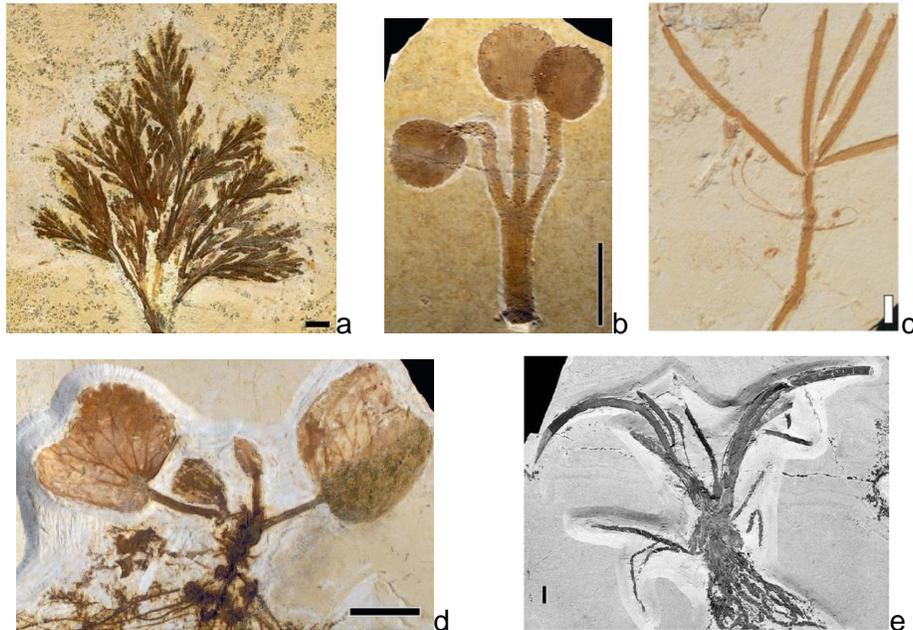


Figura 3: Vegetais aquáticos ou marginais a corpos de água do Membro Crato: a - *Ruffordia* sp.; b - *Klitzchophyllites flabellatus*; c - *Pluricarpellatia peltata*; d - *Iara iguassu*; e - *Isoetites* sp. (Lima, 2011; a barra indica 1cm).

Recentes estudos paleontológicos sobre a paleogeografia gondwânica durante o Jurássico e Cretáceo, mormente sobre a região que envolve o continente africano e o sulamericano, têm sugerido que neste tempo nem sempre as linhas de costa encontravam-se onde hoje temos a margem oeste africana e a costa leste brasileira. Análises sobre dinoflagelados efetuados por Arai *et al.* (2007) e Arai (2009, 2011) indicam que áreas marinhas cortavam o Brasil central de leste a oeste no Aptiano. Maisey (2011), comparando principalmente ictiofaunas dulcícolas e

salobras eocretáceas da América do Sul e África, conclui que a hipótese de um Araripe africano é muito plausível.

## 1.2. Paleobiogeografia mesozoica do Gondwana Ocidental

No Triássico e Eojurássico os continentes estavam reunidos em duas grandes porções, a Laurasia e o Gondwana. No Neojurássico, a porção gondwânica começou a se fragmentar em duas massas continentais: o Gondwana Ocidental, que englobava o norte da África e a América do Sul, e o Gondwana Oriental, reunindo a Antártica, Índia/Madagascar e Austrália (Masters *et al.*, 2006; Fig.3). Segundo Maisey (2011), no Neojurássico-Eocretáceo, a biota de dinossauros, crocodilomorfos notosúquios e celacantos mawsonídeos do nordeste brasileiro era bastante similar a do resto do Gondwana Ocidental, sem evidências de que foi geograficamente isolada como se pensava até a bem pouco tempo atrás.

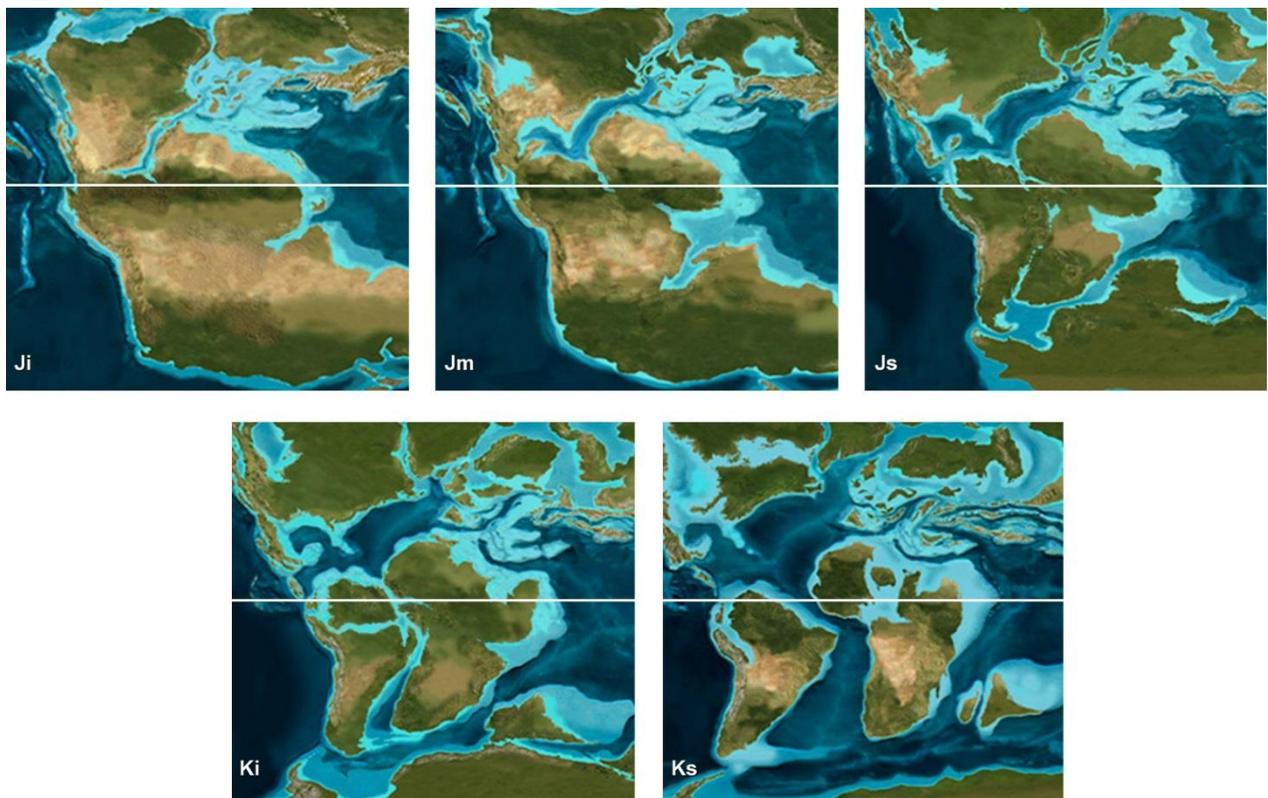


Figura 4. Mapas paleogeográficos do Gondwana no Jurássico e Cretáceo. Ji - Eojurássico; Jm - Mesojurássico; Js - Neojurássico; Ki - Eocretáceo; Ks - Neocretáceo (Scotese, 2001).

No Eocretáceo (Berriasiano-Barremiano), pequenas bacias brasileiras formaram-se ao longo dos três eixos de deformação extensional de um sistema de riftes intracontinentais: Gabão-

Sergipe/Alagoas, Recôncavo-Tucano-Jatobá e Cariri-Potiguar (Matos, 1992; Fig.5). Este último eixo foi tectonicamente abandonado durante o Neobarremiano, e os demais se tornaram inoperantes logo depois, no Eoaptiano (Maisey, 2011). Cada um destes eventos microtectônicos modelou feições topográficas locais que proporcionaram um isolamento geográfico regional para a biota terrestre e dulcícola, antes com diversidade bem mais homogênea (Maisey, 2000).

Evidências baseadas em microfósseis planctônicos, como dinoflagelados, foraminíferos e rádiolários, sugerem que estreitos mares epicontinentais formaram-se durante o Aptiano ao longo dos eixos Recôncavo-Tucano-Jatobá e Cariri-Potiguar (Araiet *al.*, 2007), antes da completa separação de continentes ao longo do eixo Gabão-Sergipe/Alagoas. Neste contexto, as margens leste do Brasil e oeste da África deveriam ter sido bastante diferentes das atuais, com partes do atual nordeste brasileiro unidas ao continente africano. Deste modo, embora hoje o nordeste do Brasil seja geograficamente parte da América do Sul, sua biota pré-albiana parece ter sido inicialmente gondwânica e depois africana, como afirmou Maisey (2011). Uma grande área do norte da América do Sul pode ter sido temporariamente isolada do resto do Gondwana Ocidental por mares epicontinentais que cortavam de leste-oeste o Brasil central (Arai, 2009). Esta situação paleogeográfica poderia explicar também certas similaridades observadas por Moody & Maisey (1994) entre os peixes marinhos eocretáceos encontrados no nordeste do Brasil, Venezuela, Colômbia e Marrocos.



Figura 5. Mapa paleogeográfico do Gondwana Ocidental no Aptiano, com indicação da ocorrência de dinoflagelados marinhos (Arai, 2011).

No Cenomaniano, o eixo Gabão-Sergipe/Alagoas propiciou a formação de um mar epicontinental que conectava o Atlântico Central e Sul (Arai, 2009), formando nova barreira geográfica à dispersão dos organismos continentais do Gondwana Ocidental. Este mar deve ter efetivamente separado o nordeste do Brasil e norte da África do resto da América do Sul. O aumento global e

progressivo do nível do mar, iniciado no Aptiano, e que resultou no afogamento generalizado das margens continentais sulatlânticas no Cenomaniano e Turoniano, também colaborou para a formação destes mares rasos interiores no continente gondwânico, inclusive na África, onde se estabeleceu um mar epicontinental transsahariano, ocupando o vale do Benue e estendendo para nordeste até o delta do Níger (Petters, 1978).

### 1.3. Morfologia e taxonomia dos anuros

Os anuros atuais ocorrem em todos os continentes, à exceção da Antártida, devido as suas gélidas condições climáticas e constituem o grupo mais numeroso e diversificado dos lissanfíbios, táxon que reúne os sapos, as rãs e as pererecas. Os sapos possuem a pele rugosa e os membros posteriores mais curtos do que os demais anuros, bem como uma concentração de glândulas de veneno nas laterais da cabeça. As rãs são animais de pele quase lisa e geralmente têm membranas bem desenvolvidas nos membros posteriores (para natação). As pererecas também possuem a pele lisa e membros anteriores bastante desenvolvidos, mas estes são adaptados a grandes saltos e à firme adesão nas mais diversas superfícies, com expansões em forma de disco na ponta dos dedos. Atualmente os representantes dos anuros possuem entre 35cm (a rã africana *Rana goliath* Boulenger 1906) e 10mm de tamanho (*Eleutherodactylus iberia* Estrada & Hedges 1996; Deullman & Trueb, 1994).

Os Anura apresentam em seu ciclo de vida duas fases bem distintas (Fig.6): uma na água (larvas ou girinos) e outra na terra (adulto). Por questões fisiológicas e reprodutivas, habitam, na fase adulta, áreas alagadas ou próximas da água, pois têm dificuldade de retenção de água quando expostos às altas temperaturas ou ambientes de baixa umidade (Deullman & Trueb, 1994). Os anuros apresentam cores variadas e um cochar característico para cada espécie, emitido apenas pelos machos, que assim atraem as fêmeas para a reprodução. Algumas espécies possuem cuidado parental de ovos e/ou girinos. Os anuros sofrem predação por muitos outros animais, seja na fase de ovo ou larva, seja na fase juvenil ou adulta. Os principais predadores na fase de ovo ou larvas são insetos aquáticos e peixes, enquanto que os jovens e adultos são alimento de aves, serpentes, lagartos, outros anfíbios e pequenos mamíferos (Deullman & Trueb, 1994; Hofrichter, 2000; Halliday & Adeler, 2002).

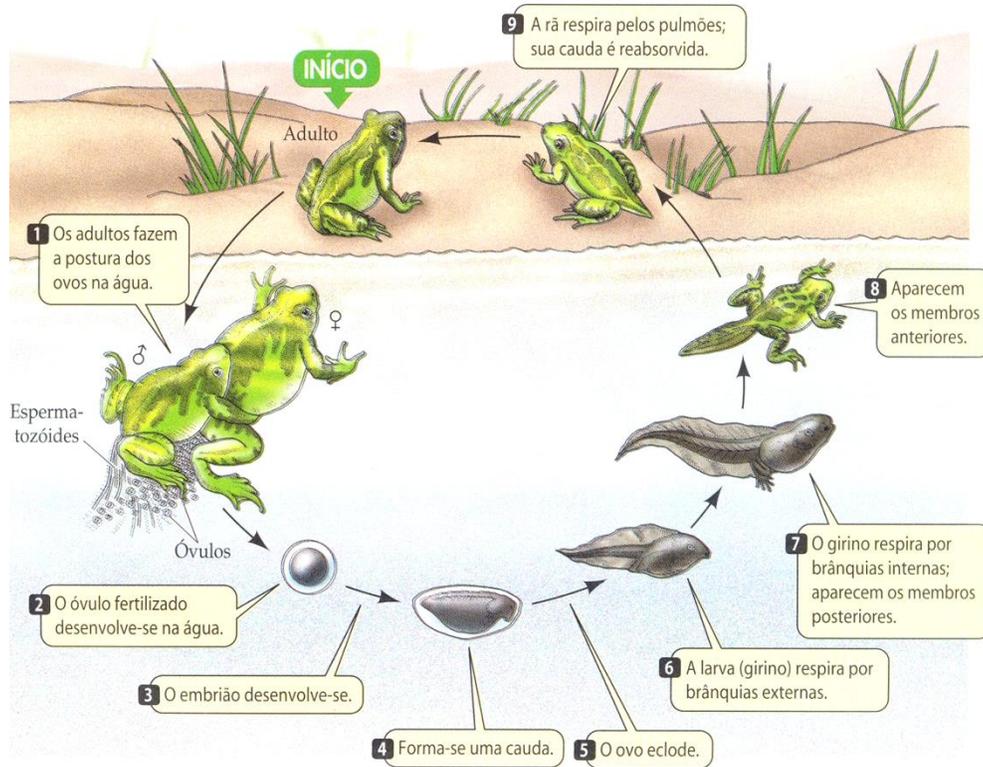


Figura 6. Esquema ilustrativo e simplificado do ciclo de vida dos anuros (Purves *et al.*, 2002).

Os Anura produzem secreções na pele, quase sempre tóxicas, constituídas de alcaloides. Respiram pelos pulmões e pele, vivendo em ambientes aquosos que mantêm sua pele sempre úmida, o que favorece as trocas gasosas. A pele dos anuros se caracteriza por ser fina, flexível e resistente, com muitos vasos sanguíneos e glândulas, pois também absorvem água através dela.

Os anuros possuem um esqueleto altamente modificado devido seu modo de locomoção saltatorial. Osteologicamente apresentam uma série de características relacionadas à locomoção por saltos, como ossos finos e leves. Em relação à maioria dos tetrápodes, os anuros possuem um baixo número de vértebras e um crânio muito fenestrado, com ausência de muitos ossos do teto craniano (Fig.7). As vértebras caudais foram substituídas por uma estrutura rígida denominada uróstilo (Fig.8). Tanto os membros anteriores como os posteriores apresentam seus ossos frequentemente fundidos. Combinações de estruturas morfológicas, mecanismos fisiológicos e respostas comportamentais permitem sua adaptação aos mais variados ambientes, em geral próximos a águas doces.

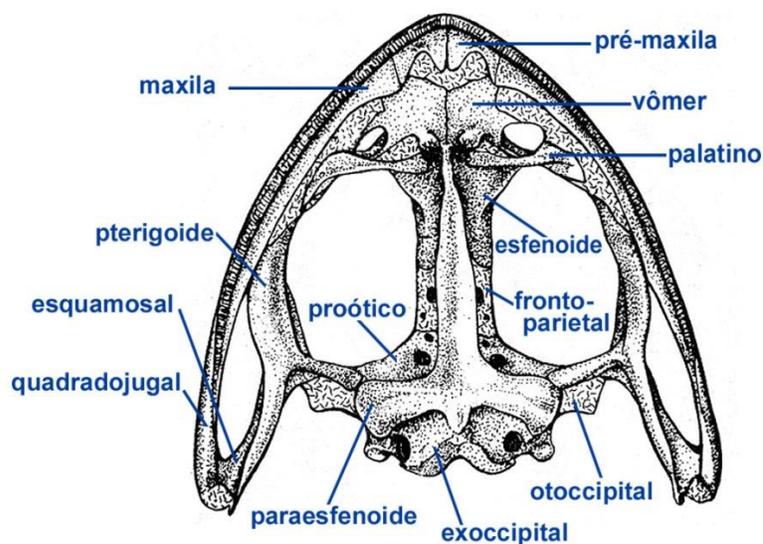


Figura 7. Esqueleto do crânio de um anuro hipotético em vista ventral (modificado de Romer & Parsons, 1985).

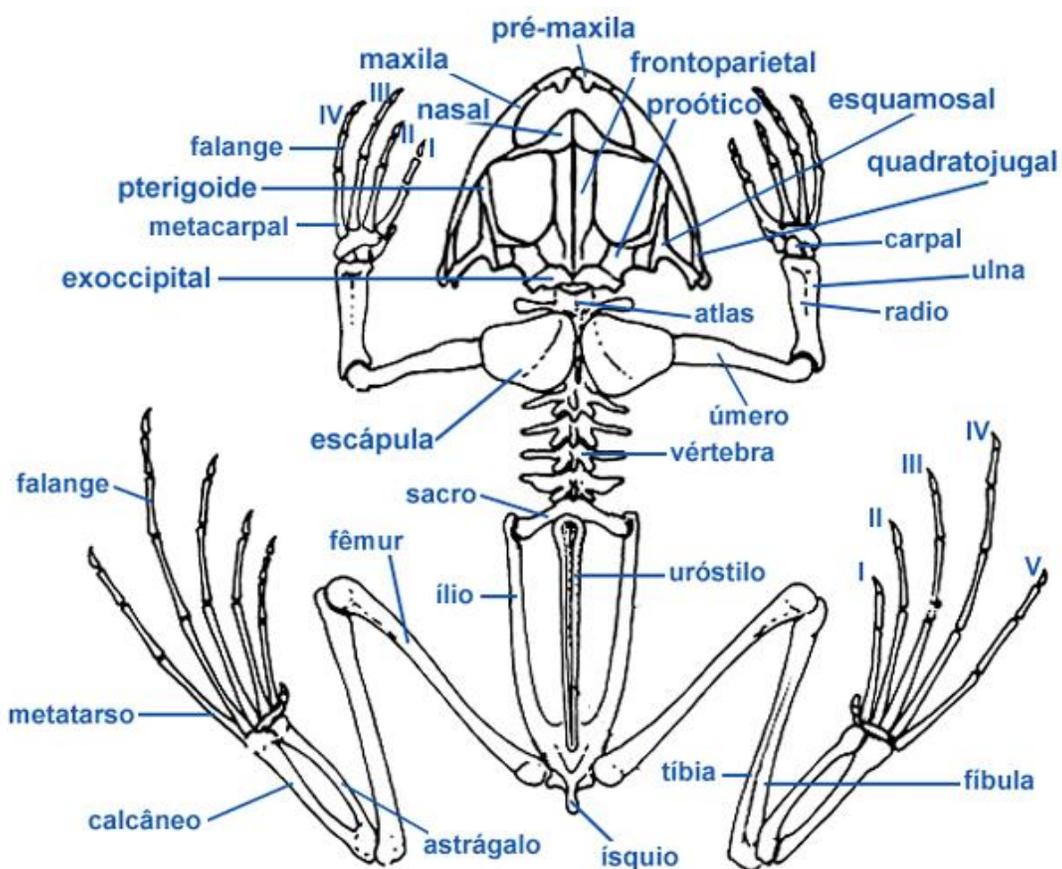


Figura 8. Esqueleto do corpo de um anuro hipotético em vista dorsal (modificado de Pough *et al.*, 2008).

Por possuírem um esqueleto pequeno e frágil, sua preservação como fósseis é incomum. Entretanto, como os anuros vivem em diversos ambientes, inclusive no meio aquático, isto pode favorecer sua fossilização. Quase todos os anfíbios fósseis, incluindo os anuros, ocorrem em sedimentos tipicamente continentais, especialmente nos de origem dulceaquícola (Bedani *et al.*, 2006). O processo de preservação mais comumente encontrado é o da substituição mineralógica de seus ossos. Neste processo, também conhecido como petrificação, ocorre a substituição de moléculas de origem orgânica por moléculas inorgânicas do meio sedimentar. Conforme o mineral que substitui, pode-se ter silicificação, calcificação, piritização, *etc.* Por vezes observa-se a incrustação de sílica, carbonato de cálcio ou pirita sobre a superfície externa do fóssil, ou a adição de novos elementos minerais nos poros dos ossos, processo conhecido como permineralização. Bem menos frequente é a preservação de partes moles, em geral como uma película mais escurecida na matriz consolidada.

Os anuros vivem próximo a ambientes úmidos, o que significa que são preservados em sedimentos de granulação muito fina, como os calcários micríticos depositados em ambientes rasos, calmos e pouco salinos, que oferecem condições bastante favoráveis a preservação. Por outro lado, para que tenham seus restos fossilizados, os anuros devem ser soterrados após a morte perto do local onde viviam, pois sua frágil estrutura óssea não suportaria o transporte por longas distâncias, o que provocaria sua fragmentação. Assim, apesar de serem organismos com esqueletos de ossos finos que vivem em ambientes continentais, duas condições pouco favoráveis à fossilização, se caírem num ambiente calmo, com alta taxa de sedimentação, teriam boas chances de serem preservados, como demonstra seu registro fossilífero, onde a grande maioria dos espécimes se encontra com ossos articulados (Leite *et al.*, 2011).

Apesar dos muitos estudos, a atual classificação dos anuros continua refletindo parcialmente um conservacionismo e uma preocupação tradicional em agrupar por similaridades gerais subjetivas. Assim, as relações filogenéticas entre as rãs ainda se encontram com muitas propostas conflituosas baseadas em assertivas pouco comprovadas. Segundo Frost *et al.* (2006), a atual taxonomia dos anuros é baseada em uma amostragem relativamente pequena de espécies e, em muitos casos, em caracteres morfológicos supergeneralizados e refundidos através de revisões da literatura. Esta generalizada falta de detalhes para entender as relações entre os anuros tem sido exacerbada pela explosiva descoberta de novas espécies nos últimos 20 anos.

Atualmente são reconhecidas 39 famílias de anuros (Deullman & Trueb, 1994), das quais apenas quatorze possuem representantes fósseis. Estas famílias têm suas principais feições a seguir

sintetizadas, com base nos trabalhos de Deullman & Trueb (1994) e Sanchiz (1998). Uma única família é extinta, e bastante recentemente: os †Palaeobatrachidae Cope 1865 (Fig.9). Seus representantes, de cerca de 120mm, se caracterizam por possuir de sete a oitovértebras pré-sacrais com arcos neurais imbricados (sendo as duas últimas fundidas), cintura peitoral arciferal, maxila e pré-maxila dentadas, dois tarsais e uma falange extra no quinto dedo do pé. Possui representantes fósseis somente na Europa como os gêneros *Neusibatrachus* Seiffert 1972 (Eocretáceo da Espanha), *Albionbatrachus* Meszoely, Spinar & Ford 1984 (Paleogeno da Islândia), *Neusibatrachus*, *Lithobatrachus* Parker 1929 e *Palaeobatrachus* Tschudi 1838 (Terciário do oeste europeu) e *Pliobatrachus* Fejérváry 1917 (Pleistoceno da Alemanha).

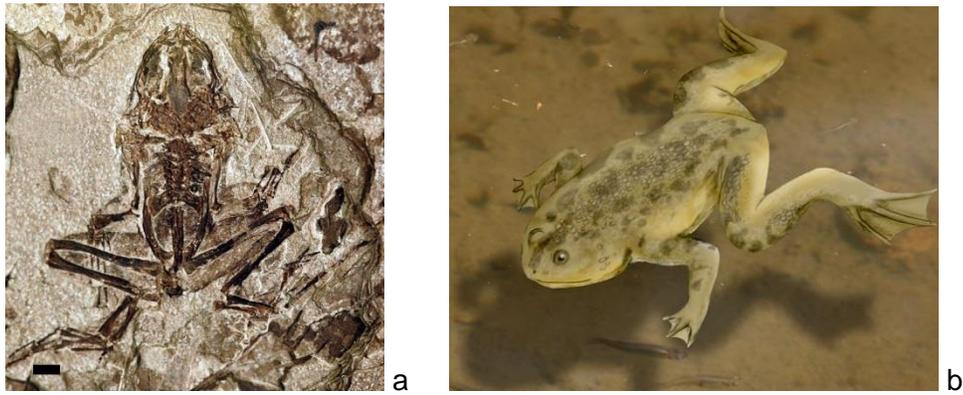


Figura 9. Representante da família †Palaeobatrachidae: a - *Palaeobatrachus grandipes* (Giebel 1851); b - reconstrução do gênero (barra representa 5mm; <http://commons.wikimedia.org>).

A família Leiopelmatidae Mivart 1869 (Fig.10), hoje com pequenos (cerca de 55mm) representantes encontrados no centro-oeste da América do Norte e Nova Zelândia, mostram como feições diagnósticas de seu esqueleto a presença de nove vértebras pré-sacrais com cartilagem intervertebral e arcos neurais não imbricados, sendo as vértebras pré-sacrais I e II não fundidas, maxila e pré-maxila dentadas; astrágalo e calcâneo fundidos somente nas suas extremidades e três dedos tarsais. As formas fósseis podem atingir tamanhos maiores (até 15cm), ocorrendo no Jurássico da Patagônia argentina (gêneros *Notobatrachus* Reig 1957 e *Vieraella* Reig 1961) e no Eopleistoceno da Nova Zelândia (*Leiopelma* Fitzinger 1861).



Figura 10. Representante atual da família Leiopelmatidae: *Leiopelma hochstetteri* Fitzinger 1861 (Whitfield, 1998).

A família Discoglossidae Günther 1858 (Fig.11) atualmente encontra-se amplamente distribuída, sendo registrada em diversas áreas da Europa, Turquia, Israel e Síria, no norte da África, oeste da Rússia, na China, Vietnã, Coreia, Filipinas e Borneo. Com tamanho variando entre 4 ou 5cm, se caracterizam por apresentar oito vértebras pré-sacrais com arcos neurais imbricados, vértebras pré-sacrais II e IV com costelas livres, maxila e pré-maxila dentadas, mas ossos palatinos ausentes. Tem ampla distribuição temporal, com representantes já no início do Cretáceo: Espanha (*Eodiscoglossus* Villada 1957), Marrocos (*Enneabatrachus* Evans & Milner 1993), Mongólia e Uzbequistão (*Gobiates* Spinar & Tatarinov 1986 e †*Callobatrachus* Gao & Wang 1999) e Estados Unidos (*Scotiophryne* Estés 1969). No Neocretáceo dois gêneros são conhecidos na América do Norte: *Gobiates* e *Paradiscoglossus* Estés & Sanchíz 1982. No Paleogeno, foram registrados na França (*Prodiscoglossus* Friant 1944) e Estados Unidos (*Scotiophryne* Estés 1969) e no Neogeno na Europa (*Bombina* Oken 1816, *Latonia* Meyer 1843, *Pelophilus* Tschudi 1838 e *Discoglossus* Otto 1837). No Pleistoceno, estão registrados na Hungria (*Baranophrys* Kretzoi 1956 e *Spondylophryne* Kretzoi 1956) e nas ilhas Baleares (*Aytes* Wagler 1829).



Figura 11. Representante atual da família Discoglossidae: *Alytes obstetricans* Laurenti 1768 (Whitfield, 1998).

A família Pipidae Gray 1825 (Fig.12) na atualidade possui espécimes ao leste dos Andes, Panamá e África subsahariana, com tamanho variável entre 44 e 171mm. Caracterizam-se por possuir de seis a oito vértebras pré-sacrais com arcos neurais imbricados, vértebra pré-sacral VIII geralmente fundida, anel cricoide completo, astrágalo e calcâneo apenas fundidos nas extremidades, dois tarsais, sem ossos palatinos e parahióide, sendo os únicos anuros sem língua. É representada por fósseis meridionais ao mar de Thetis, de várias idades: do Eocretáceo da Argentina (†*Saltenia* Reig 1959) e Níger (*Xenopus* Wagler 1827); do Neocretáceo de Israel (†*Thoraciliacus* Nevo 1968, †*Cordicephalus* Nevo 1968 e †*Shomronella* Estés, Spinar & Nevo 1978), da Argentina (*Avitabatrachus* Báez, Trueb & Calvo 2000) e África do Sul (*Vulcanobatrachus* Trueb, Ross & Smith 2005), do Paleogeno do Brasil, Argentina, Líbia (*Xenopus*) e África do Sul (†*Eoxenopoides* Haughton 1931) e do Neogeno do Marrocos e África do Sul (*Xenopus*).



Figura 12. Representante atual da família Pipidae: *Xenopus laevis* Daudin 1802 (Whitfield, 1998).

A família Pelobatidae Bonaparte 1850 (Fig.13) encontra-se representada atualmente por espécies do leste do Paquistão, oeste da China, ilhas Sonda e Filipinas, da Europa, oeste da Ásia e norte da África, e do sul da América do Norte e México. Variam de 85mm a 125mm, se caracterizando por oito vértebras pré-sacrais com arcos neurais imbricados e discos intervertebrais ossificados, costelas ausentes; ossos palatinos por vezes fundidos a elementos adjacentes, e maxila e pré-maxila dentadas. Tem representantes fósseis em camadas neocretáceas do Uzbequistão (*†Aralobatrachus* Nessov 1981) e Mongólia (*†Eopelobates* Parker 1929), Paleogeno da América do Norte, Europa (*†Eopelobates*) e Mongólia (*†Macropelobates* Noble 1924), Terciário e Pleistoceno da Europa (*Pelobates* Wagler 1830) e da América do Norte (*Scaphiopus* Holbrook 1836).



Figura 13. Representante atual da família Pelobatidae: *Pelobates fuscus* Laurenti 1768 (Whitfield, 1998).

A família Leptodactylidae Werner 1896 (sensu Frost *et al* 2006) (Fig.14), conhecida popularmente como rãs dos trópicos meridionais, apresenta hoje mais de 1100 espécies com variada aparência e uma restrita distribuição geográfica; da América do Sul até o sul da América do Norte (Frost *et al.*, 2006). Com tamanho muito variável (de 10 a 320mm), possui tipicamente oito vértebras pré-sacrais com as duas primeiras geralmente não fundidas, costelas e osso parahioide ausentes, arco cricoide completo, maxila e pré-maxila dentadas e dois tarsais. Têm dois representantes no Cretáceo do Brasil (*Arariphrynus* Leal & Brito, 2006 e *Eurycephalella* Báez, Moura e Gómez 2009)

e os restantes no Paleogeno da República Dominicana (*Eleutherodactylus* Duméril & Bibron 1841), Neogeno da Argentina (*Caudiverbera* Laurenti 1768 e *Wawelia* Casamiquela 1963) e Pleistoceno da América do Sul (*Ceratophrys* Wied-Neuwied 1824 e *Leptodactylus* Fitzinger 1826) e Porto Rico (*Eleutherodactylus* Duméril & Bibron 1841).



Figura 14. Representante atual da família Leptodactylidae: *Leptodactylus pentadactylus* Laurenti 1768 (Whitfield, 1998).

A família Rhinophrynidae Günther 1959 (Fig.15) hoje tem uma distribuição geográfica bastante restrita, sendo seus representantes de cerca de 75mm encontrados no sul dos Estados Unidos, México e Costa Rica. As feições diagnósticas desta família são as oito vértebras pré-sacrais com arcos neurais imbricados, as vértebras pré-sacrais I e II livres e sem costelas, a ausência de ossos palatinos, o anel cricoide dorsalmente incompleto, as maxila e pré-maxila edentadas, dois tarsais, e falta de uma falange no primeiro dedo. Seus representantes fósseis são do Paleogeno da América do Norte: *Eorhinophrynus* Hecht 1959 e *Rhinophrynus* Duméril & Bibron 1841.



Figura 15. Representante atual da família Rhinophrynidae: *Rhinophrynus dorsalis* Duméril & Bibron 1841 (Whitfield, 1998).

A família Myobatrachidae Schlegel 1850 (Fig.16) atualmente só ocorre na Nova Guiné e Tasmânia, com representantes que variam de 20mm a 115mm em seu comprimento corporal. Apesentam-se caracteristicamente com oito vértebras pré-sacrais com notocorda persistente, sem costelas nem osso parahioide, com maxila e pré-maxila geralmente dentadas, astrágalo e calcâneo fundidos nas extremidades e dois tarsais. São formas bastante recentes, cujos fósseis mais antigos provém do Paleogeno da Índia (*†Indobatrachus* Noble 1930), do Neogeno da

Austrália (*Kyarranus* Koore 1958) e Pleistoceno do sul deste mesmo país (*Crinia* Tschudi 1838, *Geocrinia* Blake 1973 e *Limnodynastes* Fitzinger 1843).



Figura 16. Representante atual da família Myobatrachidae: *Cyclorana cultripes* Parker 1940 (Whitfield, 1998).

A família Pelodytidae Bonaparte 1850 (Fig.17) é bastante restrita em sua distribuição geográfica atual, encontrando-se apenas no oeste da Europa e sudoeste da Ásia. Com formas de cerca de 50mm, possuem como feições diagnósticas a presença de oito vértebras pré-sacrais com arcos neurais imbricados, sem costelas, anel cricoide dorsalmente incompleto, astrágalo e calcâneo totalmente fundidos e três tarsais. Seus representantes fósseis são todos cenozoicos: do Paleogeno da Alemanha (*†Propelodytes* Weitzel 1938 e *Pelodytes* Fitzinger in Bonaparte 1838), do Neogeno da Espanha (*Pelodytes*) e Estados Unidos (*†Miopelodytes* Taylor 1942), e do Pleistoceno da França (*Pelodytes*).



Figura 17. Representante atual da família Pelodytidae: *Pelodytes punctatus* Daudin 1802 (Whitfield, 1998).

A família Hylidae Gray 1825 (Fig.18) tem seus pequenos (de 17 a 140mm) representantes atuais, conhecidos como pererecas, vivendo em regiões tropicais e temperadas das três Américas, na Índia, Tasmânia, Nova Guiné e ilhas Salomão e também no norte da África, Eurásia e Japão. Apresentam como feições diagnósticas oito vértebras pré-sacrais (sendo as duas primeiras livres), arcos neurais geralmente não imbricados, arco cricoide completo, sem osso parahioide nem costelas, maxila e pré-maxila dentadas, astrágalo e calcâneo fundidos apenas nas extremidades, dois tarsais e geralmente um pequeno elemento cartilaginoso entre a penúltima e última falange, além de distintas almofadas nos dedos do pé. Gêneros fósseis conhecidos são todos cenozoicos: do Paleogeno da Europa (*Hyla* Laurenti 1768), Neogeno da Austrália (*Litoria* Tschudi 1858), do Neogeno ao Pleistoceno da América do Norte (*†Proacris* Holman 1961, *Pseudacris* Fitzinger 1843

e *Acris* Duméril & Bibron 1841) e Austrália (*Cyclorana* Steindachner 1867), e do Pleistoceno do México (*Pternohyla* Boulenger 1882) e da Europa (*Hyla*).



Figura 18. Representante atual da família Hylidae: *Hyla arborea* Linnaeus 1758(Whitfield, 1998).

A família Ranidae Gray 1825 (Fig.19) é amplamente distribuída, só não ocorrendo no sul da América do Sul, no oeste da Índia, na Austrália e ilhas oceânicas. Muitos de seus espécimes são pequenas rãs (<50mm), ainda que possam alcançar 300mm. Possuem, como feições diagnósticas, oito vértebras pré-sacrais, as duas primeiras geralmente não fundidas, arcos neurais não imbricados, vértebra pré-sacral VIII bicôncava, sacro biconvexo, sem osso parahioide, arco cricoide completo, maxila e pré-maxila geralmente dentadas, astrágalo e calcâneo fundidos só nas extremidades e dois ou três tarsais; algumas espécies também têm uma cartilagem entre a penúltima e última falange. Dois gêneros fósseis os representam: *Rana* Linnaeus 1758 do Paleogeno ao Pleistoceno da Europa e do Neogeno ao Pleistoceno das Américas Central e do Norte, e *Ptychadena* Boulenger 1917, do Neogeno do Marrocos.



Figura 19. Representante atual da família Ranidae: *Rana pipiens* Schreber 1782 (Whitfield, 1998).

A família Bufonidae Gray 1825 (Fig.20) hoje é encontrada em qualquer região tropical e temperada quente, mostrando de minúsculas formas (20mm) a espécimes bem maiores (250mm). Caracterizam-se por cinco a oito vértebras pré-sacrais, geralmente sendo as duas primeiras fundidas e sem processo transversal no cóccix, sem osso parahioide, arco cricoide completo, maxila e pré-maxila edentadas, astrágalo e calcâneo fundidos somente nas extremidades e dois tarsais. Apenas dois gêneros fósseis são conhecidos: *Peltophryne* Fitzinger 1843, do Pleistoceno de Cuba, e *Bufo* Laurenti 1768, do Paleogeno ao Pleistoceno da Europa e América do Sul, e do Neogeno ao Pleistoceno do norte da África e América do Norte.



Figura 20. Representante atual da família Bufonidae: *Bufo* Linnaeus 1758 (Whitfield, 1998).

A família Rhacophoridae Hoffman 1932 (Fig.21), com exemplares de 15 a 120mm de comprimento corporal, tem a maioria de seus representantes atuais na Ásia tropical e subtropical, com um gênero restrito à África e dois à Madagascar. Caracterizam-se por oito vértebras pré-sacrais com arcos neurais não imbricados, vértebra pré-sacral VIII por vezes bicôncava, sacro biconvexo, sem osso parahioide, cartilagem cricoide completa, maxila e pré-maxila dentadas, astrágalo e calcâneo fundidos apenas nas extremidades, dois tarsais e um pequeno elemento entre a penúltima e última falange. Suas formas fósseis provêm do Pleistoceno do Japão: *Buergeria* Tschudi 1838 e *Rhacophorus* Kuhl & Hasselt 1822.



Figura 21. Representante atual da família Rhacophoridae: *Rhacophorus penanorum* Dehling 2008 (<http://frogsofborneo.org>).

A família Mycrohylidae Günther 1859 (Fig.22) é bem distribuída em regiões tropicais e temperadas da atualidade, sendo ausente nas áreas polares, na maior parte da Austrália e das ilhas oceânicas. Medem cerca de 10cm e tem como características diagnósticas a presença de oito vértebras pré-sacrais (sendo as duas primeiras livres), arco crioide completo, maxila e pré-maxila geralmente edentada, sem ossos palatinos e parahioide, astrágalo e calcâneo fundidos apenas nas extremidades e dois tarsais. Ambos os fósseis provêm do Pleistoceno: *Microhyla* Tschudi 1838, do Japão, e *Gastrophryne* Fitzinger 1843, da América do Norte.



Figura 22. Representante atual da família Mycrohylidae: *Hypopachus cuneus* Cope 1889 (Whitfield, 1998).

#### 1.4. Filogenia de anfíbios

Dentre os vertebrados, os anfíbios representam os tetrápodos mais antigos e primitivos, constituindo o tronco basal de todos os demais vertebrados terrestres. Foram os primeiros deste grupo de animais a possuírem membros para locomoção, um grande avanço evolutivo. Suas larvas vivem em ambiente aquático e respiram por meio de brânquias, enquanto os adultos habitam o ambiente terrestre e têm a respiração efetuada através da pele e pulmões rudimentares. Destacam-se entre os vertebrados por serem extremamente vulneráveis à mudanças ambientais, pois, para atender suas necessidades metabólicas, possuem uma pele muito permeável, a que os expõem diretamente às alterações físico-químicas da água, do solo e do ar (Stebbins & Cohen, 1997), tornando-os, assim, excelentes bioindicadores ambientais (Pounds *et al.*, 1999).

No Neosiluriano ou Eodevoniano, os vertebrados deram um importante passo evolutivo quando os tetrápodos chegaram ao ambiente terrestre. Estes organismos enfrentaram sérios problemas na transição do ambiente aquático para o terrestre, buscando novas formas de locomoção, assim como novas estratégias de alimentação, de reprodução, de manutenção do balanço hídrico e de percepção de possíveis presas e predadores. Segundo Benton (2008), os tetrápodos basais, reúnem três grupos (Fig.23): os Labyrinthodontia, caracterizados por vértebras compostas e uma estrutura dentária labirintodonte, compartilhada por diversos peixes sarcopterígeos; os

Lepospondyli, que são menores, com estruturas dentárias simples e vértebras similares a carretéis fundidos; e os Lissamphibia, que inclui os anfíbios atuais (adiante caracterizados).

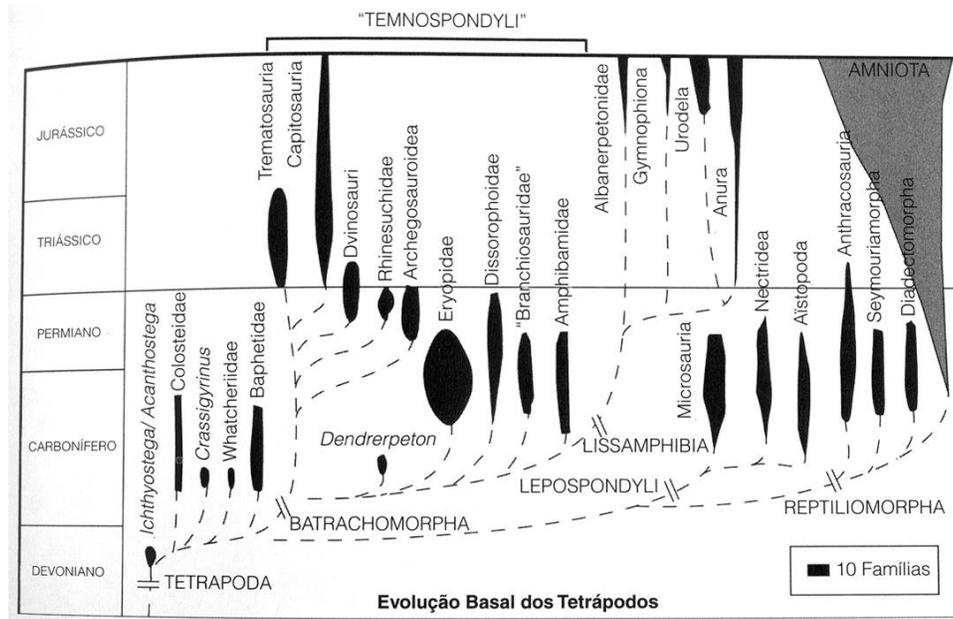


Figura 23. Esquema evolutivo exibindo os principais grupos basais de tetrápodos, seu registro fóssil conhecido, relações filogenéticas e diversidade relativa (Benton, 2008).

Os Labyrinthodontia foram os prováveis ancestrais dos anfíbios (Benton, 2008). Hoje extintos, surgiram no Devoniano. Eles retêm um perfil corporal semelhante ao dos peixes: uma cabeça hidrodinâmica, nadadeira caudal, carpos e tarsos pouco desenvolvidos. Mediam entre 0,5-1,2m de comprimento. Entre gêneros conhecidos deste grupo estão *Acanthostega* e *Ichthyostega* (Fig.24), ambos encontrados em rochas de origem fluvial do Eodevoniano e Neocarbonífero da Groenlândia. Podiam nadar através da flexão lateral de suas caudas e da coluna vertebral, sendo supostamente piscívoros (Alexander, 1975).

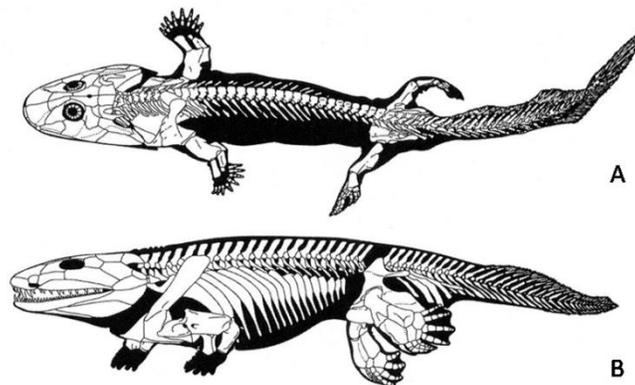


Figura 24. Representação dos primeiros tetrápodos: A - *Acanthostega*; B - *Ichthyostega* (Benton, 2008).

Lepospondyli (Fig.25) reúne pequenos tetrápodos aquáticos semelhantes às salamandras, que viveram durante o Carbonífero e Permiano. Alguns desses animais exibem um reforço na região posterior do topo craniano com redução dos ossos. O corpo alongado com membros posteriores curtos surgerem que estes animais eram predominantemente terrestre, escavadores ou forrageadores de serrapilheira predominantemente terrestres. A cauda era longa e lateralmente achatada, usada para auxiliar na natação (Romer & Parsons, 1985).

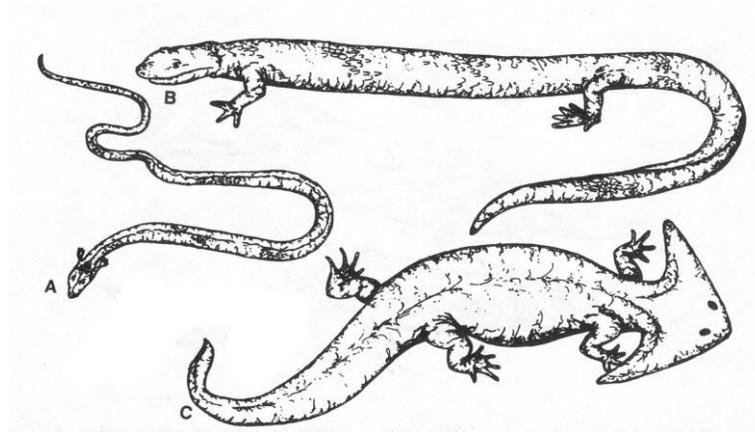


Figura 25. Representantes de diferentes subgrupos de Lepospondyli: A -Aistopoda; B - Microsauria; C - Nectridea (Romer & Parsons, 1985).

Os Lissamphibia compreendem os anfíbios modernos. A bem sucedida independência da água e colonização da terra pelos anfíbios ocorreu realmente com os lissanfíbios, que tiveram uma notável radiação adaptativa, mostrando a maior diversidade de modos de vida do que qualquer outro grupo de vertebrados (Deullman & Trueb, 1994). Sobre a origem dos Lissamphibia existem duas hipóteses. A mais aceita foi proposta por Ruta *et al.* (2003) e é baseada na similaridade de caracteres cranianos. Esta hipótese foi aperfeiçoada por Zhang *et al.* (2005) através de análise molecular, que consideraram que este clado derivou dos dissorofóideos, anfíbios extintos pertencentes aos temnospôndilos, que são formas basais e gigantescas. A outra hipótese, mais antiga, foi sugerida por Laurin & Reisz (1997), que considera os lissanfíbios como um grupo-irmão dos dissorofóideos. Segundo Benton (2008), as espécies de Lissamphibia estão distribuídas em quatro clados distintos:

- †Albanerpetonidae: compreende cinco ou seis gêneros conhecidos do Eojurássico ao Mioceno; caracterizam-se por apresentar os ossos frontais fundidos em um único elemento triangular, a articulação subvertical da mandíbula, um proeminente processo no crânio conectado à pré-maxila, ao nasal e ao lacrimal.
- Urodela: compreendem as salamandras e tritões; tem o corpo alongado, cauda relativamente longa, patas curtas, dentes bicúspides e pedicelados (a coroa e a base são separadas por um tecido fibroso); seu ciclo de vida começa invariavelmente na água, podendo depois passar a

um modo de vida terrestre, ainda que algumas espécies mantêm-se aquáticas durante toda a vida, conservando a respiração branquial; são reconhecidos a partir do Mesozóico.

- Gymnophiona: são as cecílias ou cobras-cegas; se caracterizam pela ausência de patas, crânio robusto (que pode ser utilizado para escavar), cauda curta, pele sem escamas e dentes bicúspides e pedicelados; podem ter até 200 vértebras torácicas; a maioria habita primariamente ambientes subterrâneos e, secundariamente, os aquáticos; há o registro de espécies desde o Jurássico.
- Anura: possui esqueleto delicado e altamente modificado devido seu modo de locomoção saltatorial; seus dentes são bicúspides e pedicelados; o mais antigo registro é do Neotriássico de Madagascar.

A filogenia dos anuros ainda é controversa, pois muitos clados de formas fósseis ainda não foram inseridos em estudos generalizados sobre o grupo. Roelants *et al.* (2007) propuseram um cladograma para os anuros, incluindo algumas formas fósseis, que é aqui graficamente apresentado (Fig.26).

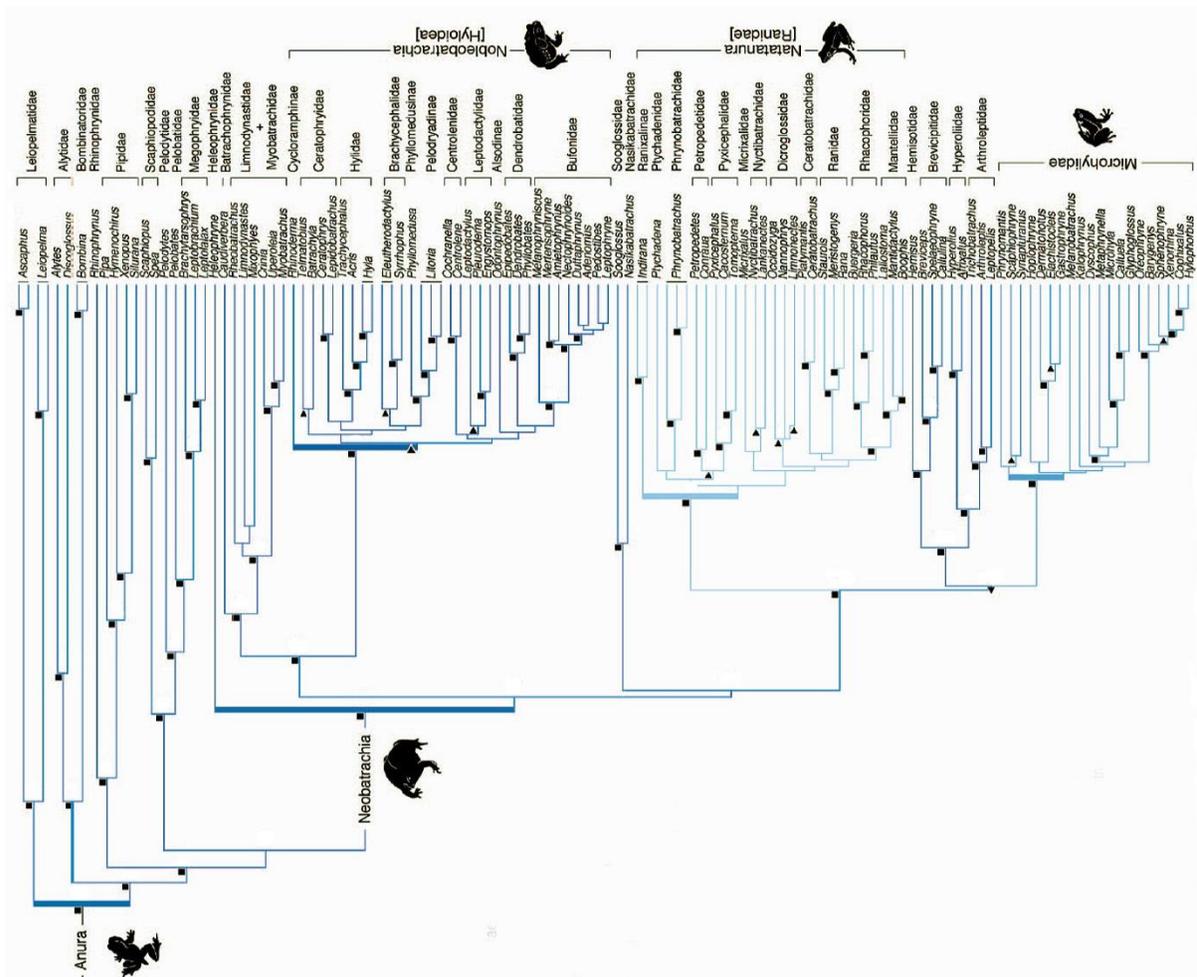


Figura 26. Cladograma dos anuros proposto por Roelants *et al.* (2007).

### 1.5. Anuros mesozoicos do Gondwana Ocidental

No panorama mundial não é muito frequente o registro de anuros fósseis no Mesozoico, sendo mais comuns as espécies descritas do Cenozoico. Porém, sua distribuição temporal ocorre a partir do Triássico, se forem considerados os proanuros encontrados em Madagascar e na Polônia (Benton, 2008). Algumas famílias atuais estão presentes desde o Mesozoico, como Discoglossidae, Leiopelmatidae, Leptodactylidae, Pelobatidae, Pipidae e Palaeobatrachidae. Com exceção destes últimos, todas as outras famílias são registradas em terrenos gondwânicos (Rocek, 2000; Gao & Chen, 2004).

Os anuros se encontram representados em terrenos jurássicos e cretáceos dos continentes africano e sulamericano, mas com baixa diversidade (pouco mais de uma dezena de espécies descritas), o que não surpreende, considerando que a maioria dos depósitos sedimentares destes períodos em todo o mundo é de origem marinha, um ambiente caracteristicamente hostil aos anfíbios. Naturalmente, as restritas condições ambientais necessárias à vida dos anuros e sua frágil osteologia devem ter contribuído igualmente para um reduzido número de espécimes conservados, pois em geral as espécies gondwânicas foram descritas com base em apenas um ou dois exemplares.

Há somente três espécies jurássicas e onze cretáceas descritas na porção gondwânica diretamente relacionada ao oceano Atlântico (Leite *et al.*, 2012). Além destas formas, há um exemplar reconhecido como pertencente à família Pipidae que foi encontrado em camadas cenomanianas de Wadi Milk, norte do Sudão (Evans *et al.*, 1996), e alguns espécimes relacionados tentativamente ao gênero *Xenopus* Wagler 1877, da mesma família, como os ocorrentes nos estratos aptianos do Malawi (Jacobs *et al.*, 1990) e da Bacia do Koum, nos Camarões (Flynn & Brunet, 1989), e nas camadas campanianas(?) da Patagônia argentina, na Formação Los Alamos (Báez, 1987 e 1991).

Todas as três espécies jurássicas gondwânicas descritas provêm da Patagônia argentina, de diferentes unidades estratigráficas (Fig.27). *Vieraella herbsti* Reig 1961 (Fig.28) é a mais antiga encontrada na Formação Roca Blanca (Toarciano-Aaleniano), aflorante na província de Santa Cruz, sul da Patagônia. É um pequeno anuro pertencente à família Leiopelmatidae (Estés & Reig, 1973). As outras duas espécies pertencem a um mesmo gênero alocado como Leptodactylidae: *Notobatrachus degiustoi* Reig 1955, registrada na Formação La Matilde (Caloviano-Oxfordiano) do norte da província de Santa Cruz (Fig.29; Báez & Nicoli, 2004); e *Notobatrachus reigi* Báez e

Nicoli 2008, ocorrente no Membro Chacritas da Formação Cañadón Asfalto (Caloviano) da área de Zitarrosa (Báez & Nicoli, 2008), província de Chubut, setentrional à província de Santa Cruz, onde foram encontradas as demais espécies jurássicas.

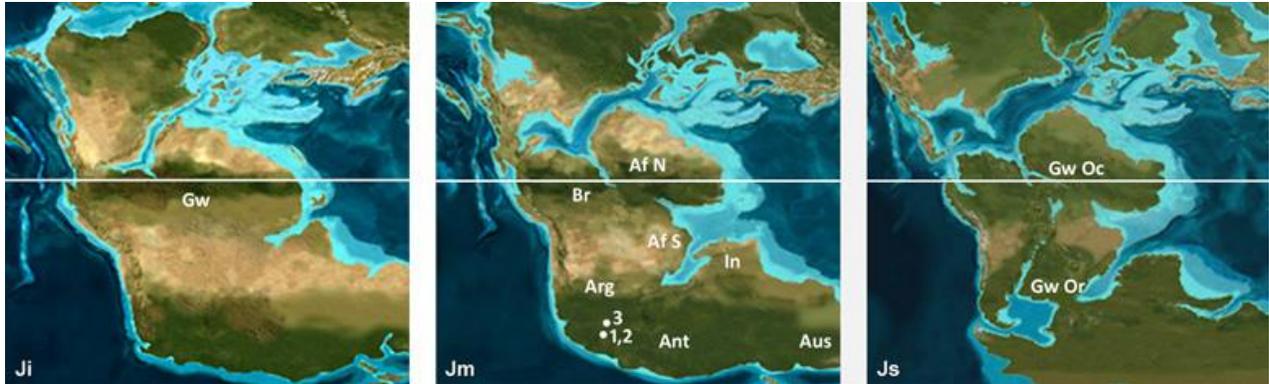


Figura 27. Reconstrução paleogeográfica do Gondwana em três tempos do Jurássico (modificado de Scotese, 2001) e a ocorrência de anuros: Ji - Eojurássico; Jm - Mesojurássico; Js - Neojurássico; Gw - Gondwana; Af N - África norte; Af S - África sul; Ant - Antártica; Arg - Argentina; Aus - Austrália; Br - Brasil; In - Índia; Gw Oc - Gondwana Ocidental; Gw Or - Gondwana Oriental; 1 - *Vieraella herbsti*; 2 - *Notobatrachus degiustoi*; 3 - *Notobatrachus reigi* (Leite et al., 2013).

As formas cretáceas africanas mais antigas provêm dos calcários e arenitos deltaicos da Formação Ksar Metlili (Berriasiano), ocorrentes na região de Ksar Met-Lili, próximo a Anoual, Marrocos: *Aygrouaanoualensis* Jones, Evans e Russell 2003, um Pipoidea basal, e *Enneabatrachus?* sp., um anuro da família Discoglossidae (Jones et al., 2003). No Brasil, os anuros mais antigos também são eocretáceos, provenientes dos calcários laminados do Membro Crato (Aptiano) da Formação Santana, aflorantes no sul do Estado do Ceará: os Nobleobatrachia (*sensu* Roelants et al., 2007) ou Hylloidea (*sensu* San Mauro et al., 2005) *Arariphrynus placidoi* Leal e Brito 2006 e *Eurycephalella alcinae* Báez, Moura e Gómez 2009, e a forma basal *Cratia gracilis* Báez, Moura e Gómez 2009 (Leal & Brito, 2006; Leal et al., 2007; Báez et al., 2009).

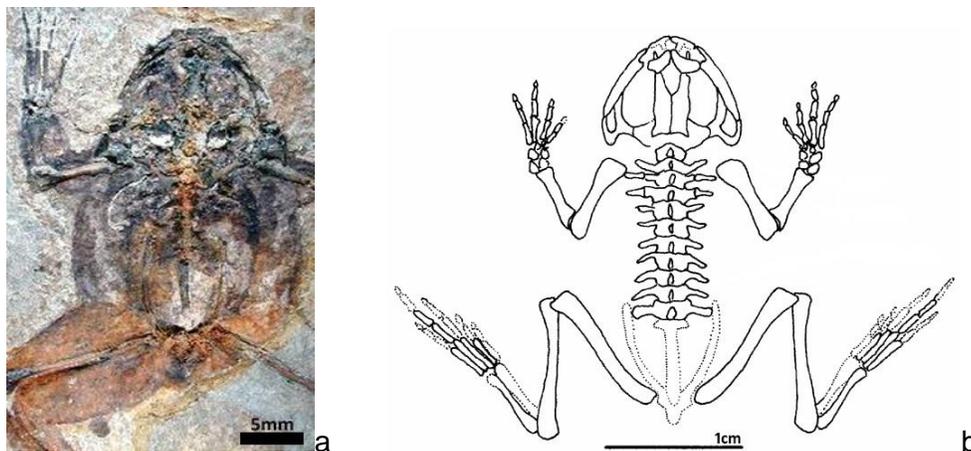


Figura 28. *Vieraella herbsti* da Formação Roca Blanca (Toarciano-Aaleniano) aflorante na província de Santa Cruz, sul da Patagônia: a - exemplar (Estés & Reig, 1973); b - reconstrução esquelética (Rocek, 2000).

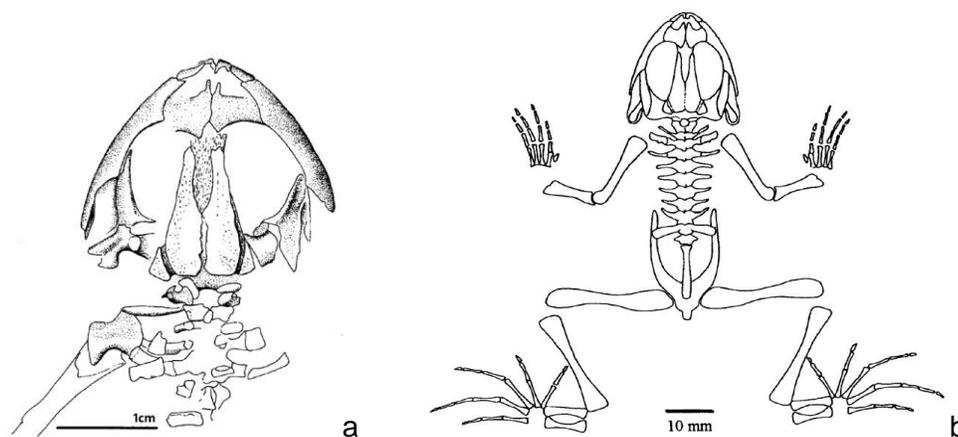


Figura 29. *Notobatrachus degiustoi* da Formação La Matilde aflorante na província de Santa Cruz, sul da Patagônia: a - desenho do crânio do exemplar; b - reconstrução esquelética (Rocek, 2000).

No mesocretáceo, novamente são encontrados restos de anuros da superfamília Pipoidea na Patagônia argentina, especificamente na Formação Candeleros (Eocenomaniano) aflorante na província de Rio Negro, noroeste da Patagônia: *Avitabatrachus uliana* Báez, Trueb e Calvo 2000 (Fig.30; Báez *et al.*, 2000). E no Coniaciano-Santoniano da Formação In Beceten, a 90km a leste da cidade de Tahoua, sul do Níger, há o registro de *Pachybatrachus taqueti* Báez e Rage 1998, da mesma superfamília (Báez & Rage, 1998).

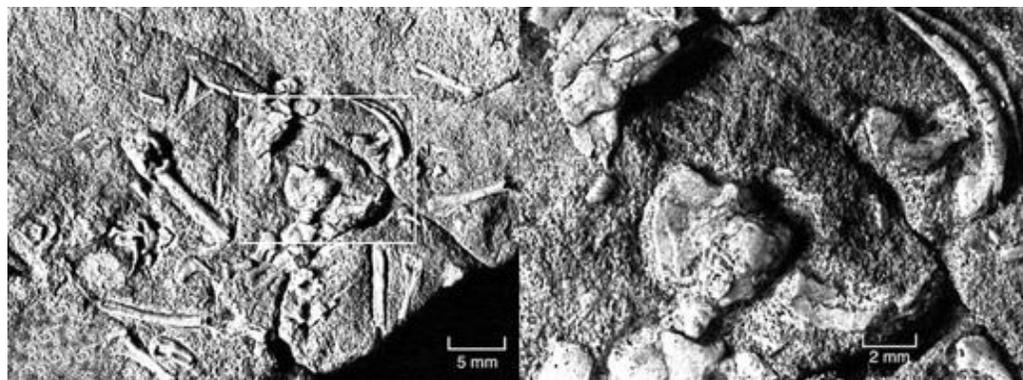


Figura 30. Holótipo de *Avitabatrachus uliana* da Formação Candeleros, aflorante na província de Rio Negro, noroeste da Patagônia argentina (Báez *et al.*, 2000).

Em unidades neocretáceas, há anuros fósseis descritos tanto na África do Sul, como Argentina e Brasil (Fig.31). *Vulcanobatrachus mandelai* Trueb, Ross e Smith 2005 (Fig.32) é uma espécie de Pipoidea que provêm dos terrenos da fazenda Stompoor no distrito de Marydale, e *Eoxenopoides reuningi* Haughton 1931 é conhecida dos estratos maastrichtianos aflorantes em Banke, ambas localidades da África do Sul (Trueb *et al.*, 2005). Da mesma superfamília é *Saltenia ibanezi* Reig 1959 (Fig.33), ocorrente na Formação Las Curtiembres (Santoniano-Campaniano) do distrito de La Viña, província de Salta, noroeste da Argentina (Reig, 1959; Báez, 1981). O neobatrâquiao

*Baurubatrachus pricei* Báez e Perí 1989, relacionado aos Ceratophrydae (*sensu* Roelants *et al.*, 2007) e o Hyloidae *Uberabatrachus carvalhoi* Báez, Gómez, Ribeiro, Martinelli, Teixeira e Ferraz 2012 ocorrem na Formação Marília aflorante em Peirópolis, município de Uberaba, Minas Gerais, sudeste do Brasil (Báez, 1985; Báez & Perí, 1989; Báez *et al.*, 2005). Existe outra espécie atribuída aos Ceratophrydae, *Beelzebufo ampinga* Evans, Jones e Krause 2008, mas que ocorre no Maastrichtiano de Madagascar (Formação Maevarano, Bacia de Mahajanga; Evans *et al.*, 2008), então uma área relacionada à Índia.

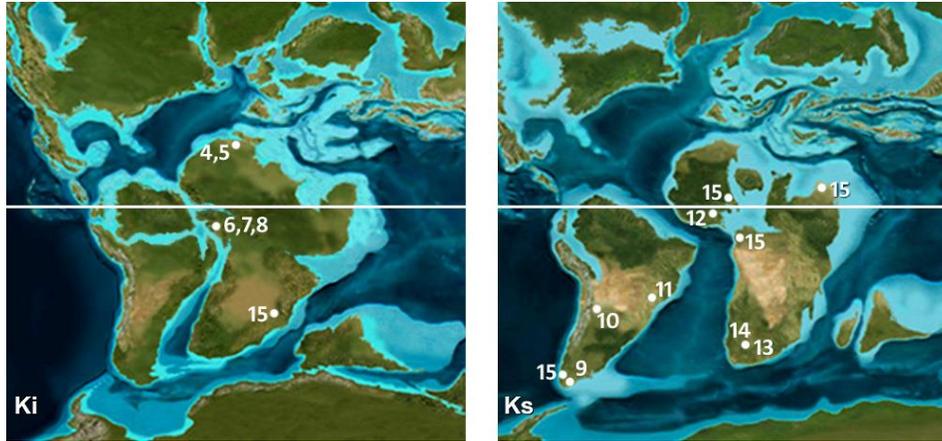


Figura 31. Reconstrução paleogeográfica do Gondwana em dois tempos do Cretáceo (modificado de Scotese, 2001) e a ocorrência de anuros: Ki - Eocretáceo; Ks - Neocretáceo; 4 - *Enneabatrachus?* sp.; 5 - *Aygroua anoualensis*; 6 - *Arariphrynus placidoi*; 7 - *Eurycephalella alcinae*; 8 - *Cratia gracilis*; 9 - *Avitabatrachus uliana*; 10 - *Saltenia ibanezi*; 11 - *Baurubatrachus pricei*; 12 - *Pachybatrachus taqueti*; 13 - *Vulcanobatrachus mandelai*; 14 - *Eoxenopoides reuningi*; 15 - Pipidae indeterminado (Leite *et al.*, 2013).

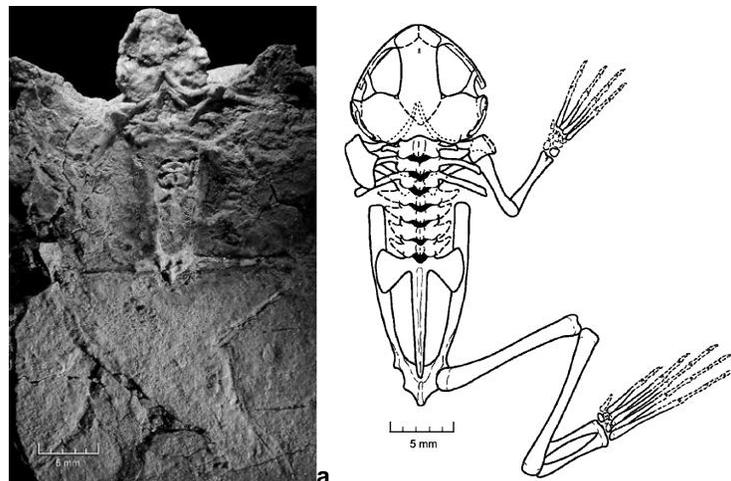


Figura 32. *Vulcanobatrachus mandelai* de terrenos neocretáceos aflorantes no distrito de Marydale, África do Sul: a - holótipo; b - reconstrução esquelética (Trueb *et al.*, 2005).

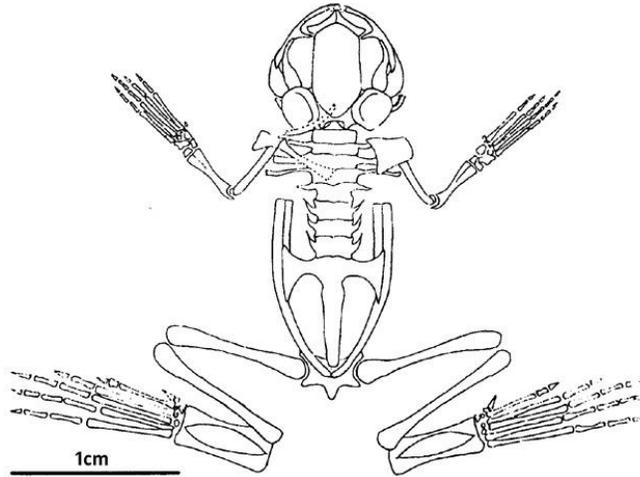


Figura 33. Reconstrução esquelética de *Saltenia ibanezi*, ocorrente na Formação Las Curtiembres do distrito de La Viña, província de Salta, noroeste da Argentina (Rocek, 2000).

### 1.6. História dos anuros fósseis do Brasil

No Brasil, a investigação sobre anuros fósseis é bastante recente, com os primeiros trabalhos publicados há pouco mais de 30 anos. Os anuros fósseis são conhecidos em cinco bacias sedimentares, tanto do Cretáceo (bacias do Araripe e Bauru) como do Paleogeno (bacias de São José de Itaboraí, Aiuruoca e Taubaté; Fig.34).

A mais antiga nota foi publicada por Richard Estés (1975a) informando sobre a presença de um exemplar de *Xenopus* em depósitos paleocenos do Brasil. No mesmo ano (1975b), o autor descreve este espécime proveniente da Formação Itaboraí, Bacia de São José de Itaboraí, no município do Rio de Janeiro, denominando-a *Xenopus romeri*. Estés comenta a zoogeografia dos anuros pipídeos quaternários da África e América do Sul, sugerindo que sua evolução ocorreu quando estes continentes ainda estavam unidos no Eocretáceo.

Em 1985, Ana Maria Báez relatou a presença de um exemplar da família Ceratophrydae (*sensu* Roelants *et al.*, 2007) encontrado nos arenitos da Formação Marília (Neomastrichtiano) da Bacia de Bauru na região de Peirópolis, município de Uberaba, Minas Gerais. O exemplar, um esqueleto incompleto, parcialmente articulado, com parte e contraparte (MCT 1424-R), foi brevemente descrito quatro anos depois pela autora e Silvia Perí (1989), que o denominaram de *Baurubatrachus pricei* (Fig.35a). Em 2005, Báez *et al.* o redescreveram, depois de nova preparação do espécime, que se encontra no acervo do Departamento Nacional de Produção Mineral, Rio de Janeiro, sob o número 1412-R (Báez & Perí, 1989).



Figura 34. Mapa de ocorrências de anuros fósseis no Brasil: em vermelho = Cenozoico; em verde = Mesozoico.

Em 2012, Ana Maria Báez, Raúl Gómez, Luiz Ribeiro, Agustín Martinelli, Vicente Teixeira e Mara Ferraz descreveram uma nova espécie de anuro Hyloidea da Formação Marília (Neomaastrichtiano) da Bacia de Bauru. O exemplar, denominado *Uberabatrachus carvalhoi*, corresponde a um esqueleto incompleto, parcialmente articulado, provavelmente de um indivíduo adulto (Fig.35b). O holótipo encontra-se no Centro de Pesquisas Paleontológicas Lewellyn Ivor Price em Peirópolis, Minas Gerais, sob o registro CPPLIP 1115.

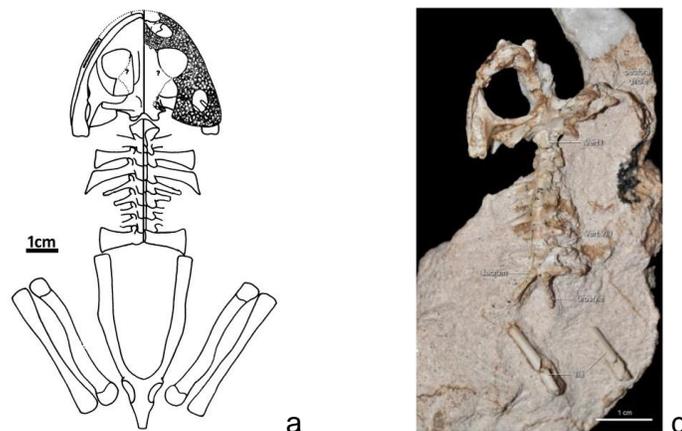


Figura 35. Anuros da Formação Marília: a - reconstrução esquelética de *Baurubatrachus pricei* (Candeiro *et al.*, 2006); b - holótipo de *Uberabatrachus carvalhoi* (Báez *et al.*, 2012).

Douglas Riff e Lílian Paglarelli Bergqvist (1999) noticiaram o achado de um exemplar de anuro provavelmente da superfamília Bufonoidea nos folhelhos da Formação Tremembé (Neoligoceno) da Bacia de Taubaté em São Paulo. Trata-se de um espécime bastante desarticulado, com ossos do crânio, sete vértebras e alguns ossos dos membros. O espécime está depositado no Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio de Janeiro sob o número UFRJ 01-A.

Em 2002, Eliza de Fátima Bedani e Célio Fernando Baptista Haddad, mencionaram a coleta de cerca de 155 exemplares de anuros quase completos e articulados, com ossos permineralizados e derme carbonificada (Fig.36) nos folhelhos da Formação Entrecórregos (Eoceno/Oligoceno) da Bacia de Aiuruoca em Minas Gerais, estudados inicialmente por Bedani (2002) em sua dissertação de mestrado. Posteriormente Bedani *et al.* (2006) teceram considerações sobre o modo e ambiente de vida destes espécimes. Pertencentes à família Pipidae encontram-se depositados na Universidade de Guarulhos.

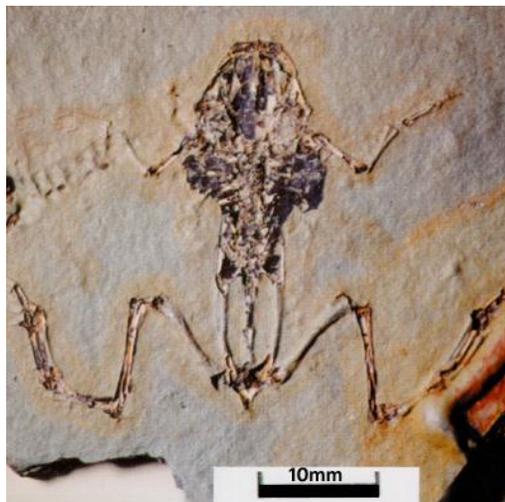


Figura 36. Exemplar de anuro da Formação Entrecórregos, Bacia de Aiuruoca, Minas Gerais (Bedani & Haddad, 2002).

Alberto Barbosa de Carvalho, Hussam El Dine Zaher e William Roberto Nava (2003) noticiaram a coleta de 44 espécimes (poucos articulados e a maioria de ossos soltos) de uma nova forma de Leptodactylidae numa pedreira da Formação Araçatuba (atual Formação Adamantina, Santoniano) da Bacia de Bauru, localizada próxima ao rio do Peixe no município de Marília, São Paulo. Posteriormente, Carvalho (2006), em sua tese de doutorado defendida no Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, descreve estes exemplares (Fig.37) da Formação Adamantina, buscando um entendimento evolutivo dos anuros. Os exemplares descritos e não denominados encontram-se depositados no Museu de Zoologia da USP.



Figura 37. Holótipo (MZSP-PV25) de anuro ainda não publicado da Formação Adamantina, Bacia de Bauru, São Paulo (Carvalho, 2006).

Na Bacia do Araripe, há diversas publicações referindo-se a presença de anuros nos calcários laminados do Membro Crato (Aptiano) da Formação Santana, como será apresentado adiante.

### 1.7. Anuros da Bacia do Araripe

Os anuros cretáceos da Bacia do Araripe são conhecidos na literatura desde a década de '80, ainda que existam apenas dois artigos publicados sobre eles, quatro resumos em eventos científicos e três capítulos em livros, além de uma dissertação de mestrado. No Membro Crato desta bacia, a substituição é o processo de fossilização mais comum na preservação de anuros. O mineral que substitui o fosfato de cálcio dos esqueletos original pode ser calcita (Moura, 2006) ou pirolusita (Martill *et al.*, 2007).

A primeira publicação sobre a presença de anuros na Bacia do Araripe é um resumo apresentado na Academia Brasileira de Ciências em 1986 por Alexander Wilhelm Armin Kellner e Diógenes de Almeida Campos, sobre a ocorrência de um exemplar fóssil de rã parcialmente articulado. No exemplar (parte e contra-parte), foram preservados fragmentos do crânio, maxila e mandíbula, cintura pélvica e membros posteriores de um indivíduo possivelmente adulto. Sua dimensão, medida entre a parte mais distal do crânio e do ísquio, é de aproximadamente 20mm. Nesta mesma amostra de calcário laminado do Membro Crato são encontrados restos de algas e um inseto indeterminado (Kellner & Campos, 1986). Este espécime foi aparentemente ilustrado por

JohnGrahamMaisey (1991; Fig.38a) em seu atlas sobre os fósseis da Formação Santana (*Santana Fossils*). Este exemplar também foi mencionado por Báez (1991), que comentou sobre sua má preservação e dificuldade em determinar sua posição sistemática, acrescentando que o material encontra-se depositado no DNPM, Rio de Janeiro, em local não sabido. Ainda no Rio de Janeiro, existe outro exemplar de rã coletada nos calcários do Membro Crato, exposto no Museu Nacional (Fig.38b) e outros que aguardam descrição.

Treze anos depois, em 1999, no 16º Congresso Brasileiro de Paleontologia realizado no Crato, os universitários Lécio Leone de Almeida e Francisco Rubens Filgueiras Cabral, assessorados por Plácido Cidade Nuvens, noticiam, em um resumo, a existência de sete exemplares de rãs fósseis provenientes do Membro Crato da Formação Santana no acervo do Museu de Paleontologia da URCA em Santana do Cariri, sendo três com esqueleto completo e quatro com esqueleto incompleto, todos sem identificação ou estudo. Em 2005, Geraldo Jorge Barbosa de Moura e Alcina Maria Franca Barreto, da Universidade Federal de Pernambuco, publicaram um resumo no 19º Congresso Brasileiro de Paleontologia em Aracaju informando que iriam estudar oito exemplares de anuros do referido museu da Universidade Regional da Cariri, demonstrando assim que de 1999 a 2005 um novo exemplar de anuro havia sido incorporado ao acervo deste museu.

Vinte anos após a primeira notícia sobre rãs na Bacia do Araripe, em 2006, Maria Eduarda Santos de Castro Leal e Paulo Marques Machado Brito, da Universidade Estadual do Rio de Janeiro, descreveram uma nova espécie de rã, com base em seis exemplares do Museu de Paleontologia da URCA: MPSC-Ap 893 (holótipo), 890, 891, 892, 894 e 138. Esta espécie foi denominada *Arariphrynus placidoi*, sendo referida à família Leptodactylidae, um neobatráquio. O parátipo MPSC-Ap 890 posteriormente foi redescrito como *Eurycephalella alcinae*; o espécime MPSC-Ap 891 passou a ser *Cratia gracilis*; e o exemplar MPSC-Ap 892 foi indicado como sendo um pipimorfo (Báez *et al.*, 2009). Pouco tempo depois, mas no mesmo ano (2006), Geraldo Jorge Barbosa de Moura defendeu sua dissertação de mestrado na Universidade Federal de Pernambuco sobre a anurofauna da Formação Santana, sob orientação de Alcina Maria Franca Barreto e Ana María Báez, que posteriormente foram suas co-autoras em resumos, trabalhos e num pequeno livro de edição particular com informações retiradas da dissertação (Moura & Báez, 2006; Moura & Barreto, 2006; Moura *et al.*, 2006).

Em 2007, no livro monográfico editado por David Michael Martill, Gunter Bechly e Robert Loveridge (*The Crato fossil beds of Brazil*), Maria Eduarda Santos de Castro Leal, David Michael

Martill e Paulo Marques Machado Brito apresentam o estado da arte sobre os anuros da Bacia do Araripe, com uma breve descrição de *Arariphrynus placidoi*. Sugerem que o exemplar MPSC-Ap 1189 mais recentemente adquirido pelo Museu de Paleontologia da URCA em Santana do Cariri seja provavelmente um pipoidea (Fig.38c). Os autores também ilustram um espécime do *Staatliches Museum für Naturkunde Karlsruhe*, ainda não identificado, com pele e conteúdo estomacal preservados (Fig.38d; Leal *et al.*, 2007).

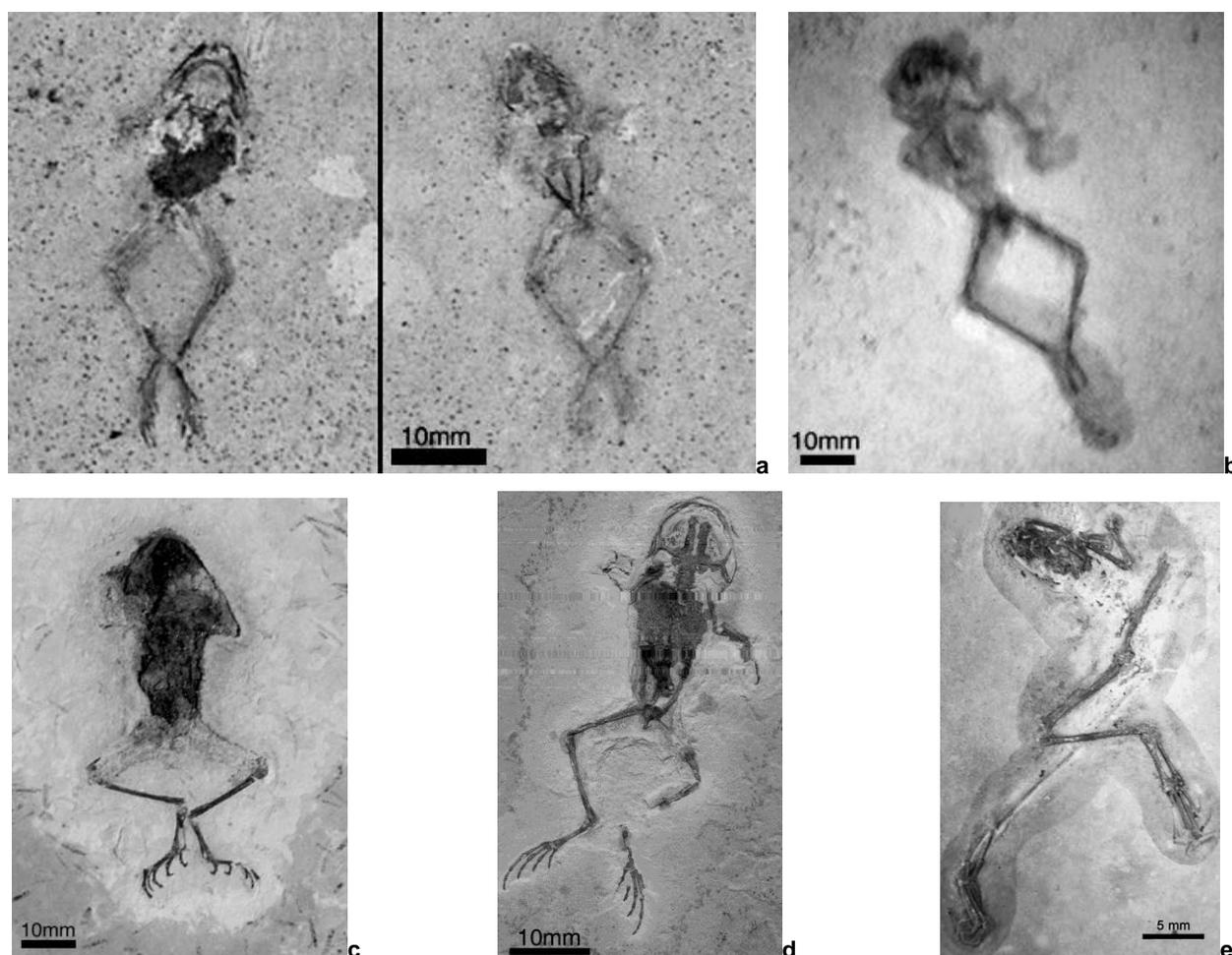


Figura 38. Exemplos de anuros do Membro Crato ainda não descritos ou de espécie indeterminada: a - espécime figurado por Maisey (1991; parte e contra-parte); b - espécime em exposição no Museu Nacional em fevereiro de 2011, Rio de Janeiro (foto da autora); c - exemplar MPSC-Ap 1189 pertencente ao Museu de Paleontologia da URCA em Santana do Cariri figurado por Leal *et al.* (2007, Fig.13.2c); d - espécime pertencente ao *Staatliches Museum für Naturkunde Karlsruhe* figurado por Leal *et al.* (2007, Fig.13.1); e - exemplar MPSC-Ap 892 pertencente ao Museu de Paleontologia da URCA em Santana do Cariri descrito por Báez *et al.* (2009, Fig.6).

Em 2009, a paleontóloga argentina Ana María Báez, em co-autoria com Raúl Gómez e Geraldo Jorge Barbosa de Moura, descreve dois gêneros e espécies novos (*Cratia gracilis* e *Eurycephalella alcinae*), assim como um pipimorfo indeterminado (Fig.38e), aprofundando o estudo iniciado na dissertação de mestrado deste último e com exemplares do Museu de

Paleontologia da URCA em Santana do Cariri, além de apresentar estudos cladísticos sobre anuros cretáceos e terciários de todo o mundo.

Desde 1986, quando a primeira nota sobre a presença de anuros na Bacia do Araripe foi publicada, apenas dois estudos os descrevem, todos vindos a lume mais de 20 anos depois. No total, já foram encontrados cerca de 16 exemplares, sendo oito pertencentes ao acervo do Museu de Paleontologia da URCA, um exemplar em exposição do Museu Nacional e dois em seu acervo, além do exemplar do DNPM, ambos no Rio de Janeiro; um espécime está no *Staatliches Museum für Naturkunde Karlsruhe* na Alemanha (Leal *et al.*, 2007), três vendidos em Santana do Cariri de junho de 2012 a janeiro de 2013, e outro é o exemplar descrito neste trabalho, pertencente ao Instituto de Paleontologia e Geologia da UFC.

As três espécies já descritas da Bacia do Araripe podem ser reconhecidas pelas feições morfológicas a seguir sintetizadas.

*Arariphrynus placidoi* Leal & Brito 2006

O holótipo encontra-se no Museu de Paleontologia da URCA em Santana do Cariri, Ceará, sob o número MPSC-Ap 893 (Fig.39), sendo proveniente dos calcários laminados do Membro Crato e coletado provavelmente numa pedreira do município de Nova Olinda. Este espécime encontra-se dorso-ventralmente comprimido e preservou tecidos moles (Leal & Brito, 2006).

Segundo Leal & Brito (2006), trata-se de um anuro pequeno, com cerca de 30mm de comprimento rostro-cloacal, em posição ventral. O crânio é grande com um contorno subtriangular e uma fileira de dentes pedicelados na maxila e pré-maxila. Os frontoparientais constituem as margens mediais e posteromediais das órbitas e estão posteriormente fundidos ao otoccipital. A maxila apresenta a *pars facialis* anteriormente bem desenvolvida. A pré-maxila tem o processo alar curto e arredondado na região distal. Os dentes maxilares encontram-se distribuídos desde a articulação com a pré-maxila até quase a articulação com o processo anterior do pterigoide, onde se observa uma sutura bem definida. Os dentários estão parcialmente preservados, apresentando a sínfise mandibular com um processo lingual. O quadradojugal é curto, articulando-se com o processo posterior do pterigoide e a região posterior da maxila. O pterigoide articula-se com a lateral do paresfenoide.

De acordo com Leal & Brito (2006), a coluna vertebral tem oito vértebras sacrais, sem evidências de costelas. O atlas mostra dois côndilos cervicais separados, sendo classificado como do tipo II (*sensu* Lynch, 1971). As demais vértebras pré-sacrais apresentam processos cujo comprimento é similar ao das apófises sacrais, sendo moderadamente dilatados nas vértebras V2, V3 e V4. Com relação à sua inclinação, dirigem-se anteriormente em V2 e V3, são paralelos em V4, V5 e V6, e têm direção anterior em V7 e V8. A articulação sacro-coccígena é bicondilar. As apófises sacrais são cilíndricas, moderadamente dilatadas e posteriormente inclinadas. O uróstilo livre não apresenta processos transversos. A cintura escapular é presumivelmente arciferal. As escápulas são grandes, com a *pars acromialis* voltada anteriormente e a *pars glenoidalis* voltada lateralmente. A escápula não está fundida ou sobreposta à clavícula. Na cintura pélvica, o ílio não tem protuberância dorsal, e o ísquio é subtriangular, formando a parte posterior da zona acetabular.

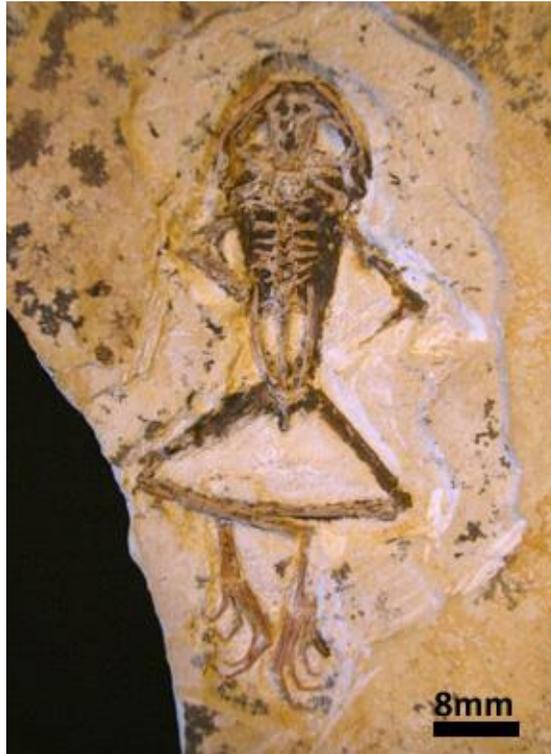


Figura 39. Holótipo (MPSC-Ap 893) de *Arariphrynus placidoi*.

Conforme Leal & Brito (2006), dos membros anteriores, foram preservados o úmero, o rádio e a ulna direitos. O fêmur mostra uma leve curvatura sigmoidal, tendo comprimento similar ao da tíbio-fíbula. A tíbia é mais robusta do que a fíbula, não fundidas. A fórmula falangeal é 2-2-3-4-3, característica da família Leptodactylidae. As falanges terminais são como pequenos nós de superfície crenulada.

*Cratia gracilis* Báez, Moura e Gómez 2009

O holótipo encontra-se no Museu de Paleontologia da URCA em Santana do Cariri, Ceará, sob o número MPSC-Ap 891 (Fig.40), tendo sido encontrado nos calcários laminados de localidade desconhecida no município de Nova Olinda. Segundo Báez *et al.* (2009), trata-se do esqueleto com comprimento rostro-cloacal de 29mm, embora a cabeça possa ter sido desarticulada e deslocada um pouco para frente. O lado direito do crânio, a coluna vertebral e o uróstilo são indicados apenas como uma impressão no sedimento. O corpo está em vista dorsal. A cápsula ótica, o quadradojugal e os ossos mentomeckelianos estão bem ossificados, indicando que o espécime pertence a um indivíduo adulto.

De acordo com Báez *et al.* (2009), o crânio tem um contorno arredondado, sendo ligeiramente mais largo do que longo. A largura do crânio é 45% do comprimento rostro-croacal e seu comprimento 33% da mesma medida. Fragmentos e impressões dos nasais indicam que eram medialmente separados e de tamanho moderado. Anteromedialmente cada nasal se estende até o processo alar da pré-maxila. Remanescentes do esquamosal sugerem que eram em forma de T com um processo zigomático longo e extremidade livre. O processo ótico é mais curto do que o processo zigomático, articulando-se com a região anterolateral da crista parótica. A posição da *pars articularis* do palatoquadrado sugere que tenha sido relativamente longo. Há fragmentos e impressões do pterigoide nas laterais do crânio, sugerindo que possuía um longo ramo medial. A extremidade posterior da maxila termina na metade do comprimento da cápsula ótica, onde se articula com o quadradojugal. A perda parcial da maxila direita revela a impressão da face interna deste osso, com numerosos dentes, mostrando que a fileira dentária se estende da extremidade anterior do osso até a margem anterior da fenestra subtemporal. O quadradojugal mostra a superfície antero-lateral se sobrepondo à superfície medial posterior da maxila. Posteriormente, o quadradojugal se estende até a *pars articularis* do palatoquadrado. O curto esfenoide é representado apenas por uma impressão. Os proóticos formam as cápsulas óticas que se estendem-se lateralmente até às cristas paróticas, embora só a cápsula ótica esquerda esteja completamente preservada. Os exoccipitais esquerdos estão fundidos com os proóticos e formam estreitos côndilos occipitais distintamente separados.



Figura 40. Holótipo (MPSC-Ap 891) de *Cratia gracilis*.

Conforme Báez *et al.* (2009), as três vértebras pré-sacrais mais posteriores parecem ser curtas, com processos transversais lateralmente orientados e apófises estreitas e levemente encurvadas na região posterior. O uróstilo é mais curto do que o comprimento da porção de pré-sacral da coluna vertebral. A escápula direita tem a extremidade medial similar à *parsacromialis* e *glenoidalis*, separadas por um distinto entalhe. A escápula é relativamente curta, com distinto sulco ao longo da margem distal. A clavícula direita, fortemente arqueada, é anterior à escápula e não fundida a ela. O coracoide é robusto, com a *pars glenoidalis* mais expandida do que a extremidade do esterno. O longo contato dorsal entre os ílios, cujas extremidades quase alcançam as margens posteriores do acetábulo, indica que eles tinham expansões supracetabulares bem desenvolvidas.

Nos membros anteriores, o úmero é relativamente longo, com uma moderada crista deltoide ao longo do terço proximal de seu comprimento. Há duas falanges articuladas a um metacarpo direito incompleto. No membro posterior, o fêmur é tão longo quanto o tíbio-fíbula, com comprimento de cerca de 48% do comprimento rostro-cloacal. Os metatarsos direitos II e III estão incompletos com poucas falanges preservadas.

*Eurycephalella alcinae* Báez, Moura e Gómez 2009

O holótipo também se encontra no Museu de Paleontologia da URCA em Santana do Cariri, Ceará sob o número MPSC-Ap 890 (Fig.41). A espécie foi descrita a partir de um indivíduo possivelmente adulto proveniente dos calcários laminados de região desconhecida no município de Nova Olinda. É um anuro de aproximadamente 38mm de comprimento rostro-cloacal, com caixa craniana atingindo 47% do comprimento rostro-cloacal. A pele e a coluna vertebral estão representadas somente por fragmentos de ossos e impressão.

Segundo Báez *et al.* (2009), o crânio é mais largo do que longo, com o esfenoide alongado, sub-retilíneo. O pterigoide é bem ossificado, com o ramo anterior se articulando com a maxila no terço posterior da órbita. O ramo medial é longo e o ramo posterior é robusto, articulando-se com o quadradojugal. O processo zigomático é bem desenvolvido e anterolateralmente dirigido, em contato com a maxila. O ramo ventral é em forma de T junto ao ramo posterior do pterigoide. A pré-maxila é bastante estreita e se articula lateralmente com a relativamente longa maxila, em cuja parte anterior estão cerca de 50 dentes pedicelados. O quadradojugal sobrepõe-se à face medial da maxila. O esfenoide é bem ossificado na região orbital, com uma extensão anterior entre os nasais.

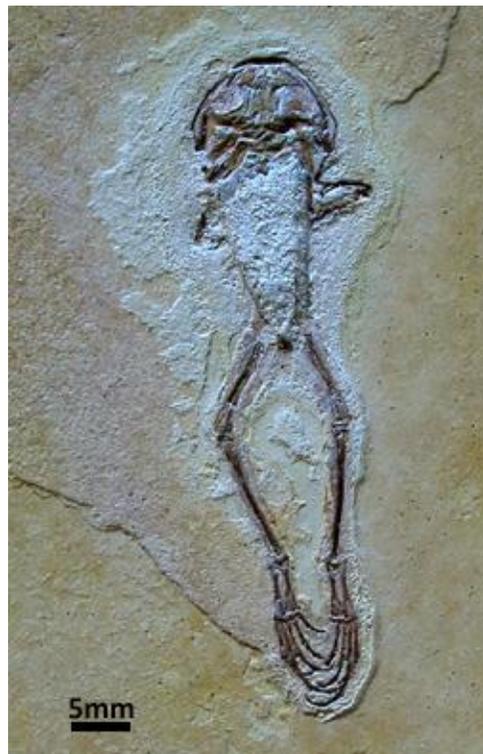


Figura 41. Holótipo (MPSC-Ap 890) de *Eurycephalella alcinae*.

De acordo com Báez *et al.* (2009), a margem anterior do atlas indica que os côndilos occipitais eram bastante juntos. O restante do esqueleto axial está preservado só como impressão (Fig.41). A escápula é longa e dorsoventralmente curva. A extremidade proximal da escápula tem a *pars acromialis* expandida. A clavícula é anteriormente curvada e lateralmente expandida. O coracoide tem as extremidades expandidas. A expansão anterior do esterno é mais pronunciada do que a posterior. O comprimento preacetabular do ílio é ligeiramente maior do que o comprimento médio do crânio.

Conforme Báez *et al.* (2009), o úmero tão longo quanto o comprimento medial do crânio. O comprimento do rádio-ulna é de 75% em relação ao úmero. O metacarpo V é maior do que o metacarpo IV. As falanges terminais parecem ser ligeiramente nodosas. O dígito II é maior do que dígito III. O fêmur é ligeiramente sigmoide, com 85% do comprimento da tíbio-fíbula, que é quase o dobro do tamanho do astrágalo e calcâneo. A extremidade proximal do astrágalo se sobrepõe ventralmente a do calcâneo e provavelmente foi fundida, ao contrário das extremidades distais que se encontram lado a lado. A parte distal dos metatarsos III e IV é expandida. A fórmula falangeal é 2-2-3-4-3. A extremidade distal das falanges terminais é ligeiramente encurvada.

## 2. OBJETIVOS

O objetivo geral que se pretendeu ao desenvolver esta dissertação foi descrever, identificar e correlacionar taxonomica, biogeográfica e paleoecologicamente um exemplar de rã encontrado nos calcários do Membro Crato da Formação Santana da Bacia do Araripe. Registros mesozoicos de anuros são raros e novas descobertas são importantes para compreender melhor sua história evolutiva e a biogeografia.

Esta investigação também teve o intuito de atender, entre outros, aos seguintes objetivos específicos:

- sintetizar as características morfológicas e as ocorrências fossilíferas e atuais das famílias dos Anura para melhor entender sua distribuição e filogenia;
- revisar a ocorrência de anuros na Formação Santana e nos estratos mesozoicos do Gondwana Ocidental visando sua comparação taxonômica e distribuição paleogeográfica;
- resumir a história da pesquisa dos anuros fósseis no Brasil e na Bacia do Araripe;

- relacionar os dados obtidos com informações paleoecológicas do Eocretáceo da Bacia do Araripe;
- situar esta ocorrência na paleobiogeografia do Gondwana no Eocretáceo;
- iniciar o estudo do acervo de fósseis vertebrados da Universidade Federal do Ceará, colaborando para o conceito e a imagem científica do Instituto de Paleontologia e Geologia do Cariri.

### 3. MATERIAL E MÉTODOS

Para desenvolver este trabalho foi analisado um exemplar de anuro proveniente do Membro Crato da Formação Santana, Bacia do Araripe. Este espécime pertencente ao acervo do Instituto de Paleontologia e Geologia do Cariri da Universidade Federal do Ceará, onde se encontra tombado sob o número UFC-NO 004v.

#### 3.1. Localização da área

O material estudado foi coletado nas camadas mais superiores do Membro Crato da Formação Santana aflorantes na Mina Triunfo (7°7'15"S e 39°41'41"W), município de Nova Olinda, sul do Ceará (Fig.42).

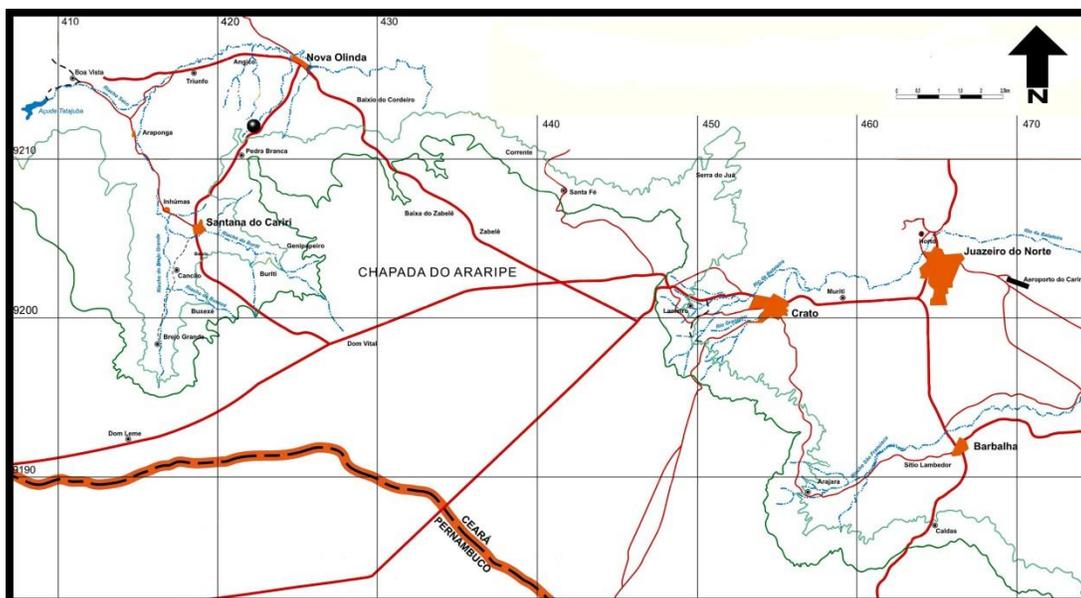


Figura 42. Localização da área de onde proveio o material aqui estudado (ponto preto), entre as cidades de Santana do Cariri e Nova Olinda, no município homônimo, e rodovias de acesso a partir de Juazeiro do Norte, Ceará.

Esta localidade é uma exposição artificial (pedreira de exploração para construção civil) de calcário micrítico laminado de cor cinza-azulada a creme-claro (denominado popularmente de 'pedra cariri'), formando ritmitos de estratificação planar muito fina do Membro Crato (Aptiano) da Formação Santana (Fig.43).



Figura 43. Vista parcial da Mina Triunfo em Nova Olinda, onde foi coletado o espécime estudado.

### 3.2. Procedimentos

Os procedimentos metodológicos empregados para desenvolver a presente investigação foram agrupados em três etapas, incluindo: estudo bibliográfico preliminar, análise, descrição, ilustração e identificação do exemplar, e comparação e interpretação final dos dados.

A primeira etapa constou da leitura e do exame crítico de trabalhos referentes à anatomia, sistemática e ecologia de anuros atuais e fósseis, à ocorrência mundial de anuros cretáceos e à estratigrafia e paleontologia do Membro Crato, efetuando-se e textos-síntese.

A etapa seguinte constou da preparação mecânica do exemplar, quando foram retirados os restos sedimentares que estavam em volta dos ossos do espécime com agulha de aço sob lupa bilocular. Este trabalho foi iniciado durante um estágio de dois meses no Departamento de Zoologia da Universidade Estadual do Rio de Janeiro sob a supervisão da Dra. Maria Eduarda Santos de Castro Leal. Logo após foram efetuadas as fotografias do exemplar pelo Dr. Christian

Westerkamp (UFC), editadas em Adobe Photoshop 7.0 (quando não há menção de autor na legenda é porque a ilustração é da autora). Posteriormente foi elaborada a descrição detalhada do espécime fóssil e tiradas as medidas. Ainda nesta etapa foi realizada a comparação bibliográfica do exemplar descrito com formas fósseis já conhecidas no Brasil e noutros países para efetuar sua identificação taxonômica. Ao final, foi elaborado o texto descritivo segundo as normas internacionais de nomenclatura e descrição zoológica.

Na etapa final do trabalho, foram reunidas todas as informações obtidas ao longo da investigação para se efetuar a interpretação e integração dos dados, elaborando-se enfim o texto final, com suas conclusões e referências bibliográficas. As obras referidas no texto estão listadas seguindo a tendência mais moderna de referenciamento de trabalhos científicos adotada no Brasil, como é encontrado nos *Arquivos do Museu Nacional* e *Anais da Academia Brasileira de Ciências*.

#### 4. SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

Um novo exemplar de anuro foi coletado em 2009, por Francisco Sebastião Gonçalves de Lima, passando a compor o acervo de fósseis do Instituto de Paleontologia e Geologia do Cariri, no Crato, Ceará, sendo a seguir descrito.

Amphibia Gray 1825  
Anura Fischer von Waldheim 1813  
Neobatrachia Reig 1958  
Hylodes Frost *et al.* 2006  
Leptodactylidae Werner 1896

*Gen. nov.*

**Diagnose:** Anuro pequeno com maxila estreita, com dentes pedicelados; vômer com distinto *torus dentigerus* e seis dentes; fenestras orbitais grandes; rádio e ulna mais curtos e robustos do que o úmero; comprimento do fêmur similar ao da tíbio-fíbula; astrágalo e calcâneo fundidos; dígito I curto e dígito IV mais longo do que os dígitos III e V; extremidade distal das falanges terminais nodosa.

**Espécie-tipo:** *Gen. et sp. nov.* a seguir descrita.

*Gen. et sp. nov.*  
Figuras 44 a 49

**Holótipo:** Instituto de Paleontologia e Geologia do Cariri da Universidade Federal do Ceará, Crato, sob o número UFC-NO 004v. Esqueleto quase completo com a porção torácica recoberta por tecido epitelial, exposto em vista ventral, de um espécime adulto (Fig.44).

**Localidade e horizonte:** Mina Triunfo (7°7'15"S e 39°41'41"W), município de Nova Olinda, Estado do Ceará, Brasil; Membro Crato (Aptiano) da Formação Santana da Bacia do Araripe.

**Diagnose:** Esta pequena espécie difere de outros anuros fósseis por apresentar a seguinte combinação de caracteres: maxila estreita e relativamente longa, mais afilada junto ao quadradojugal, com dentes pedicelados; vômer com distinto *torus dentigerus* e seis dentes; nasais separados pelo paraesfenoide; palatino subcilíndrico, levemente encurvado, mais espessado na extremidade medial com uma fina crista ao longo da metade medial do seu comprimento; fenestras orbitais grandes; eixo da escápula longo e medialmente encurvado, com ambas as extremidades expandidas; clavícula anteriormente curvada com a extremidade distal expandida; rádio e ulna mais curtos e robustos do que o úmero; comprimento do fêmur similar ao da tíbio-fíbula; astrágalo e calcâneo fundidos, com extremidades expandidas; dígito I curto e dígito IV bem mais longo do que os dígitos III e V; extremidade distal das falanges terminais ligeiramente encurvada e nodosa.

**Descrição:** O exemplar mostra um esqueleto articulado, em vista ventral, que pertence a um indivíduo adulto (Fig.44), o que se depreende da completa ossificação da caixa craniana e dos membros. Embora o crânio e os membros estejam totalmente preservados, a coluna vertebral está em sua maior parte recoberta por tecido mole, e a pelve encontra-se fragmentada, com partes perdidas. Fragmentos de pele também ocorrem no crânio e junto aos fêmures e tíbias. O comprimento rostro-cloacal é estimado em cerca de 33mm.

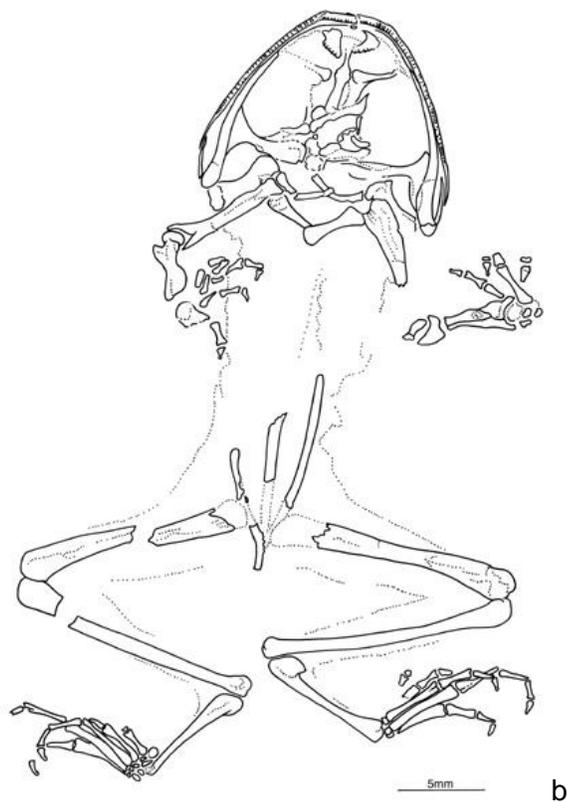


Figura 44. Vista geral do exemplar do *gen. et sp. n.* aqui descritos: a - espécime; b - desenho esquemático.

O crânio é mais largo do que longo, com um contorno subtriangular arredondado, mostrando sua região frontal sub-retilínea, como um leve truncamento (Fig.45). A largura máxima do crânio é de 15mm e o comprimento é de 12mm, este correspondendo a 36% do comprimento rostro-cloacal. A pré-maxila é pequena e se articula com a maxila, que é estreita e relativamente longa, com aproximadamente 120 dentes pedicelados, se afilando junto ao quadradojugal, que é bem ossificado e articulado ao anguloplenial. Fragmentos do osso mentomeckeliano estão presentes abaixo da parte anterior da maxila. O vômer é mais espessado nas margens posterior e lateral distal, mostrando a margem medial côncavo. Na sua margem posterior se encontram seis distintos pequenos dentes, que formam um *torus dentigerus*. O nasal, achatado, é bem visível entre o vômer e palatino, separado um do outro pelo paraesfenoide. O nasal está lateralmente justaposto ao dentário, que é muito fino e alongado (melhor preservado no lado direito). O esfenoide é largo, bem ossificado na região orbital e próximo ao tecto nasal, quase fundido ao paraesfenoide, igualmente bem ossificado. O palatino é subcilíndrico, levemente encurvado, mais espessado na extremidade medial. O pterigoide é alongado, sub-retilíneo, se articulando com o anguloplenial, no terço posterior da órbita, através dos ramos anterior e posterior. O ramo medial do pterigoide está em contato com o proótico, muito fragmentado. O esquamosal é pouco visível, abaixo da parte postero-medial do pterigoide.

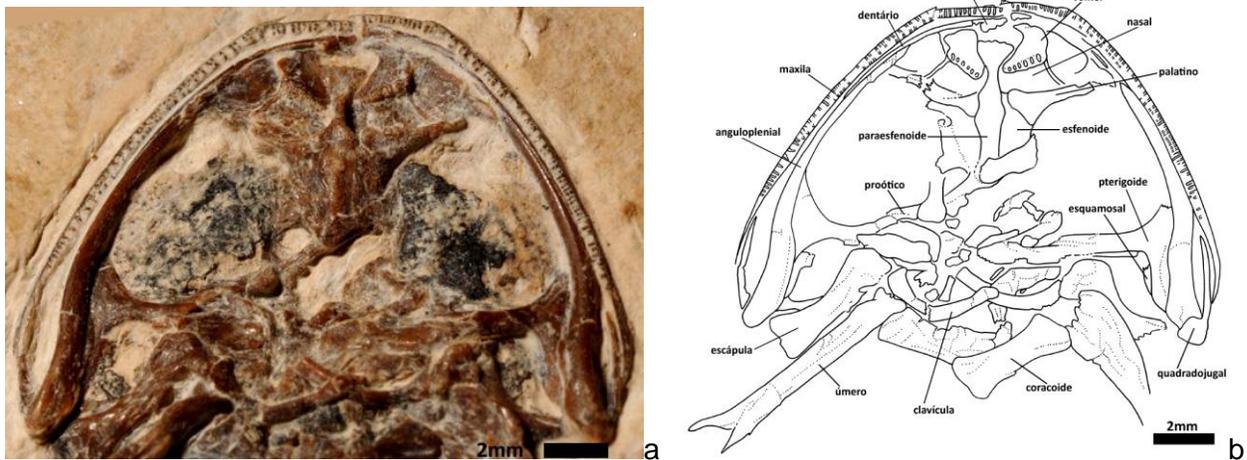


Figura 45. Crânio preservado do *gen. et sp. n.* aqui descritos: a - exemplar; b - desenho esquemático.

O atlas e as demais vértebras se encontram ocultas por tecido mole. A cintura peitoral, presumivelmente do tipo arciferal (clavículas e coracoides com cavidades articulares pouco profundas), está representada por escápulas, clavículas e coracoides de ambos os lados do corpo. O eixo da escápula é longo e medialmente encurvado, com ambas as extremidades expandidas (Fig.44). A clavícula é anteriormente curvada com a extremidade distal expandida, em contato com a *pars acromialis* da escápula. O coracóide tem as extremidades similarmente

expandidas. O úmero é longo, o direito medindo cerca de 8mm de comprimento, mostrando uma profunda concavidade em articulação com o olecrano. O úmero possui uma moderada crista deltoide ao longo da metade proximal de seu comprimento (Fig.45). O rádio e a ulna são mais curtos e robustos do que o úmero. Os carpais são pouco distintos, alguns recobertos por tecido mole. Estão preservados os quatro dígitos com algumas falanges em ambos os lados. A última falange é afilada mostrando um pequeno nódulo em sua extremidade (Fig.46).

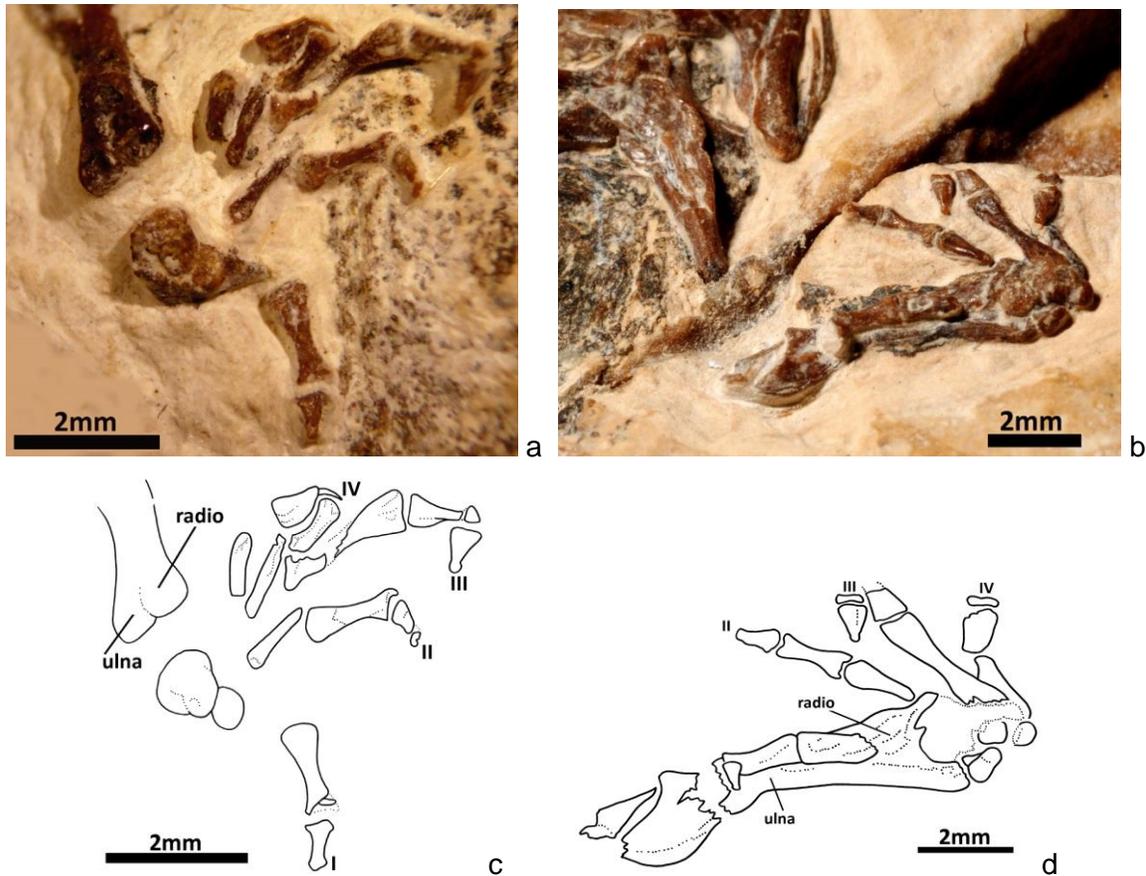


Figura 46. Membros anteriores do *gen. et sp. n.* aqui descritos: a - membro esquerdo; b - membro direito; c - desenho esquemático do membro esquerdo; d - desenho esquemático do membro direito.

A cintura pélvica está representada por fragmentos do ílio, ísquio e a parte medial do uróstilo, que é livre sem processos transversos (Fig.47). Nos membros posteriores, o fêmur é quase tão longo quanto a tíbio-fíbula, que é quase o dobro do tamanho do astrágalo e calcâneo (Figs 48 e 49). Ao redor do fêmur e da tíbio-fíbula ficaram preservados restos de tecidos moles. A extremidade proximal e distal do astrágalo e calcâneo, fundidos em toda sua extensão, são bastante expandidas. Os tarsos proximais são curtos, aparentemente sem formar janelas intertársicas. Os tarsos distais não fundidos se articulam com os longos metatarsos, que mostram a parte distal mais expandida. Há restos de epiderme sobre alguns tarsos e metatarsos. O dígito I é curto. O dígito IV é bem maior do que os dígitos III e V, que têm comprimento similar. A extremidade distal

das falanges terminais é ligeiramente encurvada e nodosa (Figs 48 e 49). A fórmula falangeal é 2-2-3-4-3, ainda que a última falange do dígito I de ambos os lados não esteja preservada.



Figura 47. Cintura pélvica parcialmente preservada do *gen. et sp. n.* aqui descritos.

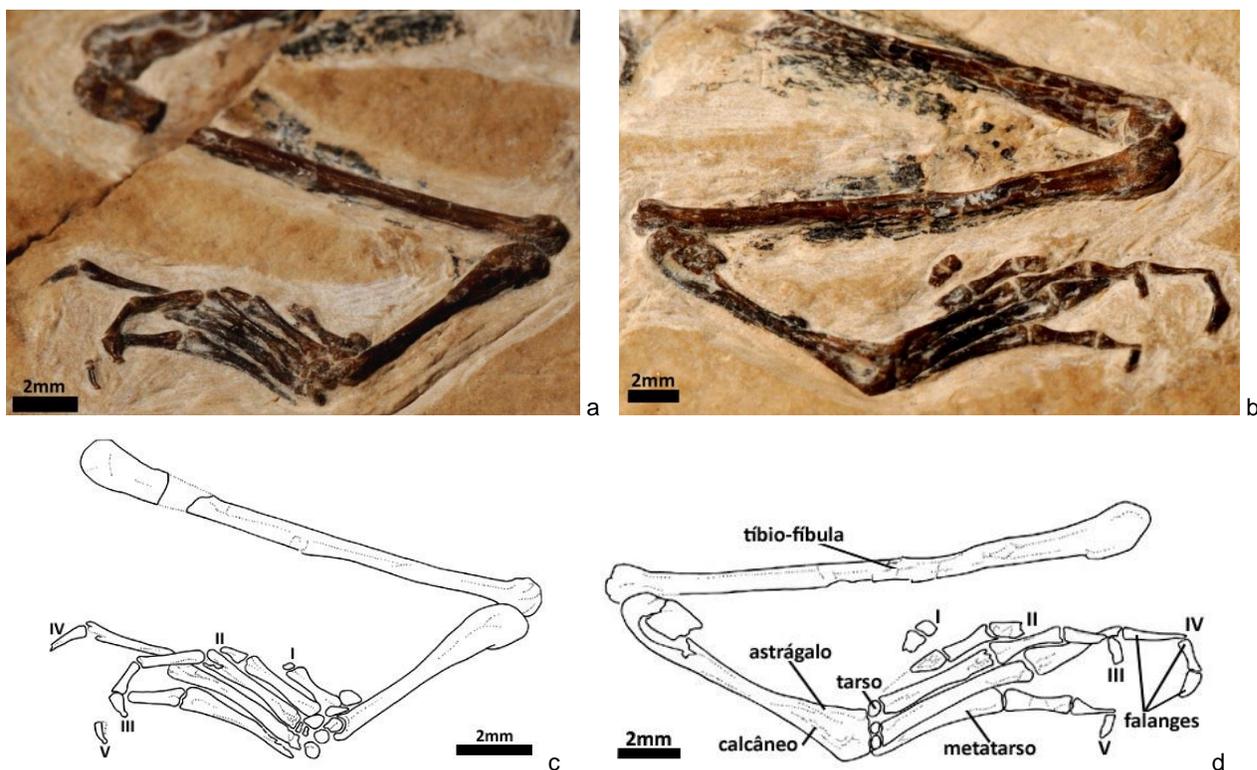


Figura 48. Membros posteriores do *gen. et sp. n.* aqui descritos: a - membro esquerdo; b - membro direito; c - desenho esquemático do membro esquerdo; d - desenho esquemático do membro direito.

**Discussão:** O exemplar aqui descrito compartilha com a espécie *Eurycephalellaalcinae* o

tamanho pequeno, o esfenoide bem ossificado próximo ao tecto nasal, a longa escápula com a *pars acromialis* expandida, e o úmero com uma moderada crista deltoide ao longo da metade proximal de seu comprimento (Fig.49). Difere deste gênero monoespecífico principalmente na caixa craniana, que é mais estreita, subtriangular, no pterigoide menos robusto, nas fenestras orbitais maiores e nos quadradojugais mais estreitos (Fig.50) e nos membros posteriores, onde o fêmur tem comprimento similar ao tíbio-fíbula, o astrágalo e calcâneo são mais longos e fundidos em toda a sua extensão, todos os metatarsos são distalmente expandidos, o dígito III é mais longo do que o dígito II, e as porções distais das falanges terminais não têm ranhuras, terminando num pequeno nóculo (Fig.51). Deste modo não pode ser referido nem ao gênero *Eurycephalella* e nem à sua única espécie descrita, *E.alcinae*.

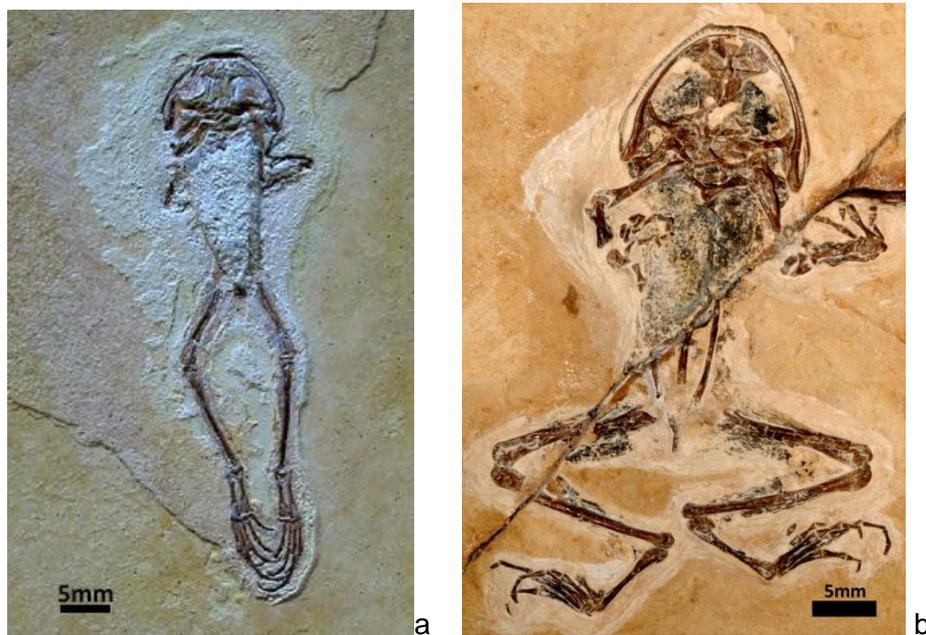


Figura 49. Exemplos de anuros do Membro Crato: a - holótipo de *Eurycephalellaalcinae*; b - *Gen. et sp. n.* aqui descritos.

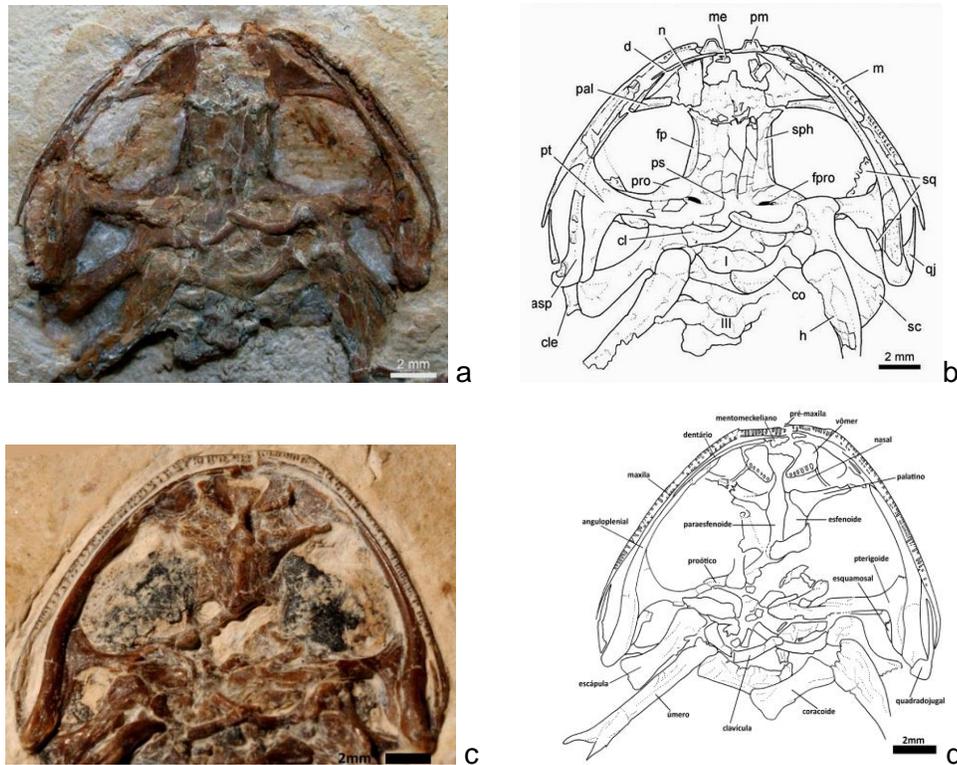


Figura 50. Crânios de anuros do Membro Crato: a e b - holótipo de *Eurycephalella alcinae* (Báez *et al.*, 2009); c e d - *Gen. et sp. n.* aqui descritos.

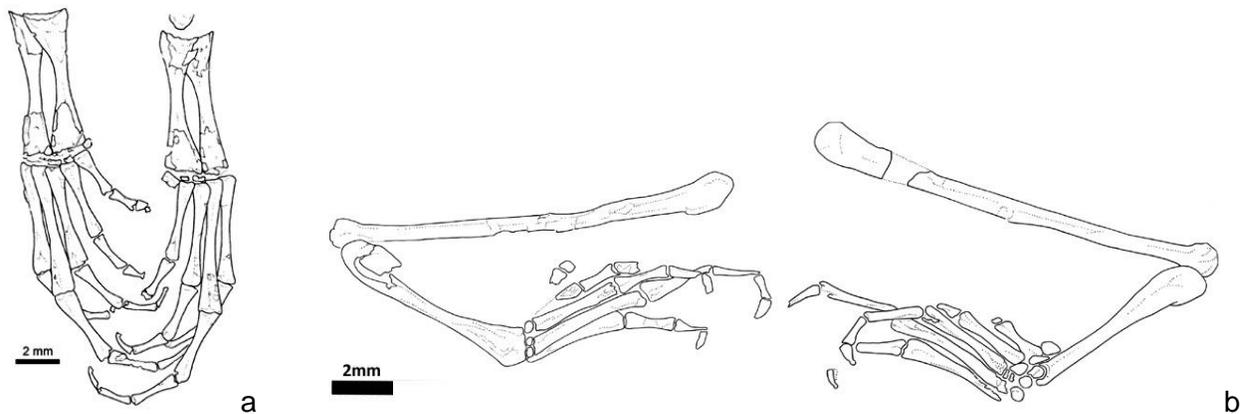


Figura 51. Desenho esquemático dos pés de anuros do Membro Crato: a - *Eurycephalella alcinae* (Báez *et al.*, 2009); b - *Gen. et sp. n.* aqui descritos.

Da espécie *Arariphrynus placidoi*, também ocorrente nas mesmas camadas do Membro Crato, o espécime aqui descrito é bastante diferente. A descrição do *Arariphrynus* foi baseada principalmente na coluna vertebral, recoberta por tecido mole no exemplar ora estudado, pois a caixa craniana e os membros anteriores de *Arariphrynus* estão pobremente preservados, o que dificulta um pouco esta comparação (Fig.52). As similaridades encontram-se basicamente nos membros posteriores: o comprimento do fêmur e tíbio-fíbula, a fórmula falangeal 2-2-3-4-3, e falanges terminais com extremidades globosas. Entretanto, o exemplar aqui descrito difere por

possuir fenestras orbitais bem maiores, os vômeres com seis dentes, os quadradojugais mais estreitos e os pterigoides com o ramo anterior mais curto (Fig.53), além de apresentar o astrágalo e calcâneo fundidos e a relação entre as primeiras e segundas falanges maior do que a mesma relação em *Arariphrynus placidoi* (Fig.54). Assim sendo, o espécime aqui estudado não pode ser referido a esta espécie.



Figura 52. Exemplares de anuros do Membro Crato: a - holótipo de *Arariphrynus placidoi*; b - *Gen. et sp. n.* aqui descritos.

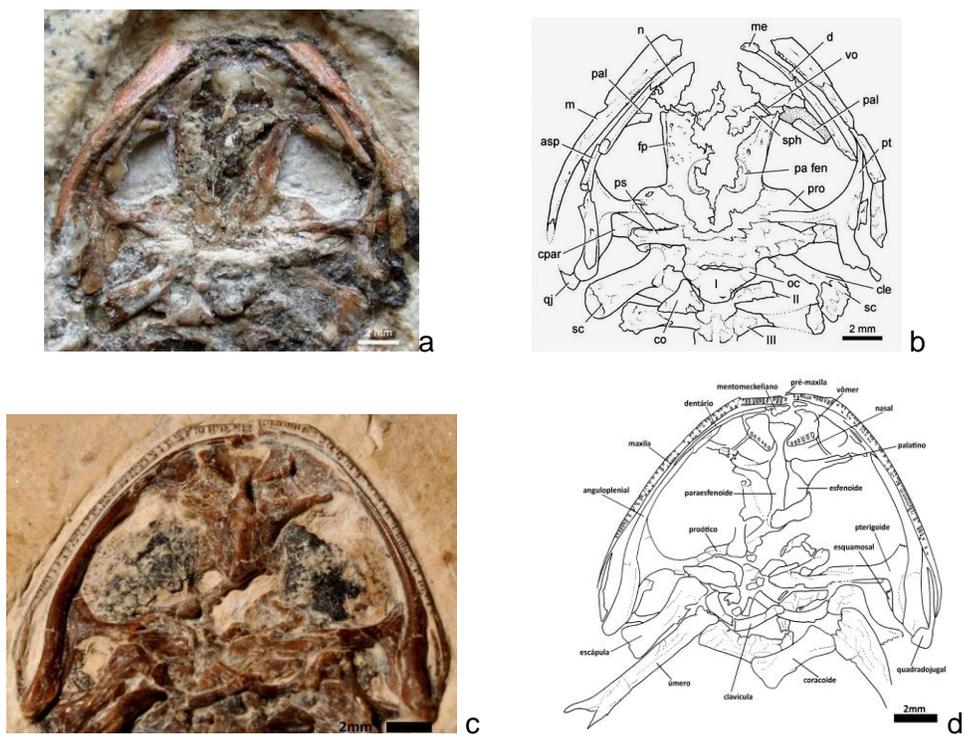


Figura 53. Crânios de anuros do Membro Crato: a e b - holótipo de *Arariphrynus placidoi* (Báez et al., 2009); c e d - *Gen. et sp. n.* aqui descritos.

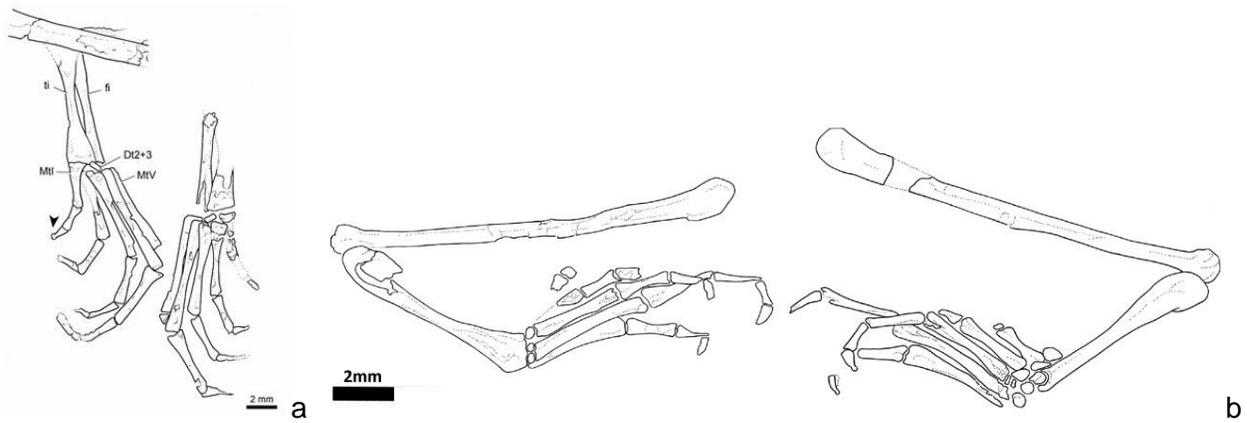


Figura 54. Desenho esquemático dos pés de anuros do Membro Crato: a - *Arariphrynus placidoi* (Báez *et al.*, 2009); b - *Gen. et sp. n.* aqui descritos.

A comparação do exemplar aqui descrito com *Cratia gracilis* é muito dificultada pelo pobre estado de preservação, em posição dorsal, desta última espécie (Fig.55), pois poucos elementos diagnósticos estão visíveis, faltando todas as falanges. Mesmo assim, parece que ambas as espécies possuem uma clavícula delgada e anteriormente curvada, coracoides com a extremidade glenoidal mais expandida, pterigoide com o ramo medial longo e fenestras orbitais de tamanho similar. A espécie descrita neste trabalho difere, porém, por apresentar a caixa craniana mais estreita e menos anteriormente estreitada, o esquamosal sem extremidades livres e o coracoide com extremidades similarmente expandidas (Fig.56).

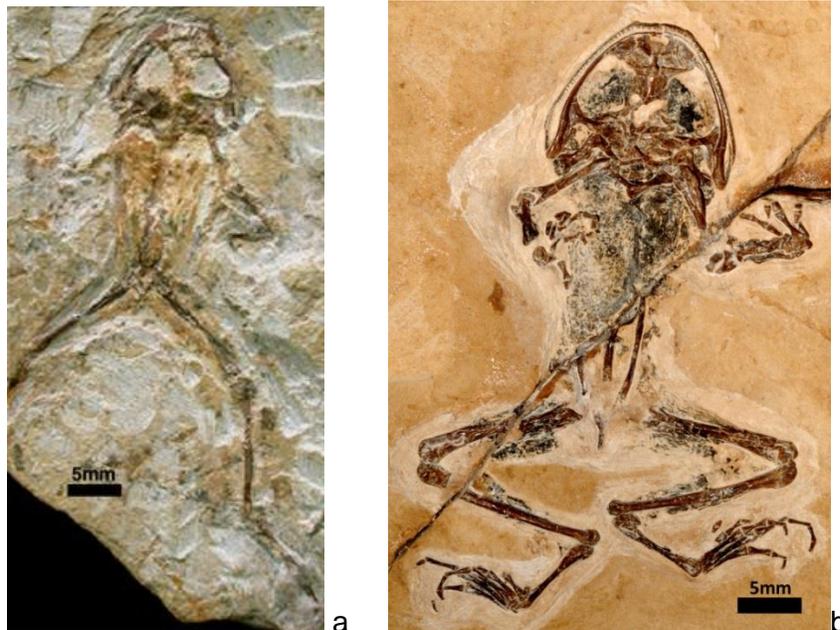


Figura 55. Exemplares de anuros do Membro Crato: a - holótipo de *Cratia gracilis*; b - *Gen. et sp. n.* aqui descritos.

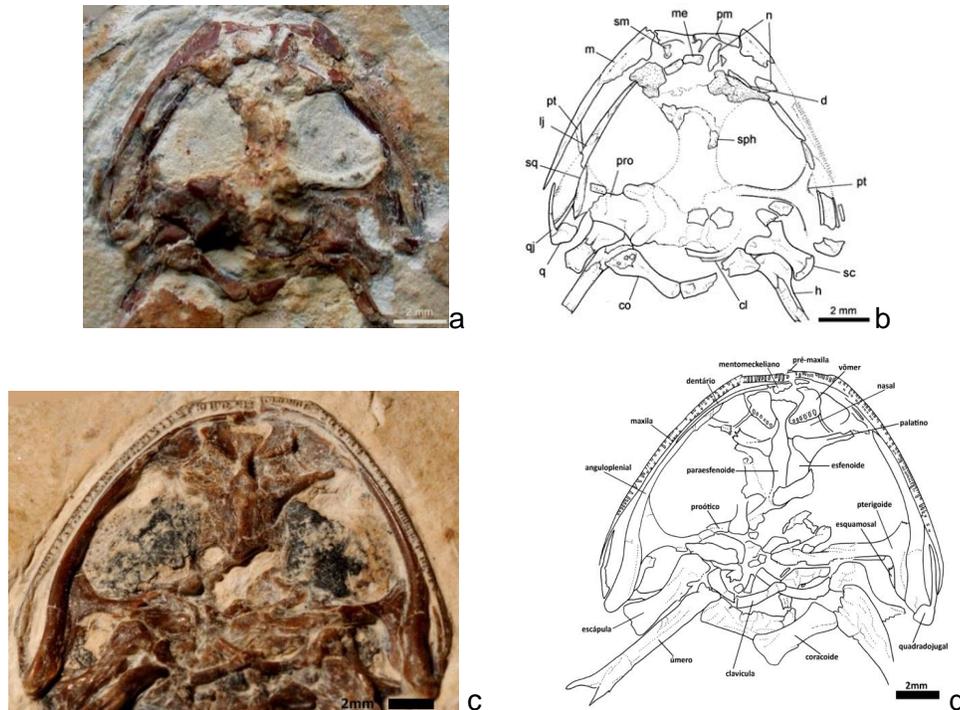


Figura 56. Crânios de anuros do Membro Crato: a e b - holótipo de *Cratia gracilis* (Báez *et al.*, 2009); c e d - *Gen. et sp. n.* aqui descritos.

Um exemplar ainda não descrito, mas figurado em Leal *et al.* (2007; Fig.13.1), da Stuttgart Universität, parece muito similar a nova espécie aqui descrita, mesmo que tenha várias feições morfológicas encobertas por sedimento e pareça ser um pouco menor. Entretanto, os membros posteriores parecem muito similares, com o astrágalo e o calcâneo fundidos, a mesma relação de tamanho entre as primeiras e segundas falanges, e a última falange globosa. Difere, no entanto, por possuir um ílio mais robusto e curto (Fig.57). Um exame deste espécime poderá confirmar ou não a suposição de pertencer ao mesmo táxon que o exemplar aqui descrito.

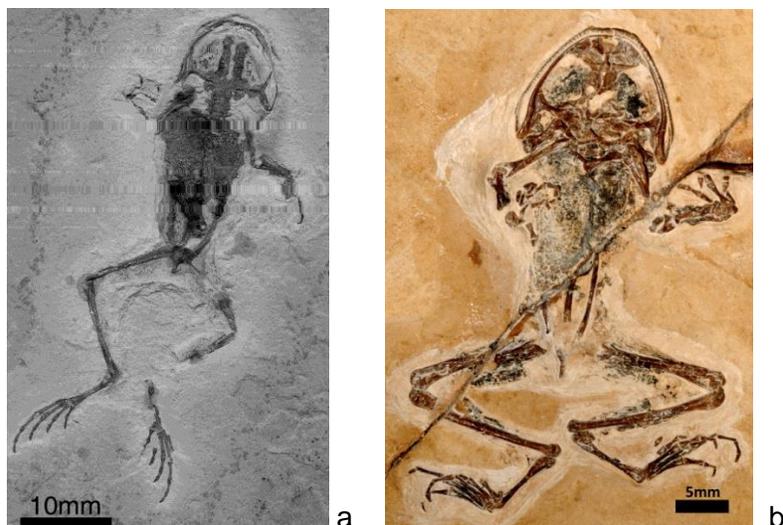


Figura 57. Anuros do Membro Crato: a - exemplar SMNK figurado em Leal *et al.* (2007); b - *Gen. et sp. n.* aqui descritos.

Com outros espécimes provenientes do Membro Crato, ainda não formalmente descritos e denominados (Fig.38), não é possível uma comparação, pois não dispomos de fotografias detalhadas ou acesso aos exemplares, considerando que muitos deles estão sendo descritos por outros colegas. Com as demais espécies de anuros cretáceos brasileiros já descritos e denominados, também a comparação é difícil, pois, além de pertencerem a outras famílias de anuros, são de idade bem mais recente (Neomaastrichtiano), ocorrentes em arenitos da Formação Marília da Bacia de Bauru. O Ceratophryidae (*sensu* Roelants *et al.*, 2007) *Baurubatrachus pricei* (Fig.35b) e o Hyloidae *Uberabatrachus carvalhoi* (Fig.35c) são diferentes por serem formas maiores, mais robustas e de crânio mais largo, com a porção anterior orbital muito ossificada e os nasais ornamentados e não separados pelo paraesfenoide.

Uma possível comparação com as espécies cretáceas argentinas, *Avitabatrachus uliana* (Fig.30) e *Saltenia ibanezi* (Fig.33), mostra igualmente poucas similaridades, pois, além de serem formas bem mais recentes (Eocenomaniano e Santoniano-Campaniano, respectivamente), são referidas ao clado Pipoidea, de morfologia bastante diversa do espécime aqui tratado, como o astrágalo e calcâneo fundidos somente em suas extremidades. Com outras espécies cretáceas conhecidas de regiões mais distantes é bem difícil comparar, pois os anuros costumam, pelo seu modo de vida, ter uma distribuição geográfica bastante restrita, tornando as comparações taxonômicas pouco adequadas.

Deste modo, o exemplar ora descrito se configura num novo gênero e nova espécie de anuro, distinto de todas as demais espécies deste grupo descritas do Membro Crato da Formação Santana da Bacia do Araripe no Ceará, e de todas as formas conhecidas do Cretáceo sul-americano. Pertence à família Leptodactylidae, a qual também foram referidos os gêneros *Arariphrynus* e *Eurycephalella* (co-ocorrentes no Membro Crato da Formação Santana), por apresentar maxila e pré-maxila dentadas, palatinos, extremidade anterior da escápula não sobreposta à extremidade anterior da clavícula, e fórmula falangeal 2-2-3-4-3. Aparentemente as costelas estão ausentes.

## 5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Todos os exemplares de anuros da Bacia do Araripe descritos ou mencionados na literatura até o momento, como o espécime aqui analisado, foram coletados nos calcários laminados do Membro

Crato aflorantes nos municípios de Nova Olinda e Santana do Cariri, parte leste da Bacia do Araripe. De modo geral, apresentam o esqueleto articulado, ainda que partes do tronco ou membros anteriores sejam frequentemente perdidos (Figs 38-41). Os ossos dos membros posteriores e de suas falanges são preservados na maioria das vezes, sendo que estes membros normalmente encontram-se bastante flexionados, mostrando uma figura losangular (seis exemplares de dez figurados; Figs 38 e 44) ou mais raramente triangular (Fig.39). Como observaram Moura & Barreto (2006) em formas atuais, à medida que passa o tempo depois da morte de algumas rãs, caso permaneçam em ambiente subaéreo e seco, as pernas vão se flexionando, mostrando a figura losangular observada em muitos dos anuros preservados no Membro Crato. Por outro lado, os autores também verificaram que, se o indivíduo morto permanecer em ambiente aquático, suas pernas vão progressivamente se distendendo. Deste modo, o espécime aqui descrito, deve ter sido desidratado em ambiente subaéreo antes de ser recoberto por partículas sedimentares, tendo morrido provavelmente nas margens do corpo aquoso.

Dos cinco espécimes descritos, três se encontram fossilizados com a parte ventral voltada para cima (*Arariphrynus*, *Eurycephalella* e o exemplar ora em pauta), um dorsalmente preservado (*Cratia*) e outro não permite determinar sua posição (espécime indeterminado; Fig.38e). Esta posição de morte pode ser tão somente casual, e, com maior percentual de espécimes coletados, poder-se-ia supor um motivo. A posição dos membros posteriores do espécime em estudo não permite supor que foram rolados pelas fracas ondas do lago até seu local de deposição, sendo mais plausível a hipótese de ter sido recoberto por sedimentos quando, por algum motivo, as águas subiram e cobriram as margens do lago.

A frequente preservação articulada de pequenos e delicados ossos dos anuros do Membro Crato, permite supor que estas espécies viviam em áreas próximas do lago ou sobre plantas dentro dele, e que, após sua morte, sofreram pouco transporte em águas de baixa energia até serem soterradas no fundo lamoso subaquático, como já sugeriram diversos autores (Maisey, 1991; Moura & Barreto, 2006; Moura & Báez, 2006; Báez *et al.*, 2009). Como salientaram Leal & Brito (2006), alguns exemplares possuem tecidos moles e epiderme preservados junto com o seu esqueleto (Figs 38a-d, 39 e 44), como o exemplar ora em estudo, reforçando esta hipótese de pequeno transporte *post-mortem*. Também mostram leve tridimensionalidade e pouca ou nenhuma destruição por animais necrófagos, como já comentaram Moura & Báez (2006), Moura & Barreto (2006) e Báez *et al.* (2009). Todas estas observações indicam uma deposição para-autóctone, em local muito próximo do ambiente em que viviam.

### 5.1. Considerações paleoecológicas

Os espécimes de anuros fósseis que pertencem a famílias que ainda possuem representantes atuais podem ter seu modo e ambiente de vida deduzido com bastante propriedade a partir da ecologia conhecida da família. Este é o caso do exemplar aqui descrito, referido à família Leptodactylidae (Rocek, 2000), que hoje em dia tem indivíduos que vivem próximo a corpos aquosos rasos, se escondendo durante o dia em locais terrestres abrigados, sob pedras e troncos caídos. Sabe-se que os anuros de modo geral, por questões fisiológicas e reprodutivas, precisam habitar na fase adulta áreas alagadas ou próximas da água (Deullman & Trueb, 1994), mas não são propriamente formas aquáticas. Deste modo, Moura & Báez (2006) sugeriram que os anuros preservados nos calcários laminados do Membro Crato habitavam áreas marginais paludais de um lago, ainda que Moura & Barreto (2005) os tenham considerados limnícolas, o que parece um pouco equivocado. O corpo aquoso referido, neste caso, está representado pelos calcários laminados micríticos do Membro Crato, tido pela maioria dos estudiosos (Maisey, 1991; Neumann, 1999; Assine, 2007; Martill *et al.*, 2007; Heinhofer *et al.*, 2010) como depositado em um ambiente lacustre calmo e raso, compondo assim o referido lago à margem do qual viveria o espécime ora em foco.

De modo geral o Cretáceo foi um período de temperaturas médias bem mais altas do que as atuais, com extensas regiões intracontinentais que tinham baixo regime pluvial (Vakrameev, 1984). A região do nordeste brasileiro durante o Eocretáceo, numa posição quase equatorial, parece ter tido similarmente um clima bastante quente (cerca de 10°C acima da temperatura global média atual; Petri, 1998) e com tendência a aridez (Mabesoone, 1975; Lima, 1983; Suguio, 1996), pouco adequado aos anuros, que têm dificuldade de retenção de água quando expostos às altas temperaturas ou a ambientes de baixa umidade (Deullman & Trueb, 1994). Desta forma, sua presença nos calcários aptianos do Membro Crato, deve estar relacionada a nichos ecológicos especiais, mais úmidos, como numa vegetação relativamente densa próxima a corpos d'água.

As rãs tropicais, como são conhecidas popularmente os membros da família dos leptodactídeos e, por consequência, a espécie aqui descrita, atualmente vivem em áreas próximas a brejos, lagoas e pântanos situados em clareiras, nas bordas de matas ou dentro de florestas úmidas, mas também em locais de vegetação herbácea rala da margem de corpos aquosos. Os vegetais semi-aquáticos e marginais, representados no Membro Crato, são as angiospermas *Iara iguassu* e *Isoetites* sp., que com suas folhas alongadas viviam parcialmente submersas na água, e a pteridófita *Ruffordia* sp., que deveria se desenvolver nas camadas mais baixas da mata ciliar

(Fig.3). Com largas folhas flutuantes que provavelmente cresciam em locais de baixa energia, existiam as angiospermas aquáticas emersas *Pluricarpellatia peltata* e *Klitzchophyllites flabellatus*. Com exceção desta última, por ser muito pequena, qualquer uma dessas plantas poderia servir de eventual substrato para o espécime de anuro agora descrito, pois, ainda que sejam vegetais de pequeno porte, suas folhas parecem poder suportar o peso de uma pequena rã, principalmente *Isoetites* sp., semi-aquática marginal, que possuía folhas maiores e mais espessas, oferecendo um substrato bem mais seguro.

Atualmente a maioria das rãs tropicais tem hábitos alimentares crepusculares ou noturnos, ficando na beira de corpos aquosos ou parcialmente submersas em águas rasas (Halliday & Adeler, 2002). A fauna de insetos, abundantemente preservados nos calcários laminados do Membro Crato, provavelmente servia de alimento para a espécie em foco, como já sugeriram Maisey (1991) e Almeida *et al.* (1999) para outros anuros desta mesma unidade. Entretanto, com hábitos crepusculares ou noturnos, como ocorre atualmente com os leptodactídeos, mais provavelmente a espécie descrita se alimentava de moscas, mosquitos e similares (Diptera), pequenas baratas (Blattaria) e formigas (Hymenoptera), todos registrados nas mesmas camadas do Membro Crato. E na cadeia alimentar existente então, estes pequenos e frágeis anuros deveriam ter como predador alguns vertebrados de maior porte, como jovens crocodilos, que vivam no mesmo ambiente marginal do lago.

Em síntese, o espécime aqui analisado muito provavelmente vivia entre vegetais semi-aquáticos de pequeno porte das áreas marginais de um lago calmo e raso, se alimentando de pequenos insetos que voavam ou andavam a beira desta lagoa durante o anoitecer, se constituindo na dieta de pequenos crocodilianos. Algumas espécies de anuros já descritas provenientes do Membro Crato parecem pertencer a mesma família (Leptodactylidae), vivendo de forma similar a acima descrita. Uma pequena espécie atual de leptodactídeo que poderia ser homóloga à forma aqui descrita é *Eleutherodactylus danae* Duellman 1978 (Fig.58), que vive em florestas tropicais e subtropicais úmidas da América do Sul. Alguns autores consideram-na pertencente uma subfamília da família Leptodactylidae e outros como uma família individualizada (Brachycephalidae Günther 1858; Frost *et al.*, 2006), pois a este grupo pertencem mais de 27% das espécies de rãs neotropicals hoje conhecidas (Heinicke *et al.*, 2007).



Figura 59. Exemplar atual de rã leptodactilídea (ou braquicefalídea) de cerca de 30mm de comprimento do corpo: *Eleutherodactylus danae* (a - Heinicke *et al.*, 2007; b - [www.geometer.org](http://www.geometer.org)).

## 5.2. Considerações paleobiogeográficas

Os anuros de modo geral, por necessitarem proximidade com água doce de ambientes naturalmente terrestres e terem uma forma de locomoção saltatorial, têm poucas possibilidades de dispersão em grandes áreas geográficas, mostrando uma tendência endêmica bastante grande. Os mares e oceanos, assim como altas cadeias montanhosas, cujos pontos mais altos são cobertos pelas chamadas neves eternas, são barreiras intransponíveis para suas espécies, mesmo no Eocretáceo. Por outro lado, anuros não são organismos frequentemente preservados no registro geológico, não só pelo fato de viverem em ambiente emerso, cujos depósitos são bem menos abundantes do que os depósitos de ambiente marinho, mas também por possuírem um esqueleto frágil, leve o suficiente para poderem saltar. Assim, a quantidade de exemplares de anuros fósseis é naturalmente bem menor do que de organismos adaptados a viver em águas oceânicas, mormente no Cretáceo, um período caracterizado por grandes transgressões marinhas e mares epicontinentais. Ademais, os anuros atuais são em grande maioria tropicais, ainda que ocorram também em zonas temperadas (Deullman & Trueb, 1994), o que poderia reduzir ainda mais sua ocorrência paleogeográfica.

Os anuros Neobatrachia do Gondwana Ocidental, como é o espécime aqui estudado, no Eocretáceo, estão registrados apenas na América do Sul e mais especificamente só no Membro Crato da Bacia do Araripe, nordeste do Brasil. As demais espécies de neobatrâquios deste continente, ou são do Jurássico da Patagônia, Argentina (*Notobatrachus degiustoi*, da Formação La Matilde da província de Santa Cruz (Báez & Nicoli, 2004) e *N. reigi*, da Formação Cañadón

Asfalto da província de Chubut (Báez & Nicoli, 2008), ou são do Neomaastrichtiano de Minas Gerais, Brasil (*Baurubatrachus pricei* e *Uberabatrachus carvalhoi* da Formação Marília da Bacia de Bauru; Báez & Perí, 1989; Báez *et al.*, 2012). Deste modo, com um registro tão pontual, tanto em termos geográficos como temporais, é impossível, no estágio atual do conhecimento, traçar alguma distribuição ou rota paleobiogeográfica relacionada ao exemplar agora descrito da Bacia do Araripe. Também não há formas congêneres de Neobatrachia na África que permitam confirmar a hipótese de um nordeste brasileiro temporariamente africano no Eocretáceo, como sugerido por Araiet *al.* (2007).

Os anuros da Bacia do Araripe sugerem certo endemismo da biota desta região no Eocretáceo, como já observou Maisey (2011), com o estudo de sáurios e peixes de bacias cretáceas africanas e do nordeste brasileiro, e de modo similar ao que ocorre com diversas espécies de leptodactílideos atuais, conhecidos como rãs dos trópicos meridionais (*Southern frogs*), só não sendo encontrados na Nova Zelândia e na maioria das ilhas oceânicas (Frost *et al.*, 2006). As três espécies já descritas e nomeadas do Membro Crato da Bacia do Araripe também não foram correlacionadas a qualquer outra ocorrência mundial de neobatráquios, possivelmente por mostrar características bastante peculiares, ainda não observadas em outras partes do mundo.

### 5.3. Considerações filogenéticas

Apenas considerações preliminares são aqui apresentadas, pois análises mais avançadas seriam necessárias, como tomografia computadorizada (*CT Scan*) para obter a forma e relação dos ossos ainda recobertos por pele, para poder relacionar a espécie aqui descrita com outras em termos evolutivos.

A origem e diversificação dos anuros, assim como dos anfíbios em geral, é bastante controversa, especialmente em se tratando de formas fósseis, onde diversas feições morfológicas não estão preservadas e o registro geológico é cheio de lacunas. Observa-se hoje em dia alta taxa de especiação de anuros em regiões tropicais, e algumas evidências sugerem que este padrão pode ter sido influenciado por uma alta taxa de extinção de espécies em regiões temperadas (Wiens, 2007). A hipótese de que a diversificação dos anuros foi incrementada pelo aparecimento das angiospermas permite uma explicação plausível para a relativamente recente e independente origem das muitas linhagens arbóricolas de rãs atuais e para o fato de que 82% das espécies de anfíbios atuais viverem em florestas (Roelants *et al.*, 2007).

Aproximadamente 86% das modernas espécies de rãs descendem de apenas quatro linhagens ancestrais, que produziram maiores radiações filogenéticas durante o Neocretáceo e Eoterciário (Fig.26; Roelants *et al.*, 2007). A maioria dos anuros, tanto fósseis como atuais, pertence à subordem Neobatrachia (Reig, 1958), considerados pela maioria dos autores como um grupo monofilético, embora a relação entre eles ainda seja muito discutida (Báez *et al.*, 2009). O clado Leptodactylidae geralmente é considerado parafilético e sem sinapomorfias (Cogger & Zweifel, 1998) e não monofilético (Pyron & Wiens, 2011). Acredita-se que esta diversificada família de rãs divergiu dos outros Hyloides no final do Mesozoico, sendo bastante bem representada no registro geológico (Frost *et al.*, 2006), como comprova sua ocorrência na Bacia do Araripe, onde das quatro espécies descritas (incluindo a analisada neste trabalho), três pertencem a esta família.

O formato das falanges terminais, distintivos nas espécies aptianas do Araripe, tem sido considerado taxonomicamente significativo (Lynch, 1971 e 1978; Clarke, 1981; Laurent, 1986), embora sua utilidade filogenética em nível supragenérico ainda seja controversa (Fabrezi, 1996). Por outro lado, variações morfológicas podem ocorrer durante o desenvolvimento ontogenético (Fabrezi, 1996), mas nenhuma variação entre adultos da mesma espécie já foi relatada (Báez & Perí, 1989). Ainda que de pequeno porte, as rãs conhecidas do calcário laminado são exemplares adultos, de modo que suas diferenças morfológicas devem refletir diferentes táxons e não estágios ontogenéticos. O clima tropical ocorrente na região à época de deposição do Membro Crato e a abundante e diversificada vegetação, inclusive com angiospermas, que circundava os corpos d'água de então, ofereceria nichos ecológicos diferenciados para estas pequenas rãs, permitindo certa diferenciação taxonômica.

## 6. CONCLUSÕES

O estudo aqui apresentado sobre um espécime adulto de anuro aptiano, com esqueleto articulado, quase completo e com restos de tecido epitelial, preservado em calcário laminado do Membro Crato da Formação Santana, Bacia do Araripe, aflorante no município de Nova Olinda, sul do Ceará, permite arrolar as seguintes principais conclusões:

a. Trata-se de um novo gênero e uma nova espécie de Neobatrachia da família Leptodactylidae, caracterizada principalmente por possuir maxila estreita, com dentes pedicelados; vômer com distinto *torusdentigerus* e seis dentes; nasais separados pelo paraesfenoide; fenestras orbitais grandes; palatino subcilíndrico mais espessado na extremidade medial com uma fina crista ao

longo da metade medial do seu comprimento; escápula com ambas as extremidades expandidas; clavícula com a extremidade distal expandida; rádio e ulna mais curtos e robustos do que o úmero; comprimento do fêmur similar ao da tíbio-fíbula; astrágalo e calcâneo fundidos, com extremidades expandidas; dígito I curto e dígito IV mais longo do que os dígitos III e V; extremidade distal das falanges terminais ligeiramente encurvada e nodosa.

**b.** O exemplar aqui descrito difere das três espécies de anuros já descritas e denominadas do Membro Crato: de *Eurycephalellaalcinae* por possuir caixa craniana mais estreita com fenestras orbitais maiores, fêmur de comprimento similar ao tíbio-fíbula, astrágalo e calcâneo fundidos em toda a sua extensão, dígito III mais longo do que o dígito II, e porções distais das falanges terminando em nódulo; de *Arariphrynus placidoi* difere por ter fenestras orbitais bem maiores, vômer com seis dentes, astrágalo e calcâneo fundidos, e maior relação entre as falanges I e II; e de *Cratia gracilis* difere por apresentar caixa craniana mais estreita, esquamosal sem extremidades livres e coracoide com extremidades similarmente expandidas.

**c.** O espécime aqui descrito, por ter sido preservado com as pernas flexionadas, deve ter sido desidratado em ambiente subaéreo antes de ser recoberto por sedimentos quando as águas subiram e cobriram as margens do lago onde morreu; assim, deve ter sido depositado para-autoctonemente, em local muito próximo do ambiente em que vivia, o que é corroborado pela preservação de tecido epitelial, articulação esquelética tridimensional e pouca ou nenhuma destruição por organismos necrófagos.

**d.** Os representantes atuais da família Leptodactylidae, a qual pertence o exemplar estudado, vivem, afora as florestas úmidas, em locais de vegetação semi-aquática e marginal de lagos rasos, se escondendo durante o dia sob pedras e plantas, o que pode ser assumido como o modo de vida dos anuros preservados nos calcários laminados lacustres de ambiente raso do Membro Crato.

**e.** Como a maioria dos Leptodactylidae atuais, o espécime analisado deveria ter hábitos alimentares crepusculares ou noturnos, se alimentando de pequenos insetos que voavam ou andavam a beira deste lago ao entardecer, se constituindo na dieta de crocodilianos juvenis, todos representados por fósseis do mesmo paleoambiente de deposição do Membro Crato.

**f.** Os anuros Neobatrachia do Eocretáceo do Gondwana Ocidental, como o espécime estudado, foram registrados até o momento apenas na América do Sul e mais especificamente só no

Membro Crato da Bacia do Araripe, nordeste do Brasil, mostrando-se endêmicos e não permitindo sugerir alguma rota ou distribuição paleobiogeográfica e nem confirmar a hipótese do nordeste brasileiro ter sido temporariamente africano durante algum período do Cretáceo.

## REFERÊNCIAS

- Alexander RM 1975. *The Chordates*. London, Cambridge University, 480p.
- Almeida LL, Cabral FRF & Nuvens PC 1999. As rãs do Museu de Paleontologia da URCA em Santana do Cariri: breves considerações. *Congresso Brasileiro de Paleontologia, 16, Crato, Boletim de Resumos, SBP/URCA: 14.*
- Andrade JAFG & Hessel MH 2010. Membros Crato e Ipubi da Formação Santana seriam sincrônicos? *PALEO-NE 2010, Vitória de Santo Antão, Boletim de Resumos, UFPE/SBP: 1p.*
- Arai M 2009. Paleogeografia do Atlântico Sul no Aptiano: um novo modelo a partir de dados micropaleontológicos recentes. *Boletim de Geociências da Petrobras, 17(2): 331-351.*
- Arai M 2011. Distribuição geográfica de dinoflagelados (divisão Dinoflagellata, classe Dinophyceae) no Cretáceo do Brasil e suas implicações paleobiogeográficas. *In: IS Carvalho (ed.) Paleontologia: Cenários de Vida. Interciência, Rio de Janeiro, 213-216.*
- Arai M & Coimbra JC 1990. Análise paleoecológica do registro das primeiras ingressões marinhas na Formação Santana (Cretáceo Inferior da chapada do Araripe). *Simpósio sobre a Bacia do Araripe e Bacias Interiores do Nordeste, 1, Crato, Atas, DNPM/SBP/SBG: 225-239.*
- Arai M, Masure E & Lemos VB 2007. South Atlantic Aptian paleobiogeography: New data on Brazilian dinocyst occurrences. *International Palaeobiogeography Symposium, 1, Paris, Abstracts, Université Pierre et Marie Curie: 3.*
- Assine ML 1994. Paleocorrentes e paleogeografia na Bacia do Araripe, nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Geociências, São Paulo, 24(4): 223-232.*
- Assine ML 2007. Bacia do Araripe. *Boletim de Geociências da Petrobras, Rio de Janeiro, 15(2):371-389.*
- Báez AM 1981. Redescription and relationships of *Saltenia ibanezi*, a Late Cretaceous pipid frogs from northwestern Argentina. *Ameghiniana, Buenos Aires, 18: 127-154.*
- Báez AM 1985. Anuro leptodactilido en el Cretácico Superior (Grupo Bauru) de Brasil. *Ameghiniana, Buenos Aires, 22: 75-79.*
- Báez AM 1987. Anurans. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia [Paleontología], La Plata, 3: 121-130.*
- Báez AM 1991. A new early Paleocene neobatrachian frog from the Santa Lucía Formation in South Central Bolivia, and comments on the Cretaceous and Early Tertiary batrachofaunas of

- South America. *Revista Técnica Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos*, Bogotá, 12: 529-540.
- Báez AM, Gómez RO, Ribeiro LCB, Martinelli AG, Teixeira VPA & Ferraz MLF 2012. The diverse Cretaceous neobatrachian fauna of South America: *Uberabatrachus carvalhoi*, a new frog from the Maastrichtian Marília Formation, Minas Gerais, Brazil. *Gondwana Research*, London, 22: 1141-1150.
- Báez AM, Moura GJB & Gómez RO 2009. Anurans from the Lower Cretaceous Crato Formation of northeastern Brazil: Implications for the early divergence of neobatrachians. *Cretaceous Research*, London, 30: 829-846.
- Báez AM, Muzzopappa P & Nicoli L 2005. The Early Cretaceous neobatrachian frog *Baurubatrachus* revisited. *Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados*, 2, Rio de Janeiro, *Boletim de Resumos*, UFRJ: 45-46.
- Báez AM & Nicoli L 2004. A new look at an old frog: The Jurassic *Notobatrachus* Reig from Patagonia. *Ameghiniana*, Buenos Aires, 41: 257-270.
- Báez AM & Nicoli L 2008. A new species of *Notobatrachus* (Amphibia, Salientia) from the Middle Jurassic of northwestern Patagonia. *Journal of Paleontology*, London, 82(2): 372-376.
- Báez AM & Perí S 1989. *Baurubatrachus pricei*, nov. gen. et sp., un anuro del Cretácico Superior de Minas Gerais, Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro, 61: 447-458.
- Báez AM & Rage JC 1998. Pipid frogs from the Upper Cretaceous of In Beceten, Republic of Niger, west-central Africa. *Palaeontology*, London, 41(4): 669-691.
- Báez AM, Trueb L & Calvo JO 2000. The earliest known pipoid frog from South America: A new genus from the Middle Cretaceous of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Lawrence, 20(3): 490-500.
- Bedani EF 2002. Ocorrência de anfíbios (anuros) na bacia terciária de Aiuruoca, Minas Gerais, Brasil. Guarulhos, Universidade de Guarulhos, Dissertação de Mestrado, 248p.
- Bedani EF & Haddad CFB 2002. Estudos preliminares de anfíbios (Anura, Pipidae) na Formação Entre-córregos, Bacia de Aiuruoca, Terciário do Estado de Minas Gerais, Brasil. *Revista da Universidade de Guarulhos [Geociências]*, Guarulhos, 7(6): 35-42.
- Bedani EF, Saad AR & Haddad CFB 2006. Contribuições ao entendimento paleoambiental da América do Sul, com base na ocorrência de pipídeos (Amphibia, Anura). *Simpósio do Cretáceo do Brasil*, 7, Serra Negra, *Boletim de Resumos*, UNESP: 18.
- Benton MJ 2008. *Paleontologia de vertebrados*. São Paulo, Atheneu, 446p.
- Braun OPG 1966. Estratigrafia dos sedimentos da parte interior da região nordeste do Brasil. *Boletim da DGM*, Rio de Janeiro, 236: 1-76.

- Brito IAM 1990. Breve histórico sobre a estratigrafia da Bacia do Araripe, nordeste do Brasil. *Simpósio sobre a Bacia do Araripe e Bacias Interiores do Nordeste, 1*, Crato, Atas, DNPM/SBP/SBG: 1-18.
- Bruno AP & Hessel MH 2006. Registros paleontológicos do Cretáceo marinho na Bacia do Araripe. *Estudos e Pesquisas*, Recife, 16: 30-49.
- Campos CWM 1964. Estratigrafia das bacias paleozoica e cretácea do Maranhão. *Boletim Técnico de Petrobras*, Rio de Janeiro, 7(2): 137-164.
- Candeiro CRA, Martinelli AG, Avilla LS & Rich TH 2006. Tetrapods from the Upper Cretaceous (Turonian-Maastrichtian) Bauru Group of Brazil: A reappraisal. *Cretaceous Research*, London, 27: 923-946.
- Carvalho AB, Zaher H & Nava WR 2003. A new fossil anuran (Lissamphibia, Tetrapoda) from the continental Upper Cretaceous Bauru Basin, State of São Paulo. *Congresso Brasileiro de Paleontologia, 18*, Brasília, *Boletim de Resumos*, SBP: 88-89.
- Carvalho AB 2006. Descrição morfológica e posição filogenética de um anuro novo (Lissamphibia, Tetrapoda) do Cretáceo Superior continental do Brasil (Formação Adamantina, Bacia Bauru) do município de Marília, SP. São Paulo, Universidade de São Paulo, Tese de Doutorado, 167p.
- Chagas DB 2006. Litoestratigrafia da Bacia do Araripe: reavaliação e propostas para revisão. Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, Dissertação de Mestrado, 127p.
- Clarke BT 1981. Comparative osteology and evolutionary relationships in the African Raninae (Anura: Ranidae). *Monitore Zoologico Italiano, Nuova Serie*, Siena, 15 [Suplemento]: 285-331.
- Cogger HG & Zweifel RG 1998. *Encyclopedia of Reptiles and Amphibians*. San Diego, Academic, 240p.
- Deullman WE & Trueb L 1994. *Biology of amphibians*. Baltimore, John Hopkins University, 670p.
- Dunlop JA, Selden P & Menon F 2007. Arachnida: Spiders, scorpions and allies. In: DM Martill, G Bechly & RF Loveridge (eds). *The Crato fossil beds of Brazil*. Cambridge University, New York: 103-132.
- Estés R 1975a. *Xenopus* from the Palaeocene of Brazil and its zoogeographic importance. *Nature*, London, 254: 48-50.
- Estés R 1975b. Fossil *Xenopus* from the Paleocene of South America and the zoogeography of pipid frogs. *Herpetologica*, Lawrence, 31(1): 263-278.
- Estés R & Reig OA 1973. The early fossil record of frogs: A review of the evidence. In: JL Vial (ed.) *Evolutionary biology of the anurans: Contemporary research on major problems*. Columbia, University of Missouri, 11-63.
- Evans SE, Milner AR & Werner C 1996. Sirenid salamanders and a gymnophionan amphibian from the Cretaceous of the Sudan. *Palaeontology*, London, 39: 77-95.

- Evans SE, Jones MEH & Krause DW 2008. A giant frog with South American affinities from the Late Cretaceous of Madagascar. *PNAS Journal*, Washington DC, 105(8): 2951-2956.
- Fabrezi M 1996. Las falanges terminales en la clasificación de los anuros. *Cuadernos de Herpetología*, Jujuy, 10: 1-9.
- Flynn LJ & Brunet M 1989. Early Cretaceous vertebrates from Cameroon. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Lawrence, 9(3)Supplement: 21.
- Freitas FI, Hessel MH & Nogueira Neto JA 2009. Troncos fósseis da Formação Missão Velha na porção leste da Bacia do Araripe, Ceará. *Revista de Geologia*, Fortaleza, 21(2): 193-206.
- Frost DR, Grant T, Faivovich J, Bain RH, Haas A, Haddad CFB, Sá RO, Channing A, Wilkinson M, Donnellan SC, Raxworthy CJ, Campbell JA, Blotto BL, Moler P, Drewes RC, Nussbaum RA, Lynch JD, Green DM & Wheeler WC 2006. The amphibian tree of life. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, New York, 297: 1-291.
- Gao KQ & Chen S 2004. A new frog (Amphibia, Anura) from the Lower Cretaceous of western Liaoning, China. *Cretaceous Research*, London, 25: 761-769.
- Halliday T & Adeler K 2002. Amphibian. In: T Halliday & K Adeler (eds). *Enciclopedia of reptiles and amphibians*. New York, Firefly Books, 10-19.
- Heimhofer U, Ariztegui D, Lenniger M, Hesselbo SP & Martill DM 2010. Deciphering the depositional environment of the laminated Crato fossil beds (Early Cretaceous, Araripe Basin, North-eastern Brazil). *Sedimentology*, Oxford, 57: 677-694.
- Heinicke MP, Duellman WE & Hedges SB 2007. Major Caribbean and Central American frog faunas originated by ancient oceanic dispersal. *Proceedings of the Natural Academy of Sciences*, 104(24): 10092-10097.
- Hessel MH & Freitas FI 2009. A 'polibacia' do Araripe. *Simpósio de Geologia do Nordeste*, 23, Fortaleza, Resumos, SBG-NE: 1p. in CD-Rom.
- Hofrichter R 2000. Amphibian systematic. In: R Hofrichter (ed.). *Amphibians the world of frogs, toads, salamander and newts*. New York, Firefly Books, 36-63.
- Jacobs LL, Winkler DA, Kaufulu ZM & Downs WR 1990. The dinosaur beds of northern Malawi, Africa. *National Geographic Research*, Washington DC, 6: 196-203.
- Jones MEH, Evans SE & Russell DS 2003. Early Cretaceous frogs from Morocco. *Annals of the Carnegie Museum*, Pittsburgh, 32: 65-97.
- Kellner AWA & Campos DA 1986. Primeiro registro de Amphibia (Anura) no Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe, nordeste do Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro, 58(4): 610.
- Laurin M & Reisz RR 1997. A new perspective on tetrapod phylogeny. In: SS Sumida & K Martin (eds). *Amniote origins: Completing the transition to land*. San Diego, Academic, 9-59.

- Laurent RF 1986. Sous classe des lissamphibiens (Lissamphibia). *In*: P Grassé & M Delsol (eds). *Traité de Zoologie 14* (Batraciens). Paris, Masson, 594-797.
- Leal, MESC & Brito PMM 2006. Anura do Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe, nordeste do Brasil. *In*: V Gallo, PMM Brito, HMA Silva & FJ Figueiredo (eds). *Paleontologia de vertebrados: grandes temas e contribuições científicas*. Rio de Janeiro, Interciência: 145-152.
- Leal MESC, Martill DM & Brito PMM 2007. Anurans of the Crato Formation. *In*: DM Martill, G Bechly & RF Loveridge (eds). *The Crato fossil beds of Brazil*. Cambridge University, New York: 444-451.
- Leite KJG & Hessel MH 2011. Novas evidências de pequenos dinossauros no Membro Crato da Formação Santana, Aptiano da Bacia do Araripe, Brasil. *Encontro de Pós-Graduação e Pesquisa da UNIFOR, 11*, Fortaleza, *Anais*, UNIFOR: 6p. *in CD-Rom*.
- Leite KJG, Hessel MH & Nogueira Neto JA 2011. Importância e limitação no estudo dos anuros cretáceos. *Congresso Brasileiro de Paleontologia, 22*, Natal, *Anais*, SBP-UFRN: 710-713.
- Leite KJG, Hessel MH & Leal MEC 2012. Considerações paleogeográficas sobre os anuros jurocretáceos da América do Sul e África. *Congresso Internacional GeoCiências na CPLP, Coimbra, Livro de Resumos*, Universidade de Coimbra: 190.
- Leite KJG, Hessel MH & Leal MEC 2013. Considerações paleogeográficas sobre os anuros jurocretáceos da América do Sul e África. *In*: Henriques MH, Lopes FC, Andrade AI, Quinta-Ferreira M, Barata MT. & Pena dos Reis R (eds). *Para conhecer a Terra*. Coimbra, Universidade de Coimbra, 161-170.
- Lima FJ 2011. Vegetais aquáticos fósseis da Formação Santana. Crato, Universidade Federal do Ceará, Monografia do Curso de Especialização, 17p.
- Lima MR 1983. Paleoclimatic reconstruction of the Brazilian Cretaceous based on palynological data. *Revista Brasileira de Geociências*, São Paulo, 13(4): 223-228.
- Lynch JD 1971. Evolutionary relationships, osteology and zoogeography of leptodactyloid frogs. *Miscellaneous Publication of the Museum of Natural History, Kansas*, 53: 1-238.
- Lynch JD 1978. A re-assessment of the telmatobiine leptodactylid frogs of Patagonia. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, Kansas*, 72: 1-57.
- Mabesoone JM 1975. Desenvolvimento paleoclimático do nordeste brasileiro. *Simpósio de Geologia do Nordeste, 7*, Fortaleza, *Atas*, SBG: 75-93.
- Maisey JG (ed.) 1991. *Santana Fossil, an illustrated atlas*. New Jersey, Tropical Fish Hobbyist, 462p.
- Maisey JG 2000. Continental break up and the distribution of fishes in western Gondwana during the Early Cretaceous. *Cretaceous Research, London*, 21: 281-314.

- Maisey JG 2011. Northeastern Brazil: Out of Africa? *In: IS Carvalho, NK Srivastava, O Strochschoen Jr & CC Lana (eds) Paleontologia: Cenários de Vida*. Interciência, Rio de Janeiro, 515-529.
- Martill DM, Bechly G & Loveridge RF 2007. *The Crato fossil beds of Brazil: Window into an ancient world*. Cambridge, Cambridge University, 625p.
- Masters JC, De Wit MJ & Asher RJ 2006. Reconciling the origins of África, India and Madagascar with vertebrate dispersal scenarios. *Folia Primatologica*, Liverpool, 77: 399-418.
- Matos RMD 1992. The north-east Brazilian rift system. *Tectonics*, Washington DC, 11: 766-791.
- Mohr BAR, Bernardes de Oliveira MEC & Loveridge RF 2007. The macrophyte flora of the Crato Formation. *In: DM Martill, G Bechly & RF Loveridge (eds). The Crato fossil beds of Brazil*. Cambridge University, New York: 537-565.
- Moody JM & Maisey JG 1994. New Cretaceous marine vertebrate assemblages from northwestern Venezuela and their significance. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Lawrence, 14: 1-8.
- Moura GJB 2006. A anurofauna da Formação Crato, Eocretáceo da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. Recife, Universidade Federal de Pernambuco, Dissertação de Mestrado, 185p.
- Moura GJB & Báez AM 2006. Anurans from the Lower Cretaceous Crato Formation of Brazil: A preliminary report. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Lawrence, 26(3): 39A.
- Moura GJB & Barreto AMF 2005. Reconstituição paleoecológica e identificação da anurofauna presente no Membro Crato, Formação Santana, Eocretáceo da Bacia do Araripe, nordeste do Brasil. *Congresso Brasileiro de Paleontologia*, 19, Aracaju, Resumos, SBP: 1p. *in CD-Rom*.
- Moura GJB & Barreto AMF 2006. Aspectos tafonômicos da anurofauna da Formação Crato, Eocretáceo da Bacia do Araripe, nordeste do Brasil. *Estudos Geológicos*, Recife, 16(1): 3-15.
- Moura GJB, Barreto AMF & Báez AM 2006. *A biota da Formação Crato, Eocretáceo da Bacia do Araripe, nordeste do Brasil*. Olinda, Edição dos autores [Livro Rápido], 101p.
- Naish D, Martill DM & Merrick I 2007. Birds of the Crato Formation. *In: DM Martill, G Bechly & RF Loveridge (eds). The Crato fossil beds of Brazil*. Cambridge University, New York: 525-535.
- Neumann VHML 1999. Sistemas lacustres aptiense-albienses de la Cuenca de Araripe, NE, Brasil. Barcelona, Universidad de Barcelona, Tese de Doutorado, 250p.
- Petri S 1998. Paleoclimas da era mesozoica do Brasil: evidências paleontológicas e sedimentológicas. *Revista Universidade de Guarulhos*, São Paulo, 3(6): 22-38.
- Petters SJ 1978. Stratigraphic evolution of the Benue Trough and its implications for the Upper Cretaceous paleogeography of West Africa. *Journal of Geology*, Chicago, 86: 311-322.
- Pough FH, Janis CM & Heiser JB 2008. *A vida dos vertebrados*. São Paulo, Atheneu, 798p.
- Pounds JA, Fogden MPL & Campbell JH 1999. Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature*, London, 398: 611-615.

- Purves WK, Sadava D, Orians GH & Heller, HC 2002. *Vida, a ciência da biologia*. Porto Alegre, Artmed, 1126p.
- Pyron RA & Wiens JJ 2011. A large-scale phylogeny of Amphibia including over 2800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, London, 61: 543-583.
- Reig OA 1959. Primeros datos descriptivos sobre los anuros del Eocretáceo de la Provincia de Salta (Rep. Argentina). *Ameghiniana*, Buenos Aires, 1: 3-8.
- Riff D & Bergqvist LP 1999. Primeira ocorrência de Anura na Bacia de Taubaté, SP (Oligoceno superior). *Congresso Brasileiro de Paleontologia*, 16, Crato, *Boletim*, SBP-URCA: 90-91.
- Rocek Z 2000. Mesozoic anurans. In: H Heatwole & RL Carroll (eds). *Amphibian Biology* 4. Sydney, Surrey Beatty & Sons, 1295-1331.
- Roelants K, Gower DJ, Wilkinson M, Loader SP, Biju SD, Guillaume K, Moriau L & Bossuyt F 2007. Global patterns of diversification in the history of modern amphibians. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, Washington DC, 104: 887-892.
- Romer AS & Parsons TS 1985. *Anatomia comparada dos vertebrados*. São Paulo, Atheneu, 559p.
- Ruta M, Coates MI & Quicke DLJ 2003. Early tetrapod relationships revisited. *Biological Reviews*, Chicago, 78: 251-345.
- San Mauro DS, Vences M, Alcobendas M, Zardoya R & Meyer A 2005. Initial diversification of living amphibians predated the breakup of Pangaea. *The American Naturalist*, Chicago, 165(5): 590-599.
- Sanchiz B 1998. Salientia. In: O Kuhn & P Wellnhofer (eds) *Encyclopedia of Paleoherpetology*, München, Friedrich Pfeil, 259p.
- Scotese CR 2001. *Atlas of Earth History*. Arlington, Paleomap Project, 52p.
- Silva MAM 1986. Lower Cretaceous unconformity truncating evaporite-carbonate sequence, Araripe Basin, northeastern Brazil. *Revista Brasileira de Geociências*, São Paulo, 16(3): 306-310.
- Stebbins RCE & Cohen NW 1997. *A natural history of amphibians*. Princeton, Princeton University, 332p.
- Sugio K 1996. The Brazilian Cretaceous climates in the context of global climatic changes. *Simpósio sobre o Cretáceo*, 4, Rio Claro, *Boletim de Resumos*, UNESP: 257-260.
- Trueb L, Ross CF & Smith R 2005. A new pipoid anuran from the Late Cretaceous of South Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Lawrence, 25(3): 533-547.
- Vakrameev VA 1984. The climates of the Northern Hemisphere in the Cretaceous in the light of palaeobotanical data. *Palaeontology*, London, 12: 143-154.

- Whitfield P (ed.) 1998. *The Simon & Schuster encyclopedia of animals*. New York, Simon & Schuster, 616p.
- Wiens JJ 2007. Global patterns of diversification and species richness in amphibians. *The American Naturalist*, Chicago, 170: S86-S106.
- Zhang P, Zhou H, Chen YQ, Liu YF & Qu LH 2005. Mitogenomic perspectives on the origin and phylogeny of living amphibians. *Systematic Biology*, Oxford, 54(3): 391-400.