**UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO**

**FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA**

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA**

# "Novos registros de ovos fósseis de vertebrados do Cretáceo Superior do Grupo Bauru"

**Júlio Cesar de Almeida Marsola**

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP, como parte das exigências para a obtenção do título de Mestre em Ciências, Área: Biologia Comparada.

RIBEIRÃO PRETO -SP

2013

**UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO**

**FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA**

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA**

# "Novos registros de ovos fósseis de vertebrados do Cretáceo Superior do Grupo Bauru"

**Júlio Cesar de Almeida Marsola**

**Orientação: Max Cardoso Langer**

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP, como parte das exigências para a obtenção do título de Mestre em Ciências, Área: Biologia Comparada.

RIBEIRÃO PRETO -SP

2013

Marsola, Júlio Cesar de Almeida.

"Novos registros de ovos fósseis de vertebrados do Cretáceo Superior do Grupo Bauru" / Júlio Cesar de Almeida Marsola; orientador: Max Cardoso Langer

Ribeirão Preto, 2013.
xiii + 81 p.

Dissertação (Mestrado – Programa de Pós-Graduação em Ciências. Área de concentração: Biologia Comparada) – Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo.

1- Ovos fósseis. 2- Crocodyliformes. 3- Aves. 4- Chelonii. 5- Grupo Bauru.

Dedico aos meus pais

Paulo Alberto Marsola Júnior e Lázara Maria de Almeida Marsola,

pelo suporte, carinho e confiança.

*“Todo homem, por natureza, deseja o conhecimento”.*

Aristóteles

## AGRADECIMENTOS

Primeiramente agradeço a toda minha família, principalmente meus pais Paulo e Lázara e minha irmã Maria Júlia pelo amor, paciência, incentivo e confiança que me sustentaram até aqui. Também à Dalila, pelo carinho e apoio incondicional que tem me dado desde que nos reencontramos. Aos demais familiares que em todo o tempo respeitaram as minhas escolhas e se fizeram presentes, principalmente minha prima Renata, pela amizade ao longo de todo o caminho e por fazer despertar em mim a curiosidade pela ciência.

Meu amigo e orientador Prof. Dr. Max Cardoso Langer, por gentilmente me receber e instruir ao longo destes seis anos, e por ter dado em todas as etapas que condicionaram este trabalho, as críticas, suporte e sugestões necessárias para o seu desenvolvimento.

A Universidade de São Paulo, mais precisamente a Faculdade de Filosofia, Ciência e Letras de Ribeirão Preto, Departamento de Biologia e ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada pelo apoio e incentivo acadêmico, e por terem fornecido em suas dependências o espaço físico necessário para o desenvolvimento da dissertação.

A Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pelo suporte financeiro através da concessão da bolsa de mestrado (2010/14797-0).

Ao meu coorientador PhD Gerald Grellet-Tinner, por apesar das dificuldades, aceitar colaborar com o projeto e por ser de imprescindível importância nas discussões e conclusões acerca do tema.

Prof. Dr. Juliana M. Sayão que tão prontamente colaborou com toda metodologia para a coleta de dados a partir das análises de microscopia. Ao Centro de

Tecnologia e Geociências – Escola de Engenharia de Pernambuco (CTG-EEP) da Universidade Federal de Pernambuco, bem como os colegas Prof. Dr. João Adauto de Souza Neto e Prof. Dr. Edvaldo José Pinheiro Santos, responsáveis pelo manuseio do Microscópio Eletrônico e Espectrômetro por Dispersão de Energia. À Prof. Dr. Cláudia Inês da Silva, do Laboratório de Palinoecologia da FFCLRP-USP pelo uso do Microscópio Óptico. Ao Dr. Henrique Trad e o técnico Thiago Giacometti pela colaboração com as análises de Tomografia Computadorizada (CEDIRP).

Os grandes amigos e parceiros do Laboratório de Paleontologia de Ribeirão Preto, Carol, Mari e Preta, e também Tevinho, Jonathas (Johnny), Marquinho, Roquinho, Tomate e Funai que desde o início me receberam tão bem, além da Annie, Bete, Fumaça, que junto com os demais, sempre proporcionaram um excelente e agradável ambiente de trabalho. Em especial, agradeço ao Felipe (Feio), pela, além da amizade, solicitude e colaboração ao longo dos anos, se tornando indispensável para a realização deste estudo. Também aos professores. Dr. Alessandro Batezelli, Dr. Átila A. Stock da Rosa e Dr. Renato P. Ghilardi pelos conselhos práticos e discussões.

Os amigos de graduação, Ane, Diego (Pumba), Gabi, Gu Tibério e Gu Purcini, Jú Ruiva, Laurinha, Paola, Rafa, Tássia, Tati, Thiago (Schumi) e Wesley (Timão) pela grande amizade e apoio durante estes longos e marcantes anos.

Ao meu grande amigo Caio, pela amizade e cumplicidade digna de um irmão, que tornaram as coisas sempre mais fáceis e divertidas em todos os momentos. Ao Roberto, que tanto me ajudou no início da jornada acadêmica, bem como a Fernanda, companheira de congressos.

Por fim, agradeço a todos que participaram e que direta ou indiretamente contribuíram para a realização desse projeto de pesquisa e que porventura me esqueci de mencionar, mas que não os torna menos importantes.

## RESUMO

Ovos fósseis de Crocodyliformes, Aves e Chelonii são artefatos reprodutivos incomuns, conhecidos a partir de registros em poucos países. Tornam-se ainda mais raros quando considerados apenas os achados oriundos de rochas mesozoicas. No Brasil, os registros são limitados à poucos ovos de Crocodyliformes do Cretáceo do Grupo Bauru, bem como um ovo de Chelonii de mesma idade. Desta forma, o presente estudo propôs-se a realizar a descrição de doze ovos fósseis coletados em Campina Verde-MG, e de outros dois provenientes de Álvares Machado e Pirapozinho, região de Presidente Prudente-SP, oriundos de rochas cretáceas (Grupo Bauru). Para tal, utilizou-se técnicas de análises ultraestruturais como Microscopia Eletrônica de Varredura, Espectrometria por Dispersão de Energia e Microscopia Óptica, além de Tomografia Computadorizada para verificar a ocorrência de embriões. Os resultados das análises sugerem a afinidade dos doze ovos de Campina Verde a Crocodyliformes e, pela topotipia do horizonte estratigráfico, a possível associação destes a *Pissarrachampsa sera*. Adicionalmente, o recorrente registro de ovos fósseis associados a restos esqueletais de crocodilianos notosúquios sugere um nível de cuidado parental presente no grupo. Já o espécime de Álvares Machado possui feições de Enantiornithes. Por fim, o ovo coletado em Pirapozinho possui características semelhantes às de ovos de quelônios Podocnemidae, o único grupo de Chelonii conhecido no afloramento de onde provém o ovo.

## ABSTRACT

Amniotes fossil eggs, such as Crocodyliformes, Aves and Chelonii, are known from few places worldwide, and the Mesozoic records are particularly rare. Similarly, the occurrence of eggs of these groups is also rare in Brazil and limited to few crocodylian eggs and a single Chelonii one from Cretaceous rocks. This work aimed to describe twelve fossil eggs collected in Campina Verde-MG, and two additional eggs from Álvares Machado and Pirapozinho, SP, all from Bauru Group rocks (Upper Cretaceous). The ultrastructural traits of the shells were analyzed by Scanning Electron Microscopy, Energy Dispersive Spectroscopy and Optical Microscopy, in addition, Computadorized Tomography was applied to check the embryos occurrence. The twelve eggs from Campina Verde are associated to Crocodyliformes. In addition, the topotipic principle suggests an association of these eggs to the crocodyliform *Pissarrachampsa sera*. Additionally, the recurrent association of notosuchians fossil eggs and skeletal remains suggests a level of parental care in this group. The specimen from Álvares Machado is associated to Enantiornithes, and the egg from Pirapozinho shares traits with Podocnemidae eggs, which is the only known Chelonii group found in the outcrop where the egg came from.

# SUMÁRIO

Lista de tabelas ..... xii
Lista de figuras ..... xii
**1-** INTRODUÇÃO ..... 1
**1.1-** Paleo-oologia: importância e panorama histórico ..... 1
**1.2-** O ovo amniótico ..... 3
**1.3-** Paleo-oologia no Brasil ..... 4
**1.4-** Níveis de confiança tafonômica ..... 5
**1.5-** Ovos de Crocodyliformes, Aves e Chelonii ..... 7
**1.5.1-** Ovos de Crocodyliformes ..... 8
**1.5.2-** Hábitos de nidificação de crocodilianos ..... 11
**1.5.3-** Ovos de Aves ..... 14
**1.5.4-** Ovos de Chelonii ..... 18
**1.6-** Registro oológico de Crocodyliformes, Aves e Chelonii no Brasil ..... 21
**2-** OBJETIVOS ..... 22
**3-** MATERIAIS E MÉTODOS ..... 23
**3.1-** Materiais ..... 23
**3.1.1-** Associações de ovos de Crocodyliformes ..... 23
**3.1.2-** Ovo de Aves ..... 25
**3.1.3-** Ovo de Chelonii ..... 25
**3.2-** Preparação e métodos de análise ..... 26
**3.2.1-** Preparação dos fósseis ..... 26
**3.2.2-** Tomografia Computadorizada ..... 27
**3.2.3-** Técnicas de análise microestruturais: MEV, EDS e MO ..... 27
**3.3-** Parataxonomia ..... 29
**4-** CONTEXTO GEOLÓGICO ..... 31
**4.1-** A Formação Vale do Rio do Peixe e sua fauna de Crocodyliformes ..... 33
**4.2-** A Formação Presidente Prudente ..... 34
**5-** RESULTADOS E DISCUSSÃO ..... 35
**5.1-** LPRP-USP 0046, 0047 e 0048 ..... 35
**5.1.1-** Descrição e resultados ..... 35
**5.1.2-** Comparação e discussão ..... 40
**5.1.3-** Afinidade taxonômica e os hábitos de nidificação em Crocodyliformes ..... 43

**5.1.4-** Resultados adicionais .....46
**5.2-** LPRP-USP 0359.....49
**5.2.1-** Descrição e resultados .....49
**5.2.2-** Comparação e discussão.....53
**5.3-** LPRP-USP 0052.....56
**5.3.1-** Descrição e resultados .....56
**5.3.2-** Comparação e discussão.....59
**6-** CONCLUSÕES .....64
**7-** REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....65

## LISTA DE TABELAS

**Tabela 1:** Ocorrência global de ovos fossilizados de Crocodyliformes do Mesozoico e suas referidas ooespécies .....7

**Tabela 2:** Ocorrência global de ovos fossilizados de Aves do Mesozoico e suas referidas ooespécies .....7

**Tabela 3:** Ocorrência global de ovos fossilizados de Chelonii do Mesozoico e suas respectivas ooespécies .....8

**Tabela 4:** Sexo das espécies de crocodilianos recentes que apresentam cuidado parental para com os ninhos e filhotes .....13

**Tabela 5:** Níveis de organização de morfótipos estruturais de ovos empregados pela parataxonomia .....30

**Tabela 6:** Tamanho dos ovos de Crocodyliformes, LPRP-USP 0046, 0047 e 0048 .....36

## LISTA DE FIGURAS

**Figura 1:** MEV mostrando as unidades básicas da casca de ovos de crocodilianos .....10

**Figura 2:** Crateras de degradação extrínseca e microcristalização tabular em ovos de crocodilianos .....11

**Figura 3:** MEV da casca de ovos de diferentes grupos de Aves, indicando as camadas estruturais da casca e os esferulitos .....16

**Figura 4:** MEV da casca de ovos de diferentes grupos de Aves, mostrando os distintos padrões de transição entre as camadas estruturais .....17

**Figura 5:** MEV da casca de ovos de quelônios, ilustrando os aspecto estrutural conferido pela aragonita .....20

**Figura 6:** Filogenia indicando o tipo de ovo, quanto ao formato e tipo da casca, em contrado em "Testudines" comparando com Sauropsia e Synapsida em geral .....21

**Figura 7:** LPRP-USP 0046 .....23

**Figura 8:** LPRP-USP 0047 .....24

**Figura 9:** LPRP-USP 0048 .....24

**Figura 10:** LPRP-USP 0359 .....25

**Figura 11:** LPRP-USP 0052 .....26

**Figura 12:** Mapa litoestratigráfico da Bacia Bauru, com enfoque no Grupo Bauru .....32

**Figura 13:** Fotografia da superfície externa da casca do espécime I da associação LPRP-USP 0046 .....37

**Figura 14:** EDS da casca do espécime I da associação LPRP-USP 0046 .....37

**Figura 15:** MEV e MO de espécimes das associações LPRP-USP 0046 e 0047 .....38

**Figura 16:** MEV dos ovos da associação LPRP-USP 0047 indicando as microcristalizações tabulares .....39

**Figura 17:** Ilustração comparativa de diferentes morfótipos ultraestruturais de ovos de Crocodyliformes fósseis .....42

**Figura 18:** Montagem incluindo o holótipo de *Pissarrachampsa sera*, além de fotografia de um juvenil articulado informalmente referido ao crocodiliforme .....44

**Figura 19:** Novo registro oológico de Campina-Verde-MG .....45

**Figura 20:** Filogenia simplificada de Archosauria com ênfase na linhagem crocodiliana, ilustrando as possíveis aquisições de hábitos de nidificação.....47

**Figura 21:** Estruturas peculiares encontradas subjacentes às casca de ovos das associações LPRP-USP 0047 e 0048 e EDS das mesmas .....48

**Figura 22:** EDS do sedimento do afloramento da Formação Vale do Rio do Peixe de Campina Verde-MG .....48

**Figura 23:** Fotografia da superfície externa da casca do ovo LPRP-USP 0359.....50

**Figura 24:** EDS da casca do ovo LPRP-USP 0359 .....50

**Figura 25:** MO e MEV da casca do ovo LPRP-USP 0359.....51

**Figura 26:** MEV da casca do ovo LPRP-USP 0359, ilustrando as unidades da casca e os aspectos de transição entre as camadas estruturais .....52

**Figura 27:** Ilustração das unidades da casca do ovo LPRP-USP 0359 .....52

**Figura 28:** Fotografia da superfície externa da casca do ovo LPRP-USP 0052.....57

**Figura 29:** EDS da casca do ovo LPRP-USP 0052 .....57

**Figura 30:** MO e MEV da casca do ovo LPRP-USP 0052.....58

**Figura 31:** Ilustração das unidades da casca do ovo LPRP-USP 0052 .....58

**Figura 32:** Ilustração comparativa de diferentes morfótipos ultraestruturais de ovos de quelônios recentes.....60

# 1- INTRODUÇÃO

## 1.1- Paleo-oologia: importância e panorama histórico

Ovos, ou mesmo cascas de ovos e ninhos, são traços reprodutivos adquiridos ao longo de milhões de anos de evolução. São reflexos de diferentes estados de caráter relacionados à biologia reprodutiva das linhagens, podendo ser exemplificados entre os grupos recentes pelos diferentes tipos de ninhos dos crocodilianos e aves, ou mesmo pelo formato geral e microestrutura de um ovo de quelônio, de lagarto e de um mamífero monotremado. Ao longo da história evolutiva da Terra, inúmeras linhagens, conhecidas apenas pelo registro fóssil, tiveram estes mesmos traços reprodutivos preservados nas rochas, e que são estudados hoje por um braço da paleontologia conhecido como paleo-oologia.

Os primeiros vestígios de ovos fossilizados foram encontrados em sedimentos do Cretáceo Superior da França, em meados do século XIX, pelos geólogos franceses Jean-Jacques Pouech e Philippe Matheron, e despertaram a curiosidade na época apenas por se tratarem de "ovos gigantes", tentativamente atribuídos aos dinossauros (Pouech, 1859; Matheron, 1869; Buffetaut & Le Loeuff, 1994). As implicações que porventura pudessem provir destes registros e daqueles subsequentes eram corriqueiramente ignoradas. Estes fósseis eram majoritariamente tidos como "itens de coleção", ou mesmo "valiosas mercadorias", a exemplo das excepcionais associações de ovos coletadas nos "Flaming Cliffs" (Cretáceo Superior, Mongólia) pela afamada expedição do Museu Americano de História Natural, liderada pelo paleontólogo Roy Chapman Andrews (1927, 1932), que foram comercializadas ainda na década de 1920 (Gallenkamp, 2001).

Felizmente, com um maior registro de ovos fossilizados de diversos grupos de amniotas, principalmente dinossauros, em todos os continentes exceto na Antárctica (Carpenter & Alf, 1994), a paleo-oologia surgiu como uma interessante ferramenta para o entendimento da biologia de táxons extintos, envolvendo desde complexos hábitos gregários de nidificação (Chiappe *et al*., 2005; Grellet-Tinner & Fiorelli, 2010; Dyke *et al*., 2012; Grellet-Tinner *et al*., 2012) a cuidado parental (Norell *et al*., 1995), e até mesmo anatomia dos órgãos reprodutores destes organismos (Varricchio *et al*., 1997; Sato *et al*., 2005). Ademais, ovos que sofreram soterramento e preservação ideais eventualmente abrigam remanescentes embrionários, e estes infrequentes achados acabam abrindo um leque de maior complexidade, o que possibilita inúmeras facetas interpretativas, desde estudos sobre ontogenia até a associação dos caracteres oológicos ao táxon parental (Elzanowski, 1981; Chiappe *et al*., 2001; Schweitzer *et al*., 2002; Reisz *et al*., 2010).

Ao passo que uma maior quantidade destes incomuns e incríveis fósseis tem vindo à tona, a investigação das características estruturais dos ovos e o estado destes caracteres no contexto da evolução da biologia reprodutiva dos grupos fósseis vêm ganhando mais espaço principalmente a partir da década de 1970. Naquele momento da história, um importante passo para a paleoo-oologia foi dado, quando principalmente ovos de dinossauros e de aves foram sucessivamente descritos e posteriormente classificados dentro de grupos parataxonômicos (Erben, 1970; Mikhailov, 1987; Hirsch & Quinn, 1990), com a justificativa de que a dificuldade de se associar ovos e cascas de ovos fósseis às linhagens parentais poderia ser suprida pelas possíveis relações entre os para-táxons em esquemas filogenéticos alternativos. Todavia, efetivamente poucas vezes foi testada a correlação entre estas "ooespécies" e suas respectivas linhagens parentais (Grellet-Tinner, 2005).

## 1.2- O ovo amniótico

Ovos são considerados estruturas biogênicas procedentes da atividade reprodutiva de suas respectivas linhagens parentais. Por suas propriedades intrínsecas, ovos dos vertebrados amniotas são os que mais frequentemente têm sido preservados no registro fóssil e, conceitualmente, representam uma conquista na emancipação embrionária do meio aquático (Romer, 1957; Stewart, 1997). Sendo representados atualmente pelos "répteis" (Chelonii, Lepidosauria e Crocodyliformes), aves e mamíferos, os primeiros tetrápodos amniotas diferiram dos tetrápodos basais primariamente pelo fato de que punham ovos com cascas semipermeáveis, que contém fluido e alimento para que o embrião se desenvolva em ambiente completamente terrestre, sem a necessidade de estágios larvais aquáticos (Benton, 2008). A casca destes ovos é composta majoritariamente de carbonato de cálcio ($CaCO_3$), cristalizada em forma de aragonita nos ovos de Chelonii, e de calcita nos demais amniotas, e com pequenos poros que permitem trocas gasosas entre o embrião e o meio exterior (Carpenter *et al*., 1994).

A microestrutura das cascas dos ovos dos "répteis" variam desde arranjos frágeis, onde os cristais de carbonato de cálcio não são firmemente justapostos, mas imersos em uma massa de matéria orgânica que confere à casca um aspecto maleável (Packard & Packard, 1988; Hirsch, 1996), até complexas estruturas onde esses cristais dão lugar às unidades da casca de carbonato de cálcio, firmemente justapostas, que conferem maior rigidez ao ovo (Pooley, 1979; Packard & Packard, 1988; Schleich & Kästle, 1988; Mikhailov, 1992; Hirsch, 1996). Já a linhagem aviana dos arcossauros apresenta maior complexidade no que se diz respeito à microestrutura cristalina de seus ovos, possuindo desde uma até quatro camadas estruturais na casca, com riqueza de variações ultraestruturais, comparáveis às dos "rétpeis" (Grellet-Tinner, 2006).

O formato geral dos ovos pode guardar relação com a presença ou ausência de células ou bolsas de ar, que consistem em estruturas tidas como reservatórios de ar que auxiliariam na respiração do embrião. Estas células de ar são localizadas, se presentes, em uma das porções polares do ovo (extremidades), e no momento da oogênese em que se formaria a casca, seria a responsável pela diferença de tamanho entre os polos, conferindo o formato assimétrico ao ovo, como por exemplo, em ovos de aves. Já em ovos de crocodilianos, lacertílios e quelônios, onde essas células de ar são ausentes, o ovo tem um formato geral redondo ou elíptico (Hirsch, 1996; Grellet-Tinner *et al*., 2006).

Sabe-se também que elementos de igual ou maior complexidade que os acima mencionados também compõem os ovos amnióticos. Estes incluem o córion, âmnio e alantoide, diretamente relacionados ao controle fisiológico do embrião, além de membranas localizadas adjacentes à casca, tanto externa como internamente. Contudo, são estruturas instáveis que se degradam rapidamente, e que, portanto, não são preservadas no registro fóssil.

## 1.3- Paleo-oologia no Brasil

No Brasil, o registro de ovos fósseis é relativamente raro, mesmo para aqueles de dinossauros, que costumam ser mais recorrentes. Historicamente, os primeiros fósseis encontrados foram documentados por Price (1951), se tratando de ovos de titanossaurídeos coletados em Peirópolis-MG, Formação Marília, Cretáceo Superior, os quais foram posteriormente estudados por Magalhães-Ribeiro (1999, 2000, 2002) e Grellet-Tinner & Zaher (2008). Também afim aos dinossauros, outros três ovos coletados em Uberaba-MG, Formação Uberaba, Cretáceo Superior, foram atribuídos a ornitísquios (Campos & Bertini, 1985), mas estudos subsequentes os classificaram

como pertencentes a terópodes (Kellner & Campos, 2000). Por fim, há ainda outro registro fragmentário de cascas de ovos de dinossauros no Maranhão, Formação Itapecuru, Cretáceo Superior da Bacia do Parnaíba (Vicalvi *et al*., 1993).

E na contramão destes registros, somente a partir dos anos 2000, novos fósseis, destas vezes pertencentes a demais grupos de vertebrados, vieram sendo descobertos no Brasil. Azevedo *et al*. (2000) descrevem um ovo de quelônio, e alguns anos após, Magalhães Ribeiro *et al*. (2006) apresentam os que viriam a ser os primeiros ovos fósseis de crocodiliforme descritos no Brasil.

A partir de então, percebe-se um gradativo aumento nos trabalhos que focam ovos fossilizados brasileiros, e ovos crocodilianos do Cretáceo do Grupo Bauru são os que vêm sendo mais estudados (Magalhães Ribeiro *et al*., 2005; Marsola *et al*, 2010; Oliveira *et al*., 2011; Magalhães Ribeiro *et al*., 2012), o que pode ser um reflexo da abundância deste grupo no Cretáceo de São Paulo e Minas Gerais (Candeiro & Martineli, 2006).

Contudo, ovos fósseis em rochas do Mesozoico brasileiro são ainda incomuns, com lacunas nos registros de ovos de lacertílios e aves, por exemplo. Além do mais, são de iguais formas raras as descrições detalhadas. Isso dificulta a interpretação dos resultados, bem como faz com que estes achados passem despercebidos pela comunidade científica.

## 1.4- Níveis de confiança tafonômica

Ovos fósseis, ao serem descobertos, imediatamente despertam a curiosidade de qual seria sua linhagem parental. Todavia, deve-se ter em mente que ovos somente podem ser taxonomicamente atribuídos com segurança caso descobertos juntos a uma fêmea os ovipositando ou caso seja possível a identificação de embriões que eles venham conter.

No registro fóssil, tal concepção implicaria na necessidade de uma improvável ocorrência de ovos fossilizados no interior do sistema reprodutivo de uma fêmea, um evento documentado apenas recentemente por alguns raros registros (Sato *et al*., 2005; Zelenitsky *et al*., 2008; Knell *et al*., 2011). Já o registro de embriões contidos no interior de ovos fossilizados é mais comum, entretanto, ainda resulta apenas de condições excepcionais de preservação (Schweitzer *et al*., 2002; Jackson *et al*., 2008; Reisz *et al*., 2010; Grellet-Tinner *et al*., 2011).

Dado este cenário que inclui aspectos tafonômicos e paleoecológicos, Grellet-Tinner (2005) propõe um conjunto de conceitos que deveriam ser levados em consideração para compor o que ele chama de "níveis de confiança taxonômica". Tais interpretações se constituem em níveis 1, 2 e 3.

O nível de confiança "1" consistiria em registros de fêmeas fossilizadas com ovos em seu trato reprodutivo ou mesmo embriões fossilizados confinados em seus respectivos ovos, como, por exemplo, os descritos por Zhou & Zhang (2004) e Sato *et al*. (2005). O nível "2" de confiança ainda indicaria certa confiabilidade na associação ovo-táxon, já que consiste no registro fóssil de ovos alocados a poucos milímetros dos restos esqueletais, como observado por Norell *et al*. (1995). Já o nível de confiança "3" resultaria na atribuição de ovos fósseis ao táxon identificado por seus restos esqueletais, encontrados no mesmo horizonte, a poucos metros de distância, como identificado por Oliveira *et al*. (2011). Há ainda um quarto nível de confiança, que basicamente consistiria na tentativa de atribuição de ovos fósseis encontrados fora dos contextos tafonômicos que identificariam uma possível associação à restos esqueletais, e neste caso, as características dos ovos são usadas para embasar tais atribuições (Grellet-Tinner, 2005).

## 1.5- Ovos de Crocodyliformes, Aves e Chelonii

Mais recorrentes no registro fóssil do que ovos de geconídeos, porém mais raros que ovos de dinossauros, o registro oológico de Crocodyliformes, Aves e Chelonii é conhecido a partir de rochas de várias idades e de diversas localidades ao redor do globo. Todavia, se direcionarmos o foco para às ocorrências mesozoicas destes fósseis (tabelas 1, 2 e 3), os mesmos se tornam proporcionalmente mais restritos.

**Tabela 1:** Ocorrência global de ovos fossilizados de Crocodyliformes do Mesozoico e suas referidas ooespécies.

| Material | Unidade Estratigráfica | Idade | Proveniência | Referência |
|---|---|---|---|---|
| **Cascas de ovos** | Rognaciano Inferior da Bacia Aix | Cretáceo Superior | França | Kerourio, 1987 |
| **Cascas de ovos** | Depósito Barremiano da Sub-Bacia de Galve | Cretáceo Inferior | Espanha | Kohring, 1990 |
| **Ovo (01)** | Formação Glen Rose | Cretáceo Superior | EUA | Rogers, 2000 |
| **Cascas de ovos** | Formação La Neuve | Cretáceo Superior | EUA | Garcia, 2000 |
| **Ovos (03)** | Formação Lourinhã | Jurássico Superior | Portugal | Antunes *et al*., 1998; Mateus *et al*., 1998. |
| **Ovos (quantidade indet.) e cascas de ovos** | Formação Adamantina/Vale do Rio do Peixe | Cretáceo Superior | Brasil | Arruda *et al*., 2004 |
| **Ovos (02)** | Formação Araçatuba | Cretáceo Superior | Brasil | Magalhães Ribeiro *et al*., 2006 |
| **Ovos (04)** | Formação Araçatuba | Cretáceo Superior | Brasil | Magalhães Ribeiro & Arruda Campos, 2009 |
| **Ovos (02)** | Formação Cajones | Cretáceo Superior | Bolívia | Novas *et al*., 2009 |
| **Cascas de ovos** | Formação Blesa, Sub-Bacia de Oliete | Cretáceo Inferior | Espanha | Canudo *et al*., 2010 |
| **Ovos (12)** | Formação Adamantina/Vale do Rio do Peixe | Cretáceo Superior | Brasil | Marsola *et al*., 2010 |
| **Associações (17) com ovos e cascas de ovos referidos a *Bauruoolithus fragilis*** | Formação Adamantina/Vale do Rio do Peixe | Cretáceo Superior | Brasil | Oliveira *et al*., 2011 |
| **Ovo (01)** | Bacia do Araripe | Cretáceo Inferior | Brasil | Magalhães Ribeiro *et al*., 2011 |
| **Cascas de ovos** | Formação Adamantina/Vale do Rio do Peixe | Cretáceo Superior | Brasil | Marinho *et al*., 2012 |

**Tabela 2:** Ocorrência global de ovos fossilizados de Aves do Mesozoico e suas referidas ooespécies.

| Material | Unidade Estratigráfica | Idade | Proveniência | Referência |
|---|---|---|---|---|
| **Ovos (quantidade não especificada) referidos a *Gobioolithus major* e *G. minor*** | Formação Barun-Goyot | Cretáceo Superior | Mongólia | Elzanowski, 1981; Mikhailov, 1991, 1997 |
| **Ovo (01)** | Localidade Bayn Dzak (Flaming Cliffs) | Cretáceo Superior | Mongólia | Grellet-Tinner & Norell 2002 |
| **Ovos (quantidade não especificada) e embriões** | Formação Rio Colorado | Cretáceo Superior | Argentina | Schweitzer *et al*., 2002; Grellet-Tinner *et al*., 2006 |
| **Ovo (01) e embrião** | Liaoning | Cretáceo Inferior | China | Zhou & Zhang, 2004 |
| **Ovos (quantidade não especificada)** | Formação Aren | Cretáceo Superior | Espanha | Lópes-Martínez & Vicens, 2012 |
| **Ovos (quantidade não especificada) e embriões** | Localidade Oarda de Jos | Cretáceo Superior | Romania | Dyke *et al*., 2012 |

**Tabela 3:** Ocorrência global de ovos fossilizados de Chelonii do Mesozoico e suas respectivas ooespécies.

| Material | Unidade Estratigráfica | Idade | Proveniência | Referência |
|---|---|---|---|---|
| **Ovos (quantidade não especificada) e embriões referidos a *Testudinovum*** | --- | Cretáceo | Mongólia | Mikhailov, 1991 |
| **Ovos (02) referidos a *Testudooflexoolithus bathonicae*** | Formação Great Oolite | Jurássico | Inglaterra | Hirsch, 1996 |
| **Ovos (02)** | Formação Morrison | Jurássico | Estados Unidos | Bray & Hirsh, 1998 |
| **Cascas de ovos referidas a *Testudoolithus hirschi*** | --- | Jurássico | Portugal | Kohring, 1999 |
| **Ovos (27) referidos a *Testudoolithus jiangi*** | Formação Liangtoutang | Cretáceo Inferior | China | Jackson *et al*., 2008 |
| **Ovos (13) e embriões** | Formação Judith River | Cretáceo Superior | Estados Unidos | Jackson & Schmitt, 2008 |
| **Ovos (quantidade não especificada)** | Formação Judith River | Cretáceo Superior | Estados Unidos | Zelenitsky *et al*., 2008 |
| **Ovos (01-02) referidos a *Testudoolithus*** | Formação Kaiparowits | Cretáceo Superior | Estados Unidos | Knell *et al*, 2011 |

Principalmente a partir do estudo de material recente, mas também se baseando nos fósseis conhecidos, vêm-se gradativamente tentando identificar as semelhanças e diferenças compartilhadas dentre os distintos tipos de ovos destes amniotas (Hirsch, 1983, 1985, 1996; Grellet-Tinner, 2006). Dado que o presente trabalho inclui a descrição de ovos fósseis dos três grupos supracitados, pontos acerca dos mesmos serão introduzidos na sequência.

### 1.5.1- Ovos de Crocodyliformes

Apesar de ser um grupo extremamente diverso, os Crocodyliformes aparentam não possuir diferenças marcantes nos tipos de ovos, como acontece com dinossauros e aves, por exemplo. Ovos de crocodilianos são em geral elípticos com suas extremidades acentuadamente arredondadas – do inglês "*blunt ends*" ou "*blunt poles*" – devido à ausência de células de ar. A relação entre o tamanho dos dois eixos principais (comprimento e largura) pode variar, assim como o tamanho dos ovos, que são pequenos em comparação com o tamanho dos animais, além de variar conforme as espécies. É possível encontrar, em ninhos de crocodilianos atuais, diferenças entre os tamanhos dos ovos, o que guarda relação com o tamanho e idade da fêmea que os puseram (Pooley & Gans, 1976; Ferguson, 1985).

A casca é formada principalmente por carbonato de cálcio na forma de calcita ($CaCO_3$) (Ferguson, 1982). Além disso, foram identificados e quantificados outros componentes em ovos de *Crocodylus novaeguineae* que servem de modelo comparativo. Além da calcita compondo 82,6% da casca, a casca destes ovos possui 2,82% de magnésio, 0,37% de fósforo e 3,36% de proteínas em seu arranjo estrutural (Jenkins, 1975). A textura da superfície externa dos ovos pode variar de lisa, com leves ondulações até levemente áspera, dependendo da espécie e do estado de corrosão extrínseca sofrida durante o período de incubação, mas não ocorrem ornamentações (Ferguson, 1982, 1985).

Adicionalmente a estes elementos estruturais, a casca também é composta por membranas fibrosas subjacentes às unidades cristalinas de carbonato de cálcio, igualmente chamadas de unidades da casca (ou ainda unidades básicas da casca), que são organizadas em grandes estruturas de formato grosseiro ou irregular – também descritas como "*wedge-shaped*" ou em formato de cunha – que firmemente justapostas umas as outras, conferem rigidez ao ovo (figura 1). Entre essas unidades, randomicamente ocorrem canais de poros respiratórios, que promovem trocas gasosas entre o embrião e o meio externo (Jeckins, 1975; Ferguson, 1982; Packard & Packard, 1988).

A base de cada unidade da casca é composta por um conjunto de placas basais que se agrupam em forma "cones" – "*mammillary knobs*" – o que alguns autores denominam de "camada mamilar". Estes "cones" são a representação dos núcleos orgânicos (ou núcleos centrais) posteriormente biomineralizados, que durante a formação da casca são organizados para a liberação dos cristais de carbonato de cálcio durante o desenvolvimento da mesma. Os cristais que as compõem são maiores do que aqueles que estruturam o restante da casca (Fergunson, 1982, 1985).

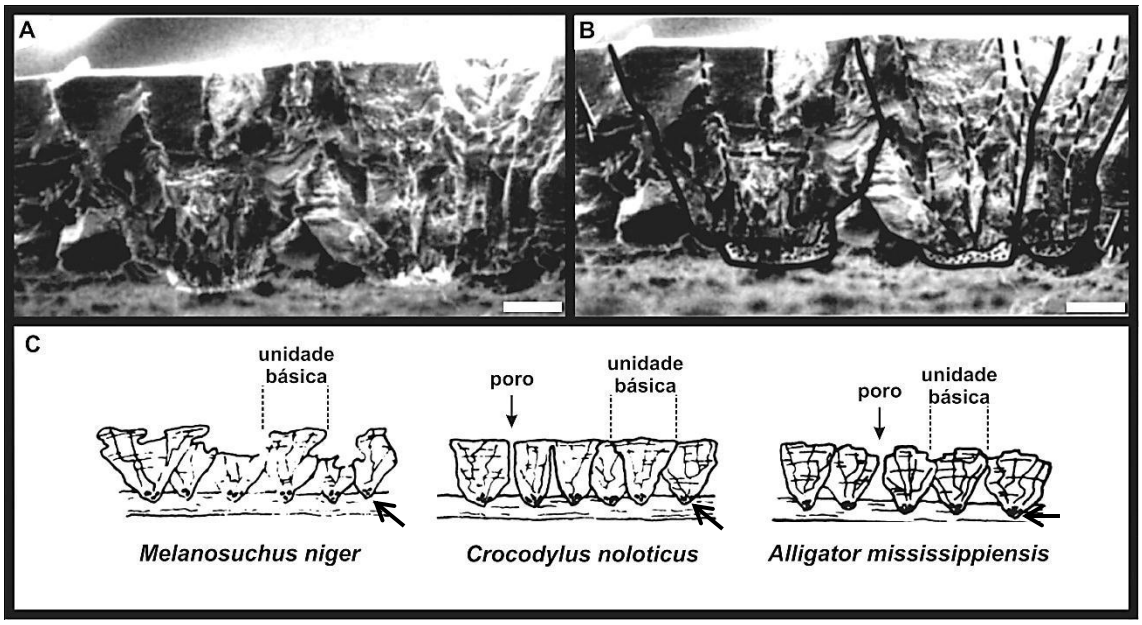


**Figura 1:** Imagem de Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV) da casca de ovos de crocodilianos. *A* e *B* representam as unidades básicas da casca de *Crocodylus johnstoni*, com cada unidade realçada em *B*. Escala igual a 100 µm. Modificado de Hirsch & Kohring, 1992. *C* ilustra (fora de escala) as unidades básicas da casca de ovos de crocodilianos recentes. Note que estas estruturas apresentam um formato irregular grosseiro, com os grupos de placas basais (setas). Estruturas subjacentes às unidades da casca ilustram as membranas internas do ovo. Modificado de Hirsch, 1985.

Além disso, há outro aspecto encontrado nas unidades da casca dos ovos de crocodilianos chamada de microcristalização tabular. Erben (1970) comenta que as unidades da casca destes ovos seriam formadas por agregados tabulares, mas não houve por parte do autor especificação do que seriam tais estruturas. Ferguson (1982), entretanto, descreveu o que parece ser a mesma característica apontada por Erben (1970) como "numerosas camadas de cristais de calcita empilhados verticalmente" (figura 2). Tal feição tem sido recorrentemente encontrada nos registros de ovos fósseis de Crocodyliformes, e servem como caráter diagnóstico para a identificação dos mesmos, sendo uma sinapomorfia do grupo (Hirsch, 1985; Rogers, 2000).

Ovos fósseis de Crocodyliformes mesozoicos já foram reportados em diversas localidades (tabela 1), mas as descrições mais detalhadas correspondem basicamente as dos trabalhos que erigiram os ooespécies *Krokolithes wilsoni* do Eoceno dos Estados

Unidos e *K. helleri* do Eoceno da Alemanha, além de *Bauruoolithus fragilis*, do Cretáceo do Brasil, ao passo que as demais compreendem descrições mais sucintas.

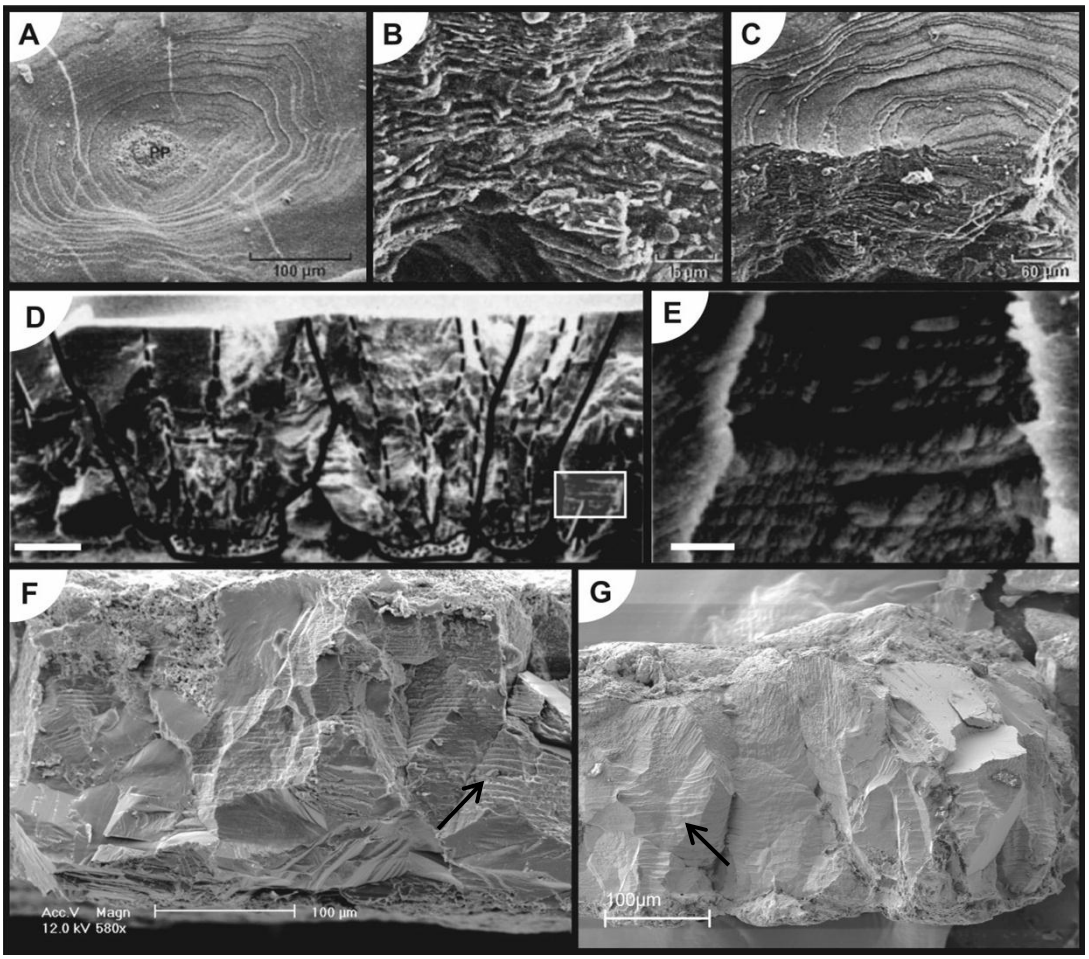


**Figura 2:** Imagens de MEV. *A*- Cratera oriunda da degradação extrínseca que a casca do ovo de *Alligator* sp. sofreu durante a incubação, circundante a uma abertura de poro respiratório (pp). Os pequenos desníveis observados tratam-se das camadas de calcita empilhadas, ou microcristalização tabular. *B* e *C*- Microcristalização tabular nas unidades da casca de ovos de *Alligator* sp. (*A, B* e *C* modificados de Ferguson, 1982). *D*- Unidades da casca de ovos de *Crocodylus johnstoni*. Escala igual a 100 µm. Losango é ampliado em *E*, mostrando as microcristalizações tabulares. Escala igual a 10 µm (*D* e *E* modificado de Hirsch & Kohring, 1992). *F* e *G* - unidades da casca de crocodilianos fósseis, ilustrando suas respectivas microcristalizações tabulares (seta). Cortesia de Gerald Grellet-Tinner.

### 1.5.2- Hábitos de nidificação de crocodilianos

Os ninhos dos crocodilianos modernos variam estruturalmente de acordo com as espécies, dentre as quais, a maioria constrói os ninhos recobrindo os ovos com um amontoado de terra e folhas – do inglês *mound* –, enquanto outras cavam buracos, botam os ovos e os recobrem posteriormente com o mesmo sedimento retirado para

abrir os buracos (Greer, 1970; Ferguson, 1985). Tais ninhos podem representar estruturas consideravelmente grandes já que, de acordo com a espécie, as fêmeas botam de 13 a 55 ovos por ninho (Shine, 1988).

Segundo Shine (1988), todas as espécies de Crocodylia apresentam algum nível de cuidado parental. Estes podem incluir comportamentos que variam desde vigiar o ninho até defendê-lo, além abri-lo a partir do chamado dos filhotes, carrega-los e até mesmo defende-los, tarefas desempenhadas pelas fêmeas, mas que também podem contar com a participação dos machos (tabela 4).

Dos processos conhecidos na nidificação de crocodilianos recentes, desde a ovipostura até a eclosão, a degradação extrínseca da casca dos ovos que ocorre durante o desenvolvimento do embrião é um dos mais bem entendidos. As imperfeições da superfície externa da casca do ovo abrigam numerosos microrganismos, que nas condições de umidade, atuam na decomposição dos restos orgânicos que formam o ninho recobrindo os ovos (Ferguson, 1981, 1985).

Esse processo gera calor que auxilia na manutenção da temperatura de encubação. Ademais, os ácidos produzidos pelos microrganismos deterioram a casca, abrindo as crateras de degradação extrínseca (figura 2). A abertura dessas crateras permite que as trocas gasosas entre os meios interno e externo do ovo aumentem proporcionalmente às maiores necessidade de oxigênio do embrião, além de fragilizar a casca, o que facilita o processo de eclosão (Ferguson, 1981). Como se trata de um processo contínuo, pode se supor a partir de evidências na casca, em qual etapa do desenvolvimento do embrião que o ovo se encontrava ao ser fossilizado (Ferguson, 1981). Este tipo de interpretação é atualmente empregado nas análises de ovos fósseis de Crocodyliformes (Oliveira *et al*., 2011), podendo-se inferir principalmente para ovos onde restos embrionários não são associados, o estágio de encubação que se encontrava.

**Tabela 4:** Cuidado parental em crocodilianos. Sexo do indivíduo que apresenta cuidado parental para com os ninhos e filhotes está indicado. O travessão (–) indica que o tipo de cuidado parental em questão não foi observado. Para o acesso às referências completas, ver Shine, 1988. Modificado de Shine, 1988.

| Espécies | Tipo de cuidado parental | | | | | Referências |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | Vigiar o ninho | Defender o ninho | Abrir o ninho | Carregar os filhotes | Defender os filhotes | |
| *Alligator mississippiensis* | ♀ | ♀ | ♀ | ♀ | ♀ | Clarke, 1888; Devenish, 1893; Reese, 1907; McIlhenny, 1934; Joanen, 1970; Joanen and McNease, 1970, 1980; Kushlan, 1973; Fogarty, 1974; Herzog, 1975; Ogden, 1976; Metzen, 1977; Goodwin and Marion, 1978; Kushlan and Kushlan, 1980; Dietz and Hines, 1980; Kushlan and Simon, 1981 |
| *Caiman crocodilus* | ♀ | ♀, ♂ | ♀, ♂ | ♂(?) | ♀, ♂ | Alvarez del Toro, 1969, 1974; Staton and Dixon, 1977; Gorzula, 1978; Staton, 1978 |
| *C. yacare* | ♀ | – | ♀ | — | ♀ | Crawshaw and Schaller, 1980 |
| *Crocodylus acutus* | ♀ | ♀ | ♀ | ♀ | ♀ | Descourtilz, 1809; Brehm, 1885; Ogden and Singletary 1973; Ogden, 1978; Dugan et al., 1981 |
| *C. cataphractus* | ♀ | – | ♀ | – | – | Waitkuwait, 1982 |
| *C. intermedius* | ♀ | – | – | – | – | Medem, 1958 |
| *C. johnsoni* | ♀ | ♀(?) | ♀ | ♀ | – | Worrell, 1952; Compton, 1981 |
| *C. morelettii* | ♀ | – | ♀ | ♀ | ♀, ♂ | Hunt, 1974, 1975 |
| *C. niloticus* | ♀ | ♀ | ♀, ♂ | ♀, ♂ | ♀, ♂ | Pliny (trs. Holland, 1601); Aristotle (trs. Creswell, 1862); Vansleb, 1678; Pitman, 1930, 1941; Chadwick, 1931; Cott, 1961, 1971; Modha, 1967; Pooley, 1969, 1974, 1976, 1977; Hadley, 1969; Pooley and Gans, 1976 |
| *C. novaeguineae* | ♀ | ♀ | ♀ | ♀, ♂ | ♂ | Neill, 1946; J. W. Lang, pers. comm. |
| *C. palustris* | ♀ | ♀ | ♀ | – | ♀, ♂ | Waytialingham, 1880; Deraniyagala, 1939; Dharmakumarsinji, 1947; David, 1970; Whitaker and Whitaker, 1977, 1978 |

Continua

| Espécies | Tipo de cuidado parental | | | | | Referências |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | Vigiar o ninho | Defender o ninho | Abrir o ninho | Carregar os filhotes | Defender os filhotes | |
| *C. porosus* | ♀ | ♀ | ♀ | ♀ | ♀, ♂ | Boake, 1870; Shelford, 1916; Deraniyagala, 1939; Loveridge, 1946; Robinson, 1948; Neill, 1971; Webb, 1977; Biswas, 1977; Webb et al., 1977; Bustard and Choudhury, 1980; Bustard and Kar, 1981; Magnusson, 1980; Jelden, 1981; Bustard and Maharana, 1982; Choudhury and Bustard, 1979; Acharjyo and Mishra, 1981 |
| *Gavialis gangeticus* | ♀ | ♀ | ♀ | ♀ | ♀ | Whitaker and Whitaker, 1977b; Singh and Bustard, 1977; Bustard, 1980; Basu and Bustard, 1981; Bustard and Singh, 1981 |
| *Melanosuchus niger* | No(?) | ♀ | (?) | – | ♀ | Hartwig, 1873; Medem 1971 |
| *Osteolaemus tetraspis* | ♀ | ♀ | ♀ | ♀, ♂ | – | Schmidt, 1919; Cansdale, 1955; Tryon, 1980 |
| *Palaeosuchus palpebrosus* | ♀ | ♀ | – | – | – | Medem, 1958 |
| *P. trigonatus* | – | – | Yes | – | – | Magnusson et al., 1985 |

### 1.5.3- Ovos de Aves

Ovos de aves talvez sejam os mais diversos e complexos artefatos reprodutivos dos amniotas, variando em formato, coloração, tamanho e peculiaridades estruturais conforme os grupos. Na medida em que dinossauros terópodes adquiriam tanto caracteres osteológico-fisiológicos avianos, quanto oológicos, estas transformações ficaram bem documentadas em rochas mesozoicas, (Grellet-Tinner, 2006; Lópes-Martínes & Vicens, 2012).

Morfologicamente, ovos de aves podem ser identificados por serem, em sua grande maioria, assimétricos. Isso resulta da presença da célula de ar em um dos polos, mais precisamente no polo mais acentuadamente arredondado. Além disso, a não

ornamentação da superfície externa da casca, estado de caráter diferente do encontrado em seus ancestrais dinossaurianos, é identificada nos ovos avianos (Smart, 1995; Grellet-Tinner *et al*., 2006).

Segundo Board & Sparks (1991), cerca de 98% da casca dos ovos de aves é composta por carbonato de cálcio, enquanto o conjunto de membranas e/ou cutículas presentes compreenderiam, no máximo, 2%. Todavia, Nys & Gautron (2007), em uma revisão mais recente acerca da estrutura e formação da casca do ovo de aves, apontam valores ligeiramente diferentes, sendo a casca formada por uma interação de carbonato de cálcio cristalizado em forma de calcita (95%), com uma matriz orgânica. Esta incluiria um emaranhado de proteínas fibrosas formando as membranas subjacentes à casca biomineralizada, além de outra fina cutícula externa, com influência na pigmentação do ovo.

Os cristais de calcita formam as unidades da casca destes ovos que são intercaladas por poros respiratórios. Sendo firmemente justapostas, estas conferem rigidez ao ovo. Na base de cada unidade, há um conjunto de pequenos cristais frequentemente organizados em forma de "leque" chamados de esferulitos (Grellet-Tinner, 2006; Grellet-Tinner *et al*., 2006), situados na região que corresponderia ao núcleo central (figura 3). Ainda, as unidades apresentam outras feições características do grupo, resultantes dos diferentes momentos de biomineralização dos cristais que, por conseguinte, definem as camadas estruturais. Cada unidade da casca apresenta ao menos três destas camadas – exceto os Dromornithidae, que aparentam possuir apenas duas (Grellet-Tinner, 2006) –, que podem ser mais facilmente distinguíveis de acordo com suas respectivas cristalografias (figura 3) (Mikhailov, 1991, 1997; Grellet-Tinner, 2006).

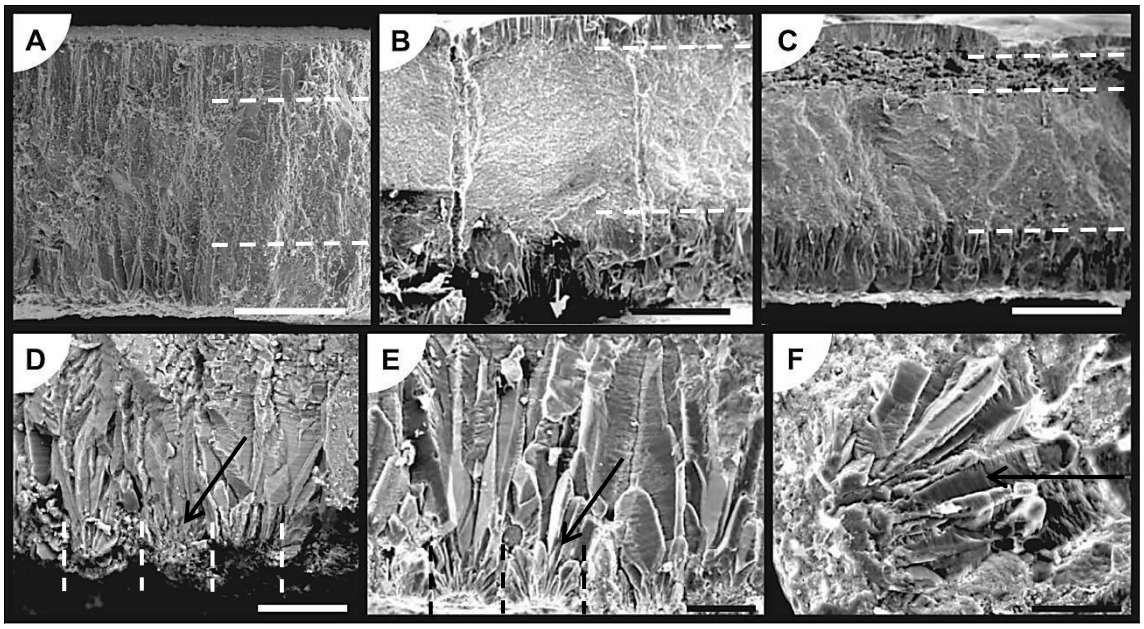


**Figura 3:** Imagens de MEV. *A*, *B* e *C*- Cascas de ovos com as linhas tracejadas indicando os limites entre as camadas estruturais. *A- Phoenicopterus ruber (*flamingo). Escala igual a 200 µm. Modificado de Grellet-Tinner, *et al*., 2012. *B- Rhea* (ema). Escala igual a 600 µm. Modificado de Grellet-Tinner, 2006. *C- Dromaius novaehollandiae* (emu). Escala igual a 400 µm. *D*, *E* e *F*- Primeira camada estrutural do ovo e setas indicam os esferulitos "*blade-like*". Linhas tracejadas delimitam as unidades da casca. *D*- Flamingo fóssil. Escala igual a 50 µm .Modificado de Grellet-Tinner *et al*., 2012. *E- Struthio camelus* (avestruz). Escala igual a 100 µm. Modificado de Grellet-Tinner, 2006. *F- Aepyornis maximus*. Escala igual a 80 µm. Modificado de Grellet-Tinner, 2006.

Filogeneticamente, os representantes viventes de Aves são classificados em dois grupos incluídos em Neornithes, Paleognathae e Neognathae. Corroborando essa dicotomia, os ovos dos representantes destes grandes grupos (baseando-se tanto no registro fóssil quanto nos dos indivíduos recentes), igualmente possuem conjuntos de características diferentes. Ovos de Paleognathae são basicamente ovais, não assimétricos, e podem apresentar ligeiras rugosidades na superfície externa da casca, mas que não são consideradas ornamentações, ao passo que em Neognathae a casca seria basicamente lisa externamente e os ovos possuiriam uma forte assimetria (Grellet-Tinner, 2006).

Contudo, as principais diferenças entre os morfótipos estruturais dos ovos de Paleognathae e Neognathae encontram-se nas unidades da casca. As camadas presentes nas unidades da casca dos ovos de Paleognathae apresentam condição aprismática, uma terminologia parataxonômica que denota o contado abrupto entre as camadas, ou seja,

as diferentes cristalografias das camadas conferem nítida diferença entre as mesmas. Já em Neognathae, todas as três camadas estruturais apresentam a condição prismática, que havendo contato gradual entre as camadas devido às suas cristalografias semelhantes, é de difícil percepção (figura 4) (Mikhailov, 1991, 1997; Grellet-Tinner & Norell, 2002; Grellet-Tinner & Dyke, 2005; Grellet-Tinner, 2006).

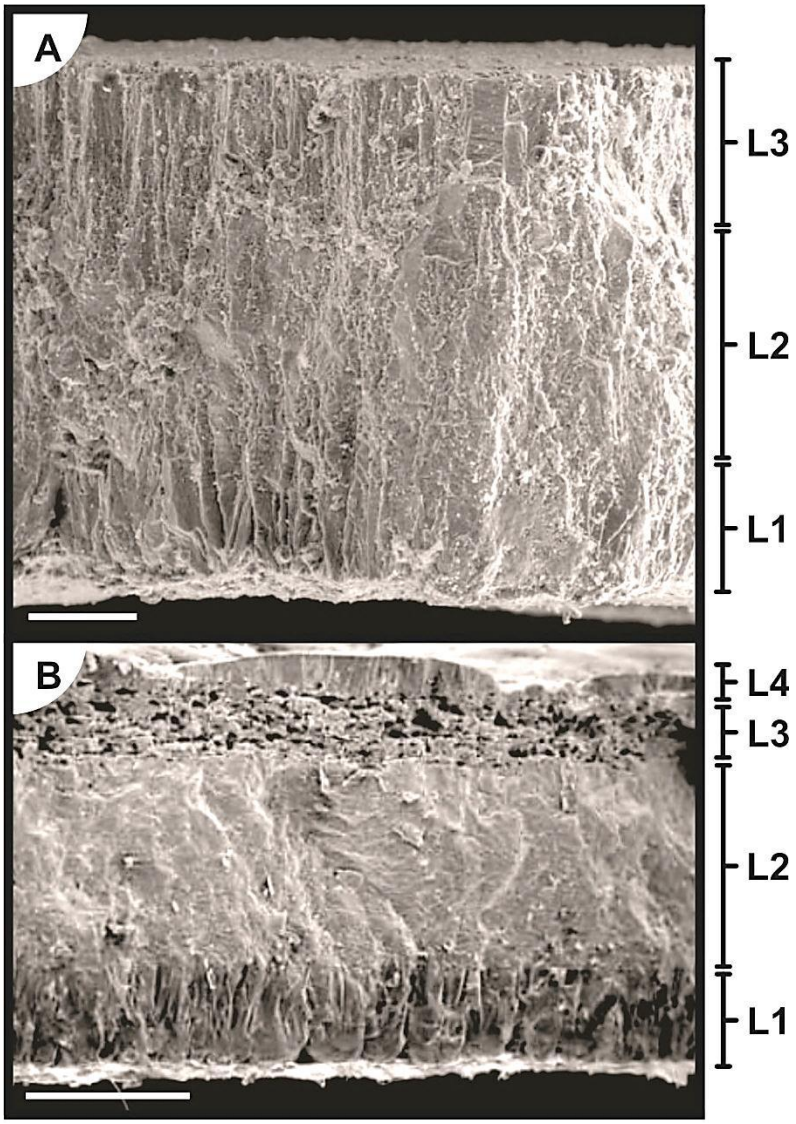


**Figura 4:** Imagens de MEV. Cascas de ovos de diferentes grupos de Aves. *A*- Exemplo da transição prismática entre camadas estruturais de ovos de Neognathae (*P. ruber*). Escala igual a 100 µm. *B*- Casca de ovo de *D. novaehollandiae*, ilustrando condição aprismática no contato entre as quatro camadas estruturais. Escala igual a 400 µm. Modificadas de Grellet-Tinner, 2006.

Os esferulitos encontrados nos ovos de Paleognathae e de Neognathae são aparentemente semelhantes. As exceções se concentram basicamente nos ovos de *Lithornis*, um gênero de paleognato próximo dos Tinamidae, para os quais foram descritos esferulitos de formato acicular. Não coincidentemente, os esferulitos dos Tinamidae também são aciculares, mas o formato "*blade-like*" também pode estar presente. Este é o formato observado em todos os demais ovos avianos, tanto de Paleognathae, nos quais estes seriam, em sua maioria, alongados e robustos, quanto de Neognathae, que apresentariam os esferulitos proporcionalmente curtos (Houde, 1988; Grellet-Tinner & Dyke, 2005; Grellet-Tinner, 2006).

Grupo mais inclusivo que Neornithes, os Ornithothoraces (Enantiornithes + Ornithuromorpha) (Chiappe, 2002) também possuem um registro oológico conhecido desde o Cretáceo. Sendo este atribuído ao grupo principalmente pela ocorrência de embriões associados (Elzanowski, 1981; Mikhailov, 1991, 1996, 1997; Schweitzer *et al*., 2002; Zhou & Zhang, 2004; Grellet-Tinner & Norell, 2002; Dyke *et al*., 2012). A partir de tais associações, nota-se uma microestrutura diferente, em alguns aspectos, dos ovos atribuídos aos Neornithes. Estas diferenças se baseiam na condição prismática entre L1 e L2, e aprismática entre L2 e L3, e as demais características são similares às encontradas nos ovos avianos dos grupos mais derivados (Grellet-Tinner & Norell, 2002; Schweitzer *et al*., 2002; Grellet-Tinner *et al*., 2006).

### 1.5.4- Ovos de Chelonii

Aliado a diversos caracteres osteológicos, os Chelonii (Dubois & Bour, 2010) têm sua monofilia suportada por biomineralizar o carbonato de cálcio de seus ovos na forma de aragonita, característica compartilhada por todas as espécies recentes do grupo, bem como presente em todos os ovos fósseis identificados como pertencentes do mesmo.

Entretanto, Baird & Salomon (1979) reportaram a inusitada presença tanto de aragonita quanto de calcita em ovos *Chelonia mydas* mantidas em cativeiro. Isso, segundo Packard & Packard (1988), provavelmente ilustra apenas que variações estruturais nas cascas dos ovos podem ocorrer quando fêmeas são mantidas em dietas específicas.

Em um dos trabalhos pioneiros que se propuseram a identificar elementos composicionais e propriedades físicas da casca de ovos de Chelonii, Young (1950) tão somente indica uma composição de carbonato de cálcio em forma de aragonita, sem mais detalhamentos nesse sentido. Já Mitrus (2003) analisa mais precisamente tal composição, identificando que apenas 96% do peso seco da casca dos ovos em *Emys orbicularis* correspondem à associação de cálcio, oxigênio e carbono ($CaCO_3$). Ainda, a casca dos ovos possuiriam 175 a 200 µm de espessura, segundo o autor. Hirsch (1983), por sua vez, registrou ovos de *Lepidochely kempi*, *Chelydra serpentina* e *Geochelone elephantopus* com 40, 110 e 400 µm de espessura, respectivamente, o que provavelmente consiste no resultado de diferentes adaptações reprodutivas quanto ao ambiente em que vivem estes animais.

Exceções quanto à associação de calcita a parte, a aragonita confere aos ovos de Chelonii um aspecto estrutural peculiar (figura 5). Na porção mais basal das unidades básicas da casca, encontra-se o núcleo central, parataxonomicamente chamado de esferito primário, ou núcleo central, que é uma minúscula região a partir da qual se projetam os cristais de aragonita formando as unidades da casca. Tais cristais apresentam um formato acicular característico, que como os cristais de calcita dos demais ovos de amniotas, formam um agregado que confere robustez às unidades da casca. Estas são entrelaçadas umas as outras de forma mais firme ou frágil, dependendo da espécie, e são frequentemente intercaladas por poros respiratórios (Packard, 1980; Hirsch, 1983; Packard & Packard, 1988).

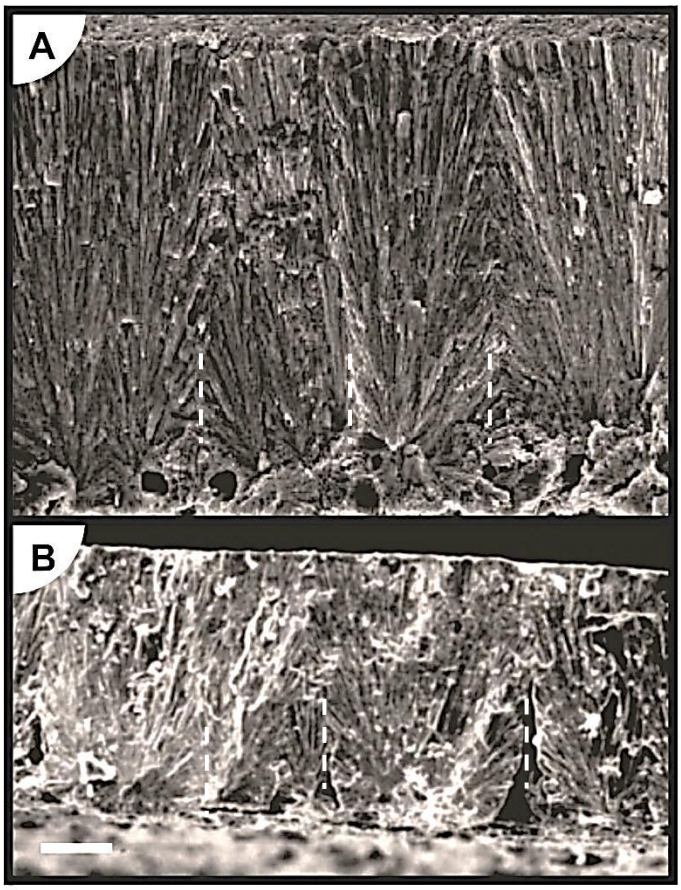


**Figura 5:** Imagens de MEV. Unidades da casca de ovos de quelônios. Linhas tracejadas indicam os limites das unidades da casca. *A- Emydura macquarii*, um Pleurodira, mostrando seus cristais aciculares característicos por sua composição de aragonita. Sem escala. Modificado de Winkler, 2006. *B- Gopherus flavomarginatus*, um Cryptodira. Pode se observar os cristais de aragonita aciculares presentes. Escala igual a 400 µm. Modificado de Hirsch, 1996.

A rigidez geral dos ovos de Chelonii varia consideravelmente conforme as espécies. Por mais robustas que sejam as unidades da casca, estas podem ser de variados tamanhos – dada a proporção entre o tamanho das unidades, a espessura das membranas e o tamanho do ovo. Assim sendo, podem ocorrer ovos com casca rígida, como nos Carettochelyidae, Chelidae, Dermatemydidae, Kinosternyidae, Testudinidae, Trionychidae, e alguns Pelomedusidae e Emydidae, ou com casca flexível ou semi-flexível, como em Cheloniidae, Chelydridae, Dermochelydae e a maioria dos Pelomedusidae e Emydidae (Ewert, 1979; Hirsch, 1983; Ewert, 1985; Packard & Packard, 1988).

No seu aspecto macroscópico, ovos de Chelonii podem variar bastante quanto ao formato. Iverson & Ewert (1991) plotam, a partir da filogenia de Chelonii de Gaffney & Meylan (1988), o formato geral dos ovos de tartarugas, cágados e jabotis, a fim de discutir acerca da distribuição dessa característica. Assim, a figura 6 é útil para ilustrar a diversidade da morfologia geral dos ovos de Chelonii, que variam desde ovos esféricos a elípticos. Já quanto à superfície externa da casca, são basicamente lisas, ou seja, não ornamentadas (Hirsch, 1983; Iverson & Ewert, 1991; Winkler, 2006).

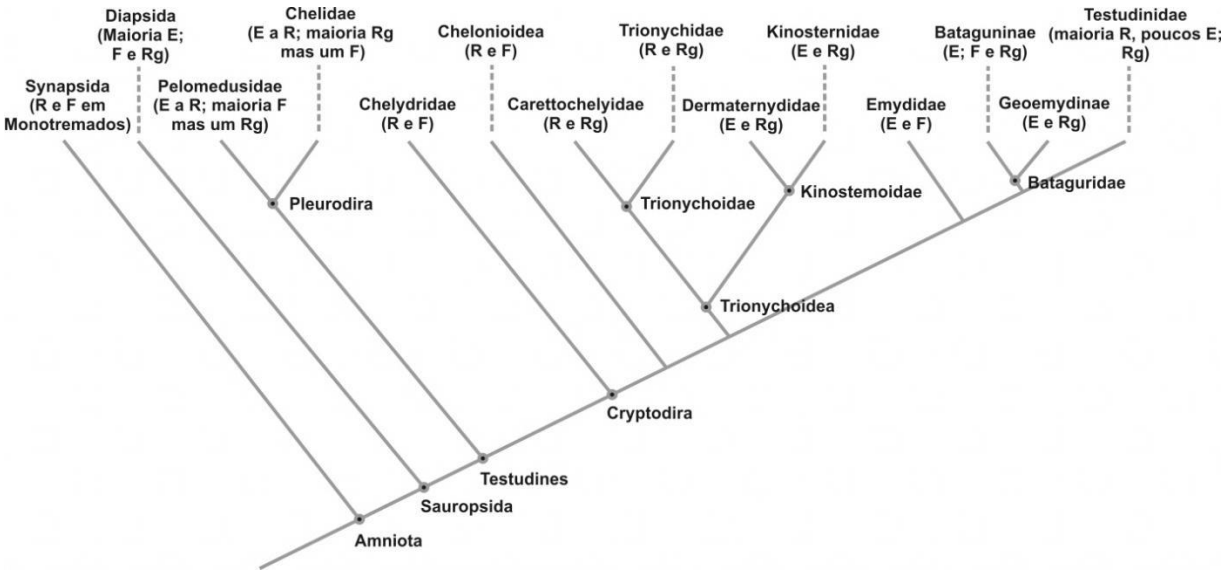


**Figura 6:** Filogenia indicando o tipo de ovo, quanto ao formato e tipo da casca encontrado em "Testudines" comparando com Sauropsia e Synapsida em geral. É possível notar a grande quantidade de homoplasias quanto ao formato e o tipo de casca do ovo. Formato R (redondo) ou E (elíptico ou alongado). Tipo da casca F (flexível) ou Rg (rígida). Modificado de Iverson & Ewert, 1991.

## 1.6- Registro oológico de Crocodyliformes, Aves e Chelonii no Brasil

Em contrapartida ao registro de restos esqueletais principalmente de Crocodyliformes e Chelonii, a ocorrência de ovos fósseis destes grupos e também do de Aves no Mesozoico brasileiro é raro. Contudo, alguns recorrentes registros ilustram uma potencial diversidade.

Os ovos de Crocodyliformes são os mais bem conhecidos no Brasil, se comparado aos registros de ovos de dinossauros, aves e tartarugas, com várias

ocorrências documentadas (Magalhães Ribeiro *et* al., 2006; Magalhães Ribeiro & Arruda Campos, 2009; Marsola *et al*., 2010, 2011 *a*; Carvalho *et al*., 2011; Magalhães Ribeiro, *et al*., 2011; Oliveira *et al*., 2011; Marinho *et al*., 2012). Sua relativa recorrência em rochas do Cretáceo Superior brasileiro deve guardar relação com a abundância registrada para o grupo nesse período, especialmente nas rochas do Grupo Bauru, Formação Vale do Rio do Peixe/Adamantina (item 4.1) (Candeiro & Martineli, 2006).

Já a ocorrência de ovos afins a Aves mesozoicas é, até então, inexistente, visto o escasso registro de fósseis do grupo, com apenas restos esqueletais no interior de São Paulo e algumas penas tentativamente associadas ao grupo, no Nordeste (Kellner, 2002; Alvarenga & Nava, 2005). Recentemente, a partir de registros esqueletais fragmentários, Candeiro *et al*. (2012) reportaram a ocorrência de Enantiornithes para a região de Uberaba-MG, Formação Marília.

Azevedo *et al*. (2000) descrevem um ovo afim a Chelonii coletado em rochas da Formação Adamantina, no interior de São Paulo. O espécime é tentativamente atribuído ao gênero *Podocnemis*, o que é provavelmente incorreto, dada a ausência de tal gênero no Cretáceo.

## 2- OBJETIVOS

O presente estudo tem por objetivos a descrição e comparação de diferentes espécimes de ovos fósseis afins a Crocodyliformes, Aves e Chelonii coletados no Grupo Bauru, Cretáceo Superior.

# 3- MATERIAIS E MÉTODOS

## 3.1- Material

### 3.1.1- Associações de ovos de Crocodyliformes

Compondo a maioria dos espécimes estudados, os ovos de Crocodyliformes estão distribuídos em três associações, LPRP-USP 0046, 0047 e 0048, cada qual com quatro espécimes (figuras 7, 8 e 9), totalizando doze ovos. As associações apresentam diferentes estados de preservação, onde a LPRP-USP 0046 possui dois ovos intemperizados, e os outros dois ovos em melhor estado de conservação. LPRP-USP 0047 têm três dos quatro espécimes bem preservados, ao passo que a LPRP-USP 0048 mostra um alto grau de intemperismo, provavelmente devido à percolação de água e erosão recentes.

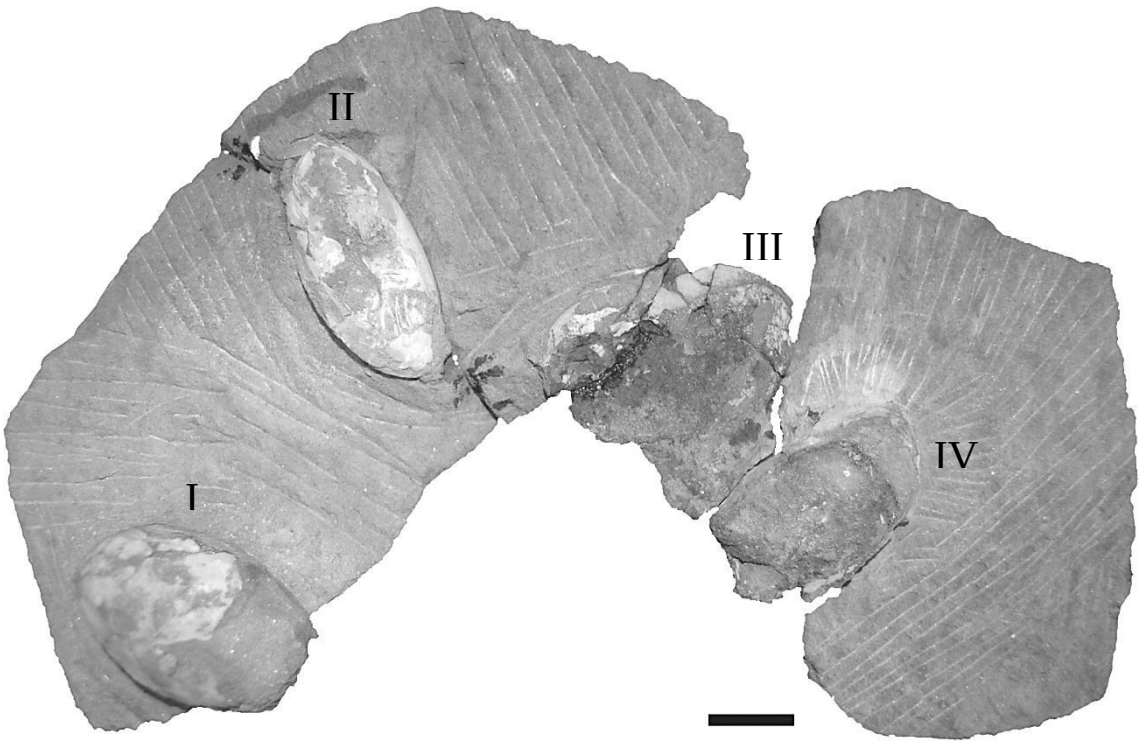


**Figura 7:** A associação de ovos fósseis de Crocodyliformes LPRP-USP 0046, indicados como I, II, III e IV. Escala igual a 2 cm.

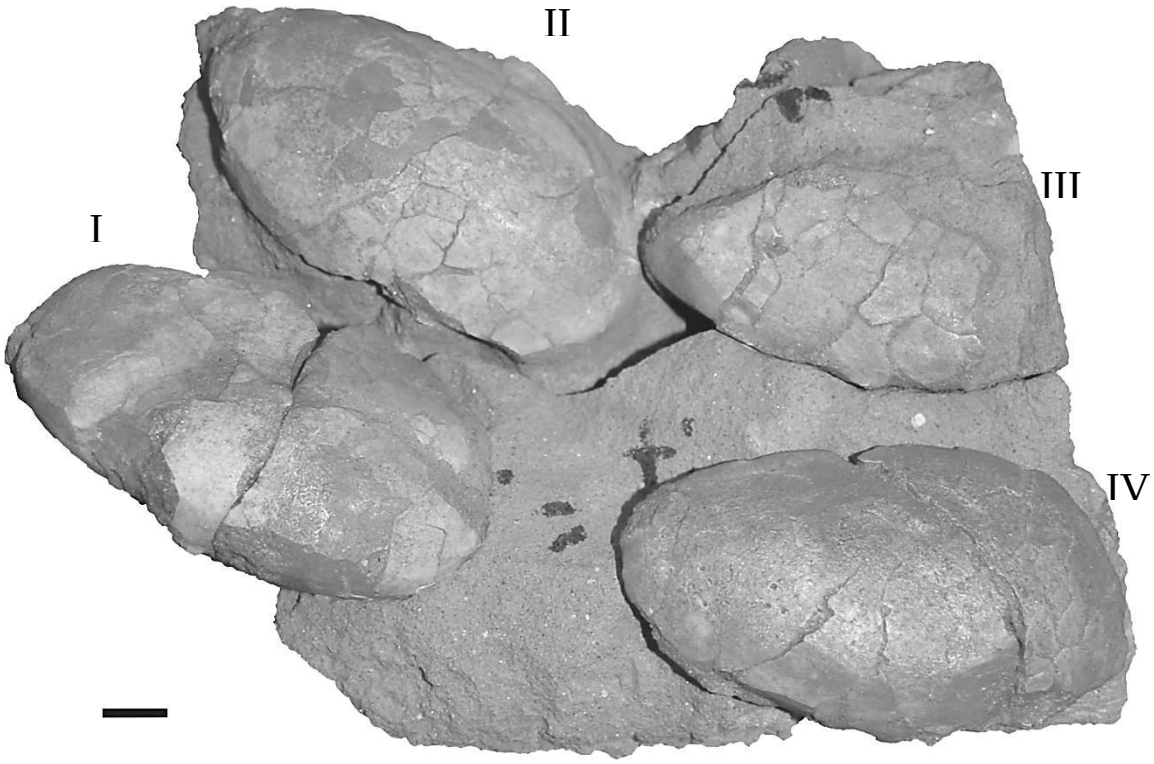


**Figura 8:** A associação de ovos fósseis de Crocodyliformes LPRP-USP 0047 (I, II, III e IV). Escala igual a 1 cm.

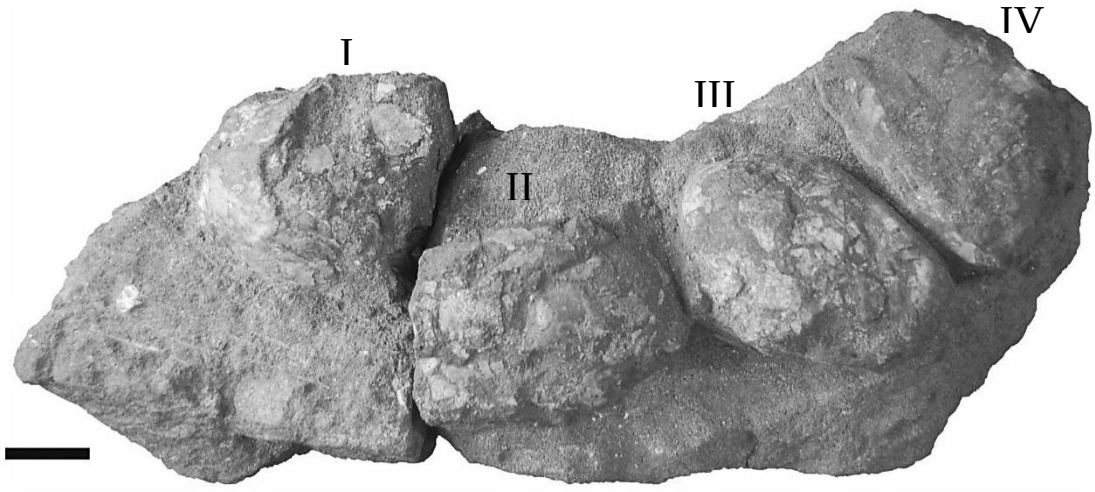


**Figura 9:** A associação de ovos fósseis de Crocodyliformes LPRP-USP 0048 (I, II, III e IV). Escala igual a 1 cm.

As três associações foram coletadas em um único afloramento com arenitos de granulometria média a fina, representativos da Formação Vale do Rio do Peixe/Adamantina (Fernandes & Coimbra, 1996, 2000). O afloramento é situado na

fazenda Inhaúmas-Arantes, no Triângulo Mineiro, município de Campina Verde, MG. (19º 20’ 41.8” S; 49º 55’ 12,9” O).

### 3.1.2- Ovo de Aves

O espécime LPRP-USP 0359 (figura 10) constitui-se de um único ovo em bom estado de preservação. Da mesma forma que os ovos de Crocodyliformes, este material provém de rochas que, nos esquemas litoestratigráficos correntes, se inserem no contexto da Formação Vale do Rio do Peixe/Adamantina (Fernandes & Coimbra, 1996; 2000).

O afloramento é localizado no município de Álvares Machado, em um trevo entre a rodovia SP-270 e a entrada da cidade (22º 05’ 31” S; 51º 28’ 51,4” O), no interior de São Paulo. Ocorrem arenitos grossos de coloração desde esbranquiçado até róseo-avermelhada, com um pequeno nível conglomerático, no qual o fóssil estava inserido.

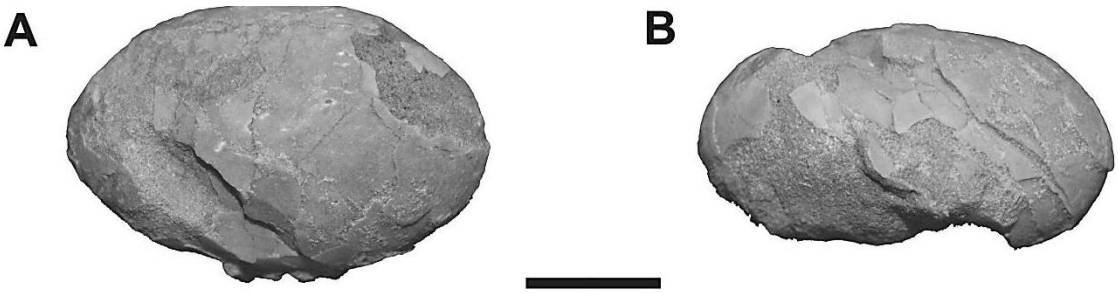


**Figura 10:** Ovo fóssil de Aves LPRP-USP 0359. *A* e *B*- Vista de dois ângulos diferentes do espécime. Escala igual a 1 cm.

### 3.1.3- Ovo de Chelonii

Coletado em rochas da Formação Presidente Prudente (Fernandes & Coimbra, 1996, 2000), o espécime LPRP-USP 0052 constitui-se de um único ovo relativamente bem preservado (figura 11), porém com um dos polos parcialmente perdido. O mesmo provém do município de Pirapozinho, do afloramento popularmente chamado de

"Tartaruguito" (22º 13' 27,61" S; 51º 25' 58, 22" O), que tem esse nome por possuir uma concentração única de elementos esqueletais de quelônios (Suarez, 2002).

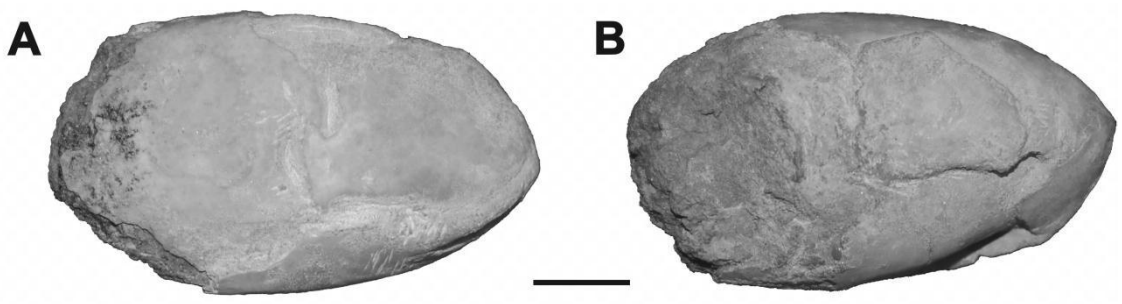


**Figura 11:** O ovo fóssil de Chelonii LPRP-USP 0052. *A* e *B*- Vista de dois ângulos diferentes do espécime. Escala igual a 1cm.

## 3.2- Preparação e métodos de análise

### 3.2.1- Preparação dos fósseis

Para a preparação dos fósseis foi empregada majoritariamente abrasão mecânica, pois a matriz rochosa que os abrangia era relativamente friável. Para tal processo foi utilizada a caneta percussora Paleo Tools®, modelos Micro Jack 4 e 6. Estas foram utilizadas em estágios mais delicados e de maior precisão da preparação. Outros elementos abrasivos também foram empregados no processo, como estiletes, agulhas, "exploradores" odontológicos, além de palitos de dentes.

Para a consolidação do material exposto, utilizou-se Paralóide (B72) dissolvido em Acetona, em solução de concentração de 10%. Desta forma, a resina cria uma película protetora transparente na superfície aplicada. Para unir partes separadas utilizou-se cola de secagem instantânea.

As amostras escolhidas para as análises da ultraestrutura foram selecionadas a partir das porções mais bem preservadas da casca, e então extraídas, em pequenos fragmentos de até 0,5 cm, o que infelizmente, danifica um pouco o fóssil. Posteriormente, os fragmentos foram submetidos à lavagem com água (sem solventes)

através de uma lavadora ultrassônica (Odontobrás, modelo 1440D) para a remoção do máximo de sedimento possível (Quinn, 1994).

### 3.2.2- Tomografia Computadorizada

Empregou-se análise de Tomografia Computadorizada para o estudo dos ovos fossilizados com a finalidade de investigar possíveis ocorrências de remanescentes embrionários (Griffiths, 2000). Trata-se de uma técnica não destrutiva, portanto sem necessidade de quaisquer tipos de ataques mecânicos ou químicos aos fósseis, o que significa que a integridade estrutural dos espécimes tomografados é conservada. Através dela, produz-se uma sequência de imagens contíguas que são compiladas para criar representações tridimensionais. Estas, por sua vez, podem ser manipuladas digitalmente para as tarefas de medição e visualização de maior qualidade (Ketcham & Carlson, 2001).

As análises de Tomografia Computadorizada foram realizadas na Central de Diagnóstico Ribeirão Preto (CEDIRP), na cidade de Ribeirão Preto-SP, com orientação do responsável técnico Tiago Giacometti, utilizando o equipamento Modelo Lightspeed VCT 64 Canais, General Electric (GE®). Para geração de imagens computadorizadas, foram utilizados os softwares GEHC Linux e o de reconstrução Volume Viewer. A partir dos "*slices*" obtidos pelas tomografias, foram geradas imagens tridimensionais a partir do Software Amira 5.3.3.

### 3.2.3- Técnicas de análise microestruturais: MEV, EDS e MO

A Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV) é uma valiosa ferramenta para visualização e análise das características ultraestruturais das cascas dos ovos (Jackson, 2002). Além de imagens tridimensionais de alta resolução, a MEV complementa as

análises realizadas pela Microscopia Óptica (MO), mostrando maior detalhamento das estruturas cristalinas da casca, incluindo a distribuição dos elementos da mesma, das características microestruturais, além da geometria e abundância dos canais de poros. Isso possibilita mais complexas interpretações do ponto de vista ambiental e fisiológico (Hirsch & Packard, 1987; Mikhailov, 1991; Chiappe *et al*., 1998; Jackson, 2002; Trimby & Grellet-Tinner, 2011).

Métodos de identificação e análises qualitativas de elementos químicos presentes em ovos incluem a Espectrometria por Dispersão de Energia (EDS) (Hirsch, 1979; Penner, 1985; Bravo *et al*., 2000). O procedimento se consistiu na captação de comprimentos de onda refletidos por feixes de elétrons, específicos para os elementos químicos, após sua excitação. Este procedimento auxilia na identificação de compostos biogênicos e diagenéticos presentes nos fósseis.

Já as secções delgadas das cascas dos ovos, em cortes radiais e tangenciais, e sua conseguinte análise em MO permitem o reconhecimento e a identificação de caracteres histoestruturais constituintes da casca dos ovos. Seus resultados são indispensáveis para o estudo comparativo e descritivo dos ovos, além de serem empregados para sua classificação parataxonômica (Hirsch, 1985; Mikhailov, 1991; Hirsch & Kohring, 1992; Hirsch, 1996; Hirsch & Kohring, 1996; Mikhailov, 1996; Kohring, 1999; Grellet-Tinner *et al*., 2006).

As amostras para as fotografias de MO foram preparadas na Universidade Federal de Pernambuco (UFPE), *campus* Vitória de Santo Antão, no Departamento de Biologia, e analisadas no laboratório de Palinoecologia da Faculdade de Filosofia Ciências e Letras de Ribeirão Preto – USP, em um Microscópio Óptico com câmera acoplada, Leica DM4000B com aumento de até 2560 x, e câmera DFC 500. Para as análises de MEV e EDS, utilizaram-se as instalações do Centro de Tecnologia e

Geociências, da Escola de Engenharia de Pernambuco (CTG-EEP), da UFPE, *campus* Recife. O microscópio eletrônico utilizado foi um Scanning Electron Microscope JeolTM JSM- 6460, que além do imageamento de alta resolução, realizou também as análises de EDS.

## 3.3- Parataxonomia

Tradicionalmente, descrições de ovos fósseis lançam mão de esquemas parataxonomicos, utilizando tanto escala hierárquica paralela, baseada na nomenclatura lineana, quanto uma nomenclatura típica em estudos deste escopo (tabela 5). As primeiras tentativas de se aplicar qualquer tipo de nomenclatura uniformizada para remanescentes oológicos fósseis se devem a Zhao (1975). Este apresentou um esquema geral e abrangente de nomenclatura binomial a fim de hierarquizar ovos fossilizados em oofamílias, oogêneros e ooespécies, com a utilização do sufixo *oolithus* (do grego *oolithes*= ovo de pedra) para nominações em nível de gênero.

O esquema de Zhao (1975) serviu de base para trabalhos que visaram estabelecer terminologias para os diferentes níveis estruturais de organização dos ovos (Mikhailov, 1991, 1992; Mikhailov *et al*., 1996). Visto as dificuldades em estabelecer a associação entre ovos e seus produtores, os fósseis oológicos têm sido classificados como tipos descritivos nesses esquemas parataxonômicos. Todavia, tais esquemas são geralmente baseados em diagnoses questionáveis, agravando erros de interpretações evolutivas em tais abordagens, até porque com a utilização da nomenclatura parassistemática, as verdadeiras relações evolutivas parecem ser ignoradas (Varricchio & Jackson, 2004; Grellet-Tinner *et al*., 2006, Zelenitsky & Therrien, 2008).

Considerando os ovos, fósseis ou recentes, como estruturas biomineralizadas e reflexo da expressão gênica das linhagens parentais, estes devem reter informações evo-

**Tabela 5:** Níveis de organização de morfótipos estruturais empregados pela parataxonomia. Modificado de Hirsch, 1996.

| TIPOS BÁSICOS DE ORGANIZAÇÃO DA CASCA DO OVO | | MORFÓTIPOS ESTRUTURAIS | SISTEMA DE POROS | FAMÍLIAS PARATAXONÔMICAS | GRUPOS TAXONÔMICOS |
|---|---|---|---|---|---|
| **RESTOS DE OVOS FÓSSEIS DE AMNIOTAS MODERNOS** | | | | | |
| Testudóide | | Spherurigidis<br>Spheruflexibilis | | Testudoolithidae<br>Testudoflexoolithidae | CHELONIA |
| Geckonóide | | Geckonóide | Retecanaliculado | Gekkoolithidae | GEKKOTA |
| Crocodilóide | | Crocodilóide | | Krokolithidae | CROCODYLIA |
| Ornithóide | | Prismático ("neognato") | Angusticanaliculado | | *Gobipipus* (embriões) |
| | | Ratita | Angusticanaliculado | Laevisoolithidae | ?Enantiornithids |
| | | | Angusticanaliculado | Medioolithidae | ? |
| | | | Angusticanaliculado | | Struthionidae |
| | | | Angusticanaliculado | Ornitholithidae | ?Diatrymatidae |
| **OVOS DE DINOSSAUROS** | | | | | |
| Ornithóide | | Ratita | Angusticanaliculado | Elongatoolithidae | Theropoda (?*Troodon*) (embriões de *Oviraptor*) |
| Dinossauróide esferulítico | | Filiesferulítico | Multicanaliculado | Faveoloolithidae | ?Sauropoda |
| | | Dendroesferulítico | Prolatocanaliculado | Dendroolithidae | ?Sauropoda ?Ornithopoda |
| | | ?Dictoesferulítico | Prolatocanaliculado | Dictyoolithidae | ?Sauropoda |
| | | Discretiesferulítico | Tubocanaliculado | Megaloolothidae | ?Sauropoda ?Ornithischia |
| | | Prolatoesferulítico | Prolatocanaliculado | Spheroolithidae | Ornithopoda (some hadrosaur) (embriões) |
| | | Angustiesferulítico | Rimo e angusticanaliculado | Ovaloolithidae | ?Ornithopoda |
| Dinossauróide prismático | | Prismático (Angustiprismático) | Angusticanaliculado | Prismatoolithidae | Ornithopoda (protoceratopsids, hypsilophodontids) (embriões) |
| | | Prismático (Obliquiprismático) | Obliquicanaliculado | | ?Ornithopoda |

lutivas. Tal premissa foi testada por Grellet-Tinner (2006), que, definindo o grupo externo como ovos de dinossauros não avianos e de neognatos, testou a monofilia de Paleognathae utilizando ovos fósseis e recentes. A análise resultou em um interessante cladograma que corrobora aqueles obtidos a partir de dados moleculares e morfológicos.

Outras análises semelhantes, mas que utilizavam os fundamentos da parassistemática, parecem apresentar tendência a resultar em um grau de homoplasias e polifiletismos (Varricchio & Jackson, 2004; Zelenitsky & Therrien, 2008).

Zelenitsky & Therrien (2008) ressaltam que a parassistemática empregada ao estudo de ovos fossilizados têm gerado importante acúmulo de dados, frutos do estudo comparativo destes fósseis, ao mesmo tempo em que se tem encorajado ou estimulado as pesquisas paleo-oológicas nas últimas décadas. Tal ponto de vista é aqui compartilhado, entretanto acredita-se que a nomenclatura em si seja desnecessária, por se pensar que os ovos equivalem a apenas consequências da biologia reprodutiva das linhagens. Eles carregam consigo traços filogenéticos das mesmas, mas as respectivas informações devem ser utilizadas apenas para incrementar o conhecimento dos grupos, e não para compor esquemas filogenéticos alternativos. Desta forma, somente os parâmetros comparativos e descritivos dos trabalhos parataxonômicos serão aqui empregados, não se aderindo às terminologias, o que se acredita representar uma concepção mais moderna na pesquisa com ovos fósseis.

## 4- CONTEXTO GEOLÓGICO

Nas regiões de Campina Verde-MG e de Presidente Prudente-SP, de onde provêm os fósseis, afloram rochas da Bacia Bauru. Esta ocupa cerca de 370.000 $Km^2$ da região centro-sul da plataforma sul-americana e formou-se por compensação isostática posterior ao acúmulo dos derrames basálticos da Formação Serra Geral, Grupo São Bento (Fernandes & Coimbra, 2000). Seus depósitos abrangem uma amplitude temporal do Coniaciano ao Maastrichtiano (Cretáceo Superior) sendo subdivididos nos Grupos Caiuá e Bauru (Fernandes & Coimbra, 1996). Propõe-se que estes dois grupos sejam

parcialmente cronocorrelatos, sendo que as rochas do Grupo Caiuá afloram majoritariamente na região ocidental da bacia enquanto que as do Grupo Bauru afloram principalmente na região oriental. Segundo Fernandes & Coimbra (1996; 2000), o Grupo Bauru é constituído das Formações Vale do Rio do Peixe, Araçatuba, São José do Rio Preto, Presidente Prudente, Uberaba e Marília (figura 12).

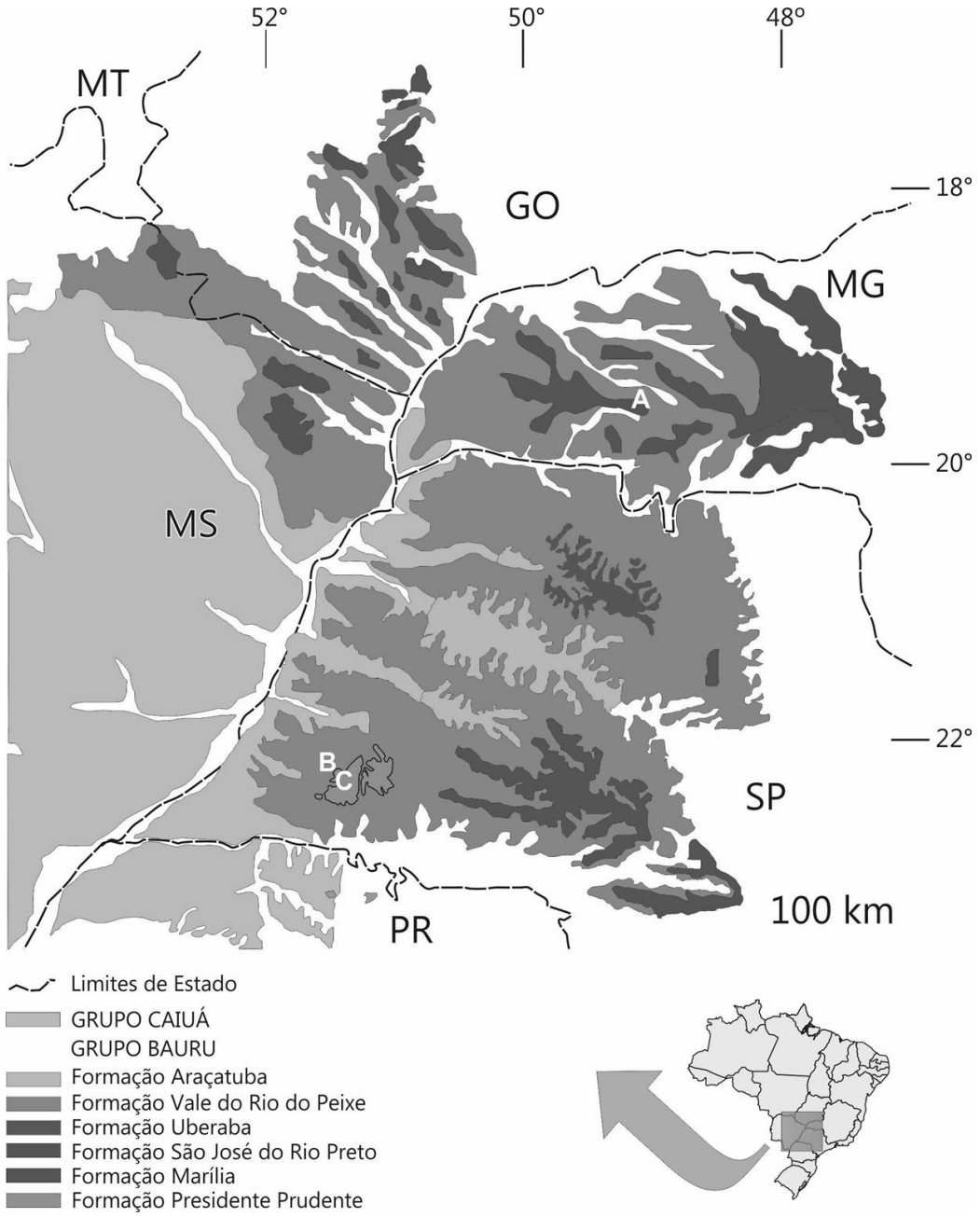


**Figura 12:** Geologia da Bacia Bauru, dividida nos cronorrelatos Grupo Caiuá e Grupo Bauru, de onde provêm os fósseis. "A" representa o ponto de coleta das associações de ovos LPRP-USP 0046, 0047 e 0048. "B" e "C" indicam, respectivamente, os pontos de coleta dos espécimes LPRP-USP 0359 e LPRP-USP 0052.

## 4.1- A Formação Vale do Rio do Peixe e sua fauna de Crocodyliformes

A Formação Vale do Rio do Peixe é a unidade estratigráfica com maior extensão na parte oriental da Bacia Bauru e substrato atual de grande parte da região Oeste do Estado de São Paulo e do Triângulo Mineiro, incluindo a região de Campina Verde-MG e Álvares Machado-SP. Os sedimentos desta unidade são compostos basicamente por arenitos finos a muito finos, intercalados, em certas regiões, com siltitos e lamitos arenosos (Fernandes, 2004).

Os sedimentos da Formação Vale do Rio do Peixe teriam sido depositados principalmente por ação eólica em extensas áreas planas, em meio a lençóis de areia, com campos de dunas baixas alternando-se com depósito de loesse dentre corpos d'água efêmeros (Fernandes & Coimbra, 2000), mas segundo Batezelli (2003), também havia depósitos fluviais interagindo com os depósitos eólicos supracitados. Supõe-se ainda a presença de corpos aquosos rasos e temporários no contexto deposicional, dada à presença de lamitos em algumas áreas (Fernandes & Coimbra, 2000). Ademais, a Formação Vale do Rio do Peixe corresponde majoritariamente a Formação Adamantina na subdivisão proposta por Soares *et al*. (1980), para a qual são reconhecidas diferentes idades do Cretáceo Superior, abrangendo desde o Turoniano até o Maastrichtiano (Dias-Brito *et al*., 2001; Santucci & Bertini; 2001; Gobbo-Rodrigues *et al*., 2003; Zaher *et al*., 2006).

Conhecida por sua diversa fauna de Crocodyliformes, A Formação Vale do Rio do Peixe/Adamantina é considerada uma das mais representativas do Cretáceo da América do Sul (Candeiro & Martineli, 2006). Dela foram descritos os Baurusuchia *Baurusuchus pachecoi* (Price, 1945), *Baurusuchus salgadoensis* (Carvalho *et al*., 2005) *Baurusuchus albertoi* (Nascimento & Zaher, 2010), *Stratiotosuchus maxhechti* (Campos *et al*., 2001), *Campinasuchus dinizi* (Carvalho *et al*., 2011) e *Pissarrachampsa sera*

(Montefeltro *et al*., 2011), os "Notosuchia" *Mariliasuchus amarali* (Carvalho & Bertini, 1999), *Mariliasuchus robustus* (Nobre *et al*., 2007) e *Morrinhosuchus luziae* (Iori & Carvalho, 2010), os Sphagesauridae *Sphagesaurus huenei* (Price, 1950), *Adamantinasuchus navae* (Nobre & Carvalho, 2006), *Sphagesaurus montealtensis* (Andrade & Bertini, 2008), *Armadillosuchus arrudai* (Marinho & Carvalho, 2009), *Caipirasuchus paulistanus* (Iori & Carvalho, 2011) e *Caryonosuchus pricei* (Kellner *et al*., 2011), o Tramatochampsidae *Barreirosuchus franciscoi* (Iori & Garcia, 2012) e o Peirosauridae *Montealtosuchus arrudacamposi* (Carvalho *et al*., 2007).

O sítio de onde provêm os ovos fósseis de Crocodyliformes aqui descritos apresentou até o momento somente a ocorrência de espécimes de *Pissarrachampsa sera*. Tal contexto pode ser interessante para abordagens acerca da biologia desta espécie, que envolva tanto seus hábitos de nidificação quanto as relações ecológicas com outras espécies de Crocodyliformes.

## 4.2- Formação Presidente Prudente

Assim como a Formação Vale do Rio do Peixe, a Formação Presidente Prudente foi desmembrada da Formação Adamantina de Soares *et al*. (1980) por Fernandes & Coimbra (1996, 2000), que a caracterizam como constituída por arenitos finos a muito finos e lamitos arenosos alternados com lentes arenosas, além de arenitos em corpos tabulares e também lamitos argilosos em geral maciços. A Formação Presidente Prudente corresponde a um sistema fluvial meandrante, com canais rasos de sinuosidade baixa. Seus depósitos são compostos pela alternância de sedimentos de preenchimento de canais amplos rasos, com sedimentos de planície de inundação e/ou rompimento de diques marginais, que podem preservar restos esqueletais. A unidade ocorre nas cotas mais altas dos interflúvios da região de Presidente Prudente, abaixo da qual aflora a

Formação Vale do Rio do Peixe, o que indica ser a Formação Presidente Prudente mais recente do que esta. O contato entre elas é interdigitado (Fernandes, 2004), denotando a gradual instalação da primeira (depósitos fluviais) sobre a segunda (depósitos eólicos).

O registro fóssil da Formação Presidente Prudente chama atenção principalmente pela presença de extraordinário depósito contendo quelônios, conhecido como "Tartaruguito". Ao passo que o registro de Podocnemidae (Suarez, 2002; Romano *et al*., 2012) é abundante, há também registros de fragmentos de ossos de Titanosauria e dentes de Mesoeucrocodylia, além de outros restos esqueletais do Crocodyliformes *Pepesuchus deiseae*, porém, diferentemente dos quelônios ali coletados, os registros de outros grupos são escassos e fragmentários (Bertini *et al*., 2006; Campos *et al*., 2011).

# 5- RESULTADOS E DISCUSSÃO

## 5.1- LPRP-USP 0046, 0047 e 0048

### 5.1.1- Descrição e resultados

Tais espécimes (item 3.1.1, figuras 7, 8 e 9) (Marsola *et al*., 2010, 2011 *a*) compõem quatro associações de ovos, dispostos horizontalmente em um mesmo plano e não se sobrepondo. Todos os espécimes estão preservados tridimensionalmente, isto é, majoritariamente em seu formato original, sendo cinco deles melhor preservados (espécimes II e III do LPRP-USP 0046 e I, II e IV do LPRP-USP 0047), tendo os demais sofrido intemperismo mais acentuado. Porém, não existem evidências de eclosão ou esmagamento dos ovos, *sensu* Hayward *et al*. (1997, 2000).

Os maiores ovos são da associação LPRP-USP 0047, que possui um ovo com porções perdidas e outros três inteiros, e com seus eixos principais em média de 7,17 e 4,19 cm (tabela 6). Igualmente, os menores ovos estão em uma mesma associação,

LPRP-USP 0046, com dois ovos parcialmente erodidos (espécimes III e IV), um terceiro com porção polar também perdida (espécime I) e o quarto estando inteiro, mas bem comprimido ao longo de seu eixo maior. Este mede, em seus dois eixos principais, 6,46 a 2,94 cm. A associação de ovos LPRP-USP 0048 se encontra em pior estado de preservação, e apesar de serem medidos, é inviável considerar os tamanhos dos ovos precisos.

**Tabela 6:** Tamanho dos ovos de Crocodyliformes, LPRP-USP 0046, 0047 e 0048.

| Associação de ovos | Espécime | Medidas (cm) | |
|---|---|---|---|
| LPRP-USP 0046 | I | 5,94 | 3,92 |
| | II | 6,46 | 2,94 |
| | III | 6,78 | 3,90 |
| | IV | 6,26 | 3,59 |
| LPRP-USP 0047 | I | 7,24 | 4,21 |
| | II | 7,26 | 4,20 |
| | III | 4.90 | 3,00 |
| | IV | 7,02 | 4,16 |
| LPRP-USP 0048 | I | 5,65 | 4,81 |
| | II | 5,80 | 4,82 |
| | III | 6,88 | 4,74 |
| | IV | 6,34 | 4,61 |

As inferências sobre o formato geral destes ovos foram basicamente feitas a partir dos espécimes inteiros. Nenhum destes apresenta evidentes sinais de assimetria, sendo de formato elíptico, com "*blunt-ends*". A superfície externa da casca não apresenta ornamentações (figura 13). A espessura da casca varia de 130 a 150 µm, e as

análises qualitativas dos compostos químicos das mesmas indicaram majoritariamente a presença de cálcio, o que é condizente com uma estrutura de $CaCO_3$ (figura 14).

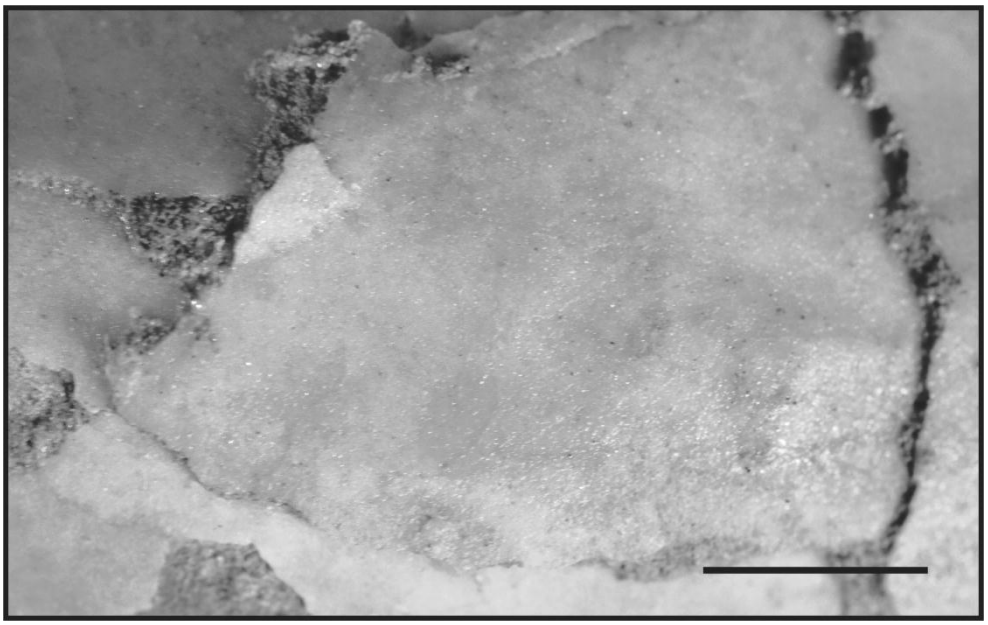

**Figura 13:** Superfície externa lisa da casca do espécime I da associação LPRP-USP 0046. Escala igual a 0,3 cm.

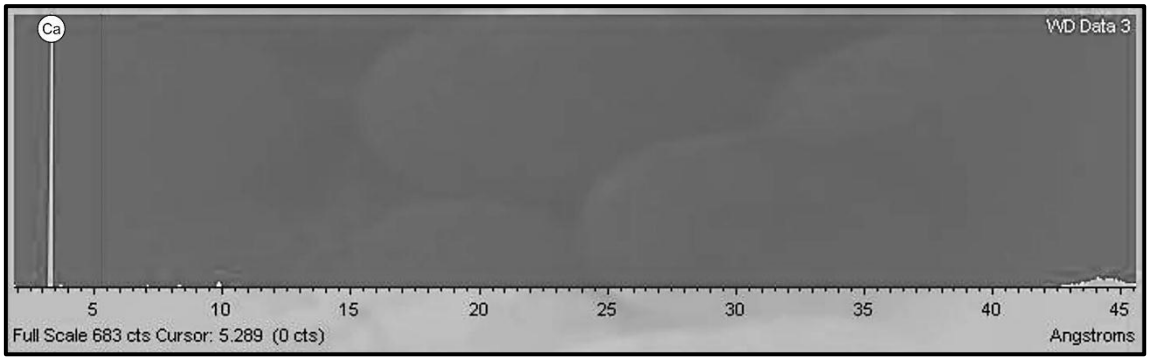


**Figura 14:** EDS da casca do espécime I da associação LPRP-USP 0046. Os resultados indicam basicamente a presença de cálcio (Ca).

Observa-se, a partir dos dados de MEV, que a superfície externa da casca dos espécimes de Campina Verde não apresenta padrões de degradação extrínseca (figura 15-*A*). As unidades da casca são nucleadas a partir do grupo de placas basais. Estes cristais de calcita são maiores do que os que estruturam as unidades da casca, e se irradiam pronunciadamente como estruturas "*petal-like*". Aleatoriamente, ocorrem

entres as unidades da casca pequenas aberturas do que se interpreta serem canais de poros respiratórios (figura 15, *C*).

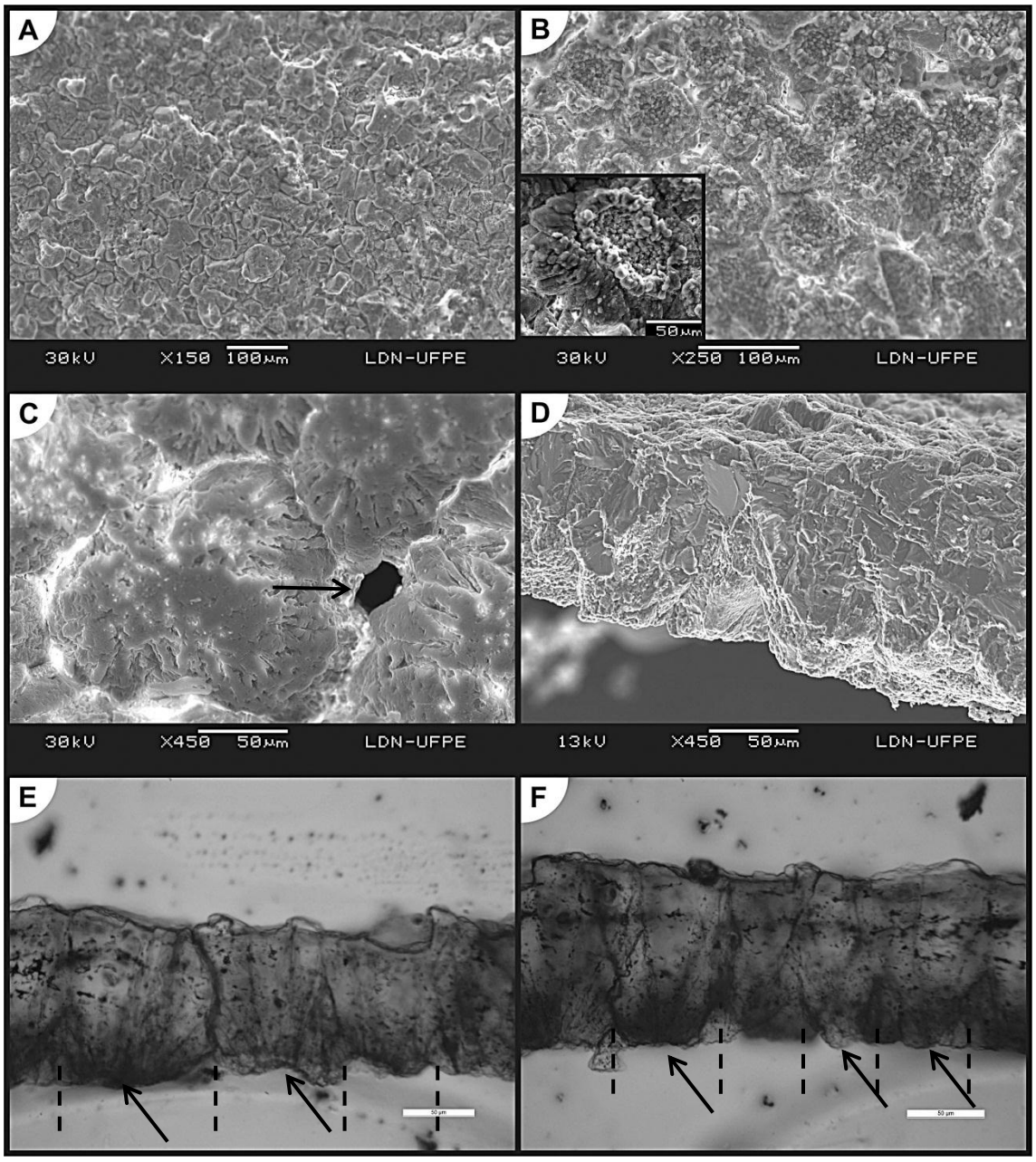


**Figura 15:** *A-D* são imagens de MEV da casca dos ovos de Crocodyliformes. *A*- LPRP-USP 0047, indicando a ausência de crateras oriundas da degradação extrínseca. *B* e *C*- Superfície interna da casca da LPRP-USP 0046 e 0047, respectivamente, onde ampliação em *B* indica as estruturas "*petal-like*" que se irradiam a partir do grupo de placas basais das unidades da casca e canal de poro respiratório pode ser observado em *C* (seta). *D*- Vista das unidades da casca em secção lateral. *E* e *F*- MO da casca da LPRP-USP 0046 e 0047, respectivamente. Linhas tracejadas indicam os limites entre cada unidade da casca, e as setas os grupos de placas basais.

As unidades básicas da casca se justapõem formando apenas uma camada estrutural na composição da casca. Individualmente, cada unidade exibe margem irregular e de aspecto grosseiro (figura 15, *D*, *E* e *F*). Elas possuem relação entre altura e largura variáveis, com unidades da casca tão altas quanto largas, ou mais altas do que largas.

Adicionalmente, as unidades da casca observadas apresentam empilhamentos verticais de camadas de calcita, ou microcristalizações tabulares, ao longo de suas estruturas (figura 16). Entretanto, estas não são muito perceptíveis, provavelmente devido a fatores diagenéticos.

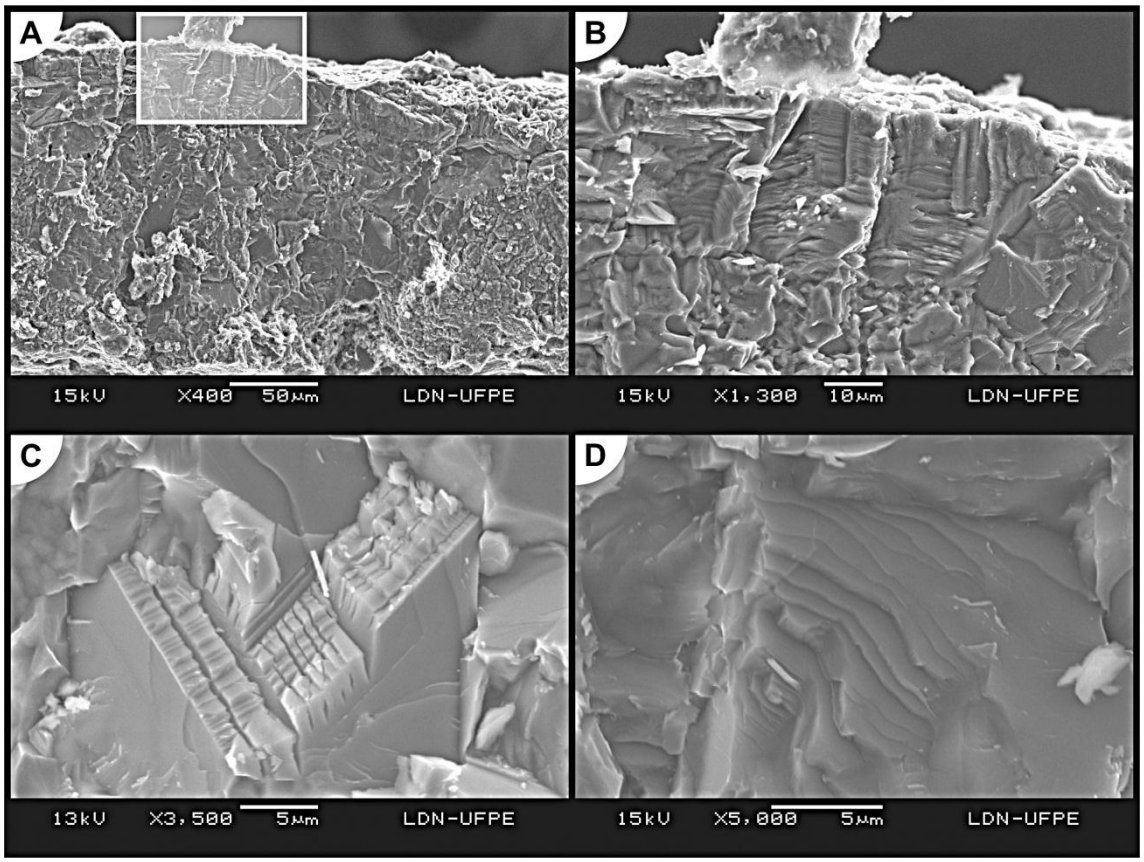


**Figura 16:** MEV dos ovos da LPRP-USP 0047. *A*- Unidades da casca com microcristalizações tabulares indicadas no retângulo. *B*- Aproximação do retângulo de *A*, mostrando o empilhamento das camadas de calcita. *C* e *D*- Diferentes estruturas tabulares encontradas ao longo das unidades da casca.

### 5.1.2- Comparação e discussão

No contexto dos registros brasileiros, ovos de Crocodyliformes já foram mencionados pela literatura (Magalhães Ribeiro *et* al., 2006; Magalhães Ribeiro & Arruda Campos, 2009; Carvalho *et al*., 2011; Magalhães Ribeiro, *et al*., 2011; Marinho *et al*., 2012), no entanto, estes espécimes foram apenas aludidos brevemente em resumos de congressos, e mesmo aqueles que serviram de base para artigos completos (Magalhães Ribeiro *et al*., 2006) tiveram suas descrições a partir de análises superficiais que dificultam a comparação dos dados. Desta forma, a comparação e discussão dos resultados não fará referência a esses registros.

Os ovos da associação LPRP-USP 0047 são os maiores dentre os ovos de Crocodyliformes fósseis até então documentados, incluindo registros mesozoicos e cenozoicos (Panadès I Blas & Patnaik, 2009; Oliveira *et al*., 2011). Adicionalmente, o formato dos mesmos condiz com os padrões estabelecidos e observados nos ovos de Crocodyliformes em geral (Hirsch,1985; Mikhailov ,1991; Kohring & Hirsch, 1996; Mikhailov, 1996; Grellet-Tinner *et al*., 2006), ao passo que a superfície externa da casca lisa é de igual modo semelhante à dos demais ovos de outros crocodilianos conhecidos (Ferguson, 1982; 1985; Hirsch, 1985).

A espessura da casca dos ovos é considerada fina, uma vez que cascas mais grossas, a exemplo das observadas em ovos de dinossauros e algumas aves recentes, podem ter até 10 mm de espessura (Grellet-Tinner, 2006; Grellet-Tinner *et al*., 2012). Por outro lado, a espessura destes ovos é bastante semelhante com os de *Alligator mississippiensis*, que tem valores que variam 100 a 200 µm (Ferguson, 1981).

A superfície externa da casca dos ovos não possui evidências da formação de crateras oriundas da degradação extrínseca derivada do intemperismo biológico durante a incubação dos ovos. Estruturas semelhantes já foram observadas em outros ovos

fósseis, como em *Krokolithes wilsoni* (Hirsh, 1985) e *K. helleri* (Kohring & Hirsh, 1996), sendo descritas como sutis em *Bauruoolithus fragilis* (Oliveira *et al*., 2011). Isso pode indicar que o processo de soterramento que condiciou a fossilização ocorreu antes que os embriões viessem a se desenvolver, ao menos, em estágios mais avançados, caso se assuma que os métodos de nidificação desses Crocodyliformes fossem semelhantes aos dos crocodilianos viventes (Greer, 1970) (item 1.5.2). Tal interpretação corrobora os resultados da Tomografia Computadorizada, que não indicaram indício algum de remanescentes embrionários nos ovos.

Os grupos de placas basais observados na superfície interna da casca são maiores em diâmetro em relação as das ooespécies *K. wilsoni* e *K. helleri* (Hirsh, 1985; Kohring & Hirsh, 1996) e das descritas por Panadès I Blas & Patnaik (2009), onde estão arranjadas em estruturas semelhantes a nódulos com diâmetro menor. *B. fragilis* não tem os grupos de placas basais identificados (Oliveira *et al.*, 2011). Ademais, os cristais de calcita "*petal-like*" iridescentes a partir do grupo de placas basais tem formato semelhante aos observados em *K. helleri* (figura 15, *B*).

Ao passo que as unidades da casca se articulam, podem-se observar suas diferenças em tamanho e largura. Enquanto há algumas semelhantes àquelas de *B. fragilis* que seriam tão altas quanto largas, também podem ser observadas outras unidades mais altas do que largas, como as descritas para o oogênero *K. helleri* (figura 17). Aventa-se que tais diferenças entre os tamanhos dos grupos de placas basais, bem como das unidades da casca podem ter relação com diferentes estágios ontogenéticos dos organismos ovipositores, porém mais estudos são necessários para abordar este tópico de forma mais complexa (Gerald Grellet-Tinner, comunicação pessoal).

As unidades da casca apresentam morfótipo tipicamente crocodiliano (figura 15, *C*, *D* e *E*) (Hirsh, 1985; Kohring & Hirsh, 1996), com suas margens irregulares e de

aspecto grosseiro, com os grupos de placas basais bem identificados, sendo também firmemente justapostas umas as outras. Ao longo das superfícies interna e externa da casca pôde-se observar aberturas de poros que ocorrem entre as unidades básicas da casca, mas estas não se assemelham às identificadas por Oliveira *et al*., (2011), como aberturas em um formato "*drop-shaped*" em *B. fragilis*..

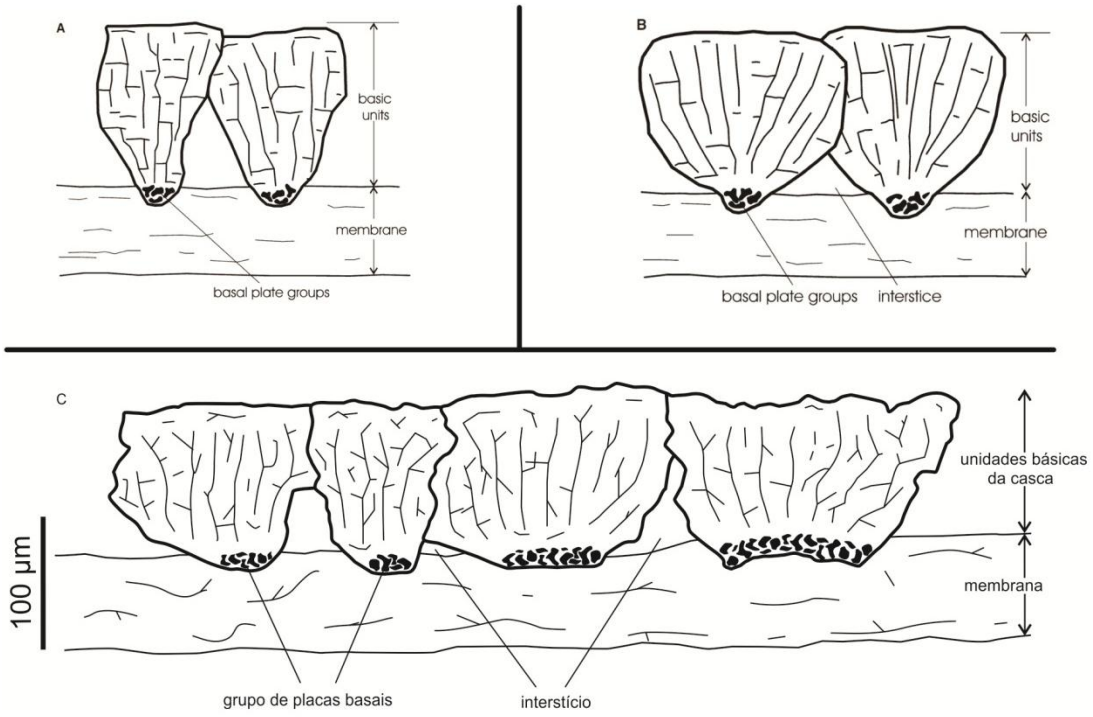


**Figura 17:** Ilustração esquemática comparando os diferentes morfótipos ultraestruturais de *Krokolithes helleri* (*A*), *Bauruoolithus fragilis* (*B*) e o descrito para as associações LPRP-USP 0046, 0047 e 0048 (*C*). *A* e *B* modificados de Oliveira *et al*., 2011.

As microcristalizações tabulares condizem com as feições propostas como sinapomórficas para Crocodyliformes (Ferguson, 1982, 1985; Hirsch, 1985; Hirsch & Kohring, 1992; Kohring & Hirsch, 1996). Como observado na figura 16, se arranjam ao longo das unidades da casca, e mostram-se bem definidas, uma vez que se observa, com um pouco de dificuldade, os empilhamentos das camadas de calcita ao longo das estruturas. Tais feições são também são visíveis em demais ovos fósseis de crocodilianos, como em *K. wilsoni* e *K. helleri* (Hirsch, 1985; Kohring & Hirsch, 1996),

e nos espécimes descrito por Hirsch & Kohring (1992) e Rogers (2000). Tais características não foram discutidas para *B. fragilis* (Oliveira *et al*., 2011).

É interessante se observar que a análise destes caracteres ultraestruturais dos ovos das associações LPRP-USP 0046, 0047 e 0048 é de difícil percepção, como em *B. fragilis* (Oliveira *et al*., 2011), o que pode ser creditado às alterações diagenéticas inerentes à Formação Vale do Rio do Peixe/Adamantina.

### 5.1.3- Afinidade taxonômica e os hábitos de nidificação em Crocodyliformes

Até o presente momento, o afloramento do qual as associações de ovos foram coletadas exibe um cenário faunístico monoespecífico, num contexto onde foram coletados, além dos ovos, diversos restos esqueletais atribuídos a uma única espécie de crocodiliforme descrita recentemente por Montefeltro *et al*. (2011), *Pissarrachampsa sera*. Além dos espécimes já referidos à *P. sera*, outros indivíduos juvenis, semi-adultos e adultos do mesmo táxon foram coletados no horizonte estratigráfico (figura 18) do qual provieram os ovos (Langer *et al*., 2011). Recentes incursões ao sítio de coleta em questão resultaram no salvamento de ovos adicionais (figura 19).

Nesta conjuntura, deduz-se por topotipia que as associações de ovos LPRP-USP 0046, 0047 e 0048 teriam como linhagem parental o táxon *P. sera*. Para Grellet-Tinner (2006), tal atribuição teria um nível de confiança igual a "3", que corresponderia a uma associação putativa. Por sua vez, Mikhailov *et al*., (1996) concorda que um cenário monoespecífico como este seria suficiente para uma atribuição dos ovos à sua respectiva linhagem parental.

Apesar de haver restos esqueletais isolados de Crocodyliformes, o fato de que vários restos articulados de *P. sera* também terem sido encontrados sugere que não tenha havido fluxos energéticos capazes de transportar os fósseis por grandes distâncias.

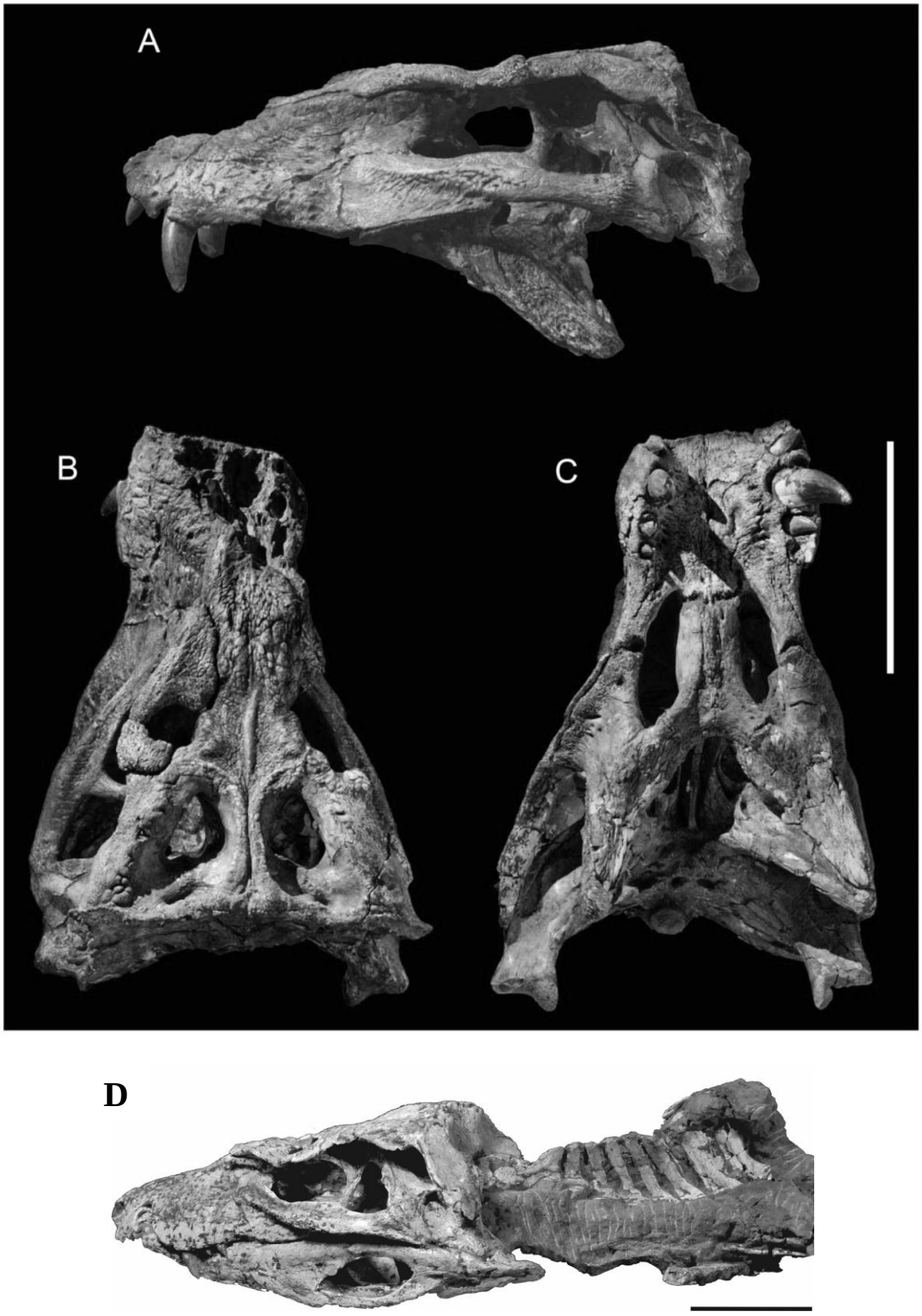


**Figura 18:** *A, B* e *C*- Holótipo de *Pissarrachampsa sera*. Escala igual a 10 cm. Modificado de Montefeltro *et al*., 2011. *D*- Juvenil semi-articulado (LPRP-USP informalmente referido à *Pissarrachampsa sera*). Escala igual a 5 cm.

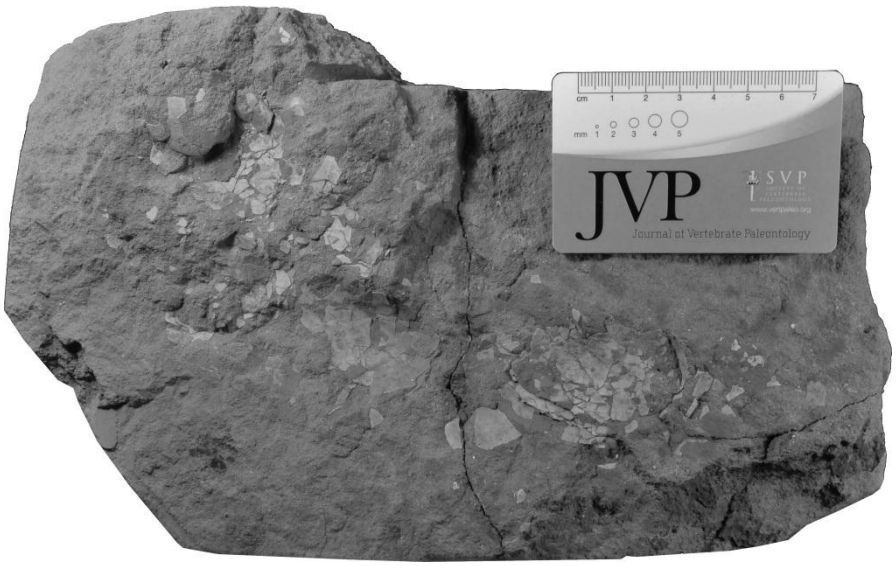


**Figura 19:** Novos achados de ovos fossilizados (LPRP-USP 0648 B), aparentemente esmagados, coletados em Campina Verde-MG, na localidade tipo do Crocodyliforme *Pissarrachampsa sera*.

Ao contrário, os processos de morte e soterramento teriam ocorrido antes que os de necrólise, desarticulação e transporte ocorressem de forma completa (Holz & Simões, 2002) no contexto de um ambiente deposicional lacustre sustentado por fluxos de água efêmeros (Alessandro Batezelli, comunicação pessoal). Além do mais, pode-se supor a partir das características citadas acima que esta tafocenose pudesse reproduzir um ecossistema composto por uma espécie de Crocodyliformes e seus ovos. E quanto a estes, caso os mesmos tivessem sido transportados por grandes distâncias, supõe-se que não seriam encontrados em associações de ovos inteiros, como as descritas aqui. Provavelmente estariam espalhados, além do que, isso aumentaria consideravelmente as chances de os ovos se quebrassem, principalmente pela relativa fragilidade de ovos do grupo (Hayward *et al*., 1997, 2000; Grellet-Tinner, *et al*., 2006).

Partindo do pressuposto que o entendimento da biologia dos grupos recentes pode ser uma espécie de chave para o esclarecimento do comportamento de grupos extintos, vale lembrar que os hábitos de nidificação em crocodilianos recentes são bem conhecidos, envolvendo construção de ninhos e certos níveis de cuidado parental. Desta forma e, considerando também a existência de outros níveis de interações sociais entre

Baurusuchidae já inferidos (Avilla *et al*., 2004; Vasconcellos & Carvalho, 2010), aventa-se a possibilidade de que Crocodyliformes de tal grupo também apresentassem um complexo sistema de cuidado parental. Aliam-se a esse fato, os recorrentes registros de restos esqueletais de outros Notosuchia, como *Mariliasuchus*, *Yacarerani*, *Baurusuchus* e *Campinasuchus*, associados a ovos (Arruda *et al*., 2004; Magalhães Ribeiro *et al*., 2006; Novas *et al*., 2009; Vasconcellos & Carvalho, 2010; Carvalho *et al*., 2011; Oliveira *et al*., 2011, Marinho *et al*., 2012). Por mais que ainda não tenha sido reportado qualquer tipo de estrutura que sugerisse a construção de um ninho *in situ*, estes repetidos achados parecem indicar que ao menos, estes Crocodyliformes notosuquídeos ficavam nas áreas adotadas por eles para nidificação.

De forma geral, não haveria evidências suficientes para se afirmar que as associações de ovos aqui descritas correspondam a ninhos *in situ*. Todavia, a presença dos ovos e dos animais associados sugere que o local prescrito poderia representar uma área que estes crocodilianos utilizavam para se reproduzir, onde os indivíduos parentais ao menos vigiassem ou protegessem os ninhos, a exemplo dos crocodilianos recentes. De acordo com as atuais hipóteses filogenéticas, pode ser sugerida uma origem mais profunda para os padrões comportamentais encontrados nos crocodilianos modernos, estendendo se à base de Mesoeucrocodylia (figura 20) (Benton & Clark, 1988; Bronzati *et al*, 2012), ou talvez, até a base de Archosauria.

### 5.1.4- Resultados adicionais

Paralelamente à análise dos dados e descrição dos ovos de Campina Verde, foram identificadas estruturas peculiares na superfície interna dos ovos (figura 22, *A* e *B*). Não se sabe ainda do que se tratam, mas por serem recorrentes em ovos de diferentes associações, questiona-se se apenas compreendem artefatos diagenéticos, componentes

da casca dos ovos ou alguma estrutura de origem biológica sem relação direta com os ovos.

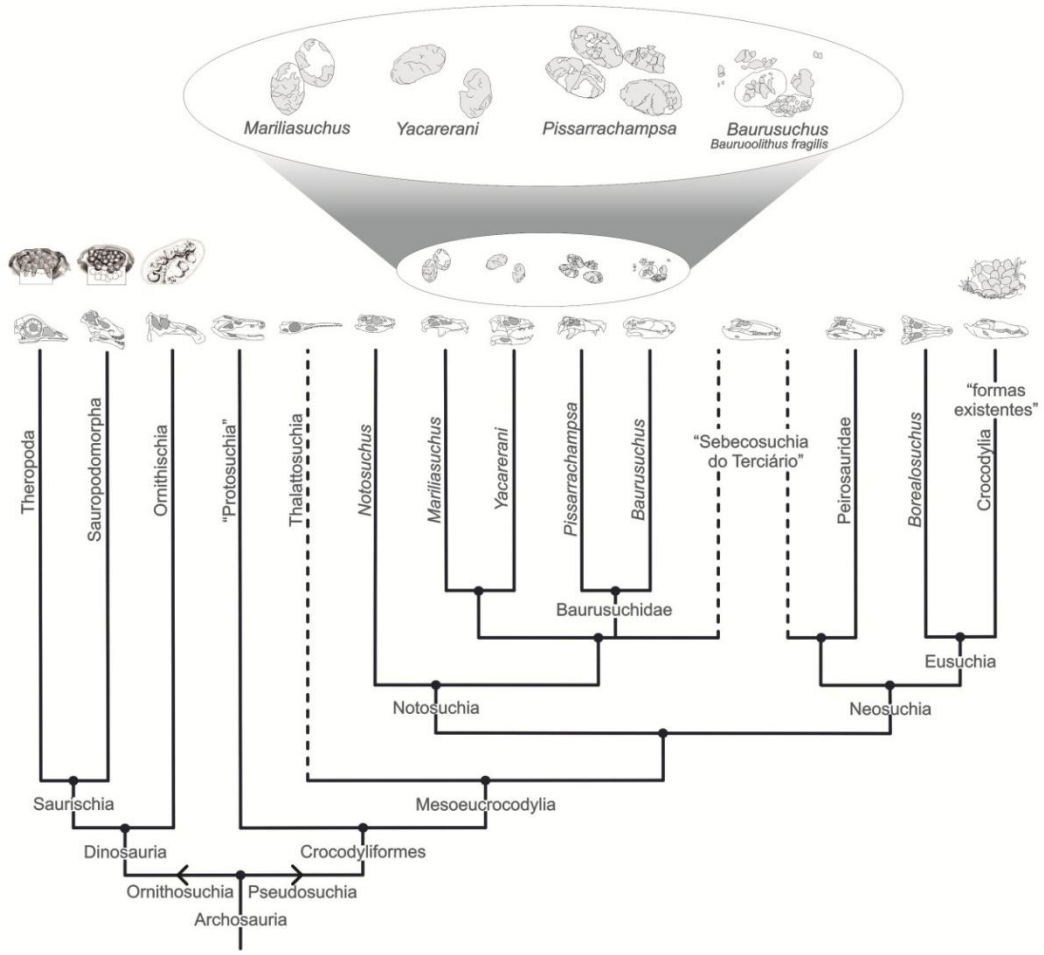


**Figura 20:** Filogenia simplificada de Archosauria, com ênfase na linhagem crocodiliana do grupo. Percebe-se a recorrência de registro de ovos associados com restos esqueletais fósseis em Notosuchia, o que pode ser um indicativo de que os hábitos de nidificação encontrados em crocodilianos recentes tenham raiz na base de Mesoeucrocodylia.

Tais hipóteses podem ser discutidas com base na análise química qualitativa dessas estruturas (figura 21, *C* e *D*). Os resultados obtidos não sustentam a hipótese de que sejam estruturas da casca dos ovos, por se tratarem de uma complexa interação de elementos ao passo que a casca dos ovos é formada essencialmente de $CaCO_3$. Mas se comparado aos elementos químicos encontrados no sedimento, os resultados são qualitativamente parecidos exceto pela ausência de manganês no mesmo (figura 22), enquanto a diferença mais evidente entre essas estruturas e os grãos sedimentares seria o

formato de "cápsula" observado nelas. Já quanto sobre as possíveis afinidades biológicas, estas se baseiam basicamente pelo formato de "capsula" que as estruturas partilham, com um arranjo interno peculiar.

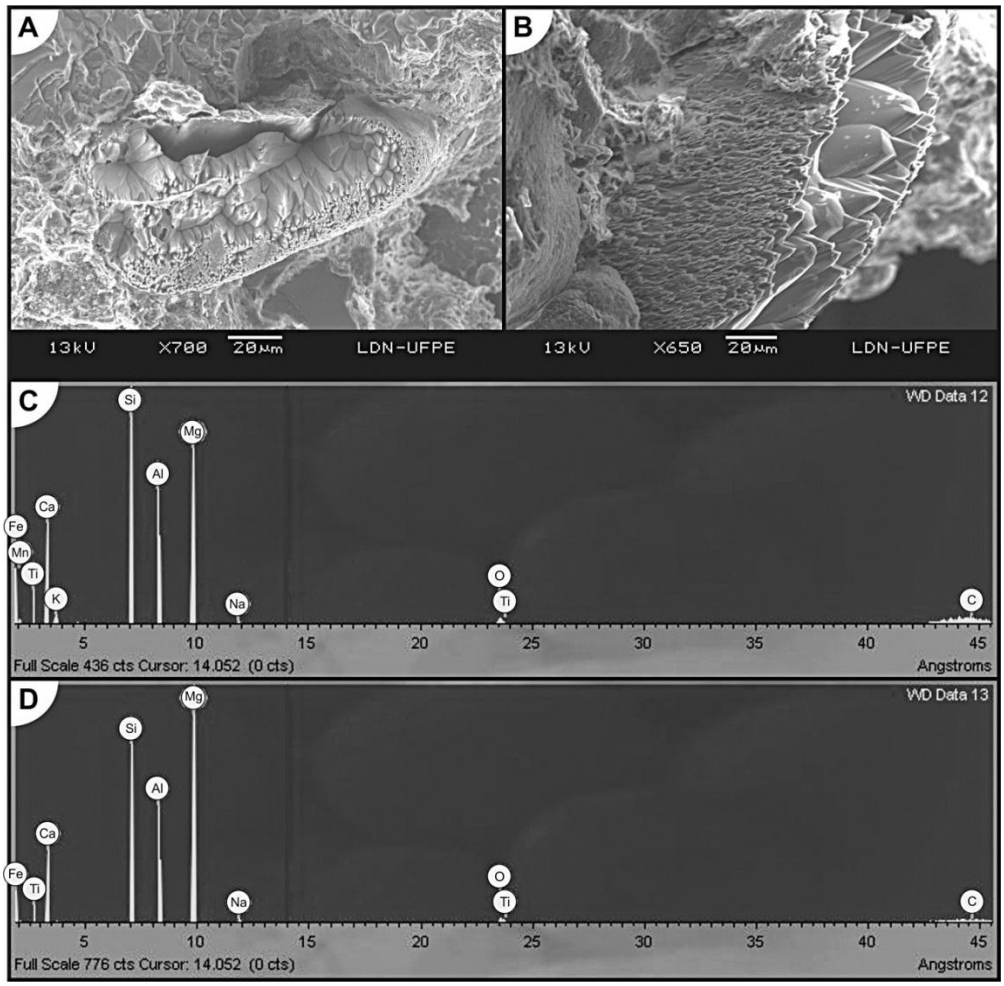


**Figura 21:** *A*- Estranha estrutura localizada imediatamente abaixo das unidades da casca, na superfície interna de um dos ovos da LPRP-USP 0047. *B*- Outra estrutura semelhante, desta vez encontrada na superfície interna de um ovo da LPRP-USP 0048. *C*- EDS da superfície externa da estrutura. *D*- EDS do "interior" da estrutura.

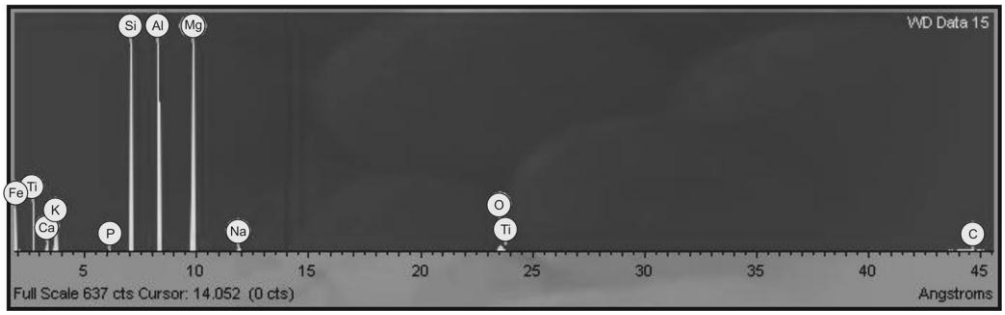


**Figura 22:** EDS dos sedimentos da localidade onde os fósseis foram coletados em Campina Verde-MG.

## 5.2- LPRP-USP 0359

### 5.2.1- Descrição e resultados

O espécime LPRP-USP 0359 (Marsola *et al*., 2012) trata-se de um ovo bem preservado, exceto por uma pequena porção de uma de suas regiões polares que é parcialmente erodida, com pequenos pedaços da casca perdidos provavelmente devido à exposição do fóssil à intemperismo recente (figura 10, item 3.1.2). O exemplar não apresenta sinais de predação, eclosão ou esmagamento, *sensu* Hayward *et al*. (1997, 2000), não tendo também sido identificados remanescentes embrionários nas análises de Tomografia Computadorizada.

O ovo possui dimensões de 3,14 e 1,98 cm em seus eixos principais, além de ser levemente achatado ao longo de seu eixo de maior extensão devido às forças de compressão do pacote sedimentar, semelhante aos ovos descritos por Hayward *et al*. (2000) que sofreram esse processo experimentalmente. O ovo parece possuir um formato geral assimétrico e elíptico, mas talvez isso seja uma característica derivada da deformação sofrida pelo espécime. Além disso, a casca não apresenta ornamentações, tão pouco quaisquer tipos de rugosidades (figura 23). As análises químicas qualitativas acerca da composição química da casca indicaram a presença de cálcio, conforme esperado. Índices de ferro e fosfato também foram detectados, mas acredita-se que reflitam o ferro presente no sedimento (não biogênico) e o fosfato introduzido no fóssil pela percolação da água, já que o fóssil estava exposto na superfície (figura 24).

A casca de LPRP-USP 0359 possui cerca de 125,5 µm de espessura e é composta por três camadas estruturais, acima das quais, na superfície externa, ocorrem aberturas de poros respiratórios (figura 25 e 26). Tais camadas são corriqueiramente identificadas por trabalhos que fazem uso da nomenclatura parataxonômica como camada mamilar, para a primeira camada, camada esquamática, para segunda, e camada

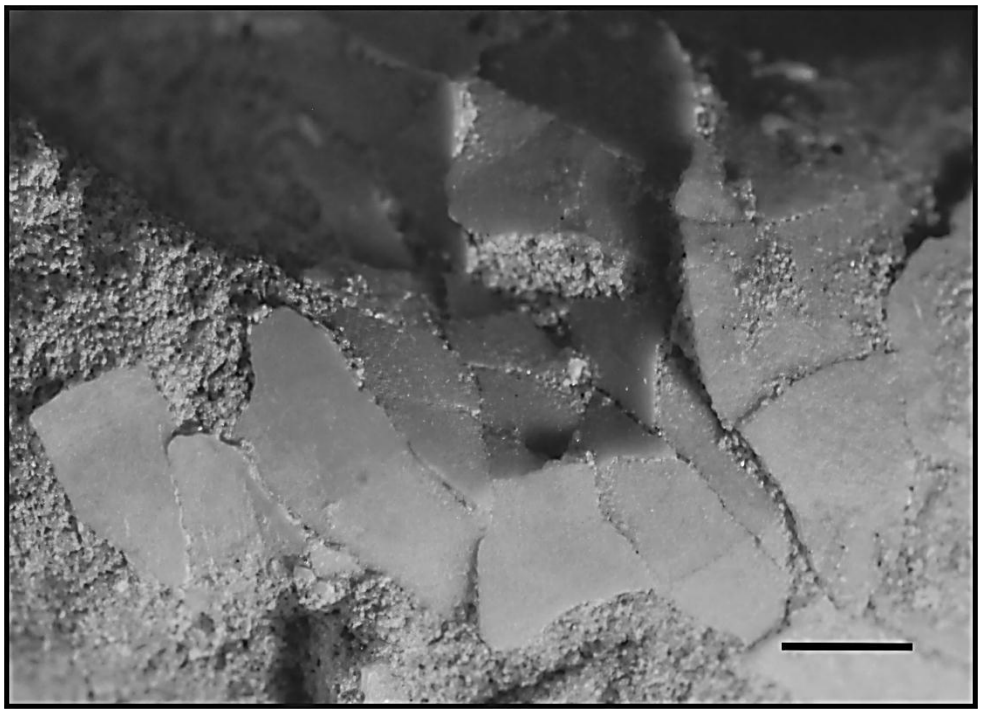

**Figura 23:** Superfície externa do espécime LPRP-USP 0359 sem rugas ou ornamentações. Escala igual a 0,25 cm.

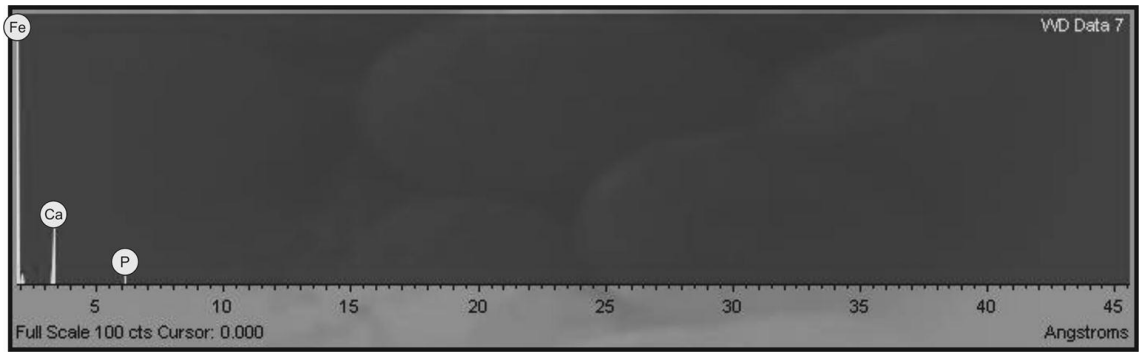


**Figura 24:** EDS de LPRP-USP 0359 indicando a presença de três elementos químicos, o ferro, cálcio e fosfato.

externa para a terceira, que serão aqui identificadas como L1, L2 e L3, respectivamente, *sensu* (Grellet-Tinner & Dyke, 2005; Grellet-Tinner *et al*., 2006). As camadas são basicamente de mesma espessura para as quais foram aferidos valores médios de 38 µm para L1, 42 µm para L2 e 45,5 µm para L3. Acima de L3 há uma fina camada, ou cutícula, de no máximo 2 µm.

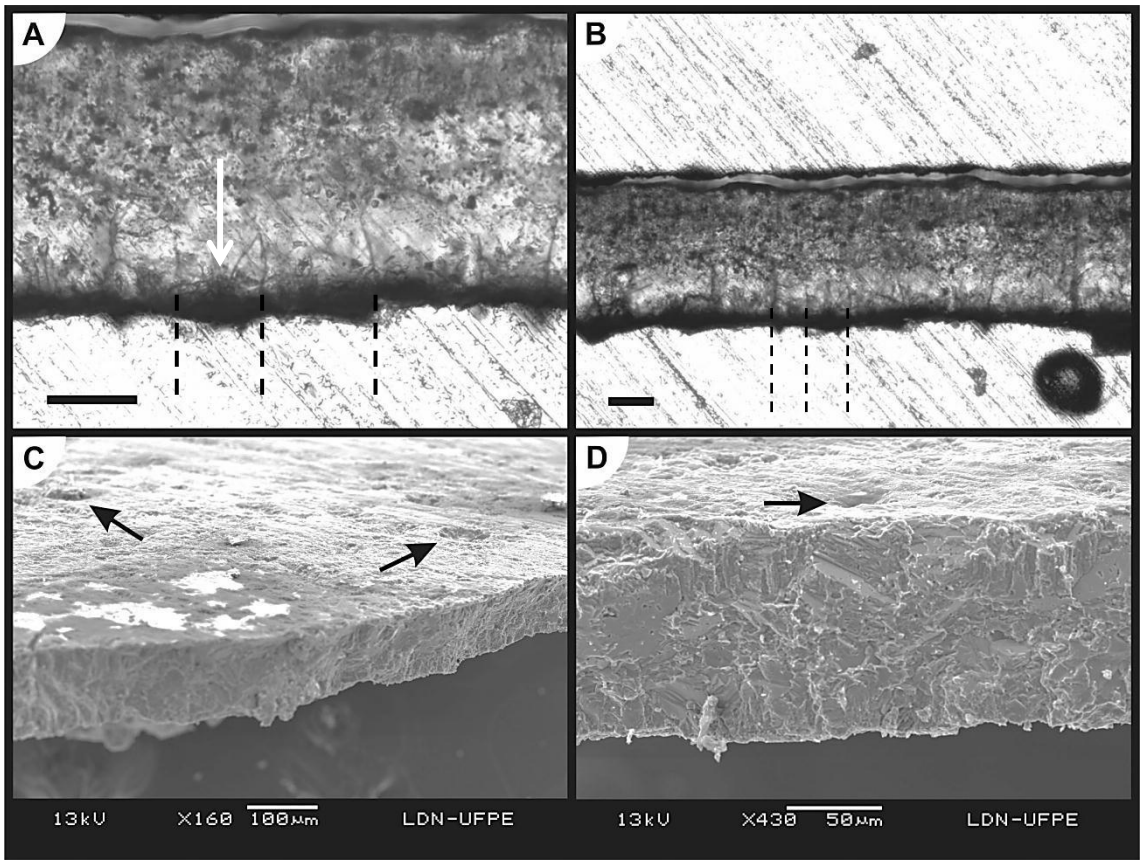


**Figura 25:** *A* e *B*- MO de secções delgadas casca do ovo LPRP-USP 0359 onde as linhas tracejadas mostram os limites de cada unidade da casca. Seta em *A* indica uma estrutura chamada de esferulito, típica de ovos avianos. Escala igual a 50 µm. *C* e *D*- MEV da casca do ovo LPRP-USP 0359. Vista da espessura da casca e das aberturas de poros respiratórios indicadas pelas setas.

As camadas estruturais identificadas em LPRP-USP 0359 apresentam peculiaridades quanto suas respectivas características cristalográficas, o que confere um distinto padrão de transição entre as mesmas. No contato entre L1 e L2 ocorre a condição prismática, ou de difícil distinção devido à semelhança entre o arranjo de seus cristais, ao passo que o contato entre L2 e L3 apresenta a condição aprismática, onde o limite das camadas é mais facilmente distinguível, sendo nítido entre elas (figura 26 e 27). Adicionalmente, a base de cada unidade da casca em L1 é composta por esferulitos de cristais de calcita em formato "*blade-like*", que se irradiam a partir do núcleo como um "leque" ou semicírculo, típicos de ovos avianos (figura 26) (Hirsch, 1996; Mikhailov, 1997; Grellet-Tinner, 2006).

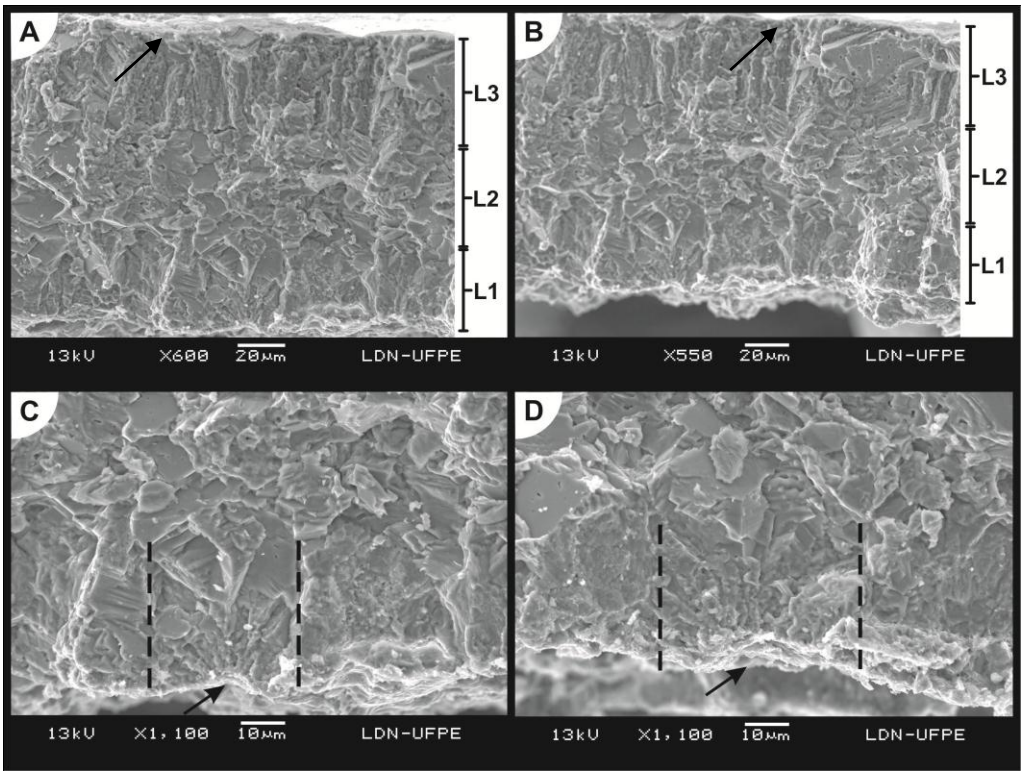


**Figura 26:** MEV da casca do espécime LPRP-USP 0359. *A* e *B*- Secção da casca onde é possível observar as três camadas estruturais além da fina cutícula que recobre a terceira camada. Além disso, se pode observar os diferentes padrões de transição entre as camadas L1-L2 (prismático) e L2-L3 (aprismático). *C* e *D*- Primeira camada estrutural em detalhe. Linhas tracejadas delimitam as unidades da casca, enquanto as setas apontam para o núcleo orgânico, a partir do qual se irradiam os esferulitos.

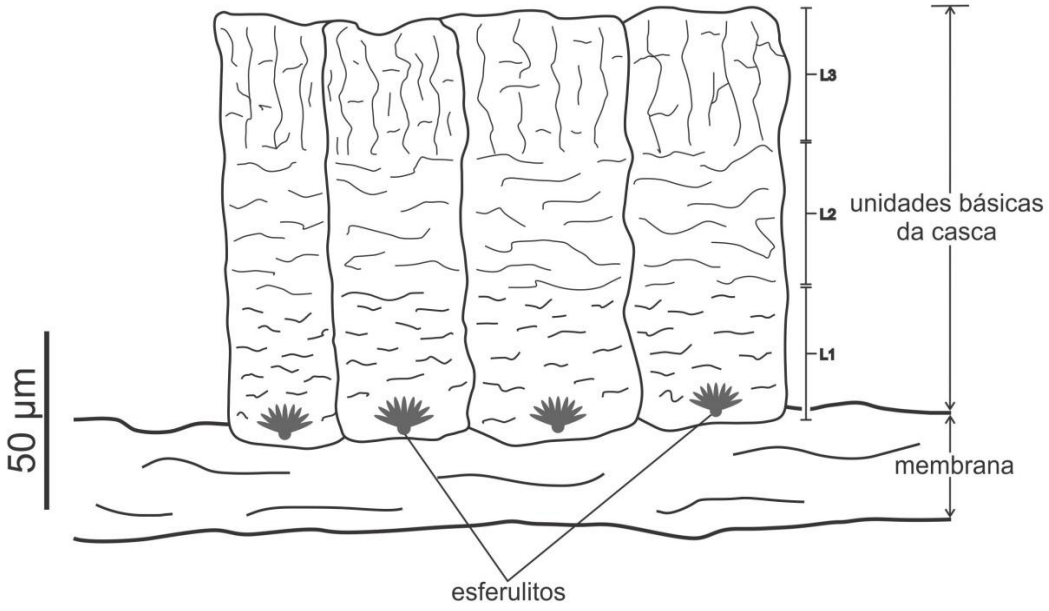


**Figura 27:** Ilustração das unidades da casca do espécime LPRP-USP 0359. Observam-se as camadas estruturais e os aspectos de transição entre elas, bem como a presença de esferulitos na base de L1. Membrana meramente ilustrativa.

### 5.2.2- Comparação e discussão

O ovo LPRP-USP 0359 possui dimensões menores que todos os ovos cretácicos descritos como afins a aves. Tendo em vista a relação geral para as espécies viventes, isso provavelmente reflete numa espessura bem inferior da casca, se comparada com a observada em ovos de aves modernas como *Gallus* e *Anser* com cerca de 500 µm cada e em ovos de alguns Paleognathae com quase 1 cm de espessura da casca (Grellet-Tinner, 2006). Mas também sendo mais fina que as cascas de demais ovos de aves mesozoicas descritas até então (Mikhailov, 1997; Grellet-Tinner & Norell, 2002; Schweitzer *et al*,. 2002; Grellet-Tinner *et al*., 2006; López-Martínez & Vicens, 2012)

Grellet-Tinner & Norell (2002) descrevem um ovo afim a Aves coletado nos "Flaming Cliffs" (Cretáceo Superior, Mongólia) com 165,8 µm de espessura, sendo este o ovo de espessura mais próxima à de LPRP-USP 0359. Por outro lado, outros ovos fósseis têm suas cascas mais espessas, como: até 400 µm em ovos atribuídos a *Gobipteryx* (Elzanowski, 1981), da Formação Barun-Goyot (Cretáceo Superior, Mongólia) (Mikhailov 1991, 1997); 260-285 µm em ovos de Enantiornithes do Membro Bajo de la Carpa (Formação Río Colorado, Cretáceo Superior, Argentina) (Schweitzer *et al*., 2002; Grellet-Tinner *et al*., 2006); e 270 µm em ovos de terópodes avianos, da Formação Aren (Cretáceo Superior, Espanha) (López-Martínez & Vicens, 2012). Outros ovos de aves mesozoicas já documentados tiveram apenas descrições simplificadas sem indicações da espessura da casca (Zhou & Zhang, 2004; Dyke *et al*., 2012).

Segundo Grellet-Tinner & Dyke (2005), a presença de uma "cutícula" adjacente à L3 significaria um tipo excepcional de preservação, já que esta tem composição essencialmente orgânica (não biomineralizada). Além do mais, nas aves modernas, esse tipo de estrutura somente é presente em ovos recém ovidepositados, sendo gradativamente perdida no início do período de incubação.

Camadas estruturais de tamanho semelhante são características do espécime LPRP-USP 0359. Já nas aves viventes, como os Paleognathae, as relações entre os tamanhos das camadas quase sempre mostra L1 e L2 ocupando quase toda espessura da casca, enquanto L3 e L4 (quando esta última está presente) seriam diminutas. Neognathae, como *Anser* e *Gallus*, apresentam uma condição diferente, onde L2 é substancialmente maior que L1, com L3 ainda menor (Grellet-Tinner, 2006). Outros ovos fósseis, estes também possuem diferenças quanto a essas proporções. O espécime descrito por Grellet-Tinner & Norell (2002) possui L1 com 92,9 µm de espessura, L2 igual a 58,7 µm e L3 igual a 14,4. Schweitzer *et al*. (2002) e Grellet-Tinner *et al*. (2006) descrevem e revisam, respectivamente, os ovos coletados na Patagônia, e por mais que haja diferenças entre tais descrições, ambas indicam as camadas estruturais de espessuras diferentes. Schweitzer *et al*, (2002) considerou L1 com 91 µm, L2 com 132 µm e L3 com 37 µm, ao passo que Grellet-Tinner *et al*. (2006) aferiram valores de 137, 2 µm para L1, 95, 6 µm para L2 e 49,3 µm para L3. Já López-Martínes & Vicens (2012) identificaram apenas duas camadas estruturais para ovos de terópodes com afinidades incertas às aves, onde L1 possui 30-40 µm de espessura e L2 possui 230-240 µm. Os ovos de *Gobipteryx* não tiveram suas camadas estruturais medidas (Mikhailov, 1991, 1997).

As condições de transição entre as diferentes camadas da casca talvez sejam o aspecto mais decisivo para definir as afinidades do espécime. Os ovos de *Gobipteryx* (Mikhailov, 1997) e dos terópodes avianos da Espanha (Lópes-Martínes & Vicens, 2012) apresentam condição prismática no contato entre L1 e L2 como observado no LPRP-USP 0359. Entretanto, tais espécimes não apresentam três camadas estruturais na composição da casca. Grellet-Tinner & Norell (2002) identificaram, além de três camadas estruturais no espécime da Mongólia, a condição prismática do contato entre

L1 e L2, mas essa característica é de igual forma encontrada no contato entre L2 e L3. Isso levou os autores a atribuir este espécime a um grupo de aves próximas às modernas, visto que se assemelham à Neognathae quanto a tais características (Kohring, 1997; Grellet-Tinner, 2006).

Já os ovos de Bajo de la Carpa (Schweitzer *et al*., 2002; Grellet-Tinner *et al*, 2006) apresentam interessantes similaridades com LPRP-USP 0359. De igual forma, os espécimes da Argentina apresentam as condições prismática e aprismática nos respectivos contatos entre L1-L2 e L2-L3, como no espécime LPRP-USP 0359. Ao mesmo tempo, foi identificada uma cutícula que também recobre o espécime argentino. Apesar de sugestivo, tal caráter pode se dever apenas a aspectos preservacionais, não denotando um caráter compartilhado. Além dos ovos, Schweitzer *et al*. (2002) também descreveram embriões de Enantiornithes, o que garante uma atribuição segura dos ovos a esse grupo de aves mesozoicas. Comparativamente, os ovos atribuídos a *Gobipteryx*, um Euenantiornithes (Chiappe, 2002), não compartilham algumas características com os ovos da Argentina, principalmente por não apresentar a terceira camada estrutural. Todavia, creditam-se tais feições ao fato de que os espécimes da Mongólia sofreram significantes alterações diagenéticas (Mikhailov, 1991, 1997).

Assim sendo, tendo em vista as semelhanças nas camadas estruturais, propõe-se a relação de LPRP-USP 0359 com os Enantiornithes. Ao passo que Neognathae possui ovos com três camadas estruturais com contato prismático, e que Paleognathae apresenta três ou mais camadas estruturais aprismáticas, os dados levantados aqui sugerem que ovos de Ornithothoraces mais basais, ou pelo menos Enantiornithes, apresentem um padrão com três camadas estruturais e condição prismática entre L1 e L2 e aprismática entre os contatos de L2 e L3.

## 5.3- LPRP-USP 0052

### 5.3.1- Descrição e resultados

O exemplar LPRP-USP 0052 constitui-se de um ovo previamente referido por Marsola *et al*. (2011 *b*) como possivelmente afim à Crocodyliformes. Tal discussão foi baseada essencialmente em caracteres macroscópicos do espécime. Mas análises mais detalhadas de sua ultraestrutura apontaram uma afinidade diferente, como discutido na sequência.

O material apresenta um dos polos totalmente erodido, mas todo o restante está bem preservado (figura 11, item 3.1.3). Ao analisar o conteúdo interno do ovo a partir do polo avariado, percebe-se que há diferentes tipos de sedimentos em seu interior, e por esta porção não estar presente, acredita-se que o mesmo foi soterrado já quebrado e então fossilizado. Como ovo é tridimensionalmente preservado, a possibilidade de este ter sido esmagado foi descartada, contudo, a forma com que se deu a perda de um dos polos pode indicar que o ovo tenha sido predado ou tenha eclodido, *sensu* Hayward *et al*. (1997, 2000). De forma condizente, as análises de Tomografia Computadorizada não indicaram a presença de remanescentes embrionários.

O espécime possui a superfície externa da casca lisa, sem quaisquer ondulações, rugas ou ornamentações (figura 28). Este mede 5,1 por 2,9 cm ao longo de seus eixos principais, apresentando um formato elíptico, alongado e com um relativo achatamento ao longo de seu eixo de maior extensão, com inusitadas marcas de dobras ao longo da casca, como se como se fosse de alguma forma maleável.

A casca é de espessura relativamente fina, tendo em média 148 µm. É composta por uma camada estrutural coberta por uma segunda camada externa muito fina, ou cutícula, de até 7 µm. As análises qualitativas dos compostos químicos componentes da casca apontaram somente a presença de cálcio (figura 29).

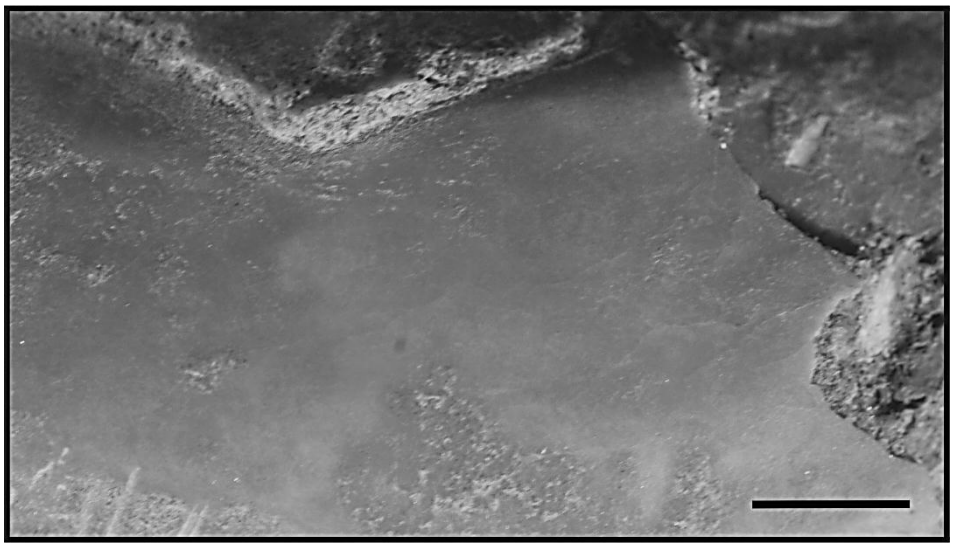

**Figura 28:** Superfície externa da casca do espécime LPRP-USP 0052, na qual é possível notar a ausência de rugas ou ornamentações. Escala igual a 0,5 cm.

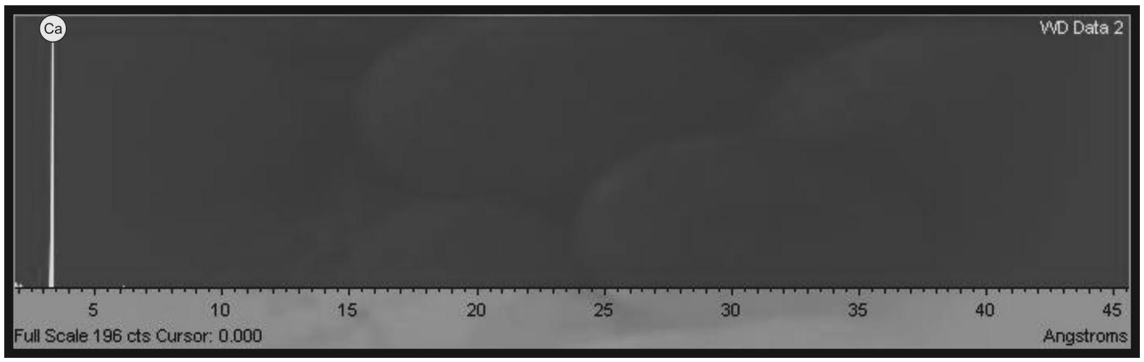


**Figura 29:** EDS da casca do ovo LPRP-USP 0052, onde se observa apenas níveis de cálcio em sua composição.

As unidades da casca são formadas pelo carbonato de cálcio em forma de aragonita. Tal feição pode ser identificada pelo padrão de clivagem que os cristais apresentam, sendo caracteristicamente aciculares, ou "*needle-like*" (figura 30) (Young, 1950; Hirsch, 1983, 1996; Packard & Packard, 1988). Estes se projetam radialmente a partir do núcleo central que é bem definido, compondo a estrutura de cada unidade, que se justapõem umas às outras de forma algo entrelaçada – do inglês "*interlocking*" –, formando casca. As unidades da casca parecem ter um formato geral levemente triangular, o que juntamente com as junções não muito entrelaçadas, resulta em grandes espaços intersticiais entre as unidades básicas da casca (figuras 30 e 31).

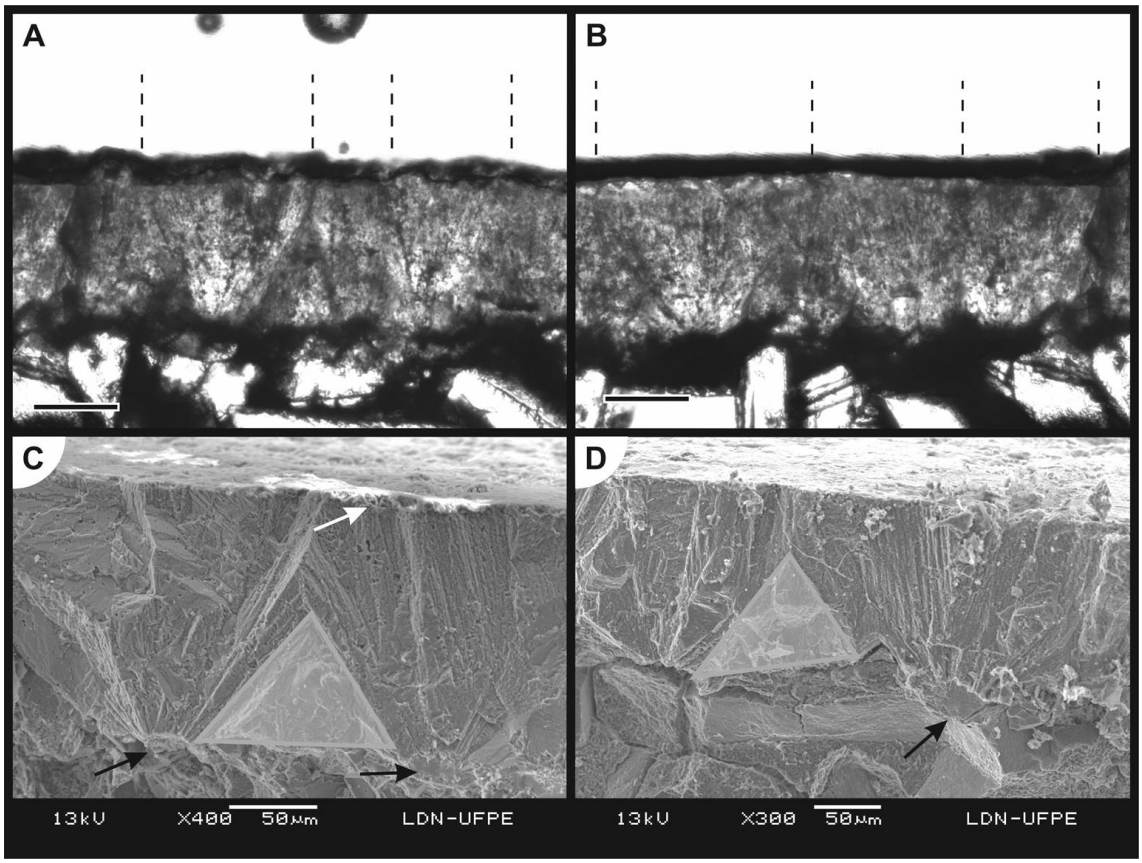


**Figura 30:** *A* e *B*- MO da casca do ovo LPRP-USP 0052. Secção delgada da casca, onde se observa as unidades justapostas. Linhas tracejadas indicam os limites entre as unidades. Escala igual a 50 µm. C e *D*- MEV da casca do ovo LPRP-USP 0052. Caracterização ultraestrutural das unidades da casca, onde pode se observar o núcleo orgânico (setas pretas) e a cutícula que as cobre (seta branca). Ao longo das unidades da casca se percebe os cristais de aragonita aciculares. Triângulos translúcidos indicam os espaços intersticiais que ficam entre os núcleos orgânicos e a zona de contato entre as unidades da casca.

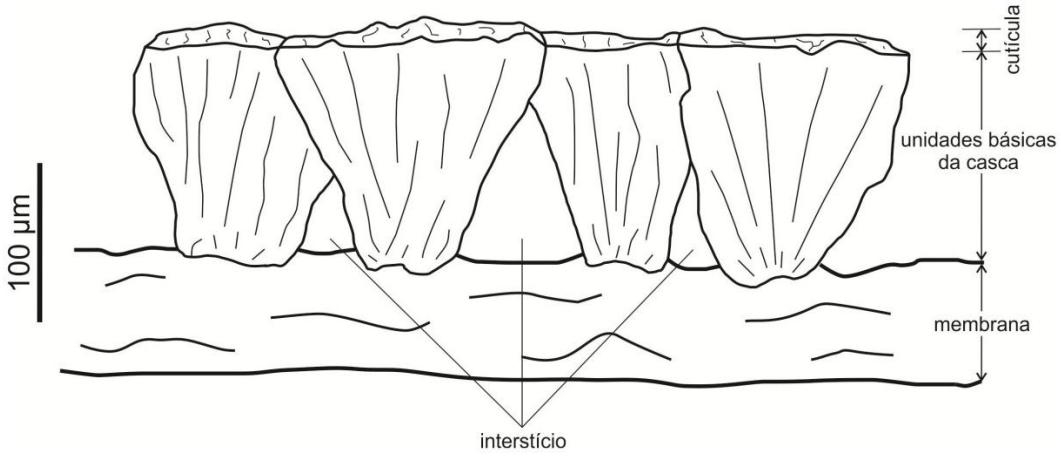


**Figura 31:** Ilustração das unidades da casca do espécime LPRP-USP 0052. Notar o aspecto triangular das unidades da casca e a presença de grandes espaços intersticiais. Membrana meramente ilustrativa.

As unidades da casca são, na maioria, quase tão largas quanto altas, numa relação média em que a altura é 1,1 veze mais alta do que larga (figura 30 e 31). Não foram identificadas aberturas de poros respiratórios, o que não significa que estes eram ausentes.

### 5.3.2- Comparação e discussão

Os Chelonii apresentam grande diversidade relacionada tanto no formato dos ovos, quanto na maleabilidade da casca dos mesmos. Esta última característica é aparentemente mais relacionada com o hábito dos animais, onde cascas flexíveis ou semiflexíveis são corriqueiramente encontradas nos que habitam em rios e mares, como cágados e tartarugas, enquanto os que habitam lugares mais secos, como os jabotis, têm ovos com cascas rígidas. Tal feição é reflexo direto do arcabouço estrutural das cascas, onde a proporção altura *vs.* largura das unidades da casca e a maneira que elas interagem entre si irá refletir na dureza e resistência da casca. Por exemplo, unidades mais baixas do que largas e que se justapõem delicadamente formarão cascas mais flexíveis, ao passo que unidades mais altas que largas e que se entrelaçam umas com as outras formarão cascas rígidas (figura 32) (Hirsch, 1983, 1996; Packard & Packard, 1988; Winkler, 2006; Zelenitsky *et al*., 2008)

A partir deste pressuposto e sendo as unidades da casca do espécime de Pirapozinho 1.1 veze mais alta que larga, pode-se inferir que o mesmo possuía casca semiflexível. Indo além, tal característica estrutural poderia explicar as dobras que o ovo apresenta, bem como servir de base para se identificar as possíveis afinidades filogenéticas do mesmo.

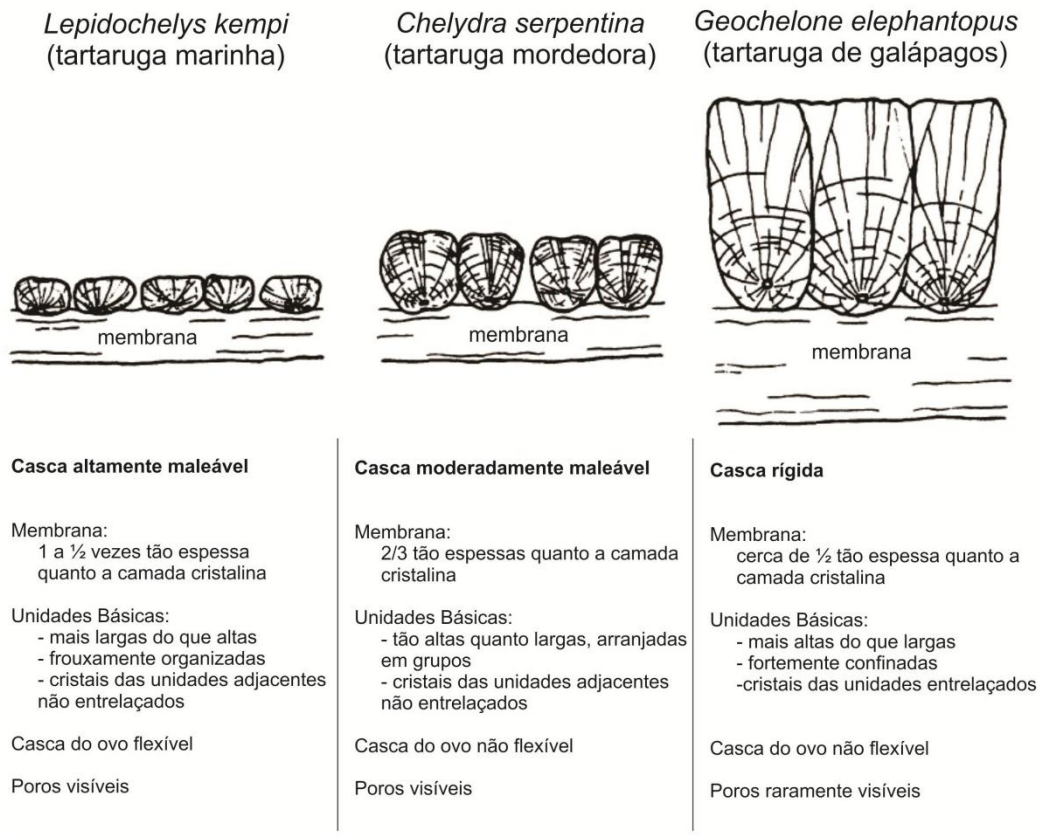


**Figura 32:** Esquema ilustrando a variedade das unidades da casca em quelônios contemporâneos, projetadas em aproximadamente mesma escala. Modificado de Hirsch, 1983.

Dentre os registros de ovos de Chelonii do Mesozoico, o LPRP-USP 0052 juntamente com ovos de casca maleável do Jurássico da Inglaterra e dos Estados Unidos, é um dos poucos que apresentam formato elíptico, ao passo que os demais descritos, e que puderam ter seu formato aferido, eram todos redondos e com casca rígida. Dentre estes, os maiores possuem 4,5 cm de diâmetro, sendo o LPRP-USP 0052 substancialmente maior (Hirsch, 1996; Bray & Hirsch, 1998; Jackson *et al*., 2008). Ademais, percebe-se que a espessura da casca de LPRP-USP 0052 é fina, uma vez que esta varia de 180 a até 676 µm nos demais ovos fósseis de Chelonii mesozoicos. Uma exceção é o registro do Jurássico da Inglaterra, com cascas de ovos flexíveis de apenas 60 µm de espessura (Kohring, 1999; Jackson, *et al*., 2008; Knell *et al*., 2011). Cabe

ressaltar que os ovos de quelônios descritos por Mohabey (1998) foram considerados como de terópodes, sendo excluídos da discussão (Kohring, 1999; Jackson *et al*., 2008).

Geralmente, as unidades da casca dos ovos de Chelonii até então descritos, tanto do Jurássico quanto do Cretáceo, têm um aspecto colunar bem definido, diferindo do apresentado por LPRP-USP 0052, de aspecto ligeiramente triangular. Este formato pode ser observado com base nos frequentes espaços intersticiais que há entre as unidades da casca, que, em sua maioria, começam a se unir a partir de suas metades superiores, havendo também unidades que fazem contato ao longo de toda sua estrutura (figura 30, *A* e *B*). Essa condição se assemelha com a encontrada em ovos também elípticos da Formação Urumaco, do Mioceno da Venezuela, atribuídos à *Bairdemys* (Pelomedusiodes, Podocnemidae) (Winkler & Sánchez-Villagra, 2006). Apesar destas semelhanças, as relações de altura *vs*. largura das unidades da casca, bem como sua espessura, são bastante diferentes. Ao contrário do LPRP-USP 0052, o espécime venezuelano tem casca mais espessa e unidades da casca bem mais altas que largas e que não apresentam o núcleo central bem demarcado. Com base nesses tamanhos, consideramos LPRP-USP 0052 mais semelhante à *Podocnemis unifilis* (Pelomedusoides, Podocnemidae) que o espécime da Venezuela. Isso se baseia nos grandes espaços intersticiais entre as bases das unidades da casca dos ovos de *P. unifilis*, e por estas serem pouco mais altas do que largas que LPRP-USP 0052, e menos altas do que largas que as unidades da casca de *Bairdemys* (Winkler & Sánchez-Villagra, 2006).

O único registro até então de ovos de quelônios para o Mesozoico brasileiro procede da região de onde provém o material aqui descrito (Azevedo *et al*., 2000). O espécime é esférico e possui 4,3 cm de diâmetro. O mesmo tem uma pequena

rugosidade na superfície externa da casca. Demais características deste espécime não foram detalhadas, impedindo a comparação.

Foote (1978) classifica os ovos de *P. unifilis* como elípticos e semiflexíveis. Também, as unidades da casca não têm um núcleo central volumoso e variam de formatos mais colunares totalmente conectadas entre si até formatos ligeiramente triangulares que se justapõem umas as outras apenas em suas porções superiores, formando espaços intersticiais (Winkler & Sánchez-Villagra, 2006). Todas essas são características compartilhadas com LPRP-USP 0052. Winkler (2006) faz uma minuciosa análise de treze caracteres encontrados em ovos de táxons recentes de Pleurodira. Com base nessa análise, nota-se que LPRP-USP 0052 compartilha semelhanças notáveis com os ovos de *Erymnochelys*, outro Podocnemididae.

Os depósitos de onde provém o material se formaram a partir de um ambiente deposicional continental, constituído basicamente por rios meandrantes (item 4.2). Com isso, não há como associar o espécime à Cheloniidae ou Dermochelyidae, que, apesar de possuírem ovos de casca flexível ou semiflexível, são grupos estritamente marinhos. De igual modo, Carettochelyidae, Chelidae, Dermatemydidae, Kinosternyidae, Testudinidae e Trionychidae, independentemente do ambiente que vivem, formam ovos de casca rígida que diferem de LPRP-USP 0052. Já Chelydridae, Pelomedusidae, Podocnemidae e Emydidae são táxons continentais com ovos tanto de casca rígida quanto flexível (Packard & Packard, 1988).

O contexto faunístico do "Tartaruguito" consiste de um táxon de Crocodyliformes, restos fragmentários tanto de crocodiliformes quanto de dinossauros titanosaurídeos, e dois táxons de quelônios Podocnemidae, *Bauruemys elegans* e *Roxochelys wanderleyi* (Suarez, 1969; Kischlat, 1993; Suarez, 2002; Campos *et al*., 2011; Romano *et al*., 2012). Assim sendo, este cenário permite a atribuição putativa do

ovo a Podocnemidae, isto é, sem evidências diretas como remanescentes embrionários ou associação de ovos com restos esqueletais do táxon parental (Grellet-Tinner, 2006). Apesar destas ressalvas, e assumindo que apenas um grupo de Chelonii ocorre no horizonte em questão, e que LPRP-USP 0052 possui feições semelhantes aos ovos dos representantes recentes deste grupo, a interpretação de que LPRP-USP 0052 consiste como ovo afim a Podocnemidae se torna hipótese muito plausível.

## 6- CONCLUSÕES

Ante os dados oriundos das revisões bibliográficas e descrições dos espécimes, bem como as discussões e comparações apresentadas nesse estudo, pode se concluir que:

I. As associações de ovos LPRP-USP 0046, 0047 e 0048 compreendem ovos de Crocodyliformes, tentativamente associados ao táxon *Pissarrachampsa sera*.

II. O Crocodyliforme *Pissarrachampsa sera* possuiria hábito de nidificação que incluiriam cuidado parental, em áreas de crescimento e desenvolvimento de juvenis. Ademais, pelos recorrentes registros de associação de ovos e linhagens parentais em Notosuchia, tais hábitos de nidificação podem ter tido sua origem ao menos desde a base de Mesoeucrocodylia.

III. O espécime LPRP-USP 0359 trata-se de um ovo de aves Enantiornithes, semelhante aos descritos da Formação Río Colorado, Argentina.

IV. O espécime LPRP-USP 0052 trata-se de um ovo de Chelonii, e a partir do contexto faunístico do horizonte estratigráfico e da comparação com ovos de táxons fósseis e recentes, este pode ser atribuído a quelônios Podocnemidae. Além disso, difere do ovo de Chelonii previamente reportado por Azevedo *et al*. (2000).

## 7- REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Alvarenga, H. M. C. & Nava, W. R. 2005. Aves Enantiornithes do Cretáceo Superior da Formação Adamantina do Estado de São Paulo, Brasil. *Boletim de Resumos II Congresso Latino-Americano de Paleontologia de Vertebrados*. Rio de Janeiro, RJ.

Andrade, M. B. & Bertini, R. J. 2008. A new *Sphagesaurus* (Mesoeucrocodylia: Notosuchia) from the Upper Cretaceous of Monte Alto City (Bauru Group, Brazil), and a revision of the Sphagesauridae. *Hystorical Biology* 20 (2): 101-136.

Andrews, R. C. 1927. Explorations in Mongolia: A review of the Central Asiatic Expeditions of the American Museum of Natural History. *Geographical Journal* 69 (1): 1-23.

Andrews, R. C. 1932. *The new conquest of Asia*. New York: American Museum of Natural History.

Antunes, M. T., Taquet, P. V. e Ribeiro, V. 1998. Upper Jurassic dinosaur and crocodile eggs from Pai Mogo nesting site (Lourinhã -Portugal). *Memórias da Academia das Ciências de Lisboa* 37: 83-99.

Arruda, J. T., Carvalho, I. S. e Vasconcellos, F. M. 2004. Baurussuquídeos da Bacia Bauru (Cretáceo Superior, Brasil). *Anuário do Instituto de Geociências, UFRJ* 27: 64-74.

Avilla, L. S., Fernandes, R. e Ramos, D. F. B. 2004. Bite marks on a crocodylomorph from the Upper Cretaceous of Brazil: evidence of social behaviour? *Journal of Vertebrate Paleontology* 24 (4): 971-973.

Azevedo, S. A., Gallo, V. e Ferigolo, J. 2000. A possible chelonian egg from the Brazilian late cretaceous. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 72 (2): 187-193.

Batezelli, A. 2003. Análise da sedimentação cretácea no Triângulo Mineiro e sua correlação com áreas adjacentes. (Tese de Doutorado) Instituto de Geociências e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro.

Baird, T. & Solomon, S. E. 1979. Calcite and aragonite in the egg shell of *Chelonia mydas*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 36: 295-303.

Benton, M. J. 2008. *Paleontologia dos Vertebrados*. 3ª ed. São Paulo: Atheneu Editora. Original edition, Vertebrate Palaeontology.

Benton, M. & Clark, J. M. 1988. Archosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia. *The Phylogeny and Classification of the Tetrapods*, editado por M. Benton. Oxford: Clarendon Press.

Bertini, R. J. Santucci, R.M., Toledo, C.E.V. e Menegazzo, M.C. 2006. Taphonomy and depositional history of an upper cretaceous turtle-bearing outcrop from the Adamantina Formatina, Southwestern São Paulo State. *Revista Brasileira de Paleontologia* 9 (2): 181-186.

Board, R. G. & Sparks, N. H. C. 1991. *Shell sctucture and formation in avian eggs*. Editado por D. C. Deeming e M. W. J. Ferguson, *Egg incubation: its efects on embryonic development in birds and reptiles*. Cambridge: Cambridge University Press.

Bravo, A. M. M., Santafé, J. J. e Santosteban, C. 2000. Faidella, a new Upper Cretaceous nesting site from the Tremp Basin (Lérida Province, Spain). *International Symposium on Dinosaur Eggs and Babies*. Isona, Espanha.

Bray, E. S. & Hirsch, K. F. 1998. Eggshells from the Upper Jurassic Morrison Formation. *Modern Geology* 23: 219-240.

Bronzati, M. F., Montefeltro, F. C. e Langer, M. C. 2012. A species-level supertree of Crocodyliformes. *Historical Biology*: 1-9.

Buffetaut, E. & Le Loeuff, J. 1994. *The discovery of dinosaur eggshells in nineteenth-century France*. Editado por K. Carpenter, K. F. Hirsch e J. R. Horner, *Dinosaur eggs and babies*: Cambridge University Press.

Campos, D. A., Suárez, J. M., Riff, D. e Kellner, A. W. A. 2001. Short note on a new Baurusuchidae (Crocodyliformes, Metasuchia) from the Upper Cretaceous of Brazil. *Boletim do Museu Nacional* 57: 1-8.

Campos, D. A., Oliveira, G. R., Figueiredo, R. G., Riff, D., Azevedo, S. A., Carvalho, L. B., e Kellner, A. W. A. 2011. On a new peirosaurid crocodyliform from the Upper Cretaceous, Bauru Group, southeastern Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 83 (1): 317-327.

Candeiro, C. R. A. & Martinelli, A. G. 2006. A review of paleogeographical and chronostratigraphical distribution of Mesoeucrocodylian species from the upper Cretaceous beds from the Bauru (Brazil) and Neuquén (Argentina) groups. *Journal of South American Earth Sciences* 22: 116-129.

Candeiro, C. R. A., Agnolin, F., Martinelli, A. G. e Buckup, P. A. 2012. First birds remains from the Upper Cretaceous of the Peirópolis site, Minas Gerais state, Brazil. *Geodiversitas* 34 (3): 617-624.

Canudo, J. I., Gascal, J. M., Aurell, M., Badiola, A. e Blain, H. A. 2010. La Cantalera: an exceptional window onto the vertebrate biodiversity of the Hauterivian-Barremian transition in the Iberian Peninsula. *Journal of Iberian Geology* 36 (2): 205-224.

Carpenter, K. & Alf, K. 1994. *Global distribution of dinosaur eggs, nests and babies.* Editado por K. Carpenter, K. F. Hirsch e J. R. Horner, *Dinosaur eggs and Babies*: Cambridge University Press.

Carvalho, I. S. & Bertini, R. J. 1999. *Mariliasuchus*, um novo Crocodylomorpha (Notosuchia) do Cretáceo da Bacia Bauru, Brasil. *Geologia Colombiana* 24: 83-105.

Carvalho, I. S., Campos, A. C. A. e Nobre, P. H. 2005. *Baurusuchus salgadoensis*, a new Crocodylomorpha (Cretaceous), Brazil. *Gondwana Research* 8: 11-30.

Carvalho, I. S., Vasconcellos, F. M., e Tavares, S. A. S. 2007. *Montealtosuchus arrudacamposi*, a new peirosaurid crocodile (Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous Adamantina Formation of Brazil. *Zootaxa* 1607: 35-46.

Carvalho, I. S., Teixeira, V. P. A., Ferraz, M. L. F., Ribeiro, L. C. B., Martinelli, A. G., Neto, F. M., Sertich, J. J. W., Cunha, G. C., Cunha, I. C. e Ferraz, P. F. 2011. *Campinasuchus dinizi* gen. et sp. nov., a new Late Cretaceous baurusuchid (Crocodyliformes) from the Bauru Basin, Brazil. *Zootaxa* 2871 (2011): 19-42.

Carvalho, L. B., Azevedo, S. A., Kellner, A. W. A., Nava, W. R., Grillo, O. N., Machado, E. B., De Antonio, F. O., Delcourt, R., Belmonte, S. L. R., e Rogdrigues, I. F. 2011. Crocodyliform egg clutches from the Adamantina Formation (Bauru Basin), Upper Cretaceous of Brazil. *Resumenes del Congreso Latinoamericano de Paleontologia de Vertebrados*. San Juan, Argentina.

Chiappe, L. M. 2002. *Basal bird phylogeny: Problems and solutions*. Editado por L. M. Chiappe e L. M. Witmer, *Mesozoic Birds: Above the heads of dinosaurs*. Berkeley: University of California Press.

Chiappe, L. M., Coria, R. A., Dingus, L., Jackson, F., Chinsamy, A. e Fox, M. 1998. Sauropod dinosaur embryos from the late Cretaceous of Patagonia. *Nature* 396 (6708): 258-261.

Chiappe, L. M., Salgado, L. e Coria, R. A. 2001. Embryonic skulls of Titanosaur sauropod dinosaurs. *Science* 293: 2444-2446.

Chiappe, L. M., Jackson, F., Coria, R. A., e Dingus, L. 2005. *Nesting titanosaurs from Auca Mahuevo and adjacent sites*. Editado por R. Curry, A. Kristina e J. A. Wilson, *The sauropods: evolution and paleobiology*. Los Angeles & London: University of California Press.

Dias-Brito, D., Musacchio, E. A., Castro, J. C., Maranhão, M. S. A., Suárez, J. M., e Rodrigues, R. 2001. Grupo Bauru: uma unidade continental do Cretáceo do Brasil –concepções baseadas em dados micropaleontológicos, isotópicos e estratigráficos. *Revue Paléobiologique* 20 (1): 245-304.

Dubois, A. & Bour, R. 2010. The distinction between family-series and class-series nomina in zoological nomenclature, with emphasis on the nomina created by Batsch (1788, 1789) and on the higher nomenclature of turtles. *Bonn Zoological Bulletin* 57 (2): 149-171.

Dyke, G., Vremir, M., Kaiser, G., e Naish, D. 2012. A drowned Mesozoic bird breeding colony from the Late Cretaceous of Transylvania. *Naturwissenschaften* 99: 435-442.

Elzanowski, A. 1981. Embryonic bird skeletons from the Late Cretaceous of Mongolia. *Palaeontologia Polonica* 42: 148-179.

Erben, H. K. 1970. Ultrastrukturen und mineralisation rezenter und fossiler Eischalen bei Vögeln und Reptilien. *Biomineralization Forschber* 1: 1-66.

Ewert, M. A. 1979. *The embryo and its egg: Development and natural history*. Editado por M. Harless e H. Morlock, *Turtles. Perspective and research*. New York: John Wiley & Sons Inc..

Ewert, M. A. 1985. *Embriology of turtles*. Editado por C. Gans, F. Billet e P. F. A. Maderson. Vol. 14, *Biology of the Reptilia: Development (A)*. New York: John Wiley & Sons Inc.

Ferguson, M. W. J. 1981. Extrinsic microbial degradation of the Alligator eggshell. *Science* 214: 1135-1137.

Ferguson, M. W. J. 1982. The structure and composition of the eggshell and embryonic membranes of *Alligator mississippiensis*. *Transactions of the Zoological Society of London* 36 (2): 99-152.

Ferguson, M. W. J. 1985. *Reproductive biology and embryology of the crocodilians*. Editado por C. Gans, F. Billet e P. F. A. Maderson. Vol. 14, *Biology of Reptilia: Development (A)*. New York: John Wiley & Sons Inc.

Fernandes, L. A. 2004. Mapa litoestratigráfico da parte oriental da Bacia Bauru (PR, SP, MG), escala 1:1.000.000. *Boletim Paranaense de Geociências* 55: 53-66.

Fernandes, L. A. & Coimbra, A. M. 1996. A Bacia Bauru (Cretáceo Superior, Brasil). *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 68 (2): 105-195.

Fernandes, L. A. & Coimbra, A. M. 2000. Revisão estratigráfica da parte oriental da Bacia Bauru (Neocretáceo). *Revista Brasileira de Geociências* 30: 717-728.

Foote, R. W. 1978. Nesting of *Podocnemis unifilis* (Testudines: Pelomedusidae) in the Colombian Amazon. *Herpetologica* 34 (4): 333-339.

Gaffney, E. S. & Meylan, P. A. 1988. A phylogeny of turtles. Editado por M. J. Benton, The phylogeny and classification of Tetrapods. London: Oxford Publisher.

Gallenkamp, C. 2001. *Dragon Hunter: Roy Chapman Andrews and the Central Asiatic Expeditions* New York: Penguin Putnam Inc Press.

Garcia, G. 2000. New data on the fossil eggshell diversity from the lower Maastrichtian of southern France. *Geobios* 33 (1): 113-126.

Gobbo-Rodrigues, S. R., Coimbra, J. C., Petri, S. e Bertini, R. J. 2003. Kwango Serires (Congo), Bauru Group (Brasil) and Neuquén Basin (Argentina) ages, based on ostracodes and vertebrates. *XVIII Congresso Brasileiro de Paleontologia*. Brasilia.

Greer, A. E. 1970. Evolutionary and systematic significance of crocodilian nesting habits. *Nature* 227: 523-524.

Grellet-Tinner, G. 2005. A phylogenetic analysis of oological characters: a case study of saurischian dinosaur relationships and avian evolution. (PhD dissertation) University of Southern California, Los Angeles.

Grellet-Tinner, G. 2006. Phylogenetic interpretation of eggs and eggshells: implications for phylogeny of Palaeognathae. *Alcheringa* 30: 141-182.

Grellet-Tinner, G. & Norell, M. A. 2002. An avian egg from the Campanian of Bayn Dzak, Mongolia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22 (3): 719-721.

Grellet-Tinner, G. & Dyke, G. 2005. The eggshell of the Eocene bird Lithornis. *Acta Palaeontologica Polonica* 50 (4): 831-835.

Grellet-Tinner, G. & Fiorelli, L. E. 2010. A new Argentinean nesting site showing neosauropod dinosaur reproduction in a Cretaceous hydrothermal environment. *Nature Communications* 1(30):1-8.

Grellet-Tinner, G., Chiappe, L. M., Norell, M. A., e Bottjer, D. 2006. Dinosaur eggs and nesting behaviors: A paleobiological investigation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 232 (2006): 294-321.

Grellet-Tinner, G., Codrea, V., Folie, A., Higa, A., e Smith, T. 2012. First evidence of reproductive adaptation to ‘‘island effect’’ of a dwarf Cretaceous romanian titanosaur, with embryonic integument *in ovo*. *Plos One* 7 (3): 1-10.

Grellet-Tinner, G., Murelaga, X., Larrasoaña, J. C., Silveira, L. F., Olivares, M., Ortega, L. A., Trimby, P. W. e Pascual, A. 2012. The first occurrence in the fossil record of an aquatic avian twig-nest with Phoenicopteriformes eggs: Evolutionary implications. *Plos One* 7 (10): 1-14.

Griffiths, P. 2000. Compsognathus eggs revisited. *International Symposium od Dinosaur and Babies*: 77-83.

Hayward, J. L., Folsom, S. D., Elmendorf, D. L., Tambrini, A. A., e Cowles, D. L. 1997. Experiments on the taphonomy of amniote eggs in marine environments. *Palaios* 12 (5): 482-488.

Hayward, J. L., Zelenitsky, D. K., Smith, D. L., Zaft, D. M. e Clayburn, J. K. 2000. Eggshell taphonomy at modern gull colonies and a dinosaur clutch site. *Palaios* 15 (4): 343-355.

Hirsch, K. F. 1979. The oldest vertebrate egg? *Journal of Paleontology* 53: 1068-1084.

Hirsch, K. F. 1983. Contemporary and fossil chelonian eggshells. *Copeia* 1983: 382-397.

Hirsch, K. F. 1985. Fossil crocodilian egg from the Eocene of Colorado. *Journal of Paleontology* 59 (3): 531-542.

Hirsch, K. F. 1996. Parataxonomic classification of fossil chelonian and gecko eggs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16 (4): 752-762.

Hirsch, K. F. & Packard, M. J. 1987. Review of fossil eggs and their shell structure. *Scanning Microscopy* 1 (1): 383-400.

Hirsch, K. F. & Quinn, B. 1990. Eggs and eggshell fragments from the Upper Cretaceous Two Medicine Formation of Montana. *Journal of Vertebrate Paleontology* 10: 405-419.

Hirsch, K. F. & Kohring, R. 1992. Crocodilian eggs from the Middle Eocene Bridger Formation, Wyoming. *Journal of Vertebrate Paleontology* 12 (1): 59-65.

Holz, M. & Simões, M. G. 2002. *Elementos fundamentais em tafonomia*. Porto Alegre: UFRGS Editora.

Horner, J. R. & Makela, R. 1979. Nest of juveniles provides evidence of family structure among dinosaurs. *Nature* 282: 296-298.

Houde, P. W. 1988. Paleognathous birds from the Early Tertiary of the Northern Hemisphere. *Publications of the Nuttall Ornithological Club* 22: 1-148.

Iori, F. V. & Carvalho, I. S. 2010. *Morrinhosuchus luziae*, um novo Crocodylomorpha Notosuchia da Bacia Bauru, Brasil. *Revista Brasileira de Geociências* 39 (4): 717-725.

Iori, F. V. & Carvalho, I. S. 2011. *Caipirasuchus paulistanus*, a new sphagesaurid (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) from the Adamantina Formation (Upper Cretaceous, Turonian–Santonian), Bauru Basin, Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31 (6): 1255-1264.

Iori, F. V. & Garcia, K. L. 2012. *Barreirosuchus franciscoi*, um novo Crocodylomorpha Trematochampsidae da Bacia Bauru, Brasil. *Revista Brasileira de Geociências* 42 (2): 397-410.

Iverson, J. B. & Ewert, M. A. 1991. *Physical characteristics of reptilian eggs and a comparison with avian eggs*. Editado por D. C. Deeming & M. W. J. Ferguson, *Egg incubation: its effects on embryonic development in birds and reptiles*. Cambridge: Cambridge University Press.

Jackson, F. & Schmitt, J. G. 2008. Recognition of vertebrate egg abnormalities in the fossil record. *Cretaceous Research* 29: 27-39.

Jackson, F., Schweitzer, M. H., e Schmitt, J. G. 2002. Dinosaur eggshell study using Scanning Electron Microscopy. *Scanning* 24 (2002): 217-223.

Jackson, F., Jin, X., Varricchio, D. J., Azuma, Y., e Jiang, Y. 2008. The first *in situ* turtle clutch from the Cretaceous Tiantai Basin, Zhejiang Province, China. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28 (2): 319-323.

Jenkins, N. K. 1975. Chemical composition of eggs of crocodile (*Crocodylus novaguineae*). *Comparative Biochemistry and Physiology* 51 (4): 891-895.

Kellner, A. W. A. 2002. *A review of avian Mesozoic fossil feathers*. Editado por L. M. Chiappe & L. M. Witmer, *Mesozoic Birds: Above the heads of dinosaurs*. Berkeley: University of California Press.

Kerourio, P. 1987. Presence of crocodilian eggs in the Lower Rognancian (Upper Maastrichtian) of the Aix-En-Provence Basin (Bouches-Du-Rhone, France)-Preliminary note. *Geobios* 20 (2): 275-281.

Ketcham, R. A. & Carlson, W. D. 2001. Acquisition, optimization and interpretation of X-ray computed tomographic imagery: applications to the geosciences. *Computers & Geosciences* 27: 381-400.

Kischlat, E. E. 1993. Observações sobre *Podocnemis elegans* Suárez (Chelonii, Pleurodira, Podocnemididae) do Neocretáceo do Brasil. *XIII congresso Brasileiro de Paleontologia*. São Leopoldo, RS.

Knell, M. J., Jackson, F., Titus, A. L. e Albright III, L. B. 2011. A gravid fossil turtle from the Upper Cretaceous (Campanian) Kaiparowits Formation, southern Utah. *Historical Biology* 23 (1): 57-62.

Kohring, R. 1990. Fossile Reptil-Eischalen (Chelonia, Crocodilia, Dinosauria) aus dem unteren Barreme von Galve (Provinz Teruel, SE-Spanien). *Paläontologische Zeitschrift* 64: 329-344.

Kohring, R. 1997. Eggshell structure as evidence in avian systematic. *Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen* 25 (E): 281-291.

Kohring, R. 1999. Structure, biostratinomy and systematic and phylogenetic relevance of egg shells of vertebrate amniotes. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 210: 1-307, A1-A6.

Kohring, R. & Hirsch, K. F. 1996. Crocodilian and avian eggshells from the Middle Eocene of the Geiseltal, Eastern Germany. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16 (1): 67-80.

Langer, M. C., Montefeltro, F. C., Marsola, J. C. A. e Godoy, P. L. 2011. Fósseis de Crocodyliformes do Grupo Bauru (Cretáceo Superior) na Serra das Inhumas, Campina Verde-MG: histórico, prospecção e primeiros resultados. *XXII Congresso Brasileiro de Paleontologia*. Natal, RN: Apresentação de trabalho.

López-Martínez, N. & Vicens, E. 2012. A new peculiar dinosaur egg, *Sankofa pyrenaica* oogen. nov. oosp. nov. from the Upper Cretaceous Coastal Deposits of the Aren Formation, South-Central Pyrenees, Lleida, Catalonia, Spain. *Palaeontology* 55 (2): 325-339.

Magalhães Ribeiro, C. M. 2011. *Um Ovo de Crocodiliforme do Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe*. Editado por I. S. Carvalho, K. S. Narendra, O. Strohschoen and C. C. Lana. Vol. 4, *Paleontologia: Cenários de Vida*. Rio de Janeiro: Interciência.

Magalhães Ribeiro, C. M., Carvalho, I.S. e Nava, W.R. 2006. Ovos de crocodilomorfos da Formação Araçatuba (Bacia Bauru, Cretáceo Superior), Brasil. *Paleontologia de Vertebrados, Grands Temas e Contribuições Científicas*, editado por V. B. Gallo, P.M.; Silva, H.M.A.; Figueiredo, F.J. Rio de Janeiro: Interciência.

Magalhães Ribeiro, C. M. & Arruda Campos, A. C. 2009. Aspectos tafonômicos de posturas de ovos de crocodiliformes da Formação Adamantina, Bacia Bauru. *Livro de Resumos XXI Congresso Brasileiro de Paleontologia*. Belém-PA.

Marinho, T. S. & Carvalho, I. S. 2009. An armadillo-like sphagesaurid crocodyliform from the Late Cretaceous of Brazil. *Journal of South American Earth Sciences* 27: 36-41.

Marinho, T. S., Martinelli, A. G., Ribeiro, L. C. B., Macedo Neto, F., Ferraz, M. L. F., Carvalho, I. S., Vasconcellos, F. M., Cavellani, C. L. e Teixeira, V. P. A. 2012.

Ovo associado à *Campinasuchus dinizi* (Crocodyliformes, Baurusuchidae), do Cretáceo Superior (Grupo Bauru) de Campina Verde, Minas Gerais, Brasil. *VIII Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados*. Recife, PE.

Marsola, J. C. A., Montefeltro, F. C. e Langer, M. C. 2010. Ovos de Crocodyliformes da Formação Vale do Rio do Peixe (Grupo Bauru, Cretáceo Superior) no município de Campina Verde, MG. *Boletim de Resumos VII Simpósio Brasileiro de Paleontologia, Rio de Janeiro*.

Marsola, J. C. A., Montefeltro, F. C. e Langer, M. C. *a*. 2011. Baurusuchid eggs from the Vale do Rio do Peixe Formation (Bauru Group), Late Cretaceous of Minas Gerais, Brazil. *Resumenes del Congreso Latinoamericano de Paleontologia de Vertebrados*. San Juan, Argentina.

Marsola, J. C. A., Montefeltro, F. C. e Langer, M. C. *b*. 2011. Novo registro oológico atribuído à Crocodyliformes no Grupo Bauru (Formação Presidente Prudente, Cretáceo superior). *Atas do XXII Congresso Brasileiro de Paleontologia*. Natal, RN.

Marsola, J. C. A., Grellet-Tinner, G., Montefeltro, F. C., Sayão, J. M., Hsiou, A. S., Ghilardi, R. P. e Langer, M. C. 2012. Ocorrência de um ovo de Aves no Cretáceo Superior do Grupo Bauru. *Boletim de Resumos do VIII Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados*. Recife, PE.

Mateus, I., Mateus, H., Antunes, M. T., Mateus, O., Taquet, P. V., Ribeiro, V. e Manuppella, G. 1998. Upper Jurassic Theropod dinosaur embryos from Lourinhã (Portugal). *Memórias da Academia de Ciências de Lisboa* 37: 101-109.

Matheron, P. 1869. Notice sur les reptiles fossiles des depots fluvio-lacustres crétacés du bassin a lignite de Fuveau. *Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences, Belles Lettres et Arts de Marseille*: 345-79.

Mikhailov, K. E. 1987. The principal structure of the avian egg-shell: data of SEM studies. *Acta Zoologica Cracoviensia* 39 (5): 53-69.

Mikhailov, K. E. 1991. Classification of fossil eggshell of amniotic vertebrate. *Acta Palaeontologica Polonica* 36 (2): 193-238.

Mikhailov, K. E. 1992. The microstructure of avian and dinosaurian eggshell: phylogenetic implications. *Natural History Museum of Los Angeles County Science Series* 35: 361-373.

Mikhailov, K. E. 1996. Parataxonomy of fossil egg remains (veterovata): Principles and applications. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16 (4): 763-769.

Mikhailov, K. E. 1997. Fossil and recent eggshell in amniotic vertebrates: fine structure, comparative morphology and classification. *Special Papers in Palaeontology* 56: 5-80.

Mitrus, S. 2003. The calcareous layer eggshell of the turtle *Emys orbicularis*: Ultrastructure and composition. *Italian Journal of Zoology* 70 (1): 13-16.

Mohabey, D. M. 1998. Systematics of Indian Upper Cretaceous dinosaur and chelonian eggshells. *Journal of Vertebrate Paleontology* 18 (2): 348-362.

Montefeltro, F. C., Larsson, H. C. E. e Langer, M. C. 2011. A New Baurusuchid (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous of Brazil and the Phylogeny of Baurusuchidae. *Plos One* 6 (7): 1-26.

Nascimento, P. M. & Zaher, H. 2010. A new species of Baurusuchus (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) from the Upper Cretaceous of Brazil, with the first complete postcranial skeleton described for the family Baurusuchidae. *Papeis Avulso de Zoologia* 50: 323-361.

Nobre, P. H. & Carvalho, I. S. 2006. *Adamantinasuchus navae*: A new Gondwanan Crocodylomorpha (Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous of Brazil. *Gondwana Research* 10 (1): 370-378.

Nobre, P. H., Carvalho, I. S., Vasconcellos, F. M. e Nava, W. R. 2007. *Mariliasuchus robustus*, um novo Crocodylomorpha (Mesoeucrocodylia) da Bacia Bauru, Brasil. *Anuário do Instituto de Geociências – UFRJ* 30 (1): 32-43.

Norell, M. A., Clark, J. M., Chiappe, L. M., e Dashzeveg, D. 1995. A nesting dinosaur. *Nature* 378: 774-776.

Novas, F., Pais, D. F., Pol, D., Carvalho, A. B., Scanfalera, A., Mones, A. e Riglos, M. S. 2009. Bizarre Notosuchian crocodyliform with associated eggs from the Upper Cretaceous of Bolivia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 1316-1320.

Nys, Y. & Gautron, J. 2007. *Structure and formation of the eggshell*. Editado por R. Huopalathi, López-Fandiño, M. Anton e R. Schade, *Bioactive egg compounds*. Berlin: Springer.

Oliveira, C. E. M., Santucci, R. M., Andrade, M. B., Fulfaro, V. J., Basílio, J. A. F., e Benton, M. J. 2011. Crocodylomorph eggs and eggshells from the Adamantina Formation (Bauru Group), Upper Cretaceous of Brazil. *Palaeontology* 54: 309-321.

Packard, G. C. & Packard, M. J. 1988. *The physiological ecology of reptilian eggs and embryos* Editado por C. Gans e R. B. Huey. Vol. 16, *Biology of the Reptilia: Ecology (B) - Defense and life history*. New York: Branta Books.

Packard, M. J. 1980. Ultrastructural morphology of the shell and shell membrane of eggs of common snapping turtles (*Chelydra serpentina*). *Journal of Morphology* 165: 187-204.

Panadès I Blas, X. &Patnaik, R. 2009. A complete crocodylian egg from the Upper Miocene (Chinji Beds) of Pakistan and its palaeobiographical implications. *PalArch's Journal of Vertebrate Palaeontology* 6 (1): 1-8.

Penner, M. M. 1985. The problem of dinosaur extinction. Contribuition of the study of terminal Cretaceous eggshells from southeast France. *Geobios* 18, fasc. 5: 665-669.

Pooley, A. C. & Gans, C. 1976. Nile crocodile. *Scientific American* 234 (4): 114.

Pouech, J. J. 1859. Mémoire sur les terrains tertiaires de l'Ariège rapportés à une coupe transversale menée de Fossat à Aillères, passant par le Mas d'Azil, et projetée sur le méridien de ce lieu. *Bulletin de la Société Géologique de France* 16: 381-411.

Price, L. I. 1945. A new reptil from the Cretaceous of Brazil. *Notas Preliminares e Estudos - Divisão de Geologia e Mineralogia, Rio de Janeiro – Brasil* 25: 1-8.

Price, L. I. 1950. On a new Crocodilian, *Sphagesaurus*, from the Cretaceous of the state of São Paulo, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* XXII (1): 77-85.

Quinn, B. 1994. Laboratory preparation. Fossilized eggshell preparation. *Vertebrate paleontological techniques*, editado por P. M. Leiggi, Peter. Cambridge: Cambridge University Press.

Reisz, R. R., Evans, D. C., Sues, H. D. e Scott, D. 2010. Embryonic skeletal anatomy of the sauropodomorph dinosaur *Massospondylus* from the Lower Jurassic of South Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30 (6): 1653-1665.

Rogers, J. V. 2000. A complete crocodiloid egg from the Lower Cretaceous (Albian) Glen Rose Formation, Central Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20 (4): 780-783.

Romano, P. S. R., Oliveira, G. R., Azevedo, S. A., Kellner, A. W. A. e Campos, D. A. New Information about Pelomedusoides (Testudines: Pleurodira) from the Cretaceous of Brazil. *2012*. Editado por D. B. Brinkman, P. A. Holroyd e J. D. Gardner, *Morphology and evolution of turtles*. Dordrecht: Springer.

Romer, A. S. 1957. Origin of the amniote egg. *Scientific Monthly* 85: 57-63.

Santucci, R. M. & Bertini, R. J. 2001. Distribuição paleogeográfica e biocronológica dos titanossauros (Saurischia, Sauropoda) do Grupo Bauru, Cretáceo Superior do sudeste brasileiro. *Revista Brasileira de Geociências* 31 (3): 307-314.

Sato, T., Cheng, Y., Wu, X., Zelenitsky, D. K. e Hsiao, Y. 2005. A pair of shelled eggs inside a female dinosaur. *Science* 508: 375.

Schleich, H. H. & Kästle, W. 1988. *Reptile Egg-Shells. SEM Atlas*. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag.

Schweitzer, M. H., Jackson, F., Chiappe, L. M., Schmitt, J. G., Calvo, J. O. e Rubilar, D. E. 2002. Late Cretaceous avian eggs with embryos from Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22 (1): 191-195.

Shine, R. 1988. *Parental care in reptiles*. Editado por C. Gans & R. B. Huey. Vol. 16, *Biology of the Reptilia: Ecology (B) - Defense and life history*. New York: Branta Books.

Smart, I. H. M. 1991. *Egg-shape in birds*. Editado por D. C. Deeming & M. W. J. Ferguson, *Egg incubation: its efects on embryonic development in birds and reptiles*. Cambridge: Cambridge University Press.

Soares, P. C., Landim, P. M. B., Fulfaro, V. J. e Sobreiro Neto, A. F. 1980. Ensaio de caracterização do Cretáceo no Estado de São Paulo: Grupo Bauru. *Revista Brasileira de Geociências* 10 (3): 177-185.

Stewart, J. R. 1997. *Morphology and evolution of the egg of oviparous amniotes*. Editado por S. Sumida & K. Martin. Vol. 1, *Amniote Origins-Completing the Transition to Land* London: Academic Press.

Suárez, J. M. 1969. Um quelônio da Formação Bauru. *Anais do XXIII Congresso Brasileiro de Geologia*: 167-176.

Suárez, J. M. 2002. Sítio Fossilífero de Pirapozinho, SP. Extraordinário depósito de quelônios do Cretáceo. *Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil*, editado por C. C. Schobbenhaus, D.A.; Queiroz,E.T.; Winge,M.; Berbert-Born,M.L.C. Brasília: DNPM/CPRM - Comissão Brasileira de Sítios Geológicos e Paleobiológicos (SIGEP).

Trimby, P. W. & Grellet-Tinner, G. 2011. The hidden secrets of dinosaur eggs revealed using analytical Scanning Electron Microscopy. *Infocus* (24): 5-21.

Varricchio, D. J. & Jackson, F. 2004. A phylogenitic assessment of prismatic dinosaur eggs from the Cretaceous Two Medicine Formation of Montana. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24 (4): 931-937.

Varricchio, D. J., Jackson, F., Borkowski, J. J., e Horner, J. R. 1997. Nest and egg clutches of the dinosaur Troodon formosus and the evolution of the avian reproductive traits. *Nature* 385: 247-250.

Vasconcellos, F. M. & Carvalho, I. S. 2010. Paleoichnological assemblage associated with *Baurusuchus salgadoensis* remains, a Baurusuchidae Mesoeucrocodylia from the Bauru Basin, Brazil (Late Cretaceous). *New Mexico Museum of Natural History and Science, Bulletin* 51: 227-237.

Vicalvi, M. A., Ferreira, C. S., Carvalho, I. S., & Anjos, S. M. 1993. Fragmentos de ovos de dinossauros da Formação Itapecuru, Maranhão: Uma discussão. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 2 (65).

Winkler, J. D. 2006. Testing phylogenetic implications of eggshell characters in side-necked turtles (Testudines: Pleurodira). *Zoology* 109 (2006): 127-136.

Winkler, J. D. & Sánchez-Villagra, M. R. 2006. A nesting site and egg morphology of a Miocene turtle from Urumaco, Venezuela: Evidence of marine adaptations in Pelomedusoides. *Palaeontology* 49 (3): 641-646.

Young, J. D. 1950. The structure and physical properties of the testudinian eggshell. *Proceedings of the Zoological Society of London* 120: 455-469.

Zaher, H., Pol, D., Carvalho, A. B., Riccomini, C., Campos, D. A. e Nava, W. R. 2006. Redescription of the cranial morphology of *Mariliasuchus amarali*, and Its phylogenetic affinities (Crocodyliformes, Notosuchia). *American Museum Novitates* 3512: 1-40.

Zelenitsky, D. K. & Therrien, F. 2008. Phylogenetic analysis of reproductive traits of maniraptoran theropods and its implications for egg parataxonomy. *Palaeontology* 51: 807-816.

Zelenitsky, D. K., Therrien, F., Joyce, W. G. e Brinkman, D. B. 2008. First fossil gravid turtle provides insight into the evolution of reproductive traits in turtles. *Biology Letters* 4: 715-718.

Zhao, Z. K. 1975. The microstructure of the dinosaurian eggshell of Nanxiong Basin, Guangdong Province (I) on the classification of dinosaur eggs. *Vertebrata PalAsiatica* (13): 105-117.

Zhou, Z. & Zhang, F. 2004. A precocial avian embryo from the Lower Cretaceous of China. *Science* 306: 653.