

REGISTRO DE FORMAS INICIAIS PÓS-ECLOSÃO DE ANFÍBIOS ANUROS (PIPIDAE) DOS SEDIMENTOS TERCIÁRIOS DA FORMAÇÃO ENTRE-CÓRREGOS, AIURUOCA (MG)**RECORD OF INITIAL POST-HATCHING FORMS OF ANURAN AMPHIBIANS (PIPIDAE) FROM TERTIARY SEDIMENTS OF ENTRE-CÓRREGOS FORMATION, AIURUOCA (MG)**Elza de Fátima BEDANI¹, Célio Fernando Baptista HADDAD²

RESUMO: A Formação Entre-Córregos faz parte da Baía de Aiuruoca que está situada na porção sul do Estado de Minas Gerais no Planalto do Alto Rio Grande. Trata-se de um depósito com sedimentos de idade paleógena, com conteúdo paleontológico constituído por fósseis de megarrestos vegetais, insetos, coprólitos, peixes, anfíbios (anuros) e palinórfos. O objetivo do presente trabalho é notificar a ocorrência das primeiras formas pré-metamórficas de pípidos registrados nos sedimentos aflorantes da Formação Entre-Córregos. Trata-se da primeira ocorrência notificada de fósseis pré-metamórficos de pípidos em território brasileiro, com girinos muito bem preservados, incluindo carbonificação da pele em alguns indivíduos. Os métodos de estudos utilizados incluíram diafanização de girinos de espécies modernas da mesma família e limpeza dos fósseis, além das imagens fotográficas e comparações baseadas em bibliografias das fases larvais iniciais. Os fósseis analisados são de girinos preservados entre os estágios 41 e 46, baseado em comparações com girinos de pípidos atuais e com a tabela de desenvolvimento de *Xenopus laevis* da Família Pipidae.

Palavras-chave: Anfíbios. Pípidos. Paleógeno. Ontogenia.

ABSTRACT: The Entre-Córregos Formation is part of the Aiuruoca Basin which is situated in the southern portion of the Minas Gerais State in the Planalto do Alto Rio Grande. It is a deposit with Paleogene sediments and fossils of plants, insects, coprolites, fish, anuran amphibians, and palynomorphs. The purpose of this paper is to report the occurrence of tadpoles of the Family Pipidae in the Entre-Córregos Formation. This is the first reported occurrence of fossils of pre-metamorphic pipids in Brazil, with very well preserved specimens, including some tadpoles with skin carbonization. The fossils were cleaned and compared to cleared and stained tadpoles of living species of pipids, beyond comparisons based on bibliography. The analyzed fossils are individuals preserved in their larval forms between stages 41 - 46, based on comparisons with current pipids tadpoles and the table of development of *Xenopus laevis* Family Pipidae.

Keywords: Amphibians. Pipids. Paleogene. Ontogeny.

1 - Laboratório de Geociências – Universidade Guarulhos / LabGeo-UnG. E-mail: ebedani@prof.ung.br

2 - Departamento de Zoologia - I.B. - UNESP - Rio Claro. E-mail: haddad1000@gmail.com

INTRODUÇÃO

Na América do Sul há vários registros de anfíbios fósseis, sendo alguns pertencentes à Família Pipidae (ESTES, 1975a, b; BÁEZ, 1981, 1996, 2000; BEDANI; HADDAD, 2002). Os registros fósseis dos anuros pipídeos, até o presente momento, se restringem à América do Sul, África e Oriente Médio, o que sugere fortemente uma origem gondwânica. Atualmente, a Família Pipidae ocorre apenas na América do Sul, América Central e em alguns países da África (CANNATELLA, 1995).

Casamiquela (1960, 1961 e 1965), Estes (1975 a, b) e Báez e Pugener (1998) descreveram novas espécies de anfíbios (Pipidae) para o Terciário sul-americano. Os anuros do pipídeos assinalados na bacia paleógena de Aiuruoca têm revelado especial importância, não só pela abundância, mas principalmente por seu excelente estado de preservação, pois foram encontrados indivíduos com preservação óssea parcial, carbonificados e com impressões musculares nas formas pós-metamórficas (BEDANI; HADDAD, 2002).

Também, nesse mesmo jazigo fossilífero, foram registradas várias formas pré-metamórficas com a mesma excelência de preservação, em várias fases de desenvolvimento. O estudo desses indivíduos praticamente completos e a determinação das primeiras fases larvais permitem o estudo ontogenético da espécie, além de contribuir com a paleobiogeografia desse grupo de anuros.

Pipídeos

As espécies de anuros da família Pipidae são uma exceção dentre os anuros comumente conhecidos, pois são exclusivamente aquáticas, com o corpo achatado dorsoventralmente, com membranas interdigitais dos pés completamente desenvolvidas, olhos posicionados dorsalmente, além de possuírem sistema de linhas laterais na

fase pós-metamórfica (CANNATELLA; TRUEB, 1988a).

Além dos pipídeos, o sistema de linhas laterais pode ser observado em peixes e girinos em geral (fase pré-metamórfica) e em alguns anfíbios pós-metamórficos da Família Discoglossidae (ELEPFANDT, 1996), sempre indicando um modo de vida aquático.

O modo de vida aquático desse grupo contribuiu para que os registros fósseis sejam os mais completos para Anura. No entanto, as formas larvais, que possuem vários estágios de desenvolvimento, são mais difíceis de serem preservadas, pois se trata de indivíduos muito frágeis.

A Família Pipidae conta com mais de 30 espécies modernas, estimando-se para essa família menos de 0,5% de representantes do total de espécies de anuros atuais (FROST, 2013).

Dentre os Anura, os pipídeos apresentam características próprias, diferenciando-se por possuir adaptações morfológicas associadas ao modo de vida aquático, como por exemplo, apenas uma abertura para o Tubo de Eustáquio na faringe e ausência de língua (daí estarem separados em um grupo denominado Aglossa). Modificações no hióide refletem as mudanças na garganta e na musculatura associada; as alterações hiobraquiais em pipídeos foram maiores que aquelas verificadas em outros anuros. O modo de vida aquático afetou o comportamento de alimentação dos pipídeos, sendo o alimento "agarrado" pelas pontas dos dedos, e também o comportamento de corte, onde acrobacias características são realizadas. Os modos reprodutivos neste grupo também foram influenciados pela vida aquática (CANNATELLA; TRUEB, 1988a). Com relação às fases larvais, esses indivíduos possuem 66 estágios até a metamorfose, de acordo com Nieuwkoop e Faber (1994).

A distribuição dos pipídeos atuais abrange a região tropical das Américas Central e do Sul e África subsaariana.

Pipídeos Fósseis

Embora a Família Pipidae não seja muito diversificada atualmente, os seus fósseis estão entre os mais numerosos e completos dentre os anuros, sendo que os primeiros registros datam do Cretáceo (NEVO, 1968). Isto é de fácil compreensão, considerando-se que se tratam de espécies aquáticas, o que propiciou um grande número de indivíduos fossilizados e, frequentemente, em ótimas condições de preservação.

Os registros mais antigos foram feitos por Nevo (1968), que descreveu dois gêneros e três novas espécies (*Thoraciliacus rostriceps*, *Cordicephalus gracilis* e *Cordicephalus longicostatus*) para o Cretáceo de Israel; para a América do Sul, Reig (1959 *apud* BÁEZ, 1981) descreveu novo gênero e nova espécie para o Cretáceo Superior da Argentina (*Saltenia ibanezi*); a espécie foi redescrita posteriormente por Báez (1981); também para o Cretáceo Superior, Báez e Rage (1998) descreveram *Pachybatrachus taqueti* para a Formação Ibeceten do sudeste da Nigéria. Casamiquela (1960, 1961, 1965) descreveu gênero e espécie novos para o Paleógeno da Argentina (*Shelania pascuali*); a espécie foi redescrita posteriormente por Báez e Trueb (1997).

Para o Brasil, Estes (1975a,b) descreveu *Xenopus romeri* do Paleoceno tardio da Bacia de Itaboraí; Báez e Pugener (1998) descreveram *Shelania laurenti*, do Paleoceno-Eoceno para o noroeste da Patagônia (Argentina); para o Cretáceo Médio da Argentina, Báez, Trueb e Calvo assinalaram os mais antigos pipídeos; Henrici e Báez (2001) descreveram *Xenopus boiei*, datado do Oligoceno Superior, para o Grupo Vulcânico Yemen, na Península Arábica; Rocek (2003) descreveu, para a República Tcheca, formas pré-metamórficas de *Palaeobatrachus* sp.; Báez e Pugener (2003) descrevem a ontogenia de uma espécie de pipídeo do sudoeste da América do Sul; Trueb, Ross e Smith (2005) descreveram para o Cretáceo Superior da África do Sul indivíduos adultos e pré-metamórficos de pipídeos em sedimentos de lagos formados por

crateras.

Nos sedimentos aflorantes da Formação Entre-Córregos (MG), encontrou-se, em diferentes níveis, registros de formas pós-metamórficas e pré-metamórficas em várias fases de desenvolvimento, o que configura uma situação inédita em registros na América do Sul, possibilitando material para o estudo ontogenético dessa espécie fóssil.

Com o material coletado, pode-se dar início a um estudo que envolve apenas as formas iniciais de pós-eclosão, atribuindo-lhes o estágio larval em que se encontram.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

Os espécimes em estudo foram coletados na Bacia de Aiuruoca, descrita por Santos (1999), situada no flanco norte da Serra da Mantiqueira e ao sul da Serra de Minduri, no Planalto Alto Rio Grande, Estado de Minas Gerais (Figura 1).

As duas unidades litoestratigráficas que compõem essa bacia são denominadas Formação Pinheirinho e Formação Entre-Córregos (SANTOS, 1999). A primeira caracteriza-se por apresentar litofácies clásticas grossas, constituídas por conglomerados, brechas, arcóseos e diamictitos, mostrando-se, até o presente momento, afossilífera. A segunda é formada por sedimentos pelíticos, na forma de folhelhos papiráceos com intercalações de argilito, sendo altamente fossilífera (Figura 2).

A seção estratigráfica relativa ao ponto de coleta situa-se na área do córrego homônimo (ambos os lados), o qual aflora a Formação Entre-Córregos (SANTOS, 1999). Há a predominância de folhelhos cinza escuro de laminação milimétrica a centimétrica, com intercalações de argilito e, subordinadamente, com lentes de arenitos.

Essa unidade litoestratigráfica apresenta níveis fossilíferos contendo peixes, anuros pré-metamórficos (girinos) e pós-metamórficos, megarrestos vegetais, como folhas, caules e

frutos.

No laboratório os fósseis foram codificados, preparados e limpos com auxílio de material adequado (pincéis, espátulas e mini ferramentas) e em seguida esses espécimes foram analisados sob estereomicroscópio e fotografados com câmera digital.

Indivíduos pré-metamórficos da espécie *Xenopus laevis* serviram de parâmetro de comparação para o desenvolvimento larval dos

espécimes fósseis em questão. Os exemplares de *X. laevis* foram submetidos às técnicas e processos de diafanização e coloração esquelética como descrito por Taylor e Vandike (1985).

Para o estabelecimento dos estágios de desenvolvimento larval dos fósseis, foi utilizada a tabela de *Xenopus laevis* (Daudin), conforme descrita por Nieuwkoop e Faber (1994).

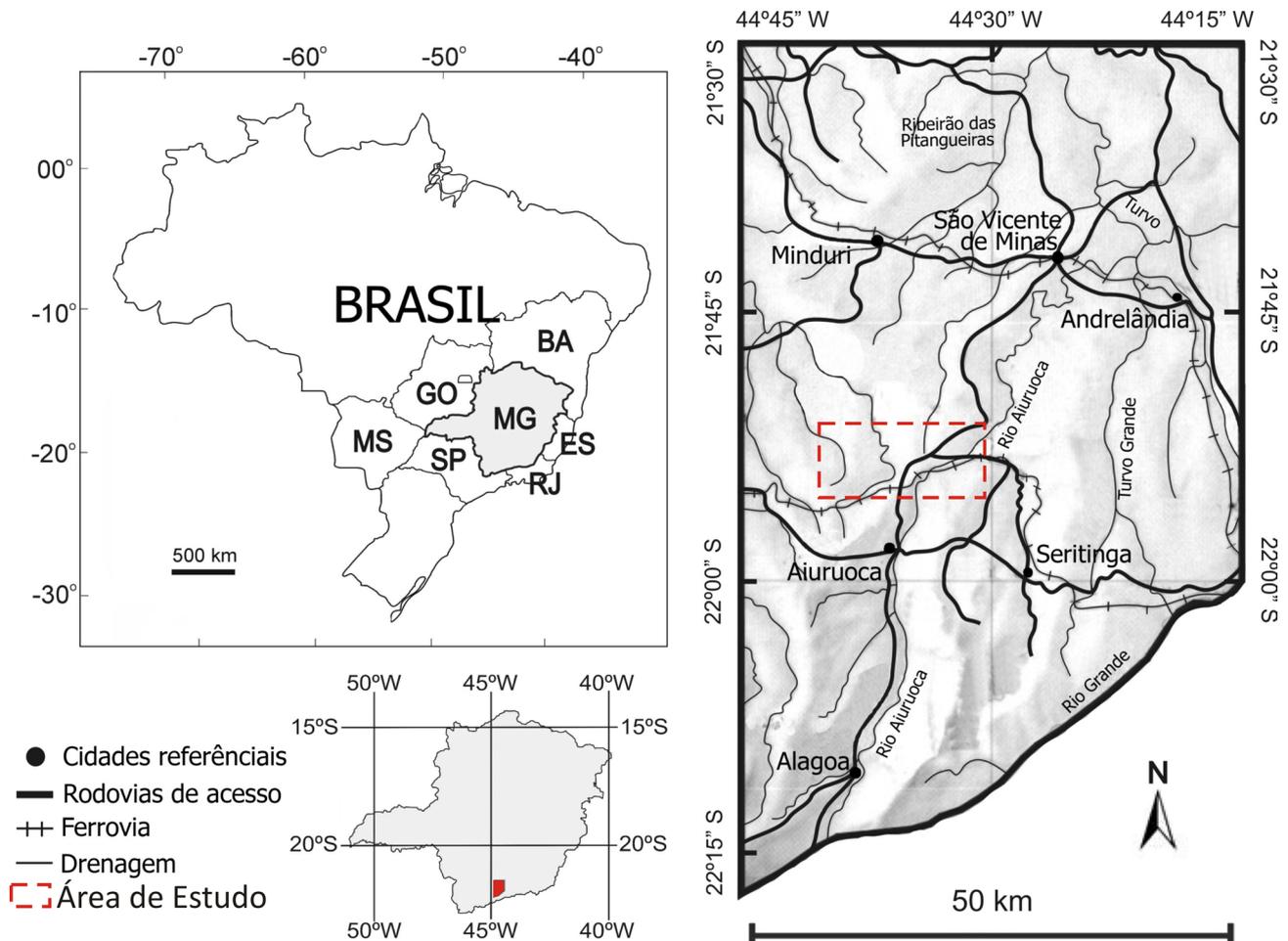


Figura 1: Localização da Bacia Sedimentar de Aiuruoca, Minas Gerais, Brasil (modificado de SANTOS, 1999).
Figure 1: Location of Aiuruoca Sedimentary Basin, Minas Gerais, Brazil (modified from SANTOS, 1999).

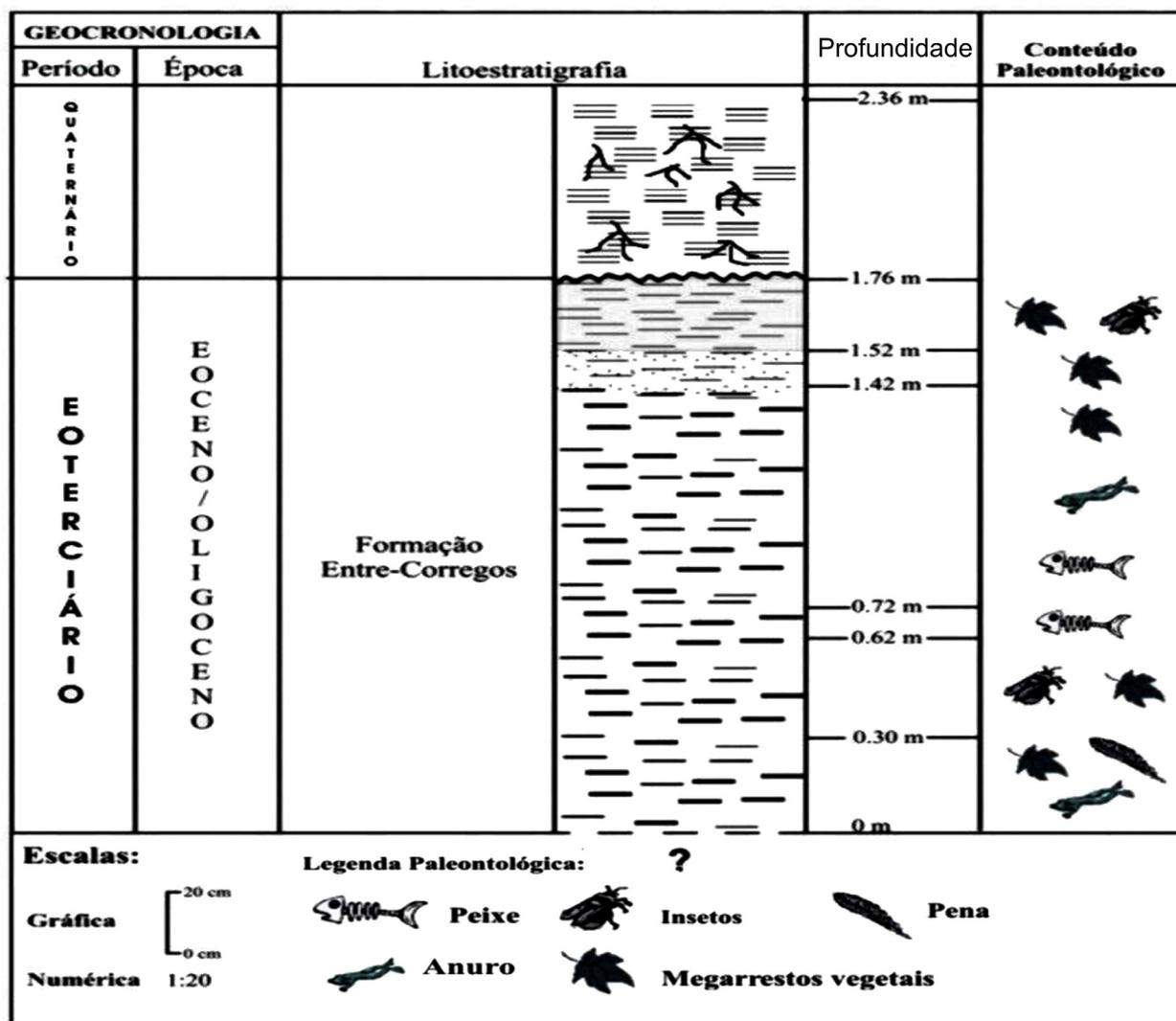


Figura 2: Seção estratigráfica do ponto de coleta.
Figure 2: Stratigraphic section of the collection point.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Na literatura é possível encontrar ocorrências de girinos fósseis na América do Sul, África e Oriente Médio, tais como no trabalho de Báez e Pugener (2003) onde há informações sobre *Lankibatrachus truebae*, formas pré-metamórficas pertencentes aos estágios 57, 58 e 59 em Nieuwkoop e Faber (1994).

Já no trabalho de Trueb, Ross e Smith (2005) são registradas ocorrências de vários espécimes pipóideos do Cretáceo Tardio encontrados no Distrito de Marydale, na África do Sul, em depósitos vulcânicos. Sua descrição envolve espécimes adultos e vários estágios

ontogenéticos, que foram tratados como um novo gênero e uma nova espécie, *Vulcanobatrachus mandelai*.

Rocek e Vandijk (2006) descreveram 250 girinos de *Shomronella jordanica* (Cretáceo Inferior) de várias fases ontogenéticas (entre os estágios 47 a 54), encontrados na região de Shomron, centro de Israel.

No presente trabalho, são apresentados os registros ontogenéticos dos primeiros estágios larvais (do 41 ao 46) que foram encontrados juntamente com as formas pós-metamórficas.

A Figura 3 ilustra um girino fóssil da Formação Entre-Córregos (MG), com a presença de olhos, cauda e região rostral. A falta de

estruturas aparentes, como coluna vertebral e estruturas internas do abdome, sugerem que o indivíduo seja um recém-eclodido e, dessa for-

ma, pertença ao estágio larval correspondente ao estágio 41. Seus correspondentes atuais estão ilustrados nas Figuras 4 e 5.

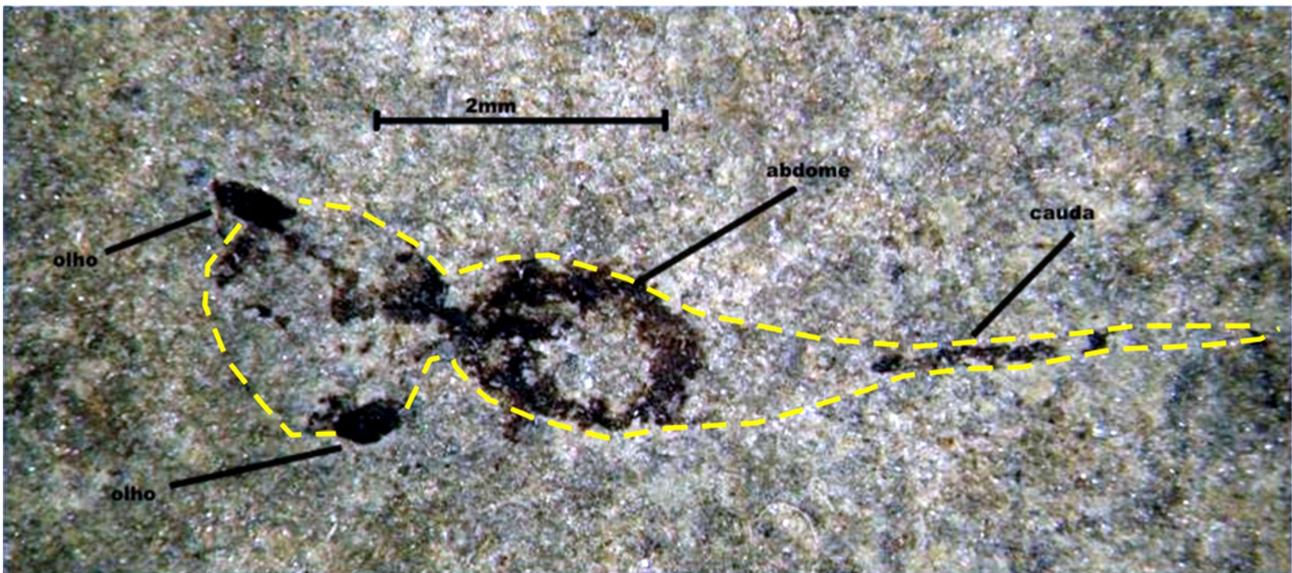


Figura 3: Foto do girino fóssil GA-28, onde é possível ver a cauda, olhos e região rostral.
Figure 3: Photo of the fossil tadpole GA-28, where you can see the tail, eyes and rostral region.

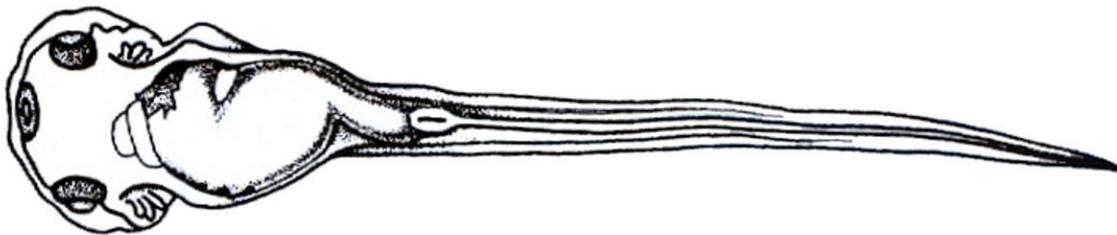


Figura 4: Esquema de um girino de *Xenopus laevis* no estágio 41 (NIEUWKOOP; FABER, 1994).
Figure 4: Schematic of a *Xenopus laevis* tadpole in stage 41 (NIEUWKOOP; FABER, 1994).

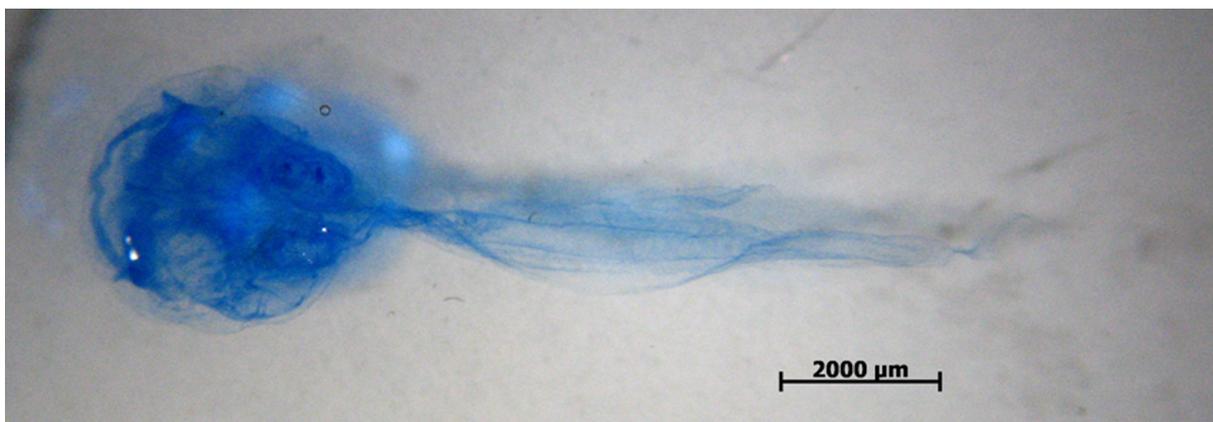


Figura 5: Girino de *Xenopus laevis* diafanizado correspondente ao estágio larval 41.
Figure 5: Tadpole *Xenopus laevis* diaphanized corresponding to the larval stage 41.

O girino fóssil apresentado na Figura 6 ilustra a presença da região rostral, olhos, região abdominal e cauda. Esse espécime também não apresenta, com exceção dos olhos, nenhuma estrutura interna mas, pelo seu tamanho e, em

comparação com os espécimes diafanizados, pode-se sugerir que o espécime pertença ao estágio larval 42.

Seus correspondentes atuais estão ilustrados nas Figuras 7 e 8.

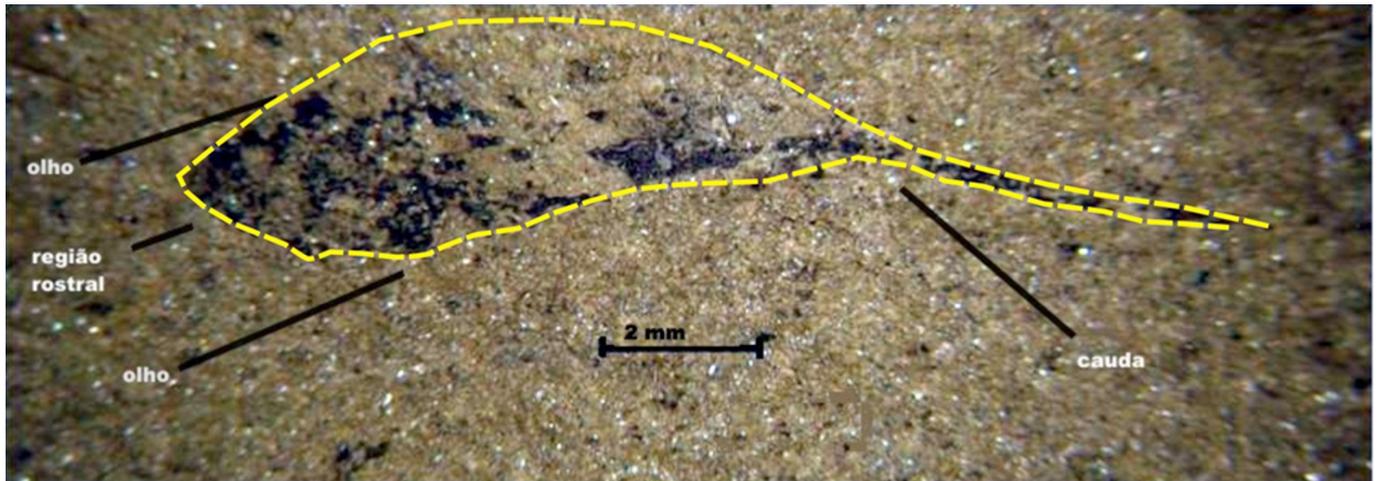


Figura 6: Foto do girino fóssil GA-12 onde é possível ver a cauda, olhos e região rostral.
Figure 6: Photo of the fossil tadpole GA-12 where you can see the tail, eyes and rostral region.

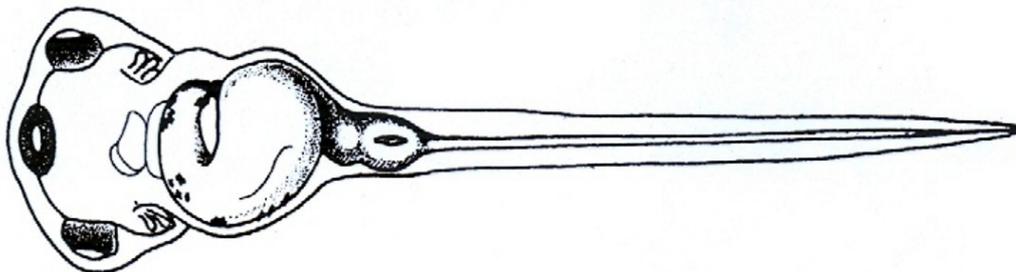


Figura 7: Esquema de um girino de *Xenopus laevis* no estágio 42 (NIEUWKOOP; FABER, 1994).
Figure 7: Schematic of a *Xenopus laevis* tadpole in stage 42 (NIEUWKOOP; FABER, 1994).

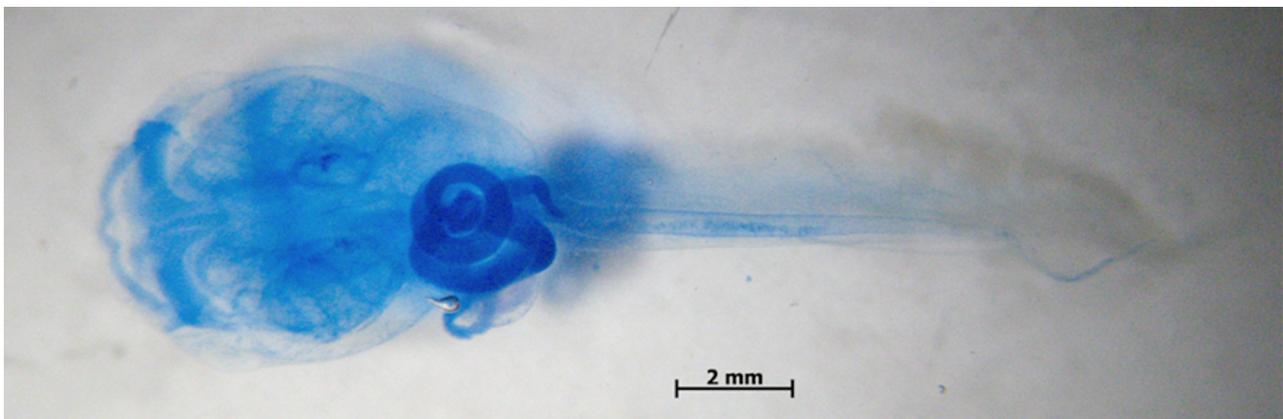


Figura 8: Girino de *Xenopus laevis* diafanizado correspondente ao estágio larval 42.
Figure 8: Tadpole *Xenopus laevis* diaphanized corresponding to the larval stage 42.

A Figura 9 representa um girino fóssil que provavelmente pertence ao estágio larval 45. É possível observar os olhos, a região abdominal

cauda parcial e algumas vértebras. Seus correspondentes atuais estão ilustrados nas Figuras 10 e 11.

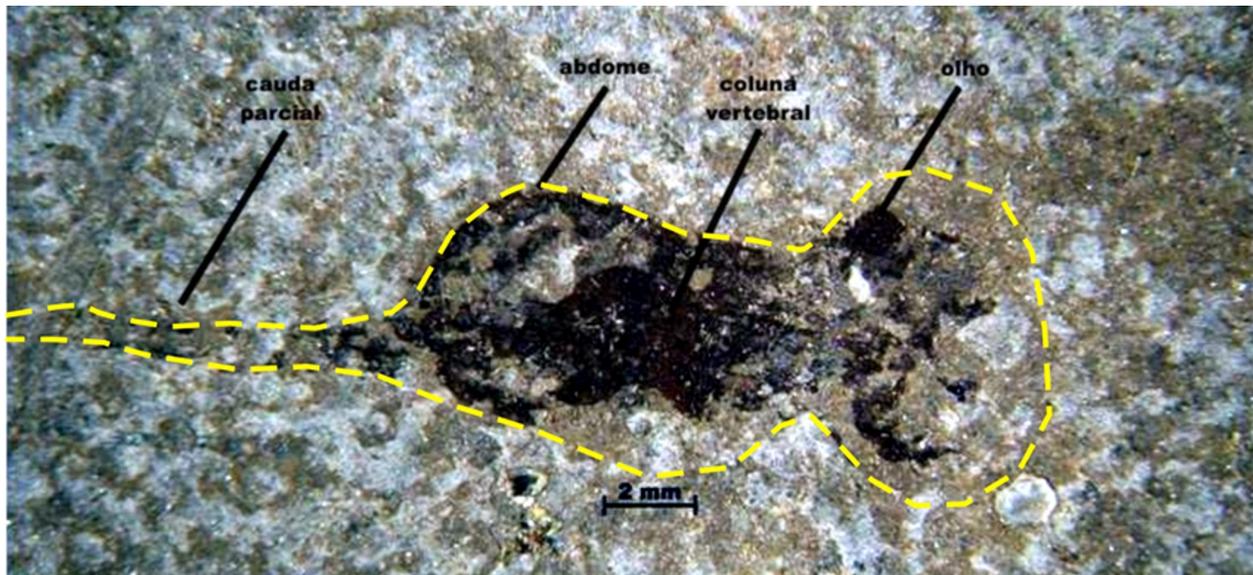


Figura 9: Foto do girino fóssil GA-16 onde é possível ver parte da cauda, os olhos, o abdome, parte da coluna vertebral e a região rostral. Esse espécime apresenta as primeiras vértebras, indicando um estágio mais avançado, possivelmente o 45.

Figure 9: Photo of the fossil tadpole GA-16 where you can see part of the tail, eyes, abdomen, spine and part of the rostral region. This specimen shows the first vertebrae, indicating a more advanced stage, possibly 45.

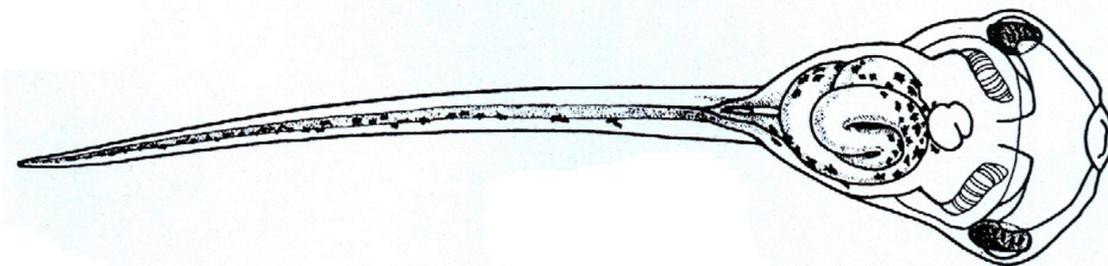


Figura 10: Esquema de um girino de *Xenopus laevis* no estágio 45 (NIEUWKOOP; FABER, 1994).

Figure 10: Schematic of a *Xenopus laevis* tadpole in stage 45 (NIEUWKOOP; FABER, 1994)

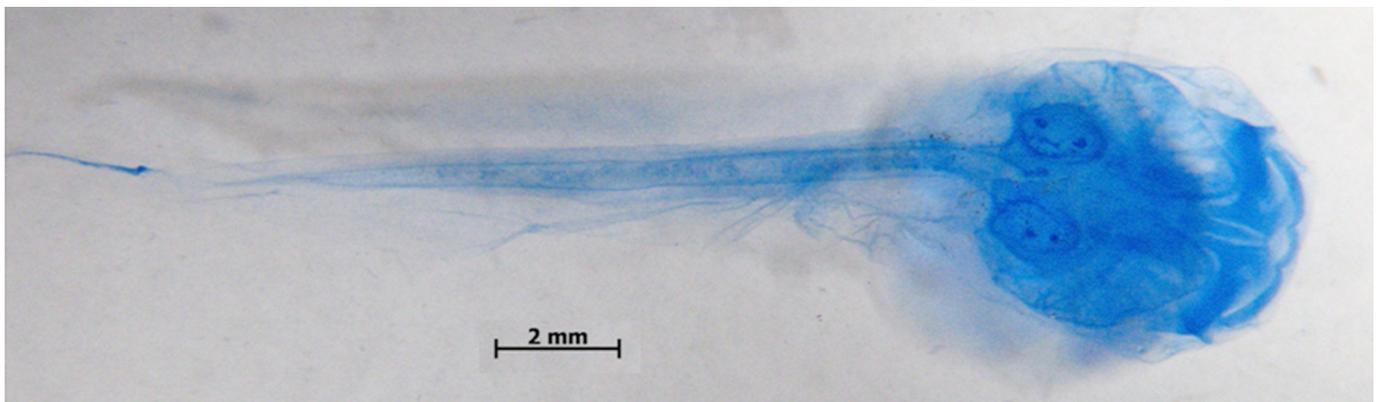


Figura 11: Girino de *Xenopus laevis* diafanizado correspondente ao estágio larval 45.

Figure 11: Tadpole *Xenopus laevis* diaphanized corresponding to the larval stage 45.

A Figura 12 ilustra um girino fóssil onde é possível ver os olhos, a cauda, a boca (região rostral), o abdome, a coluna vertebral e parte da cauda. O estado de ossificação da coluna verte-

bral indica que esse espécime deve pertencer ao estágio larval 46. Seus correspondentes atuais estão ilustrados nas Figuras 13 e 14.

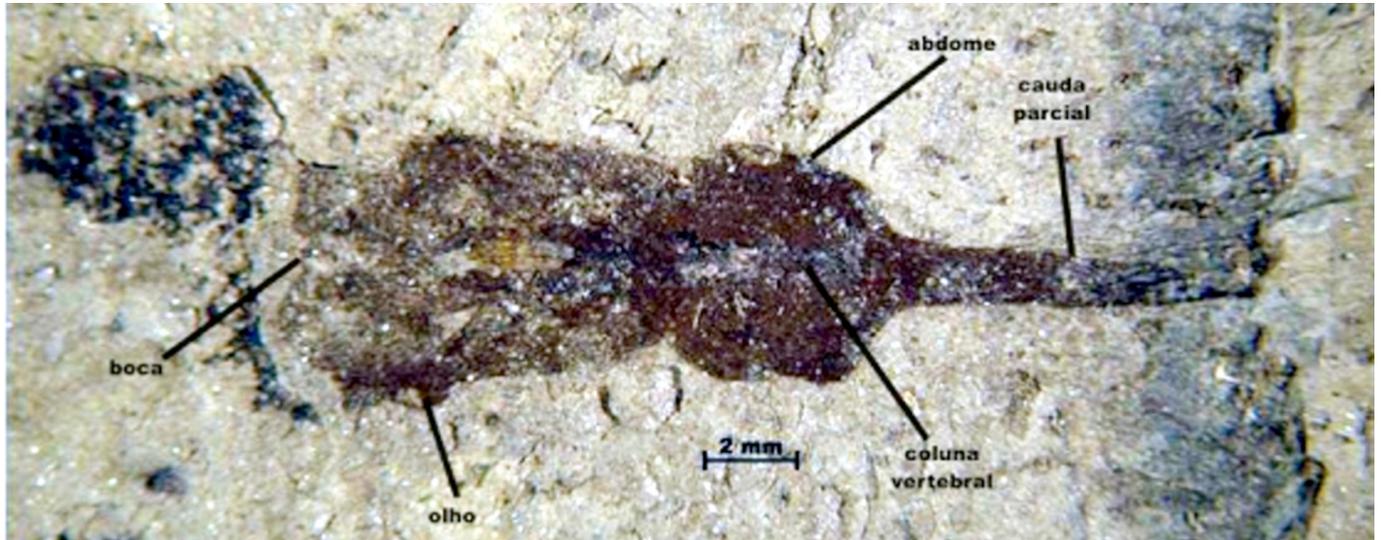


Figura 12: Foto do girino fóssil GA-07 onde é possível ver a cauda parcialmente preservada, olhos, abdome, coluna vertebral e boca. É possível verificar que a coluna vertebral está em um estágio avançado de ossificação.

Figure 12: Photo of the fossil tadpole GA-07 where you can see the partially preserved tail mouth, eyes, abdomen, and spine. You can verify that the spine is in an advanced stage of ossification.

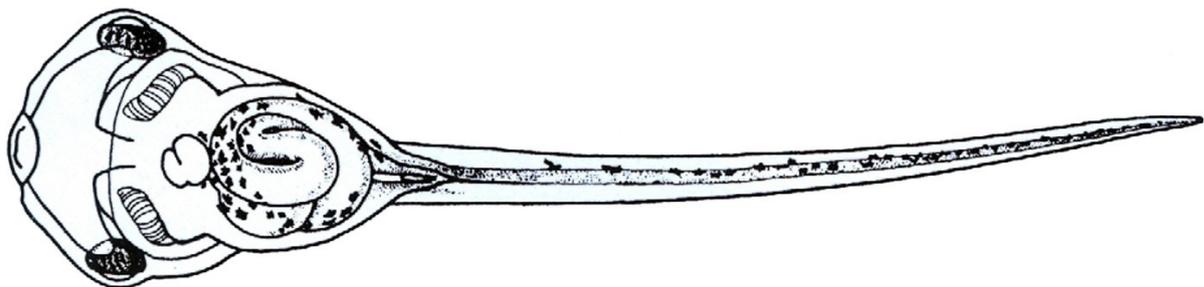


Figura 13: Esquema de um girino de *Xenopus laevis* no estágio 46 (NIEUWKOOP; FABER, 1994).

Figure 13: Schematic of *Xenopus laevis* tadpoles at stage 46 (NIEUWKOOP; FABER, 1994).

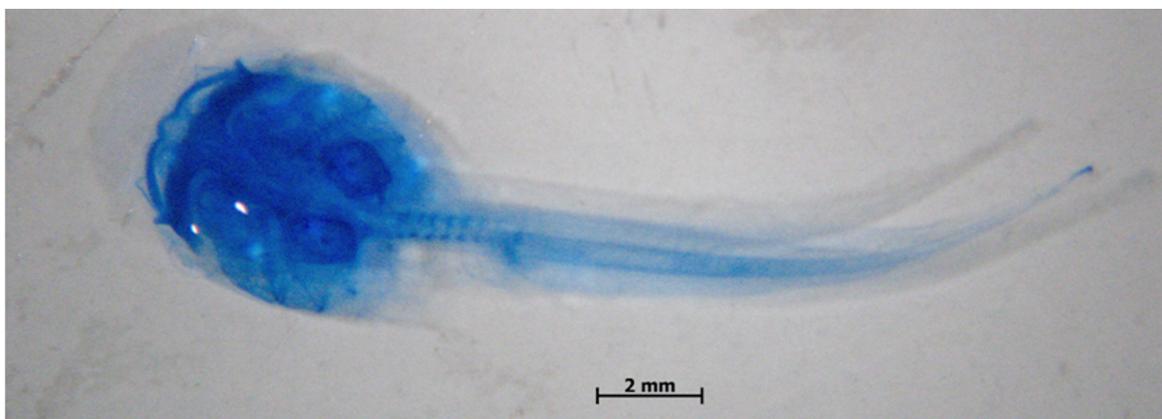


Figura 14: Girino de *Xenopus laevis* diafanizado correspondente ao estágio larval 46.

Figure 14: Tadpole *Xenopus laevis* diaphanized corresponding to the larval stage 46.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

São raros os registros de estágios larvais de anfíbios, principalmente os da Ordem Anura. Sabe-se que nos pípidos neotropicais atuais há obrigatoriamente o transporte de formas imaturas no dorso, enquanto nas formas africanas os ovos são colocados diretamente na água, sem cuidado parental (Duellman; Trueb, 1994). Dessa forma, é provável que os fósseis de girinos recém-eclodidos analisados provavelmente pertençam a uma espécie de Pipidae de um grupo que antecede a evolução desse cuidado parental ou, ainda, ser uma espécie mais próximas filogeneticamente dos gêneros africanos atuais, cujo cuidado parental é ausente. Existe ainda a possibilidade de que esses indivíduos possuísem um estágio intermediário de cuidado, transportando seus ovos no dorso até o momento da eclosão, quando então os girinos já assumiriam um comportamento livre-natante.

Para qualquer uma dessas hipóteses, são fortes as evidências de que, na espécie analisada, desde o momento da eclosão, os recém-eclodidos já perdiam o contato com os indivíduos adultos.

AGRADECIMENTO

A autora deste artigo agradece a Universidade Guarulhos pela oportunidade de desenvolver esta pesquisa por meio da Pesquisa Científica Docente.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

BÁEZ, A. M.. Redescription and relationships of *Saltenia ibanezi*, a late Cretaceous pipid frogs from northwestern Argentina. **Ameghiniana**. Argentina, v.18, n.3-4, p. 127-154. 1981

BÁEZ, A. M.. The fossil record of Pipidae. In: TINSLEY, R. C; KOBEL, H. R. (eds). The biology of *Xenopus*, Symposia of the zoological Society of London, 68. 1996. Oxford, **Proceedings...**, p.329-347, 1996.

BÁEZ, A. M. Tertiary Anurans from South American. In: HEATWOLE, H.; CARROLL R. L. (eds). **Amphibian Biology, Paleontology – The evolutionary history of amphibians**. Australia: Surrey Beaty & Sons Pty Limited. 2000. v.4, p.1388-1401.

BÁEZ, A. M; PUGENER, L. A. A new Paleogene pipid frog from northwestern Patagonia. **Journal of Vertebrate Paleontology**. Londres, v.18, n.3, p.511-524. 1998.

BÁEZ, A. M.; PUGENER, L.A. Ontogeny of a new Palaeogene pipid frog from southern South American and xenopodinomorph evolution. **Zoological Journal of the Linnean Society**, Londres: John Wiley & Sons, Inc, v.139: p. 439-476. 2003

BÁEZ, A.M.; RAGE, J.C. Pipid frogs from the Upper Cretaceous of in Beceten, Niger. **Paleontology**, Londres: John Wiley & Sons, Inc, v.41, p.669-691. 1998.

BÁEZ, A. M.; TRUEB, L. Redescription og the Paleogene *Shelania pascuali* from Patagonia and its bearing on the relationships of fossil and recent Pipoid Frogs.. **Scientific Papers**. Kansas: Natural History Museum of the University of Kansas v.4, p.1-41. 1997.

BEDANI, E.F.; HADDAD, C.F.B. Estudos preliminares de anfíbios (Anura: Pipidae) na Formação Entre-Córregos, Bacia de Aiuruoca, Terciário do estado de Minas Gerais, Brasil. **Revista Universidade Guarulhos Geociências**, Guarulhos: Universidade Guarulhos: v.6, p.35-42, 2002.

CANNATELLA, D. **Pipidae**. Disponível em < <http://www.zo.utexas.edu/research/saltenia/pipidae/pipidae/html> > 1995. Acessado em 04/03/2000.

CANNATELLA, D.C.; TRUEB, L.. Evolution of pipoid frogs: Intergeneric relationships of the aquatic frog family Pipidae (Anura). **Zoological**

- Journal of the Linnean Society**, Londres: John Wiley & Sons, Inc, v.94, p.1-38. 1988
- CASAMIQUELA, R.M. Datos preliminares sobre un Pipoideo fosil de Patagonia. Congreso Sudamericano de Zoología, 1. 1960. La Plata, **Actas y Trabajos...**, p. 17-22. 1960.
- CASAMIQUELA, R. M.. Un Pipoideo fosil del Patagonia. **Revista del Museu de la Plata. (Nueva Serie)**. La Plata, v.4, n.22: p.91-123, 1961
- CASAMIQUELA, R. M.. Nuevos Ejemplares de *Shelania pascuali* (Anura, Pipoidea) del Eoterciario de La Patagonia. **Ameghiniana**. Argentina, v.4, p.41-51. 1965
- DUELLMAN, W.E.; TRUEB, L. **Biology of Amphibians**. Baltimore: The Johns Hopkins University Press, Baltimore and London, 1994. 670p.
- ELEPFANDT, A. Sensory perception and the lateral line system in the clawed frog, *Xenopus*. In: TINSLEY, R. C.; KOBEL, H.R. (Ed.) **The Biology of Xenopus**. Oxford: Clarendon Press, 1996, p. 97–120.
- ESTES, R.. *Xenopus* from the Paleocene of Brazil and its zoogeographic importance. **Nature**. v.254, p.48-40. 1975a
- ESTES, R. Fossil *Xenopus* from the Paleocene of South America and zoogeography of pipid frogs. **Herpetologica**, v.31, p.263-278. 1975b.
- FROST, D. R. **Amphibian Species of the World: an Online Reference**. Version 5.6. Disponível em: <<http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>> American Museum of Natural History, New York, USA. 2013.
- HENRICI, A. C.; BÁEZ, A. M. First occurrence of *Xenopus* (Anura: Pipidae) on the Arabian Peninsula: A new species from Upper Oligocene of Yemen. **Journal of Paleontology**, v.75, n.4, p.870-882. 2001.
- NEVO, E. Pipid frogs from the early Cretaceous of Israel and pipid evolution. **Bulletim Museum of Comparative Zoology Harvard University**, v.136, p.255-318. 1968.
- NIEUWKOOP, P.D.; FABER, J. **Normal Table of Xenopus laevis (Daudin)**. New York: Garland Publishing Inc. 1994. 252p.
- ROČEK, Z. Larval development in Oligocene palaeobatrachid frogs. **Acta Palaeontologica Polonica**. v.48, n.4, p.595–607. 2003.
- ROČEK, Z.; VAN DIJK, E. Patterns of larval development in Cretaceous pipid frogs. **Acta Palaeontologica Polonica**, v.51, n.1, p.111–126, 2006.
- SANTOS, M. **Serra da Mantiqueira e Planalto do Alto Rio Grande: A Bacia Terciária de Aiuruoca e Evolução Morfotectônica**. 1999. Rio Claro, 2v. 134p Tese (Doutorado) - Instituto de Geociências e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista – IGCE- UNESP, Rio Claro, 1999.
- TAYLOR, W.; VANDIKE, G.C. Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. **Cybium**, v.9, n.2, p.107-119. 1985.
- TRUEB, L.; ROSS, C.F.; SMITH, R.. A new pipid anuran from the Late Cretaceous of South Africa. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v.25, n.3, p. 533-547. 2005