Universidade de São Paulo
Instituto de Biociências
Departamento de Zoologia

Sarah Tházia Viana de Figueirêdo

Revisão taxonômica e morfológica da família

Squalidae Blainville, 1816

(Elasmobranchii: Chondrichthyes: Squaliformes)

Taxonomic and morphological revision of the Family Squalidae
Blainville, 1816 (Elasmobranchii: Chondrichthyes: Squaliformes)

Aluna: Sarah Tházia Viana de Figueirêdo

Orientador: Prof. Dr. Marcelo Rodrigues de Carvalho

São Paulo

2016

Sarah Tházia Viana de Figueirêdo

Revisão taxonômica e morfológica da família

Squalidae Blainville, 1816

(Elasmobranchii: Chondrichthyes: Squaliformes)

Taxonomic and morphological revision of the Family Squalidae
Blainville, 1816 (Elasmobranchii: Chondrichthyes: Squaliformes)

Tese apresentada ao Instituto de
Biociências da Universidade de São Paulo,
para a obtenção de Título de Doutor em
Zoologia, na Área de Ciências Biológicas.
Orientador: Prof. Dr. Marcelo Rodrigues
de Carvalho

São Paulo

2016

Ficha Catalográfica

Viana, Sarah T. de F.

Revisão taxonômica e morfológica da família Squalidae Blainville, 1816 (Elasmobranchii: Squaliformes: Squalidae). Sarah Tházia Viana de Figueiredo; orientador Dr. Marcelo Rodrigues de Carvalho. 2016.
666 páginas.

Tese (Doutorado) - Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Zoologia. 2016.

1. Taxonomia 2. *Squalus* 3. *Cirrhigaleus*

I. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Zoologia.

Comissão Julgadora

Prof. Dr.

Prof. Dr.

Prof. Dr.

Prof. Dr.

Prof. Dr. Marcelo Rodrigues de Carvalho

Dedicatória

Ao mar.

Agradecimentos

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pelas bolsas e auxílios financeiros concedidos para o projeto de Doutorado, além das Bolsas de Estágio de Pesquisa no Exterior para viagens internacionais e importantes para a realização do estudo.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa concedida durante os dois primeiros meses de projeto de Doutorado.

À Coordenação do Curso de Pós-Graduação em Zoologia do IBUSP e seus funcionários, especialmente Erika e Lilian, pelas informações e ajuda com os processos administrativos relacionados ao curso.

Ao meu orientador, Prof. Dr. Marcelo R. de Carvalho, por apoiar a continuidade deste projeto iniciado no Mestrado, empréstimos de literatura e contribuições acadêmicas.

Aos professores, funcionários e técnicos do Departamento de Zoologia pelas contribuições na minha formação acadêmica como pesquisadora e docente. Agradecimentos especiais ao Ênio e Phillip pela ajuda durante as inúmeras sessões de microscopia no IBUSP.

Aos curadores e funcionários dos museus e coleções ictiológicas visitadas durante o estudo, em especial SAIAB, NHM (Londres), AMS, CSIRO, NSMT, CAS, ZMH e UERJ pela oportunidade de trabalhar nestes museus exemplares e por toda ajuda com a aquisição de material e dados. Agradeço especialmente ao curador Ofer Gon (SAIAB) pelas sugestões essenciais para o desenvolvimento desta tese e ajuda durante várias visitas. Ao AMS, pela prêmio Geddes Visiting Museum concedido para visita aos museus da Austrália.

Às minhas queridas Maditaba e Sally da Margaret Smith Library (SAIAB) por toda ajuda com busca de literatura rara e essencial para a elaboração da tese.

Aos colegas e membros de laboratório de Ictiologia do IBUSP, em especial para Thiago, João Paulo, Renan e Leandro, pelas conversas da tarde e longos almoços no bandeirão, pelas sugestões acadêmicas e ajuda dentro do laboratório. À Prof. Dr. Mônica T. Piza Ragazzo, em especial, pelo apoio, conselhos e empréstimos de literatura.

Ao meu namorado, Mark, pelo amor, atenção e suporte desde o começo. Agradeço também pela dedicação excepcional as ilustrações da tese e ajuda com mapas e leitura dos manuscritos, além de coleta de material para a tese.

À minha família, em especial aos meus pais, Ana e Antônio, minhas irmãs, Gretha e Camila, e meu cunhado, Márcio, pelo apoio incondicional durante os anos de pesquisa. Às minhas primas, Raquel e Iris, pelo carinho de casa e pelo café-de-cabra-macho servido em todas as manhãs de Sampa. Obrigada por tudo! Amo todos vocês!

Índice

1 Introdução geral.....	01
2 Objetivos.....	09
3 Materiais e Métodos.....	10
4	Referências
bibliográficas.....	17
5 Capítulo 1 – Comparative skeletal anatomy of species of Squalidae Blainville, 1816 with comments on the Systematics of the family.....	21
Neurocranium.....	29
Pectoral apparatus.....	49
Pelvic apparatus.....	55
Cartilages of the clasper.....	61
Discussion.....	69
Literature cited.....	85
Tables.....	89
Figures.....	98
6 Capítulo 2 – Taxonomic and morphological revision of the genus <i>Squalus</i> Linnaeus, 1758.....	144
<i>Squalus</i>	150
<i>Flakeus</i>	197
Discussion.....	448
Literature cited.....	457
Tables.....	466
Figures.....	514

7 Capítulo 3 – Taxonomic and morphological revision of the genus <i>Cirrhigaleus</i>	
Tanaka, 1912 highlights new interpretations regarding its taxonomic position	
within Squaliformes.....	602
<i>Cirrhigaleus</i>	607
Discussion.....	639
Literature cited.....	644
Tables.....	647
Figures.....	652
8 Conclusões gerais.....	662
9 RESUMO.....	665
10 ABSTRACT.....	666
Apêndice A.....	667

Introdução geral

Os tubarões da ordem Squaliformes são caracterizados por corpo cilíndrico e fusiforme, presença de espinhos dorsais situados anteriormente à pelo menos uma das nadadeiras dorsais, com ou sem sulcos laterais, e nadadeira anal ausente (Bigelow & Schroeder, 1948). Geralmente, apresentam distribuição circumglobal (e.g. *Etmopterus bigelowi* Shirai & Tachikawa, 1993), sendo encontrados desde regiões tropicais e temperadas bem como em regiões polares, localidade esta exclusiva de algumas espécies da ordem [e.g. *Somniosus microcephalus* (Bloch & Schneider, 1801)] (Compagno *et al.*, 2005; Ebert *et al.*, 2013). Exploram também ambientes marinhos rasos ou de grande profundidade, além de ambientes estuarinos (Ebert *et al.*, 2013).

Esta ordem é constituída por seis famílias e 130 espécies atuais (Ebert *et al.*, 2013) cujo monofiletismo é sustentado por quatro caracteres homoplásticos (Shirai, 1992; Carvalho, 1996): presença de fenestra subnasal; esqueleto das nadadeiras dorsais composto por cartilagem basal e espinho; dentes semelhantes em ambas as maxilas, sobrepostos uns aos outros e lineares; músculo *hyoideus dorsalis* parcialmente inserido na cartilagem hiomandibular e parte no palatoquadrado. Estudos recentes relatam sobre a grande diversidade de Squaliformes, constituindo o segundo grupo mais diverso entre os Chondrichthyes atuais (Compagno *et al.*, 2005; Ebert *et al.*, 2013) e cujo 1/3 das espécies foram descritas nos últimos 20 anos (e.g. Last *et al.*, 2007; Last & Stevens, 2009).

A família Squalidae Blainville, 1816 abrange dois gêneros, *Squalus* Linnaeus, 1758 (gênero-tipo) e *Cirrhigaleus* Tanaka, 1912, que compartilham caracteres como presença de duas nadadeiras dorsais precedidas por espinho sem sulco lateral, ausência de entalhe

subterminal na nadadeira caudal, e dentes monocuspidados e oblíquos, semelhantes em ambas as maxilas (Bigelow & Schroeder, 1957)¹. O gênero *Squalus* pode ser distinto de *Cirrhigaleus* segundo a margem anterior da narina curta e não alongada como barbilhões, e sulco pré-caudal superior evidente (Bass *et al.*, 1976). Desde Garman (1913), a diversidade de Squalidae aumentou consideravelmente de apenas duas para quase trinta espécies válidas, sendo *Squalus* o grupo com mais da metade das espécies descritas nos últimos oito anos (e.g. Last *et al.*, 2007) e o segundo gênero mais diverso entre os Squaliformes, atrás apenas de *Etmopterus*.

Atualmente, são reconhecidas 26 espécies válidas de *Squalus*² (Last *et al.*, 2007; Ebert *et al.*, 2013), popularmente conhecidas como cações-bagre: *Squalus acanthias* Linnaeus, 1758 (espécie-tipo); *S. blainvillei* (Risso, 1826); *S. suckleyi* (Girard, 1854); *S. megalops* (Macleay, 1881); *S. mitsukurii* Jordan & Snyder (1903); *S. japonicus* Ishikawa, 1908; *S. brevirostris* Tanaka, 1912; *S. griffini* Phillipps, 1931; *S. montalbani* Whitley, 1931; *S. cubensis* Howell-Rivero, 1936; *S. melanurus* Fourmanoir & Rivaton, 1979; *S. rancureli* Fourmanoir & Rivaton, 1979; e mais 14 espécies recentemente descritas dos Oceanos Índico e Pacífico Sul (Baranes, 2003; Last *et al.*, 2007; White & Iglésias, 2011). De maneira geral, as espécies de *Squalus* estão distribuídas entre taludes continentais, planícies insulares e montes submarinos dos oceanos Atlântico, Pacífico e Índico, abrangendo águas boreais e temperadas frias onde se encontram próximos a costa bem como águas tropicais, estando mais afastados (Compagno, 1984; Compagno *et al.*, 2005).

O gênero *Cirrhigaleus* é um grupo menos diverso com apenas três espécies válidas de distribuição geográfica mais restrita nos oceanos Pacífico Ocidental, Atlântico Sul e Índico, habitando plataformas médio-continentais (Ebert *et al.*, 2013): *Cirrhigaleus barbifer* Tanaka,

¹ Informações de Squalidae retiradas da literatura. Consultar Capítulo 2 para classificação e caracterização morfológica pós-estudo.

² Espécies válidas anteriores a análise do presente estudo.

1912 (espécie-tipo); *C. asper* (Merrett, 1973); *C. australis* White, Last & Stevens, 2007. Apesar da família ser tratada como um grupo monofilético (Shirai, 1992; Naylor *et al.*, 2012b), a correta aplicação das espécies nominais e caracterização morfológica precisa das espécies válidas de cada gênero necessitam detalhada investigação.

História taxonômica e sistemática da família Squalidae

O início da história sobre a taxonomia de Squalidae data de épocas bem anteriores ao da classificação dos animais e plantas proposto por Linnaeus. Em *História dos Animais*, escrito pelo filósofo grego Aristóteles (350B.C.), o conhecimento acerca da diversidade e morfologia dos animais foi abordado com tenacidade, representando também a primeira tentativa de classificação do Reino Animal (Aristotle *et al.*, 1878). Alguns grupos de peixes cartilaginosos (“*selache*”) haviam sido classificados e muitos já haviam recebido um nome na Época Antiga, mesmo que ainda não-binomial (e.g. *Squalus acanthias*; *Squalus galeus*; *Squalus zygaena*; *Squalus squatina*; *Squalus stellaris*; *Raja batus*, *Raja torpedo*). A família Squalidae, assim, foi representada nesta obra como um grupo específico de tubarões (“*acanthias*”).

Peter Artedi, o pai da Ictiologia, iniciou a categorização taxonômica dos grupos de peixes que apenas foi publicada em sua obra póstuma, *Genera Piscium* (Artedi, 1738). Nesta obra, o gênero *Squalus* incluía todos as espécies de tubarões viventes enquanto *Raja* compreendia o gênero das espécies de raias. Carolus von Linnaeus, então aprendiz de Artedi, aperfeiçoou este sistema de classificação em categorias taxonômicas e elaborou a padronização da formação de nomes científicos através da nomenclatura binomial em latim, publicado oficialmente em *Systema Naturae* (1758). Linnaeus (1735, 1758) seguiu a mesma classificação em gêneros abordada por Artedi para raias e tubarões, incluindo desta vez as

quimeras em um terceiro gênero, o *Chimaera*. *Squalus acanthias* Linnaeus, 1758, então, foi a primeira espécie de tubarão descrita segundo este novo sistema de classificação zoológica.

O aumento do conhecimento da diversidade de peixes elasmobrânquios nos séculos XIX e XX com a descrição de novos representantes do grupo permitiu aperfeiçoar ainda mais a organização das espécies em categorias taxonômicas superiores (e.g. Rafinesque, 1810; Blainville, 1816; Müller & Henle, 1841; Garman, 1913). O nome *Squalus*, assim, foi elevado a categoria de família (Blainville, 1816), incorporando outros gêneros de tubarões squalóides ou não (e.g. *Squatina*, *Scyliorhinus*, *Echinorhinus*) (Blainville, 1816). Até antes da institucionalização do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN) em 1931, porém, muitas espécies foram descritas sem a preocupação de obedecer prioridades de nomenclatura, regras de classificação e apresentação de sinonímias, sendo muitas vezes uma mesma espécie descrita sobre diferentes nomes por diferentes autores (e.g. *Squalus acanthias* e seus sinônimos). Existe um total de mais de 60 espécies nominais disponíveis dentro de Squalidae cujas descrições originais em sua maioria são bastante curta e pouco informativas. Identificações equivocadas na literatura e a perda do holótipo ou outros tipos primários de espécies nominais constituem empecilhos secundários para Squalidae, contribuindo para a aplicação desenfreada de sinônimos até hoje.

A complexidade taxonômica da família foi potencializada devido a alta sobreposição de caracteres morfológicos entre as espécies de *Squalus* já que a identificação das mesmas se dá muitas vezes através de caracteres limitados e insuficientemente consistentes como contagem de vértebras e certas medidas corporais (Last *et al.*, 2007). As espécies de *Squalus* estão divididas em três complexos ou “grupos de espécies” de acordo com a similaridade morfológica, podendo ou não representar grupos monofiléticos: grupo *S. acanthias*, grupo *S. megalops* e grupo *S. mitsukurii* (Bigelow & Schroeder, 1948, 1957). Estudos taxonômicos regionais e/ou globais sobre o gênero ainda seguem esta divisão em complexos ou “grupos de

espécies”, refletindo claramente a dificuldade em se atribuir caracteres morfológicos eficientes para a identificação correta das espécies do grupo (e.g. Compagno *et al.*, 2005; Ebert *et al.*, 2010; Gomes *et al.*, 2010).

Os grupos de espécies de *Squalus* são assim caracterizados (Bigelow & Schroeder, 1948, 1957; Garrick, 1960; Bass *et al.*, 1976; Muñoz-Chápuli & Ramos, 1986; Compagno *et al.*, 2005; Figueirêdo, 2011):

- Grupo *Squalus acanthias*: margem anterior da narina unilobada (simples); espinho da primeira nadadeira dorsal posterior a linha horizontal traçada a partir da ponta livre da nadadeira peitoral; nadadeira peitoral com ápice arredondado e margem posterior suavemente côncava; denticulos dérmicos tricuspidados; origem das nadadeiras pélvicas atinge metade da distância entre as nadadeiras dorsais; manchas brancas evidente dorsalmente no tronco mais nítidas nos indivíduos jovens que adultos. Apenas duas espécies válidas, *S. acanthias* e *S. suckleyi* são atribuídas a este grupo.

- Grupo *Squalus megalops*: espinho da primeira nadadeira dorsal anterior à linha horizontal traçada na ponta livre da nadadeira peitoral; margem anterior da narina bilobada; focinho curto; nadadeira peitoral com ponta livre pontiaguda e margem posterior evidentemente côncava; origem das nadadeiras pélvicas mais próximo da primeira nadadeira dorsal do que da segunda nadadeira dorsal; denticulos dérmicos unicuspidados e lanceolados; margem posterior da nadadeira caudal com borda uniformemente branca. O grupo inclui seis espécies válidas, entre elas, *S. brevirostris*, *S. cubensis*, *S. bucephalus* Last, Séret & Pogonoski, 2007, *S. raoulensis* Duffy & Last, 2007, *S. crassispinus* Last, Edmunds & Yearsley, 2007 e *S. megalops*, sendo esta última considerada um complexo de espécies. Mais recentemente, o grupo foi subdividido para agrupar espécies que compartilham as seguintes características (Last *et al.*, 2007): espinhos dorsais bastante espessos; nadadeiras dorsais verticais e extremamente altas; denticulos dérmicos tricuspidados. Este subgrupo é chamado

“highfin *megalops* group” (ou grupo *megalops* de nadadeiras altas) e abrange quatro espécies: *S. albifrons* Last, White & Stevens, 2007, *S. altipinnis* Last, White & Stevens, 2007, *S. notocaudatus* Last, White & Stevens, 2007, *S. formosus* White & Iglésias, 2011.

- Grupo *Squalus mitsukurii*: nadadeira peitoral com ponta livre arredondada e margem posterior quase reta; origem das nadadeiras pélvicas mais próxima da primeira nadadeira dorsal do que da segunda nadadeira dorsal; dentículos dérmicos tricuspídeos; maior número de vértebras totais; barra caudal escura evidente na margem posterior da nadadeira caudal. As espécies deste grupo compartilham com as espécies do grupo *S. megalops* a posição do primeiro espinho dorsal em relação a nadadeira peitoral e o formato da margem anterior da narina. Estão incluídas oito espécies válidas no grupo: *S. mitsukurii*, *S. blainvillei*, *S. griffini*, *S. montalbani*, *S. grahami* White, Last & Stevens, 2007, *S. chloroculus* Last, White & Motomura, 2007, *S. lalannei* Baranes, 2003, *S. edmundsi* White, Last & Stevens, 2007. Last *et al.* (2007) também subdividiu este grupo para agrupar apenas quatro espécies que compartilham focinho conspicuamente alongado, denominando-o grupo *S. japonicus*: *S. japonicus*, *S. melanurus*, *S. rancureli*, *S. nasutus* Last, Marshall & White, 2007.

Squalus hemipinnis White, Last & Yearsley, 2007 é a única³ espécie do gênero que evidentemente não se encaixa em um grupo de espécies particular, pois apresenta características tanto do grupo *S. megalops* quanto do grupo *S. mitsukurii* (White *et al.*, 2007a).

Similaridades morfológicas também são encontradas entre espécies de *Cirrhigaleus* e *Squalus*, contribuindo para a complexidade taxonômica da família. Bigelow & Schroeder (1948, 1957), seguidos por Garrick & Paul (1971), reconheceram *Cirrhigaleus* como um gênero válido e distinto, distinguindo-o pela presença de barbilhões nasais evidentes e da ausência de sulco pré-caudal. A espécie nominal “*asper*” foi inserida no gênero *Squalus* por

³ Consultar Capítulo 2 para novas interpretações pós-análise quanto a separação em “grupos de espécies”.

compartilharem características como dentição, número de vértebras e formato de dentículos dérmicos sem fazer, contudo, análises comparativas com *Cirrhigaleus* (Merrett, 1973). Bass *et al.* (1976) também reconheceram semelhanças entre *C. barbifer* do Japão e a espécie do oceano Índico, incorporando *C. barbifer* dentro do gênero *Squalus*, estabelecendo, assim, um quarto novo grupo de espécies, o grupo *S. asper-S. barbifer*. Este grupo de espécies é caracterizado por (Bass *et al.*, 1976): ausência de sulco pré-caudal superior (ou fracamente evidente em alguns espécimes); margem anterior da narina com conspícuo lobo, sendo este largo na base ou bastante alongado desde a margem interna da narina a ponta interna do lobo; segunda nadadeira dorsal de comprimento similar a primeira nadadeira dorsal; dentículos dérmicos alongados; cabeça e focinho relativamente curtos e pontiagudos. Shirai (1992) e White *et al.* (2007b) depois afirmaram que os representantes do grupo *S. asper-S. barbifer* devem ser atribuídos ao gênero *Cirrhigaleus*.

Estudos mais recentes retomaram a discussão sobre a validade e caracterização morfológica das espécies de *Cirrhigaleus*. White *et al.* (2007b) apresentaram diferenças morfológicas e moleculares entre *C. australis* e espécies congêneres. Os autores ainda constataram que espécimes co-específicos de *C. barbifer* da Indonésia e do Japão apresentam grandes variações morfológicas, indicando a necessidade de uma investigação mais detalhada sobre as espécies do gênero ocorrentes na região. Figueirêdo (2011) constatou similaridades na morfologia externa e esquelética entre *C. asper* e espécies de *Squalus* do Oceano Atlântico Sul Ocidental, reforçando a necessidade em investigar com detalhe a correta alocação genérica desta espécie. Kempster *et al.* (2013) confirmou a ocorrência de espécimes de *C. barbifer* ainda na Austrália Ocidental e a separou de *C. australis* segundo diferenças do gene CO1 e poucos caracteres morfológicos.

Vários estudos sobre a filogenia de elasmobrânquios de altas categorias taxonômicas comprovaram o monofiletismo da família Squalidae através de caracteres morfológicos (e.g.

Shirai, 1992, 1996; Carvalho, 1996) e/ou moleculares (Naylor *et al.*, 2012a,b). Shirai (1992, 1996) suporta esta hipótese apenas através de dois caracteres: dentes superiores imbricados que formam uma superfície cortante contínua (carácter 69); homodontia dignática (carácter 70).

As relações filogenéticas internas de Squalidae, contudo, ainda são intensamente discutidas na literatura. Shirai (1992) suportou o monofiletismo de *Cirrhigaleus* com base na presença de barbilhão nasal mais ou menos desenvolvido e innervado pelo nervo facial bucofaringeano. O autor constatou ainda que a presença de processos supraethmoidais no neurocrânio e do sulco pré-caudal superior evidente são caracteres exclusivos de *Squalus*. Todavia, segundo Gomes (*pers. comm.*) espécimes de *C. asper* do oceano Atlântico Sul Ocidental não apresentam a innervação no barbilhão nasal e Ramos (2009) constatou ainda a presença dos processos supraethmoidais nestes exemplares. Figueirêdo (2011) também verificou a ausência dos processos supraethmoidais em *Squalus* sp. da mesma região, sugerindo, assim, a necessidade de rever os caracteres utilizados para sustentar o monofiletismo dos gêneros da família.

Naylor *et al.* (2012b) através de análises do gene mitocondrial NADH2 afirmou que *Squalus* somente é monofilético se as espécies *C. asper* e *C. australis* forem realocadas genericamente. Outras análises moleculares baseadas no gene COI para fins de identificação (e.g. Ward *et al.*, 2005, 2007; Ebert *et al.*, 2010; Naylor *et al.*, 2012a) também refletiram a complexidade sistemática dentro de Squalidae. Espécies válidas antes consideradas de ampla distribuição geográfica (e.g. *S. mitsukurii*, *S. megalops* e *S. acanthias*) apresentaram inúmeros clados individuais nestas análises, suportando a separação e o reconhecimento de pelo menos mais de uma espécie, nova ou não para a Ciência. Last *et al.* (2007), Ebert *et al.* (2010), e White & Iglésias (2011) são exemplos de trabalhos que reviram o *status* taxonômico destas espécies nominais em diferentes regiões após as análises moleculares. A maioria das espécies

atuais de *Squalus* e *Cirrhigaleus* são consideradas monofiléticas baseados apenas em caracteres moleculares, porém estudos sobre filogenia com base em caracteres morfológicos e/ou combinados ainda não foram elaborados.

Objetivos

O presente estudo teve como objetivos:

1. Realizar uma revisão taxonômica da família Squalidae através de um estudo morfológico comparativo minucioso das espécies dos gêneros *Squalus* e *Cirrhigaleus*, delimitando as espécies válidas mundialmente e acertando a nomenclatura das espécies reconhecidas. Sinonímias completas para cada espécie são propostas aqui, além da descrição morfológica de novos representantes da família descobertos durante o estudo;
2. Investigar detalhadamente a morfologia externa e interna (esquelética) das espécies válidas, incluindo aspectos morfométricos e merísticos;
3. Fornecer subsídios morfológicos relevantes para a aplicação futura em estudos filogenéticos internos da família Squalidae.

Referências bibliográficas

- Aristotle, Cresswell, R. Schneider, J.G. (1878) *Aristotle's History of animals in ten books*. William Clowes and Sons, London, 348 pp.
- Artedi, P. (1738) *Genera Piscium. In quibus systema totum ichthyologiae proponitur cum classibus, ordinibus, generum characteribus, specierum differentiis, observationibus plurimis. Speciebus 242 ad Genera 52. Ichthyologiae pars III. Lugduni Batavorum, Apud Conradum Wishoff, 723 pp.*
- Baranes, A. (2003) Sharks from the Amirantes Islands, Seychelles, with a description of two new species of squaloids from the deep sea. *Israel Journal of Zoology*, 49, 33–65.
- Bass, A.J., D'Aubrey, J.D. & Kistnasamy, N. (1976) Sharks of the east coast of southern Africa. VI The families Oxynotidae, Squalidae, Dalatiidae and Echinorhinidae. *Investigational Report*, 45, Oceanographic Research Institute, Durban, 1–103.
- Bigelow, H.B. & Schroeder, W.C. (1948) Sharks. In: J.Tee-Van *et al.* (Eds.), *Fishes of the Western North Atlantic. Part I*. Memoir Sears Foundation for Marine Research, Yale University, New Haven, pp. 1–576.
- Bigelow, H.B. & Schroeder, W.C. (1957) A study of the sharks of the suborder Squaloidea. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College in Cambridge*, 117 (1), 1–150.
- Blainville, H. (1816) Prodrome d'une nouvelle distribution systématique du règne animal. *Bulletin de la Société Philomathique de Paris*, 8, 105–112.
- Cappetta, H. (1987) Chondrichthyes II. Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii. In: Schultze, H.P. (Ed.), *Handbook of Paleoichthyology. Vol. 3B*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, pp. 1–193.
- Carvalho, M.R. de (1996) High-level Elasmobranch Phylogeny, Basal Squaleans, and Paraphyly. In: Stiassny, M.L. J.; Parenti, L.R. & Johnson, G.D. (Eds.), *Interrelationships of fishes*. Academic Press Inc., San Diego, pp. 35–62.
- Compagno, L.J.V. (1984) *FAO Species Catalogue. Vo. 4. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Part 1. Hexanchiformes to Lamniformes*. FAO Fisheries Synopsis, Rome, 4 (125), 249 pp.
- Compagno, L.J.V. (1988) *Sharks of the Order Carcharhiniformes*. Princeton University Press, Princeton, 486 pp.

- Compagno, L.J.V., Dando, M. & Fowler, S. (2005) *Sharks of the World – Princeton Field Guides*. Harper Collins Publishers Ltd., London, 368 pp.
- Deynat, P.P. & Séret, B. (1996) Le revêtement cutané des raies (Chondrichthyes, Elasmobranchii, Batoidea). I: Morphologie et arrangement des denticules cutanés. *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie*, 17, 65–83.
- Dingerkus, G. & Uhler, L.D. (1977) Enzyme clearing of alcian blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. *Stain Technology*, 52 (4), 229–232.
- Ebert, D.A., Fowler, S. & Compagno, L.J.V. (2013) *Sharks of the World: A Fully Illustrated Guide*. Wild Nature Press, London, 528 pp.
- Ebert, D.A., White, W.T., Goldmann, K.J., Compagno, L.J.V., Daly-Engel, T.S. & Ward, R.D. (2010) Resurrection and redescrptions of *Squalus suckleyi* (Girard, 1854) from the North Pacific, with comments on the *Squalus acanthias* subgroup (Squaliformes: Squalidae). *Zootaxa*, 2612, 22–40.
- Figueirêdo, S.T.V. (2011) Revisão taxonômica e morfológica do gênero *Squalus* Linnaeus, 1758 do oceano Atlântico Sul Ocidental (Chondrichthyes: Squaliformes: Squalidae). Unpublished MSc Thesis. Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 348 pp.
- Garman, S. (1913) *The Plagiostoma (sharks, skates and rays)*. Memoirs of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College, 36, Cambridge, 515 pp.
- Garrick, J.A.F. (1960) Studies on New Zealand Elasmobranchii. Part XII. The species of *Squalus* from New Zealand and Australia; and a general account and key to the New Zealand Squaloidea. *Transactions of the Royal Society of the New Zealand*, 88 (3), 519–557.
- Garrick, J.A.F. & Paul, L.J. (1971) *Cirrhigaleus barbifer* (Fam. Squalidae), a little known Japanese shark from New Zealand waters. *Zoology Publications, Victoria University, Wellington*, 154, 1–13.
- Gomes, U.L., Signori, C.N., Gadig, O.B.F. & Santos, H.R.S. (2010) *Guia para Identificação de Tubarões e Raias do Rio de Janeiro*. Technical Books, Rio de Janeiro, 234 pp.
- Herman, J., Hovestadt-Euler, M. & Hovestadt, D.C. (1989) Contributions to the study of the comparative morphology of teeth and other relevant ichthyodorulites in living supraspecific taxa of Chondrichthyes fishes. Part A: Selachii. N° 3: Order Squaliformes – Families Echinorhinidae, Oxynotidae and Squalidae. *Bulletin de l'Institute Royal des Sciences Naturelle de Belgique, Biologie*, 59, 101–157.
- Jungersen, H. F. E. (1899) *On the appendices genitales in the greenland shark Somniosus microcephalus (Bl. Schn.) and other selachians*. The Danish Ingolf-Expedition, 2, Bianco Luno, Copenhagen: Bianco Luno, 88 pp.

- Kempster, R.M., Hunt, D.M. Human, B.A., Egeberg, C.A. & Collin, S.P. (2013) First record of the mandarin dogfish *Cirrhigaleus barbifer* (Chondrichthyes: Squalidae) from Western Australia. *Marine Biodiversity Records, Marine Biodiversity Records*, 6 (25), 1–4. doi:10.1017/S175526721300002X.
- Last, P.R. & Stevens, J.D. (2009) *Sharks and Rays of Australia*, 2nd edition. Harvard University Press, Cambridge, 644 pp.
- Last, P.R., White, W.T. & Pogonoski, J.J. (2007) *Descriptions of new dogfishes of the genus Squalus (Squaloidea: Squalidae)*. CSIRO Marine and Atmospheric Research Paper, 14, 130 pp.
- Linnæus, C. (1735) *Systema naturæ, sive regna tria naturæ systematice proposita per classes, ordines, genera, & species*. Lugduni Batavorum. (Haak). 13 pp.
- Linnaeus, C. (1758) *Systema Naturae. Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus I. Editio decimal, reformata..* Tomus I, Sweden, Holmiae, 824 pp.
- Marinelli, W. & Strenger, A. (1959) *Vergleichende Anatomie und Morphologie der Wirbeltiere III Lieferung (Squalus acanthias)*. Franz Deuticke, Vienna, 308 pp.
- Merrett, N.F. (1973) A new shark of the genus *Squalus* (Squalidae, Squaloidea) from the equatorial western Indian Ocean, with notes on the *Squalus blainvillei*. *Journal of Zoological Society of London*, 171, 93–110.
- Müller, J. & Henle, J. (1841) *Systematische Beschreibung der Plagiostomen*. Berlin, 300 pp.
- Muñoz-Chápuli, R. & Ramos, F. (1989) Morphological comparisons of *Squalus blainvillei* and *S. megalops* in the Eastern Atlantic, with notes on the genus. *Japanese Journal of Ichthyology*, 36 (1), 6–21.
- Naylor, G.J.P., Caira, J.N., Jensen, K., Rosana, A.M., White, W. T. & Last, P.R. (2012a) A DNA sequence-based approach to the identification of shark and rays species and its implication of global elasmobranch diversity and parasitology. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 367, 262 pp.
- Naylor, G. J. P., Caira, J.N., Jensen, K., Rosana, A.M., Straube, N. & Lakner, C. (2012b) Elasmobranch Phylogeny: A mitochondrial estimate based on 595 species. In: Carrier, J.C., Musick, J.A., & Heithaus, M.E. (Eds.). *Biology of Sharks and their relatives*. 2nd edn. CRC Press. pp. 31–56.
- Rafinesque, C.S. (1810) *Indice d'ittologia siciliana; ossia, catalogo metodico dei nomi latini, italiani, e siciliani dei pesci, che si rinvencono in Sicilia disposti secondo un metodo naturale e seguito da un appendice che contiene la descrizione de alcuni nuovi pesci siciliani*. Messina, 70 pp.

- Ramos, S.G.A.C. (2009) Descrição e comparação do condrocrânio de *Cirrhigaleus* Tanaka, 1912 e *Squalus* Linnaeus, 1758 (Squaliformes, Squalidae). Unpublished Monograph. Instituto de Ciências Biológicas e Ambientais, Universidade Santa Úrsula, Rio de Janeiro. 40 pp.
- Sabaj Pérez, M.H. (2013) Standard symbolic codes for institutional resource collections in herpetology and ichthyology: an Online Reference. Version 4.0 (28 June 2013). Electronically accessible at <http://www.asih.org/>, *American Society of Ichthyologists and Herpetologists*, Washington, DC.
- Shirai, S. (1992) *Squalean phylogeny: a new framework of "squaloid" sharks and related taxa*. Hokkaido University Press. Sapporo, 151 pp.
- Shirai, S. (1996) Phylogenetic Interrelationships of Neoselachians (Chondrichthyes: Euselachii). In: Stiassny, M. L. J.; Parenti, L. R.; Johnson, G. D. (Eds). *Interrelationships of fishes*. Academic Press Inc., San Diego, pp. 9–34.
- Silva, J.P.C.B. & Carvalho, M.R. (2015) Morphology and phylogenetic significance of the pectoral articular region in elasmobranchs (Chondrichthyes). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 175 (3), 525–568.
- Springer, V.G. & Garrick, J.A.F. (1964) A survey of vertebral numbers in sharks. *Proceedings of the United States National Museum*, 116 (3496), 73–96.
- Ward, R.D., Zemlak, T.S., Innes, B.H., Last, P.R. and Hebert, P.D.N. (2005) DNA barcoding Australia's fish species. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, Series B, 360, 1847–1857.
- Ward, R.D., Holmes, B.H., Zemlak, T.S. & Smith, P.J. (2007) DNA barcoding discriminates spurdogs of the genus *Squalus*. In: Last, P.R., White, W.T. & Pogonoski, J.J. (Eds.). *Descriptions of new dogfishes of the genus Squalus (Squaloidea: Squalidae)*. CSIRO Marine and Atmospheric Research Paper, 14, pp. 117–130.
- White, W.T. & Iglésias, S.P. (2011) *Squalus formosus*, a new species of spurdog shark (Squaliformes: Squalidae), from the Western North Pacific Ocean. *Journal of Fish Biology*, pp. 1–15.
- White, W.T., Last, P.R. & Stevens, J.D. (2007) *Cirrhigaleus australis* n. sp., a new Mandarin Dogfish (Squaliformes: Squalidae) from the south-west Pacific. *Zootaxa*, 1560, 19–30.
- White, W. T., Last, P.R. & Yearsley, G.K. (2007) *Squalus hemipinnis* sp. nov, a new short-snout spurdog from eastern Indonesia. In: Last, P.R., White, W.T. & Pogonoski, J.J. (Eds.). *Descriptions of new dogfishes of the genus Squalus (Squaloidea: Squalidae)*. CSIRO Marine and Atmospheric Research Paper No. 014 (part 10): 101–108.

Conclusões gerais

- (1) Squalidae é composta pelos gêneros, *Squalus* e *Flakeus*, cujas espécies habitam águas dos Oceanos Atlântico, Índico e Pacífico. Os membros da família são caracterizados por: espinho dorsal sem sulco à frente de cada nadadeira dorsal; nadadeira caudal sem entalhe subterminal; sulcos pré-caudais superior e inferior presentes; um par de processos supraethmoidais no neurocrânio; margem anterior da narina curta, suportada internamente apenas por cartilagem.
- (2) A subdivisão de *Squalus* em grupos/complexos de espécies é desnecessária, pois características morfológicas fornecidas para cada grupo são sobrepostas. Algumas espécies (e.g. *F. albifrons*, *F. raoulensis*, *F. hemipinnis*, *F. brevirostris*) frequentemente apresentam características adereçadas a mais de um grupo de espécie, indicando que o agrupamento de espécies semelhantes morfológicamente é ineficiente. Outras espécies com características morfológicas exclusivas (e.g. *S. acanthias*, *F. crassispinus*, *F. bucephalus*, *F. blainvillei*, *F. melanurus*) não necessitam da prévia identificação a nível de grupos de espécies.
- (3) *Squalus* compreende três espécies de tubarões com manchas brancas dorsais: *Squalus acanthias* (espécie-tipo) presente nos Oceanos Atlântico e Pacífico Sul; *Squalus suckleyi* do Oceano Pacífico Norte Oriental; *Squalus wakiyae* do Oceano Pacífico Norte Ocidental. Esta última espécie é ressuscitada como válida e diferenciada dos congêneres com base em número de manchas brancas no corpo, formato dos denticulos dérmicos, contagem de vértebras e algumas medidas externas. As espécies de *Squalus* também apresentam: margem anterior da narina unilobada; denticulos dérmicos unicuspidados

- com apenas uma crista; primeiro espinho curto e nunca atingindo metade da altura da primeira nadadeira dorsal.
- (4) A autapomorfia de *Squalus acanthias* é suportada por apresentar uma crista escapular segmentada exclusiva na cintura peitoral. O lectótipo da espécie é designado a partir de espécimes das coleções Linneanas. Variações morfológicas intraespecíficas ainda são observadas para denteição e contagem de vértebras.
- (5) *Flakeus* é ressuscitado com 27 espécies válidas, incluindo sete espécies novas para os Oceanos Atlântico Sul e Índico Ocidental. O gênero é caracterizado por: margem anterior da narina bilobada; dentículos dérmicos unicuspidados ou tricuspidados com três cristas; primeiro espinho dorsal alongado com comprimento acima da metade da altura da primeira nadadeira dorsal.
- (6) *Flakeus megalops* é endêmica de águas Australianas, exceto na região de Northern Territory. Variações morfológicas intraespecíficas para formato da nadadeira peitoral e dentículos dérmicos são notadas. A espécie não ocorre nos Oceanos Atlântico e Índico, e outras espécies são reconhecidas: *Flakeus* sp. 1, *Flakeus* sp. 3, *Flakeus* sp. 7.
- (7) *Flakeus acutipinnis* é válida e endêmica do Oceano Índico Ocidental. A confusão sobre seu *status* taxonômico é devido a heterogeneidade de formas na série-tipo. *Flakeus* sp. 1 de águas africanas é reconhecida como resultado desta análise.
- (8) *Flakeus blainvillei* é endêmica do Mar Mediterrâneo, portanto a ocorrência da mesma em outras regiões é descartada. É a única espécie dentro de Squalidae que possui dois processos cartilaginosos em cada lado da placa basal do neurocrânio.
- (9) *Flakeus probatovi* é ressuscitada como válida e distinta de *F. blainvillei* para costa da África nos Oceanos Atlântico e Índico.

- (10) *Squalus altipinnis* e *S. formosus* são consideradas novos sinônimos júnior de *Flakeus albifrons*. Esta última espécie ocorre entre Taiwan e Austrália e variações de coloração são observadas entre os espécimes.
- (11) *Flakeus mitsukurii* é presente apenas no Oceano Pacífico Norte e Central. A ocorrência em regiões do Atlântico, Índico e Pacífico Sul é rejeitada. *Flakeus* sp. 2, *Flakeus* sp. 4, *Flakeus* sp. 5, e *Flakeus* sp. 6 são espécies novas reconhecidas para estas regiões.
- (12) A análise de mais representantes de *Flakeus montalbani* provenientes da localidade-tipo ainda é necessária para a melhor caracterização da espécie. *Squalus chloroculus* é considerada sinônimo júnior desta, pois nenhuma diferença morfológica é observada.
- (13) *Flakeus japonicus* ocorre entre Japão, Filipinas, Taiwan, Indonésia e Norte da Austrália. Sobreposição de medidas externas e contagem de vértebras os espécimes suportam *Squalus nasutus* como novo sinônimo júnior de *F. japonicus*.
- (14) *Flakeus rancureli*, descrita de Vanuatu, é considerada sinônimo júnior de *F. melanurus*. Todos os espécimes analisados desta região também apresentam mancha preta no lobo ventral da nadadeira caudal, uma característica exclusiva de *F. melanurus*.
- (15) *Cirrhigaleus* é um gênero válido com três espécies que apresentam barbilhão nasal: *Cirrhigaleus barbifer* do Oceano Pacífico Norte e Sul; *C. asper* dos Oceanos Atlântico e Índico; *C. australis* do Oceano Pacífico Sul Ocidental. Estas espécies têm variação ontogenética conspícua. A inserção do gênero dentro de Squalidae, contudo, é questionada já que características externas e do esqueleto das espécies refletem maior semelhança com outros grupos de Squaliformes.
- (16) *Cirrhigaleus asper* é válida e corretamente inserida neste gênero. Diferenças de características do esqueleto entre esta espécie e representantes de *Squalus* e *Flakeus* também dão suporte para esta hipótese.

Resumo

Squalidae compreende dois gêneros de tubarões, *Squalus* e *Cirrhigaleus* cujas espécies apresentam taxonomia complexa devido à dificuldade de distinção morfológica entre elas, associado a uma incerteza à aplicação de várias espécies nominais. A revisão taxonômica e morfológica dos representantes da família foi conduzida para delimitar globalmente as espécies válidas e fornecer caracteres diagnósticos eficientes através de análises detalhada da morfologia externa e esquelética. Foram reconhecidas 30 espécies válidas para a família, classificadas em dois gêneros. *Squalus* compreende um gênero menor com três espécies de tubarões com manchas brancas no corpo. Um segundo gênero, separado de *Squalus*, é reconhecido para abrigar 27 espécies de tubarões sem manchas. Assim, a hipótese de subdivisão do gênero *Squalus* em “grupos/complexos de espécies” (grupos *S. acanthias*, *S. mitsukurii* e *S. megalops*) foi refutada. Sete espécies novas são descritas para os Oceanos Atlântico Sul e Índico Ocidental, e duas espécies nominais são ressuscitadas como válidas. Cinco espécies são propostas como novos sinônimos de outras espécies dentro deste contexto. *Cirrhigaleus* é um gênero válido e menos diverso, incluindo três espécies com barbilhão nasal. A alocação genérica da espécie nominal “*asper*”, antes em constante discussões na literatura, é finalmente esclarecida para *Cirrhigaleus*. A classificação taxonômica de *Cirrhigaleus* dentro de Squalidae, contudo, é questionada e uma nova família para Squaliformes é proposta para abrigar este gênero. Características do esqueleto em Squalidae exibem complexidade e variação maior do que antes descrito. Caracteres esqueléticos são também apresentados para serem integrados em análise filogenética futura.

Palavras-chave: tubarões, Taxonomia, Morfologia, *Squalus*, *Cirrhigaleus*, Squalidae

Abstract

Squalidae comprises two genera of sharks, *Cirrhigaleus* and *Squalus*, whose species have complex taxonomy due to difficulty of morphological distinction between them, associated to an uncertainty to the application of its available nominal species. A taxonomic and morphological revision of the family was conducted in order to globally delimitate the valid species and provide efficient diagnostic characters through detailed analyses of external and skeletal morphology. *Squalus* is herein recognized as a smaller group, which comprises three species of spotted-dogfish. A second genus is raised as separated from *Squalus* with 27 species of non-spotted dogsharks. Thus, the hypothesis of subdivision of *Squalus* into three groups/complexes of species (*S. acanthias*, *S. mitsukurii* and *S. megalops* groups) is refuted. Seven new species are described for the South Atlantic and West Indian Oceans, and two nominal species are resurrected as valid for the family. Five species are proposed as new synonyms from other species within this context. *Cirrhigaleus* is a valid and less diverse genus, comprising three species of barbel-bearing dogfish. Generic allocation of the nominal species “*asper*”, beforehand under constant discussions on literature, is elucidated for *Cirrhigaleus*. However, taxonomic classification of *Cirrhigaleus* within Squalidae is questioned and a new family for Squaliformes is proposed to incorporate the genus. Characteristics of the skeleton in Squalidae reveal to be more complex than previously thought. Morphological characters are also provided for integrating future phylogenetic analysis.

Keywords: Sharks, Taxonomy, Morphology, *Squalus*, *Cirrhigaleus*, Squalidae