

Flávia Zanini de Oliveira

Anatomia comparada dos dentes e sua
relevância para a sistemática da ordem
Carcharhiniformes (Chondrichthyes:
Elasmobranchii: Galeomorphi)

Comparative anatomy of teeth and their
relevance for systematic of the order
Carcharhiniformes (Chondrichthyes:
Elasmobranchii: Galeomorphi)

Resumo

Os dentes compõem majoritariamente o registro fóssil de Elasmobranchii sendo, portanto, estruturas fundamentais para compreendermos a evolução do grupo. Além disso, características dentárias podem ser utilizadas como ferramenta em estudos taxonômicos e sistemáticos de táxons fósseis e viventes. Entretanto, descrições e ilustrações dentárias adequadas são escassas, e a investigação de quais caracteres dentários são significativos para auxiliar na elucidação das relações filogenéticas é negligenciada. A ordem Carcharhiniformes é a mais diversa atualmente, sendo composta por onze famílias, 52 gêneros e cerca de 290 espécies válidas. Esta ordem

surgiu no Jurássico (~205 Ma), e se diversificou intensamente no Cretáceo (~145 Ma) e Terciário (~66 Ma), períodos em que o registro fóssil apresenta considerável variação morfológica dentária. Este estudo teve como objetivo descrever e ilustrar a variação morfológica dentária de Carcharhiniformes, propor caracteres morfológicos dentários e avaliar a significância destes na filogenia da ordem. Espécimes preservados em álcool, depositados em coleções de museus e pertencentes a todas as famílias foram examinados, abrangendo 27 gêneros e 45 espécies. Um estudo morfológico detalhado da coroa dentária, incluindo morfometria e dados merísticos, foi realizado. Uma terminologia dentária para a ordem Carcharhiniformes foi proposta. Foram observadas heterodontias monógnata, dignata, ontogenética e sexual. A matriz foi construída com 212 caracteres dentários morfológicos provenientes deste estudo e da literatura. Para gerar hipóteses de relações de parentesco foi utilizado o programa TNT 1.1. *Hemiscyllium ocellatum* foi usado para enraizar as árvores. Análises de relações de parentesco baseadas em diferentes buscas e valores de k foram realizadas apenas com caracteres dentários, e combinadas com demais dados morfológicos e moleculares. Cladogramas resultantes apenas dos caracteres dentários apresentam baixa resolução. Já em conjunto com demais dados, os caracteres dentários não alteraram significativamente as relações de parentesco, mas apresentam sinal filogenético. Caracteres quantitativos como agudez da coroa, razão entre a altura das cúspides principal e acessórias e grau de concavidade da base da coroa se mostraram mais significativos para grupos menores; enquanto caracteres qualitativos relacionados a estrias, impressões ectodérmicas e serrilhas foram mais expressivos para clados mais inclusivos. Os grupos dentários analisados se mostraram igualmente importantes para estudos taxonômicos e sistemáticos. Diante dos resultados obtidos, conclui-se que características dentárias são relevantes para a taxonomia e sistemática da ordem Carcharhiniformes.

Abstract

The fossil record of elasmobranchs is mostly represented by isolated teeth, therefore these structures are fundamental to understand their evolution. Moreover, dental morphology can be used as tool in taxonomic and systematic studies of fossil and extant taxa. However, adequate dental descriptions and illustrations are scarce and investigations about which tooth characters are significant for the understanding of phylogenetic relationships are neglected. Carcharhiniformes is the most diverse order of sharks, including 11 families, 52 genera and

approximately 290 valid species. This order first appeared in Jurassic (ca. 205 Mya), diversifying heavily during the Cretaceous (ca. 145 Mya) and Tertiary (ca. 66 Mya), periods in which fossil records show great dental morphological variation. This study aimed to describe and illustrate the tooth morphology the Carcharhiniformes, propose morphological dental characters and evaluate their phylogenetic for the order. Specimens preserved in 70% ethanol, deposited in museums and representatives of all families were examined, comprising 27 genera and 45 species. A detailed morphological study of the dental crown, including morphometry and meristic data, was performed. Dental terminology was revised for Carcharhiniformes with illustrations and synonyms provided. Monognathic, dignathic, ontogenetic and sexual heterodonties were considered. A total of 212 dental characters were compiled into a matrix, from these 119 are new. Parsimony analysis was employed to generate hypotheses of phylogenetic relationships using TNT 1.1 computer program. *Hemiscyllium ocellatum* was used to root the cladogram. Two cladistic analyses were performed, considering different searches and *k* values: 1) only dental characters and 2) dental characters combined with other morphological and molecular data included in the matrix of Soares & Mathubara (2022). Cladograms resulting from analysis considering only dental characters have low resolution. Considering combined data, dental characters do not change significantly the phylogenetic relationships, but they show phylogenetic signal. Quantitative characters as crown acuteness, ratio between principal cusp and cusplets high and crown base concavity degree were most significant to smaller groups; qualitative characters related to striae, ectodermal pits and serrations were more expressive to more inclusive clades. All dental groups analyzed are equally important to taxonomic and systematic studies. Dental characters are relevant for taxonomy and systematic of the order Carcharhiniformes.

Introdução

Os Chondrichthyes são animais conhecidos por possuir o esqueleto cartilaginoso com calcificação prismática superficial. Dentre esses animais estão os tubarões, os quais fazem parte da subclasse Elasmobranchii (Compagno, 1977; Gomes, 1988; Fratzl *et al.*, 2016).

Diferente do esqueleto, os dentes dos Chondrichthyes são estruturas altamente mineralizadas devido a camada de enamelóide que recobre uma camada mais interna

constituída por dentina. Nos Elasmobranchii a reposição dentária ocorre de maneira contínua ao longo da vida (dentição polifiodonte), e quando um dente é perdido, o dente em posição anterior a ele ocupa o espaço, como uma esteira (dentes “lyodont”). Tal mecanismo de reposição se dá por meio da migração oclusal do tecido conectivo fibroso, no qual a raiz do dente está inserida. Devido a estes fatores, o registro fóssil de tubarões é em grande parte composto por dentes (White, 1937; Grady, 1970; Compagno, 1979, 1988; Maisey, 1984; Capetta, 2012; Enax *et al.*, 2012; Schnetz, Pfaff & Kriwet, 2016; Guinot *et al.*, 2018). Sendo assim, características dentárias são fundamentais para entendermos a diversidade e evolução desse grupo (Compagno, 1979, 1988; Maisey, 1984; Guinot *et al.*, 2018).

Autores como Compagno (1977, 1988), Shirai (1996) e Naylor *et al.* (2012) subdividem ainda os tubarões em duas superordens, sendo uma delas chamada de Galeomorpii, que compreende as ordens Heterodontiformes, Orectolobiformes, Lamniformes e Carcharhiniformes.

A ordem Carcharhiniformes é a mais diversa atualmente, sendo composta por onze famílias, 52 gêneros e cerca de 290 espécies válidas de tubarões (Ebert *et al.*, 2013; Fricke, R., Eschmeyer, W. N. & Van der Laan, R. (eds), 2022). Tubarões pertencentes à essa ordem habitam desde regiões costeiras, de plataformas continentais e insulares e taludes, até oceano aberto, podendo atingir profundidades de até 2.000 metros. A distribuição geográfica dessa ordem abrange todos os mares, de águas frias até tropicais, excetuando-se na Antártica. Alimentam-se primariamente de crustáceos bentônicos, cefalópodes e peixes ósseos. O desenvolvimento embrionário ocorre por oviparidade, viviparidade placentária ou viviparidade histotrófica limitada (viviparidade aplacentária) (Compagno, 1988; López *et al.*, 2006; Nelson, 2006; Nelson, Grande & Wilson, 2016).

Estes tubarões apresentam o corpo mais ou menos cilíndrico, relativamente longo e arredondado; cabeça variando de cilíndrica a moderadamente achatada; nadadeira caudal sem quilhas laterais; rostro curto a moderadamente alongado, cônico ou achatado; dentes sem heterodontia monógnata em dentes parasinfisiais (anteriores), com cúspide primária e um ou mais pares de cúspides acessórias; presença de membrana nictitante e musculatura pós-orbital associada (Compagno, 1988). O monofiletismo da ordem é suportado por análises morfológicas e moleculares (Compagno, 1973, 1977, 1988; Shirai, 1996; Naylor *et al.*, 2012) e a composição de suas famílias é apresentada a seguir, considerando seu posicionamento em filogenias mais recentes (Naylor *et al.*, 2012; Soares & Mathubara, 2022).

Os tubarões conhecidos popularmente como cações-gato ocupam a posição mais basal em hipóteses filogenéticas baseadas em dados morfológicos e moleculares, sendo

caracterizados pela presença de uma primeira nadadeira dorsal posteriormente situada em relação às nadadeiras pélvicas (Bigelow & Schroeder, 1948; Springer, 1979; Compagno, 1988; Ebert *et al.*, 2013; Soares & Mathubara, 2022). Tradicionalmente, os cações-gato eram classificados na família Scyliorhinidae totalizando 18 gêneros e cerca de 160 espécies válidas, sendo a família mais diversa da ordem Carcharhiniformes. Entretanto, estudos realizados a partir de dados apenas morfológicos ou moleculares não corroboram o monofiletismo desta família (Maysey, 1984; Compagno, 1988; Iglésias, Lecointre & Sellos, 2005, Human *et al.*, 2006; Naylor *et al.*, 2012). Soares & Mathubara (2022) combinaram dados morfológicos e moleculares e recuperaram Scyliorhinidae *lato sensu* como parafilética, e propondo assim divisão dos cações-gato em sendo três famílias distintas: Atelomycteridae, composta pelos gêneros *Aulohalaelurus*, *Atelomycterus* e *Schroederichthys*, somando cerca de 13 espécies válidas; Pentanchidae, que inclui os gêneros *Apristurus*, *Asymbolus*, *Akheilos*, *Bythaelurus*, *Cephalurus*, *Figaro*, *Galeus*, *Halaelurus*, *Haploblepharus*, *Holohalaelurus* e *Parmaturus*, e possui cerca de 133 espécies válidas (sendo portanto, a família mais diversa de Carcharhiniformes); Scyliorhinidae, que contempla os gêneros *Cephaloscyllium*, *Scyliorhinus* e *Poroderma*, e cerca de 38 espécies válidas (Fricke, R., Eschmeyer, W. N. & Van der Laan, R. (eds), 2022). Scyliorhinidae *sensu stricto* ocuparia a posição mais basal em Carcharhiniformes, enquanto Pentanchidae foi recuperada como grupo-irmão das demais famílias pertencentes à ordem. Atelomycteridae, por sua vez, seria mais proximamente relacionada à Pentanchidae que Scyliorhinidae (Soares & Mathubara, 2022).

Proscylliidae é uma família composta pelos gêneros, *Ctenacis*, *Eridacnis* e *Proscyllium*, e 6 espécies válidas (Fricke, R., Eschmeyer, W. N. & Van der Laan, R. (eds), 2022). Os tubarões pertencentes à essa família são em sua maioria de águas mais profundas e tamanho corporal diminuto, podendo ser considerados anões (Compagno, 1988). As relações filogenéticas entre os gêneros pertencentes à Proscylliidae, bem como a relação desta família com as demais que compõem a ordem Carcharhiniformes, não são bem resolvidas, e o monofiletismo não é suportado por dados morfológicos ou moleculares (Compagno, 1988; Naylor *et al.*, 2012; Soares & Mathubara, 2022).

Os gêneros *Gollum*, *Planonasmus* e *Pseudotriakis* integram a família Pseudotriakidae, totalizando 5 espécies válidas (Fricke, R., Eschmeyer, W. N. & Van der Laan, R. (eds), 2022). Estudos filogenéticos envolvendo esta família são escassos.

A espécie *Leptocharias smithii* faz parte da família monotípica Leptochariidae (Fricke, R., Eschmeyer, W. N. & Van der Laan, R. (eds), 2022). Embora estudos filogenéticos

morfológicos e moleculares incluem esse táxon, sua relação com as demais famílias de Carcharhiniformes ainda é indefinida (Compagno, 1988; López *et al.*, 2006).

A família Triakidae é constituída pelos gêneros *Furgaleus*, *Galeorhinus*, *Gogolia*, *Hemitriakis*, *Hypogaleus*, *Iago*, *Mustelus*, *Scylliogaleus* e *Triakis*, e 46 espécies válidas (Fricke, R., Eschmeyer, W. N. & Van der Laan, R. (eds), 2022). Diante da série de transformações proposta por White (1936) e Compagno (1988), Triakidae possui características consideradas intermediárias e gêneros (e.g., *Iago*) que se relacionam diferencialmente com as demais famílias, levantando dúvidas quanto ao seu monofiletismo (Compagno 1970; López *et al.*, 2006; Naylor *et al.*, 2012).

Hemigaleidae é composta pelos gêneros *Chaenogaleus*, *Hemigaleus*, *Hemipristis* e *Paragaleus*, que juntos totalizam 8 espécies válidas (Fricke, R., Eschmeyer, W. N. & Van der Laan, R. (eds), 2022). Esta família é frequentemente considerada proximamente relacionada com Carcharhinidae + Sphyrnidae (Compagno, 1984, 1988; López *et al.*, 2006).

Carcharhinidae inclui os gêneros *Carcharhinus*, *Glyphis*, *Isogomphodon*, *Lamiopsis*, *Loxodon*, *Nasolamia*, *Negaprion*, *Prionace*, *Rhizoprionodon*, *Scoliodon* e *Triaenodon*, e cerca de 59 espécies válidas (Fricke, R., Eschmeyer, W. N. & Van der Laan, R. (eds), 2022). Fazem parte desta família espécies importantes para a pesca, como *Prionace glauca*, e espécies, como *Carcharhinus leucas* e *Glyphis gangeticus*, que são capazes de adentrar ambientes de água doce, mas não de forma permanente. A variação de tamanho de seus representantes é bastante ampla, com indivíduos adultos medindo de menos de um metro até aproximadamente sete metros (Compagno, 1988; Nelson, Grande & Wilson, 2016; Winton & Ebert, 2022).

A espécie *Galeocerdo cuvier*, previamente incluída em Carcharhinidae, foi alocada na família Galeocerdonidae por White *et al.* (2017), pois apresenta espiráculo, sulco labial superior extremamente longo e desenvolvimento embrionário sem conexão placentária. White *et al.* (2017) utiliza a grafia “Galeoceridae”, mas, de acordo com Steyskal (1980) a grafia correta seria Galeocerdonidae.

Os tubarões popularmente conhecidos como tubarão-martelo fazem parte da família Sphyrnidae, que compreende os gêneros *Sphyrna* e *Eusphyra*, e 11 espécies válidas (Fricke, R., Eschmeyer, W. N. & Van der Laan, R. (eds), 2022). O formato e tamanho dos cefalofólios variam entre as espécies, e esta é estrutura fundamental para a taxonomia do grupo (Lim *et al.*, 2010; Nelson, Grande & Wilson, 2016). Estudos morfológicos e moleculares corroboram o monofiletismo de Sphyrnidae (Gilbert, 1967; Compagno, 1988; Lim *et al.*, 2010).

Estudos morfológicos e moleculares, tradicionalmente, não suportam o monofiletismo de Carcharhinidae, a menos que Sphyrnidae seja incluída na família (Compagno, 1988; Naylor,

1992; Musick & Ellis, 2005; Nelson, Grande & Wilson, 2016). Mas, análises moleculares realizadas por Naylor *et al.* (2012), recuperaram Carcharhinidae como um grupo monofilético sem a inclusão de Sphyrnidae, e *Galeocerdo cuvier* é possivelmente grupo irmão de Carcharhinidae + Sphyrnidae.

1. Relevância dos dentes para taxonomia de Chondrichthyes

Devido a constituição do registro fóssil de Chondrichthyes, tradicionalmente, os dentes recebiam maior atenção de paleontologistas do que de neoictiologistas (Capetta, 2012). Mas, no final do século XIX, a publicação de Agassiz (1835-1843), '*Recherches sur les poissons fossiles*', evidenciou a necessidade de maiores detalhamentos sobre a dentição de táxons viventes para que, a partir dos princípios de anatomia comparada e do atualismo, tais informações passassem a ser utilizadas como ferramenta taxonômica para a identificação de táxons extintos (Compagno, 1979, 1988; Capetta, 2012; Guinot *et al.*, 2018). Embora os dentes sejam estruturas há muito reconhecidas como relevantes para estudos taxonômicos de tubarões extintos e viventes, a variação morfológica dentária desses animais ainda não recebe a devida atenção.

Compagno (1988) aponta como uma das dificuldades para observações mais detalhadas a resistência que alguns pesquisadores possuem em permitir a retirada dos dentes das arcadas. Além disso, até aproximadamente metade do século XX, os trabalhos publicados contavam apenas com desenhos ou esquemas que não apresentavam muitos detalhes morfológicos, principalmente nos casos em que os dentes são diminutos, e por vezes informações sobre tamanho corporal, sexo e localidade não eram precisas, ou sequer consideradas. A partir da década de 80, principalmente devido a popularização de técnicas como a microscopia eletrônica de varredura, as publicações passaram a possuir imagens detalhadas obtidas a partir de lupas e microscópios, permitindo uma coleta maior de dados e também uma melhor compreensão das similaridades e diferenças entre os táxons. Informações sobre tamanho corporal, sexo e localidade também passaram a receber mais atenção (Maisey, 1984; Guinot *et al.*, 2018). Contudo, para Capetta (2012) e Guinot *et al.* (2018), a atenção aos detalhes da morfologia dentária piorou progressivamente e táxons descritos mais recentemente carecem de imagens e informações tanto sobre os dentes individualmente quanto da dentição como um todo.

A escassez de informações dentárias detalhadas pode levar a identificações equivocadas tanto de espécies extintas, quanto de viventes. Todavia, compreender a variação morfológica e descrevê-la para que as informações sejam utilizadas como ferramenta em estudos taxonômicos

é desafiador pois, além da variação interespecífica, é preciso considerar variações intraespecíficas, como as heterodontias monognata, ou seja, diferenças entre dentes de uma mesma arcada, dignata, quando dentes da arcada superior e inferior diferem entre si, sexual e ontogenética, variação populacional e deformidades (Compagno, 1979, 1988; Guinot *et al.*, 2018).

O gênero '*Physodon*', por exemplo, datado do Eoceno médio, era frequentemente reconhecido a partir de características distintas observadas em dentes fósseis. Porém, estudos posteriores constataram que as diferenças observadas e utilizadas para identificar tal gênero tratam de um caso de heterodontia sexual, portanto, indivíduos identificados equivocadamente como pertencentes a '*Physodon*' são, na verdade, machos adultos dos gêneros *Rhizoprionodon* ou *Scoliodon* (Maisey, 1984).

Identificações equivocadas também são frequentes em táxons que apresentam heterodontia ontogenética. Espécies como '*Aprionodon brevipinna*' e '*Hypoprion bigelowi*' foram descritas com caracteres diagnósticos dentários que as diferiam de demais espécies do gênero *Carcharhinus*, entretanto, posteriormente percebeu-se que ambas são estágios juvenis das espécies *Carcharhinus brevipinna* e *C. signatus*, respectivamente (Garrick, 1982).

Bigelow & Schroeder (1948) e Garrick & Schultz (1963) apontam como diferenças entre as famílias Carcharhinidae e Triakidae apenas a morfologia da membrana nictitante e a dentição. Os gêneros *Triakis* e *Mustelus*, durante um período, também foram diferenciados apenas pela morfologia dentária (Compagno, 1970). Outro exemplo diz respeito às espécies *Apristurus manis* e *A. micros* que ocorrem na mesma localidade no Oceano Atlântico, e tanto as descrições originais, quanto trabalhos subsequentes não ilustram adequadamente a dentição, nem apresentam características que permitem uma fácil identificação em campo. Mas, dados não publicados a respeito dessas duas espécies indicam que a morfologia dentária seria um caráter diagnóstico útil (Guinot *et al.*, 2018). Além de serem utilizadas na diferenciação de grupos, características dentárias podem fazer parte da etimologia do táxon, como por exemplo, o nome do gênero *Isogomphodon*¹ que faz alusão a presença de dentes muito similares em ambas as arcadas.

Gomes (1988) salienta que muitos aspectos do complexo anatômico dentário necessitam de uma análise mais profunda. Guinot *et al.* (2018) destaca que aproximadamente 90% dos

¹ iso-, de ísos (Gr. ἴσος), igual; gómphos (Gr. γόμφος), parafuso ou cavilha; odon, latinizado e gramaticalmente ajustado do nominativo grego ὀδοῦς (odoús), dente, referindo-se a como seus dentes são igualmente fixos, ou seja, claviformes e retos em ambas as arcadas (The ETYFish Project - https://etyfish.org/ETYFish_Carcharhinidae.pdf)

gêneros atuais de Elasmobranchii, e apenas cerca de 34% das espécies viventes possuem a morfologia dentária documentada de alguma maneira.

Outra dificuldade encontrada para estudar os dentes dos Elasmobranchii diz respeito a terminologia dentária. Ao longo do período em que a dentição dos Elasmobranchii vem sendo estudada, cada pesquisador, ou pesquisadora, utiliza uma terminologia própria e, em alguns casos, em um mesmo trabalho termos diferentes são utilizados para se referir a uma mesma estrutura. Não existe, portanto, uma padronização ou uma nomenclatura única e que seja adotada pela maioria dos pesquisadores, ou pesquisadoras. Essa realidade tem ocasionado confusão para compreender e comparar diversos trabalhos entre si (Compagno, 1979, 1988; Gomes, 1988). Além disso, frequentemente os termos utilizados não são acompanhados pelas suas respectivas definições, abrindo precedentes para uma interpretação equivocada e uma possível propagação de tal equívoco.

Descrições e imagens mais detalhadas referentes a dentição de tubarões da ordem Carcharhiniformes são necessárias para aumentar a compreensão desse complexo anatômico, aumentando a possibilidade da utilização deste como ferramenta para estudos taxonômicos e sistemáticos, e contribuindo também para estudos paleontológicos.

2. Potencial filogenético das características dentárias na ordem Carcharhiniformes

Ao longo da evolução das linhagens que antecederam os tubarões modernos ocorreram eventos de extinções em massa, o que provocou mudanças ambientais drásticas e, conseqüentemente, alterações nas relações tróficas. Morfotipos de animais disponíveis como presas também mudaram ao longo do tempo (Maisey, 1984; Capetta, 2012). Segundo Thies e Reif (1985), as arcadas móveis e a variedade morfológica dentária nesse grupo foram essenciais para a não extinção dos mesmos.

A origem da ordem Carcharhiniformes data do Jurássico (~205 Ma), período em que espécies pertencentes à ordem eram predadores de cerca de 1 metro de comprimento e sua dentição composta por dentes pontiagudos e comprimidos dorsoventralmente. Mas foi durante o Cretáceo (~145 Ma) e o Terciário (~66 Ma) que os Carcharhiniformes se diversificaram intensamente, como mostrado pela variação morfológica dentária no registro fóssil desse período. Tal variação é constituída por dentes multicuspidados como, por exemplo, os encontrados atualmente em Scyliorhinidae e Pentanchidae, dentes serrilhados adaptados para cortar carne, como os presentes em Carcharhinidae, e dentes molariformes característicos do gênero *Mustelus* (Triakidae).

Apesar da grande variação morfológica, características dentárias vêm sendo utilizadas em estudos sistemáticos desde o século XIX, mas tais estudos não realizaram análises cladísticas com metodologia explicitamente apresentada. No entanto, a questão de se há caracteres dentários que podem ser utilizados para elucidar as relações filogenéticas, especialmente dentre os grupos fósseis, tem sido amplamente negligenciada (Compagno, 1979, 1988; Shimada, 2005; Schnetz, Pfaff & Kriwet, 2016).

Autores como White (1937), Garrick (1982), Raschi, Musick & Compagno (1982), Compagno (1979, 1988), Herman, Hovestadt-Euler & Hovestadt (1988, 1990, 1991), Capetta (2012), Soares & de Carvalho (2019) e Soares & Mathubara (2022), por exemplo, destacam a importância de características como número de cúspides, presença de estrias, presença e localização de serrilhas, inclinação da cúspide principal e número de dentes por arcada, presença de heterodontia (monognata, dignata, sexual e/ou ontogenética), dentre outras, como relevantes não apenas para a taxonomia, mas também como características que potencialmente podem auxiliar na elucidação de relações de parentesco.

Compagno (1979, 1988) propôs ainda uma divisão fenotípica da variação morfológica dentária em Carcharhiniformes em três grupos, ‘scyliorhinid type’, o tipo mais basal, ‘triakid type’, inclui dentes com características consideradas intermediárias pelo autor, e ‘carcharhinid type’, o tipo mais derivado. Porém, essa hipótese ainda não foi testada dentro de um contexto cladístico.

Portanto, se faz necessário realizar um estudo comparativo da morfologia dentária dos tubarões da ordem Carcharhiniformes, a fim de descrever e ilustrar os dentes, considerando os diversos grupos dentários, para uma melhor compreensão da variação existente na ordem, bem como reavaliar e propor novos caracteres dentários para investigar sua influência nas relações de parentesco da ordem.

Conclusões

1. A terminologia dentária para a ordem Carcharhiniformes é aqui atualizada e revisada com a apresentação de figuras e sinônimos;
2. Uma grande variação foi observada na dentição de tubarões da ordem Carcharhiniformes, com a presença de heterodontias monógnata, dignata, sexual e ontogenética em várias espécies.

Os dentes podem ser divididos em grupos dentários, sendo os mais comuns parasinfisiais, anteriores, posteriores e comissurais;

3. Características da coroa dentária como estrias, impressões ectodérmicas, sulco basal, serrilhas, cúspides acessórias, zona limitante, são informativas para estudos taxonômicos e sistemáticos dentro da ordem Carcharhiniformes. Além disso, diferenças dentárias podem indicar a existência de novas espécies e são relevantes para a descrição das mesmas;

4. Medidas dentárias previamente propostas no trabalho de Soares & Zanini (2023) bem como dados merísticos foram analisados como caracteres quantitativos, perfazendo juntamente com os dados qualitativos 212 caracteres morfológicos. As diferenças entre os tipos dentários e as arcadas foram consideradas para a codificação dos caracteres, sendo algo inédito na literatura;

5. Informações sobre a dentição da espécie *Figaro boarmani*, e a descrição da heterodontia ontogenética em *Scyliorhinus capensis* são apresentadas pela primeira vez;

6. Todos os grupos dentários examinados revelaram-se igualmente relevantes para estudos taxonômicos e sistemáticos de Carcharhiniformes, considerando os índices de consistência e retenção obtidos;

7. Caracteres dentários relacionados à agudez da coroa, grau de concavidade da base da coroa, razão entre a largura da base da coroa e a altura da cúspide principal, razão a altura da cúspide principal e altura das cúspides acessórias, número de dentes na arcada, projeções na base da coroa e impressões ectodérmicas foram hipotetizados como sinapomorfias dos clados previamente propostos por Soares e Mathubara (2022);

8. A inclusão de caracteres dentários na matriz de dados de Soares & Mathubara (2022) influenciou nas relações em grupos menos abrangentes como gêneros e espécies, mas não em grupos maiores de Carcharhiniformes. Sendo assim, a história evolutiva dos dentes é similar a evolução de outras estruturas.

Referências Bibliográficas

APPLEGATE, S. P. Tooth terminology and variation in sharks with special reference to the Sand Shark, *Carcharias taurus* Rafinesque. **Los Angeles County Museum: Contributions in Science**, Los Angeles, Califórnia, n. 86, p. 3-18, 9 abr. 1965.

BASS, A. J.; D'AUBREY, J. D.; KISTNASAMY, N. **Sharks of the east coast of southern Africa. II: The families Scyliorhinidae and Pseudotriakidae**. República da África do Sul: The Oceanographic Research Institute, 1975. 63 p. ISBN 0 86989 012 3.

BASS, A. J.; HEEMSTRA, P. C.; COMPAGNO, L. J. V. Order Carcharhiniformes. In: SMITH, M. M.; HEEMSTRA, P. C. (Eds.). **Smiths' Sea Fishes**. Johannesburg: Macmillan South Africa (Publishers) (Pty) Ltd, 2017. p. 67-97. Primeira edição 1986. ISBN 0 86954 266 4.

BELLEGGIA, M. *et al.* The dentition of the narrownose smooth-hound shark, *Mustelus schmitti*. **Marine and Freshwater Research: CSIRO**, [s. l.], 19 maio 2014. DOI 10.1071/MF13122. Disponível em: shorturl.at/bQTUW. Acesso em: 9 set. 2022.

BIGELOW, H. B; SCHROEDER, W. C. Sharks. In: PARR, A. E *et al.*, (ed.). **Fishes of the Western North Atlantic: Part One**. New Haven: Sears Foundation for Marine Research, Yale University, 1948. p. 59-546.

BORNATOWSKI, H *et al.* Occurrence of the narrowmouth catshark *Schroederichthys bivius* (Chondrichthyes: Scyliorhinidae) in southern Brazil. **Marine Biodiversity Records**, [s. l.], v. 7, ed. e51, p. 1-3, 24 abr. 2014. DOI 10.1017/S1755267214000542. Disponível em: shorturl.at/sxCHO. Acesso em: 19 out. 2022.

BRANSTETTER, S. Problems Associated with the Identification and Separation of the Spinner Shark, *Carcharhinus brevipinna*, and the Blacktip Shark, *Carcharhinus limbatus*. **American Society of Ichthyologists and Herpetologists (ASIH)**, [s. l.], v. 1982, n. 2, p. 461-165, 28 maio 1982.

CADENAT, J.; BLACHE, J. **Collection Faune Tropicale: Requins de Méditerranée et d 'Atlantique (plus particulièrement de la Côte Occidentale d 'Afrique)**. XXI. ed. Paris: Orstom - Editions De L'office De La Recherche Scientifique Et Technique Outre-Mer, 1981. ISBN 2-7099-0576-0.

CAPETTA, H. **Chondrichthyes Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii: Teeth**. Munique: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 2012. 512 p. v. 3E. ISBN 978-3-89937-148-2.

COMPAGNO, L. J. V. Systematics of the genus *Hemitriakis* (Selachii; Carcharhinidae), and related genera. **Proceedings of the California Academy of Sciences**, [s. l.], v. XXXVIII, n. 4, p. 63-98, 31 dez. 1970.

COMPAGNO, L. J. V. *Ctenacis* and *Gollum*, two new genera of sharks (Selachii; Carcharhinidae). **Proceedings of the California Academy of Sciences**, [s. l.], v. XXXIX, n. 14, p. 257-272, 9 jul. 1973.

COMPAGNO, L.J.V. Phyletic Relationships of Living Sharks and Rays. **American Zoologist**: Recent Advances in the Biology of Sharks, (Spring, 1977), [s. l.], v. 17, ed. 2, p. 303-322, 1977.

COMPAGNO, L. J. V. **Carcharhinoid Sharks**: Morphology, Systematics and Phylogeny. 1978. Dissertação (Doctor of Philosophy) - Department of Biological Sciences, Stanford University, [S. l.], 1979.

COMPAGNO, L. J. V. FAO Species Catalogue. Sharks of the world: An Annotated and Illustrated Catalogue of Shark Species Known to Date. Part 2 - Carcharhiniformes. **FAO Fisheries Synopsis**, [s. l.], v. 4, n. 125, 1984.

COMPAGNO, L. J. V. **Sharks of the Order Carcharhiniformes**. 1ª ed. New Jersey: The Blackburn Press, 1988. 580p. ISBN 1-930665-76-8.

COMPAGNO, L. J. V. Sharks. *In*: CARPENTER, K. E. (ed.). The Living Marine Resources Of The Western Central Atlantic: Introduction, molluscs, crustaceans, hagfishes, sharks, batoid fishes and chimaeras. Rome: Food And Agriculture Organization Of The United Nations, 2002. v. 1, p. 358-505. ISSN 1020-6868.

COMPAGNO, L. J. V.; SPRINGER, S. Iago, a new genus of Carcharhinid sharks, with a redescription of *I. omanensis*. **Fishery Bulletin**, [s. l.], v. 69, n. 3, p. 615-626, fevereiro 1971.

COMPAGNO, L. J. V.; STEVENS, J. D. *Atelomycterus fasciatus* n.sp., a New Catshark (Chondrichthyes: Carcharhiniformes: Scyliorhinidae) from Tropical Australia. **Records of the Australian Museum**, [s. l.], v. 45, p. 147-169, 1993.

EBERT, D. A. *et al.* **Sharks of the World: A Fully Illustrade Guide**. Plymouth: Wild Nature Press, 2013. 528p.

ENAX, J. *et al.* Structure, composition, and mechanical properties of shark teeth. **Journal of Structural Biology**, [s. l.], v. 178, p. 290-299, 2012. DOI <http://dx.doi.org/10.1016/j.jsb.2012.03.012>. Disponível em: www.elsevier.com/locate/ympev. Acesso em: 22 maio 2020.

FARRIS, J. S. A Successive Aproximations Approach to Character Weighting. **Systematic Zoology**, [s. l.], v. 18, n. 4, p. 374-385, 1969.

FOWLER, H. W. Fishes from Natal, Zululand, and Portuguese East Africa. **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia**: Academy of Natural Sciences, [s. l.], v. 77, p. 187-268, 1925.

FOWLER, H. W. Descriptions of New Fishes Obtained 1907 to 1910, Chiefly in the Philippine Islands and Adjacent Seas. **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia**, [s. l.], v. 85, p. 233-367, 1934.

FOWLER, H. W. **Contributions to the biology of the Philippine archipelago and adjacent regions**: the fishes of the groups Elasmobranchii, Holocephali, Isospondyli, and Ostarophysii obtained by the United States Bureau of Fisheries Steamer. "Albatross" in 1907 to 1910,

chiefly in the Philippine Islands and adjacent sea. Bulletin 100. ed. Washington: United States Government Printing Office, 1941. v. 13.

FRATZL, P. *et al.* The mechanics of tessellations – bioinspired strategies for fracture resistance. **Chem Soc Rev**, [s. l.], v. 45, p. 252-267, 17 jan. 2023. DOI 10.1039/c5cs00598a. Disponível em: www.rsc.org/chemsocrev. Acesso em: 21 set. 2021.

FRICKE, R., ESCHMEYER, W. N. & VAN DER LAAN, R. (eds) **Eschmeyer's Catalog of Fishes: Genera, Species, References**. 2022. Disponível em: < <https://bit.ly/3pJ6aqL> >. Acesso em: 25 agosto 2022.

GARRICK, J. A. F. Studies on New Zealand Elasmobranchii. Part III: A New Species of *Triakis* (Selachii) from New Zealand. **Transactions of the Royal Society of New Zealand**, [s. l.], v. 82, p. 695-702, novembro 1954.

GARRICK, J. A. F.; SCHULTZ, L. P. A guide to the kinds of potentially dangerous sharks. In: GILBERT, P. W. (ed.). **Sharks and Survival**. Boston: D. C. Heath and Company, 1963. p. 3-60.

GILBERT, C. R. A revision of the hammerhead sharks (Family Sphyrnidae). **Proceedings of the United States National Museum**, Washington, D.C, v. 119, n. 3539, p. 1-98, 1967.

GOLOBOFF, P. A. Estimating Character Weights During Tree Search. **Cladistics**, [s. l.], n. 9, p. 83-91, 1993.

GOLOBOFF, P. A. Parsimony and Weighting: A reply to turner and zandee. **Cladistics**, [s. l.], n. 11, p. 91-104, 1995.

GOLOBOFF, P. A. Extended implied weighting. **Cladistics**, [s. l.], n. 30, p. 260-272, 2014. DOI 10.1111/cla.12047. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com>. Acesso em: 18 ago. 2022.

GOLOBOFF, P. A; MATTONI, C. I; QUINTEROS, A. S. Continuous characters analyzed as such. **Cladistics**, [s. l.], n. 22, p. 589-601, 2006. DOI 10.1111/j.1096-0031.2006.00122.x. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com>. Acesso em: 17 ago. 2022.

GOLOBOFF, P. A. *et al.* Weighting against homoplasy improves phylogenetic analysis of morphological data sets. **Cladistics**, [s. l.], n. 24, p. 758-773, 2008. DOI 10.1111/j.1096-0031.2008.00209.x. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com>. Acesso em: 17 ago. 2022.

GOLOBOFF, P. A; CATALANO, S. A. TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. **Cladistics**, [s. l.], v. 32, n. 3, p. 221-238, 2016. DOI <https://doi.org/10.1111/cla.12160>. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/cla.12160>. Acesso em: 13 abr. 2022.

GOMES, U. L. **A dentição como um subsídio ao estudo taxonômico dos Pleurotremata (Pisces. Chondrichthyes. Elasmobranchii)**. Orientador: Prof. Dr. Rubens da Silva Santos. 1988. Dissertação (Mestre em Ciências Biológicas (Zoologia) - Instituto de Biologia, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ, 1988.

GOMES, U. L. *et al.* Anatomical investigation of the slender catshark *Schroederichthys tenuis* Springer, 1966, with notes on intrageneric relationships (Chondrichthyes: Carcharhiniformes: Scyliorhinidae). **Zootaxa**, [s. l.], v. 1119, p. 29-58, 2006. DOI 10.11646/zootaxa.1119.1.2. Disponível em: shorturl.at/hkDKN. Acesso em: 2 set. 2021.

GRADY, J. E. Tooth development in sharks. **Archs oral Biol.**, [s. l.], v. 15, p. 613-619, 1970.

GUINOT, G. *et al.* On the need of providing tooth morphology in descriptions of extant elasmobranch species. **Zootaxa**, [s. l.], v. 4461, n. 1, p. 118-126, 2018. DOI <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4461.1.8>. Disponível em: <http://www.mapress.com/j/zt/>. Acesso em: 24 mar. 2020.

HEEMSTRA, P. C. A review of the smooth-hound sharks (Genus *Mustelus*, Family Triakidae) of the Western Atlantic Ocean, with descriptions of two new species and a new subspecies. **Bulletin of Marine Science**, [s. l.], v. 60, n. 3, p. 894-928, 1997.

HEEMSTRA, P.; HEEMSTRA, E. **Coastal Fishes of Southern Africa**. África do Sul: Nacional Inquiry Service Centre (NISC) e South African Institute for Aquatic Biodiversity (SAIAB), 2004.

HENNIG, W. **Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik**. Berlin: Deutscher Centralverlag, 1950. 370 p.

HENNIG, W. Phylogenetic systematics. **Annu. Rev. Entomol.**, [s. l.], n. 10, p. 97-116, 1965.

HERMAN, J.; MOVESTADT-EULER, M.; HOVESTADT, D. C. Contributions to the study of the comparative morphology of teeth and other relevant ichthyodorulites in living supraspecific taxa of Chondrichthyan fishes. **Bulletin De L'institut Royal Des Sciences Naturelles De Belgique**, [s. l.], v. 57, p. 43-56, 1987.

HERMAN, J.; MOVESTADT-EULER, M.; HOVESTADT, D. C. Contributions to the study of the comparative morphology of teeth and other relevant ichthyodorulites in living supraspecific taxa of Chondrichthyan fishes: Part A: Selachii. N° 2a: Order: Carcharhiniformes – Family: Triakidae. **Bulletin de L'Institut Royal Des Sciences Naturelles de Belgique, Biologie**, [s. l.], v. 58, p. 96-126, 1988.

HERMAN, J.; MOVESTADT-EULER, M.; HOVESTADT, D. C. Contributions to the study of the comparative morphology of teeth and other relevant ichthyodorulites in living supraspecific taxa of Chondrichthyan fishes: Part A: Selachii. N° 2b: Order: Carcharhiniformes – Family: Scyliorhinidae. **Bulletin de L'Institut Royal Des Sciences Naturelles de Belgique, Biologie**, [s. l.], v. 60, p. 181-230, 1990.

HERMAN, J.; MOVESTADT-EULER, M.; HOVESTADT, D. C. Contributions to the study of the comparative morphology of teeth and other relevant ichthyodorulites in living supraspecific taxa of Chondrichthyan fishes: Part A: Selachii. N° 2c: Order: Carcharhiniformes – Family: Proscylliidae, Hemigaleidae, Pseudotriakidae, Leptochariidae and Carcharhinidae. **Bulletin de L'Institut Royal Des Sciences Naturelles de Belgique, Biologie**, [s. l.], v. 61, p. 73-120, 1991.

HUMAN, B. A. A taxonomic revision of the catshark genus *Poroderma* Smith, 1837 (Chondrichthyes: Carcharhiniformes: Scyliorhinidae). **Zootaxa**, [s. l.], v. 1229, p. 1-32, 2006.

HUMAN, B. A. *et al.* Testing morphologically based phylogenetic theories within the cartilaginous Wshes with molecular data, with special reference to the catshark family (Chondrichthyes; Scyliorhinidae) and the interrelationships within them. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, [s. l.], v. 39, p. 384-391, 2006. DOI 10.1016/j.ympev.2005.09.009. Disponível em: www.sciencedirect.com. Acesso em: 17 dez. 2021.

IGLÉSIAS, S. P.; NAKAYA, K. *Apristurus atlanticus* (Koefoed, 1927), a junior synonym of *A. laurussonii* (Saemundsson, 1922) (Chondrichthyes: Carcharhiniformes: Scyliorhinidae). **Cybium**, [s. l.], v. 28, n. 3, p. 217-223, 2004.

IGLÉSIAS, S. P.; LECOINTRE, G.; SELLOS, D. Y. Extensive paraphyly within sharks of the order Carcharhiniformes inferred from nuclear and mitochondrial genes. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, [s. l.], v. 34, p. 569-583, 2005. DOI 10.1016/j.ympev.2004.10.022. Disponível em: www.sciencedirect.com. Acesso em: 23 set. 2021.

INOUE, S.; NAKAYA, K. *Cephaloscyllium parvum* (Chondrichthyes: Carcharhiniformes: Scyliorhinidae), a New Swell Shark from the South China Sea. **Species Diversity**, [s. l.], v. 11, p. 77-92, 2006.

JORDAN, D. S.; GILBERT, C. H. Fishes of North America. **Bulletin of the United States Nacional Museum**, [s. l.], n. 16, 1882.

LAST, P. R.; GAUDIANO, J. P. *Gollum suluensis* sp. nov. (Carcharhiniformes: Pseudotriakidae), a new gollumshark from the southern Philippines. **Zootaxa**, [s. l.], v. 3002, p. 17-30, 24 ago. 2011.

LERICHE, M. **Les Poissons Éocènes de la Belgique**. Bruxelles: Polleunis & Ceuterick, Imprimeurs, 1905.

LIM, D. D. *et al.* Phylogeny of hammerhead sharks (Family Sphyrnidae) inferred from mitochondrial and nuclear genes. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, [s. l.], v. 55, p. 168-177, 2010. DOI 10.1016/j.ympev.2010.01.037. Disponível em: www.elsevier.com/locate/ympev. Acesso em: 8 nov. 2022.

LÓPEZ, J. A. *et al.* Phylogeny of sharks of the family Triakidae (Carcharhiniformes) and its implications for the evolution of carcharhiniform placental viviparity. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, [s. l.], v. 40, p. 50-60, 2006. DOI doi:10.1016/j.ympev.2006.02.011. Disponível em: www.sciencedirect.com. Acesso em: 7 set. 2022.

MACDONALD, J. D.; BARRON, C. On a supposed new species of *Galeocерdo* from Southern Seas. **Proceedings of the Zoological Society of London**, Habana, Imprenta de la viuda de Barcina Y Comp, p. 368-371, 1868.

MAISEY, J. G. Higher elasmobranch phylogeny and biostratigraphy. **Zoological Journal of the Linnean Society**, [s. l.], v. 82, p. 33-54, 1984.

MUSICK, J. A.; ELLIS, J. K. Reproductive Evolution of Chondrichthyans. *In*: HAMLETT, W. C. (ed.). **Reproductive Biology and Phylogeny of Chondrichthyes: Sharks, Batoids and Chimaeras**. New Hampshire, US: Science Publishers, INC., 1992. v. 3, cap. 3, p. 45-80. ISBN 1-57808-314-1.

MÜLLER, J.; HENLE, J. **Systematische Beschreibung der Plagiostomen**. Berlin: Viet und Comp., 1838-41. 200 p.

NAKAYA, K. Taxonomy, comparative anatomy and phylogeny of Japanese catsharks, Scyliorhinidae. **Memoirs of the Faculty of Fisheries, Hokkaido University**, [s. l.], v. 23, p. 1-94, 1975.

NAYLOR, G. J. P. The phylogenetic relationships among requiem and hammerhead sharks: inferring phylogeny when thousands of equally most parsimonious trees result. **Cladistics**, [s. l.], v. 8, p. 295-318, 1992.

NAYLOR, G. J. P. *et al.* Elasmobranch Phylogeny: A Mitochondrial Estimate Based on 595 Species. *In*: CARRIER, J. C. *et al.* **Biology of Sharks and Their Relatives**. 2. ed. [S. l.]: CRC Press, 2012. cap. 2, p. 31-56. ISBN 978-1439839249.

NELSON, G. J.; PLATNICK, N. I. **Systematics and biogeography**: cladistics and vicariance. [S. l.]: Columbia University Press, 1981. 567 p. ISBN 0-231-04574-3.

NELSON, J. S. **Fishes of the World**. 4. ed. Hoboken, New Jersey: John Wiley & Sons, Inc., 2006. ISBN-13: 978-0-471-25031-9.

NELSON, J. S.; GRANDE, T. C.; WILSON, M. V. H. **Fishes of the World**. 5. ed. Hoboken, New Jersey: John Wiley & Sons, Inc., 2016. ISBN 9781118342336.

PAGNONCELLI, D. **Redescrição de *Schroederichthys saurisqualus* Soto, 2001 (Chondrichthyes, Carcharhiniformes, Scyliorhinidae) da costa sul e sudeste do Brasil**. Orientador: Prof.^ª. Dr.^ª. Valéria Gallo. 2009. 98 p. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Evolução) - Instituto de Biologia, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ, 2009.

POEY, F. **Memorias sobre la historia natural de la isla de Cuba, acompañadas de sumarios latinos y extractos en frances**, Habana, Impr. de Barcina, n. 6, p. 331-335, 1861.

POEY, F. Catalogo Razonado de los peces de la isla de Cuba. **Repertorio fisico-natural de la Isla de Cuba**, Habana, Imprenta de la viuda de Barcina Y Comp, n. 6, p. 446-455, 1868.

PURDY, R. W. A Key to the Common Genera of Neogene Shark Teeth. **Smithsonian Institution**, Washington, D.C., 2006.

RASCHI, W.; MUSICK, J. A.; COMPAGNO, L. J. V. *Hypoprion bigelowi*, a Synonym of *Carcharhinus signatus* (Pisces: Carcharhinidae), with a Description of Ontogenetic

Heterodonty in This Species and Notes on Its Natural History. **American Society of Ichthyologists and Herpetologists (ASIH)**, [s. l.], v. 1982, n. 1, p. 102-109, 23 fev. 1982.

ROSA, M. R.; GADIG, O. B. F. Taxonomic comments and an identification key to species for the Smooth-hound sharks genus *Mustelus* Link, 1790 (Chondrichthyes: Triakidae) from the Western South Atlantic. **Pan-American Journal of Aquatic Sciences**, [s. l.], v. 5, n. 3, p. 401-413, 2010.

SATO, K.; NAKAYA, K.; YOROZU, M. *Apristurus australis* sp. nov., a new long-snout catshark (Chondrichthyes: Carcharhiniformes: Scyliorhinidae) from Australia. In: LAST, P. R.; WHITE, W. T.; POGONOSKI, J. J. (Eds.). **Descriptions of New Australian Chondrichthyans**. Austrália: CSIRO Marine and Atmospheric Research, 2008. p. 113-121. ISBN 1 921424 18 2.

SCHNETZ, L.; PFAFF, C.; KRIWET, J. Tooth development and histology patterns in lamniform sharks (Elasmobranchii, Lamniformes) revisited. **Journal of Morphology**, [s. l.], p. 1-15, 2016.

SHIMADA, K. Phylogeny of lamniform sharks (Chondrichthyes: Elasmobranchii) and the contribution of dental characters to lamniform systematics. **Paleontological Research**, [s. l.], v. 9, n. 1, p. 55-72, abril 2005.

SHIRAI, S. Phylogenetic Interrelationships of Neoselachians (Chondrichthyes: Euseleachii). In: **Interrelationships of Fishes**. [S. l.: s. n.], 1996. p. 9-34.

SMITH, A. Illustrations of the Zoology of South Africa. **Figures and descriptions of the objects of Natural History**, [s. l.], 1845.

SOARES, K. D. A.; GOMES, U. L.; DE CARVALHO, M. R. Taxonomic review of catsharks of the *Scyliorhinus haeckelii* group, with the description of a new species (Chondrichthyes: Carcharhiniformes: Scyliorhinidae). **Zootaxa**, [s. l.], v. 4066, n. 5, p. 501-534, 19 jan. 2016. DOI <http://doi.org/10.11646/zootaxa.4066.5.1>. Disponível em: shorturl.at/aor15. Acesso em: 14 jul. 2021.

SOARES, K. D. A.; DE CARVALHO, M. R. The catshark genus *Scyliorhinus* (Chondrichthyes: Carcharhiniformes: Scyliorhinidae): taxonomy, morphology and distribution. **Zootaxa**, [s. l.], v. 4601, n. 1, p. 1-147, 7 maio 2019. DOI <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4601.1.1>. Disponível em: shorturl.at/cAPV9. Acesso em: 25 ago. 2020.

SOARES, K. D. A.; MATHUBARA, K. Combined phylogeny and new classification of catsharks (Chondrichthyes: Elasmobranchii: Carcharhiniformes). **Zoological Journal of the Linnean Society**, [s. l.], v. XX, p. 1-54, 2022.

SOARES, K. D. A.; ZANINI, F. Redescription and anatomical investigation of *Schroederichthys maculatus* Springer, 1966 and *S. saurisqualus* Soto, 2001 with comments on their systematics (Chondrichthyes: Carcharhiniformes: Atelomycteridae). **Zoologischer Anzeiger**, [s. l.], v. 302, p. 224-238, 13 jan. 2023. DOI <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2022.12.003>. Disponível em: www.elsevier.com/locate/jcz. Acesso em: 2 jan. 2023.

- SOTO, J. M. R. *Galues mincaronei* sp. nov. (Carcharhiniformes, Scyliorhinidae), a new species of sawtail catshark from Southern Brazil. **Mare Magnum**, [s. l.], v. 1, n. 1, p. 11-18, 2001a.
- SOTO, J. M. R. *Schroederichthys saurisqualus* sp. nov. (Carcharhiniformes, Scyliorhinidae), a new species of catshark from Southern Brazil, with further data on *Schroederichthys* species. **Mare Magnum**, [s. l.], v. 1, n. 1, p. 37-50, 2001b.
- SPRINGER, S. Two new Atlantic species of dog sharks, with a key to the species of *Mustelus*. **Proceedings of the United States National Museum**, [s. l.], v. 86, n. 3058, p. 461-468, 1939.
- SPRINGER, V. G. A revision of the Carcharhinid shark genera *Scoliodon*, *Loxodon*, and *Rhizoprionodon*. **Proceedings of the United States National Museum: Smithsonian Institution**, Washington, D.C., v. 115, n. 3493, p. 559-648, 1964.
- SPRINGER, S. A review of western Atlantic catsharks, Scyliorhinidae, with descriptions of a new genus and five new species. **Fishery Bulletin of the Fish and Wildlife Service**, [s. l.], v. 65, p. 581-624, 1966.
- STEYSKAL, G. C. The grammar of family-group names as exemplified by those of fishes. **Proc. Biol. Soc. Wash.**, [s. l.], v. 93, n. 1, p. 168-177, 1980.
- STRASBURG, D. W. The Diet and Dentition of *Isistius brasiliensis*, with Remarks on Tooth Replacement in Other Sharks. **American Society of Ichthyologists and Herpetologists (ASIH)**, [s. l.], v. 1963, n. 1, p. 33-40, 30 mar. 1963.
- THIES, H. D.; REIF, T. W-E. Phylogeny and evolutionary ecology of Mesozoic Neoselachii. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie**, Stuttgart, v. 169, n. 3, p. 333-361, 1985.
- UNITED STATES DEPARTMENT OF THE INTERIOR. Susumu Kato, Stewart Springer & Mary H. Wagner. Circular 271. **Field Guide to Eastern Pacific and Hawaiian Sharks**, Washington, D.C., dezembro 1967.
- U. S. Department of Commerce. Stewart Springer. NOAA Technical Report NMFS Circular 422. **A Revision of the Catsharks, Family Scyliorhinidae**, [S. l.], abril 1979.
- U.S. Department of Commerce. J. A. F. Garrick. NOAA Technical Report NMFS Circular 445. **Sharks of the Genus *Carcharhinus***, [S. l.], maio 1982.
- U. S. Department of Commerce. J. A. F. Garrick. NOAA Technical Report NMFS 34. **Additions to a Revision of the Shark Genus *Carcharhinus*: Synonymy of *Aprionodon* and *Hypoprion*, and Description of a New Species of *Carcharhinus* (Carcharhinidae)**, [S. l.], novembro 1985.
- WEIGMANN, S.; STEHMANN, M. F. W.; THIEL, R. *Planonassus parini* n. g. and n. sp., a new genus and species of false cat sharks (Carcharhiniformes, Pseudotriakidae) from the deep northwestern Indian Ocean off Socotra Islands. **Zootaxa**, [s. l.], v. 3609, n. 2, p. 161-181, 29

jan. 2013. DOI <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3609.2.3>. Disponível em: shorturl.at/buxFL. Acesso em: 29 out. 2022.

WHITE, E. G. Some transitional Elasmobranchs connecting the Cautoloidea with the Carcharhinoidea. **American Museum Novitates**, New York City, n. 879, p. 1-22, 1936.

WHITE, E. G. Interrelationships of the Elasmobranchs with a key to the Order Galea. **Bulletin of The American Museum of Natural History**, Nova Iorque, v. LXXIV, p. 25-138, 24 dez. 1937.

WHITE, W. T. *et al.* **Sharks and Rays of Papua New Guinea**. ACIAR Monograph No. 189. ed. Canberra, Australia: Australian Centre for International Agricultural Research, 2017. 327 p. ISBN 978-1-925746-04-4.

WINTON, M. V.; EBERT, D. A. Family Carcharhinidae: Requiem sharks. In: HEEMSTRA, P. C. *et al.*, (ed.). **Coastal fishes of the Western Indian Ocean**. 1. ed. South Africa: South African Institute for Aquatic Biodiversity, 2022. p. 510-538. ISBN 978-1-990951-28-2.