



**Universidade de Évora - Instituto de Investigação e Formação Avançada**

Programa de Doutoramento em Biologia

Tese de Doutoramento

**Chondrichthyes fósseis de Brielas (Langhiano, Portugal)**

Pedro Manuel Simões Rosa Fialho

Orientador(es) | Ausenda Cáceres Balbino  
Miguel Telles Antunes

Évora 2022

---

---

---

---





---

**Universidade de Évora - Instituto de Investigação e Formação Avançada**

Programa de Doutoramento em Biologia

Tese de Doutoramento

**Chondrichthyes fósseis de Brielas (Langhiano, Portugal)**

Pedro Manuel Simões Rosa Fialho

Orientador(es) | Ausenda Cáceres Balbino  
Miguel Telles Antunes

Évora 2022

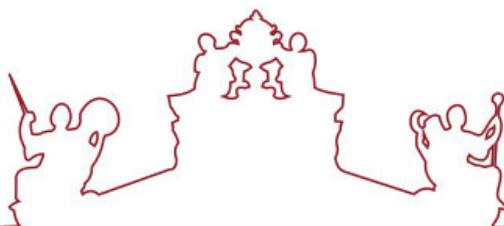
---

---

---

---





A tese de doutoramento foi objeto de apreciação e discussão pública pelo seguinte júri nomeado pelo Diretor do Instituto de Investigação e Formação Avançada:

Presidente | D. Figueiredo (Universidade de Évora)

Vogais | António Toscano Grande (Universidad de Huelva)  
Ausenda Cáceres Balbino (Universidade de Évora) (Orientador)  
Edith Xiomara Garcia Garcia ()  
Octávio João Madeira Mateus (Universidade Nova de Lisboa - Faculdade de Ciências e Tecnologias)  
Paulo Alexandre Rodrigues Roque Legoinha (Universidade Nova de Lisboa)



# CHONDRICHTHYES FÓSSEIS DE BRIELAS (LANGHIANO, PORTUGAL)

FOSSIL CHONDRICHTHYES OF BRIELAS (LANGHIAN, PORTUGAL)

Universidade de Évora

2017 - 2021

**Pedro Manuel Simões Rosa Fialho**

Orientadora: Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Ausenda Balbino

Co-Orientador: Prof. Dr. Miguel Telles Antunes

**Autor:** Pedro Fialho

**Orientadora:** Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Ausenda Balbino

**Co-Orientador:** Prof. Dr. Miguel Telles Antunes

**Curso:** Doutoramento em Biologia

**Instituição:** Universidade de Évora

**Ano de entrega:** 2021

**Estilo de referenciação e citação:** APA 7<sup>a</sup> Edição

*Dedico este trabalho e os seus resultados aos meus pais e irmã.*



# CHONDRICHTHYES FÓSSEIS DE BRIELAS (LANGHIANO, PORTUGAL)

## RESUMO

Com a aquisição de material adicional e à luz de novos conhecimentos e metodologias, procedeu-se a uma reavaliação, mais profunda e complexa da diversidade fóssil de seláceos de Brielas. No presente estudo são exploradas metodologias modernas de maceração, morfometria e geoquímica, como complementos às metodologias tradicionais de comparação e descrição morfológica, para classificação sistemática e estudo de paleoambientes. Através da análise de 136 anos de estudos publicados sobre faunas de seláceos fósseis de Portugal, foi possível enquadrar a fauna registada em Brielas na diversidade total já descrita para jazidas marinhas portuguesas. Trinta e seis espécies foram identificadas numa análise aprofundada de 966 fósseis, com atribuição a nove ordens: Hexanchiformes, Squaliformes, Squatiniformes, Lamniformes, Carcharhiniformes, Rhinopristiformes, Rajiformes, Torpediniformes, Myliobatiformes. Registam-se também as primeiras ocorrências de *Aetomylaeus* sp., *Centrophorus granulosus*, *Dasyatis probsti*, *Hexanchus agassizi* e *Iago angustidens*; bem como a presença de outras espécies já conhecidas para idades mais recentes do registo fóssil português.



# FOSSIL CHONDRICHTHYES OF BRIELAS (LANGHIAN, PORTUGAL)

## ABSTRACT

With the acquisition of additional material and in the light of new knowledge and methodologies, a more profound and more complex reassessment of the fossil diversity of Brielas selachians was carried out. In the present study, modern maceration, morphometric and geochemical methodologies are explored, as complements to the traditional methodologies of morphological comparison and description, for systematic classification and study of paleoenvironments. By analyzing 136 years of published studies on fossil selachian fauna from Portugal, it was possible to frame the fauna recorded at Brielas in the total diversity already described for Portuguese marine deposits. Thirty-six species were identified in an in-depth analysis of 966 fossils, assigned to nine orders: Hexanchiformes, Squaliformes, Squatiniformes, Lamniformes, Carcharhiniformes, Rhinopristiformes, Rajiformes, Torpediniformes, Myliobatiformes. The first occurrences of *Aetomylaeus* sp., *Centrophorus granulosus*, *Dasyatis probsti*, *Hexanchus agassizi*, and *Iago angustidens* were also registered, as well as other species already known for more recent ages in the Portuguese fossil record.



# PARTE 1



# 1. ESTRUTURA DA TESE

A presente dissertação de doutoramento encontra-se organizada em 5 partes.

## Parte 1

Para aprofundar o índice geral e contribuir para a compreensão do leitor, foi incluída a presente exposição e o índice geral deste documento (**capítulo 1**).

Os **capítulos 2 e 3** foram organizados de forma a contextualizar o material fóssil estudado e os organismos de que provém, para melhor entender a metodologia posteriormente aplicada e os resultados obtidos. A Introdução (**capítulo 2**) procura enquadrar o presente estudo nas vertentes: evolutiva, biológica e geológica, evidenciando ainda os objectivos das diferentes vertentes do trabalho. O Estado da Arte (**capítulo 3**) acompanha o desenvolvimento histórico desta ciência em Portugal e assinala os achados anteriormente publicados.

## Parte 2

Começaremos, no **capítulo 4**, pela apresentação do procedimento seguido na preparação do material fóssil. Neste capítulo também se incluiu um procedimento para preparação de material recente, e informações adicionais sobre o registo fotográfico realizado.

No **capítulo 5** são apresentadas as metodologias: descrição taxonómica (qualitativa) e morfometria (quantitativa). E para finalizar esta parte, são descritas as metodologias geoquímicas utilizadas durante o estudo de paleoambientes (**capítulo 6**).

## Parte 3

Os resultados dividem-se em dois grandes capítulos. Sistemática e Taxonomia (**capítulo 7**), foca o trabalho de descrição e classificação dos fósseis estudados. Resultados Gerais (**capítulo 8**) apresenta a repartição taxonómica da fauna de Brielas, os dados ecológicos dos *taxa* identificados, e a comparação com outras faunas miocénicas portuguesas.

## **Parte 4**

Inclui as conclusões finais do estudo no **capítulo 9** e as referências no **capítulo 10**.

## **Parte 5**

Na parte final apresentam-se os índices das imagens, tabelas e designações taxonómicas (**capítulo 11**), as estampas (**capítulo 12**) que complementam a informação apresentada nos capítulos anteriores, e, por último, os agradecimentos (**capítulo 13**).

## 1.1 ÍNDICE GERAL

CHONDRICHTHYES FÓSSEIS DE BRIELAS (LANGHIANO, PORTUGAL) RESUMO -----	3
FOSSIL CHONDRICHTHYES OF BRIELAS (LANGHIAN, PORTUGAL) ABSTRACT -----	5
<b>PARTE 1 -----</b>	<b>7</b>
1. ESTRUTURA DA TESE -----	9
1.1 ÍNDICE GERAL-----	11
2. INTRODUÇÃO-----	13
2.1 ENQUADRAMENTO EVOLUTIVO -----	13
2.2 ENQUADRAMENTO BIOLÓGICO -----	20
2.2.1 MORFOLOGIA DENTÁRIA -----	23
2.3 ENQUADRAMENTO GEOLÓGICO-----	30
2.4 OBJECTIVOS DO ESTUDO-----	33
3. ESTADO DA ARTE-----	35
3.1 ANÁLISE CRÍTICA -----	50
<b>PARTE 2 -----</b>	<b>61</b>
4. PREPARAÇÃO DE MATERIAIS -----	63
4.1 MATERIAL FÓSSIL -----	63
4.1.1 REGISTO FOTOGRÁFICO-----	66
4.2 MATERIAL “VIVO” -----	67
4.2.1 PROTOCOLO -----	70
5. COMPARAÇÃO MORFOLÓGICA -----	75
5.1 DESCRIÇÕES TAXONÓMICAS-----	75
5.2 MORFOMETRIA -----	77
6. GEOQUÍMICA-----	83
<b>PARTE 3 -----</b>	<b>91</b>
7. SISTEMÁTICA E TAXONOMIA-----	93
7.1 SQUALOMORPHII-----	95
7.2 GALEOMORPHII-----	101
7.3 BATOMORPHII-----	128
8. RESULTADOS-----	163
8.1 FAUNA DE BRIELAS-----	163
8.2 COMPARAÇÃO COM FAUNAS MIOCÉNICAS PORTUGUESAS-----	170
<b>PARTE 4-----</b>	<b>175</b>
9. CONCLUSÕES -----	177

10. REFERÊNCIAS -----	181
<b>PARTE 5-----</b>	<b>205</b>
11. ÍNDICES -----	207
11.1 ÍNDICE DE FIGURAS -----	207
11.2 ÍNDICE DE TABELAS -----	216
11.3 ÍNDICE TAXONÓMICO -----	218
12. ESTAMPAS -----	223
13. AGRADECIMENTOS -----	259

## 2. INTRODUÇÃO

**C**hondrichthyes do grego “*khondros*” cartilagem + “*ikhthus*” peixe, é um nome plural originário do latim moderno (Oxford University Press, 2021a), que representa a classe de peixes caracterizada por um esqueleto cartilágneo. Comumente conhecidos por seláceos<sup>1</sup>, os Chondrichthyes Huxley, 1880, estão entre os vertebrados mais antigos, com as suas origens a preceder as dos mamíferos, dinossauros e até as das plantas terrestres.

### 2.1 ENQUADRAMENTO EVOLUTIVO

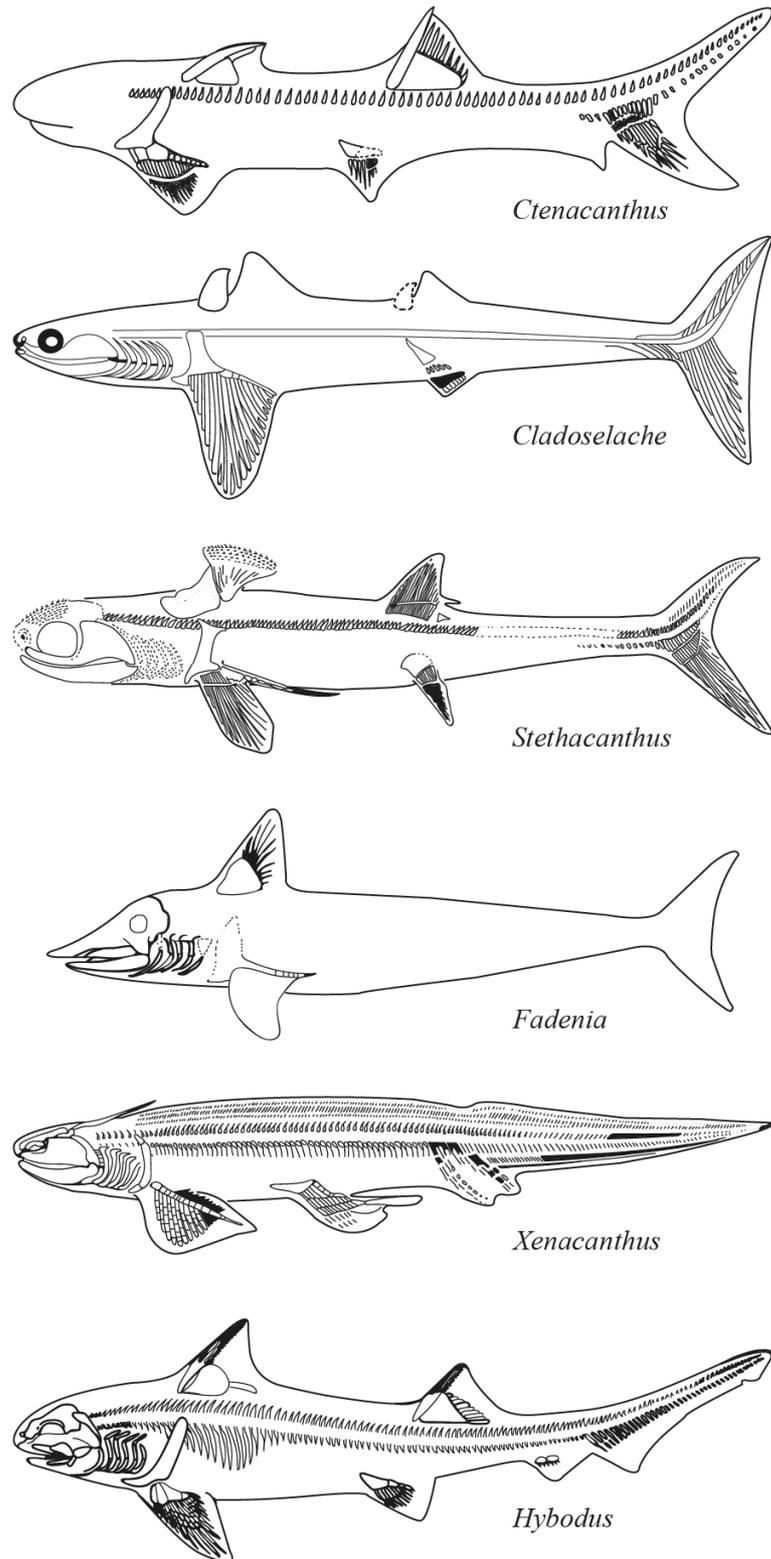
A história evolutiva dos peixes cartilágneos ter-se-á iniciado no Silúrico ( $443.8 \pm 1.5$  Ma -  $419.2 \pm 3.2$  Ma), período em que os Gnathostomata<sup>2</sup>, vertebrados com mandíbula, se terão separado dos Agnatha, vertebrados sem mandíbula (Turner & Miller, 2005). Esta separação ocorreu devido ao aparecimento de uma modificação morfológica designada de arcos branquiais (Turner & Miller, 2005). Os exemplares encontrados suscitam naturalmente discussão sobre o tema. O mais completo e antigo Gnathostomata, do género *Guiyu* Zhu, Zhao, Jia, Lu, Qiao & Qu, 2009, foi datado de 419 Ma (Yu et al., 2010). As escamas mais antigas semelhantes às de tubarão, atribuídas à família Kannathalepididae Marss & Gagnier, 2001, foram datadas de 428 Ma, antecedendo, assim os Gnathostomata em 9.0 Ma (Turner & Miller, 2005). Pela raridade de espécimes articulados destes *taxa* em jazidas tão antigas, o período exacto para o surgimento das primeiras formas basais de seláceos permanece em debate.

Benton (2005) sugere uma primeira grande diversificação das formas de Chondrichthyes durante o Devónico ( $419.2 \pm 3.2$  Ma -  $358.9 \pm 0.4$  Ma), período também conhecido por “Idade dos Peixes”. Evidenciam-se duas formas basais de seláceos neste período (Figura 2.1), os géneros: *Ctenacanthus* Agassiz, 1837

---

<sup>1</sup> Seláceo - tubarão (Porto Editora, 2020).

<sup>2</sup> Chondrichthyes e Osteichthyes evoluíram do grupo Gnathostomata (Leconte & Le Guyader, 2006).



**FIGURA 2.1** Representação da morfologia das formas basais de seláceos. As imagens foram redesenhadas das fontes originais: *Ctenacanthus*, *Cladoselache*, *Stethacanthus*, *Fadenia*, *Xenacanthus*, *Hybodus* (Compagno, 1990; Schaeffer, 1967; Schaeffer & Williams, 1977; Zangerl, 1984).

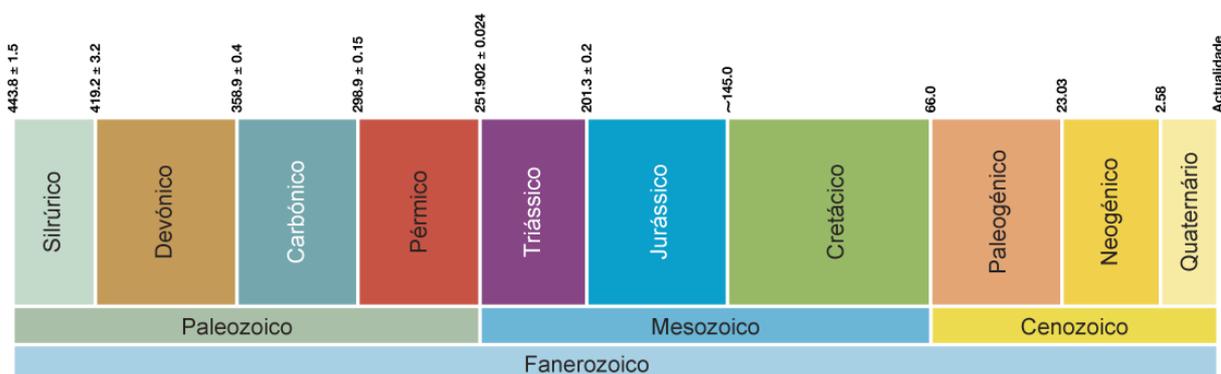
(Emsiano) e *Cladoselache* Dean, 1894 (Famenniano) (Paleobiology Database, 2020).

Os dentes mais antigos, semelhantes aos de tubarões actuais, surgem no Devónico Inferior, descobertos na Província de Zaragoza (Espanha) e atribuídos a *Leonodus carlsi* por Mader (1986). Foram também encontrados espécimes articulados de *Doliodus latispinosus* (Whiteaves, 1881) (nome válido do anteriormente conhecido *Doliodus problematicus*) (Pollerspöck & Straube, 2020) no Canadá; do género *Pucapampella* Janvier & Suárez-Riglos, 1986, na África do Sul; e de *Antarctilamna prisca* Young, 1982 na Antartida (Turner & Miller, 2005).

Novas formas basais com características mais bizarras aparecem posteriormente durante o Carbónico ( $358.9 \pm 0.4$  Ma -  $289.9 \pm 0.15$  Ma) (Figura 2.1): *Stethacanthus* Newberry, 1889 (Tournaisiano) e *Fadenia* Nielsen, 1932, um género de quimera que também marca este período (Moscoviano) (Paleobiology Database, 2020).

O domínio dos seláceos em ambientes aquáticos fortificou-se durante o Pérmico ( $289.9 \pm 0.15$  Ma -  $251.902 \pm 0.024$  Ma), com o aparecimento do género *Xenacanthus* Beyrich, 1848 (Gzheliano) (Paleobiology Database, 2020) (Figura 2.1). E manteve-se durante a era seguinte (Mesozoico), com a presença da ordem Hybodontiformes, cuja adaptação a ambientes marinhos e fluviais ampliou a distribuição de Chondrichthyes em termos globais (Benton, 2005). O género *Hybodus* Agassiz, 1837 (Asseliano) (Paleobiology Database, 2020) é, de entre as formas basais, a que apresenta uma morfologia mais aproximada das actuais (Figura 2.1). O Pérmico foi também marcado pela presença do género *Helicoprion* Karpinsky, 1899 (Sakmariano), com uma morfologia dentária única, composta por dentes organizados em espiral (Paleobiology Database, 2020).

A evolução dos Chondrichthyes prolonga-se pela maior parte do Éon Fanerozoico (Figura 2.2), com uma segunda grande diversificação entre o Triássico ( $251.902 \pm$



**FIGURA 2.2** Representação do alcance cronoestratigráfico dos Chondrichthyes, enunciando as Eras e Períodos em que a sua presença foi registada (adaptado de Cohen et al., 2013, versão 2021/07). Idades expressas em Ma.

0.024 Ma -  $201.3 \pm 0.2$  Ma) e o Jurássico ( $201.3 \pm 0.2$  Ma -  $\sim 145.0$  Ma) (Benton, 2005). Por comparação morfológica com espécies recentes, crê-se que as formas actuais de seláceos derivam desta segunda diversificação e dos seláceos basais do Mesozoico (Guinot & Cavin, 2016; Guinot et al., 2018).

Assiste-se posteriormente, a um declínio acentuado e eventual extinção dos Hybodontiformes durante o Cretácico ( $\sim 145.0$  Ma -  $\sim 66.0$  Ma) (Benton, 2005).

Os primeiros vestígios fósseis da mítica espécie de tubarão *Otodus (Megaselachus) megalodon* (Agassiz, 1837) surgem associados ao início do Paleogénico ( $\sim 66.0$  Ma -  $\sim 23.03$  Ma), nomeadamente durante o Paleocénico (Paleobiology Database, 2020). Semelhante, mas de menores dimensões, encontra-se actualmente em águas portuguesas o grande tubarão-branco, *Carcharodon carcharias* (Linnaeus, 1758), já capturado na Ilha de São Miguel (Açores) (Saldanha, 2003).

Em suma, ao longo da sua história evolutiva de aproximadamente 400 Ma, os seláceos deram origem a uma miríade de formas, tamanhos e estilos de vida, que lhes permitiram conquistar ambientes aquáticos marinhos, de água doce e salobra, alcançando uma distribuição geográfica global (Lecointre & Guyader, 2006; Last et al., 2016). Presentes no registo geológico do Silúrico ao Quaternário, este grupo de organismos sobreviveu a quatro grandes extinções em massa (Tabela 2.1):

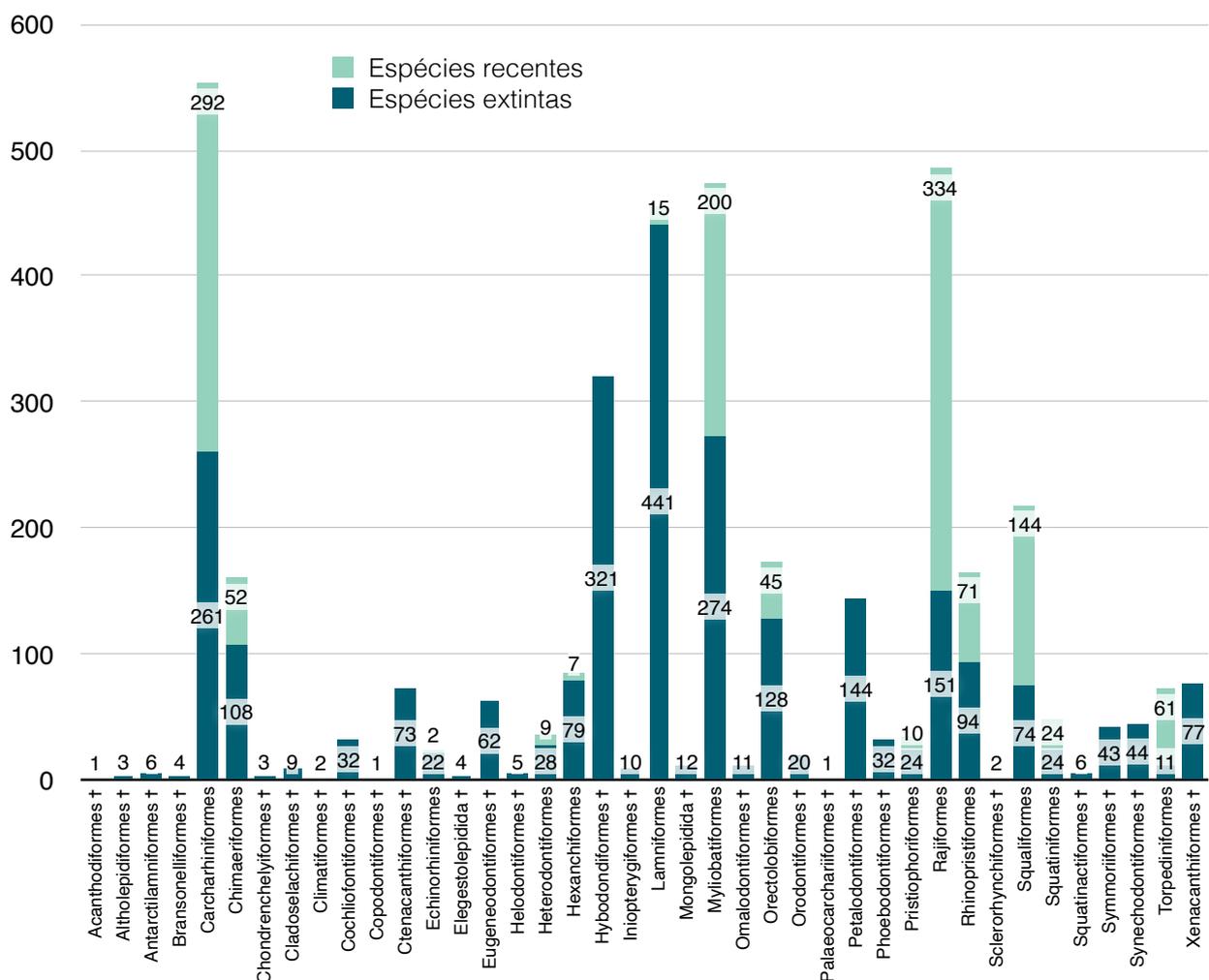
<b>Devónico</b>	Marcado por uma repetição de pressões ambientais e pela extinção do Frasniano - Famenniano, considerada a quarta maior em termos de severidade ecológica por McGhee et al. (2013), provocada pela actividade vulcânica durante esse período.
<b>Pérmico</b>	Marcado por uma nova grande extinção associada a eventos consequentes de uma acentuada actividade vulcânica.
<b>Triássico</b>	Marcado por uma extinção em massa com clara influência da actividade vulcânica.
<b>Cretácico</b>	Marcado por uma grande extinção em massa, a qual, apesar de não ter sido a mais mortífera, eliminou aproximadamente 75% das espécies e 40% dos géneros existentes. A este evento de extinção estão associados um rápido aquecimento global, elevada actividade vulcânica e o impacto de uma estrutura.

**TABELA 2.1** Extinções em massa a que o grupo taxonómico Chondrichthyes sobreviveu, com indicação das respectivas condicionantes segundo Bond e Grasby (2017).

Em Portugal, os fósseis de seláceos mais antigos datam do Jurássico Inferior, Toarciano ( $\sim 182.7$  Ma -  $\sim 0.7$  Ma), sendo que a grande maioria dos estudos se foca em jazidas fossilíferas marinhas do Miocénico, conhecidas pela sua grande riqueza fóssil (Fialho et al., 2021).

À semelhança do que sucede com outros grupos taxonómicos, a catalogação da diversidade de Chondrichthyes é uma tarefa complexa. É necessária uma constante

revisão das classificações e afinação das descrições taxonómicas, recorrendo, sempre que possível, aos avanços científicos e novas metodologias para obter mais informação. Torna-se portanto difícil, proceder a uma estimativa do número de espécies de seláceos identificadas à data, sejam fósseis ou recentes. A plataforma “*Shark References*” é uma das soluções apresentadas para esta problemática, uma base de dados criada a nível internacional por Pollerspöck e Straube (2021), que permite reunir o máximo de dados actualizados num só local de livre acesso. É considerada, pelo autor desta dissertação, a mais completa base de dados para o estudo de Chondrichthyes e, por isso, foi frequentemente utilizada durante o presente trabalho. Através da análise dos *taxa* de Chondrichthyes reunidos em “*Shark References*”, foi possível contabilizar um total de 4186 espécies válidas, 69,8% das quais extintas e 30,2% actuais (Fialho et al., 2021). Como apresentado na Figura 2.3, a maioria das formas de seláceos estão extintas, com apenas 14 ordens dos três grandes *taxa* (tubarões, batóides e quimeras) ainda representadas na biodiversidade actual: Carcharhiniformes, Chimaeriformes, Echinorhiniformes, Hexanchiformes, Heterodontiformes, Lamniformes, Myliobatiformes, Orectolobiformes,



**FIGURA 2.3** Número de espécies extintas e recentes de Chondrichthyes por ordem alfabética, de acordo com a análise da informação disponível em ([shark-references.com](http://shark-references.com)). O símbolo † representa as ordens extintos.

Pristiophoriformes, Rajiformes, Rhinopristiformes, Squatiniformes, Squaliformes, Torpediniformes.

O estudo das relações evolutivas entre os diferentes *taxa* de Chondrichthyes tem também procurado acompanhar estas revisões taxonómicas. Segundo Amaral et al. (2018), os métodos de classificação dos Elasmobranchii e as respectivas descobertas relacionadas com a sua filogenia, sofreram mudanças significativas durante o último século (Tabela 2.2):

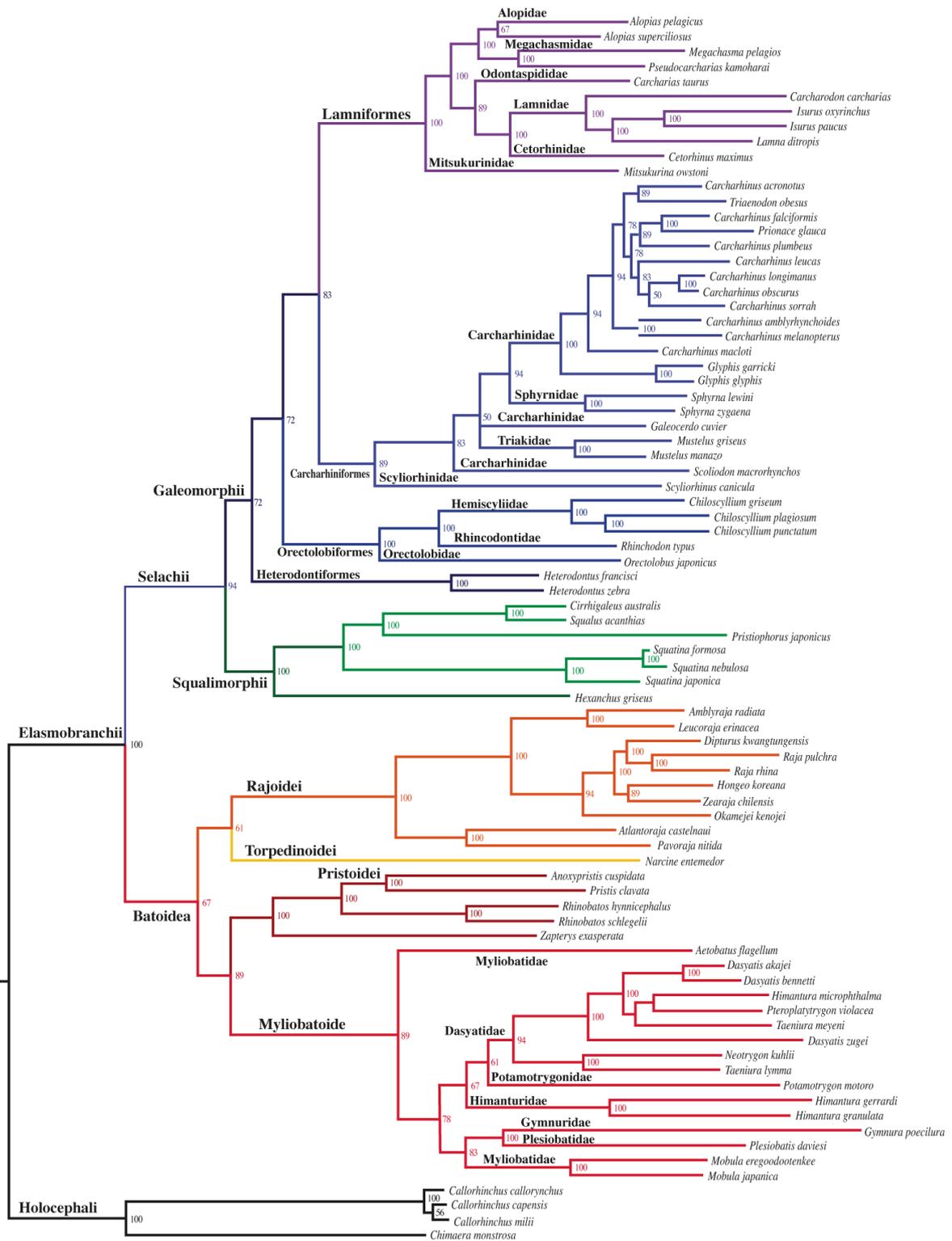
Anos	Métodos	Principais descobertas
1906 - 1941	Morfologia	Elasmobranchii subdivididos em dois grupos monofiléticos: batóides e tubarões.
1973 - 1996	Morfologia e cladística	Elasmobranchii subdivididos em: - Galeomorphii (Carcharhiniformes, Heterodontiformes, Lamniformes, Orectolobiformes); - Squalomorphii (Hexanchiformes, Pristiophoriformes, Squaliformes); - Batoidea (Myliobatiformes, Pristiformes, Rajiformes, Rhinobatiformes, Torpediniformes); Batóides representam um clado derivado dentro da filogenia dos tubarões - hipótese Hypnosqualea.
1992 - 2011	Sistemática molecular	Tubarões e batóides são monofiléticos; não suporta a hipótese Hypnosqualea; Squatina e Pristiophoriformes são squalomorfos.
2012 - 2018	Sistemática molecular (extensa análise mitogenómica)	Os Chondrichthyes encontram-se subdivididos em: - Elasmobranchii (Selachii e Batoidea); - Holocephali.

**TABELA 2.2** Alterações nos métodos de classificação de seláceos actuais e respectivas descobertas filogenéticas, segundo Amaral et al. (2018).

Os Chondrichthyes distinguem-se dos peixes ósseos pela presença de duas sinapomorfias<sup>3</sup>: a presença de um endoesqueleto com calcificação prismática e, nos machos, de um par de órgãos copulatórios pélvicos designados de cláspere (Cappetta, 2012; Grogan & Lund, 2004). Através da aplicação de um melhorado método de sistemática molecular, que se baseia numa extensa análise mitogenómica de 82 genomas mitocondriais completos de espécimes recentes, o trabalho de Amaral et al. (2018) permitiu reforçar a última divisão filogenética de Chondrichthyes, proposta por Naylor et al. (2012) (Figura 2.4).

Em seguida, aprofundaremos as características morfológicas que se tornaram competitivamente vantajosas para estes seres e a grande diversidade de formas que os Chondrichthyes apresentam.

<sup>3</sup> Sinapomorfia, característica presente numa espécie ancestral e compartilhada exclusivamente (mais ou menos modificada) pelos seus descendentes evolutivos (Oxford University Press, 2021b).



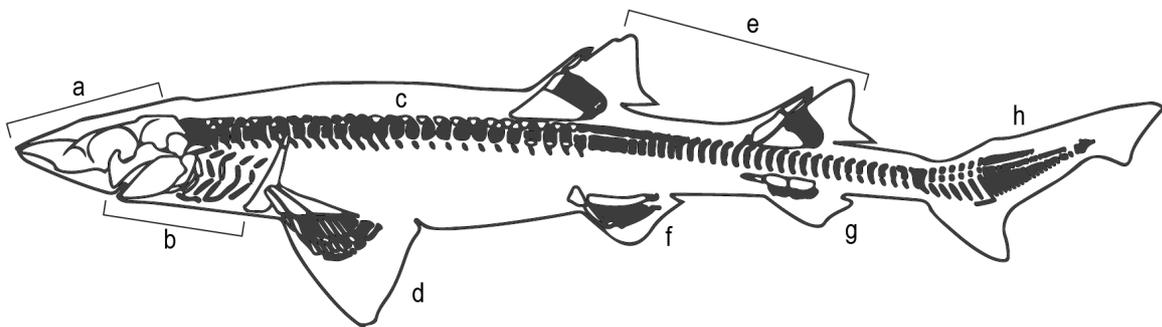
**FIGURA 2.4** Filogenia mitogenómica Bayesiana dos Elasmobranchii, uma árvore filogenética criada segundo a regra da maioria, colorida por ordens (adaptada de Amaral et al., 2018). Holocephali (quimeras), Selachii (tubarões), Batoidea (batóides).

## 2.2 ENQUADRAMENTO BIOLÓGICO

Seláceos são um grupo taxonômico muito diversificado, e com algumas particularidades a nível morfológico.

Diferem dos restantes vertebrados pela presença de um endoesqueleto com calcificação prismática. Segundo Cappetta (1987), o **sistema esquelético** dos seláceos inclui: o neurocrânio, o esplanocrânio (mandíbulas, hióide e os arcos branquiais), barbatanas (peitorais, dorsais, pélvicas, anais e caudal), e a coluna vertebral (Figura 2.5). Um tecido semelhante a osso é encontrado apenas nas vértebras centrais, e existe calcificação prismática superficial na pele, sob a forma de dentículos dérmicos. Também conhecidos por escamas placóides, estes dentículos revestem a pele dos seláceos como substitutos das escamas (Cappetta, 2012). Os dentículos dérmicos podem ser divididos em seis morfotipos associados às funções que desempenham: força de abrasão, defesa, redução de arrasto, resistência à abrasão ondulada, funções generalizadas, e luminescência (Dillon et al., 2017).

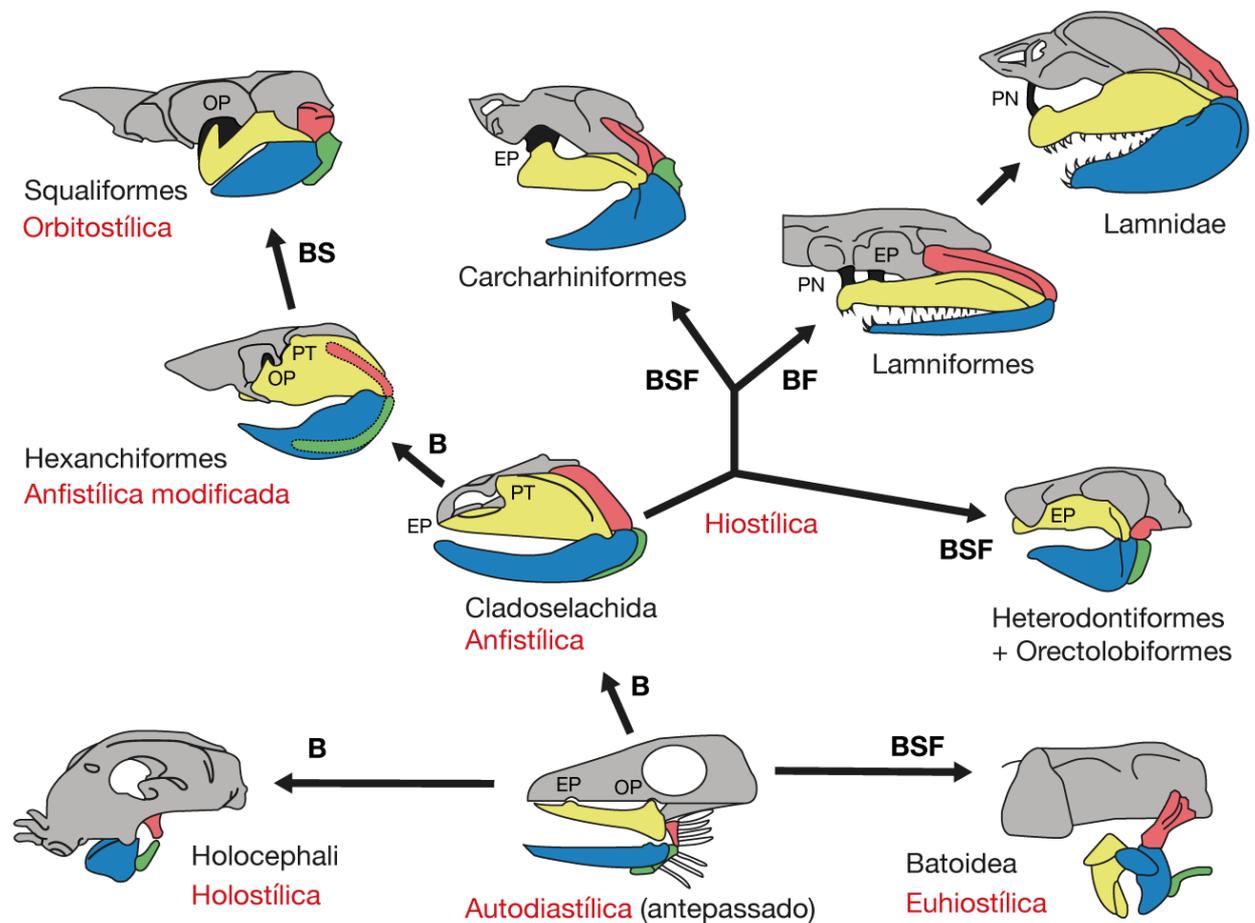
Dentículos dérmicos, espinhos caudais, vértebras, e, principalmente, dentes compõem o material fóssil mais frequentemente encontrado em jazidas marinhas. Devido à dificuldade de fossilização de cartilagem é raro encontrar fósseis completos e/ou articulados de seláceos, excepto em jazidas excepcionais (*Lagerstätten*) (Cappetta, 2012; Guinot et al., 2018).



**FIGURA 2.5** Esquema geral do endoesqueleto de um tubarão fêmea (redesenhado e adaptado de Dean & Summers, 2006). Legenda: a, neurocrânio; b, esplanocrânio; c, coluna vertebral; d, barbatana peitoral; e, barbatanas dorsais; f, barbatana pélvica; g, barbatana anal; h, barbatana caudal.

Existem três tipos de variações no formato da boca (esplanocrânio) derivadas de adaptações na suspensão mandibular (Figura 2.6): terminal (*Orectolobiformes*); subterminal (*Squaliformes*); inferior (*Batoidea*) (Cappetta, 2012; Wilga & Ferry, 2015). O formato do neurocrânio também varia entre *taxa*, sendo que a adaptação do género *Sphyrna* Rafinesque, 1810, “tubarão-martelo”, é das mais extremas de entre os tubarões. Sabe-se que a morfologia peculiar do cefalofólio (*cephalofoil*) não serve

para apoiar a mudança da direção do movimento do tubarão (Maia et al., 2012). Poderá, no entanto, desempenhar funções hidrodinâmicas na estabilização das manobras (Kajiura et al., 2003), ajudar na geração de elevação da parte anterior do corpo do tubarão-martelo e potenciar o seu sentido olfativo (Kazemi et al., 2018).



**FIGURA 2.6** Representação da evolução dos tipos de suspensão mandibular nos Chondrichthyes (redesenhado e adaptado de Wilga & Ferry, 2015). Legenda: ceratohioide (verde); hiomandíbula (vermelho); cartilagem de Meckel (azul); palatoquadrado não fundido com o crânio (amarelo); crânio (cinzento). Abreviaturas: EP, articulação etmóide (*ethmoid articulation*); PN, articulação palatobasal (*palatobasal articulation*); OP, articulação orbital (*orbital articulation*); PT, articulação pós-orbital (*postorbital articulation*); B, alimentação por mordedura; F, alimentação por filtração; S, alimentação por sucção.

O **sistema muscular** é caracterizado por dois tipos de fibras musculares (brancas e vermelhas) cuja percentagem depende do comportamento dos seláceos (Pinte et al., 2019). As fibras brancas são necessárias para impulsos de velocidade, enquanto que as fibras vermelhas são essenciais para a travessia de longas distâncias (Pinte et al., 2019). No entanto, independente da composição deste sistema, observa-se que a forma de locomoção mais comum em tubarões é a lateral ondulatória, enquanto que nos batóides é a propulsão pelas barbatanas peitorais (Cappetta, 2012).

O **sistema nervoso** e sensorial dos seláceos é complexo, permitindo-lhes utilizar múltiplos sentidos em simultâneo ou em sequência (Gardiner, 2012). Possuem os

seguintes sentidos: olfacto; paladar; “*common chemical sense*” que permite a detecção de substâncias irritantes; audição; linha lateral (sensores mecânicos que permitem detectar flutuações na água); electrorecepção (detecção de campos eléctricos) através das ampolas de Lorenzini (Figura 2.7); visão; e tacto (Gardiner, 2012). Foi também detectada a presença de SCCs (*Solitary Chemosensory Cells*) na espécie *Raja clavata*, células epidérmicas sensoriais que em peixes ósseos permitem detectar a presença de predadores no fluxo de água, no entanto, segundo Gardiner (2012), ainda não se conhece a sua função em seláceos.

Considerado altamente sofisticado, ao contrário do que se pensava, o **sistema imunitário** dos seláceos é em muito semelhante ao existente nos mamíferos (Dooley, 2018). No entanto, o conhecimento é ainda limitado sobre as suas funções e processos nele envolvidos.

Em relação à sua alimentação, é de conhecimento geral que seláceos são carnívoros (Cappetta, 1987). Existem espécies que se alimentam de plâncton, moluscos, mamíferos, aves marinhas e inclusivamente outros seláceos, mas a maioria depende de uma dieta baseada em peixe (Lecointre & Guyader, 2006). Segundo o RSI (*Ram Suction Index*) de Norton e Brainerd (1993) os peixes (ósseos e cartilagíneos) apresentam diferentes tipos de ingestão de alimentos que vão de um extremo ao outro deste espectro. Nos seláceos existe a alimentação por embate (*ram feeding*) característica de *Carcharodon carcharias*; alimentação por filtração (*filter feeding*) presente em *Cetorhinus maximus* Gunnerus, 1765, no centro do espectro; e alimentação por sucção (*suction feeding*) observada em *Ginglymostoma cirratum* Bonnaterre, 1788.

Derivada da sua larga distribuição geográfica e na coluna de água, os seláceos podem ser ectotérmicos ou endotérmicos (Duong et al., 2006). E associado à termorregulação e pressão sanguínea temos o seu metabolismo. Por exemplo, constatou-se que o tubarão-da-gronelândia, *Somniosus microcephalus*, de águas frias, possui um metabolismo lento e pressão sanguínea baixa, características que lhe permitem viver pelo menos até 272 anos (Edwards et al., 2019; Shadwick et al., 2018).



**FIGURA 2.7** Corte e separação do tecido dérmico junto ao focinho de um *Isurus oxyrinchus*. Observa-se a linha lateral e as ampolas de Lorenzini (assinaladas a preto). Foto por M. J. Barão (19/01/2018) durante procedimento de dissecação (Capítulo 4.2).

Nas adaptações do **sistema excretor**, destaca-se o *Carcharhinus leucas*, tubarão-touro, pela capacidade de se adaptar a ambientes com diferentes salinidades (eurialino), através de uma osmorregulação bastante eficiente e de uma adaptação comportamental para procurar corpos de água com a salinidade óptima (Heupel & Simpfendorfer, 2008).

Por último, no âmbito do **sistema reprodutivo**, os indivíduos macho apresentam um par de cláspes (órgãos sexuais), geralmente localizados próximos das barbatanas pélvicas, e as fêmeas possuem a capacidade de armazenar esperma por longos períodos de tempo (Holtcamp, 2009). As quimeras apresentam uma oviparidade restrita; os batóides e os tubarões podem apresentar oviparidade ou viviparidade (Penfold & Wyffels, 2019). Apesar dos seláceos se reproduzirem sexuadamente, foram registados casos de reprodução assexuada por partenogénese em cativeiro em indivíduos das seguintes espécies: *Sphyrna tiburo* (Chapman et al., 2007); *Carcharhinus limbatus* (Chapman et al., 2008); *Chiloscyllium plagiosum* (Feldheim, et al., 2017; Straube et al., 2016); *Triaenodon obesus* (Holtcamp, 2009); *Stegostoma fasciatum* (Robinson et al., 2011); e *Aetobatus narinari* (Harmon et al., 2015).

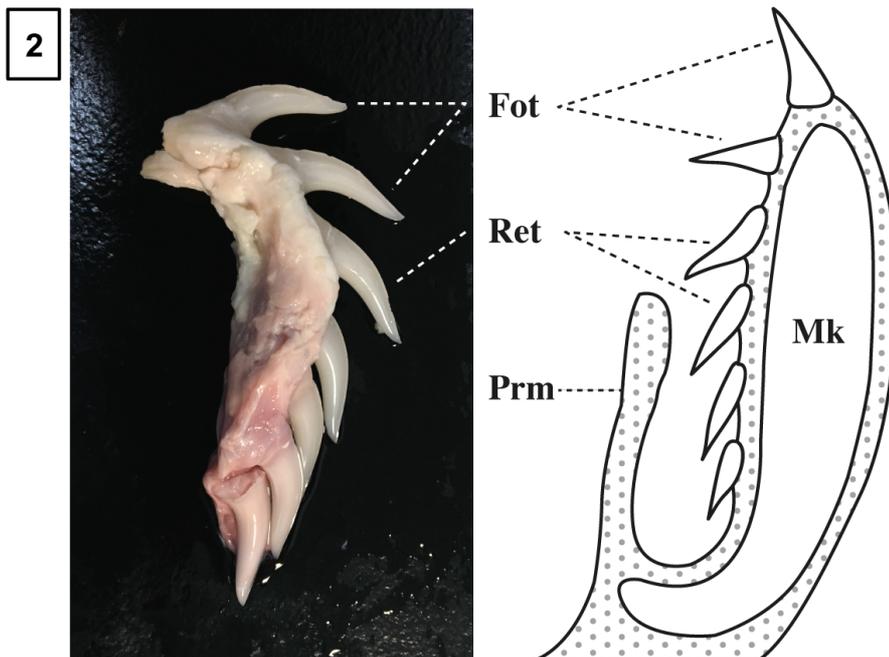
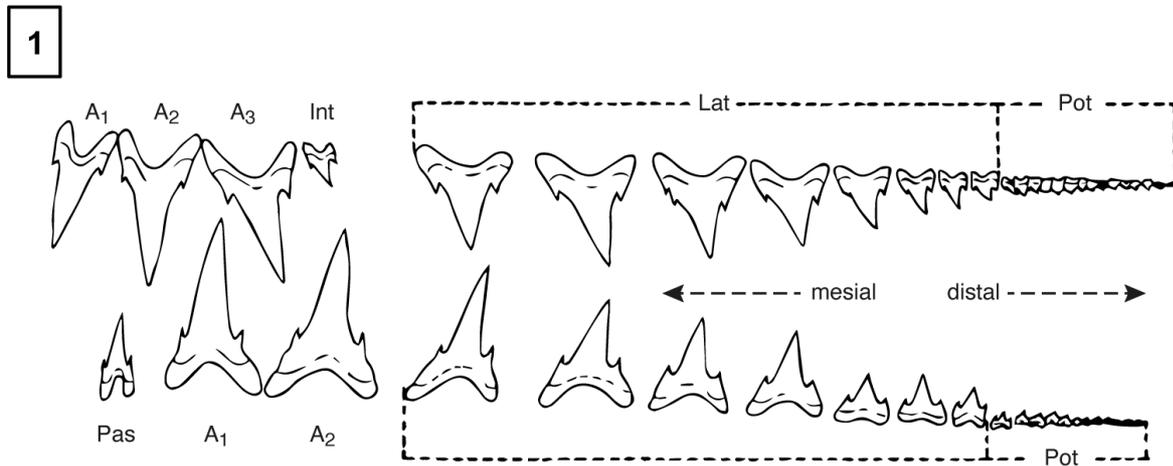
### 2.2.1 MORFOLOGIA DENTÁRIA

Como explicado anteriormente, devido à dificuldade de fossilização de espécimes articulados, o estudo paleontológico de seláceos foca-se nas peças mais frequentemente encontradas nas jazidas, dentes fossilizados. Foi, por isso, necessário conhecer a morfologia dentária de seláceos, a sua composição e estrutura, e criar terminologias que permitissem a identificação dos seus caracteres. A análise da forma e descrição dos caracteres morfológicos permite, assim, a atribuição do material fóssil a *taxa* específicos.

*“If one takes an overview of shark systematics in general, the best single feature that could be cited for determining similarities and differences between taxa at all levels, but perhaps predominantly at the generic level, is the shape of the teeth.”* por Garrick (1982, em Naylor & Marcus, 1994).

A abundância de dentes fossilizados deve-se ao facto dos seláceos terem uma dentição de tipo polifiodonte, substituem a dentição ao longo da sua vida, e liodontes, os dentes não estão fortemente ancorados à cartilagem dos maxilares (Cappetta, 2012). O dente forma-se no interior da lâmina dental e move-se na fila respectiva no sentido do bordo do maxilar, onde se torna num dente funcional (Fot) ao ocupar o lugar de dentes perdidos anteriormente (Figura 2.8.2). O número de fileiras de dentes pode variar entre indivíduos, não sendo, por isso um carácter utilizado na

classificação (Cappetta, 2012). Segundo a posição que ocupam nos maxilares, os dentes podem ser: parasinfisários, sinfisários, anteriores, intermédios, antero-laterais, laterais e posteriores em tubarões (Figura 2.8.1); ou medianos, laterais e muito laterais em batóides. Em tubarões, os dentes são geralmente inclinados distalmente (no sentido do canto da boca), e os seus bordos cortantes designados de distais ou mesiais (no sentido do centro da maxila).



**FIGURA 2.8** [1] Representação das posições dos dentes numa mandíbula de *Synodontaspis taurus* (adaptado de Cappetta, 1987). Abreviações: A, anterior; Int, intermédio; Lat, laterais; Pas, parasinfisário; Pot, posteriores. [2] À direita, uma fileira de dentes (funcionais e de substituição) retirada de um exemplar recente de *Isurus oxyrinchus* (P. Fialho, 18/12/2017, Laboratório de Ecologia Aquática, Universidade de Évora); à esquerda, corte transversal da mandíbula demonstrativo da substituição das fileiras de dentes na mandíbula (adaptado de Cappetta, 1987). Fot (dentes funcionais); Mk (cartilagem de Meckel); Prm (membrana protectora); Ret (dentes de substituição).

Heterodôncia é também uma característica determinante, constituindo-se como um dos principais factores de diversificação da morfologia dentária em seláceos. Compagno (1970) definiu inicialmente quatro tipos de heterodôncia, mais tarde redefinidos por Ward (1983) e Duffin e Ward (1993) (Cappetta, 2012) (Tabela 2.3).

<b>Designação</b>	<b>Explicação</b>
<i>Monognática (monognathic)</i>	Diferentes morfologias consoante a posição que os dentes ocupam no maxilar.
<i>Dignática (dignathic)</i>	Quando a morfologia dos dentes superiores e inferiores é distinta.
<i>Ginândrica (gynandric)</i>	Dimorfismo sexual patente na morfologia dentária (batóides).
<i>Ontogénica (ontogenic)</i>	Observada em espécies com alteração da alimentação ao longo do seu crescimento, isto é, juvenis e adultos possuem morfologias dentárias distintas.

**TABELA 2.3** Tipos de heterodôncia observados em seláceos, segundo Cappetta (2012).

O número de caracteres dentários que auxiliam a identificação das morfologias dentárias de peixes cartilagíneos varia consoante o *taxon*. Foram reunidos seis modelos (entre originais e adaptações), por Cappetta (1987), que constituem a base da terminologia utilizada na descrição de dentes fósseis (Figura 2.9, Tabela 2.4).

<b>Abreviatura</b>	<b>Inglês</b>	<b>Português</b>
<b>Cro, Roo, Cus</b>	Crown, Root, Cusp	Coroa, Raiz, Cúspide
<b>Apr</b>	Apron	Painel
<b>Apx</b>	Apex	Ápice da cúspide
<b>Ber</b>	Basal edge of the root	*Extremidade basilar da raiz
<b>Bfr</b>	Basal face of the root	Face basilar (*da raiz)
<b>Blb</b>	Basal lingual bulge of the crown	*Protuberância lingual da coroa
<b>Buh</b>	Button-hole	*Orifício botão
<b>Cce</b>	Complete cutting edge	Bordo cortante completo
<b>Cf</b>	Central foramen	Foramen central
<b>Dce</b>	Distal cutting edge	Bordo cortante distal
<b>Dct</b>	Distal crown tongue (= distal shoulder)	*Língua distal da coroa
<b>Dic</b>	Distal cusplets	*Dentículos distais
<b>Dih</b>	Distal heel	Talão distal
<b>Dlih</b>	Distolingual hollow	Depressão lingual
<b>Drl</b>	Distal root lobe	*Lobo distal da raiz
<b>Inf</b>	Infundibulum	Infundíbulo

<b>Abreviatura</b>	<b>Inglês</b>	<b>Português</b>
<b>Inp</b>	Internal protuberance	Protuberância interna
<b>Lab</b>	Labial bulge of the crown	*Protuberância labial da coroa
<b>Lac</b>	Labial face of the crown	Face labial da coroa
<b>Lad</b>	Lateral cusplets (= denticles)	*Denticulos laterais
<b>Lama</b>	Labial marginal angles	*Ângulos marginais labiais
<b>Lamf</b>	Labial marginal foramina	Foramina margino-labial
<b>Lar</b>	Labial face of the root	Face labial da raiz
<b>Lav</b>	Labial visor	Viseira labial da coroa
<b>Laz</b>	Labial zone of the crown	Zona labial da coroa
<b>Lbr</b>	Lingual bulge of the root	Rebordo lingual (*da raiz)
<b>Lic</b>	Lingual face of the crown	Face lingual da coroa
<b>Lima</b>	Lingual marginal angles	*Ângulos marginais linguais
<b>Lime</b>	Lingual marginal edge of the crown	*Extremidade marginal lingual da coroa
<b>Limf</b>	Lingual marginal foramina	Foramina margino-linguais
<b>Lir</b>	Lingual face of the root	Face lingual da raiz
<b>Liv</b>	Lingual visor	Viseira lingual da coroa
<b>Liz</b>	Lingual zone of the crown	Zona lingual da coroa
<b>Llav</b>	Lower part of labial visor	Rebordo inferior da viseira labial
<b>Lliv</b>	Lower part of lingual visor	Rebordo inferior da viseira lingual
<b>Lmc</b>	Labial marginal face of the crown	*Face marginal labial da coroa
<b>Lme</b>	Labial marginal edge of the crown	*Extremidade marginal labial da coroa
<b>Lmf</b>	Lingual marginal face of the crown	Face margino-lingual
<b>Lmu</b>	Lingual marginal uvula	*Úvula marginal lingual
<b>Lnr</b>	Lingual notch of the root	*Entalhe lingual da raiz
<b>Lpr</b>	Lingual protuberance of the root	*Protuberância lingual da raiz
<b>Maa</b>	Marginal angles (= lateral angles)	Ângulos marginais
<b>Mce</b>	Mesial cutting edge	Bordo cortante mesial
<b>Mct</b>	Mesial crown tongue (= mesial shoulder)	*Língua mesial da coroa
<b>Med</b>	Median labial duct	Sulco (= *sulco médio labial)
<b>Mef</b>	Median labial foramen	*Foramen médio-labial
<b>Meh</b>	Median labial hollow	Depressão médio labial
<b>Mhe</b>	Mesial heel	Talão mesial
<b>Mlah</b>	Mesial labial hollow	Depressão méso labial
<b>Mld</b>	Median lingual duct	Sulco (= *sulco médio lingual)

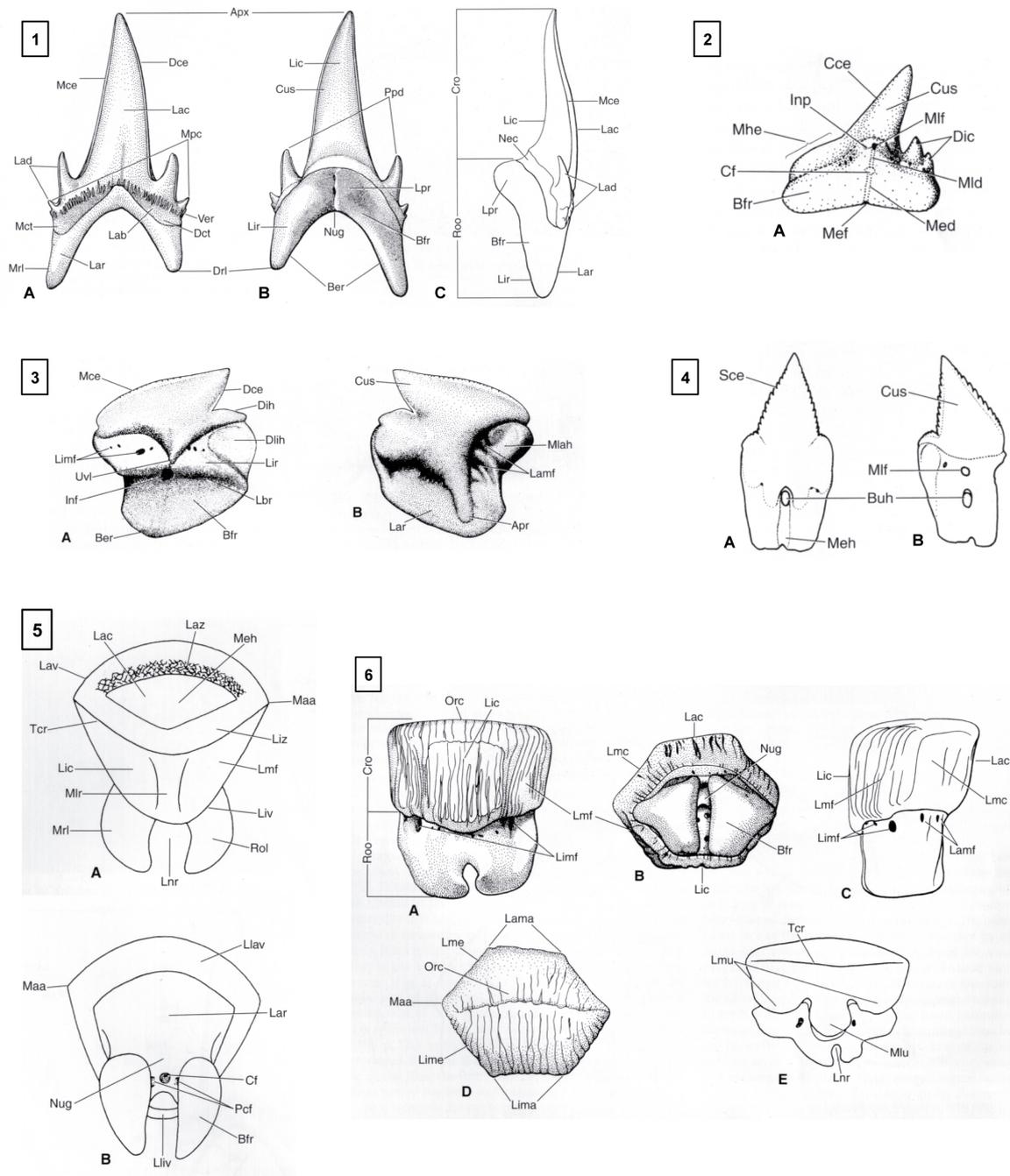
<b>Abreviatura</b>	<b>Inglês</b>	<b>Português</b>
<b>Mlf</b>	Median lingual foramen	*Foramen médio-lingual
<b>Mlr</b>	Median lingual ridge	Crista médio-lingual
<b>Mlu</b>	Median lingual uvula	*Úvula médio-lingual
<b>Mpc</b>	Marginal pair of cusplets	*Par de dentículos marginais
<b>Mrl</b>	Mesial root lobe	*Lobo mesial da raiz
<b>Nec</b>	Neck (= collar = lingual furrow)	*Colar
<b>Nug</b>	Nutritive groove	*Sulco nutritivo
<b>Orc</b>	Occlusal face of the crown	*Face oclusal da coroa
<b>Pcf</b>	Paracentral foramen	*Foramen paracentral
<b>Ppd</b>	Proximal pair of cusplets	*Par de dentículos proximais
<b>Rol</b>	Root lobe	Lobo da raiz
<b>Sce</b>	Serrated cutting edge	*Bordo cortante serrilhado
<b>Tcr</b>	Transverse crest (= transverse keel)	Crista transversal
<b>Uvl</b>	Uvula	Lúnula (= *úvula)
<b>Ver</b>	Vertical ridges	*Sulcos verticais

**TABELA 2.4** Abreviaturas e respectivas designações originais em inglês (Cappetta, 2012) e traduções em português (Balbino, 1995), de acordo com as ilustrações da Figura 2.9. \*, sugestão de tradução.

A diversidade de morfologias dentárias reflecte o sucesso adaptativo dos seláceos aos habitats que conquistaram. É, por isso, também possível distinguir tipos e subtipos de dentição, como apresentados por Cappetta (2012) (Figura 2.10):

Internamente, a composição dos dentes pode ser dividida em dois grandes tipos: ortodonte e osteodonte. Como observado anteriormente (Figura 2.8), a formação do dente inicia-se pela coroa, com um revestimento de ortodentina que constitui a superfície brilhante e dura designada de esmaltoide (*enameloid*). Segundo Cappetta (2012), foi necessário definir critérios que permitissem a diferenciação entre esmalte (*enamel*) e esmaltoide, assim, Reif (1982, em Cappetta, 2012) propôs uma distinção estrutural para as formas fósseis destes conceitos que perdura até aos dias de hoje (Tabela 2.5).

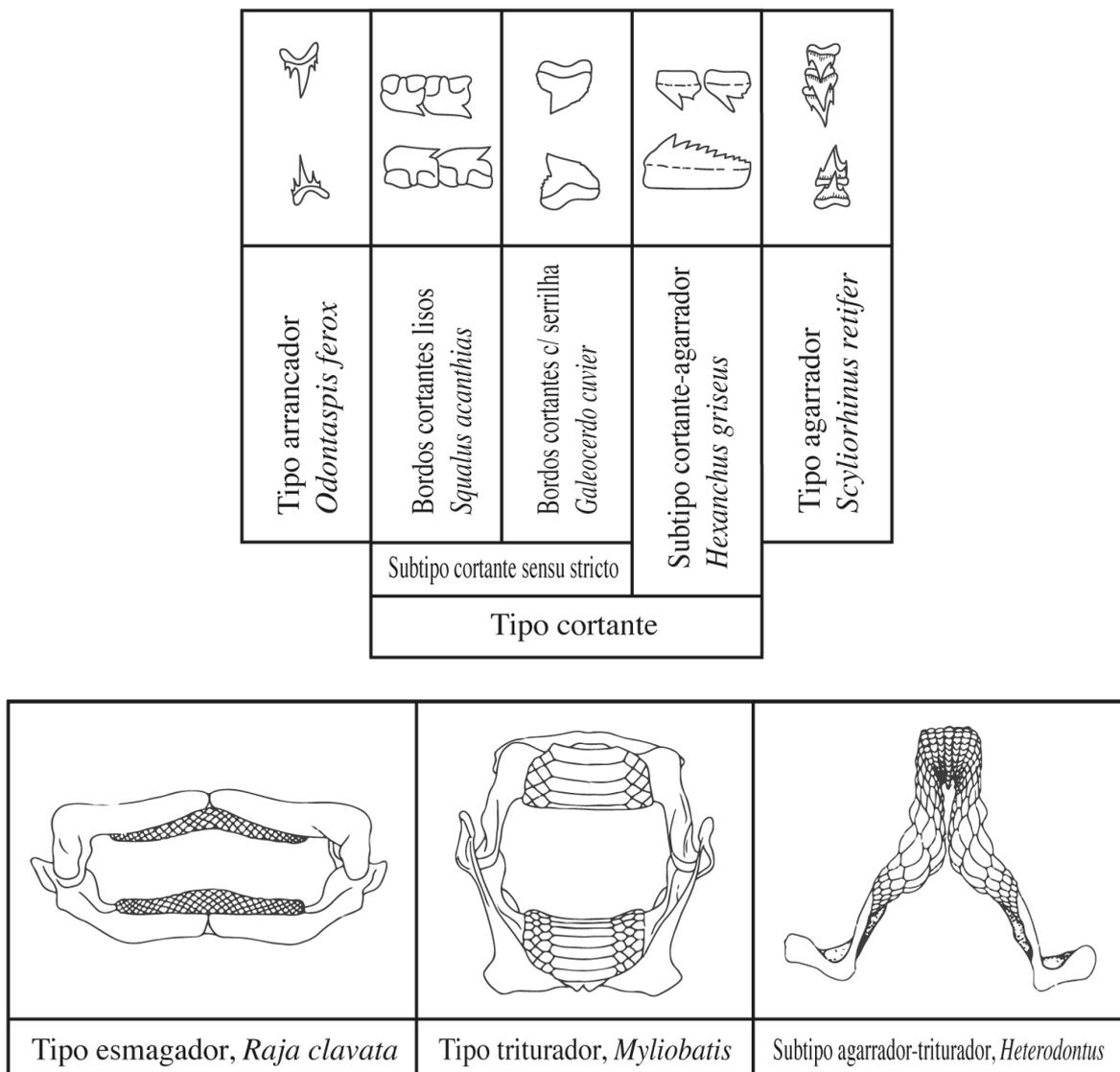
	<b>Esmalte</b>	<b>Esmaltoide</b>
<b>Organização de cristais</b>	Cristais mais ou menos perpendiculares à superfície do dente e organizados em prismas de esmalte.	Cristais organizados aleatoriamente (paralelos ou perpendiculares) e organizados em cordões de fibras.
<b>Linhas de crescimento</b>	A sua presença indica que é mineralizado gradualmente de forma mais ou menos contínua.	A sua ausência indica que a mineralização da matriz macia ( <i>soft matrix</i> ) ocorre primeiro.



**FIGURA 2.9** Representação dos caracteres morfológicos dentários geralmente encontrados em seláceos. 1, *Palaeohypotodus rutoti*: A, vista labial; B, vista lingual; C, vista mesial ou de perfil. 2A, tubarão hipotético. 3, *Centrophorus granulosus*: A, vista lingual; B, vista labial. 4, *Dalatias licha*: A, vista labial; B, vista lingual. 5, *Dasyatis* sp.: A, vista oclusal; B, vista basilar. 6A-D, *Myledaphus dipartitus*: A, vista lingual; B, vista basilar; C, vista de perfil; D, vista oclusal. 6E, *Platyrrhina sinensis* em vista oclusal (ilustrações adaptadas de Cappetta, 2012, Figuras 3-6). Abreviaturas Tabela 2.4.

	<b>Esmalte</b>	<b>Esmaltoide</b>
<b>Matriz não mineralizada</b>	Não contém uma quantidade significativa de colagénio.	Contém elevadas quantidades de colagénio (degradado).
<b>Fronteira com a dentina</b>	Encontra-se bem delimitada em SEM.	Não é bem visível em SEM.
<b>Composição mineralógica</b>	Em vertebrados superiores consiste maioritariamente de hidroxiapatite.	De seláceos consiste quase puramente de fluorapatite.

**TABELA 2.5** Distingão estrutural de esmalte e esmaltoide segundo Reif (1982, em Cappetta, 2012).



**FIGURA 2.10** Representação das adaptações dentárias de seláceos à alimentação, com exemplos da morfologia de dentes superiores e inferiores (ilustrações redesenhadas e adaptadas de Cappetta, 2012, Figuras 22-24).

Sabe-se que em *Neoselachii* o esmaltoide é constituído por 3 camadas: esmaltoide em camadas brilhantes (SLE, *Shiny-layered enameloid*); esmaltoide em feixes paralelos (PBE, *Parallel-bundled enameloid*); esmaltoide em feixes entrelaçados (TBE, *Tangled-bundled enameloid*); que contrasta com o esmaltoide de camada única encontrado em tubarões do Paleozoico (SLE) e em hibodontes (SCE) (Cappetta, 2012).

O esmaltoide envolve a cavidade pulpar (ortodonte) (Figura 2.11A) ou um núcleo de osteodentina (osteodonte), um tipo de dentina semelhante a osso esponjoso também designado de dentina trabecular. A raiz dos dentes de seláceos é geralmente formada depois, composta por osteodentina (Figura 2.11B). *Raja clavata* apresenta-se como uma exceção, com a raiz também composta por ortodentina (Cappetta, 2012).

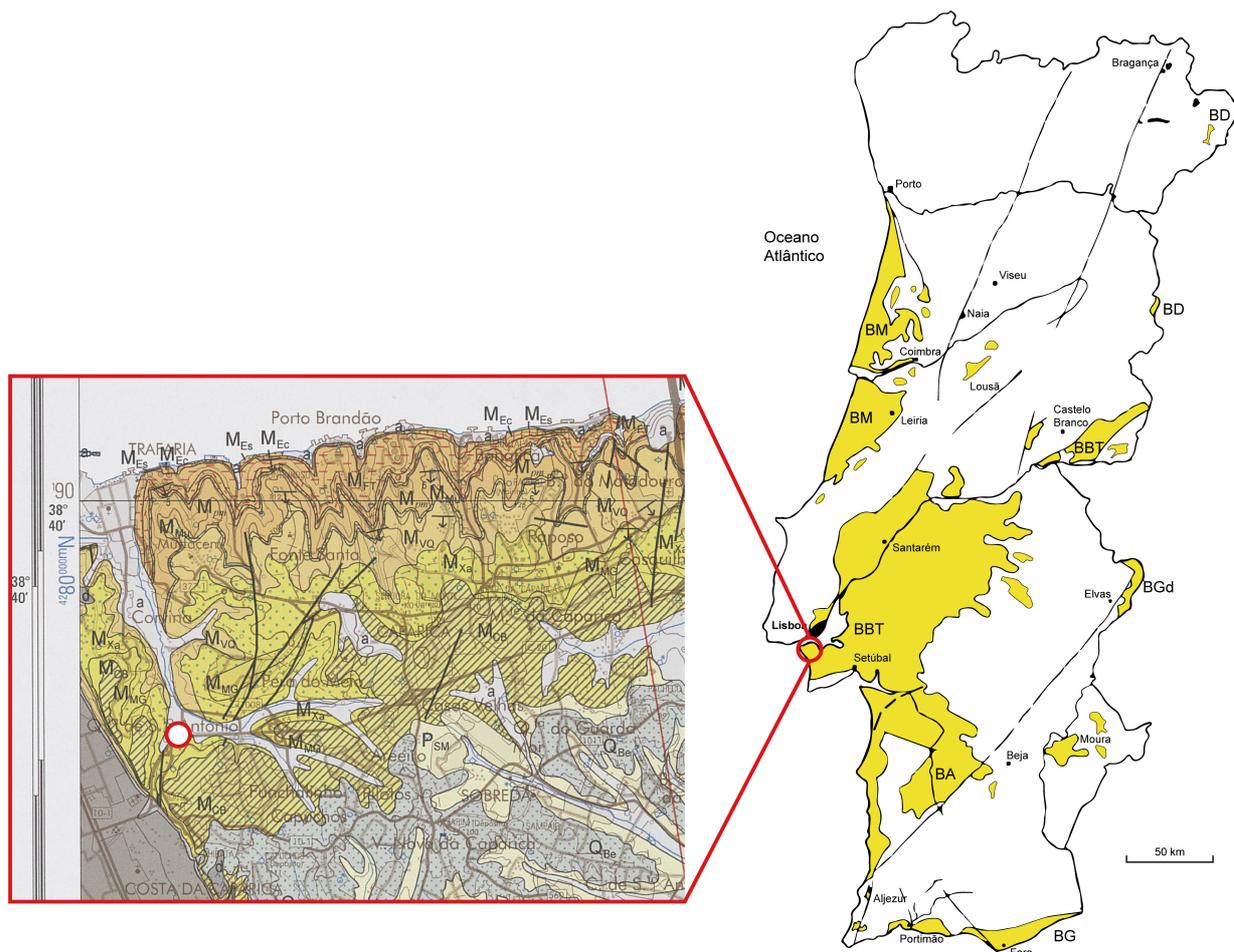


**FIGURA 2.11** Cortes histológicos de dentes fósseis de seláceos incluídos em resina: A, *Carcharhinus priscus*; B, *Myliobatis* sp.

Apesar da estrutura interna dos dentes não ser considerada um carácter na identificação taxonómica, o seu estudo mantém-se como uma ferramenta útil na resolução de questões sistemáticas, no estudo da evolução deste grupo, e na análise geoquímica (Cappetta, 2012).

## 2.3 ENQUADRAMENTO GEOLÓGICO

A colecção paleontológica em que se foca o presente estudo resulta de uma amostragem realizada em 1995 por A. Balbino no lugar de Brielas, por indicação prévia de M. T. Antunes que conhecia e estudara anteriormente a jazida (Antunes & Jonet, 1970). Brielas integra o sector distal de uma das principais bacias sedimentares cenozóicas portuguesas, a Bacia do Baixo Tejo (Figura 2.12), caracterizada por uma sucessão miocénica quase completa com 10 sequências deposicionais reconhecidas (Antunes et al., 2000; Legoinha, 2001; Pais et al., 2012;



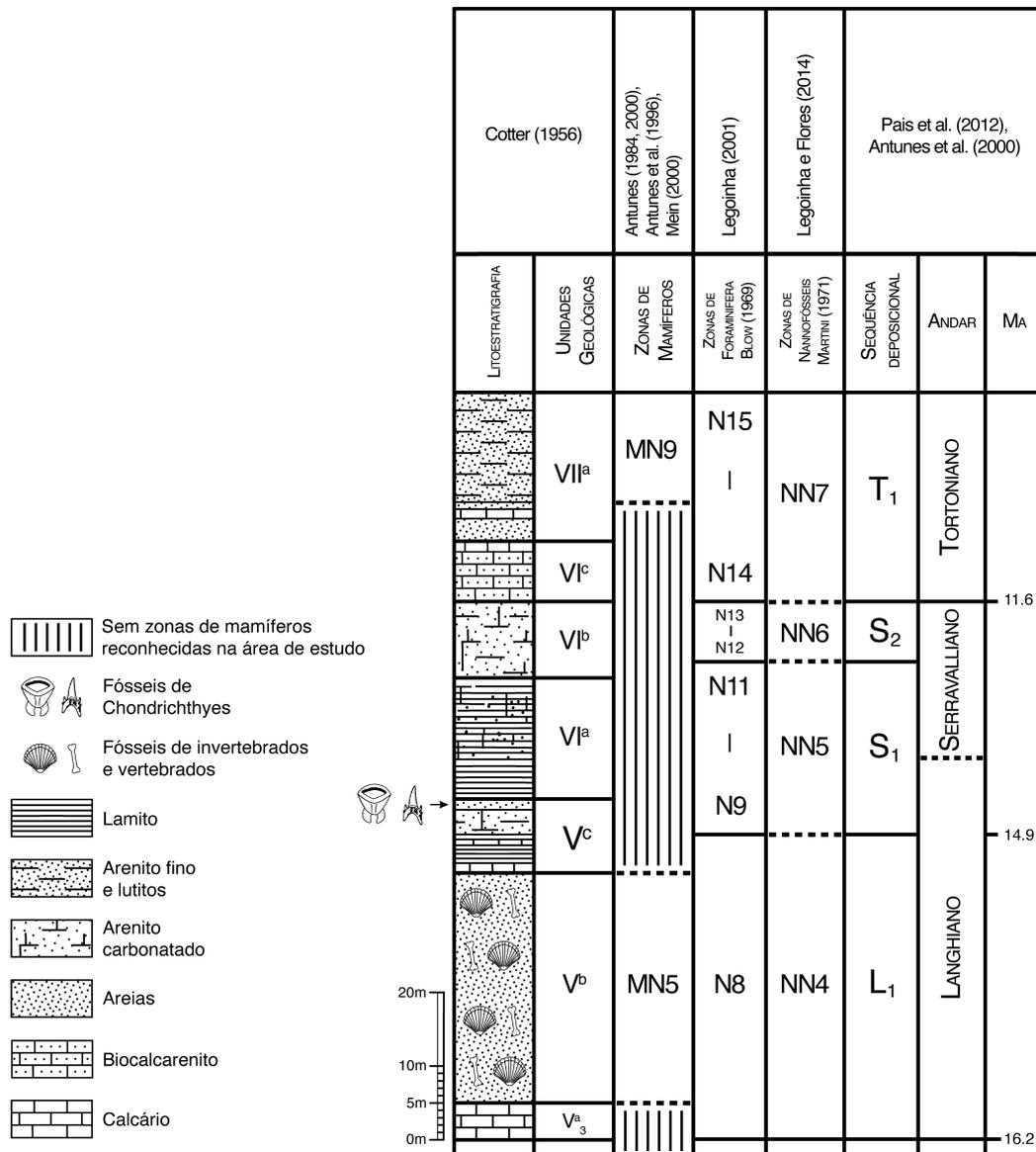
**FIGURA 2.12** Representação das principais Bacias Sedimentares do Cenozoico de Portugal (adaptada de Legoinha, 2001), com indicação da localização geográfica da jazida de Brielas (círculo vermelho e branco) na Folha 34-D (Lisboa) da Carta Geológica de Portugal (Laboratório Nacional de Energia e Geologia, 2005). BA, Bacia de Alvalade; BBT, Bacia do Baixo Tejo; BD, Bacia do Douro; BG, Bacia de Guadalquivir; BGd, Bacia do Guadiana; BM, Bacia do Mondego.

Ribeiro et al., 1979). A configuração litoestratigráfica desta sucessão foi definida em 1956 por J. C. B. Cotter (1956), incluindo unidades geológicas que, segundo Pais et al. (2012) podem ser consideradas formações segundo o conceito moderno de estratigrafia.

No lugar de Brielas afloram sedimentos marinhos datados do Miocénico Médio, Langhiano (Antunes & Jonet, 1970; Antunes et al., 1999c; Antunes et al., 2000; Legoinha, 2001), correlacionáveis com subdivisões das unidades geológicas V (Vc) e VI (VIa) (Cotter, 1956):

- VIa surge no topo do corte de Brielas ( $\approx 11$  metros de espessura), caracterizada por camadas de argilas azuis, pobres em fósseis, intercalados por leitos mais carbonatados e ricos em fragmentos de conchas.

- Vc que corresponde à base do corte de Brielas (≈4 metros de espessura), caracterizada por uma sucessão sedimentar estratigráfica de camadas amarelas silto-arenosas, intercaladas por finos leitos de calcarenitos fossilíferos.



**FIGURA 2.13** Representação da estrutura estratigráfica para o Miocénico Médio e Superior da Bacia do Baixo Tejo (adaptado de Fialho et al., 2020).

Os sedimentos analisados foram removidos de 50 cm de camadas não consolidadas da unidade Vc afloradas em Brielas (Figura 2.13). À luz de uma análise estratigráfica, geológica e paleontológica mais profunda foi possível enquadrar a idade dos sedimentos e fósseis estudados no presente trabalho ao intervalo de 14.78Ma a 14.73Ma, Langhiano (Fialho et al., 2020). Através da informação registada no caderno de campo de A. Balbino relativamente à amostragem realizada em 1995, foi possível localizar e visitar o lugar de Brielas duas décadas depois (Fialho, 2015). Situa-se no talude junto à via-rápida IC-20 da Costa da Caparica, no sentido Almada-Caparica (Península de Setúbal). Encontra-se vedado e inacessível, provavelmente desde as

obras realizadas na via rápida adjacente na década de 90. Dado o estado de degradação do local, com o talude encoberto por vegetação densa, não foi possível identificar e fazer um registo actualizado da estratigrafia referida anteriormente (Figura 2.13).

## **2.4 OBJECTIVOS DO ESTUDO**

Embora a fauna de Brielas tenha sido previamente alvo de um estudo inicial e superficial, no âmbito do mestrado do autor deste trabalho (Fialho, 2015), dada a complexidade e diversidade de formas, considerou-se necessária uma reavaliação do material previamente identificado, à luz dos novos conhecimentos e experiência adquiridos.

Por existir uma disponibilidade elevada de material fóssil com diferentes graus de preservação, definiu-se como segundo objectivo a exploração da aplicação de possíveis metodologias geoquímicas no estudo da tipologia do paleoambiente presente no lugar de Brielas durante o Langhiano. Também se pretende explorar o potencial das metodologias modernas de morfometria no estudo morfológico de dentes fósseis de seláceos.

Dada a riqueza de fósseis de seláceos encontrada em Portugal, é ainda objectivo deste estudo apresentar no Estado de Arte, e enquadrar nos resultados, o espólio científico relativo à diversidade fóssil de peixes cartilagíneos em Portugal.

Por último, pretende-se comparar a fauna encontrada em Brielas (Langhiano) com outras faunas miocénicas portuguesas.



# 3. ESTADO DA ARTE

**D**urante 136 anos, paleontólogos dedicaram a sua atenção ao estudo da paleodiversidade de seláceos em jazidas portuguesas. Com o seu trabalho, contribuíram para um melhor conhecimento das associações de espécies fósseis de seláceos em Portugal, enriqueceram a ciência com a descrição de novas espécies, e permitiram afinar os mapas de distribuição geográfica e geocronológica de espécies anteriormente descritas.

Neste capítulo são apresentados, num contexto cronológico, dados referentes à análise bibliográfica exaustiva de tipo *meta-analysis*, da categoria de revisões sistemáticas segundo Sutton et al. (2019), publicada no decorrer deste trabalho (Fialho et al., 2021). Revisão *meta-analysis* trata-se de uma técnica de análise estatística aplicada a resultados de múltiplos estudos quantitativos, que permite detectar relações e padrões nos dados reunidos, e apresentar conclusões, em que cada estudo representa uma unidade de análise (The University of Toledo, 2020).

É de notar que na publicação supramencionada apenas são mencionados dados relativos a ocorrências do Neogénico. No entanto, nesta dissertação incluem-se todos os dados reunidos durante a análise bibliográfica. A indicação das designações actualmente válidas para as espécies referidas segue a informação disponibilizada por Pollerspöck e Straube (2021). E, dada a ausência de informação sobre a localização exacta da maioria das jazidas, optou-se por demonstrar as ocorrências listadas pelos estudos produzidos em cada século numa grelha de 10x10 km<sup>2</sup> UTM, segundo o esquema de Loureiro & Sillero (2008). Foram, ainda, nomeados os concelhos com ocorrências registadas, para facilitar a percepção da localização aproximada das jazidas fossilíferas.

**.1885.**

O Leon Paul Choffat [1849-1919] foi o primeiro a mencionar a presença de Chondrichthyes fósseis em jazidas portuguesas, num estudo focado no Cretácico de Portugal (Choffat, 1885, em Sauvage, 1897-98). Geólogo e paleontólogo suíço consagrado, foi responsável por um conjunto de estudos que permitiram conhecer a Estratigrafia e Paleontologia do Triássico, Jurássico e Cretácico de Portugal (Callapez, 2003; Rocha & Kullberg, 2004). O seu legado é composto por um vasto espólio monográfico, conhecimento ímpar nas áreas a que dedicou o seu trabalho e uma enorme coleção paleontológica, em parte depositada e disponível no Museu do Instituto Geológico e Mineiro (Lisboa) (Callapez, 2003).

Das suas recolhas de superfície resultou o estudo e identificação de pelo menos 7 espécimes fósseis (estimativa decorrente do número de *taxa* listados, não é disponibilizada informação sobre os fósseis encontrados).

Provenientes da jazida de Belas listam-se *Otodus* sp. do Aptiano (= Urgoniano); *Strophodus* sp. do Hauteriviano; *Anomotodon gracilis* (Agassiz, 1843) (= *Odontaspis gracilis*), *Squalicorax falcatus* (Agassiz, 1843) (= *Corax falcatus*) e *Cretolamna appendiculata* (Agassiz, 1843) (= *Otodus appendiculatus*) do Belasiano (Choffat, 1885, em Sauvage, 1898). Nos sedimentos do Valangiano da Mexilhoeira, Choffat (1885, em Sauvage, 1898) assinalou a presença de *Strophodus* sp., e nas camadas do Belasiano da Baforeira identificou *Anomotodon gracilis* (= *Odontaspis gracilis*).

**.1889.**

Sir Arthur Smith Woodward [1864-1944] foi segundo na menção de fósseis de seláceos com proveniência em Portugal. Considerado um dos maiores estudiosos de Paleontologia de Vertebrados do seu tempo, um dos seus trabalhos mais conhecidos foi o primeiro estudo detalhado a suceder "*Poissons Fossiles*" de Agassiz, intitulado de "*Catalogue of the Fossil Fishes in the British Museum*" (Watson, 1944).

Nesta obra, A. S. Woodward listou 10 dentes fósseis de seláceos provenientes de jazidas miocénicas portuguesas (Woodward, 1889): *Hemipristis serra* Agassiz, 1835 recolhidos em Lisboa; *Odontaspis contortidens* mais tarde alterada para *Carcharias taurus* Rafinesque, 1810 por Zbyszewski e Moitinho de Almeida (1950) proveniente de Xabregas; *Carcharodon hastalis* (Agassiz, 1838) (= *Oxyrhina hastalis*) em Xabregas; *Otodus (Megaselachus) megalodon* (Agassiz, 1835) (= *Carcharodon megalodon*) identificado em Xabregas e Sacavém; *Araloselachus cuspidatus* (Agassiz, 1843) (= *Odontaspis cuspidata*) encontrado em Xabregas; e *Otodus (Carcharocles) auriculatus* (Blainville, 1818) (= *Carcharodon auriculatus*) também presente em Xabregas.

Estes exemplares foram recolhidos previamente por J. S. Valentine, depositados no Museu Britânico em 1837 e, mais tarde, integrados na “*Colecção Valentine, 1856*” (Woodward, 1889; Zbyszewski & Moitinho de Almeida, 1950).

#### **.1891.**

João Bonança [1836-1924], escritor, jornalista e político português, apresentou no 1º volume de “História da Lusitania e da Iberia” uma lista de peixes fósseis do Miocénico português, com trabalho de classificação por Francisco António Pereira da Costa [1809-1889], paleontólogo português (Rocha & Kullberg, 2004; Zbyszewski & Moitinho de Almeida, 1950). Parte deste material, depositada no Museu Mineralógico e Geológico da FCL, foi posteriormente revista e classificada por Zbyszewski e Moitinho de Almeida (1950).

Das ocorrências listadas por Bonança (1891), destaca-se a presença de três espécies actualmente sem designações validadas ou sinonimizadas: *Lamna angustissima* (sem proveniência); *Oxyrhina latisulcata* (Cacela, Praia da Arrábida (Porto Brandão), Quinta do Silva (Rego)); *Carcharodon dubius* (Norte do Cabo Espichel).

#### **.1892.**

Jorge Cândido Berkeley Cotter [1845-1919], geólogo português cujo trabalho notável na descrição das unidades geológicas do Miocénico de Lisboa continua actual e em larga utilização (Rocha & Kullberg, 2004).

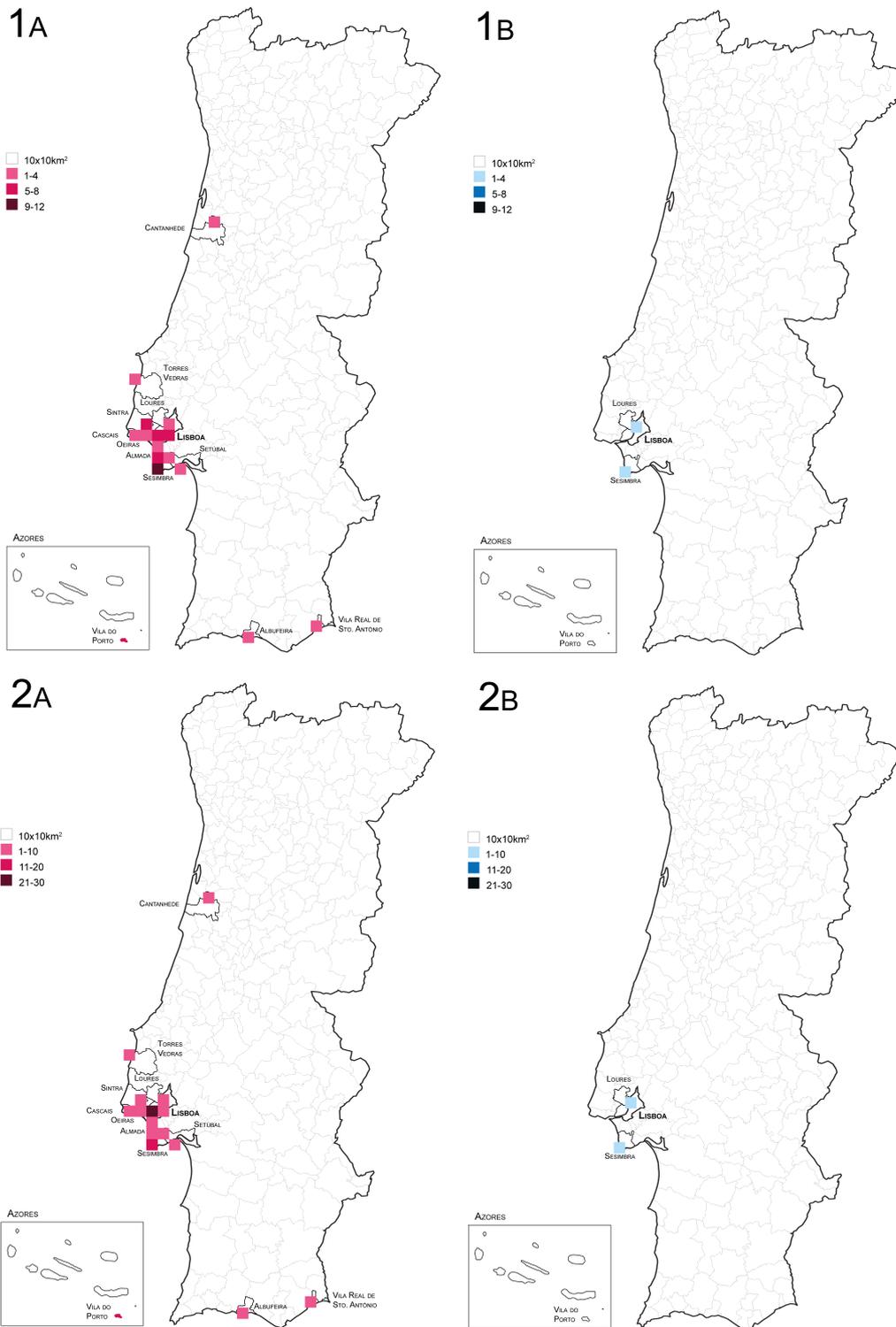
Num estudo focado no Terciário da Ilha de Santa Maria (Açores), Cotter (1888-92) assinalou a presença dos géneros *Notidanus* Cuvier, 1816, *Squalicorax* (= *Corax*) Agassiz, 1843, *Otodus* Agassiz, 1843, *Oxyrhina* Agassiz, 1843, e *Lamna* Cuvier, 1816. Este material, depositado nas colecções dos Serviços Geológicos, foi posteriormente revisto por Zbyszewski e Moitinho de Almeida (1950).

#### **.1898.**

Henri Émile Sauvage [1842-1917], paleontólogo francês responsável por contribuições significativas para o estudo da paleontologia de vertebrados, com especial atenção à diversidade fóssil de seláceos (Smith et al., 2011).

No seu trabalho intitulado “*Vertebres fossiles du Portugal - Contributions à l'etude des Poissons et des Reptiles du Jurassique et du Cretacique*”, Sauvage (1897-98) listou 9 espécies de seláceos encontradas em diversas jazidas do Jurássico Superior ao Cretácico, incluindo um exemplar de *Hybodus* aff. *polyprion* Agassiz, 1843 encontrado no Jurássico Superior de Santa Cruz (Balbino, 2003) e dois *taxa* actualmente sem designação válida: *Edaphodon* sp. (Boca-do-Capim, Cabo de Espichel - Aptiano ou

Albiano inferior; *Strophodus* sp. - Jurássico Superior de Brouco). Parte destes espécimes foi depositado no Museu de Lisboa (Sauvage, 1897-98).



**FIGURA 3.1** Distribuição geográfica da ocorrência de material fóssil de seláceos em Portugal, referente às publicações do séc. XIX. 1, número de espécies de tubarões (A) e batóides/quimeras (B); 2, número de fósseis atribuídos a tubarões (A) e batóides/quimeras (B).

Na Figura 3.1 resume-se a informação reunida das publicações do séc. XIX, e observa-se, claramente, a diferença no número de espécies e de fósseis atribuídos a tubarões (Figura 3.1 A1-A2) e a batóides e quimeras (Figura 3.1 B1-B2).

Os hábitos de colheita e análise de sedimentos só mudaram com a introdução de metodologias de lavagem e crivagem do material fóssil por M. T. Antunes (Antunes & Jonet, 1970), no século seguinte. Este contributo mudou de forma significativa a repartição de espécies e de material encontrado nas jazidas em estudo.

---

## Século XX

---

### .1904.

Num trabalho conjunto dedicado ao estudo dos moluscos terciários de Portugal, Gustave Frédéric Dollfus [1850-1931], geólogo e malacologista francês (Conseil Général de l'Économie, n.d.), J. C. B. Cotter e Jacinto Pedro Gomes [1844-1916], (Ferreira et al., 2019), naturalista português, assinalaram a presença de alguns géneros de seláceos nas amostras estudadas de jazidas de Lisboa e Mutela (Dollfus et al., 1904):

- Burdigaliano (II) das areolas da Av. Estefânia: *Corax*, *Galeocerdo* Müller & Henle, 1837, *Hemipristis* Agassiz, 1835, *Oxyrhina*.
- Burdigaliano (III) dos calcários de Entrecampos (Banco Real): *Corax*, *Galeocerdo*, *Carcharodon* Smith em Müller & Henle, 1838, *Lamna*.
- Serravaliano (VIa) das argilas azuis de Xabregas: *Corax*, *Galeocerdo*, *Lamna*, *Myliobatis* Cuvier (ex Dumeril), 1816.
- Tortoniano (VIc) de Mutela: *Hemipristis*, *Oxyrhina*, *Lamna*.

Após esta publicação de Dollfus et al. (1904), constata-se a presença de um hiato de mais de 40 anos na publicação de pesquisa sobre seláceos fósseis em Portugal. O falecimento consecutivo, num período de duas décadas, dos investigadores mais proeminentes nesta área, poderá ser uma possível explicação para este hiato na produção científica.

### .1947.

Georges Zbyszewski [1909-1999], geólogo, paleontólogo e arqueólogo de renome, cujas contribuições nestas áreas ainda têm impacto nas actuais pesquisas

(Figueiredo & Coimbra, 2014). Das 281 publicações de Zbyszewski, 54 focaram-se em estudos paleontológicos (Figueiredo & Coimbra, 2014).

O seu trabalho em peixes cartilagíneos das jazidas fossilíferas portuguesas iniciou-se em 1947, com a apresentação da nova espécie *Pristis atlanticus* Zbyszewski, 1947. Encontrou exemplares atribuídos a *P. atlanticus* nas pedreiras da Quinta do Alfundão, Chelas (14 fósseis) e da Quinta do Desembargador (5 fósseis), ambas localizadas no perímetro da cidade de Lisboa (1974a). Estas amostragens foram realizadas nos sedimentos retirados dos barros superiores da unidade Vc que, segundo Zbyszewski (1947a) passavam de forma imperceptível para os argilas da unidade VIa. Assinalou ainda a presença de *Pristis* sp. em sedimentos da unidade geológica Vb na Quinta da Farinheira e Quinta das Flamengas (areiros do Vale de Chelas), bem como vértebras fósseis de seláceos nesta última jazida.

Num segundo trabalho, Zbyszewski (1974b) evidenciou a presença de *Aetobatus arcuatus* (Agassiz, 1843) na Quinta das Flamengas (Vb) e Quinta das Varandas (VIa).

E por último, num estudo sobre a geologia da região de Almeirim, Zbyszewski (1974c) listou a presença de *Carcharhinus egertoni* (Agassiz, 1843) em sedimentos de Burdigaliano (I) na jazida de Vale Cortiço, na Serra de Almeirim.

#### **.1949.**

G. Zbyszewski continua o seu estudo em Paleoiictiologia de seláceos com uma publicação intitulada “*Les vertébrés du Burdigalien supérieur de Lisbonne*”, em que identifica pelo menos 10 fósseis das seguintes espécies: *Rhinoptera studeri* (Agassiz, 1843); *Aetobatus arcuatus*; *Carcharias taurus* Rafinesque, 1810 (= *Odontaspis taurus*); *Otodus (Megaselachus) megalodon*; *Pristis aquitanicus* Delfortrie, 1871; *Pristis* sp.; *Carcharhinus egertoni* (Zbyszewski, 1949).

#### **.1950.**

Segundo Jonet (1964), a primeira monografia dedicada ao estudo em profundidade da diversidade de peixes do Miocénico de Portugal é da autoria de G. Zbyszewski e Fernando Martinez Moitinho de Almeida [1916-2017], constituindo-se como ponto de partida para novas linhas de trabalho em larga escala em jazidas portuguesas. Com vários trabalhos publicados nas edições dos Serviços Geológicos de Portugal, F. M. Moitinho de Almeida foi engenheiro de minas com trabalho reconhecido em Geologia e Geotecnia (Sociedade Portuguesa de Geotecnia, 2017).

Zbyszewski e Moitinho de Almeida (1950) reviram material previamente publicado por Bonança (1891) e Cotter (1892) no âmbito de três grandes colecções disponíveis na altura: Museu Mineralógico e Geológicos da FCL; Laboratório de Geologia do Instituto Superior Técnico; Serviços Geológicos de Portugal. Este extenso estudo permitiu a

identificação de novas ocorrências de espécies fósseis de seláceos, incluindo formas desconhecidas à data no registo geológico português. Os resultados referentes à Serra da Arrábida são mais tarde mencionados novamente num trabalho de Zbyszewski (1967).

#### **.1954.**

António Morais Romão Serralheiro [1927], geólogo português, publica, segundo Jonet (1964) um novo trabalho significativo sobre a Paleoiictiologia do Miocénico de Portugal, onde inclui a análise de fósseis da colecção de Pereira da Costa, do Museu de Geologia da FCL, e de colheitas dos Serviços Geológicos de Portugal.

Para este estudo, A. M. R. Serralheiro realizou ainda novas colheitas de superfície em vários níveis marinhos do Miocénico, com o material encontrado depositado nas instituições supramencionadas. Contribuindo para o conhecimento da diversidade de espécies fósseis de seláceos em Portugal, o trabalho de Serralheiro (1954) assinala a ocorrência de várias espécies, incluindo material de *Catulus* sp. cuja designação actual se desconhece.

#### **.1956.**

Em publicação póstuma, o trabalho final de J. C. B. Cotter sobre o Miocénico marinho de Lisboa providenciou informações adicionais sobre a riqueza fóssil de seláceos no país. Cotter (1956) agrupou os *taxa* identificados segundo a sua proveniência:

- *Hemipristis* e *Myliobatis* em “Molasso e argilas de *Venus ribeiroi* dos Prazeres”;
- *Squalicorax* (= *Corax*), *Galeocerdo*, *Hemipristis* e *Oxyrhina* em “Areolas de *Pecten pseudo-pandorae* da Avenida Estefânia”;
- *Squalicorax* (= *Corax*), *Galeocerdo*, *Carcharias* Rafinesque, 1810, e *Lamna* em “Banco Real”;
- *Squalicorax* (= *Corax*) e *Myliobatis* em “Camadas de fósseis espatizados e da *Anomia choffati* de Quinta das Conchas”.

#### **.1962.**

Num trabalho dedicado ao estudo da fauna miocénica da Ilha de Santa Maria (Açores), G. Zbyszewski em colaboração com Octávio da Veiga Ferreira [1917-1997], arqueólogo com contribuições significativas na Geologia e Paleontologia (Antunes, 1999), assinalam a presença de pelo menos um dente fóssil de *Isurus oxyrinchus* Rafinesque, 1810 na Gruta do Figueiral (Zbyszewski & Ferreira, 1962).

## **.1964.**

Simão Jonet [s.d.<sup>4</sup>], engenheiro belga, marcou o estudo da diversidade fóssil de seláceos em Portugal com um conjunto de publicações designadas de “*Notes d'Ichthyologie Miocène*”.

Num primeiro volume, o autor focou-se na análise de sedimentos e na identificação dos fósseis encontrados em Portela de Sacavém (Langhiano Vc) e Caparica (Serravaliano VIIa) (Jonet, 1964).

## **.1966.**

No segundo volume, S. Jonet focou o seu estudo na família Carcharhinidae, onde incluiu a descrição de várias espécies novas. No entanto, apenas uma se mantém válida até aos dias de hoje, tendo sido mais tarde actualizada para a família Hemigaleidae, *Paragaleus pulchellus* (Jonet, 1965-66) (= *Galeorhinus pulchellus*).

## **.1967.**

Miguel Telles Antunes [1937], é um geólogo e paleontólogo português de renome, cujo espólio científico superior a 450 publicações nacionais e internacionais reflecte o seu extenso trabalho e contributo para a Paleontologia de Portugal.

É num trabalho intitulado “Um Mesosuquiano do Liásico de Tomar (Portugal): Considerações sobre a origem dos crocodilos” que M. T. Antunes faz a sua primeira menção a fósseis de seláceos (Antunes, 1967). O autor identificou um espécime de *Asteracanthus* sp. proveniente das camadas mais antigas da pedreira da Fonte Quente, Toarciano superior (Antunes, 1967).

## **.1968.**

No terceiro volume dedicado ao estudo de seláceos, S. Jonet lista a diversidade de batóides encontrada no Miocénico de Portugal, com descrição de três novas espécies de batóides: *Pristis lanceolatus* Jonet, 1968; *Rhinobatos antunesi* (Jonet, 1968); *Raja olisiponensis* (Jonet, 1968).

## **.1970.**

Um marco foi atingido na Paleoictiologia de seláceos em Portugal, com a publicação do complexo e extenso trabalho de Antunes e Jonet (1970). Para além de procederem a novas colheitas de sedimento, foi através deste estudo que M. T. Antunes introduziu as metodologias de preparação do sedimento que permitiriam aprofundar o estudo da

---

<sup>4</sup> s.d. abreviatura para sem data.

repartição de espécies fósseis caracterizadas por exemplares de menores dimensões (Fialho et al., 2021), ainda aplicadas nos dias de hoje (Capítulo 4.1).

Para além da revisão das formas de seláceos presentes no Serravaliano (unidades VIa e VIb) e no Tortoniano (unidade VIIa), este trabalho contribuiu para o conhecimento da paleontologia sistemática, da ecologia e biogeografia da fauna de seláceos do Miocénico de Portugal. Duas novas espécies foram apresentadas pelos autores: *Megascyliorhinus miocaenicus* (Antunes & Jonet, 1970) e *Squalus almeidae* Antunes & Jonet, 1970. Segundo Pollerspöck e Straube (2020), o género *Hypoprion* não é actualmente válido, pelo que se desconhece a designação actual dos espécimes atribuídos a *Hypoprion* sp. (Antunes & Jonet, 1970).

M. T. Antunes publica ainda um trabalho sobre a presença de *Alopias superciliosus* (Lowe, 1841) em Portugal, sobre espécimes actuais e fósseis (Antunes, 1970).

### **.1972.**

Neste ano M. T. Antunes publica um novo estudo intitulado “*Les Squales (Crétacé et Tertiaire): intérêt pour la stratigraphie et sa problématique*” (Antunes, 1972).

### **.1975.**

Com mais de 1.200 fósseis identificados e classificados, Jonet et al. (1975) apresentam um trabalho focado na caracterização da ictiofauna do Langhiano (= Helveciano) de Penedo (Portugal).

O género *Physodon*, apresentado neste trabalho (Jonet et al., 1975), sofreu alterações pelo que de momento se desconhece a denominação válida para os espécimes que lhe foram atribuídos.

### **.1976.**

Numa última publicação dedicada ao estudo de seláceos e enquadrada na série “Notas de Ictiologia Miocénica portuguesa”, Jonet (1976) assinalou as suas descobertas sobre a famílias Mobulidae, incluindo a descrição e classificação de uma nova espécie para a ciência *Mobula cappellettae* Jonet, 1976.

### **.1978.**

Com foco nas faunas do Tortoniano superior de Fonte da Telha (Península de Setúbal), S. Jonet conseguiu aprofundar a paleodiversidade de seláceos para este período e localização (Jonet, 1978).

## **.1981.**

Focados no Miocénico marinho do Algarve Oeste, Antunes et al. (1981) identificaram a paleodiversidade de seláceos ali presente.

Ainda neste ano foi publicado "*Contribution à l'étude des vertébrés du Crétacé portugais et spécialement du Cénomanién de l'Estramadure*" de Jonet (1981), indicado pela bibliografia da altura como parte das descobertas da paleoictiologia de Portugal.

## **.1995.**

Após um segundo, mas mais curto, hiato, a investigação sobre os seláceos fósseis em Portugal foi retomada por Ausenda Balbino [s.d.], professora catedrática e paleontóloga especializada em Chondrichthyes.

No seu extenso trabalho de doutoramento, A. Balbino analisou a fauna de seláceos do Miocénico superior de três novas jazidas da Bacia de Alvalade: Esbarrondadoiro, Vale de Zebro, Sta. Margarida (Balbino, 1995). As descobertas registadas neste trabalho (Balbino, 1995) foram mais tarde publicadas em 8 artigos científicos.

Surge também neste ano o trabalho de João Luís Cardoso [s.d.], arqueólogo português que, em conjunto com M. T. Antunes, trouxe à luz do conhecimento o uso de fósseis de seláceos como ferramentas por comunidades pré-históricas humanas (Cardoso & Antunes, 1995). Estes achados arqueológicos, encontrados previamente por Estácio da Veiga nas suas expedições científicas no Algarve, incluíam fósseis provenientes de jazidas geológicas das redondezas dos locais investigados (Cardoso & Antunes, 1995).

Por último, é de notar a publicação de Jürgen Kriwet [s.d.], paleontólogo de renome internacional, em que é apresentada uma nova espécie de Hybodontiformes, *Asteracanthus biformatus* Kriwet, 1995 proveniente da Mina da Guimarota, Leiria (Kriwet, 1995).

## **.1996.**

Neste ano A. Balbino publica o trabalho intitulado "*Sharks from the Middle and early Upper Miocene from Lisbon, Portugal. A Check-list*" (Balbino, 1996).

## **.1997.**

Na continuação do seu trabalho de investigação dos afloramentos da Mina da Guimarota, Kriwet (1997), detectou a presença de mais seláceos. Infelizmente, à luz

do conhecimento da altura não lhe foi possível aprofundar a classificação sistemática até à categoria de espécie (Kriwet, 1997).

#### **.1998.**

Um ano depois, num novo trabalho Kriwet (1998) apresenta mais material proveniente de sedimentos do Kimmeridgiano da Mina da Guimarota, atribuído a *Hybodus* sp. e *Polyacrodus* sp. Este material é mais tarde, em 2004, re-avaliado e atribuído a uma nova espécie por J. Kriwet.

#### **.1999.**

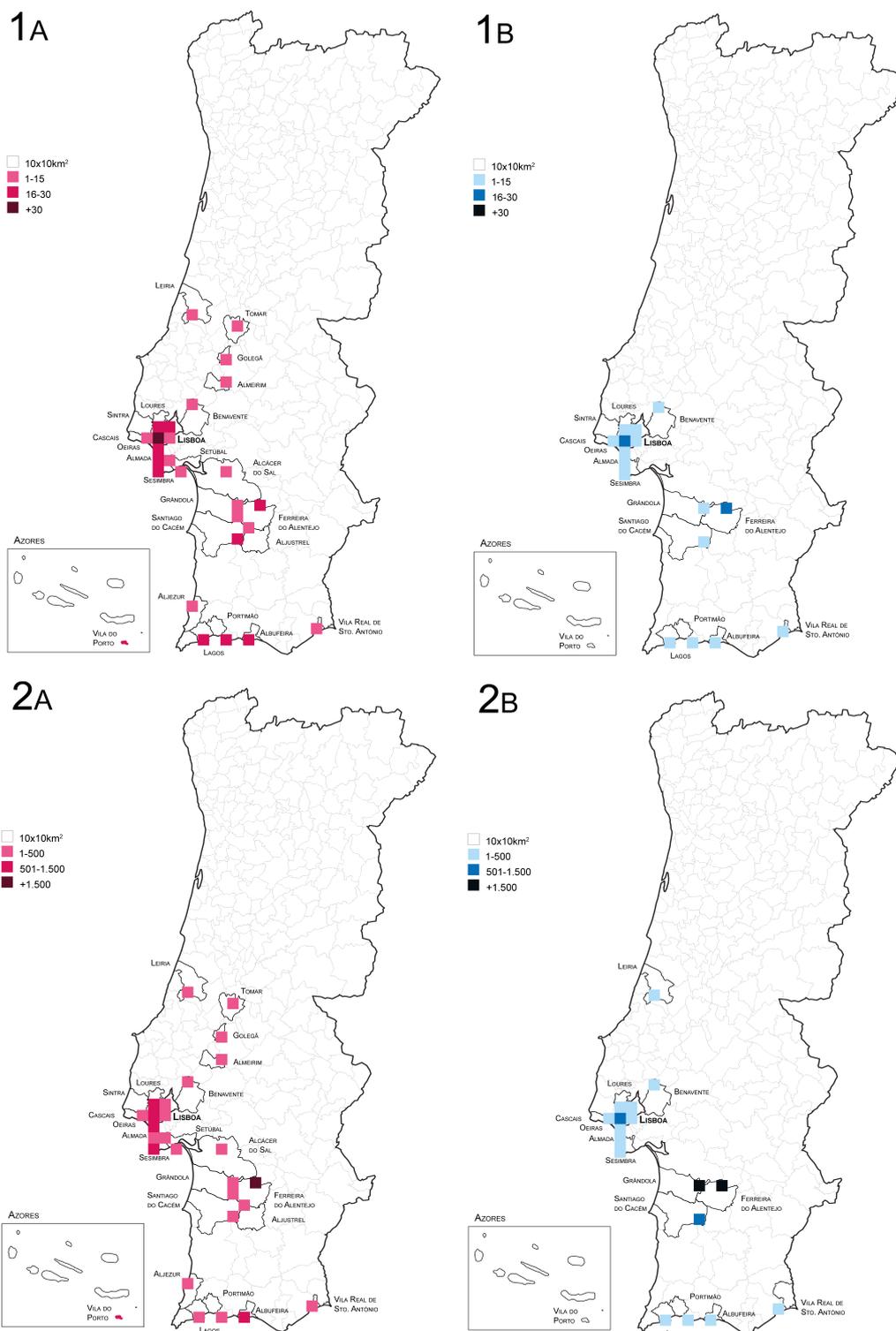
M. T. Antunes, A. Balbino e Henri Cappetta [s.d.], paleontólogo francês especializado em Chondrichthyes e com um extenso currículo científico, apresentaram numa lista sucinta as espécies encontradas anteriormente por Balbino (1995) nas jazidas estudadas previamente na Bacia de Alvalade: Esbarrondadoiro (ESB), Santa Margarida (SM) and Vale de Zebro (VZ) (Antunes et al., 1999a). Nesta listagem foi também mencionada uma nova espécie publicada no ano seguinte, *Paragaleus antunesi* Balbino & Cappetta, 2000.

Seguiu-se a descrição de uma nova espécie de tubarão miocénico, *Galeorhinus goncalvesi* Antunes, Balbino & Cappetta, 1999 (Antunes et al., 1999b).

E por último, no âmbito de um estudo da jazida miocénica Forno do Tijolo (secção Cristo Rei), Península de Setúbal, Antunes et al. (1999d) identificaram 597 novos fósseis atribuídos a várias espécies de tubarões e batóides.

Contrastando com a repartição de material e espécies entre tubarões e batóides apresentada no séc. XIX (Figura 3.1), durante o séc. XX as colecções e estudos enriqueceram significativamente o conhecimento relativo a batóides. Como é observável da comparação entre as Figuras 3.1B2 e 3.2B2, o número de jazidas com fósseis atribuídos a batóides e a respectiva abundância aumentou bastante, apresentando inclusivamente mais material estudado que o *major taxon* de tubarões.

É de notar ainda que o número de espécies identificadas também aumentou do séc. XIX para o séc. XX.



**FIGURA 3.2** Distribuição geográfica da ocorrência de material fóssil de seláceos em Portugal, referente às publicações do séc. XX. 1, número de espécies de tubarões (A) e batóides (B); 2, número de fósseis atribuídos a tubarões (A) e batóides (B).

**.2000.**

No seguimento do estudo realizado no âmbito da sua tese de doutoramento (Balbino, 1995), Balbino e Cappetta (2000) publicaram a descrição de uma nova espécie de tubarão, *Paragaleus antunesi* Balbino & Cappetta, 2000.

Kriwet (2000) volta a debruçar-se sobre a fauna de peixes da Mina da Guimarota, com material mais tarde re-descrito como uma nova espécie.

**.2003.**

Numa publicação dedicada aos tubarões da ordem Lamniformes, Antunes e Balbino (2003) apresentam a diversidade de formas encontradas nas jazidas miocénicas da Bacia de Alvalade.

Balbino (2003) estudou ainda material fóssil de Chondrichthyes colectado no Jurássico Superior da Lourinhã. Um total de 33 dentes fósseis (alguns incompletos) que atribuiu a *Hybodus reticulatus* Agassiz, 1837 (Balbino, 2003). Esta foi a terceira ocorrência de Hybodontiformes no registo geológico de Portugal.

**.2004.**

Kriwet (2004) apresenta as espécies *Hybodus lusitanicus* Kriwet, 2004 e *Leiribatos alienus* Kriwet, 2004, num novo trabalho intitulado “*Late Jurassic selachians (Chondrichthyes: Hybodontiformes, Neoselachii) from Central-Portugal*”.

Antunes & Balbino (2004) focam-se na diversidade de espécies de Carcharhiniformes da Bacia de Alvalade.

**.2006 - 07.**

Dois novos estudos são publicados neste ano, apresentando a diversidade de formas fósseis de Myliobatidae (Antunes & Balbino, 2006) e Dasyatidae (Balbino & Antunes, 2006) da Bacia de Alvalade. Na primeira publicação, é também apresentada a nova espécie *Aetobatus cappettai* Antunes & Balbino, 2006. O último destes estudos por Antunes e Balbino (2007) incide na ordem Rajiformes.

**.2010.**

Integrado na obra “Paleontologia: conceitos e métodos” de Ismar de Souza Carvalho, Antunes e Balbino (2010a) publicam o capítulo “Fósseis de Portugal”.

Pelos mesmos autores, foi também apresentado um estudo sobre a presença da espécie *Carcharodon carcharias* no Pliocénico português (Antunes & Balbino, 2010b).

#### **.2012.**

Sérgio Ávila [s.d.], Ricardo Ramalho [s.d.] e Romain Vullo [s.d.], colaboraram num estudo síntese da diversidade de seláceos fósseis do Neogénico da Ilha de Santa Maria, a mais antiga do arquipélago e a única com um registo fóssil marinho. O material estudado provém, na sua maioria, de três jazidas: Cré, Malbusca, e Pedra-que-pica (Ávila et al., 2012).

#### **.2015.**

Um estudo por M. T. Antunes, Paulo Legoinha [s.d.], paleontólogo português especializado em Micropaleontologia, e A. Balbino, permitiu a identificação de dentes de *Otodus (Megaselachus) megalodon* (= *Megaselachus megalodon*) e de *Isurus oxyrinchus* recolhidos por pescadores ao longo da costa oeste de Portugal (Antunes et al., 2015).

É também apresentada a tese de mestrado do autor da presente dissertação de doutoramento. Este trabalho representa uma primeira tentativa de análise de parte dos sedimentos marinhos miocénicos e classificação dos fósseis colectados em 1995 por A. Balbino na jazida de Brielas, Península de Setúbal (Fialho, 2015).

#### **.2017.**

M. Azevedo apresenta o seu trabalho de mestrado focado nos fósseis de seláceos colhidos em afloramentos do Neogénico da Ilha de Santa Maria, e depositados em colecções privadas e públicas (Azevedo, 2017).

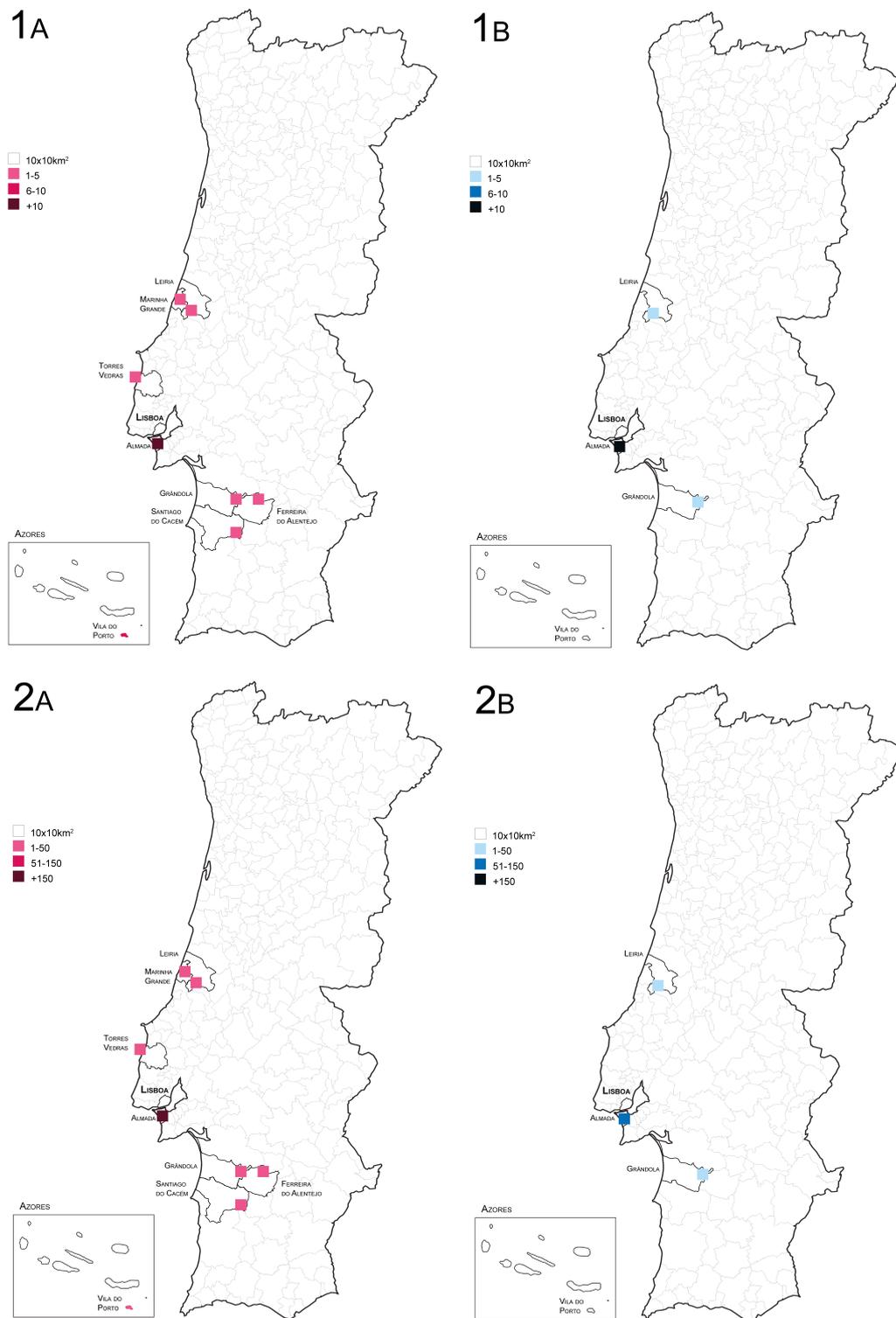
#### **.2018.**

Inserido no seu estudo de mestrado, A. Guillaume atribuiu 3 dentes fósseis isolados a *Hybodus (?) lusitanicus* (Guillaume, 2018).

#### **.2019 - 21.**

No âmbito da presente dissertação, que por si só apresenta novos dados sobre a diversidade de formas de Dasyatidae em Brielas, foram publicadas duas sínteses sobre os resultados encontrados. A primeira focada em batóides (Fialho et al., 2019b) e a segunda em tubarões (Fialho et al., 2020).

De notar a publicação de Costa et al. (in press) no âmbito da sua tese de mestrado onde evidencia a presença de fósseis de *Hybodus reticulatus* na Praia Azul.



**FIGURA 3.3** Distribuição geográfica da ocorrência de material fóssil de seláceos em Portugal, referente às publicações do séc. XXI. 1, número de espécies de tubarões (A) e batóides (B); 2, número de fósseis atribuídos tubarões (A) e batóides (B).

### 3.1 ANÁLISE CRÍTICA

Com base na organização e observação dos resultados dos estudos mencionados anteriormente, foi possível sumariar as descobertas dos investigadores até à actualidade. No entanto, é importante ter em conta que a presente análise se baseia, na sua maioria, em citações antigas não comprovadas ou sobre as quais não se realizaram trabalhos de actualização, e cuja validade é, por vezes, questionável à luz dos conhecimentos actuais.

Em 136 anos de investigação paleoictiológica em Portugal, registaram-se 1.194 ocorrências<sup>5</sup> individuais de fósseis de seláceos. Das jazidas identificadas nestes estudos, apenas se conseguiu a localização aproximada de 117, maioritariamente miocénicas. E, no total, foram descobertos e estudados 16.681 fósseis de Chondrichthyes, atribuídos a 141 espécies actualmente válidas, segundo Pollerspöck e Straube (2021), das ordens: Hybodontiformes, Carcharhiniformes, Hexanchiformes, Lamniformes, Orectolobiformes, Squaliformes, Squatiniformes, Pristiophoriformes, Myliobatiformes, Rajiformes, Rhinoprístiformes, Torpediniformes, Chimaeriformes. Incluem-se 19 espécies novas apresentadas, das quais apenas as seguintes onze permanecem válidas:

- *Pristis atlanticus* Zbyszewski, 1947;
- *Paragaleus pulchellus* (Jonet, 1966);
- *Raja olisiponensis* (Jonet, 1968);
- *Pristis lanceolatus* Jonet, 1968;
- *Rhinobatos antunesi* (Jonet, 1968);
- *Megascyliorhinus miocaenicus* (Antunes & Jonet, 1970);
- *Squalus almeidae* Antunes & Jonet, 1970;
- *Mobula cappettae* Jonet, 1976;
- *Galeorhinus goncalvesi* Antunes, Balbino & Cappetta, 1999;
- *Paragaleus antunesi* Balbino & Cappetta, 2000;
- *Aetobatus cappettai* (Antunes & Balbino, 2006).

---

<sup>5</sup> O autor define ocorrências no presente contexto como o registo de uma espécie numa determinada camada geológica de uma jazida. Consideram-se vários registos da mesma espécie em camadas distintas como ocorrências distintas.

Durante a análise destas ocorrências de fósseis detectaram-se algumas lacunas em informações chave. Assim, foi necessário adaptar a análise à informação disponível pelos autores:

- para casos em que a datação absoluta dos sedimentos é omissa, foram contabilizadas as ocorrências com datação relativa limitada a uma idade específica, ou cuja camada se insere nas unidades geológicas de Cotter (1956).
- para casos em que a quantidade de material encontrado e identificado por ocorrência é omissa ou dúbia, foi contabilizado um exemplar, sendo que para existir uma ocorrência pelo menos um fóssil terá sido identificado no âmbito da mesma.

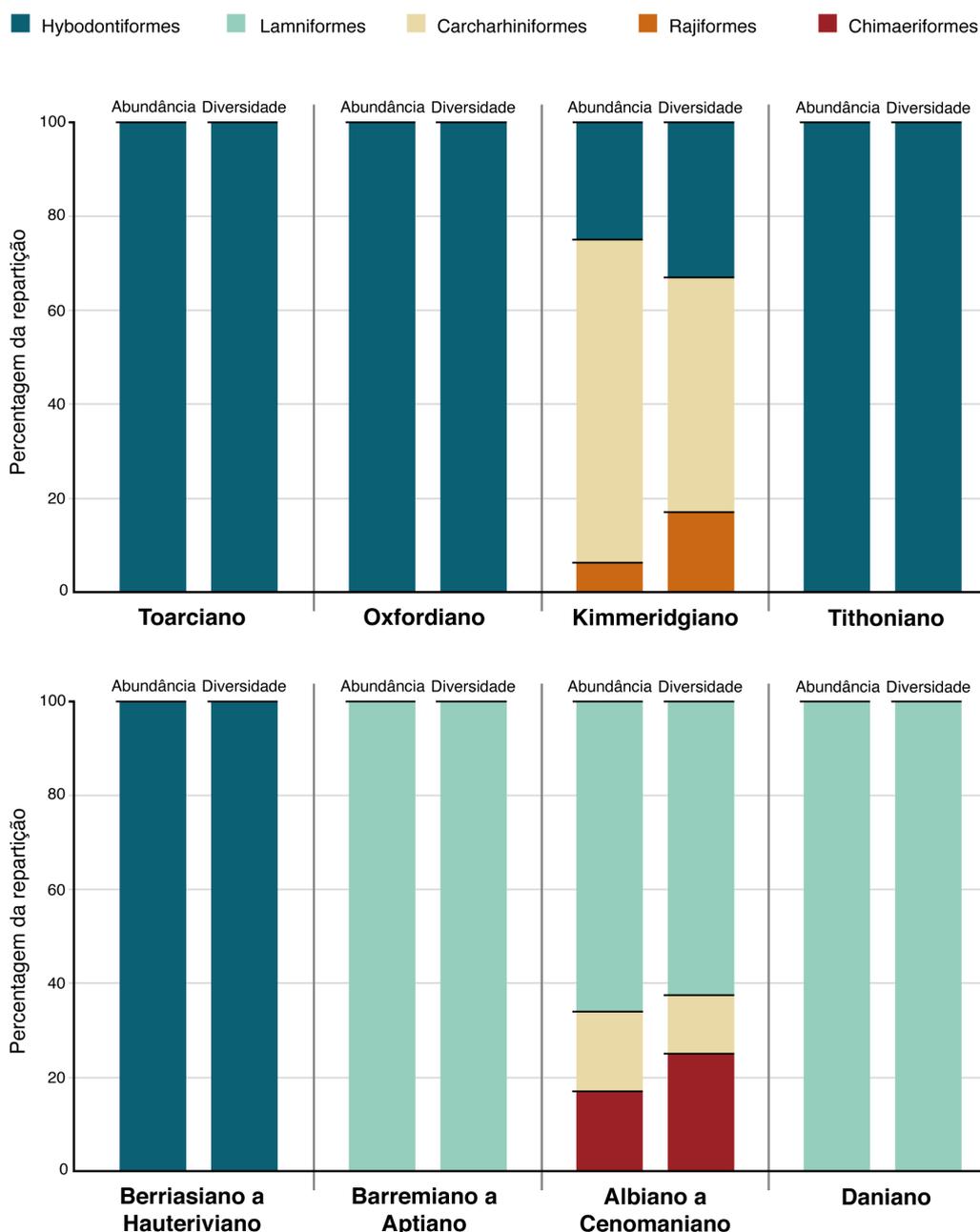
Para uma visão completa das sucessões faunísticas no registo geológico português, considerou-se essencial, apesar da presente dissertação se focar numa jazida miocénica, a inclusão dos dados sobre as 28 ocorrências fósseis em sedimentos mais antigos, do Jurássico, Cretácico e Paleogénico. Como um todo, o total de dados de abundância e diversidade de espécies relativos a estas 1.194 ocorrências permite a observação de uma clara mudança na composição das faunas fósseis em função da idade geológica.

Mesmo que pouco expressivos no total de dados, os resultados relativos a idades geológicas mais antigas sublinham a dominância da ordem Hybodontiformes durante o Jurássico, posterior declínio no Cretácico, e ausência a partir do Paleogénico, como observado na Figura 3.4. Esta ordem foi a única detectada em sedimentos do Toarciano (Antunes, 1967), Oxfordiano (Sauvage, 1897-98), e Tithoniano (Balbino, 2003) (Figura 3.4). Para o Kimmeridgiano foram registadas também as ordens Carcharhiniformes e Rajiformes, segundo os trabalhos de Kriwet (1995, 1997, 1998, 2000, 2004) (Figura 3.4). O último registo de Hybodontiformes corresponde ao Cretácico Inferior, por Sauvage (1897-98).

Ainda nesta época, entre o Berremiano e o Aptiano, encontram-se Lamniformes (Choffat, 1885, em Sauvage, 1897-98), e regista-se a ordem Chimaeriformes no período do Albiano ao Cenomaniano por Sauvage (1897-98) (Figura 3.4). Por último, surge a espécie *Palaeohypotodus bronni* (= *Odontaspis bronni*), da ordem Lamniformes, identificada no Daniano de Ceadouro (Covões) por Sauvage (1897-98).

Segundo a bibliografia consultada, registam-se ocorrências fósseis das ordens Lamniformes, Carcharhiniformes e Myliobatiformes em todas as idades do Miocénico. Nas primeiras unidades geológicas de Cotter (1956) (I, II e III), compreendendo o Aquitaniano e parte do Burdigaliano, não se detectaram ocorrências de outras ordens (Figura 3.5).

As primeiras ocorrências de Rhinoprístiformes surgem no Burdigaliano (IVa) (Serralheiro, 1954), com percentagens de abundância de material e diversidade de

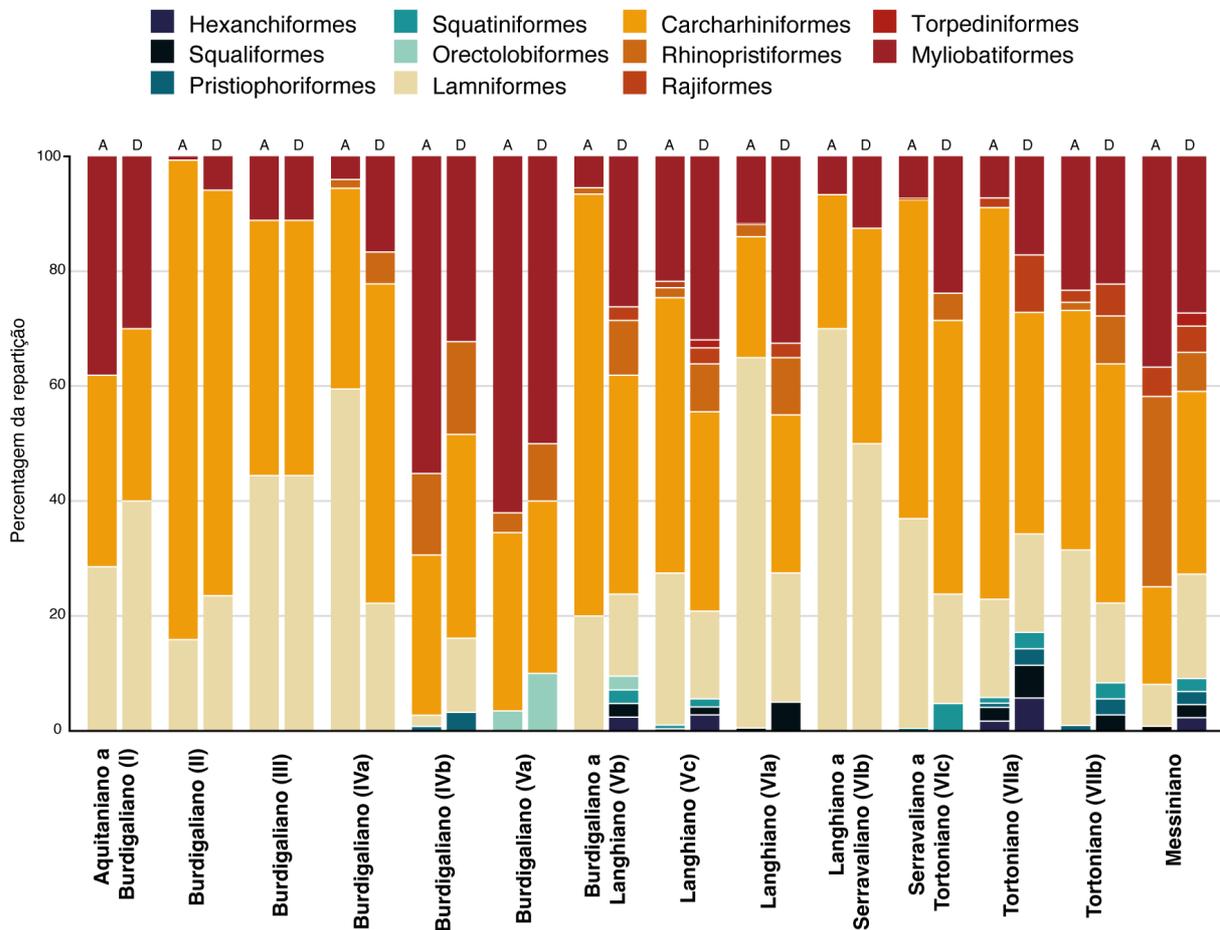


**FIGURA 3.4** Paleodiversidade de Elasmobranchii (ordens) no Jurássico, Cretácico e Paleogénico de Portugal, por idade dos sedimentos.

espécies inferiores às restantes ordens registadas para esta idade (Figura 3.5). O registo mais antigo da presença de Pristiophoriformes ocorre no Burdigaliano (IVb) (Antunes et al., 1999d).

Exemplares fósseis da ordem Orectolobiformes surgem em sedimentos do Burdigaliano (Va) (Serralheiro, 1954) e Burdigaliano a Langhiano (Vb) (Antunes et al., 1981). Também se registam pela primeira vez exemplares de Hexanchiformes, Squaliformes e Rajiformes para a unidade Vb (Antunes et al., 1981). A ordem Torpediniformes só é encontrada a partir do Langhiano (Vc) (Fialho et al., 2019).

Na Figura 3.5, observa-se uma maior variedade de ordens registadas no Burdigaliano a Langhiano (Vb); Langhiano (Vc); Tortoniano (VIIa e VIIb) e Messiniano. Esta disparidade na diversidade fóssil, por idade geológica, pode dever-se à dimensão e complexidade dos trabalhos focados em jazidas destas idades, como é o caso do presente estudo sobre o Langhiano (Vc) de Brielas.



**FIGURA 3.5** Paleodiversidade de Elasmobranchii (ordens) no NeogénicoMiocénico de Portugal, por idade dos sedimentos e respectiva unidade geológica segundo Cotter (1956). A, abundância de material; D, diversidade (número) de espécies.

É de notar a baixa percentagem de abundância de material de determinadas ordens face o total atribuído nas idades estudadas. Na Figura 3.5 observam-se alguns destes casos, com a barra correspondente quase imperceptível ou mesmo omissa:

- no Burdigaliano a Langhiano (Vb) registam-se Hexanchiformes (0,22%), Squaliformes (0,11%), Squatiniformes (0,11%), Orectolobiformes (0,11%), Rajiformes (0,22%).
- no Langhiano (Vc) registam-se Hexanchiformes (0,29%), Squaliformes (0,03%) e Torpediniformes (0,03%).

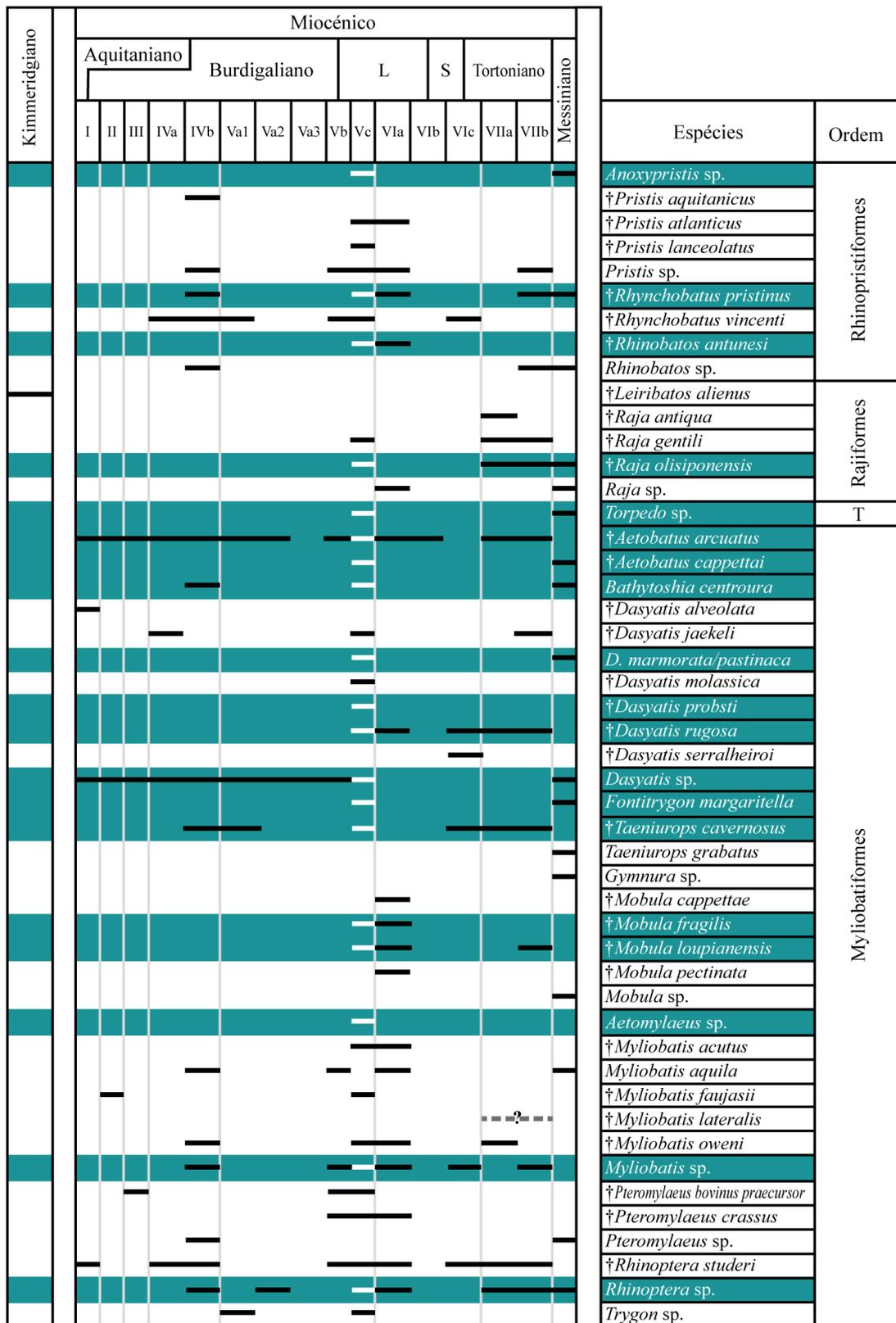
- no Langhiano (VIa) encontramos Squaliformes (0,51%) e Rajiformes (0,25%).
- entre Serravaliano a Tortoniano correspondente à unidade geológica VIc (Cotter, 1956), registam-se as ordens Squatiniformes (0,40%) e Rhinoprístiformes (0,40%).
- no Tortoniano (VIIb) destacam-se as ordens Squaliformes (0,23%) e Squatiniformes (0,23%).
- no Messiniano, as ordens Hexanchiformes (0,26%), Squaliformes (0,14%), Pristiophoriformes (0,01%), Squatiniformes (0,30%) e Torpediniformes (0,07%) apresentam os valores mais baixos de quantidade de material em relação ao total encontrado nesta idade.

No entanto, deve-se ter em consideração que uma baixa percentagem de material não corresponde necessariamente a pouco material. Por exemplo, a quantidade de material recuperado de Squaliformes no Messiniano foi superior à encontrada no Tortoniano (VIIb), no entanto, no Messiniano foram recuperados no total mais de 9.000 fósseis, enquanto que no Tortoniano (VIIb) pouco mais que 420. Com quantidades superiores de material, as percentagens dos *taxa* menos frequentes serão necessariamente muito inferiores.

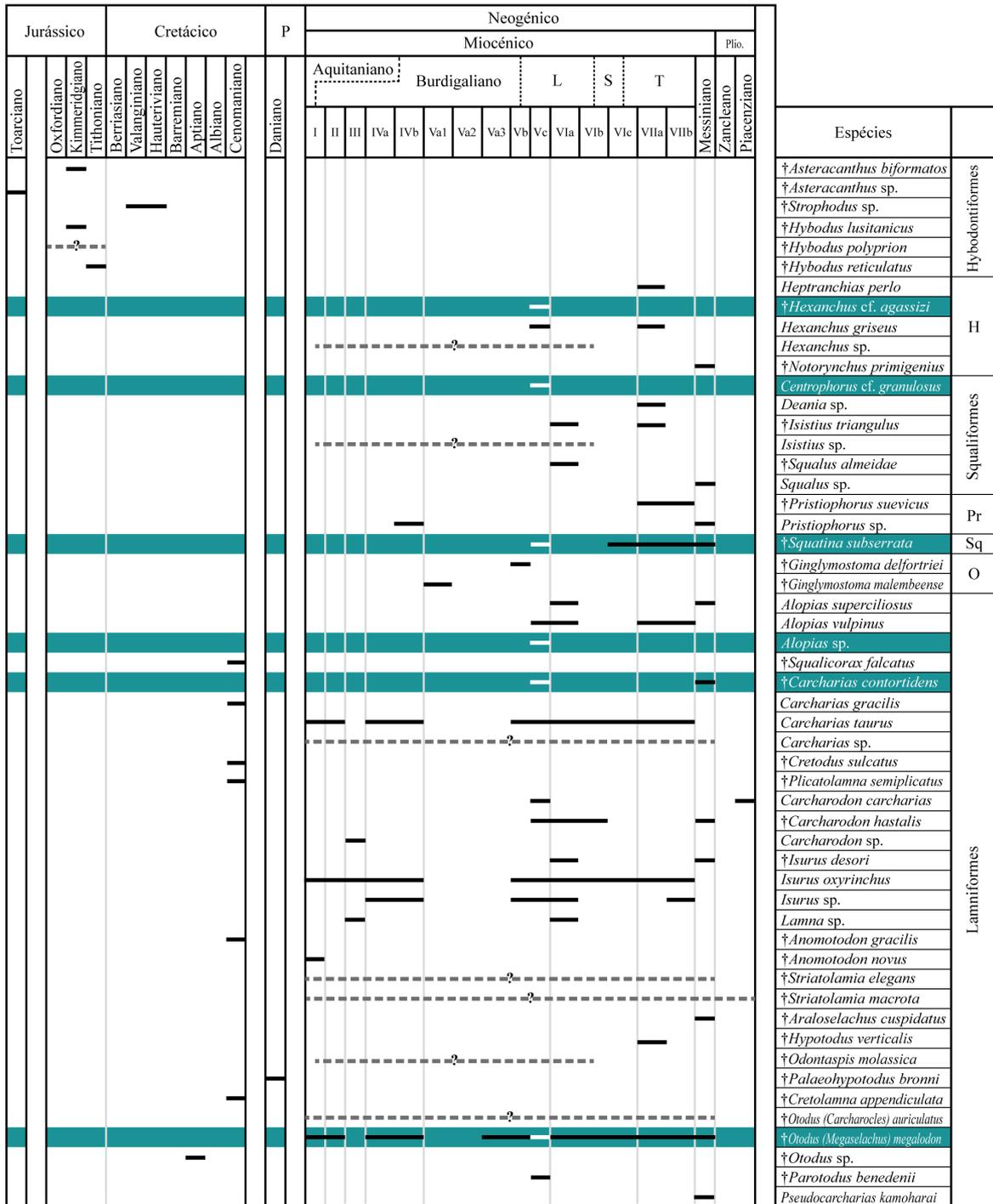
Na Figura 3.6 reuniram-se os dados relativos à distribuição cronoestratigráfica das ocorrências de fósseis de batóides. Para esta secção da análise, foram contabilizadas apenas as ocorrências com atribuição a unidades geológicas (do Aquitaniano ao Tortoniano) ou idades geológicas (para as restantes idades). Esta triagem de dados permitiu realizar uma análise mais fina dos dados publicados por Fialho et al. (2021), sem o “ruído de fundo” provocado pelas ocorrências com dados cronoestratigráficos abstractos ou gerais, como datação atribuída a épocas ou sistemas geológicos. Devido ao reduzido número de ocorrências registadas para certos *taxa*, foi necessário assinalar a presença de incerta de: *Myliobatis fragilis* (Figura 3.6); *Hybodus polyprion*, *Hexanchus* sp, *Isistius* sp., *Carcharias* sp., *Striatolamia elegans*, *Striatolamia macrota*, *Odontaspis molassica*, *Otodus (Carcharocles) auriculatus* (Figura 3.7).

Apesar dos *taxa* listados apresentarem uma distribuição descontínua no tempo, as ocorrências registadas permitem observar a frequência com que várias espécies extintas e actuais surgem no registo geológico português e o seu alcance cronoestratigráfico.

De entre os *taxa* de batóides listados, as espécies *Aetobatus arcuatus* e *Rhinoptera studeri* são as que apresentam uma distribuição temporal mais alargada. E observa-se com clareza a ocorrência pela primeira vez das espécies *Dasyatis probsti* e *Aetomylaeus* sp. no registo geológico português, no âmbito da presente dissertação.



**FIGURA 3.6** Distribuição cronoestratigráfica das ocorrências fósseis (linhas) das 48 espécies de batóides identificadas em jazidas portuguesas. Destaque dos taxa encontrados em Brielas com fundo verde, e as ocorrências que lhes correspondem (Vc) (linhas a branco). O símbolo da cruz assinala os taxa extintos. Abreviaturas: T, Torpediniformes; L, Langhiano, S, Serravaliano.



**FIGURA 3.7 [Parte 1]** Distribuição cronoestratigráfica das ocorrências fósseis (linhas) das 93 espécies de tubarões identificadas em jazidas portuguesas. Destaque dos taxa encontrados em Brielas com fundo verde, e as ocorrências que lhes correspondem (Vc) (linhas a branco). O símbolo da cruz assinala os taxa extintos. Abreviaturas: H, Hexanchiformes; L, Langhiano; O, Orectolobiformes; P, Paleocénico; Plio., Pliocénico; Pr, Pristiophoriformes; S, Serravaliano; Sq, Squatiniformes; T, Tortoniano.

Em termos de diversidade de formas de batóides, é superior nas unidades geológicas IVa e IVb (Burdigaliano), Vc (Langhiano), VIIa e VIIb (Tortoniano), e no Messiniano, reforçando o observado na secção anterior.



faunas de tubarões. Ainda que inferior quando comparada com outras idades geológicas, na unidade VIb regista-se a ocorrência de várias espécies de tubarões como poderemos ver na Figura 3.7.

A análise bibliográfica permitiu identificar 21 ocorrências de fósseis de seláceos, para sedimentos desta unidade geológica de Cotter (1956), em 5 jazidas estudadas por: Zbyszewski e Moitinho de Almeida (1950); Serralheiro (1954); Antunes e Jonet (1970); Jonet et al. (1975); Jonet (1978). Nos trabalhos de Zbyszewski e Moitinho de Almeida (1950) e Serralheiro (1954) foram estudadas colecções paleontológicas antigas e material fossilífero proveniente de colheitas anteriores. Estas colecções, compostas maioritariamente por exemplares de médias a grandes dimensões, resultam, na sua maioria, de recolhas de superfície, o que explica a ausência de espécies caracterizadas por dentes pequenos, de difícil observação a olho nu. O estudo de Antunes e Jonet (1970) foca-se apenas nas faunas de tubarões, não incluindo qualquer menção a batóides da unidade VIb. Enquanto que a descrição da recolha de e estudo de fósseis de seláceos por Jonet et al. (1975) e Jonet (1978) sugerem recolhas de superfície.

Na Figura 3.6, nota-se que *Aetobatus arcuatus* surge associada a outras espécies de batóides, como *Rhynchobatus pristinus*, *Raja olisiponensis*, *Dasyatis rugosa*, *Taeniurops cavernosus*, *Mobula loupianensis*, *Rhinoptera studeri*, e material em nomenclatura aberta dos géneros *Rhinobatos*, *Dasyatis*, *Myliobatis* e *Rhinoptera*. Na Figura 3.7 nota-se igualmente a ausência de géneros de tubarões caracterizados por fósseis de menores dimensões, como *Alopias*, *Squatina*, *Paragaleus*.

Tendo em conta as observações anteriores, crê-se que a ausência de diversidade de batóides na unidade geológica VIb (Cotter, 1956) se poderá dever ao tipo de recolha de material efectuada nas jazidas onde esta unidade aflora. Recolhas de superfície tendem a beneficiar *taxa* de grandes dimensões em detrimento de outros caracterizados por fósseis de menores dimensões. Ocorreu, assim, uma clara distorção dos dados com uma representação errónea das faunas de seláceos na unidade em questão.

Na lista de *taxa* de tubarões apresentada na Figura 3.7, destacam-se as espécies que apresentam uma distribuição temporal mais alargada e que são mais frequentes no registo geológico: *Carcharias taurus* e *Isurus oxyrinchus* (espécies que existem actualmente); *Otodus (Megaselachus) megalodon*, *Carcharhinus egertoni*, *Carcharhinus priscus*, *Galeocerdo aduncus*, *Isogomphodon acuarius* e *Hemipristis serra* (espécies extintas). Ocorrem pela primeira vez no registo geológico português, no âmbito da presente dissertação, as espécies *Hexanchus cf. agassizi*, *Centrophorus cf. granulatus* e *Iago angustidens*. Em termos de diversidade geral de tubarões, esta é superior nas unidades geológicas IVa e IVb (Burdigaliano), Vc (Langhiano), VIa e VIc (Langhiano), VIIa e VIIb (Tortoniano), e no Messiniano.

Na Figura 3.7 (parte 1 e 2) encontramos algumas ocorrências cujas classificações poderão ser questionáveis à luz dos conhecimentos actuais.

- *Anomotodon novus* (= *Isurus (Oxyrhina) aff. novus*) (Pollerspöck & Straube, 2021), trata-se de uma espécie eocénica e o género foi registado apenas entre o Aptiano e o Priaboniano (Cappetta, 2012), no entanto aparece em sedimentos mais recentes, associada à unidade geológica I (Aquitano - Burdigaliano), segundo a ocorrência publicada por Zbyszewski e Moitinho de Almeida (1950).
- *Striatolamia macrota* (= *Lamna compressa*) (Pollerspöck & Straube, 2021), é também característica do Eocénico, registada para Ypresiano e Lutetiano (Cappetta, 2012), mas é indicada por Bonança (1891) como parte da fauna de seláceos do Terciário.
- *Carcharodon carcharias* (= *Procarcharodon aff. rondeletti*) (Pollerspöck & Straube, 2021), trata-se de uma espécie actual com representação no registo fóssil a partir do Pliocénico inferior (Cappetta, 2012). Segundo Cappetta (2012), as ocorrências miocénicas atribuídas a esta espécie são duvidosas, o que leva a questionar a classificação atribuída a material fóssil encontrado nas falésias da Praia do Penedo em sedimentos da camada 3 (Vc, Langhiano) por Jonet et al. (1975).
- O género recente *Lamna* surge no Zancleano e mantém representação no registo fóssil até à actualidade (Cappetta, 2012). Questionam-se, por isso, as classificações apresentadas para o Terciário (Cotter, 1888-92, em Zbyszewski e Moitinho de Almeida, 1950), Burdigaliano e Langhiano (Dollfus et al., 1904) e para o Miocénico (Cotter, 1956).

Apesar da existência de dúvidas quanto a classificações anteriores, patentes nas colecções mais antigas e que necessitariam de trabalhos de actualização, a presente análise permite reforçar a concepção da presença de uma elevada riqueza fossilífera e diversidade de espécies de seláceos em jazidas marinhas portuguesas.



# PARTE 2



# 4. PREPARAÇÃO DE MATERIAIS

**C**onstituindo-se como a base o presente trabalho de investigação, a preparação do material fóssil ocorreu em diferentes fases ao longo do projecto de doutoramento. A colecção em estudo engloba novo material obtido pela triagem de sedimento adicional proveniente do lugar de Brielas, armazenado na Universidade de Évora, e fósseis previamente analisados no âmbito da dissertação de mestrado do autor (Fialho, 2015). O procedimento de preparação do material fóssil é apresentado no primeiro subcapítulo.

É comum a utilização de mandíbulas completas de tubarões e raias actuais na comparação de formas fósseis com as recentes, tendo em conta a posição dos dentes em vida. No entanto, também se considera importante a adição de peças isoladas às colecções osteológicas, uma vez que separação dos dentes recentes permite um melhor manuseamento, a observação dos caracteres morfológicos individuais, e a aplicação de análises que de outra forma não poderiam ser realizadas (Guinot et al., 2018; Mollen, 2019). Assim, para além do material fóssil em análise, considerou-se igualmente importante a recolha de material recente (Capítulo 4.2).

## 4.1 MATERIAL FÓSSIL

Mais de 90 kg de sedimentos foram recolhidos, em 1995 no lugar de Brielas, por A. Balbino, correspondendo a 50 cm da camada Vc (Capítulo 2.3). A amostragem no local envolveu ainda a recolha de fósseis que se encontravam à superfície da camada, postos a descoberto pelas chuvas da época. Estes sedimentos foram preparados em duas fases, correspondendo aos trabalhos de mestrado e doutoramento do autor do presente estudo.

Dada a natureza arenosa e calcária dos sedimentos, pouco consolidados e com reduzida matéria orgânica, foi aplicado o procedimento standard para o tratamento do material. Por se tratar de um procedimento que envolve a utilização de químicos, foi implementado o código de vestuário necessário com o seguinte equipamento de protecção individual: luvas, bata ou avental. Esta fase de trabalho decorreu inteiramente no laboratório de Paleontologia da Universidade de Évora, Colégio Luis António Verney, com o apoio de Sandra Velez, técnica responsável pelo laboratório.

Os sedimentos colectados permaneceram armazenados desde a sua colecta, em sacos de serapilheira devidamente etiquetados, no antigo depósito do Departamento de Geociências da Universidade de Évora.

O início da preparação ocorreu no exterior do laboratório, dado que os contentores excediam a área disponível na *hotte*. Durante a reacção exotérmica entre  $H_2O_2$  e a matéria orgânica presente nos sedimentos ocorre libertação de oxigénio, sendo por isso necessária uma *hotte* ou um espaço aberto e amplo para a realização da desagregação do sedimento. Cada saco de serapilheira foi dividido por vários alguidares de plástico para a desagregação dos sedimentos mais consolidados, previamente à lavagem e conseqüente triagem do material fóssil.

- **Desagregação do sedimento:** com peróxido de hidrogénio ( $H_2O_2$ ), vulgo água oxigenada. Em cada alguidar de plástico foi adicionado  $H_2O_2$  de 10, 20 e 40 volumes. Dependendo do grau de consolidação dos sedimentos, a reacção foi monitorizada por um período de 6 a 12 horas, enquanto se remexia ocasionalmente a mistura com auxílio de uma espátula.
- **Controlo da reacção:** dada a natureza exotérmica da reacção  $H_2O_2$  + matéria orgânica, foi necessário adicionar água da torneira, para controlar a reacção e minimizar a perda de material, em momentos em que a mesma se tornou mais violenta.
- **Lavagem e triagem preliminar:** em simultâneo. Após a desagregação dos sedimentos, procedeu-se à sua lavagem numa torre de crivos de malha decrescente (2,5 mm, 1,0 mm e 0,5 mm). Com água corrente de pressão ajustável fez-se passar os sedimentos pelas diferentes secções desta torre de lavagem instalada no lavatório do laboratório (Figura 4.1). Os concentrados reunidos em cada crivo foram regularmente retirados com auxílio de um esguicho de água destilada e armazenados em tabuleiros correspondentes. Deste modo, foi possível evitar o entupimento da torre de lavagem, recorrente neste tipo de preparação, e manteve-se a separação granulométrica dos concentrados.



**FIGURA 4.1** Equipamento de lavagem e triagem de sedimentos (P. Fialho, 2016).

É importante notar que a selecção da malha dos crivos se deve às dimensões médias do tipo de fósseis envolvidos neste estudo. Dentes de tubarão (Selachii) são usualmente maiores que 1 mm, com alguns *taxa* a suplantar os 2,5 mm. No caso dos batóides (Batoidea), as dimensões variam muito, mas os espécimes mais pequenos são geralmente pouco maiores que 0,5 mm. Com estes crivos foi possível preservar o máximo de material fóssil para análise e eliminar a maioria dos minerais presentes nos sedimentos, facilitando a etapa seguinte.

- **Secagem:** dos concentrados em períodos de 12 a 24 horas no forno do laboratório, num intervalo de temperatura [50°C; 60°C]. Após arrefecerem, alguns destes concentrados foram novamente lavados/triados. No final do processo, cada concentrado foi ensacado e devidamente identificado.



**FIGURA 4.2** Exemplo do processo de aperfeiçoamento da etiquetagem das caixas em cima, seguido do resultado final da actualização da colecção do Prof. Dr. Miguel Telles Antunes representado pelas fotos em baixo (P. Fialho, 2019).

- **Triagem:** destes concentrados segundo a sua granulometria, com armazenamento em caixas de plástico transparente. Para o concentrado do crivo de malha superior (2,5 mm), a triagem foi realizada a olho nu sobre uma superfície branca, com auxílio de um pincel e pinça para remoção dos fósseis. Para os concentrados dos crivos de malhas inferiores (1,0 mm e 0,5 mm), procedeu-se à triagem à lupa com auxílio de um pincel, estilete e pinça de ponta fina. Por vezes foi necessário usar plasticina na ponta do estilete, um truque típico neste tipo de procedimentos, para assegurar que os fósseis são colectados eficazmente e não se perdem durante a triagem.

Após a descrição e classificação dos exemplares, procedeu-se ao seu acondicionamento final em unidades *ependorf* ou caixas de plástico transparente de tamanho adequado. O processo foi aperfeiçoado com a actualização do inventário de parte da colecção paleoictiológica do Prof. Miguel Telles Antunes, a qual à data estava sediada no Laboratório de Paleontologia (Universidade de Évora). No decorrer da actualização deste inventário, contabilizaram-se 15.958 fósseis devidamente acondicionados em 122 caixas (Figura 4.2).

As referências nas etiquetas utilizadas na catalogação da colecção em estudo seguem o seguinte formato: **UEBR\_(número do *taxon*).(total de fósseis)**. A sigla UEBR significa “Universidade de Évora, Brielas”, permitindo identificar com facilidade o depósito actual e o local de origem. Todos os fósseis desta colecção encontram-se depositados nas Colecções Paleontológicas da Universidade de Évora.

#### 4.1.1 REGISTO FOTOGRÁFICO

Para efeitos de figuração em estampas e em publicações, os espécimes melhor preservados e representativos dos *taxa* identificados no presente trabalho foram separados segundo as suas dimensões, para aplicação dos seguintes processos de registo fotográfico disponíveis:

- **Microscopia electrónica de varrimento (MEV ou SEM):** dentes isolados de dimensões reduzidas (entre 10 mm e 5 mm) passaram pelo processo de metalização com ouro antes de serem analisados e fotografados com recurso a um microscópio electrónico. O modelo do equipamento disponibilizado pelo Laboratório HERCULES (Universidade de Évora) para o efeito é: VP-SEM-EDS HITACHI 3700N, e utilizou-se uma tensão de aceleração de 10-20kV.
- **Registo com lupa:** para fósseis de médias dimensões (entre 2 cm e 1 cm) utilizou-se uma lupa modelo Leica EZ4W Stereo Zoom Microscope Integrated Camera. A câmara integrada deste tipo de lupas permite não só a análise em detalhe dos caracteres morfológicos destes fósseis mas também a sua fotografia.

- **Máquina fotográfica:** foi utilizada para fósseis de grandes dimensões (superiores a 2cm). Com escala apropriada e a máquina segura num tripé, foi possível registar sobre um fundo preto cada uma das peças.

A edição das fotografias foi realizada com recurso a três softwares. GIMP (versões: 2018, 2019) para remover o fundo original e evidenciar a escala; Photoshop (versão: 2021) para *focus stack*; e Adobe Illustrator (versões: 2020, 2021) para preparar as figuras.

- **Focus Stack:** sobreposição de várias fotos com diferentes pontos de foco para garantir uma imagem final com todos os elementos bem definidos.
- **Alteração do fundo:** remoção do original e sua substituição por um fundo uniforme preto (#000000) ou branco (#FFFFFF), dependendo do contraste com o fóssil fotografado;
- **Preservação da escala:** com remoção da original e sua substituição por uma linha de espessura variável, de cor contrastante à do fundo utilizado e com o comprimento de 1cm ou 1mm consoante o fóssil.
- **Melhoramentos:** por alteração da cor (para preto e branco) e da exposição luminosa (em fotografias com pouca luz).

## 4.2 MATERIAL "VIVO"

Segundo Guinot et al. (2018), Compagno (1988) associou o reduzido conhecimento sobre a morfologia dentária de tubarões recentes com o estudo superficial dos dentes na maioria das publicações sobre espécies actuais, e à relutância dos investigadores em removê-los das mandíbulas, para estudo de caracteres que, de outra forma, permaneceriam ocultos. Apesar de 30 anos passados, Guinot et al. (2018) constataram que a situação pouco mudara, contrastando com a crescente necessidade em estudos comparativos de uma documentação fotográfica de alta qualidade da dentição de espécies recentes, que requiere, necessariamente, a remoção de dentes (Guinot et al., 2018; Mollen, 2019).

Identificaram-se dois protocolos de preparação e catalogação de mandíbulas ou exemplares completos de seláceos (Enault et al., 2016; Mollen, 2019), que incluíam a recolha de dados morfológicos, morfométricos, genéticos e ecológicos. No entanto, não especificam metodologias de preparação que incidam sobre a extração de dentes. Guinot et al. (2018) sugerem que a remoção se processaria através de métodos físicos, mas também não elaboram sobre as especificidades necessárias à

sua aplicação. No seguimento da pesquisa bibliográfica sobre o tema notou-se ainda que os processos de preparação de material recente para colecções osteológicas são usualmente dispendiosos, devido à utilização de reagentes, materiais ou equipamentos extremamente eficazes, mas caros ou de difícil acesso.

Em resposta à falta de um protocolo direccionado à extração de dentes de espécimes recentes de seláceos, apresenta-se a seguinte proposta, com a qual se pretende contribuir para a criação de colecções de comparação da morfologia dentária recente. Para que o protocolo criado fosse de fácil replicação, mesmo em situações de financiamento condicionado, optou-se pela redução da eficiência das metodologias e, conseqüente, aumento da duração da sua aplicação em prol da redução de custos, garantindo que a qualidade do resultado final se manteria a desejada. O procedimento resulta da experimentação realizada com base nas técnicas de maceração apresentadas por Couse e Connor (2015) e Enault et al. (2016) (Tabela 4.1), e da adaptação das metodologias, equipamentos e materiais indicados por estes autores.

<b>Técnica</b>	<b>Explicação</b>
Maceração por enterramento	Enterrar o corpo ou partes do animal para uma degradação natural dos tecidos moles. Apesar de obtermos resultados positivos, com exemplares limpos e bem preservados, o processo é extremamente lento (meses a anos) e passível de perdas de material pela actividade dos organismos necrófagos.
Maceração física	Uso de lâminas e pinças para remoção dos tecidos moles presentes no corpo. Necessita de conhecimento anatómico prévio de forma a evitar danos nas estruturas que se pretende preservar.
Maceração por acção de insectos	Ao manter-se a experiência a baixo custo, só nos foi possível experimentar com larvas de mosca (asticot). O tempo de vida curto destes insectos e a impossibilidade de renovação natural de múltiplas gerações, o que encarece e inviabiliza o procedimento.
Maceração por fervura ou água quente	Remoção dos tecidos moles por imersão em água quente ou a ferver por longos períodos de tempo.
Maceração enzimática	Degradação dos tecidos moles por imersão numa solução enzimática.
<b>Conjuntos</b>	<b>Resultados</b>
Maceração física + enzimática	Com aplicação da maceração física inicialmente e posterior maceração enzimática foi possível remover com sucesso e eficazmente os dentes dos seláceos. No entanto este conjunto de técnicas é lento, podendo demorar semanas a meses a concluir.
Maceração física + enzimática + por fervura	Aplicação inicial da maceração física, seguida de cozimento em água a ferver e simultânea maceração enzimática, culmina numa remoção rápida e extremamente eficaz dos dentes.

**TABELA 4.1** Técnicas de maceração testadas para a elaboração deste protocolo, segundo Couse e Connor (2015) e Enault et al. (2016), e conjuntos de técnicas testados durante a criação do protocolo.

A eficácia de uma solução diluída de detergente para a roupa, com enzimas na sua formulação química, foi previamente testada por M. J. Barão, no âmbito da actividade laboratorial do Laboratório de Ecologia Aquática. Através destes ensaios concluiu-se que a diluição máxima desta solução, mantendo a eficácia da maceração enzimática, é de 15%.

A natureza cartilaginosa do esqueleto dos Chondrichthyes não é uma condicionante para o tipo de maceração a aplicar, uma vez que, não é objectivo a preservação da cartilagem das mandíbulas ou do crânio. Assim, foram testadas metodologias que poderiam danificar parcial ou totalmente a cartilagem das mandíbulas. Estas metodologias, com durações mais curtas e com uma ação mais intensa, foram agrupadas em dois conjuntos apresentados na Tabela 4.1, ambos com resultados bastante positivos. Ambas as abordagens requereram um processo de limpeza posterior dos dentes removidos, com recurso a maceração enzimática em solução fria.

O protocolo foi desenvolvido no Laboratório de Ecologia Aquática do Departamento de Paisagem, Ambiente e Ordenamento (DPAO) da Universidade de Évora, com a colaboração de M. J. Barão, técnica responsável pelo laboratório, e participação de E. Picanço, à data estudante de secundário. Posteriormente testou-se o protocolo entre Dezembro de 2017 e Fevereiro de 2020, a convite da Prof<sup>ª</sup>. Dr<sup>ª</sup>. Ausenda Balbino, em aulas práticas da disciplina de Métodos de Estudo em Paleontologia e Paleontologia de Vertebrados, do Mestrado em Paleontologia (UÉvora e UNL). Estas actividades práticas laboratoriais contaram com a participação dos alunos de três turmas (Figura 4.3).



**FIGURA 4.3** De baixo para cima, as Edições 2017/2018, 2018/2019, 2019/2020 do Mestrado em Paleontologia que participaram nos trabalhos laboratoriais.

O material para preparar, constituído por onze cabeças de tubarões e uma de raia, foi doado para o estudo pelo Sr. Fernandes, Sr. Fialho e Sr. Casquinha, comerciantes do Mercado Municipal de Évora. No total foram recolhidos mais de 3.000 dentes provenientes de uma mandíbula de *Raja* sp. e de onze mandíbulas de *Isurus oxyrinchus*. De entre as cabeças de tubarão preparadas, a de maiores dimensões pesava 6,0 kg (peso da cabeça com guelras, pré-aplicação do procedimento).

#### 4.2.1 PROTOCOLO

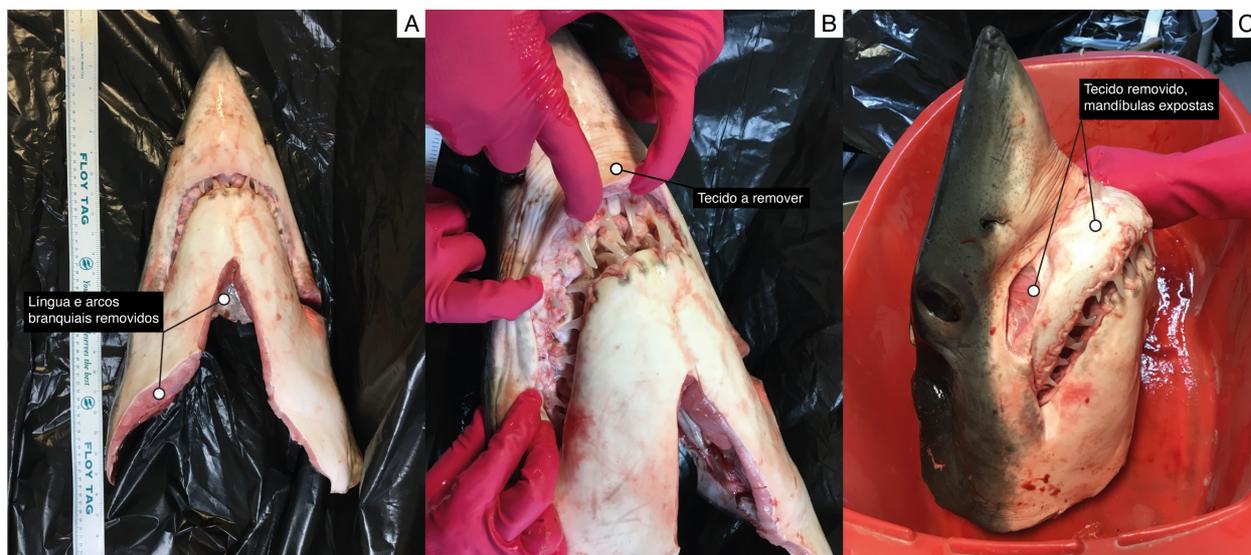
Material e equipamentos necessários para a remoção de dentes de seláceos modernos:

- **Equipamento de Protecção Individual (EPI):** luvas de jardinagem ou de cozinha (com palma de borracha); bata de laboratório ou avental; óculos de protecção; máscara.
- **Utensílios:** bisturi com lâmina 24, canivete, x-acto ou tesoura de peixe; pinças; peneira ou crivo de malha reduzida (0,5 mm).
- **Reagentes:** detergente da roupa com enzimas na formulação química; etanol.
- **Equipamento:** copo de medição de líquidos; placa térmica; contentor pequeno de metal ou vidro; contentor de plástico grandes dimensões com tampa; frascos de vidro com tampa.

Antes da aplicação do procedimento, registar todos os dados biométricos disponíveis como espécie, género, comprimento da cabeça.

##### 1. **Extracção das mandíbulas e maceração física:**

1. Com um bisturi ou x-acto, começar por cortar as guelras, retirando todo o tecido mole e cartilagem dos arcos branquiais (Figura 4.4A).
2. Retirar também a língua e o tecido que encobre os dentes, “lábios”, de forma a facilitar o puxar das mandíbulas (caso se trate de um seláceo com mandíbulas não fundidas ao crânio, de tipo: *hyostyly* ou *orbitostyly*) (Figura 4.4B-C).
3. Cortar a suspensão mandibular, separando o crânio das mandíbulas. Caso seja do interesse dos preparadores, o crânio pode ser congelado para aulas de anatomia ou outras actividades.



**FIGURA 4.4** Ilustração da primeira etapa do procedimento aplicada a uma cabeça de tubarão: A, após remoção da língua e arcos branquiais; B, identificação do tecido (lábio) a remover; C, mandíbulas expostas após a remoção deste tecido (P. Fialho, 2017).

4. Esfolar o melhor possível as mandíbulas, retirando-lhes o máximo de tecidos moles, com especial cuidado em redor das fileiras exteriores de dentes (Figura 4.5).
  - i. Opcionalmente, separar as mandíbulas, com auxílio de uma lâmina.

Dependendo do tempo disponível para os trabalhos de remoção dos dentes, poderão ser aplicados dois procedimentos: maceração enzimática à temperatura ambiente ou maceração enzimática com fervura.

## 2. Maceração enzimática à temperatura ambiente:

1. Colocar as mandíbulas dentro de um contentor de tamanho adequado, com a solução enzimática e acondicioná-lo num lugar fechado, à temperatura ambiente.
2. Se após 15 dias não for possível a extração de dentes, aconselha-se a substituição da solução enzimática e repetição do ponto anterior.
3. Passar a solução por uma peneira ou crivo, para preservar possíveis dentes soltos (Figura 4.6A).



**FIGURA 4.5** Mandíbulas extraídas e parcialmente esfoladas (P. Fialho, 2017).

4. Separar as mandíbulas. Identificar os contentores como mandíbula superior e mandíbula inferior para posterior catalogação dos dentes recolhidos.
5. Fazer uma incisão com bisturi ou x-acto perto das raízes dos dentes da fileira exterior. Ter atenção para não danificar as extremidades das raízes (Figura 4.6A, 4.7A).
6. Com as pontas dos dedos empurrar os dentes no sentido de os soltar da cartilagem, assim que uma ponta esteja completamente solta, puxar, cuidadosamente, o tecido que une os dentes (Figura 4.6C, 4.7A).

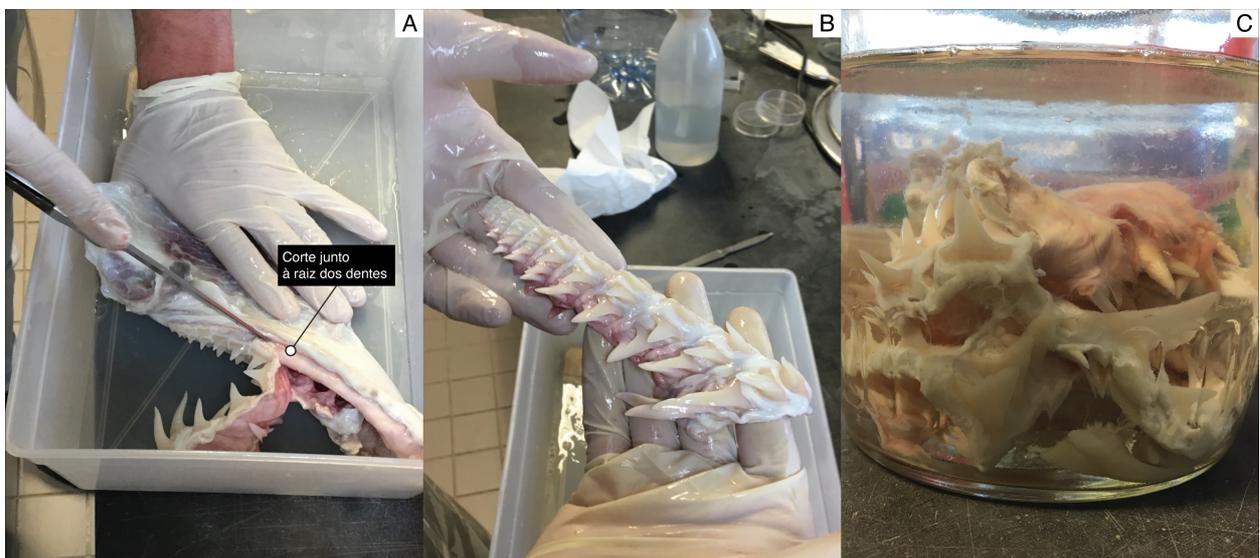


**FIGURA 4.6** Resultados da aplicação da 2ª fase da maceração enzimática à temperatura ambiente em mandíbulas de raia. A, filtragem da solução enzimática; B, mandíbulas pós maceração; C, remoção de uma placa dentária; D-F, análise da placa removida (P. Fialho, 2017).

7. Com as fileiras de dentes soltas, descartar a cartilagem.
8. Separar as filas de dentes segundo a posição que ocupam na mandíbula, de forma a garantir a preservação dessa informação para futura comparação

morfológica (Figura 4.7B). Cada fila de dentes funcionais e de substituição deve ser colocada num frasco individual, devidamente etiquetado.

- i. No caso das placas dentárias de raia, as filas de dentes não foram separadas com recurso a uma lâmina. Dada a forma como os dentes estão organizados e as suas dimensões (Figura 4.6D-F), procedeu-se à sua colocação numa nova solução enzimática que permitiu a remoção dos dentes.
9. Colocar os dentes dentro de contentores de vidro com nova solução enzimática, a qual deverá ser substituída de 15 em 15 dias (Figura 4.7C) até os tecidos moles serem destruídos.



**FIGURA 4.7** Processo de remoção das fileiras de dentes de tubarão após maceração enzimática à temperatura ambiente. A, corte junto à raiz dos dentes; B, fileiras removidas; C, dentes separados e preparados para nova maceração (P. Fialho, 2017).

10. Quando os dentes estiverem limpos, lavar num crivo ou peneira com água corrente e preparar um novo contentor de vidro com álcool para preservação segura dos exemplares.

### 3. Maceração enzimática com fervura:

1. No interior de uma *hotte* ou, na sua ausência, no exterior do laboratório, posicionar a placa térmica com um contentor de metal com a solução enzimática. Esperar que a solução esteja a ferver para submergir as mandíbulas.

2. Desligar a placa térmica ou manter a fervura (o procedimento pode ser aplicado em qualquer das opções). Aguardar cerca de 10 minutos e retirar os ossos dentários da solução com recurso a pinças.
3. Filtrar a solução restante por uma peneira ou crivo, de forma a garantir que possíveis dentes soltos sejam preservados.
4. Proceder à remoção dos dentes com uma pinça e colocar num jarro de vidro com nova solução enzimática para limpeza dos dentes.
5. Com os restos de tecido destruídos por acção enzimática, lavar os dentes soltos numa peneira ou crivo, com água corrente (Figura 4.8).



**FIGURA 4.8** Conjunto de dentes não separados segundo posição na mandíbula, após primeiros testes com maceração enzimática (P. Fialho, 2017).

6. Guardar os exemplares recolhidos num frasco de vidro, com etanol, para uma preservação adequada ao futuro manuseamento dos exemplares.

Após conclusão dos trabalhos, proceder ao armazenamento e catalogação do material recolhido, rotulagem dos frascos com indicação da data de extração, espécie e quaisquer dados morfológicos do organismo de origem que se considerem necessários.

Através deste procedimento é possível preparar as mandíbulas de seláceos para a extração de dentes, com aplicação de metodologias de maceração física, de fervura e ação enzimática. Ao recorrer a EPI, utensílios, reagentes e equipamentos de baixo custo será possível replicar eficazmente o processo, quantas vezes necessárias. E, seguindo os passos enumerados anteriormente, é ainda possível salvaguardar a informação relativa à posição ocupada pelos dentes nas mandíbulas, em vida.

# 5. COMPARAÇÃO MORFOLÓGICA

Segundo Guinot et al. (2018), desde o pioneiro trabalho intitulado “*Recherches sur les poissons fossiles*” de Agassiz (1833-43), que o estudo de fósseis de Chondrichthyes, na sua maioria dentes isolados, assenta na comparação com a morfologia dentária de espécies recentes. Nesta, caracteres morfológicos são descritos qualitativamente (semelhanças e diferenças) e quantitativamente (medições), tendo em atenção a elevada variedade de formas característica dos Chondrichthyes (Capítulo 2.2.1) (Cappetta, 1986; Guinot et al., 2018; Whitenack & Gottfried, 2010). Trata-se de um processo moroso e complexo, intrinsecamente dependente da escassa informação e ilustrações disponíveis a nível de espécies recentes (Guinot et al., 2018; Mollen, 2019), e da difícil manutenção sistemática das colecções paleontológicas de comparação. Segundo Zelditch et al. (2012a), o grau de conhecimento do investigador, o seu ponto de vista e acesso a colecções de comparação actualizadas, são variáveis que podem impactar negativamente a produção de descrições taxonómicas.

Apesar do aperfeiçoamento e actualização desta metodologia, o uso de descrições na classificação taxonómica de fósseis de seláceos é, ainda hoje, motivo de acesos debates na comunidade científica (Cappetta, 2012; Marramà & Kriwet, 2017), levantando questões sobre os estudos baseados exclusivamente em descrições qualitativas (Whitenack & Gottfried, 2010). Em resposta a esta problemática, surgiram metodologias quantitativas complementares à tradicional descrição taxonómica, e que permitem enriquecer e aprofundar os estudos paleontológicos centrados em Chondrichthyes. No presente capítulo são apresentadas as metodologias de descrição taxonómica, morfometria tradicional e morfometria geométrica, que, aplicadas ao estudo de fósseis de seláceos, permitem a extração de informação morfológica, a sua comparação e classificação.

## 5.1 DESCRIÇÕES TAXONÓMICAS

Constituem-se como o método basilar no estudo e classificação de fósseis de seláceos. Não só na apresentação de novas espécies, mas também na validação de material recém classificado ou re-classificado. De uma análise cuidada das morfologias, com atenção aos caracteres específicos de cada *taxon*, resultam

descrições valiosas que permitem aos leitores a visualização de organismos já extintos e entender aspectos específicos da sua biologia (Zelditch et al., 2012a).

Apesar da forma como cada investigador estrutura e desenvolve o seu trabalho de descrição taxonómica variar, por observação de várias publicações neste tema, em especial durante a última década, é possível identificar um padrão na apresentação dos resultados. Seja por iniciativa dos autores ou por requisito das revistas científicas, constam em cada classificação taxonómica de fósseis de seláceos os seguintes dados:

- **Taxonomia:** Para cada *taxon* é necessário apresentar os *taxa* superiores que lhe correspondem: Filo, Classe, Ordem, Família e Género. Em alguns trabalhos são também incluídos os sub ou super *taxa*.
- **Sinonímias:** Segundo Sohn (1994), no contexto de nomenclatura da Zoologia, sinonímia consiste na listagem de dois ou mais nomes que se referem a uma mesma espécie, género ou família. Nesta listagem, o primeiro nome válido tem prioridade sobre os restantes. É comum incluir as sinonímias de cada *taxon* à data da elaboração de um trabalho, uma vez que permite a actualização da validade de designações taxonómicas. A listagem de sinonímias poderá também cingir-se apenas a material proveniente de uma dada região geográfica.
- **Material:** Indicação do material em estudo e das suas condições de preservação. É também importante referir a referência atribuída ao material no momento do seu depósito na entidade de acolhimento. Estas referências permitirão o acesso às peças em estudos futuros.
- **Descrição:** Para garantir a apresentação apenas da informação estritamente necessária, é usual a utilização de frases curtas, palavras comuns e familiares, e conceitos concretos e de fácil compreensão (Kirkman, 1992, em Winston, 1999). A comparação da forma dos fósseis com outras familiares como as letras do alfabeto, formas geométricas, ou o formato de órgãos é também bastante comum (Zelditch et al., 2012a).
- Se existem exemplares de várias posições no maxilar deve-se proceder à sua descrição em separado e por ordem: sinfisário, anterior, antero-lateral, lateral, posterior.
- É importante seguir sempre a mesma estrutura de análise e descrição dos espécimes. Começar pela descrição de todos os caracteres presentes numa vista de observação da coroa à raiz. Por exemplo, dependendo do *taxon*, poderemos começar pela vista oclusal, seguida da basal, labial, lingual e perfil, tendo sempre o foco em primeiro lugar na coroa e a seguir na raiz. A repetição da cadência de

observação ajuda o leitor a situar-se na morfologia do fóssil figurado em estampa e na descrição que lhe corresponde.

- **Discussão:** Após a descrição dos caracteres morfológicos específicos dos fósseis do *taxon* em análise, prossegue-se com a comparação do material em estudo com o existente em colecções de referência actualizadas ou figurado em estampas de outros trabalhos publicados da área. Pretende-se identificar os caracteres semelhantes e dissemelhantes entre cada *taxon*, e, assim, atribuir o material em estudo a uma determinada espécie ou apenas em nomenclatura aberta. Assim, se a descrição não for realizada de forma correcta, consequentemente o valor científico da discussão será afectado.

É, assim, objectivo principal das descrições taxonómicas permitir a classificação de fósseis pela observação, análise e comparação dos seus caracteres morfológicos.

## 5.2 MORFOMETRIA

Definida como uma área científica focada em metodologias de descrição e análise estatística da variação da forma em e entre amostras de organismos (Rohlf & Marcus, 1993). A morfometria analisa as alterações na forma que revelam diferentes processos de crescimento e morfogénese, diferentes funções de partes semelhantes, e a evolução em resposta a pressões selectivas (Rohlf & Marcus, 1993; Zelditch et al., 2012a).

*“Morphometrics is a quantitative way of addressing the shape comparisons(...) is a branch of mathematical shape analysis”* Zelditch et al. (2012a).

Segundo Rohlf e Marcus (1993), os métodos morfométricos seriam necessários sempre que se pretendesse descrever e comparar formas de organismos ou de estruturas específicas. Desde então, segundo Zelditch et al. (2012a) que se utiliza morfometria em Sistemática com o objectivo de responder a três tipos de questões: taxonómicas, filogenéticas e evolutivas. A morfometria pode, por isso, ser considerada um método complementar na discriminação taxonómica de exemplares, através da utilização dos caracteres mais representativos de cada *taxon*.

Actualmente divide-se em dois tipos: morfometria tradicional e morfometria geométrica.

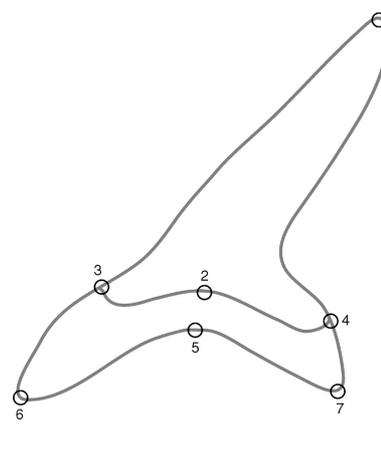
Medições de comprimento, largura, profundidade, proporções e ângulos compõem os dados habitualmente recolhidos no âmbito da Morfometria Tradicional (Rohlf & Marcus, 1993; Zelditch et al., 2012a). Esta metodologia é caracterizada pela aplicação de métodos estatísticos multivariados em *data sets* criados com base nas variáveis (medições) escolhidas (Rohlf & Marcus, 1993).

Um dos primeiros trabalhos publicados com a demonstração da aplicação de metodologias morfométricas no estudo da morfologia dentária de Chondrichthyes foi desenvolvido por Naylor e Marcus (1994). Tinha por objectivo criar um protocolo que permitisse a selecção objectiva dos melhores exemplares de uma colecção para distinguir espécies recentes do género *Carcharhinus*. No decorrer do trabalho experimental, 16 medições lineares foram computadas a partir de 13 pontos num conjunto de variáveis a que aplicaram séries de análises estatísticas multivariadas (Naylor & Marcus, 1994). Os autores consideraram ainda a aplicação deste protocolo no estudo de dentes fósseis (Naylor & Marcus, 1994).

No estudo da morfologia dentária de seláceos as medições usualmente realizadas focam-se nos seguintes elementos: altura total do dente (AT); largura total do dente (LT); comprimento do bordo cortante distal (CBCD); comprimento do bordo cortante mesial (CBCM); ângulos entre cones acessórios da coroa (ACA); largura máxima da coroa (LMC, entre as extremidades dos talões); largura da coroa (LC); altura da coroa (AC); altura máxima do colar (AMC); altura da raiz (AR); largura da raiz (LR); espessura máxima do dente (EM, em vista de perfil); ângulo da abertura entre lobos da raiz (ALR); espaçamento entre lobos da raiz (ELR); comprimento lobo mesial (CLM); comprimento lobo distal (CLD).

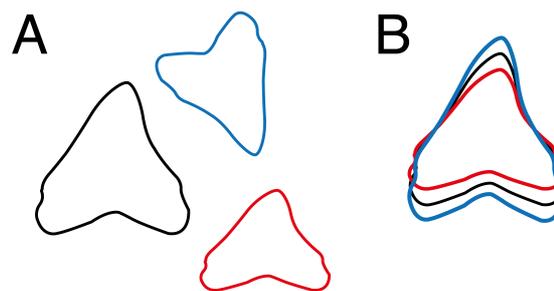
A fragmentação dos fósseis pode, no entanto, dificultar uma análise completa dos caracteres morfológicos, algo que também se verifica na morfometria. Existem formas de inferir as porções em falta, mas os processos envolvidos assentam em princípios de simetria, algo que não se verifica com frequências nas morfologias dentárias dos peixes cartilagíneos. É, por isso, comum a aplicação destas metodologias apenas em exemplares em óptimas condições de preservação.

Apesar da sua utilidade e aplicabilidade no estudo da morfologia de fósseis, a morfometria tradicional não é tão poderosa quanto a morfometria geométrica, que permite utilizar toda a informação retirada da forma do fóssil e não apenas as medições enumeradas anteriormente (Rohlf & Marcus, 1993).



**FIGURA 5.1** Exemplo de landmarks num dente de tubarão (adaptado de Whitenack & Gottfried, 2010).

Em 1977, Kendall definiu “forma” como o conjunto da informação geométrica que resta após remoção da localização, escala e efeitos de rotação de um determinado objecto (Zelditch et al., 2012a). A morfometria geométrica, ao contrário da metodologia anterior, permite a quantificação da forma e a visualização de morfologias complexas através da utilização de *landmarks* (Whitenack & Gottfried, 2010). Para isto, aplica análises multivariadas a configurações de *landmarks* (Zelditch et al., 2012a).



**FIGURA 5.2** Exemplo ilustrativo da aplicação da Superimposição de Procrustes para comparação de três formas de dentes (A) e o resultado da aplicação de rotação, escala e tradução (B).

Dryden e Mardia (1998) definem *landmarks* como pontos de referência em cada objecto/organismo que correspondem entre e dentro das populações (Figura 5.1). Zelditch et al. (2012a) acrescentam um subtipo de *landmarks* designado de *semilandmarks*, que correspondem aos pontos que compõem as curvas e contornos dos objectos, permitindo adquirir informação sobre estruturas complexas. Zelditch et al. (2012a) definiram os seguintes critérios para a determinação das *landmarks* num determinado espécime: (1) serem *loci* anatomicamente homólogos, isto é, o ponto num espécime corresponde ao mesmo ponto em todos os indivíduos; (2) não alterarem a sua posição topológica relativamente a outras *landmarks*; (3) fornecerem a cobertura adequada da morfologia; (4) poderem ser encontrados de forma repetida e confiável; (5) situarem-se no mesmo plano.

A morfometria geométrica utiliza estes pontos de referências, digitalizados a partir de fotografias ou modelos 3D, para a comparação da forma através de análises estatísticas como a Superimposição de Procrustes. O nome Procrustes remete para um bandido que, na Mitologia Grega, encaixava as suas vítimas numa cama, reduzindo a diferença entre as pessoas e o objecto ao esticá-las ou truncando-as (Zelditch et al., 2012a). Enquanto que nesse processo estava patente a alteração da forma das pessoas para igualar a forma da cama, na Superimposição de Procrustes a forma dos objectos comparados não é alterada. Com base no *centroid*<sup>6</sup> e *centroid size* de um objecto, são-lhe aplicadas apenas operações de tradução, escala e rotação como observado na Figura 5.2, para facilitar a comparação da localização das *landmarks* e *semilandmarks*.

No entanto, como em qualquer metodologia, a aplicação da morfometria geométrica é susceptível a erros de medição. Segundo Claude (2008), estes erros podem ter origem: na precisão do instrumento de medição; na definição da medição; na

<sup>6</sup> centro da forma (Zelditch et al., 2012).

qualidade do material estudado; na pessoa que realiza as medições; no ambiente em que as medições foram realizadas; no protocolo de medição. A repetição das medições é apontada por Claude (2008) como um método eficiente na prevenção de erros.

Existem vários softwares de acesso pago ou gratuito adequados a análises morfométricas (Zelditch et al., 2012b), no entanto, nem todos apresentam compatibilidade com todos os sistemas operativos actualmente disponíveis. De entre as opções disponíveis de livre acesso (MorphoJ, R, IMP), o software R é o que apresenta maior versatilidade. R é tanto uma linguagem como um ambiente para computação estatística e criação de gráficos, apropriado para utilizadores de nível básico ou programadores (Claude, 2008). A análise morfométrica pode ser realizada na sua totalidade em R, sem ser necessário recorrer a programas adicionais, o que simplifica bastante este tipo de trabalho. Adicionalmente, existe uma comunidade activa dedicada ao desenvolvimento de mais ferramentas para este software, que impulsiona a sua evolução e facilita a procura de soluções.

No entanto, apesar do potencial de análise que lhe está associado, o uso de caracteres quantitativos através da morfometria (tradicional ou geométrica) é frequentemente negligenciado e subestimado pela comunidade científica na caracterização e identificação de fósseis de seláceos (Marramà & Kriwet, 2017). Através de uma pesquisa bibliográfica realizada no motor de busca *Google Scholar*, focada em estudos com realização de análises morfométricas ou descrição de protocolos aplicáveis a dentes fósseis de Chondrichthyes, constatou-se que os poucos estudos com linhas de investigação que incluem um ou ambos os tipos de morfometria (tradicional e geométrica) se centram exclusivamente em taxa de tubarões (Tabela 5.1).

Publicações	Dados	E	M
<b>Naylor e Marcus</b> (1994)	Landmarks: 13; Semilandmarks: 0; Medições: 16 Espécies: <i>Carcharhinus acronotus</i> , <i>C. albimarginatus</i> , <i>C. altimus</i> , <i>C. amblyrhynchos</i> , <i>C. amboinensis</i> , <i>C. brachyurus</i> , <i>C. brevipinna</i> , <i>C. falciformis</i> , <i>C. galapagensis</i> , <i>C. isodon</i> , <i>C. leucas</i> , <i>C. limbatus</i> , <i>C. longimanus</i> , <i>C. melanopterus</i> , <i>C. obscurus</i> , <i>C. perezii</i> , <i>C. plumbeus</i> , <i>C. porosus</i> , <i>C. sealei</i> , <i>C. sorrah</i> , <i>C. velox</i> , <i>C. wheeleri</i>	R	T
<b>Mollet et al.</b> (1996)	Landmarks: ≈ 6; Semilandmarks: 0; Medições: 9 Espécies: <i>Carcharodon carcharias</i>	R	T
<b>Shimada</b> (2001)	Landmarks: ≈ 3; Semilandmarks: 0; Medições: 4 Espécies: <i>Mitsukurina owstoni</i> , <i>Carcharias taurus</i> , <i>Odontaspis ferox</i> , <i>Alopias superciliosus</i> , <i>Alopias vulpinus</i> , <i>Cetorhinus maximus</i> , <i>Carcharodon carcharias</i> , <i>Odontaspis noronhai</i> , <i>Pseudocarcharias kamoharai</i> , <i>Megachasma pelagios</i> , <i>Alopias pelagius</i> , <i>Isurus oxyrinchus</i> , <i>Isurus paucus</i> , <i>Lamna ditropis</i> , <i>Lamna nasus</i>	R	T
<b>Adnet</b> (2006)	Landmarks: 8; Semilandmarks: 0; Medições: 8 Espécies: <i>Hexanchus griseus</i> , <i>H. nakamurai</i> , <i>H. perlo</i> , <i>Notorynchus cepedianus</i>	R/F	T

Publicações Dados		E	M
<b>Nyberg et al. (2006)</b>	Landmarks: 11; Semilandmarks: 0; Medições: 0 Espécies: <i>Carcharodon carcharias</i> , <i>Isurus hastalis</i> , <i>Carcharodon megalodon</i>	F	G
<b>Straube et al. (2008)</b>	Landmarks: 13; Semilandmarks: 0; Medições: 5. Espécies: <i>Etmopterus baxteri</i>	R	G
<b>Whitenack e Motta (2010)</b>	Landmarks: ≈ 7; Semilandmarks: 0; Medições: 8 Espécies: <i>Isurus oxyrinchus</i> , <i>Carcharodon carcharias</i> , <i>Sphyrna mokarran</i> , <i>Galeocerdo cuvier</i> , <i>Carcharhinus leucas</i> , <i>Carcharhinus limbatus</i> , <i>Negaprion brevirostris</i> , <i>Prionace glauca</i> , <i>Scymnodon ringens</i> , <i>Hexanchus griseus</i>	R/F	T
<b>Whitenack e Gottfried (2010)</b>	Landmarks: 7; Semilandmarks: 0; Medições: 0 Espécies: <i>Isurus oxyrinchus</i> , <i>Isurus paucus</i> , <i>Isurus xiphodon</i> , <i>Isurus hastalis</i>	R/F	G
<b>Bonello et al. (2015)</b>	Landmarks: 14; Semilandmarks: 4; Medições: 0 Espécies: <i>Squalus blainville</i> , <i>Squalus megalops</i>	R	G
<b>Bertsos et al. (2017)</b>	Landmarks: 11; Semilandmarks: 0; Medições: 0 Espécies: <i>Carcharocles megalodon</i>	F	G
<b>Jacquemin et al. (2016)</b>	Landmarks: 10; Semilandmarks: 0; Medições: 6 Espécies: <i>Ctenacanthus terrelli</i> , <i>Ctenacanthus concinnus</i> , <i>Ctenacanthus tumidus</i> , <i>Cladoselache fylleri</i>	F	T/G
<b>French et al. (2017)</b>	Landmarks: 4; Semilandmarks: 0; Medições: 3 Espécies: <i>Carcharodon carcharias</i>	R	T
<b>Marramá e Kriwet (2017)</b>	Landmarks: ≈ 10; Semilandmarks: 0; Medições: 16 Espécies: <i>Carcharias acutissima</i> , <i>Carcharias cuspidata</i> , <i>Carcharias gustrowensis</i> , <i>Brachycarcharias lerichei</i> , <i>Carcharomodus escheri</i> , <i>Lamna nasus</i> , <i>Carcharias taurus</i>	F	T
<b>Salama et al. (2020)</b>	Landmarks: 7; Semilandmarks: 0; Medições: 0 Espécies: <i>Squalicorax pristodontus</i> , <i>S. microserratus</i> , <i>S. aff. S. crassidens</i> , <i>S. yangaensis</i>	F	G
<b>Bazzi et al. (2021)</b>	Landmarks: 3; Semilandmarks: total variável; Medições: 0 <i>Taxa</i> : Lamniformes, Carcharhiniformes, Heterodontiformes, Orectolobiformes, Hexanchiformes, Squaliformes, Echinorhiniformes, Squatiniformes, Synechodontiformes	F	G
<b>Bazzi et al. (in press)</b>	Landmarks: 3; Semilandmarks: 157; Medições: 0 <i>Taxa</i> : Lamniformes	F	G
<b>Türtscher et al. (2021)</b>	Landmarks: 3; Semilandmarks: 64; Medições: 0 Espécies: <i>Galeocerdo acutus</i> , <i>G. aduncus</i> , <i>G. aegyptiacus</i> , <i>G. bigelowi</i> , <i>G. capellini</i> , <i>G. casei</i> , <i>G. clarkensis</i> , <i>G. cuvier</i> , <i>G. davisii</i> , <i>G. eaglesomei</i> , <i>G. gajensis</i> , <i>G. latidens</i> , <i>G. mayumbensis</i> , <i>G. paulinoi</i> , <i>G. rosaliaensis</i> , <i>G. triqueter</i> , <i>Hemipristis curvatus</i> , <i>H. serra</i> , <i>Physogaleus alabamensis</i> , <i>P. contortus</i>	R/F	G

**TABELA 5.1** Publicações em revistas científicas de estudos paleoictiológicos que incluem a análise morfométrica da dentição de Chondrichthyes. E, espécimes; F, fósseis; G, Geométrica; M, Morfometria; R, recentes; T, Tradicional.

O facto dos métodos morfométricos não produzirem resultados de fácil visualização poderá ser uma explicação para a falta de interesse por parte de biólogos (Zelditch et al., 2012a). O *output* destas metodologias constitui geralmente longas tabelas de números que se aproximam mais dos resultados obtidos em estudos estatísticos (Zelditch et al., 2012a). Outra explicação poderá prender-se com a complexidade da aplicação destas metodologias ao estudo morfológico de dentes de seláceos. Como apresentado anteriormente, a dentição de seláceos apresenta vários tipos de heterodôncia, exigindo-se, por isso, uma separação prévia dos exemplares em estudo segundo a sua posição na mandíbula, a escolha de *landmarks* e *semilandmarks* homólogos entre os *taxa* que se pretende comparar, e o registo fotográfico dos exemplares em todas as vistas que revelem caracteres importantes para a análise.

Dada a complexidade inerente à aplicação da morfometria geométrica e análises estatísticas envolvidas, para as quais não foram identificados protocolos de actuação, só foi possível a sua aplicação nos primeiros estágios de identificação de caracteres morfológicos e respectivas *landmarks* (Capítulo 7). Ao nível dos actuais conhecimentos sobre o tema, o mapeamento de *landmarks* apresentado nas Estampas 12 e 13 constitui uma fase inicial de trabalhos, pretendendo-se a sua continuação num futuro estudo, contemplando a implementação dos métodos morfométricos no material identificado.

## 6. GEOQUÍMICA

Associações faunísticas<sup>7</sup> de seláceos estudadas em Paleontologia desempenham um papel importante na caracterização de paleoambientes<sup>8</sup> aquáticos (marinhos, lacustres e fluviais). Não só pelo seu potencial enquanto ferramenta biocronológica (desde que baseada em correlações com faunas actuais bem conhecidas e *taxa* específicos como o grupo Foraminifera), mas também na própria reconstrução destes paleoambientes (Cappetta, 2012). Supondo que os hábitos de vida das espécies fósseis eram semelhantes aos apresentados pelos *taxa* actuais que lhes correspondem, é possível inferir sobre a temperatura das águas, o clima e a batimetria dos seus habitats (Cappetta, 2012).

Numa linha complementar de investigação, temos as análises geoquímicas<sup>9</sup> de fósseis de seláceos que providenciam dados sobre as condições ambientais, como gradientes de temperatura, profundidade e salinidade das águas (Vennemann & Hegner, 1998; Cappetta, 2012). Por exemplo, a composição em isótopos de oxigénio de fosfato provenientes de fósseis de peixes marinhos, por aplicação de equações específicas, permite inferir sobre a temperatura e composição do meio aquático onde viviam (Pucéat, 2004).

As metodologias usualmente utilizadas no estudo geoquímico de fósseis podem ser divididas segundo a sua finalidade. Num primeiro grupo, os métodos utilizados na avaliação do grau de alteração diagenética<sup>10</sup> sofrida pela composição mineralógica e estrutura cristalina dos fósseis. Incluem-se: CL (*catholuminescence microscope*); BS-SEM (*backscattered scanning electron microscopy*); EDX (*energy dispersive x-ray*); EMPA (*electron microprobe*); IR-Spectroscopy (*infrared spectroscopy*); LS (*Luminescence Spectroscopy*); microscopia óptica; Raman (*Raman Spectroscopy*); SEM-EDS (*scanning electron microscopy with energy dispersive x-ray spectroscopy*); XRD (*x-ray diffraction*). E num segundo grupo, estão enquadrados os métodos

---

<sup>7</sup> “Espécies que encontram um espaço para viver, abrigo e/ou comida em volta ou num substracto, habitat ou outras espécies.” (Baillon et al., 2014).

<sup>8</sup> Ambientes antigos em que ocorreu a formação dos estratos e das rochas, baseia-se na análise de fácies, na litologia e na paleontologia (Porto Editora, 2021c).

<sup>9</sup> Ciência que relaciona a geologia e a química e que se dedica ao estudo das características químicas da litosfera, atmosfera e hidrosfera (Porto Editora, 2021b).

<sup>10</sup> “Diagénesis é o conjunto de alterações químicas e físicas que ocorrem nos sedimentos desde a sua deposição até à consolidação e transformação em rochas” (Porto Editora, 2021a).

utilizados na extração de dados sobre paleoambientes: análises isotópicas; HTR (*high temperature reduction*); LA-ICP-MS (*laser ablation inductively coupled plasma mass spectrometry*); e SIMS (*secondary ion mass spectrometry*).

À semelhança do que se observa em relação às metodologias morfométricas, a aplicação de análises geoquímicas no estudo de fósseis de seláceos é pouco frequente, e as publicações não elaboram sobre procedimentos seguidos. Apresenta-se a Tabela 6.1 na sequência da pesquisa bibliográfica de estudos que incluam análises geoquímicas no estudo de dentes fósseis de Chondrichthyes, incluindo informação sobre as espécies em que incidem e as metodologias implementadas.

Referência	Espécies	Estudo	Metodologias
Kolodny e Luz (1991)	Consultar Kolodny e Luz (1991, Tabela 1)	Paleotermometria	Análise isotópica ( $\delta^{18}O_p$ , $\delta^{18}O_c$ , $\delta^{13}C$ )
Vennemann e Hegner (1998)	<i>Synodontaspis</i> sp.; <i>Galeocerdo</i> cf. <i>aduncus</i> ; <i>Chaenogaleus</i> sp.	Paleotermometria, Paleoceanografia, Cristalinidade	Análise isotópica (O); Concentração de Sr e Nd; SEM
Pucéat et al. (2004)	Não identificadas	Índice de cristalinidade	Raman e LS; IR-S; XRD; Análise isotópica; concentração de La, Sm
Kocsis (2011)	Não identificadas	Paleotermometria; Pore-fluid chemistry	Observação macro e micro com microscópio óptico e SEM; Análise isotópica ( $\delta^{18}O$ ); elementos pesados e REE (La, Ce, Pr, Nd, Sm, Eu, Gd, Tb, Dy, Ho, Er, Tm, Yb, Lu) com EPMA, CL, LA-ICP-MS
Goedert et al. (2017)	Consultar Goedert et al. (2017, Figura 2)	Paleotermometria	Raman Spectroscopy; Análise Isotópica ( $\delta^{18}O$ ); ICP-MS (La, Ce, Pr, Nd, Sm, Eu, Tb, Dy, Ho, Er, Tm, Yb, Lu)
Carrillo-Briceño et al. (2019)	Consultar Carrillo-Briceño et al. (2019, Tabela 1)	Paleotermometria; reconstituição de paleoambientes	Análise isotópica ( $\delta^{18}O$ )
Hättig et al. (2019)	<i>Sphenodus nitidus</i> , <i>Hemipristis elongata</i> , <i>Lamiopsis temminckii</i>	Microestrutura, biomineralização e diagénese; Paleotermometria	CL; BS-SEM; EDX; Análise isotópica ( $\delta^{18}O_{(PO_4)}$ e $\delta^{13}C_{(CO_3)}$ )
Kocsis et al. (2020)	<i>Hemipristis serra</i> e outras não identificadas	Diagénese e condições paleoambientais	Distribuição de REE por LA-ICP-MS ( $^{139}La$ ; $^{140}Ce$ ; $^{141}Pr$ ; $^{143}Nd$ ; $^{147}Sm$ ; $^{153}Eu$ ; $^{157}Gd$ ; $^{159}Tb$ ; $^{163}Dy$ ; $^{165}Ho$ ; $^{166}Er$ ; $^{169}Tm$ ; $^{173}Yb$ ; $^{175}Lu$ ); datação por Análise isotópica (Sr)
Luz et al. (2020)	Não identificadas	Microestrutura, Paleotermometria	SEM, EMPA, Análise isotópica ( $\delta^{18}O_{(PO_4)}$ ), HTR, SIMS

**TABELA 6.1** Publicações que incluem análises geoquímicas aplicadas a dentes fósseis de Chondrichthyes. REE, *rare-earth elements* (terras raras).

Nos dentes de peixes cartilagíneos forma-se um tipo de fosfato biogénico:  $\text{Ca}_5(\text{PO}_4, \text{CO}_3, \text{F})_3(\text{OH}, \text{F}, \text{Cl}, \text{CO}_3)$ . Ao contrário da hidroxiapatite encontrada no esmalte de outros vertebrados superiores, como os mamíferos, o esmaltoide dos seláceos é quase pura fluorapatite (Cappetta, 2012). A matriz mineralizada é principalmente fluorapatite  $\text{Ca}_5(\text{PO}_4, \text{F})$ , com uma parte de hidroxiapatite  $\text{Ca}_5(\text{PO}_4, \text{OH})$  e outra de carbonato-apatite<sup>11</sup>  $\text{Ca}_5(\text{PO}_4, \text{CO}_3, \text{F})(\text{OH}, \text{F})$ . Por ser menos solúvel que os demais tipos de apatite, a fluorapatite também é a mais resistente às alterações diagenéticas (Cappetta, 2012; Guinot et al., 2018). No entanto, a raiz dos dentes de seláceos é mais vulnerável. Durante os estágios iniciais do processo de fossilização, os tecidos orgânicos decompõem-se e deixam no seu lugar poros, através dos quais pode ocorrer o enriquecimento em elementos traço (Kocsis, 2011). Ca (cálcio) pode ser substituído pelos catiões de Na (sódio), Sr (estrôncio), Ba (bário), Mn (mangânês), mas também se pode registar o aumento significativo da concentração de terras-raras ou mesmo de U (urânio) (Kocsis, 2011). Apesar de poder alterar os resultados obtidos, face a fósseis que não sofram tanto os efeitos da diagénese, o incremento de elementos traço também fornece informações importantes sobre as condições do enterramento do organismo que originou o fóssil (Kocsis, 2011).

A concentração de terras-raras em apatites é comumente utilizada como *paleoproxy* na identificação de massas de água salgada e padrões de circulação, quantificação de estados de redox dos oceanos (Pucéat, 2004), na reconstrução de ambientes de deposição de sedimentos e no estudo da tafonomia e estratigrafia (Kocsis et al., 2010). No grupo dos elementos de terras-raras incluem-se: Sc (Escândio); Y (Ítrio); La (Lantânio); Ce (Cério); Pr (Praseodímio); Nd (Neodímio); Pm (Promécio); Sm (Samário); Eu (Európio); Gd (Gadolínio); Tb (Térbio); Dy (Disprósio); Ho (Hólmio); Er (Érbio); Tm (Túlio); Yb (Ítérbio); Lu (Lutécio).

Nos objectivos do presente trabalho inclui-se a exploração da aplicação de metodologias geoquímicas adequadas ao estudo de paleoambientes. Dado as condições de análise existentes no Laboratório HERCULES (Herança Cultural, Estudos e Salvaguarda) da Universidade de Évora, optou-se pela testagem da aplicação de LA-ICP-MS na análise geoquímica do material em estudo.

*Laser ablation inductively coupled plasma mass spectrometry* (espectrometria de massa com plasma acoplado por indução com ablação a laser) é um equipamento utilizado em estudos geoquímicos que permite a vaporização de amostras sólidas, através do pulsar de um laser, e o transporte do material para o ICP num fluxo de gás (árgon) (Durrant, 1999). Ao contrário do que sucede com o sistema ICP-MS, que apenas permite a nebulização de soluções de amostras aquosas, este equipamento permite analisar as amostras no seu estado sólido original. A utilização do laser torna, assim, o procedimento de análise mais eficiente, com redução da preparação

---

<sup>11</sup> Apatite em que o carbonato de fosfato de cálcio predomina sobre outros componentes (Merriam-Webster, 2021).

necessária por amostra, do tempo na troca entre amostras (Durrant, 1999) e minimiza a destruição do material em estudo. LA-ICP-MS permite, ainda, realizar varrimentos da superfície de uma amostra e construir mapas químicos ou proceder à análise da concentração elementar de pontos específicos da amostra. Para aplicação desta metodologia, as amostras têm de estar inclusas em resina e devidamente cortadas de forma a expor os planos de interesse ao feixe de laser.

Dado o carácter destrutivo da impregnação e corte, as amostras a estudar no âmbito da presente dissertação foram escolhidas de entre os *taxa* com maior disponibilidade de material. Procurou-se obter, tanto quanto possível, uma maior representação da diversidade de formas de seláceos, repartições térmica e batimétrica, e modos de vida. Estes trabalhos foram realizados sob a orientação do Prof. Dr. Carlos Ribeiro, Universidade de Évora.

Prepararam-se 16 amostras inclusas em resina provenientes de Brielas (Bacia do Baixo Tejo) e da Formação de Esbarrondadoiro (Bacia de Alvalade), para comparação dos resultados obtidos de amostras de espécies ou géneros comuns, com proveniência e datação distintas (Tabela 6.2):

Ref	Espécie	Jazida / Idade
B_RO	<i>Raja olisiponensis</i>	Brielas (Vc, Langhiano - 14.78Ma a 14.73Ma) (Fialho et al., 2020)
B_My	<i>Myliobatis</i> sp.	
B_Rh	<i>Rhinoptera</i> sp.	
B_SS	<i>Squatina subserata</i>	
B_CA	<i>Carcharias contortidens</i> (= <i>C. acutissimus</i> )	
B_PD	<i>Pachyscyllium dachiardii</i>	
B_GG	<i>Galeorhinus goncalvesi</i>	
B_CAf	<i>Chaenogaleus affinis</i>	
B_Sc	<i>Scoliodon</i> sp.	
B_RF	<i>Rhizoprionodon fischeuri</i>	
B_CPr	<i>Carcharhinus priscus</i>	
E_My	<i>Myliobatis aquila</i>	Formação de Esbarrondadoiro - Messiniano (Balbino, 1995)
E_CA	<i>Carcharias contortidens</i> (= <i>C. acutissimus</i> )	
E_RO	<i>Raja olisiponensis</i>	
E_Rh	<i>Rhinoptera</i> sp.	
E_CPe	<i>Carcharhinus perezii</i>	

**TABELA 6.2** Amostras preparadas para análise no LA-ICP-MS.

Descreve-se em seguida o procedimento de inclusão em resina e desgaste das amostras:

1. Limpar todos os utensílios com acetona, para minimizar a contaminação entre amostras.
2. Preparar o molde com proporção de 25 partes de resina para 3 partes de endurecedor.
3. Com recurso a uma lupa, montar as amostras nos moldes com auxílio de uma pinça. Com uma espátula espalhar na base dos moldes uma camada fina de cola batom, permitindo uma fixação temporária do fóssil na posição pretendida, e evitando a sua deslocação ao verter a resina.
4. Para evitar a formação de bolhas, verter a resina devagar por uma vareta de vidro encostada ao fundo do molde.
5. Colocar os moldes sobre uma superfície lisa e nivelada, e deixar repousar por um período de cura de 24 a 48 horas à temperatura ambiente.
6. Quando a resina estiver completamente solidificada, retirar as amostras dos moldes para desgaste e polimento. Utilizar duas lixas: P. 1.000 para o desgaste e polimento inicial, e P. 2500 para o polimento final. Com a bancada molhada, colocar a lixa sobre a mesma e adicionar algumas gotas de água a cada lixa. Com movimentos contínuos em 8, aplicar alguma pressão nas amostras para garantir um desgaste nivelado da sua superfície.



1. Interromper o processo regularmente, para verificação à lupa do progresso no desgaste do fóssil.

**FIGURA 6.1** Máquina de corte de lâminas (esquerda) e moldes com fósseis para corte (direita) (P. Fialho, 2021).

7. Com as estruturas internas do fóssil expostas e a superfície polida, proceder ao corte do excesso de resina das amostras, numa máquina de corte (Figura 6.1), segundo as medidas exigidas na análise em LA-ICP-MS de 1cm máximo de largura e altura.

Na Estampa 14, observa-se, com detalhe, a preservação das estruturas internas da coroa e raiz de dentes fósseis das espécies: *Myliobatis aquila*, *Carcharias contortidens* e *Carcharhinus perezii* (Formação de Esbarrondadoiro); *Carcharias contortidens*, *Rhinoptera* sp. e *Carcharhinus priscus* (Brielas)

Devido à duração do procedimento e a condicionantes de calendário de utilização do equipamento, apenas 3 amostras foram sujeitas a análise por LA-ICP-MS, das espécies *Rhinoptera* sp. (Brielas) e *Carcharias contortidens* (Brielas e Formação de Esbarrondadoiro). Para cada amostra efectuou-se o varrimento de uma área definida por cerca de 80 linhas, com base em parâmetros de “scan speed” e “scan step” específicos para cada teste (Tabela 6.3). A análise realizada focou-se na distribuição elementar de metais alcalinos (Na, Rb), metais alcalino-terrosos (Mg, Ca, Sr, Ba), terras raras e de outros elementos isolados como o chumbo (Pb), tório (Th), fósforo (P), Manganês (Mn) e o urânio (U).

	Teste 1 - B_Rh	Teste 2 - E_Ca	Teste 3 - E_Ca	Teste 4 - B_Ca
Scan speed ( $\mu\text{m/s}$ )	60	60	60	120
Scan step ( $\mu\text{m}$ )	70	70	70	70
Na	X	X	X	X
Mg	X	X	X	X
P	X	X	X	X
Ca	X	X	X	X
Mu	X	X	X	X
Rb	X	X	-	X
Sr	X	X	X	X
Ba	X	X	X	X
REE	X	X	X	La, Ce, Eu, Gd, Yb
Pb	X	X	X	X
Th	X	X	X	X
U	X	X	X	X

**TABELA 6.3** Parâmetros de análise no LA-ICP-MS e elementos cuja presença se pretendia mapear, por teste. REE (La, Ce, Pr, Nd, Sm, Eu, Gd, Tb, Dy, Ho, Er, Tm, Yb, Lu);  $\mu\text{m}$ , micrómetro.

No entanto, os dados recolhidos nestes testes representam apenas a ocorrência de determinados elementos através de contagens. Devido à inexistência de dados de concentração elementar, não foi possível inferir sobre as condições dos respectivos paleoambientes. No entanto, a presença ou ausência destes elementos nas amostras permite uma observação detalhada sobre as transformações que ocorreram no fóssil, resultantes da diagénese.

### **Teste 1 [*Rhinoptera* sp. - Brielas]**

O Teste 1 incide sobre um exemplar de *Rhinoptera* sp., proveniente da jazida em estudo. Nos resultados (Estampas 15 e 16) obtidos da análise por LA-ICP-MS observamos uma distribuição homogénea de Na, Sr, Ca e de P (ainda que menos expressiva) em todo o dente. Verifica-se um maior enriquecimento de Ba na coroa e nas camadas exteriores da coroa e raiz. Th, Mg, Mn, Rb e Pb registam-se maioritariamente nas fissuras da coroa, na raiz e no interior dos vasos sanguíneos. Observa-se a presença de urânio em todas as zonas do dente.

São claros os efeitos da diagénese neste exemplar, dada a presença de um padrão marcado de terras raras no esmaltoide da coroa. A presença destes elementos na matriz da raiz (porosa) e no interior dos vasos sanguíneos também sugere o enriquecimento pós-morte destes elementos.

### **Teste 2 [*Carcharias contortidens* - Formação de Esbarrondadoiro]**

O Teste 2 foca-se na raiz de um exemplar de *Carcharias contortidens* recuperado da Formação de Esbarrondadoiro (Balbino, 1995). Na Estampa 17 observa-se a distribuição homogénea de P e Ca no lobo da raiz e parte da coroa (cúspide e dentículo lateral). Sódio apresenta uma maior expressão no esmaltoide da coroa. Sr e Ba surgem com um padrão idêntico nestes mapas químicos, com maior enriquecimento na raiz. Mn, Mg, Rb, Th e Pb associam-se a alterações diagenéticas, presentes na camada exterior, tanto a nível da raiz como da coroa. A presença de urânio sugere um enriquecimento associado à porosidade da raiz e à diagénese.

Na Estampa 18, observa-se um padrão marcado da presença de terras raras nesta secção do exemplar, em zonas de maior contacto com o exterior e, assim, mais susceptíveis à diagénese. Como explicado anteriormente, dada a sua composição, observa-se com clareza a resistência do esmaltoide à diagénese e incorporação de terras raras.

### **Teste 3 [*Carcharias contortidens* - Formação de Esbarrondadoiro]**

No Teste 3 mapeou-se a cúspide principal do mesmo dente de *Carcharias contortidens* proveniente da Formação de Esbarrondadoiro, numa secção rectangular que não incluiu raiz. Na Estampa 19 observa-se que Ca é o único elemento com uma

distribuição homogénea na coroa. Sr e Ba apresentam enriquecimentos inversos, Na surge associado ao esmaltoide tal como o P. Mg regista-se no interior da coroa. Os elementos Mn e U não aparecem nas camadas de esmaltoide. Pb e Th aparentam estar associados a alterações diagenéticas da superfície do dente e no interior dos vasos sanguíneos. Um padrão idêntico surge nos mapas químicos das terras raras (Estampa 20), permitindo assinalar as áreas do dente que sofreram maior alteração diagenética.

#### **Teste 4 [*Carcharias contortidens* - Brielas]**

O Teste 4 representa o mapeamento total de um dente de *Carcharias contortidens* recuperado de Brielas. Tratando-se de um dente bastante fragmentado na raiz esperavam-se evidências de alterações diagenéticas na raiz. Os mapas químicos de terras raras apresentados na Estampa 21 confirmam este pressuposto. Observa-se ainda a presença destes elementos nas camadas exteriores do esmaltoide e em zonas contidas da cúspide, provavelmente derivadas de fissuras na coroa.

P, Ca, Na e Sr apresentam distribuições homogéneas no dente, menos no interior do principal vaso sanguíneo. Inversamente constata-se a clara presença de Mg, Mn e Rb no interior deste vaso. Pb distribui-se pela raiz e no vaso sanguíneo principal. Th segue um padrão semelhante ao das terras raras. E, por último, Ba e U apresentam mapas idênticos de enriquecimento na cavidade pulpar e na raiz.

Nesta análise preliminar (Estampas 14 a 21) observam-se com clareza os padrões de distribuição elementar derivados da diagénese, como a acumulação de terras raras e dos elementos isolados Rb e Th nos limites exteriores dos dentes, em fissuras ou associada à porosidade natural da raiz e vasos sanguíneos. Há evidências de incorporação de urânio de forma mais ou menos homogénea nas amostras analisadas, provavelmente associada a alterações diagenéticas, com disponibilidade deste elemento nos sedimentos em que ocorreram a fossilização. Também se observa a resistência do esmaltoide à diagénese.

A realização de mapas químicos permite identificar zonas onde a acção da diagénese foi menor. Testes futuros à concentração dos elementos registados nessas zonas permitirão obter os dados necessários para inferir sobre os respectivos paleoambientes.

# PARTE 3



# 7. SISTEMÁTICA E TAXONOMIA

O presente capítulo apresenta a classificação do material em estudo. Alguns destes resultados foram publicados previamente, no âmbito do programa de doutoramento, por Fialho et al. (2019) e Fialho et al. (2020).

Foram seguidos os critérios de classificação de Compagno (1973) modificados por Cappetta (1987, 2012) e actualizados por Naylor et al. (2012), Weigmann (2016, 2017), Amaral et al. (2018) e Pollerspöck e Straube (2019-21). Seguiram-se os procedimentos de nomenclatura de Bengtson (1988) e Sigovini et al. (2016). Como apresentado anteriormente ([Capítulo 2](#)), os Chondrichthyes dividem-se em 4 grandes grupos taxonómicos: **Holocephalii**; **Squalomorphii**; **Galeomorphii**; **Batomorphii**. Destes, apenas se verificou a presença de três:

**Classe Chondrichthyes** Huxley, 1880

**Sub-classe Elasmobranchii** Bonaparte, 1838

**Coorte Euselachii** Hay, 1902

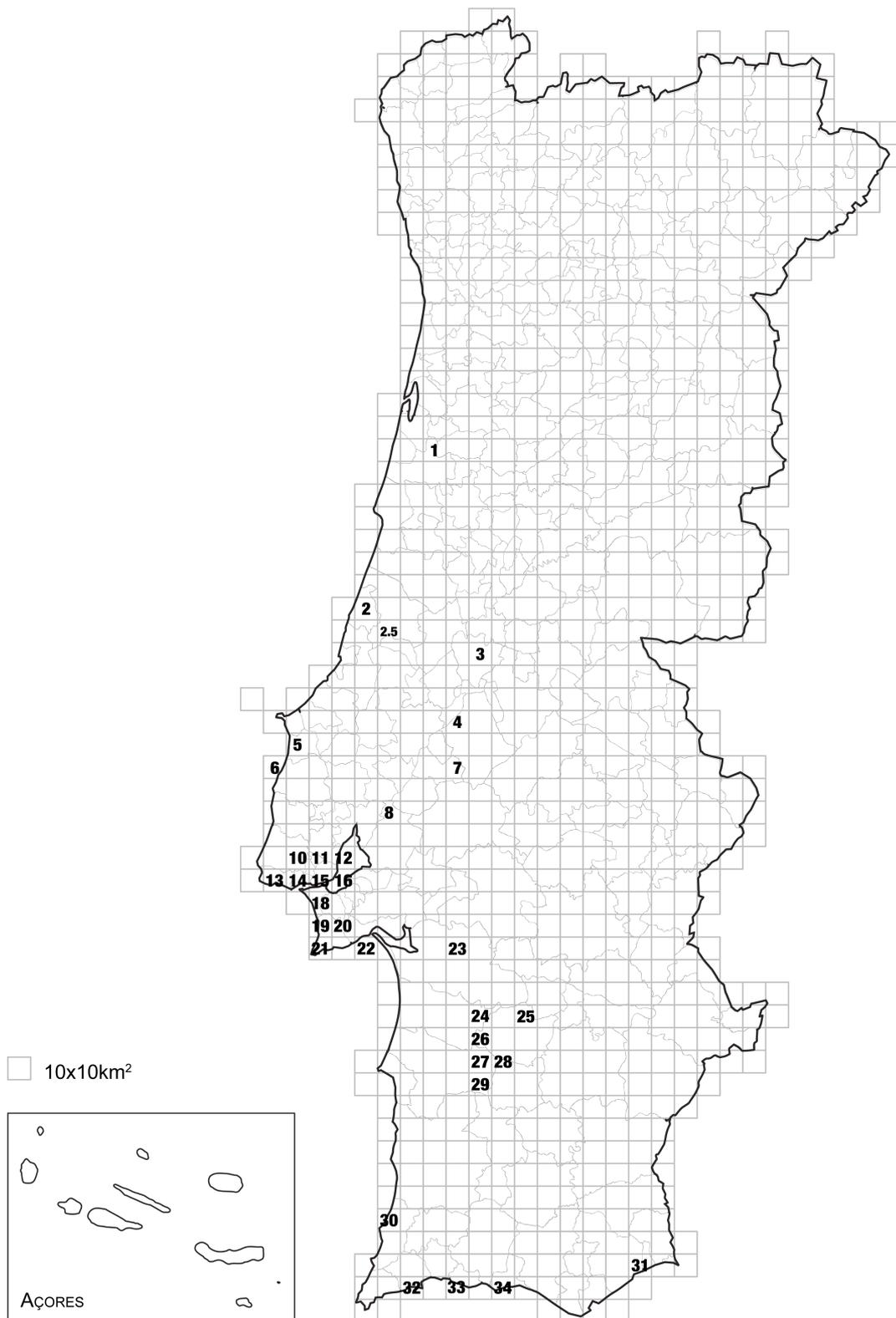
**Sub-coorte Neoselachii** Compagno, 1977

**Super-ordem Squalomorphii** Compagno, 1973

**Super-ordem Galeomorphii** Compagno, 1973

**Super-ordem Batomorphii** Cappetta, 1980

Foram ainda incluídos dados sobre o alcance geocronológico dos géneros, no registo geológico de Portugal, e sobre a distribuição geográfica das ocorrências das espécies. Com recurso ao Google Earth Pro 7.3.3.7786, foram assinaladas as jazidas paleontológicas listadas no decorrer da análise bibliográfica do Estado da Arte ([Capítulo 3](#)). A grande maioria das publicações não indicam as coordenadas geográficas das jazidas estudadas, pelo que apenas foi possível assinalar a sua localização por aproximação, em 35 zonas. Para cada género indicado nos próximos sub capítulos foi produzido um mapa de distribuição aproximada com uma matriz quadriculada de malha 10 km por 10 km, seguindo o exemplo de Loureiro & Sillero (2008) (Figura 7.1).



**FIGURA 7.1** Mapa de distribuição geográfica de fósseis de seláceos em Portugal, com zonas 1 a 34 assinaladas nas quadrículas UTM de 10x10 km<sup>2</sup>. Zona 35 corresponde à Ilha de Santa Maria (Açores). As zonas 9 e 17 foram suprimidas após a revisão dos dados finais.

## 7.1 SQUALOMORPHII

**Ordem Hexanchiformes** Buen, 1926

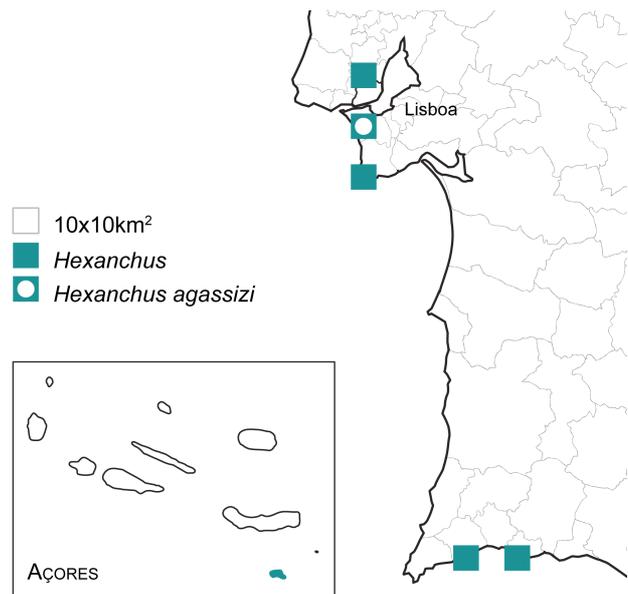
**Família Hexanchidae** Gray, 1851

**Género *Hexanchus*** Rafinesque, 1810  
Burdigaliano - Tortonian (Fialho et al., 2021)

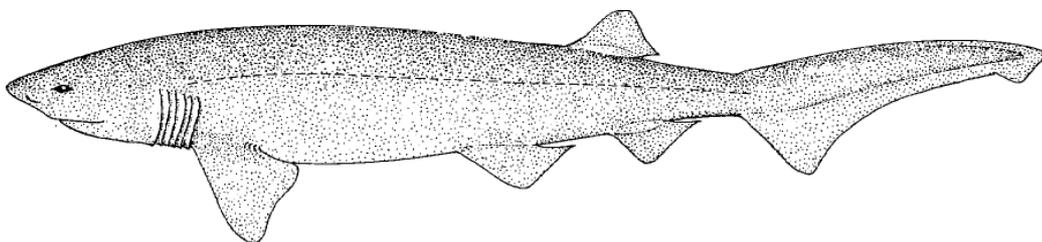
**Espécie-tipo** *Hexanchus griseus*  
(Bonnaterre, 1788) (Figura 7.3).

= *Squalus griseus* Bonnaterre, 1788

Até ao momento foram registadas ocorrências de apenas duas espécies deste género em jazidas miocénicas portuguesas (Figura 7.2). Dentes de *H. griseus* foram encontrados na Ilha de Santa Maria (Antunes & Jonet, 1970; Zbyszewski & Moitinho de Almeida, 1950; Zbyszewski & Veiga Ferreira, 1962); nas arribas da estrada na Caparica e no Aeroporto da Portela (Antunes & Jonet, 1970; Serralheiro, 1954); nas trincheiras perto de Brielas (Antunes & Jonet, 1970; Jonet, 1978); e na Camada 3 das falésias do Penedo (Jonet et al., 1975). O presente trabalho assinala a descoberta da segunda espécie *H. agassizi* (Fialho et al., 2020).



**FIGURA 7.2** Distribuição geográfica de fósseis atribuídos a espécies de *Hexanchus* em Portugal. O círculo branco representa a ocorrência da espécie *Hexanchus* cf. *agassizi* em Brielas.



**FIGURA 7.3** Representação da morfologia corporal de *Hexanchus griseus* (adaptada de Compagno, 1984a).

***Hexanchus* cf. *agassizi*** Cappetta, 1976  
(Estampa 1, Figuras A-C)

**Material:** quatro dentes isolados (UEBR\_13.1 a UEBR\_13.4). Peças fragmentadas, mas pouco erodidas. Com um dos exemplares (UEBR\_13.1) partido em dois pedaços.

**Descrição:** os dentes inferiores são mesio-distalmente alongados, comprimidos labial-lingualmente. Os dois exemplares mais completos (UEBR\_13.1 e UEBR\_13.2) incluem um número semelhante de cones acessórios (6 e 7) inclinados distalmente. O acrocone presente no exemplar UEBR\_13.1 (Estampa 1, Figura A), para além de ter um bordo cortante mesial quase recto, apresenta-se pouco mais desenvolvido que o primeiro cone acessório que o precede. O último cone acessório presente no exemplar UEBR\_13.2 é quase vestigial (Estampa 1, Figura C). O exemplar UEBR\_13.3 é o mais incompleto dos dentes inferiores, com apenas 2 cones acessórios preservados.

O único dente superior (UEBR\_13.4) está bastante fragmentado, com a raiz ausente. A coroa tem um perfil sigmoidal e uma base circular (Estampa 1, Figura B).

**Discussão:** Cappetta (2012) apresenta *Hexanchus gigas* como a única espécie deste género descrita em sedimentos miocénicos. Assim, procedeu-se à comparação do material em estudo com dentes inferiores antero-laterais e medianos de *H. gigas* figurados por Godfrey (2018) e antero-laterais figurados por Adnet e Martin (2007). No entanto, observam-se diferenças significativas entre morfologias, com uma quantidade superior de cones acessórios nos exemplares de *H. gigas* e um acrocone mais desenvolvido marcado por um bordo cortante mesial mais alongado que no material recolhido em Brielas.

Comparou-se em seguida com espécimes inferiores antero-laterais de *H. agassizi* figurados por Adnet e Martin (2007, Fig. 2), cuja morfologia do acrocone e cones acessórios se verificou correspondente à observada nos fósseis em estudo. Observa-se nos dentes inferiores de *H. agassizi* figurados por Cappetta (2012) o mesmo tipo de indentações presentes na secção inferior do bordo cortante mesial do acrocone de UEBR\_13.1 (Estampa 1, Figura A), bem como uma morfologia semelhante entre os exemplares superiores (Cappetta, 2012) e o dente UEBR\_13.4.

Apesar das semelhanças com *H. agassizi*, dada a ausência parcial a total da raiz nos exemplares encontrados em Brielas, optou-se pela atribuição do material a *Hexanchus* cf. *agassizi*.

A classificação deste material foi publicada no *Geological Journal*, no âmbito deste programa de doutoramento (Fialho et al., 2020).

**Ordem Squaliformes** Goodrich, 1909

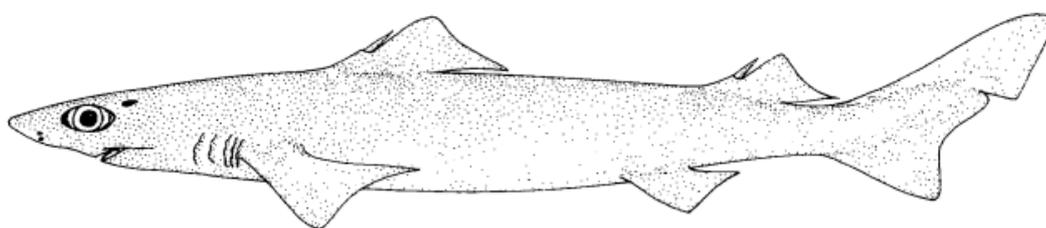
**Família Centrophoridae** Bleeker, 1859

**Género *Centrophorus*** Müller & Henle, 1837

Langhiano (Fialho et al., 2021)

**Espécie-tipo** *Centrophorus granulosus* (Bloch & Schneider, 1801)

Este género foi registado pela primeira vez em Portugal na jazida miocénica de Brielas, no decorrer do presente trabalho (Fialho et al., 2020). A espécie-tipo faz parte da fauna submarina atlântica actual (Saldanha, 2003), conhecidos pela população pelos seus nomes vulgares: lixa e barroso (Figura 7.4).



**FIGURA 7.4** Representação da morfologia corporal de *Centrophorus granulosus* (adaptada de Compagno, 1984a).

***Centrophorus* cf. *granulosus*** (Bloch & Schneider, 1801)

([Estampa 1, Figura D](#))

**Material:** um único dente isolado (UEBR\_14.1).

**Descrição:** espécime comprimido labial-lingualmente, com uma coroa triangular, aparentemente danificada na secção distal (Estampa 1, Figura D). Bordo cortante mesial apresenta uma leve serrilha na secção inferior, enquanto que o bordo cortante distal é direito e sem serrilha. Na vista labial (Estampa 1, Figura D<sub>2</sub>), observa-se o painel da coroa, mais largo na sua base, que se desenvolve sobre a raiz, alcançando a sua extremidade inferior.

A raiz é mais alta que a coroa, com um contorno mesial côncavo e apresentando-se mais desenvolvida distalmente. Destaca-se a protuberância lingual com um foramen central bem marcado (Estampa 1, Figura D<sub>1</sub>).

**Discussão:** a presença de uma raiz alongada e de um painel largo na base, visível na vista labial (Estampa 1, Figura D<sub>2</sub>), distinguem o espécime em estudo da morfologia usualmente associada ao género *Deania* Jordan & Snyder, 1902, permitindo a sua atribuição ao género *Centrophorus*. O material em estudo foi comparado com as

únicas espécies recentes *C. granulatus* e *C. squamosus* (Bonnaterre, 1788) registadas em jazidas miocénicas (Cappetta, 2012).

A morfologia associada a dentes superiores anteriores de *C. squamosus*, como figurada por Keyes (1984), não se assemelha à morfologia do dente encontrado em Brielas, com um foramen central e a forma da coroa distintas.

Com uma morfologia que se situa entre a de dentes superiores antero-laterais e laterais de *C. granulatus*, o exemplar UEBR\_14.1 apresenta semelhanças significativas com os dentes figurados por Cappetta (2012) e Jost et al. (2016). A morfologia é quase idêntica a um exemplar figurado por Briwsswalter (2008).

A classificação deste material foi publicada no *Geological Journal*, no âmbito deste programa de doutoramento (Fialho et al., 2020).

**Morfometria:** Apesar da clara erosão da raiz, e da coroa estar fragmentada na secção distal, foi possível identificar sete pontos de referência, que respeitam os critérios de Zelditch et al. (2012a). As landmarks assinaladas no exemplar UEBR\_14.1 (Estampa 12, Figura A) correspondem a: (1) ápice da coroa; (2) extremidade do bordo cortante mesial; (3) limite lingual coroa-raiz alinhado com ápice; (4) início do painel labial da coroa; (5) e (6) pontos de largura máxima do painel; (7) extremidade do painel alinhado com o ápice.

## Ordem Squatiniformes de Buen, 1926

### Família Squatinidae Bonaparte, 1838

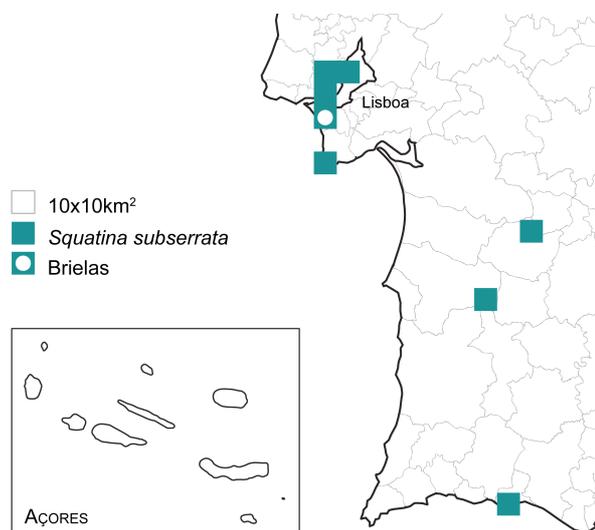
#### Género *Squatina* Duméril, 1806

Aquitano - Messiniano (Fialho et al., 2021)

#### Espécie-tipo *Squatina squatina* (Linnaeus, 1758)

= *Squalus squatina* Linnaeus, 1758

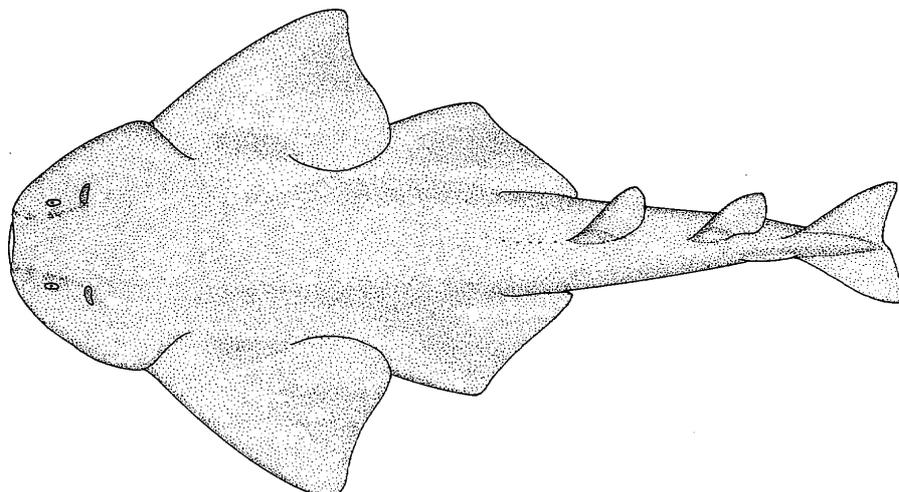
Foram registadas ocorrências de fósseis de apenas uma espécie deste género em Portugal. Dentes de *Squatina subserrata* foram encontrados: no Aeroporto da Portela, no Aeroporto de Cabo Ruivo, nas arribas da estrada da Caparica e em Mutela (Antunes & Jonet,



**FIGURA 7.5** Distribuição geográfica de fósseis de *Squatina subserrata* em Portugal. O círculo branco representa a ocorrência desta espécie em Brielas.

1970; Serralheiro, 1954); nas falésias do Penedo (Jonet et al., 1975); na Praia Grande (Antunes et al., 1981); em Esbarrondadoiro e Vale de Zebro (Antunes et al., 1999a); e, por último, em Brielas (Fialho et al., 2020) (Figura 7.5).

A espécie-tipo faz parte da actual fauna submarina atlântica (Saldanha, 2003), conhecida pelos nomes vulgares: *peixe-anjo* e *viola* (Figura 7.6).



---

**FIGURA 7.6** Representação da morfologia corporal de *Squatina squatina* (adaptada de Compagno, 1984a).

### ***Squatina subserrata*** (Münster, 1846)

(Estampa 1, Figuras E-F)

**Material:** dezoito dentes isolados (UEBR\_15.1 a UEBR\_15\_18), bastante fragmentados a nível da raiz. Um dos exemplares mais fragmentados foi impregnado em resina para observação histológica e análise geoquímica, após publicação (Fialho et al., 2020).

**Descrição:** o material identificado divide-se em dois dentes anteriores e dezasseis laterais.

Dos dentes anteriores apenas o exemplar UEBR\_15.1 se encontra completo. Com coroa alta e triangular, em vista oclusal (Estampa 1, Figura E<sub>2</sub>), observa-se a cúspide inclinada lingualmente de forma bem marcada e com bordos cortantes afiados. Em vista labial, destaca-se o prolongamento do esmaltoide na base da coroa, que forma um painel bem definido e também visível em dentes laterais. A cúspide possui talões bem desenvolvidos sobre os prolongamentos laterais da raiz, visíveis em vista oclusal.

Em vista lingual, observa-se a raiz arqueada e de face basilar larga, perpendicular à coroa, e marcada por uma protuberância lingual proeminente (Estampa 1, Figura E<sub>1</sub>).

Em vista oclusal (Estampa 1, Figura E<sub>2</sub>), é também possível observar numerosos *foramina* abaixo do limite coroa-raiz dos talões. A face basilar da coroa é convexa, permitindo o equilíbrio do dente sobre a mesma. Observa-se em vista basilar, uma depressão triangular com o vértice logo abaixo da protuberância lingual, onde se abre o foramen central.

Em dentes laterais como o exemplar UEBR\_15.2 (Estampa 1, Figura F<sub>1</sub>), a coroa apresenta-se também triangular e com a cúspide ligeiramente inclinada distalmente. Os bordos cortantes da cúspide também são afiados, como nos dentes anteriores, seguidos de talões, menos pronunciados. Existem *foramina* acessórios abaixo do limite coroa-raiz dos talões. A raiz dos dentes laterais é mais aplanada que nos anteriores, com abas laterais mais longas e uma protuberância lingual menos marcada (Estampa 1, Figura F<sub>2</sub>). Em vista basilar, o foramen central também se encontra presente no vértice da depressão triangular, se bem que mais subtil.

**Discussão:** *Squatina subserrata* é a espécie mais commumente associada a sedimentos miocénicos (Pollerspöck & Straube, 2019). Ao comparar a morfologia dos fósseis em estudo com exemplares figurados desta espécie (Antunes & Jonet, 1970; Cappetta, 1970; Cappetta, 2012; Vialle et al., 2011), é possível conferir as semelhanças. Assim atribuiu-se os exemplares em estudo a *S. subserrata*.

A classificação deste material foi publicada no *Geological Journal*, no âmbito deste programa de doutoramento (Fialho et al., 2020).

**Morfometria:** De entre os exemplares recuperados no âmbito do presente trabalho, o dente anterior UEBR\_15.1 e o dente lateral UEBR\_15.2 foram considerados os mais adequados para a identificação de pontos de referência (Estampa 2, Figura B-C). Pelo óptimo estado de conservação que apresentam, foi possível assinalar landmarks de acordo com os critérios de Zelditch et al. (2012a): (1) e (6) extremos dos lobos da raiz; (2) e (5) extremos dos talões da coroa; (3) e (4) entalhes entre cúspide e talões; (7) e (8) pontos de largura máxima da raiz; (9) ponto médio da cúspide.

## 7.2 GALEOMORPHII

De entre os fósseis triados, 2.071 exemplares (UEBR\_G\_1 a UEBR\_G\_2028) não reúnem condições mínimas de preservação. Erosão e fragmentação acentuada das estruturas dentárias impedem a classificação e atribuição a um *taxon* mais específico. Este conjunto de dentes fossilizados permanece com atribuição supraespecífica à super-ordem Galeomorphii.

**Ordem Lamniformes** Berg, 1937

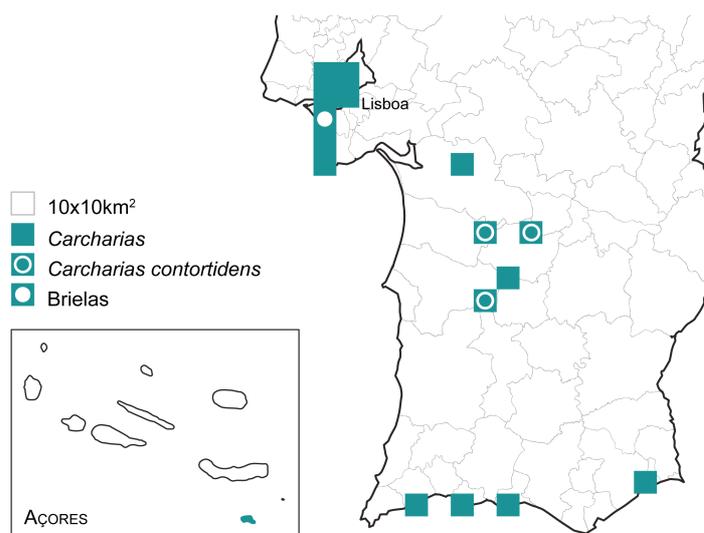
**Família Carchariidae** Müller & Henle, 1838

**Género *Carcharias*** Rafinesque, 1810

Neogénico (Fialho et al., 2021)

**Espécie-tipo *Carcharias taurus***  
Rafinesque, 1810

= *Eugomphodus taurus*  
(Rafinesque, 1810)

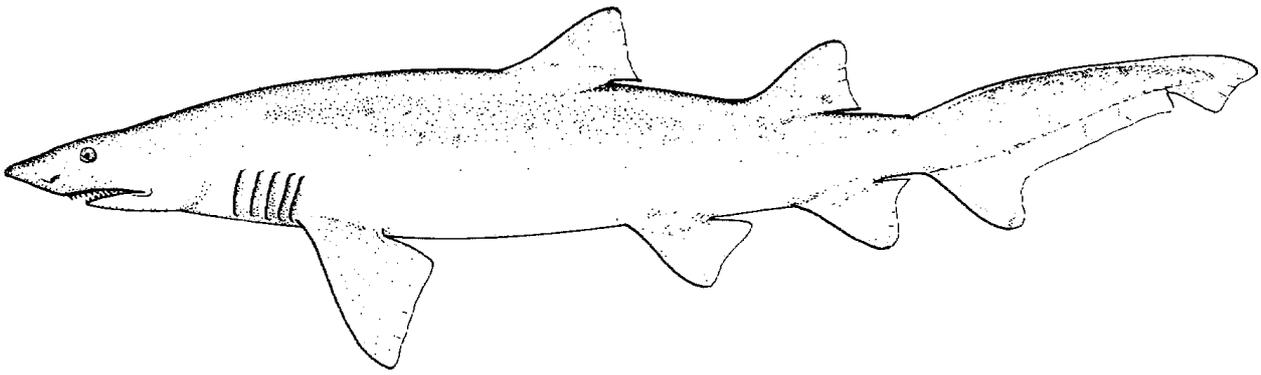


Registou-se a ocorrência de fósseis de apenas duas espécies deste género em Portugal: *Carcharias taurus* e *Carcharias*

*contortidens*. Apesar de apresentar uma abundância aproximada de material fóssil, *Carcharias taurus* destaca-se pela elevada frequência no registo geológico português. Fósseis desta espécie foram identificados nos trabalhos de Woodward (1889); Bonança (1891); Zbyszewski (1949); Zbyszewski e Moitinho de Almeida (1950); Serralheiro (1954); Jonet (1964); Antunes e Jonet (1970); Jonet et al. (1975); Antunes et al. (1981) (Figura 7.7). *C. contortidens* ocorre apenas nas jazidas de Santa Margarida, Esbarrondadoiro e Vale de Zebro (Antunes et al., 1999a; Antunes & Balbino, 2003); na Ilha de Santa Maria (Ávila et al., 2012), e em Brielas (Fialho et al., 2020).

**FIGURA 7.7** Distribuição geográfica de fósseis de *Carcharias* em Portugal. O círculo branco representa a ocorrência de *Carcharias contortidens* em Brielas.

Representantes actuais da espécie-tipo (Figura 7.8) fazem parte da actual fauna submarina atlântica (Saldanha, 2003).



**FIGURA 7.8** Representação da morfologia corporal de *Carcharias taurus* (adaptada de Compagno, 1984a).

***Carcharias contortidens*** (Agassiz, 1843)

(Estampa 1, Figura G)

= *Odontaspis acutissima* (Agassiz, 1843): Cappetta, 1970: estampa 2, Figuras 1-5, 10-12, 14-16.

= *Carcharias acutissima* (Agassiz, 1843): Antunes & Balbino, 2003: estampa 2, Figuras 1-5; Brisswalter, 2008: estampa 4, Figura 3.

= *Carcharias* aff. *acutissima* (Agassiz, 1843): Vialle et al., 2011: Figuras 3-1,3-2.

= *Carcharias acutissimus* (Agassiz, 1843): Fialho et al. (2020)

**Material:** foram encontrados dois exemplares. Um dente isolado publicado (UEBR\_16.1) (Fialho et al., 2020) e um dente extra fragmentado (UEBR\_16.2) foi contabilizado posteriormente, apesar de já se encontrar impregnado em resina para observação histológica e análise geoquímica.

**Descrição:** o primeiro espécime encontrado (UEBR\_16.1) encontrava-se partido a nível da raiz, com o lobo mesial e o dentículo lateral mesial ausentes. Possui uma coroa alta e esbelta, ligeiramente distalmente inclinada e dobrada lingualmente. Em vista labial (Estampa 1, Figura G<sub>2</sub>), a coroa tem uma base larga, e a sua face labial é plana. A base da coroa sobrepõe-se à face labial da raiz no meio do dente. Ambos os bordos cortantes são afiados e o dentículo lateral distal é quase triangular e bem desenvolvido. Em vista lingual (Estampa 1, Figura G<sub>1</sub>), a face lingual da coroa é convexa. A face lingual da raiz é marcada pela presença da protuberância lingual, onde um sulco profundo se abre com o foramen central e separa os lobos da raiz.

**Discussão:** *Carcharias contortidens* (= *Carcharias acutissimus*) é conhecida como a espécie mais comum deste género em sedimentos do Miocénico (Fialho et al., 2020), pelo que o material em estudo foi inicialmente comparado com espécimes atribuídos a esta espécie por outros autores. Apesar de danificados, foi possível atribuir os espécimes encontrados em Brielas a *C. contortidens* depois de se verificar que a sua morfologia correspondia à de dentes laterais figurados por Cappetta (1970); Antunes & Balbino (2003); Brisswalter (2008) e Vialle et al. (2011). Esta classificação foi suportada pela observação de sulcos verticais irregulares no esmaltoide da coroa (Estampa 1, Figura G), uma característica típica da morfologia de dentes de *C. contortidens* segundo Pollerspöck e Straube (2017).

A classificação deste material foi publicada no *Geological Journal*, no âmbito deste programa de doutoramento (Fialho et al., 2020).

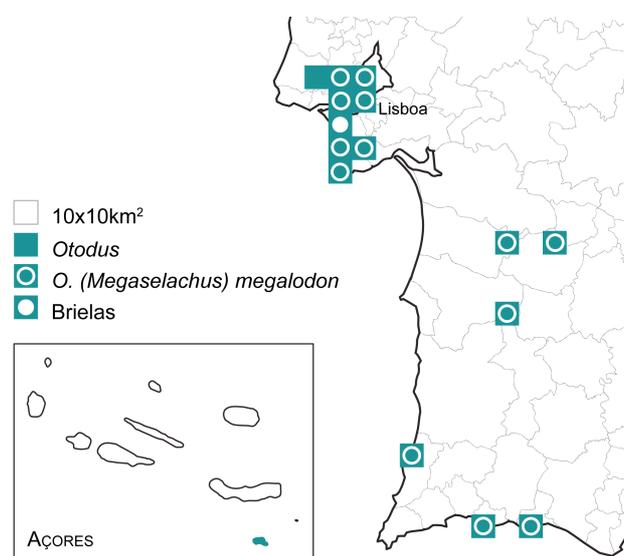
## Família Otodontidae Glikman, 1964

### Género *Otodus* Agassiz, 1838

Neogénico (Fialho et al., 2021)

Cerca de 450 fósseis encontrados em Portugal foram atribuídos a *Otodus*. Duas espécies deste género foram registadas: *Otodus (Carcharocles) auriculatus* (Blainville, 1818) e *Otodus (Megaselachus) megalodon* (Agassiz, 1835). Destes, dois correspondem a atribuições em nomenclatura aberta por Choffat (1885, em Sauvage, 1898) e Cotter (1888-92, em Zbyszewski & Moitinho de Almeida, 1950).

Dentes fossilizados de *Otodus (Carcharocles) auriculatus* foram registados em Xabregas (Woodward, 1889) e Cabo Espichel (Bonança, 1891). A segunda espécie, e a mais comum, *Otodus (Megaselachus) megalodon* foi registada por: Antunes et al. (1981); Antunes et al. (1999a); Antunes e Balbino (2003); Antunes e Jonet (1970); Ávila et al. (2012); Bonança (1891); Jonet (1964); Jonet et al. (1975); Serralheiro (1954); Woodward (1889); Zbyszewski (1949); Zbyszewski e Moitinho de Almeida (1950); e por último, no âmbito deste trabalho, por Fialho et al. (2020) (Figura 7.9).



**FIGURA 7.9** Distribuição geográfica de fósseis de *Otodus* em Portugal. O círculo branco representa a ocorrência de *Otodus (Megaselachus) megalodon* em Brielas.

**Subgênero *Otodus (Megaselachus)*** Glikman, 1964

**Espécie-tipo:** *Otodus (Megaselachus) megalodon* (Agassiz, 1835)

= *Carcharodon megalodon* Agassiz, 1835

***Otodus (Megaselachus) megalodon*** (Agassiz, 1835)  
([Estampa 2, Figura A](#))

= *Otodus megalodon* (Agassiz, 1835): Goedert et al, 2017, Figura2g.

= *Megaselachus megalodon* (Agassiz in Charlesworth, 1837): Antunes et al., 2015, Figuras1-4.

= *Carcharocles megalodon* (Agassiz, 1843): Carrillo-Briceño et al, 2016, Figuras 3.12-21; Perez et al., 2017, Figuras 4.1-5; D’Anastasio et al., 2018, Figuras 1-3; Godfrey, 2018, Figuras 1.4b, 2.13c,d, 2.14a-g.

**Material:** um dente isolado (UEBR\_17.1).

**Descrição:** fóssil encontrado em excelentes condições de preservação. A coroa é triangular e larga, ligeiramente inclinada distalmente. Serrilha regular e diminuta marca ambos os bordos cortantes. É possível observar os sulcos da serrilha. O bordo cortante mesial é quase direito, enquanto que o bordo cortante distal é côncavo. A face lingual da coroa é convexa, marcada por um colar curto. A raiz é maciça e grossa, com uma protuberância lingual bem marcada, onde se observa um foramen central. Observam-se *foramina* menores no limite coroa-raiz em vista lingual. A raiz encontra-se dividida em dois lobos curtos e direitos, com extremidades arredondadas. Em vista lingual, a raiz apresenta um contorno côncavo (Estampa 2, Figura A<sub>1</sub>).

Em vista labial, a face da coroa é ligeiramente convexa, enquanto que a raiz se encontra quase totalmente coberta por matriz (Estampa 2, Figura A<sub>2</sub>).

**Discussão:** Na classificação deste material foi seguida uma nova divisão do género *Otodus* em três subgéneros: *Otodus (Otodus)* Agassiz, 1838; *Otodus (Carcharocles)* Jordan & Hannibal, 1923; *Otodus (Megaselachus)*, apresentada por Cappetta (2012).

Como o exemplar UEBR\_17.1 não apresenta denticulos laterais (Figura 7.14), um caracter morfológico partilhado pelos dentes fósseis dos dois primeiros subgéneros, é possível atribuir logo à partida o material a *Otodus (Megaselachus)*. Existem apenas duas espécies descritas para este subgénero: *Otodus (Megaselachus) chubutensis* (Ameghino, 1901) e *Otodus (Megaselachus) megalodon*, segundo Pollerspöck e

Straube (2019). Segundo Laurito (2015), a morfologia de *O. (M.) chubutensis* é associada a dimensões inferiores às observadas no exemplar em estudo. Assim, este dente fóssil foi comparado apenas com espécimes de *O. (M.) megalodon* e respectivas sinonímias.

Através da comparação morfológica com dentes laterais figurados por vários autores (Antunes et al., 2015; Cappetta, 2012; Carrillo-Briceño et al., 2016; D’Anastasio et al., 2018; Godfrey, 2018; Goedert et al., 2017; Maisch et al., 2018; Perez et al., 2017), concluiu-se que o exemplar é semelhante em termos de forma, dimensões e morfologia com dentes laterais de *Otodus (Megaselachus) megalodon*.

A classificação deste material foi publicada no *Geological Journal*, no âmbito deste programa de doutoramento (Fialho et al., 2020).

**Morfometria:** Através da observação do exemplar UEBR\_17.1, apesar de apenas na vista lingual, foi possível identificar e assinalar 12 pontos de referência que permitem distinguir a totalidade da morfologia de dentes laterais deste *taxon*, como ilustrado na Estampa 12, Figura D. As landmarks identificadas representam: (1) ápice da coroa; (2) e (9) pontos nos bordos cortantes que são paralelos a (11), o ponto de altura máxima do colar; (3) e (8) extremidades dos bordos cortantes da coroa; (4) e (7) extremidades dos lobos da raiz; (6) localização do ângulo da raiz e (10) ponto correspondente no limite com o colar, para cálculo da altura da raiz; (12) ponto médio entre (6) e (10); (5) ponto mais baixo da raiz para cálculo da altura máxima do dente com tradução do ponto (1).

## Família Alopiidae Bonaparte, 1838

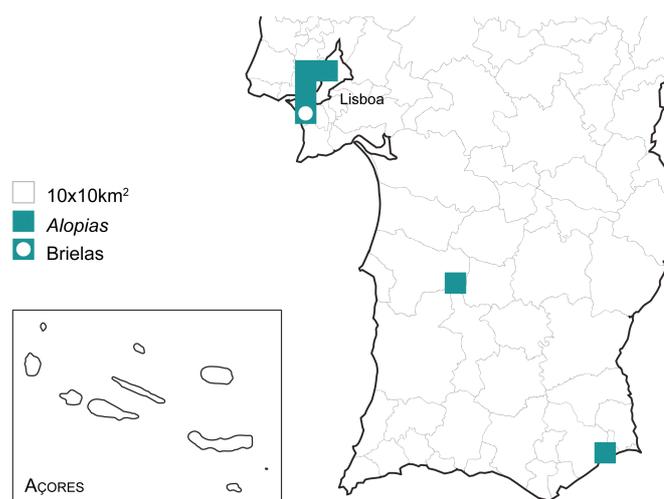
### Género *Alopias* Rafinesque, 1810

Aquitano - Messiniano (Fialho et al., 2021)

**Espécie-tipo:** *Alopias vulpinus* (Bonnaterre, 1788) (Figura 7.16)

= *Alopias macrourus* Rafinesque, 1810

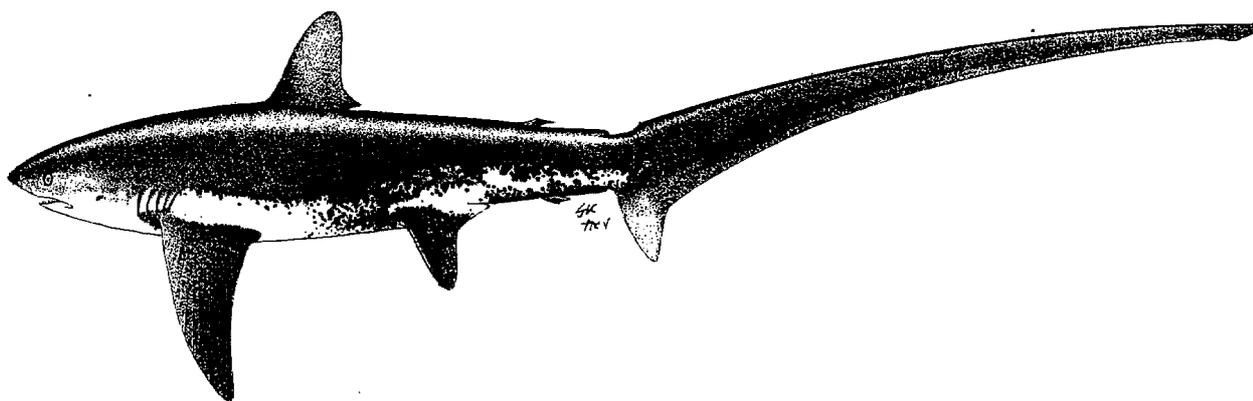
Assinalou-se a presença das espécies *Alopias superciliosus* (Lowe, 1841) e *Alopias vulpinus* (Bonnaterre, 1758) em jazidas fossilíferas portuguesas.



**FIGURA 7.10** Distribuição geográfica de fósseis de *Alopias* em Portugal. O círculo branco representa a ocorrência em Brielas.

Exemplares do género *Alopias* foram registados nas seguintes localizações como ilustrado na Figura 7.10: Costa da Caparica (Antunes, 1970; Antunes & Jonet, 1970); Ponta da Piedade (Antunes et al., 1981); Vale de Zebro (Antunes & Balbino, 2003); Aeroporto da Portela, Aeroporto de Cabo Ruivo e nas arribas da estrada da Caparica (Antunes & Jonet, 1970; Serralheiro, 1954); na C.25 do corte de Mutela a Cacilhas (Antunes & Jonet, 1970; Zbyszewski & Moitinho de Almeida, 1950); e por último, em Brielas (Fialho et al., 2020).

Representantes actuais da espécie-tipo fazem parte da fauna submarina atlântica (Saldanha, 2003), com os nomes vulgares: *peixe-raposo* e *peixe-rato* (Figura 7.11).



**FIGURA 7.11** Representação da morfologia corporal de *Alopias vulpinus* (adaptada de Compagno, 1984a).

### ***Alopias* sp.**

(Estampa 2, Figuras B-C)

**Material:** sete dentes isolados (UEBR\_18.1 a UEBR\_18.7).

**Descrição:** fósseis relativamente bem preservados e de pequenas dimensões.

Os dentes anteriores apresentam uma coroa triangular, com uma cúspide principal curta, distal e lingualmente inclinada, em vista oclusal (Estampa 2, Figura B<sub>2</sub>). Observam-se bordos cortantes afiados que continuam nos talões da coroa (Estampa 2, Figura B<sub>2</sub>). A raiz bilobada marca a vista basilar (Estampa 2, Figura B<sub>1</sub>). Os lobos são bem desenvolvidos e alongados, apresentando uma face labial relativamente plana e um contorno largo e arqueado. Apenas a cúspide é visível em vista basilar (Estampa 2, Figura B<sub>1</sub>). A face basilar da raiz é também plana e não tem um sulco.

O espécime URBE\_18.2 poderá ser um dente comissural muito bem desenvolvido. É menor que os restantes espécimes. Em vista lingual, observa-se uma coroa composta por apenas uma lâmina curva (Estampa 2, Figura C<sub>1</sub>), comprimida labial-lingualmente.

A raiz encontra-se dividida em dois lobos de tamanhos diferentes por um sulco profundo. Em vista labial, observam-se sulcos verticais na base do esmaltoide da coroa (Estampa 2, Figura C<sub>2</sub>).

**Discussão:** Apesar da morfologia das coroas destes exemplares ser semelhante à de dentes anteriores e laterais de *Alopias crochardi* Ward, 1978 (Carlsen & Cuny, 2014), observou-se que os espécimes encontrados possuem coroas mais baixas e não têm sulco lingual.

Os mesmos caracteres diferem em relação à morfologia apresentada por exemplares de *Alopias superciliosus* (Lowe, 1841) figurados por Antunes e Jonet (1970), Antunes e Balbino (2003) e Godfrey (2018).

Comparam-se ainda os exemplares com espécimes anteriores e laterais de *Alopias vulpinus* (Bonnaterre, 1788) figurados por Cappetta (2012), Antunes e Jonet (1970), Cicimurri e Knight (2009), Godfrey (2018) e Brisswalter (2008). No entanto a cúspide dos dentes encontrados é mais esbelta e o dente comissural UEBR\_18.2 é muito diferente.

Assim, por se considerar que a morfologia dos fósseis em estudo estar entre as de *A. superciliosus* e *A. vulpinus*, este material foi deixado em nomenclatura aberta.

A classificação deste material foi publicada no *Geological Journal*, no âmbito deste programa de doutoramento (Fialho et al., 2020).

**Ordem Carcharhiniformes** Compagno, 1973

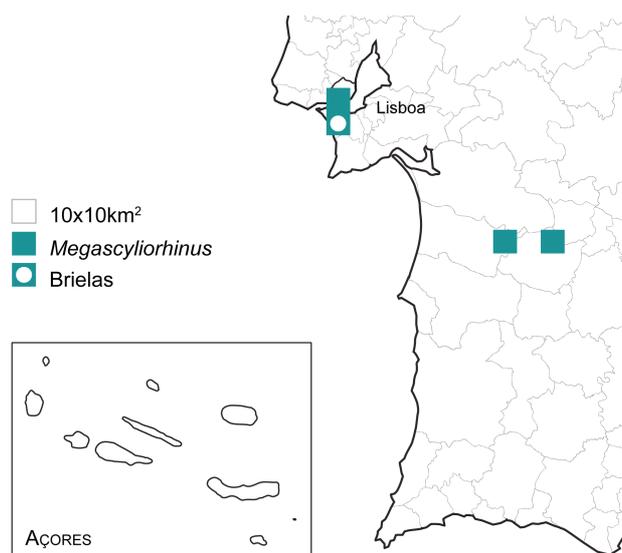
**Família Scyliorhinidae** Gill, 1862

**Género *Megascyliorhinus*** Cappetta & Ward, 1977

Burdigaliano - Messiniano (Fialho et al., 2021)

**Espécie-tipo:** *Megascyliorhinus cooperi* Cappetta & Ward, 1977

Fósseis atribuídos à espécie *Megascyliorhinus miocaenicus* (Antunes & Jonet, 1970) foram encontrados em Santa Margarida e Esbarrondadoiro (Antunes et al., 1999a; Antunes &



**FIGURA 7.12** Distribuição geográfica de fósseis de *Megascyliorhinus* em Portugal. O círculo branco representa a ocorrência em Brielas.

Balbino, 2004); em Forno do Tijolo, secção Cristo Rei (Antunes et al., 1999d); e em Mutela (Antunes & Balbino, 2004; Antunes & Jonet, 1970). No âmbito do presente trabalho, registou a presença deste género também em Brielas (Fialho et al., 2020) (Figura 7.12).

***Megascyliorhinus* sp.**

(Estampa 2, Figura D)

**Material:** um dente isolado (UEBR\_19.1).

**Descrição:** espécime de dimensões reduzidas e raiz bastante fragmentada em vista lingual (Estampa 2, Figura D<sub>1</sub>). A coroa apresenta uma cúspide principal inclinada lingualmente e com o ápice partido, ladeada por um par de dentículos laterais. A face lingual da coroa é côncava. Observam-se pregas verticais bem marcadas ao longo do esmaltoide, desde a base da coroa ao ápice e nos dentículos laterais, visíveis em ambas as vistas (Estampa 2, Figura D). A raiz é larga e alta, e, apesar de fragmentada, é possível distinguir ainda o sulco central que a divide em dois largos lobos. A face basilar da raiz é plana.

**Discussão:** o exemplar UEBR\_19.1 apresenta pregas verticais no esmaltoide mais marcadas que na morfologia característica de dentes antero-laterais de *Megascyliorhinus miocaenicus* como figurado por Antunes e Balbino (2004) e Antunes e Jonet (1970). Por outro lado, a coroa é mais baixa que em dentes antero-laterais ou laterais de *M. cooperi* figurados por Cappetta (2012).

Assim, dado o estado de preservação e ausência da face lingual da raiz deste exemplar, considerou-se prudente a atribuição em nomenclatura aberta do fóssil a *Megascyliorhinus* sp.

A classificação deste material foi publicada no *Geological Journal*, no âmbito deste programa de doutoramento (Fialho et al., 2020).

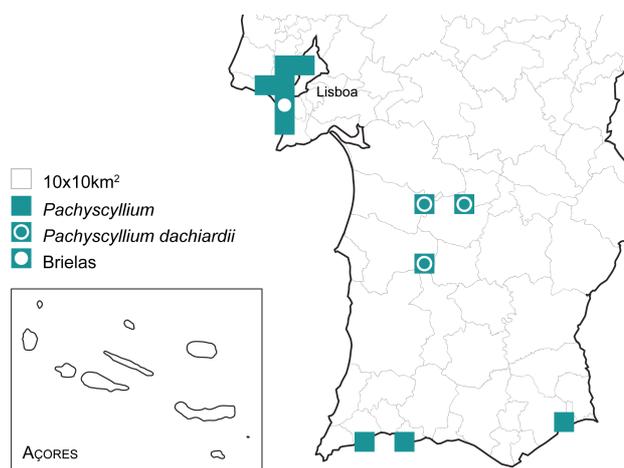
**Género *Pachyscyllium*** Reinecke, Moths, Grant & Breitenkreuz, 2005

Aquitano - Messiniano (Fialho et al., 2021)

**Espécie-tipo:** *Pachyscyllium albigensis* Reinecke, Moths, Grant & Breitenkreuz, 2005

Deste género registaram-se duas espécies no registo fóssil português: *Pachyscyllium dachiardii* (Lawley, 1876) e *Pachyscyllium distans* (Probst, 1879).

*P. distans* foi encontrada mais frequentemente: Ponta da Piedade e Praia da Rocha (Antunes et al., 1981); Fonte da Telha (Jonet, 1978); Aeroporto da Portela, Aeroporto de Cabo Ruivo, Caparica, arribas da estrada da Caparica e Mutela (Antunes & Jonet, 1970; Serralheiro, 1954); Cacela (Antunes & Jonet, 1970; Serralheiro, 1954; Zbyszewski & Moitinho de Almeida, 1950); C.20 e C.25 do corte de Mutela a Cacilhas, e S. Julião da Barra (Antunes & Jonet, 1970; Zbyszewski & Moitinho de Almeida, 1950).



**FIGURA 7.13** Distribuição geográfica de fósseis de *Pachyscyllium* em Portugal. O círculo branco representa a ocorrência de *Pachyscyllium dachiardii* em Brielas.

No entanto *P. dachiardii* é a que regista maior número de fósseis atribuídos, um total de 328 encontrados nas jazidas: Esbarrondadoiro, Santa Margarida e Vale de Zebro (Antunes et al., 1999a; Antunes & Balbino, 2004); e, no âmbito do presente estudo, em Brielas (Fialho et al., 2020) (Figura 7.13).

***Pachyscyllium dachiardii*** (Lawley, 1876)  
(Estampa 3, Figuras A-D)

= *Scyllium d'archiardii* Lawley, 1876 (descrição original)

= *Premontreia (Oxyscyllium) cf. dachiardii* (Lawley, 1876): García et al., 2011.

**Material:** 29 dentes isolados (UEBR\_20.1 a UEBR\_20.29). 4 dos exemplares mais fragmentados foram preparados para observação histológica e análise geoquímica pós-publicação, com impregnação em resina (1 exemplar) e pulverização para análise isotópica (3 exemplares).

**Descrição:** dentes fósseis de pequenas dimensões, com cúspide relativamente alta e inclinada lingualmente, marcada por bordos cortantes lisos. Um ou dois pares de denticulos laterais ladeiam a cúspide principal, separados por um entalhe bem definido. A face lingual da coroa é convexa, enquanto que o seu perfil é côncavo. Em vista lingual, observa-se uma raiz baixa mas robusta, com um sulco médio lingual profundo onde se abre o foramen central. A face basilar da raiz é plana. Em vista labial, observam-se em alguns exemplares sulcos/pregas verticais na base da coroa.

Dentes anteriores (Estampa 3, Figura B) são mais volumosos e menos alongados que os laterais (Estampa 3, Figura D). Os dentes antero-laterais apresentam uma morfologia intermédia, alongados lateralmente e com coroas altas (Estampa 3, Figura C). O exemplar UEBR\_20.1 poderá ser um dente muito lateral. Mais pequeno que os restantes, apresenta uma coroa em forma de lâmina comprimida lingual-labialmente, com o que aparenta ser um dentículo lateral vestigial. Sulcos verticais marcam a superfície da coroa em ambas as vistas labial e lingual, desde a base até ao topo (Estampa 3, Figura A).

**Discussão:** os espécimes em estudo diferem da morfologia apresentada por *Premontreia* (Syn. *Pachyscyllium*) *distans* (Probst, 1879) figurados por Jost et al. (2016), com a coroa principal e os dentículos laterais mais baixos.

Só quando comparados com *Pachyscyllium dachiardii*, a espécie fóssil mais comum deste género no Neogénico (Pollerspöck & Straube, 2019) é que se encontram semelhanças significativas. *P. dachiardii* foi anteriormente descrita para sedimentos marinhos miocénicos de Portugal, na Bacia de Alvalade (jazidas: Sta. Margarida, Vale de Zebro e Esbarrondadoiro), por Antunes e Balbino (2003).

A morfologia da coroa e raiz dos dentes que se consideraram anteriores, antero-laterais e laterais assemelha-se à de exemplares desta espécie figurados por Brisswalter (2008), Schultz et al. (2010), Vialle et al. (2011) e García et al. (2011). Enquanto que se encontraram semelhanças entre o espécime muito lateral (UEBR\_20.1) com dentes laterais e muito laterais apresentados por Cappetta (2012). Assim, atribuiu-se o material estudado a *Pachyscyllium dachiardii*.

A classificação deste material foi publicada no *Geological Journal*, no âmbito deste programa de doutoramento (Fialho et al., 2020).

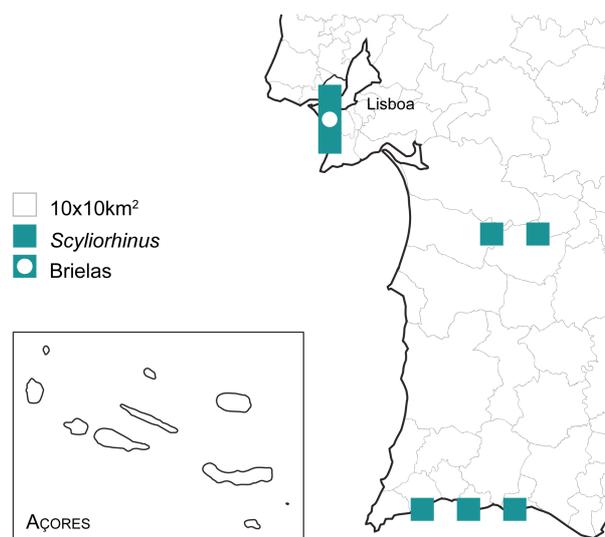
**Morfometria:** De entre o material disponível para análise, procedeu-se à identificação das landmarks no dente antero-lateral UEBR\_19.4, cujas condições de preservação permitem assinalar com maior clareza os pontos de referência dos caracteres morfológicos (Estampa 12, Figura E). Em vista lingual é possível observar todas as landmarks: (1) ápice da cúspide principal da coroa; (3) e (8) correspondem aos ápices dos dentículos laterais; (2) e (9) assinalam os entalhes entre os bordos cortantes e os dentículos laterais; (4) e (7) identificam as extremidades dos dentículos laterais, na transição para a raiz; (5) e (6) são as extremidades dos lobos da raiz; (10) marca o limite coroa-raiz, um ponto paralelo ao ápice e ao sulco lingual (11).

**Género *Scyliorhinus*** de Blainville, 1816  
Aquitaniense - Messiniano (Fialho et al., 2021)

**Espécie-tipo:** *Scyliorhinus canicula*  
(Linnaeus, 1758)

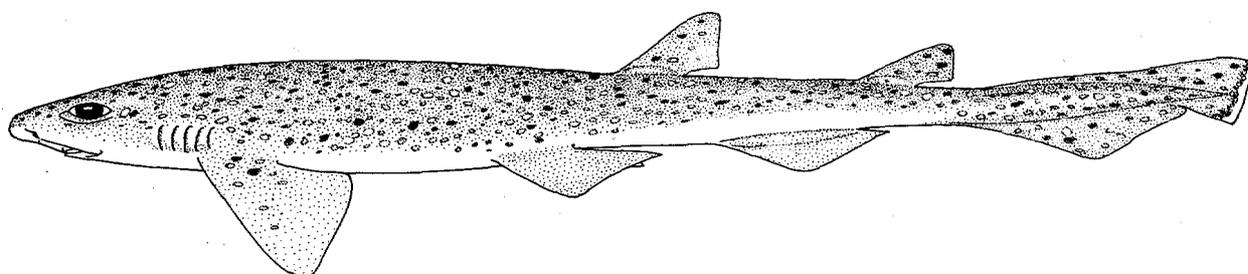
= *Squalus canicula* Linnaeus, 1758

Foram registados fósseis de *Scyliorhinus* em várias jazidas portuguesas (Figura 7.14), atribuídos a uma espécie única ou apenas ao género (em nomenclatura aberta). Estas ocorrências foram apresentadas por: Antunes e Jonet (1970); Jonet (1978); Antunes et al. (1981); Antunes et al. (1999a); Antunes et al. (1999d); Antunes e Balbino (2004); e por fim, no âmbito deste estudo, o estudo por Fialho et al. (2020).



**FIGURA 7.14** Distribuição geográfica de fósseis de *Scyliorhinus* em Portugal. O círculo branco representa a ocorrência em Brielas.

A espécie-tipo *Scyliorhinus canicula* (Figura 7.15) faz parte da actual fauna submarina atlântica (Saldanha, 2003), e é conhecida pelos nomes vulgares: *caneja*, *gata*, *pata-roxa* (Figura 7.5).



**FIGURA 7.15** Representação da morfologia corporal de *Scyliorhinus canicula* (adaptada de Compagno, 1984b).

### ***Scyliorhinus* sp.**

(Estampa 3, Figuras E-F)

**Material:** 21 dentes isolados (UEBR\_21.1 a UEBR\_21.21).

**Descrição:** a maioria dos exemplares encontrados encontra-se fragmentada.

Os dentes anteriores ou antero-laterais são mais comprimidos lateralmente que os dentes laterais. A face labial da coroa sobrepõem-se à raiz de forma bem clara em vista basilar (Estampa 3, Figura E<sub>2</sub>). Em vista labial, alguns dentes apresentam sulcos verticais marcados na base da coroa perto do limite com a raiz. A cúspide principal é triangular, com a base larga e inclinada distalmente. Os bordos cortantes da coroa são de afiados a lisos, dependendo do dente em análise. Observa-se um ou dois pares de dentículos laterais lisos e baixos (Estampa 3, Figura E<sub>2</sub>). A cúspide principal está inclinada lingualmente. A raiz é marcada por uma protuberância lingual proeminente, dividida em dois lobos de tamanhos distintos. O lobo distal é geralmente mais curto que o mesial. A face basilar da raiz é plana.

Os dentes laterais são lateralmente alongados (Estampa 3, Figura F). A face labial da coroa sobrepõem-se à raiz e apresenta sulcos verticais bem marcados perto do limite coroa-raiz. Em vista labial, observam-se pares de dentículos laterais, lisos e curtos. Em vista lingual, a cúspide principal é quase direita e menos inclinada lingualmente, de contorno triangular e base larga. A raiz apresenta uma face basilar plana, e é marcada, em vista basilar, por uma protuberância pronunciada (Estampa 3, Figura F<sub>2</sub>) e lobos mais longos e semelhantes em tamanho e forma.

**Discussão:** o material em estudo foi comparado com exemplares figurados de diferentes posições de várias espécies, sem uma correspondência significativa.

Os dentes laterais são menos volumosos que os de *Scyliorhinus ambliatlanticus* Laurito Mora, 1999, figurados por Laurito Mora (1999), e todos os exemplares encontrados possuem coroas com bases largas que se distinguem das de *S. joleaudi* Cappetta, 1970, figurados por Cappetta (1970), Antunes e Balbino (2004) e Vialle et al. (2011).

A morfologia dos lobos da raiz e dos dentículos laterais aproxima-se à presente em dentes anteriores e antero-laterais de *S. biformis* Reinecke (2014), também figurados por Pollerspöck e Straube (2017), e à presente em dentes anteriores de espécie recente *S. canicula* (Linnaeus, 1758) figurados por Cappetta (2012). No entanto, os dentes em análise não possuem ornamentação na face lingual da coroa, um carácter apresentado por ambas as espécies mencionadas anteriormente.

Em comparação com espécimes de *S. fossilis* (Leriche, 1927) figurados por Antunes et al. (1981) e Jost et al. (2016), o ângulo entre lobos da raiz é superior nos material de Brielas.

Assim, tendo em conta que não foi possível encontrar uma correspondência significativa entre a morfologia destes espécimes e as espécies de *Scyliorhinus*, atribuiu-se em nomenclatura aberta apenas ao género.

A classificação deste material foi publicada no *Geological Journal*, no âmbito deste programa de doutoramento (Fialho et al., 2020).

**Família Triakidae** Gray, 1851

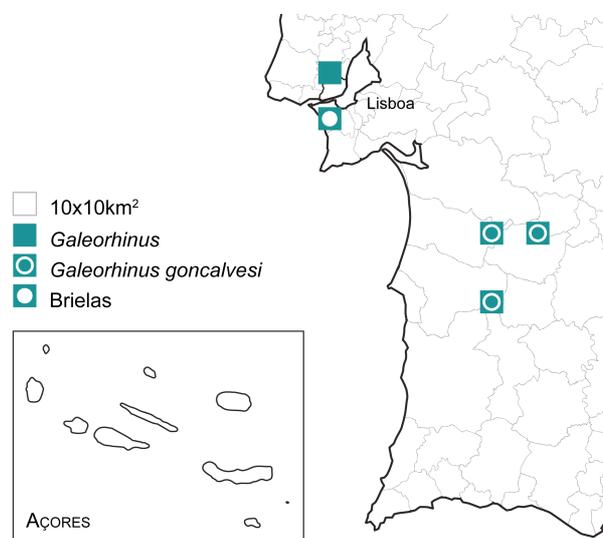
**Género *Galeorhinus*** de Blainville, 1816

Langhiano - Messiniano (Fialho et al., 2021)

**Espécie-tipo:** *Galeorhinus galeus* (Linnaeus, 1758) (Figura 7.26).

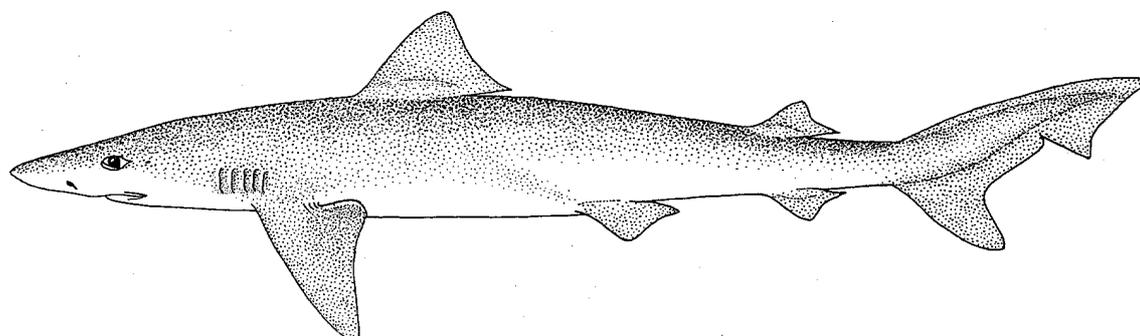
= *Squalus galeus* Linnaeus, 1758

Registou-se em Portugal a presença de duas espécies em jazidas fossilíferas: *Galeorhinus goncalvesi* e *Galeorhinus parvulus* Darteville & Casier, 1943, num total de 65 fósseis, incluindo um exemplar atribuído a *Galeorhinus* sp. apenas. Estas ocorrências (Figura 7.16) são apresentadas nos trabalhos de: Serralheiro (1954); Antunes et al. (1999a; 1999b); Antunes e Balbino (2004); e na publicação que resultou do presente trabalho, Fialho et al. (2020).



**FIGURA 7.16** Distribuição geográfica de fósseis de *Galeorhinus* em Portugal. O círculo branco representa a ocorrência de *Galeorhinus goncalvesi* em Brielas.

A espécie-tipo faz parte da actual fauna submarina atlântica (Saldanha, 2003), conhecida pelos nomes vulgares: *cação*, *perna-de-moça* (Figura 7.17).



**FIGURA 7.17** Representação da morfologia corporal de *Galeorhinus galeus* (adaptada de Compagno, 1984b).

***Galeorhinus goncalvesi*** Antunes, Balbino & Cappetta, 1999b  
(Estampa 4, Figuras A-B)

= *Galeorhinus goncalvesi* Antunes, Balbino & Cappetta, 1999b: Antunes e Balbino, 2004, Figura 5a-c, e-g (descrição original).

**Material:** 35 dentes isolados (UEBR\_22.1 a UEBR\_22.35). 6 dos exemplares mais fragmentados foram preparados para observação histológica e análise geoquímica pós-publicação, com impregnação em resina (1 exemplar) e pulverização para análise isotópica (5 exemplares).

**Descrição:** dentes sinfisários (UEBR\_22.1) são largos e direitos, quase simétricos. As coroas triangulares têm pequenos dentículos nos bordos cortantes. Em vista labial, observa-se em dentes melhor preservados a face labial da coroa sobreposta à raiz (Estampa 4, Figura A<sub>2</sub>). Em vista lingual, a raiz apresenta uma protuberância lingual com um sulco profundo e largo (Estampa 4, Figura A<sub>1</sub>).

Espécimes que ocupariam posições anteriores em vida, são mais largos, com coroa triangular inclinada para a comissura do dente. O bordo cortante mesial é liso e ligeiramente convexo ou côncavo (dependendo do fóssil), e o talão mesial desenvolve-se no seu seguimento, não existindo qualquer sulco a separar estas estruturas. Podem existir dentículos na base do talão mesial. O bordo cortante distal é ligeiramente convexo, separado do talão distal que apresenta até 5 dentículos laterais de tamanho decrescente para a comissura do dente. Em vista labial, a base da face labial da coroa apresenta uma protuberância direita que se sobrepõe à raiz. Em vista lingual, a raiz não é massiva e tem dois lobos, para além da protuberância lingual bem marcada por um sulco profundo e largo (Estampa 4, Figura B).

**Discussão:** dada a existência em sedimentos miocénicos de Portugal de uma nova espécie de *Galeorhinus* descrita e apresentada por Antunes et al. (1999b), escolheu-se comparar os exemplares em estudo primeiro com a morfologia desta espécie. Por comparação com a morfologia de exemplares de *Galeorhinus goncalvesi* figurados por Antunes et al. (1999b), Ward e Galea Bonavia (2001) e Brisswalter (2008), confirmou-se a atribuição do material em estudo a esta espécie.

A classificação deste material foi publicada no *Geological Journal*, no âmbito deste programa de doutoramento (Fialho et al., 2020).

**Morfometria:** Foram necessários 17 landmarks para registar o contorno completo do dente anterior UEBR\_22.2 (Estampa 12, Figura F), garantindo a individualização dos 4 dentículos laterais, bem como da abertura do sulco lingual. Em vista lingual, observam-se os seguintes pontos: (1) ápice da coroa; (2) extremidade do bordo cortante mesial; (7) extremidade do último dentículo lateral da coroa; (8), (10), (12) e (14) assinalam os ápices dos dentículos laterais; (9), (11) e (13) identificam os

entalhes que separam os dentículos laterais; ponto (15) regista o entalhe que separa o primeiro dentículo lateral do bordo cortante mesial da cúspide principal; (3) e (6) extremidades dos lobos da raiz; (4) e (5) pontos máximos de abertura do sulco lingual da raiz; (16) limite coroa-raiz e início do sulco lingual; (17) ponto mais baixo da raiz.

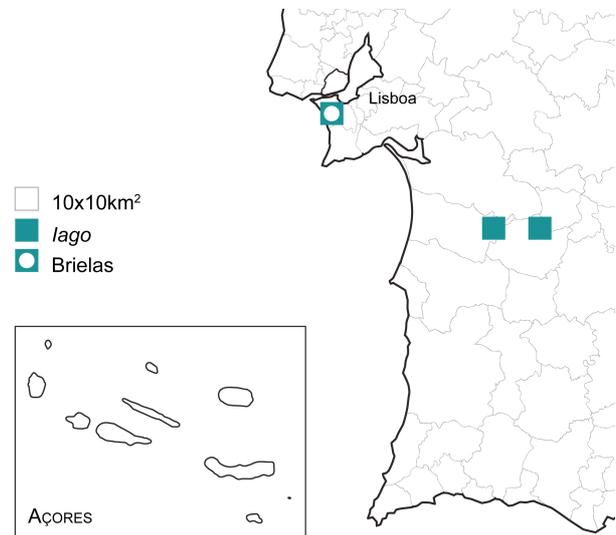
**Género *Iago*** Compagno & Springer, 1971

Langhiano - Messiniano (Fialho et al., 2021)

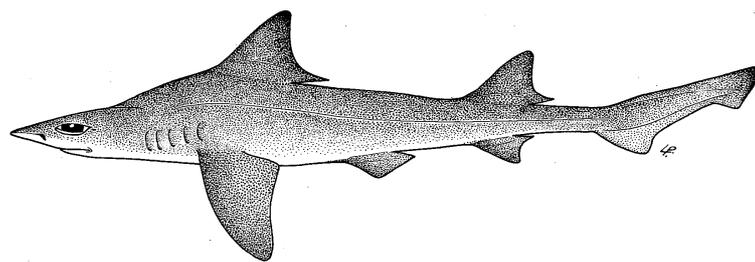
**Espécie-tipo:** *Iago omanensis* (Norman, 1939) (Figura 7.19)

= *Eugaleus omanensis* Norman, 1939

Apenas duas espécies deste género foram identificadas e publicadas em jazidas portuguesas. *Iago costamagnai* (Cappetta & Nolf, 1991) pelo trabalho de Antunes et al. (1999a) e Antunes e Balbino (2004) na jazidas de Esbarrondadoiro e Santa Margarida. E a segunda espécie *Iago angustidens* é apresentada neste estudo, ocorrendo apenas em Brielas (Fialho et al., 2020) (Figura 7.18).



**FIGURA 7.18** Distribuição geográfica de fósseis de *Iago* em Portugal. O círculo branco representa a ocorrência de *Iago angustidens* em Brielas.



**FIGURA 7.19** Representação da morfologia corporal de *Iago omanensis* (adaptada de Compagno, 1984b).

***Iago angustidens*** (Cappetta, 1973)  
(Estampa 4, Figura C)

= *Triakis angustidens* (Cappetta, 1973): estampa 12, Figuras 23.32 (descrição original).

**Material:** 6 dentes isolados (UEBR\_23.1 a UEBR\_23.6).

**Descrição:** dentes laterais mais largos que altos. A coroa é inclinada para a comissura do dente. A cúspide é alongada e tem um contorno sigmoidal, com um ápice dobrado para trás (Estampa 4, Figura C). O bordo cortante mesial da cúspide está fundido com o talão mesial, enquanto que o bordo cortante distal se separa do respectivo talão por um pronunciado entalhe. Em vista labial (Estampa 4, Figura C<sub>2</sub>), observa-se a face labial da coroa a sobrepor-se claramente à raiz com uma protuberância marcada por curtas pregas verticais no esmaltoide. Em vista lingual, a raiz tem dois lobos de diferentes tamanhos, enquanto que a face basilar se mantém plana (Estampa 4, Figura C<sub>1</sub>). A raiz é marcada pela protuberância lingual, dividida por um sulco profundo onde o foramen central se abre.

**Discussão:** os exemplares em estudo apresentam uma coroa mais esbelta que a de dentes laterais de *Iago carlaluisai* Leder, 2013 (estampa 2, Figuras 1-27). O contorno sigmoidal do bordo cortante mesial e as pregas verticais no esmaltoide da face labial da coroa são caracteres encontrados em *Iago angustidens*, como se observa nos espécimes fósseis figurados por Cappetta (2012), Pollerspöck e Beaury (2014) e Brisswalter (2008).

A classificação deste material foi publicada no *Geological Journal*, no âmbito deste programa de doutoramento (Fialho et al., 2020).

**Morfometria:** A morfologia dentária de *Iago angustidens*, com curvas acentuadas tanto a nível da coroa como da raiz, é um caso claro da perda de informação quando apenas são tidas em conta as landmarks e aplicada morfometria tradicional. A forma do dente lateral UEBR\_23.1 (Estampa 12, Figura G) foi repartida por 8 landmarks que permitem a dividir as curvas que lhe são características com inúmeras semilandmarks. Os pontos de referência são: (1) ápice da coroa; (2) e (7) identificam as extremidades dos bordos cortantes da coroa; (3) e (6) são as extremidades dos lobos da raiz; (4) e (5) são pontos que identificam a abertura do sulco lingual da raiz em ambos os lobos; (8) ponto do entalhe que separa o bordo cortante distal do talão distal.

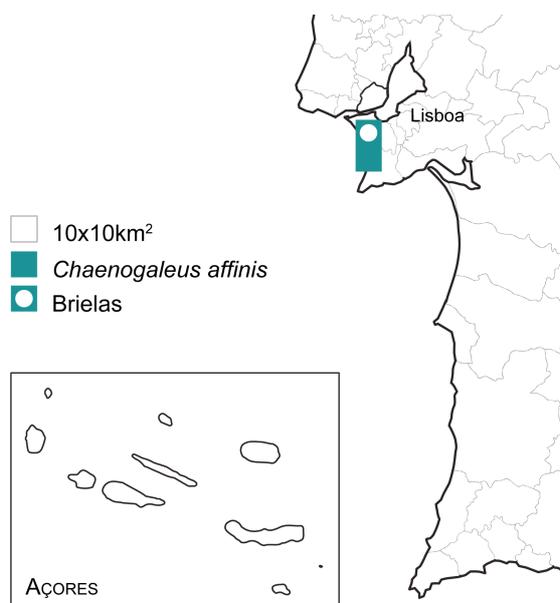
## Família Hemigaleidae Hasse, 1879

### Género *Chaenogaleus* Gill, 1862

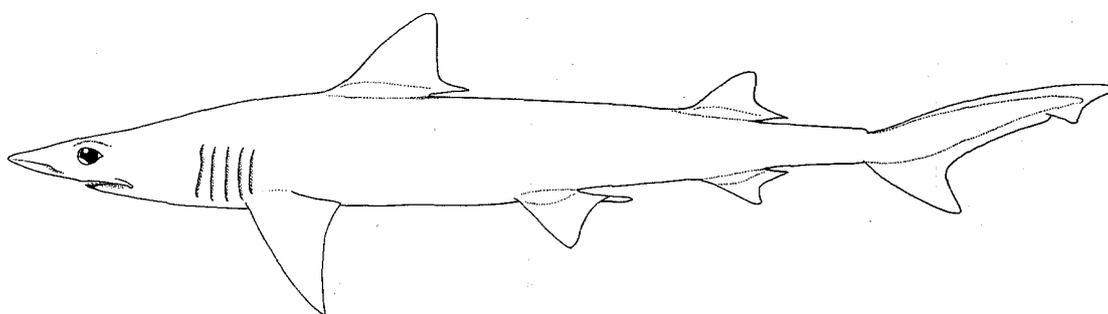
Langhiano - Tortoniano (Fialho et al., 2021)

**Espécie-tipo:** *Chaenogaleus macrostoma* (Bleeker, 1852) (Figura 7.21)

A representação deste género centra-se em apenas duas ocorrências, de uma mesma espécie. *Chaenogaleus affinis* foi primeiro identificada por Serralheiro (1954) sob o nome *Galeorhinus lefreivei*, posteriormente corrigida por Antunes e Jonet (1970), com apenas um exemplar proveniente de Adiça. O presente trabalho regista a segunda ocorrência desta espécie em jazidas portuguesas, anexando 114 exemplares, provenientes de Brielas, à abundância total da espécie (Fialho et al., 2020) (Figura 7.20).



**FIGURA 7.20** Distribuição geográfica de fósseis de *Chaenogaleus affinis* em Portugal. O círculo branco representa a ocorrência em Brielas.



**FIGURA 7.21** Representação da morfologia corporal de *Chaenogaleus macrostoma* (adaptada de Compagno, 1984b).

### *Chaenogaleus affinis* (Probst, 1878)

(Estampa 4, Figuras D-G)

= *Galeorhinus affinis* (Probst, 1878): Antunes e Jonet, 1970, estampa XII, Figuras 75-79.

**Material:** 112 dentes isolados (UEBR\_24.1 a UEBR\_24.112). 6 dos exemplares mais fragmentados foram preparados para observação histológica e análise geoquímica

pós-publicação, com impregnação em resina (1 exemplar) e pulverização para análise isotópica (5 exemplares).

**Descrição:** dada a existência de heterodôncia entre os exemplares identificados, os mesmo foram separados em dois grupos: dentes superiores e dentes inferiores.

A morfologia dos dentes superiores é caracterizada pela presença de uma coroa alta e com uma base larga. A cúspide principal apresenta uma inclinação distal que aumenta nos dentes laterais (Estampa 4, Figura F). A face labial da coroa é plana e não possui uma protuberância a sobrepor-se à raiz. O bordo cortante mesial é longo, liso e ligeiramente convexo, enquanto que o bordo cortante distal é direito e mais curto, com um entalhe a separar de forma clara o talão distal. Este talão possui seis dentículos laterais ou serrilha de tamanho decrescente para a comissura do dente (Estampa 4, Figura D). A face lingual da coroa é ligeiramente convexa. A raiz tem dois lobos bem desenvolvidos e é marcada por uma protuberância lingual dividida por um sulco onde o foramen central se abre.

Os dentes inferiores como o espécime UEBR\_24.4 possuem uma coroa mais direita e esbelta, mesio-distalmente comprimida (Estampa 4, Figura G). Podem existir talões mesiais e distais com ou sem pequenos dentículos laterais. Os dentes laterais como UEBR\_24.2 são mais largos e têm vários dentículos distais e apenas alguns mesiais. Em vista labial, a face labial da coroa sobrepõe-se à raiz com uma protuberância pronunciada. Em vista lingual, a raiz é maciça e também se encontra dividida em dois lobos por um sulco profundo onde se pode observar o foramen central (Estampa 4, Figura E).

**Discussão:** a ausência de protuberância na face labial da coroa dos dentes superiores permite a sua atribuição ao género *Chaenogaleus* em vez do género *Galeorhinus*. *C. affinis* é a única espécie encontrada no registo geológico português, pelo que se optou por comparar primeiro com material figurado desta espécie por Antunes & Jonet (1970), Schultz et al. (2010), Cappetta (2012) e Jost et al. (2016). A morfologia apresentada pelos exemplares colhidos em Brielas corresponde à dos exemplares figurados, confirmando a presença de uma dentição com heterodôncia dignática de subtipo cortante-agarrador (ver [Capítulo 2.2](#)).

A classificação deste material foi publicada no *Geological Journal*, no âmbito deste programa de doutoramento (Fialho et al., 2020).

**Morfometria:** À semelhança do que sucede com *Galeorhinus goncalvesi*, também *Chaenogaleus affinis* apresenta múltiplos dentículos laterais. No dente superior antero-lateral (UEBR\_24.1) identificaram-se 20 landmarks (Estampa 12, Figura H), das quais as identificações 6 a 14 estão omissas da Estampa 12 por uma questão de redundância. Os pontos de referências são: (1) ápice da coroa; (2) e (5) pontos que identificam extremidades da coroa; (3) e (4) extremidades dos lobos da raiz; (6) a

(17) pontos alternados que identificam os ápices e entalhes dos dentículos laterais; (18) entalhe que separa o primeiro dentículo lateral do bordo cortante distal da cúspide; (19) ponto médio do limite coroa-raiz; (20) ponto médio da raiz.

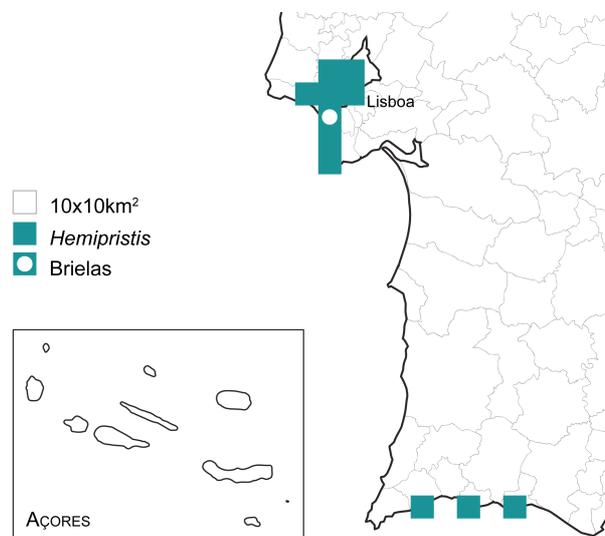
**Género *Hemipristis*** Agassiz, 1835

Neogénico (Fialho et al., 2021)

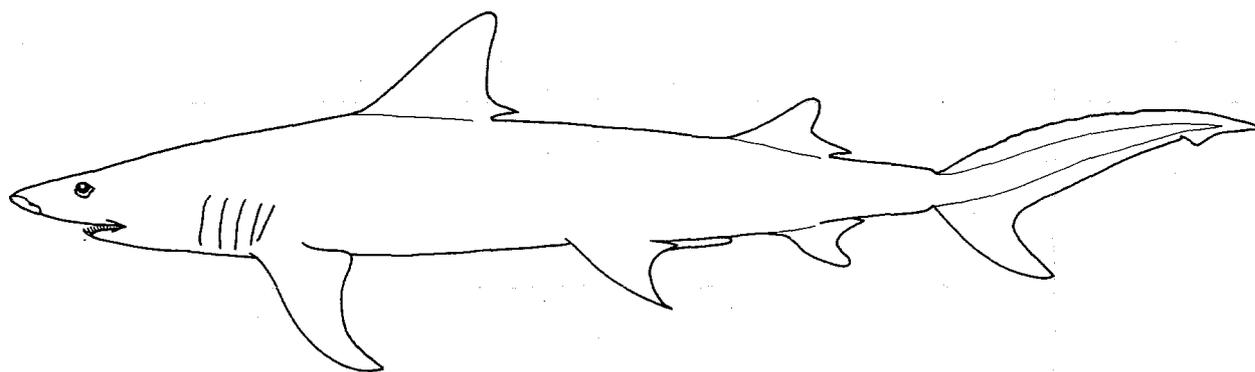
**Espécie-tipo:** *Hemipristis serra* Agassiz, 1835

Com um total de 440 fósseis registados, identificou-se apenas uma espécie deste género no registo fossilífero de Portugal, *Hemipristis serra*.

Incluindo atribuições em nomenclatura aberta, este género, representado pela espécie actual *Hemipristis elongatus* (Klunzinger, 1871) (Figura 7.23), foi identificado nos seguintes trabalhos: Woodward (1889); Bonança (1891); Dollfus et al. (1904); Zbyszewski e Moitinho de Almeida (1950); Serralheiro (1954); Cotter (1956); Jonet (1965-66); Antunes e Jonet (1970); Jonet et al. (1975); Antunes et al. (1981); Antunes et al. (1999d); Fialho et al. (2020) (Figura 7.22).



**FIGURA 7.22** Distribuição geográfica de fósseis de *Hemipristis* em Portugal. O círculo branco representa a ocorrência de *Hemipristis serra* em Brielas.



**FIGURA 7.23** Representação da morfologia corporal de *Hemipristis elongatus* (adaptada de Compagno, 1984b).

***Hemipristis serra*** Agassiz, 1835  
(Estampa 5, Figura A)

**Material:** exemplar único (UEBR\_25.1).

**Descrição:** coroa triangular e distalmente inclinada, com o ápice ligeiramente dobrado lingualmente. Em vista de perfil, observa-se que a face lingual da coroa é convexa, enquanto que a face labial da coroa é quase plana. Em vista lingual, a protuberância lingual marca a raiz, apesar de bastante erodida (Estampa 5, Figura A<sub>1</sub>).

O bordo cortante distal é liso no primeiro terço do seu comprimento, apresentando 9 pequenos dentículos de tamanho decrescente para a comissura do dente, nos restantes dois terços. O bordo cortante mesial tem um contorno convexo e é liso na maioria do seu comprimento, com a presença de três dentículos vestigiais ou uma serrilha ténue perto da raiz.

Apesar do pobre estado de conservação da raiz é possível inferir que seria bilobada, com lobos curtos e esguios.

**Discussão:** segundo Pollerspöck e Straube (2019) existem apenas três espécies fósseis do género *Hemipristis* registadas em sedimentos do Miocénico: *Hemipristis curvatus* Dames, 1883; *Hemipristis serra*; *Hemipristis unidenticulata* Ralte, Tiwari, Lalchawimawii & Malsawma, 2011. Das três, *H. serra* é a mais comumente encontrada nas jazidas fossilíferas miocénicas.

A morfologia de exemplares de *H. unidenticulata* figurados na publicação original de Ralte et al. (2011) difere do dente encontrado, com dentículos presentes em ambos os bordos cortantes e uma coroa com a forma de um triângulo isósceles.

Por comparação com dentes das posições anterior, antero-lateral e lateral de *H. curvatus* figurados por Dames (1883), Underwood et al. (2011), e da sua sinonímia *Hemipristis wyattdurhami* White, 1956 figurada por Case (1980) e Westgate (1984), observa-se que esta espécie apresenta a mesma quase completa ausência de dentículos no bordo cortante mesial como no exemplar em estudo. No entanto, quando comparado com espécimes de *H. serra* figurados por Cappetta (2012) e Antunes & Jonet, (1970) também encontramos esta característica morfológica. Apesar disto, dentes de *Hemipristis serra* usualmente apresentam coroas com o ápice dobrado distalmente, ao diferente do observado no exemplar UEBR\_25.1.

Tendo em conta que *Hemipristis curvatus* não foi até ao momento associado a sedimentos datados do Langhiano e que a principal característica morfológica em comum com esta espécie também é observada em *H. serra*, considerou-se mais correcta a atribuição do único exemplar encontrado em Brielas a *Hemipristis serra*.

A classificação deste material foi publicada no *Geological Journal*, no âmbito deste programa de doutoramento (Fialho et al., 2020).

**Família Carcharhinidae** Jordan & Evermann, 1896

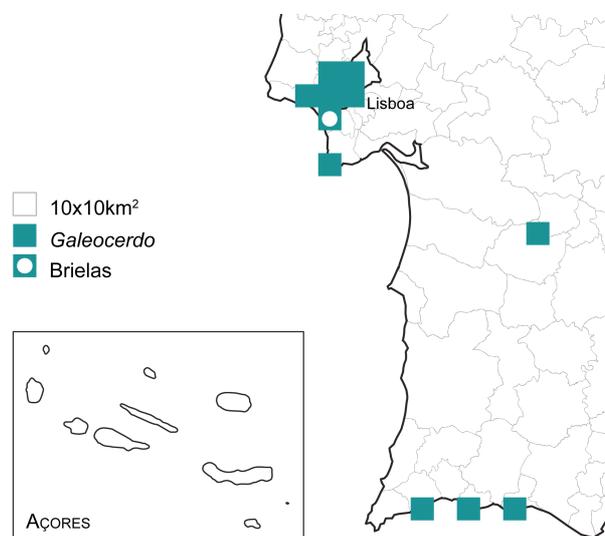
**Género *Galeocerdo*** Müller & Henle, 1838

Neogénico (Fialho et al., 2021)

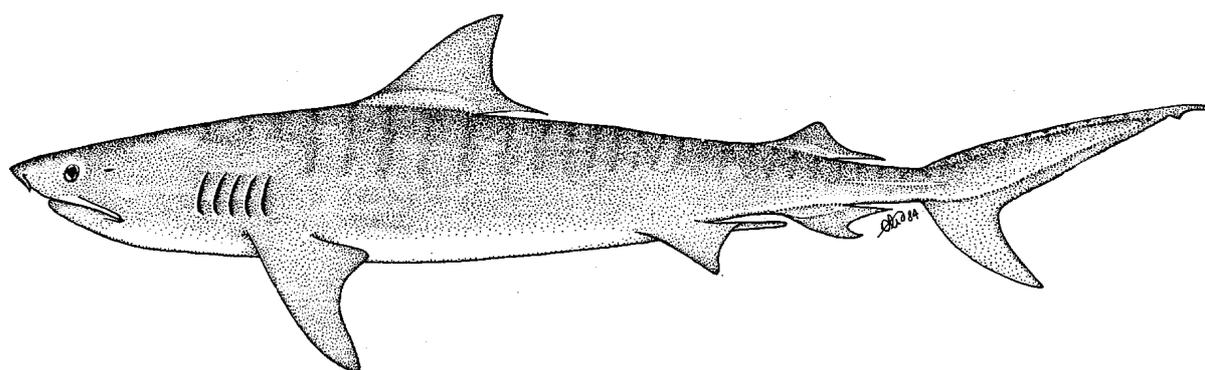
**Espécie-tipo:** *Galeocerdo cuvier* (Péron & Lesueur, 1822) (Figura 7.25)

= *Squalus cuvier* Péron & Lesueur, 1822

Com 47 ocorrências de material em nomenclatura aberta ou atribuído a uma única espécie, *Galeocerdo aduncus*, registaram-se em Portugal um total de 227 fósseis deste género nos trabalhos de: Bonança (1891); Dollfus et al. (1904); Zbyszewski e Moitinho de Almeida (1950); Serralheiro (1954); Cotter (1956); Antunes e Jonet (1970); Jonet et al. (1975); Jonet (1978); Antunes et al. (1981); Antunes et al. (1999a); Antunes et al. (1999d); Antunes e Balbino (2004); Fialho et al. (2020) (Figura 7.24).



**FIGURA 7.24** Distribuição geográfica de fósseis de *Galeocerdo* em Portugal. O círculo branco representa a ocorrência de *Galeocerdo aduncus* em Brielas.



**FIGURA 7.25** Representação da morfologia corporal de *Galeocerdo cuvier* (adaptada de Compagno, 1984b).

***Galeocerdo aduncus*** Agassiz, 1835  
(Estampa 5, Figura B)

**Material:** um dente isolado (UEBR\_26.1).

**Descrição:** dente lateral com a coroa fortemente inclinada distalmente. O bordo cortante distal é direito, com serrilha, partido na base e sem raiz. O bordo cortante mesial é marcadamente convexo, coberto por uma serrilha complexa em que os dentículos também apreseem serrilha. A face lingual do dente é convexa, enquanto que a face labial é fortemente côncava. Em vista lingual, a raiz é bem desenvolvida e bilobada, com uma protuberância lingual presente (Estampa 5, Figura B<sub>1</sub>). O limite lingual coroa-raiz e a raiz são marcados por um sulco, mais subtil na secção distal. Em vista labial, a coroa sobrepõe-se ligeiramente à raiz (Estampa 5, Figura B<sub>2</sub>).

**Discussão:** o espécime encontrado foi comparado com dentes laterais de *Galeocerdo cuvier* (Péron & Lesuer em Lesuer, 1822) figurados por Cappetta (2012), que diferem com uma cúspide principal com uma base mais larga e um limite coroa-raiz mais subtil em ambas as faces do dente.

Apenas com comparação com espécimes de *Galeocerdo aduncus* se encontram semelhanças. A morfologia dos dentes laterais figurados por Case (1980), Brisswalter (2008), Carrillo-Briceño et al. (2016) e Maisch et al. (2018) corresponde à do exemplar em estudo.

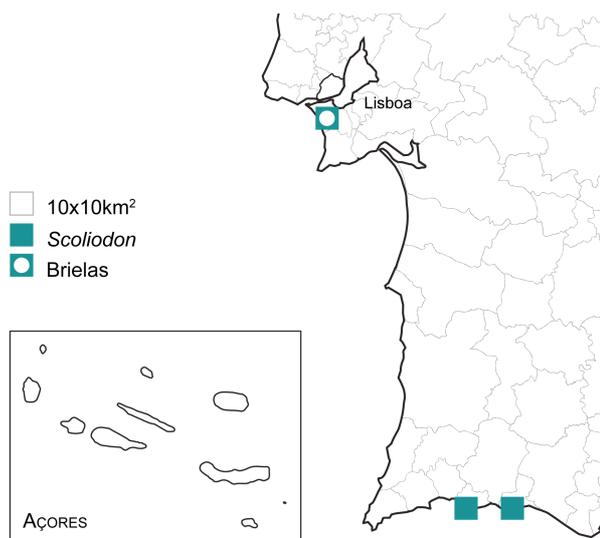
A classificação deste material foi publicada no *Geological Journal*, no âmbito deste programa de doutoramento (Fialho et al., 2020).

**Género *Scoliodon*** Müller & Henle, 1837  
Aquitano - Langhiano (Fialho et al., 2021)

**Espécie-tipo:** *Scoliodon laticaudus*  
Müller & Henle, 1838 (Figura 7.27)

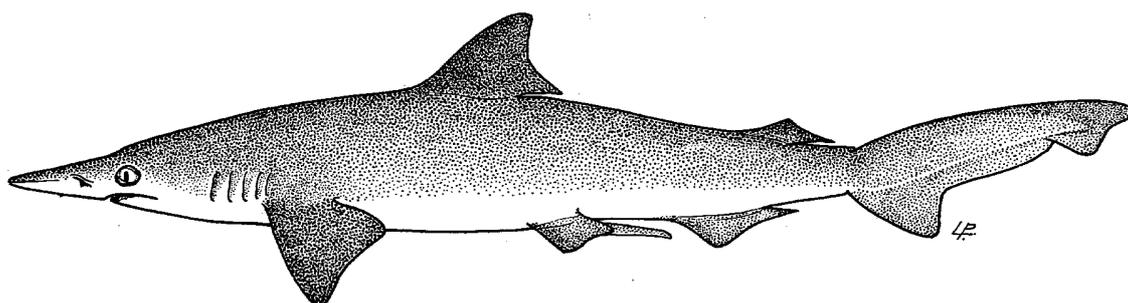
= *Carcharias (Scoliodon) laticaudus*  
Müller & Henle, 1838

O presente trabalho representa o segundo registo da presença de fósseis *Scoliodon* em Portugal. Inicialmente apenas tinham sido assinalados na Praia da Rocha e na Praia Grande por Antunes et al. (1981). As ocorrências



**FIGURA 7.26** Distribuição geográfica de fósseis de *Scoliodon* em Portugal. O círculo branco representa a ocorrência em Brielas.

deste género estão ilustradas na Figura 7.26.



---

**FIGURA 7.27** Representação da morfologia corporal de *Scoliodon laticaudus* (adaptada de Compagno, 1984b).

### ***Scoliodon* sp.**

(Estampa 5, Figura C)

**Material:** encontraram-se 35 dentes isolados (UEBR\_27.1 a UEBR\_27.35). 3 dos exemplares mais fragmentados foram preparados para observação histológica e análise geoquímica pós-publicação, com impregnação em resina (1 exemplar) e pulverização para análise isotópica (2 exemplares).

**Descrição:** dentes em pobres condições de preservação. Coroas erectas, triangulares e esbeltas, com ambos os bordos cortantes lisos. O bordo cortante mesial tem um contorno sigmoidal a convexo, enquanto que o bordo cortante distal é convexo a direito, dependendo do espécime observado. A raiz do único exemplar completo (UEBR\_27.2), não é muito alongada transversalmente, e apresenta em vista lingual uma protuberância lingual subtil (Estampa 5, Figura C<sub>1</sub>). A face basal da raiz é plana, a qual se encontra dividida em dois lobos por um sulco profundo e estreito, onde o foramen central se abre.

**Discussão:** apesar da coroa destes exemplares se assemelhar à de dentes antero-lateral e laterais de *Scoliodon* aff. *laticaudus* figurados por Cappetta (2012), devido ao estado dos fósseis e ausência de mais material completo, optou-se pela sua atribuição em nomenclatura aberta a *Scoliodon*.

A classificação deste material foi publicada no *Geological Journal*, no âmbito deste programa de doutoramento (Fialho et al., 2020).

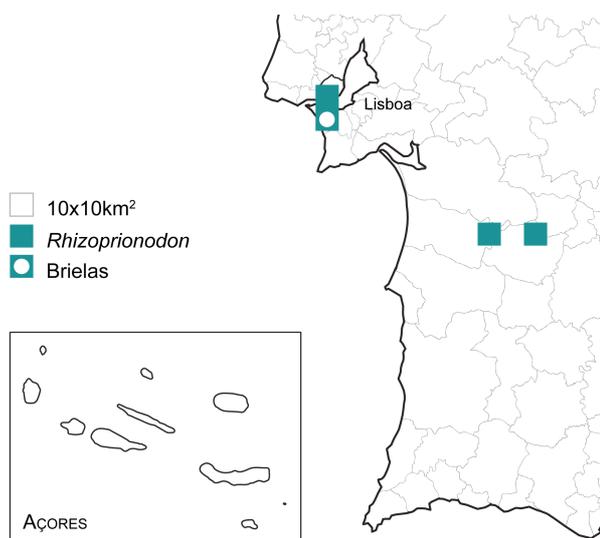
**Género** *Rhizoprionodon* Compagno, 1988

Miocénico (Fialho et al., 2021)

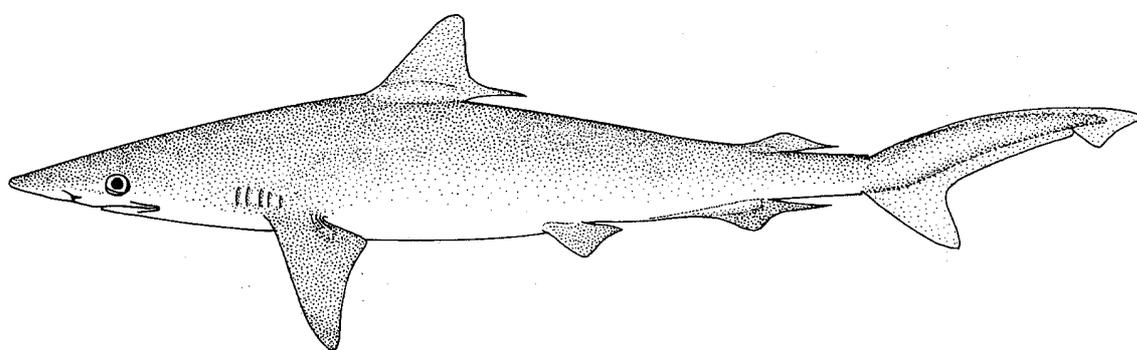
**Espécie-tipo:** *Rhizoprionodon acutus* (Rüppell, 1837) (Figura 7.29)

= *Carcharias (Scoliodon) crenidens* Klunzinger, 1880

Este género foi encontrado até ao momento em quatro jazidas, descritas na bibliografia: Esbarrondadoiro e Santa Margarida (Antunes et al., 1999a; Antunes & Balbino, 2004); Forno do Tijolo, secção Cristo Rei (Antunes et al., 1999d) e Fialho et al. (2020) (Figura 7.28). A espécie *Rhizoprionodon ficheuri* foi descrita pela primeira vez para sedimentos portugueses por Jonet (1965-66).



**FIGURA 7.28** Distribuição geográfica de fósseis de *Rhizoprionodon* em Portugal. O círculo branco representa a ocorrência de *Rhizoprionodon ficheuri* em Brielas.



**FIGURA 7.29** Representação da morfologia corporal de *Rhizoprionodon acutus* (adaptada de Compagno, 1984b).

***Rhizoprionodon ficheuri*** (Joleaud, 1912)  
([Estampa 5, Figura D](#))

= *Physodon miocaenicus* Jonet, 1965: estampa 3, Figuras 3-12.

**Material:** 90 dentes isolados (UEBR\_28.1 a UEBR\_28.90). 5 dos exemplares mais fragmentados foram preparados para observação histológica e análise geoquímica pós-publicação, com impregnação em resina (1 exemplar) e pulverização para análise isotópica (4 exemplares).

**Descrição:** dentes pequenos, mais largos que altos. A base da coroa estende-se para a extremidade distal do dente. A cúspide principal pode apresentar-se mais ou menos convexa, com o ápice por vezes dobrado mesialmente. O bordo cortante mesial é côncavo e afiado, fundido com o talão mesial este ligeiramente convexo. O bordo cortante distal é convexo e afiado sem serrilha, no entanto apresenta um claro entalhe que o separa do talão distal cujo contorno é arredondado.

Em vista labial, a face labial da coroa sobrepõe-se moderadamente à raiz (Estampa 5, Figura D<sub>2</sub>). Esta é baixa, com uma face basilar plana, e, em vista lingual, marcada por uma protuberância lingual subtil onde um sulco profundo separa os dois lobos (Estampa 5, Figura D<sub>1</sub>).

**Discussão:** a morfologia observada nos espécimes de Brielas distingue-se da presente nos dentes fósseis de *Rhizoprionodon ganntourensis* (Arambourg, 1952) também figurado por Cappetta & Nolf (1981) e Samonds et al. (2019) pela presença de um dentículo distal em vez do talão redondo descrito.

Os dentes anteriores e laterais superiores e inferiores da sinonímia *Scoliodon taxandriae* de *Rhizoprionodon taxandriae* Leriche, 1926 figurados por Jonet (1965) e Antunes e Jonet (1970) são mais curtos que os estudados.

Encontraram-se semelhanças apenas com os exemplares de *Rhizoprionodon ficheuri* figurados por Vialle et al. (2011), Cappetta (2012), Andrianavalona et al. (2015), Pollerspöck e Straube (2017); e a sua sinonímia, *Physodon miocaenicus* figurada por Jonet (1965). Os dentes fossilizados desta espécie correspondem em termos de comprimento aos estudados, e nota-se que o ápice da cúspide também se encontra ligeiramente dobrado, bem como os dentes apresentam um contorno semelhante ao dos exemplares de Brielas.

A classificação deste material foi publicada no *Geological Journal*, no âmbito deste programa de doutoramento (Fialho et al., 2020).

**Morfometria:** Numa situação semelhante a *Iago angustidens*, também a morfologia dentária de *Rhizoprionodon ficheuri* se caracteriza pela presença de curvas, com maior expressão na coroa. No dente lateral UEBR\_28.1 (Estampa 12, Figura 1) observam-se 8 landmarks que delimitam a sua forma: (1) ápice da coroa; (2) e (5) extremidades dos talões da coroa; (3) e (4) extremidades dos lobos da raiz; (6) assinala o entalhe que separa do bordo cortante distal da cúspide principal o talão distal; (7) identifica a localização do foramen principal; (8) é o ponto mais baixo do dente.

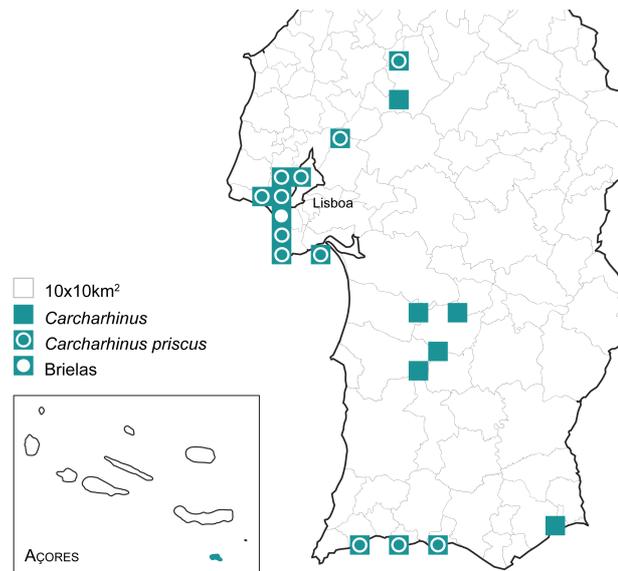
**Género *Carcharhinus*** de Blainville, 1816

Neogénico (Fialho et al., 2021)

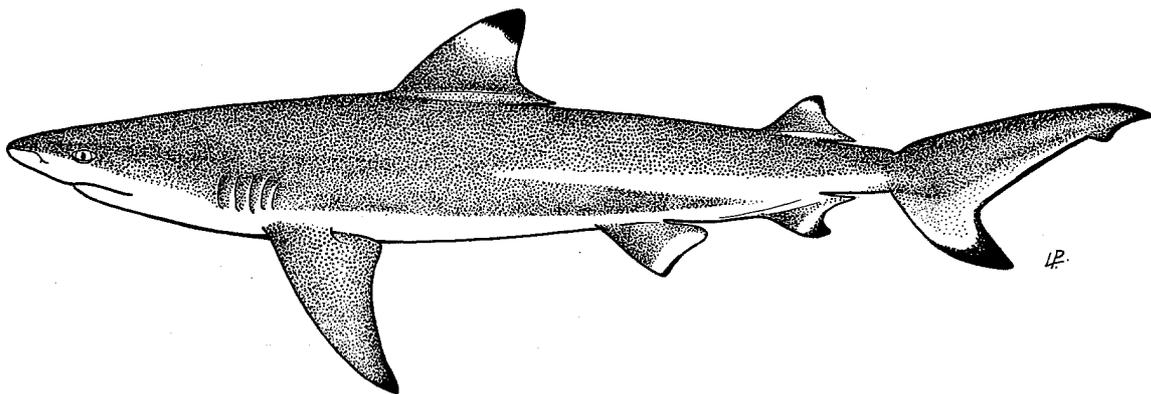
**Espécie-tipo:** *Carcharhinus melanopterus* (Quoy & Gaimard, 1824) (Figura 7.31)

Um género com uma representação elevada em jazidas marinhas portuguesas e um total de 1.467 de ocorrências listadas. Registaram-se seis espécies de *Carcharhinus* em estudos paleontológicos em Portugal: *C. basisulcatus*; *C. egertoni*; *C. leucas*; *C. perezii*; *C. plumbeus*; e *C. priscus*. Os seguintes estudos assinalam as ocorrências destas espécies e do material em nomenclatura aberta atribuído a este género (Figura 7.30):

Bonança (1891); Zbyszewski (1947c); Zbyszewski e Moitinho de Almeida (1950); Serralheiro (1954); Zbyszewski e Veiga Ferreira (1962); Jonet (1965-66); Antunes e Jonet (1970); Jonet et al. (1975); Jonet (1978); Antunes et al. (1981); Antunes et al. (1999a); Antunes et al. (1999d); Antunes e Balbino (2004); Ávila et al. (2012); Fialho et al. (2020).



**FIGURA 7.30** Distribuição geográfica de fósseis de *Carcharhinus* em Portugal. O círculo branco representa a ocorrência de *Carcharhinus priscus* em Brielas.



**FIGURA 7.31** Representação da morfologia corporal de *Carcharhinus melanopterus* (adaptada de Compagno, 1984b).

***Carcharhinus priscus*** (Agassiz, 1843)

(Estampa 5, Figuras E-F)

**Material:** 11 dentes isolados (UEBR\_30.1 a UEBR\_30.11), dez dos quais publicados no âmbito deste estudo. 2 dos exemplares mais fragmentados foram preparados para observação histológica e análise geoquímica pós-publicação, com impregnação em resina (1 exemplar) e pulverização para análise isotópica (1 exemplar).

**Descrição:** os dentes superiores têm uma coroa triangular distalmente inclinada (Estampa 5, Figura E). Ambos os bordos cortantes apresentam uma serrilha que se estende desde a conexão com os respectivos talões até ao ápice da coroa onde desaparece. O bordo cortante mesial é ligeiramente convexo e na maioria dos exemplares encontra-se separado do talão mesial por um entalhe subtil. Enquanto que o bordo cortante distal é ligeiramente côncavo e tem um entalhe marcado a separá-lo do talão respectivo.

Em vista labial, a face labial da coroa é plana a ligeiramente convexa (Estampa 5, Figura E<sub>2</sub>). Em vista lingual, a face lingual da coroa é fortemente convexa, com um colar visível entre a coroa e a raiz (Estampa 5, Figura E<sub>1</sub>). A coroa é mais alta que a raiz, que apresenta uma protuberância lingual subtil e um sulco profundo, onde o foramen central se abre.

No único dente inferior identificado (UEBR\_29.2), observa-se uma morfologia similar, mas com uma cúspide mais estreita, erecta e ornamentada com uma serrilha muito ténue em ambos os bordos cortantes (Estampa 5, Figura F). A raiz é alongada transversalmente.

**Discussão:** comparou-se o material em estudo com várias formas de *Carcharhinus*, incluindo de dentes de *Carcharhinus plumbeus* (Nardo, 1827) do Oceanário de Lisboa, gentilmente doados pela Eng. E. Santos. No entanto, apenas se encontraram semelhanças com outras duas espécies: *C. perezii* (Poey, 1876) e *C. priscus*.

As ligações entre os bordos cortantes e os respectivos talões são angulares como em *C. priscus* figurado por Carrillo-Briceño et al. (2019), Antunes et al. (1981) e Godfrey (2018), mais do que o observado na morfologia de *C. perezii* figurada por Carrillo-Briceño (2019), Godfrey (2018), e Antunes et al. (1999a). Para além disto, segundo Godfrey (2018), *C. priscus* tende a apresentar a ausência de serrilha, atipicamente, na coroa como observado nos fósseis de Brielas, pelo que se decidiu pela atribuição do material a esta espécie.

A classificação deste material foi publicada no *Geological Journal*, no âmbito deste programa de doutoramento (Fialho et al., 2020).

## 7.3 BATOMORPHII

De entre os fósseis triados, 27 exemplares (UEBR\_B\_1 a UEBR\_B\_2) não reúnem condições mínimas de preservação. Erosão e fragmentação acentuada das estruturas dentárias impedem a classificação e atribuição a um *taxon* mais específico. Este conjunto de dentes fossilizados permanece com atribuição supraespecífica à superordem Batomorphii.

**Ordem Rhinopristiformes** Naylor, Caira, Jensen, Rosana, Straube & Lakner, 2012

**Família Pristidae** Bonaparte, 1838

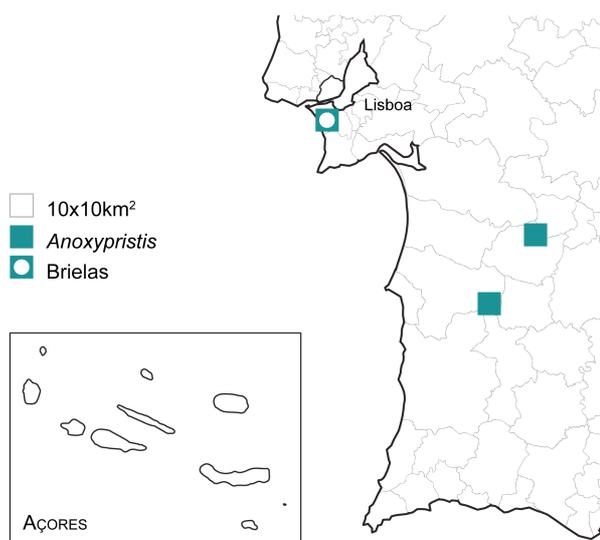
**Género *Anoxypristis*** White & Moy-Thomas, 1941

Langhiano - Tortoniano (Fialho et al., 2021)

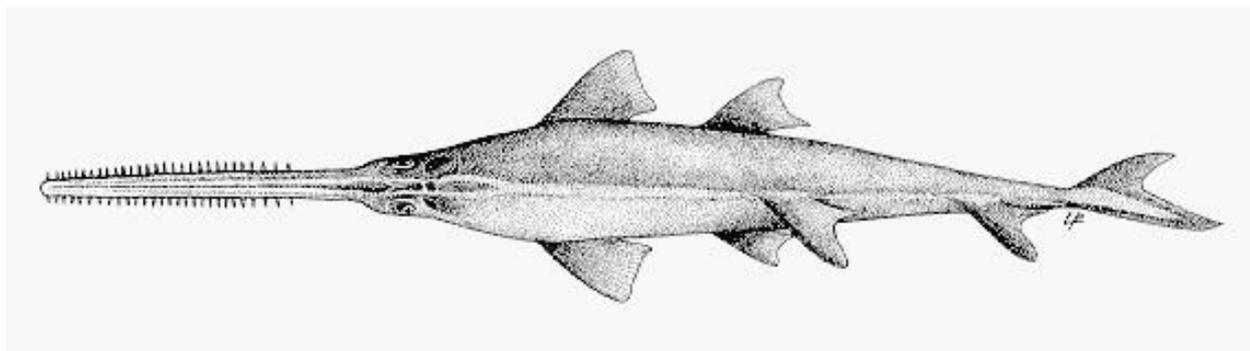
**Espécie-tipo:** *Anoxypristis cuspidata* (Latham, 1794) (Figura 7.33)

= *Pristis cuspidatus* Latham, 1794

O presente trabalho representa o segundo registo de fósseis deste género de batóides em Portugal, sendo que o primeiro foi apresentado por Antunes et al. (1999a) sobre material recuperado das jazidas de Esbarrondadoiro e Vale de Zebro (Figura 7.32).



**FIGURA 7.32** Distribuição geográfica de fósseis de *Anoxypristis* em Portugal. O círculo branco representa a ocorrência em Brielas.



**FIGURA 7.33** Representação da morfologia corporal de *Anoxypristis cuspidata* (adaptada de FAO, n.d.).

### ***Anoxypristis* sp.**

(Estampa 6, Figura A)

**Material:** um dente rostral (UEBR\_1.1).

**Descrição:** o exemplar único encontra-se partido perto da base. Comprimido dorso-ventralmente (Estampa 6, Figura A<sub>3</sub>), com os bordos anterior e posterior afiados. O ápice do dente está ligeiramente inclinado. Através da observação da face basilar da raiz (Estampa 6, Figura A<sub>3</sub>), com vários foramina, é possível inferir que esta teria uma forma elíptica quando inteiro.

**Discussão:** a morfologia característica dos dentes rostrais dos géneros *Pristis* e *Anoxypristis* difere apenas na presença do bordo cortante posterior côncavo em *Pristis*, ausente em *Anoxypristis*. Assim, foi desde logo possível atribuir o espécime encontrado a *Anoxypristis*.

Segundo Pollerspöck e Straube (2018), apenas duas espécies deste género foram encontradas no Miocénico: *Anoxypristis fajumensis* Stromer, 1905, e *Anoxypristis mucrodens* White, 1926. Contudo, ao comparar o espécime em análise com dentes rostrais de *A. mucrodens* (Cappetta, 2012) e *A. fajumensis* (= *Pristis fajumensis*, Stromer, 1905), notou-se que o exemplar UEBR\_1.1 é mais comprimido dorso-ventralmente que os dentes figurados destas espécies. Observa-se, no entanto, que a morfologia deste exemplar é muito semelhante à de *Anoxypristis* sp. descrito por Zalmout et al. (2012).

Na ausência de mais material para comparação, decidiu-se manter a classificação em nomenclatura aberta.

A classificação deste material foi publicada no *Geologica Acta*, no âmbito deste programa de doutoramento (Fialho et al., 2019).

**Família Rhinidae** Müller & Henle, 1841

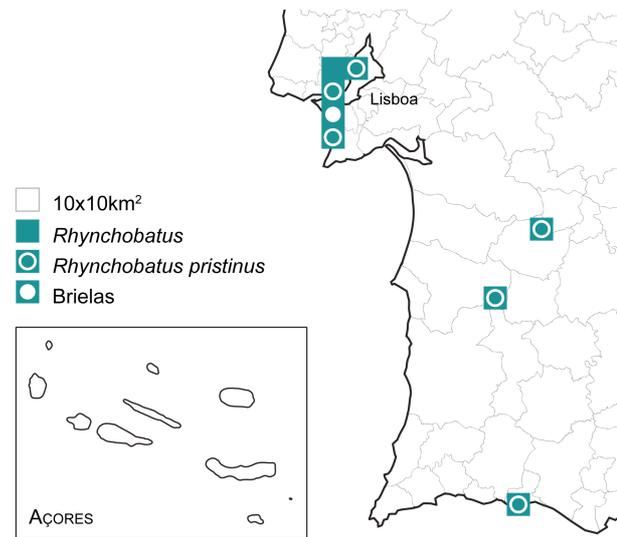
**Género *Rhynchobatus*** Müller & Henle, 1837

Miocénico (Fialho et al., 2021)

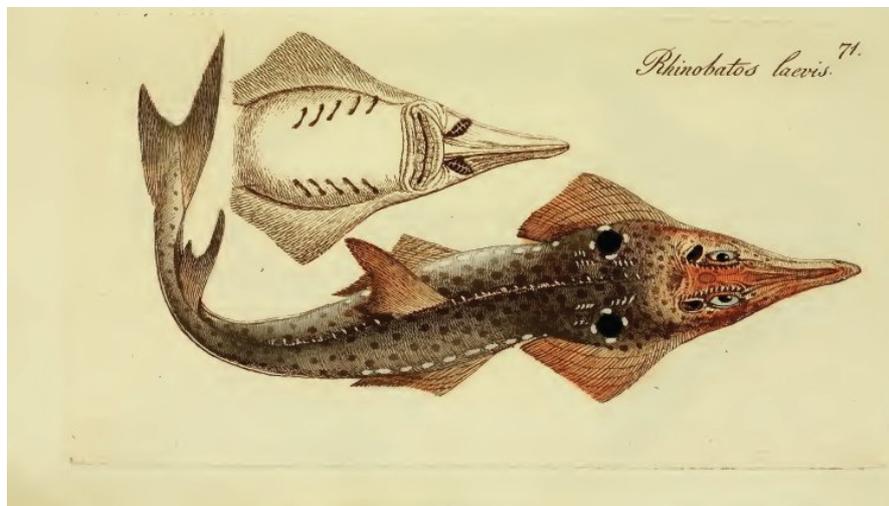
**Espécie-tipo:** *Rhynchobatus laevis* (Bloch & Schneider, 1801) (Figura 7.35)

= *Rhinobatus laevis* Bloch & Schneider, 1801

A presença do género *Rhynchobatus* nas jazidas fossilíferas portuguesas (Figura 7.34) centra-se apenas em duas espécies *Rhynchobatus pristinus* (Antunes et al., 1981; Antunes et al., 1999a; Antunes et al., 1999d; Antunes & Balbino, 2007; Fialho et al., 2019; Jonet, 1968, 1978) e *Rhynchobatus vincenti* Jaekel, 1894 (Serralheiro, 1954).



**FIGURA 7.34** Distribuição geográfica de fósseis de *Rhynchobatus* em Portugal. O círculo branco representa a ocorrência de *Rhynchobatus pristinus* em Brielas.



**FIGURA 7.35** Representação da morfologia corporal de *Rhynchobatus laevis* (adaptada de Bloch & Schneider, 1801).

***Rhynchobatus pristinus*** (Probst, 1877)

(Estampa 6, Figuras B-C)

= *Pristis pristinus* n. sp. Probst, 1877: estampa 1, Figuras 17-18 (descrição original).

**Material:** 41 dentes isolados (UEBR\_2.1 a UEBR\_2.41), 28 dos quais publicados no âmbito deste estudo.

**Descrição:** dentes pequenos mas massivos. Em vista oclusal, apresentam uma coroa globular, com uma forma rombóide com as arestas arredondadas. Na face oral da coroa destacam-se três áreas distintas: labial, central e lingual.

A área labial é convexa e a área central é triangular. Uma crista marcada separa estas áreas. Ambas apresentam uma ornamentação granular bem visível que pode estar, em alguns exemplares, desgastada.

Em vista oclusal, a terceira área, a face lingual da coroa, é lisa e observa-se uma extensão bem desenvolvida do esmaltoide que forma uma úvula (Estampa 6, Figura B<sub>1</sub> e C<sub>1</sub>). Esta úvula central pode ou não estender-se para além do sulco da raiz, como observado nos exemplares figurados (Estampa 6, Figura B-C).

A raiz é massiva e encontra-se dividida em dois lobos por um sulco profundo e largo, como observado em vista basilar (Estampa 6, Figura B<sub>2</sub> e C<sub>2</sub>). A face lingual da raiz apresenta uma depressão bem marcada de cada lado da úvula, com foramina linguais marginais bem visíveis. Em vista basilar, existem dois a três foramina centrais no sulco da raiz, entre os dois lobos. Estes são paralelos e têm faces basilares planas.

**Discussão:** segundo Pollerspöck e Straube (2018), existem três espécies fósseis do género *Rhynchobatus* descritas para o Miocénico: *Rhynchobatus pristinus* (Probst, 1877); *Rhynchobatus rudolfischeri* Laurito Mora, 1999; *Rhynchobatus vincenti* Jaekel, 1894.

Os exemplares estudados diferem dos figurados de *R. rudolfischeri* por Laurito Mora (1999), apresentando uma coroa mais desenvolvida, a úvula central mais longa e a raiz mais curta. Através da comparação com dentes de *Rhynchobatus vincenti* figurados por Bor (1985), observam-se algumas semelhanças na forma da coroa, comprimento da úvula central e morfologia da raiz. No entanto, em vista basilar, não se observa nos exemplares em estudo a protuberância característica da viseira labial da coroa presente nesta espécie.

Contudo, ao comparar-se com dentes antero-laterais, laterais e posteriores de *Rhynchobatus pristinus* figurados por Cappetta (1970) e dentes laterais de ilustrados por Antunes e Balbino (2007), Cicimurri e Knight (2009), Laurito Mora (1999) e Vialle et al. (2011), observam-se morfologias muito semelhantes com as presentes no material

em estudo. Em vista oclusal, destaque-se a mesma forma rombóide da coroa, com ornamentação granular, a úvula central longa e as depressões laterais dos lobos da raiz. Desgaste ou total ausência da ornamentação é também visível em dentes mais pequenos, talvez devido a heterodôncia ontogénica como indicado por Cicimurri e Knight (2009). Assim, atribuiu-se o material a *Rhynchobatus pristinus*.

A classificação deste material foi publicada no *Geologica Acta*, no âmbito deste programa de doutoramento (Fialho et al., 2019).

**Morfometria:** A morfologia dentária de *Rhynchobatus pristinus* é completamente distinta da observada nas espécies de tubarões cujas landmarks foram identificadas anteriormente. Pela análise do dente lateral UEBR\_2.1 (Estampa 13, Figura A) foi possível identificar 16 landmarks e delimitar a forma do dente. Em vista oclusal: (1) ponto médio da viseira labial; (2) e (8) assinalam os ângulos marginais; (3) e (7) pontos laterais de transição coroa-raiz; (10) e (11) identificam as depressões da raiz paralelas à úvula; (4) e (6) pontos que marcam as extremidades dos lobos da raiz; (9) ponto mais baixo da crista transversal da coroa; (5) ponto mais baixo da úvula (Estampa 13, Figura A<sub>1</sub>). Em vista basilar observa-se ainda: (12) e (14) pontos que assinalam a largura máxima da raiz (incluindo os dois lobos); (16) início do sulco da raiz; (13) e (15) pontos de largura máxima vertical do rebordo da viseira labial da coroa (Estampa 13, Figura A<sub>2</sub>).

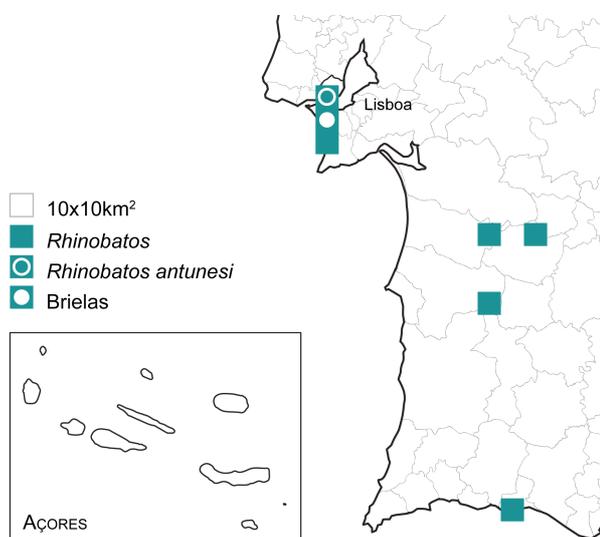
**Família Rhinobatidae** Müller & Henle, 1838

**Género *Rhinobatos*** Linck, 1790  
Miocénico (Fialho et al., 2021)

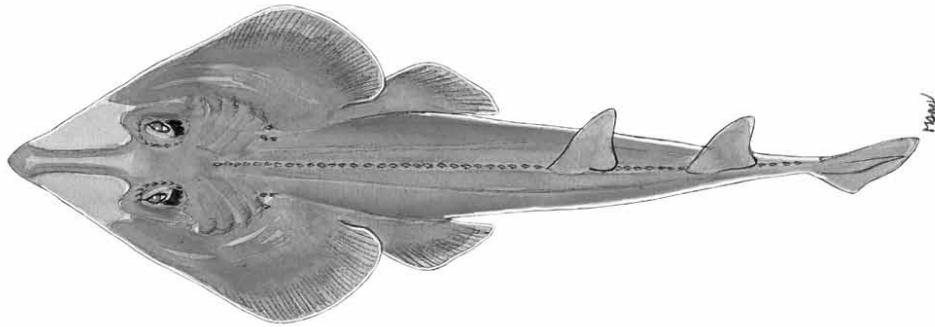
**Espécie-tipo:** *Rhinobatos rhinobatos* (Linnaeus, 1758) (Figura 7.37)

= *Raja rhinobatos* Linnaeus, 1758

A este género foram atribuídos cerca de 3.159 fósseis em nomenclatura aberta (Antunes et al., 1981; Antunes et al., 1999a; Antunes et al., 1999d; Antunes & Balbino, 2007; Fialho et al., 2019; Jonet, 1978) e apenas 6 fósseis à espécie *Rhinobatos antunesi*, apresentada pela primeira vez por Jonet (1968). Os resultados reportados no presente trabalho constituem a segunda ocorrência desta espécie em Portugal (Figura 7.36).



**FIGURA 7.36** Distribuição geográfica de fósseis de *Rhinobatos* em Portugal. O círculo branco representa a ocorrência de *Rhinobatos antunesi* em Brielas.



**FIGURA 7.37** Representação da morfologia corporal de *Rhinobatos rhinobatos* (adaptada de Ebert & Stehmann, 2013).

***Rhinobatos antunesi*** (Jonet, 1968)  
(Estampa 6, Figuras D-E)

= *Rhinobatus antunesi* nov. sp. Jonet, 1968: pl. I, Figuras 6a-c (descrição original).

**Material:** 7 dentes isolados (UEBR\_3.1 a UEBR\_3.7), cinco dos quais publicados no âmbito deste estudo.

**Descrição:** em vista oclusal, a coroa apresenta uma forma de globo (Estampa 6, Figura D<sub>1</sub> e E<sub>1</sub>), que poderá estar aplanada pelo desgaste funcional em vida ou pela erosão (Estampa 6, Figura D<sub>1</sub>). A coroa é mais larga que comprida, alongada no meio até formar uma úvula que não chega ao sulco da raiz. É ladeada por expansões mais curtas do esmaltoide da coroa que se separam da úvula por entalhes mais ou menos abertos. Estas três úvulas são todas arredondadas. Em vista oclusal, há duas depressões na raiz, adjacentes aos entalhes que separam as úvulas, e em cada depressão abre-se um foramen. Em vista basilar, a coroa é esbelta e sobrepõe-se à raiz com uma protuberância arredondada do esmaltoide (Estampa 6, Figura D<sub>2</sub> e E<sub>2</sub>). A raiz é massiva e longa, separada em dois lobos por um sulco subtil na secção superior que se aprofunda numa indentação curva na extremidade inferior. A face basilar dos dois lobos apresenta uma forma sub-triangular com os cantos arredondados.

**Discussão:** apenas duas espécies de *Rhinobatos* foram encontradas em sedimentos miocénicos: *Rhinobatos antunesi* (Jonet, 1968) e *Rhinobatos sahnii* Sahnii & Mehrotra, 1981 (Pollerspöck & Straube, 2018). Como *R. antunesi* foi a única espécie a ser encontrada anteriormente em Portugal, optou-se por comparar primeiro com material atribuído previamente a esta espécie.

Foi possível a atribuição do material em estudo a *Rhinobatos antunesi*, depois da comparação com dentes anteriores e laterais figurados por Jonet (1968) e Cappetta (1970), caracterizados por coroas globosas com três úvulas redondas, sendo a do meio a mais comprida, e os lobos da raiz com faces basilares sub-triangulares.

Apesar da atribuição, é de notar que se encontrou uma morfologia muito semelhante entre o espécime UEBR\_3.1 e o espécime de *Rhinobatos* sp. figurado por Antunes e Balbino (2007).

A classificação deste material foi publicada no *Geologica Acta*, no âmbito deste programa de doutoramento (Fialho et al., 2019).

**Morfometria:** Em comparação com as formas presentes na morfologia dentária de *Rhynchobatus pristinus*, os dentes de *Rhinobatos antunesi* apresentam estruturas menos angulares, onde a presença de semilandmarks beneficiará o estudo morfométrico. No exemplar UEBR\_3.1 (Estampa 13, Figura B) destacam-se 16 landmarks distribuídas pelas duas vistas de observação do fóssil. Em vista oclusal (Estampa 13, Figura A<sub>1</sub>): (1) ponto médio da viseira labial da coroa; (2) e (9) assinalam os ângulos marginais da coroa; (3) e (8) são pontos extremos da coroa, que permitem calcular a largura máxima da coroa; (4) e (7) identificam os extremos laterais da raiz, e a largura máxima da raiz; (5) e (6) pontos mais baixos dos lobos da raiz; (14) identifica o sulco da raiz; (10) e (11) assinalam os extremos das úvulas laterais da coroa; (12) ponto que delimita o fim da úvula principal. Em vista basilar (Estampa 13, Figura A<sub>2</sub>) observam-se: (15) ponto médio do limite coroa-raiz; (16) ponto que identifica o início do sulco da raiz.

**Ordem Rajiformes** Berg, 1937

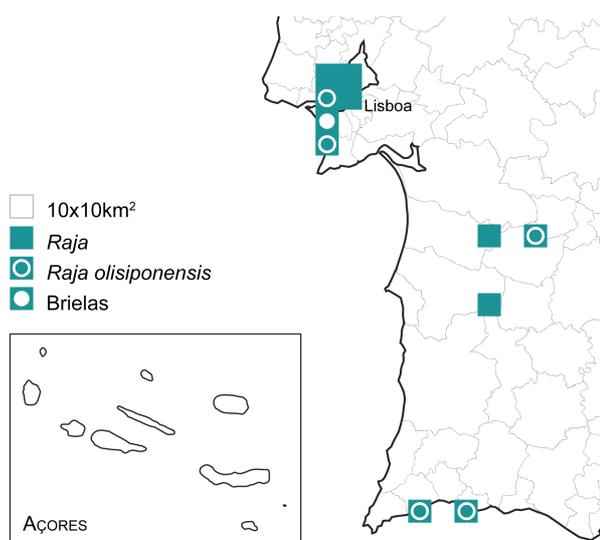
**Família Rajidae** Blainville, 1816

**Género *Raja*** Linnaeus, 1758

Miocénico (Fialho et al., 2021)

**Espécie-tipo:** *Raja miraletus* Linnaeus, 1758 (Figura 7.39)

Para além do material fóssil em nomenclatura aberta, foram identificadas três espécies deste género: *Raja antiqua*, *Raja gentili* e, uma nova para a ciência, *Raja olisiponensis*. Ocorrências destes *taxa* (Figura 7.38) foram



**FIGURA 7.38** Distribuição geográfica de fósseis de *Raja* em Portugal. O círculo branco representa a ocorrência de *Raja olisiponensis* em Brielas.

publicadas nos seguintes estudos: Antunes et al. (1981); Antunes et al. (1999a); Antunes e Balbino (2007); Fialho et al. (2019); Jonet (1968); Jonet (1978); Serralheiro (1954); e Zbyszewski e Moitinho de Almeida (1950).

A espécie-tipo faz parte da actual fauna submarina atlântica (Saldanha, 2003).



**FIGURA 7.39** Representação da morfologia corporal de *Raja miraletus* (adaptada de Ebert & Stehmann, 2013).

***Raja olisiponensis*** (Jonet, 1968)  
(Estampa 6, Figuras F-I)

= *Narcine olisiponensis* nov. sp. Jonet, 1968: pl.1, Figuras 7a-c, 9-11 (descrição original).

= *Dipturus olisiponensis* Jonet, 1968: Brisswalter, 2008, pl. 9, Figs. 1-2.

= *Rostroraja olisiponensis* Jonet, 1968: Andrianavalona et al., 2015, p. 13, Fig. 5A.

**Material:** 60 dentes isolados (UEBR\_4.1 a UEBR\_4.60). Aos 34 exemplares publicados no decorrer deste estudo (Fialho et al. 2019), adicionam-se mais 31 fruto dos últimos trabalhos de triagem realizados. Dos exemplares mais danificados, cinco foram preparados para observação histológica e análise geoquímica pós-publicação com impregnação em resina.

**Descrição:** dentes pequenos com esmaltoide liso. Em vista oclusal, a base da coroa é circular a oval, dependendo da posição do dente (Estampa 6, Figuras F<sub>1</sub>, G<sub>1</sub>, H<sub>1</sub>, I<sub>1</sub>).

Sobrepõe-se à raiz na periferia, de forma mais marcada no visor lingual, formando uma protuberância ou úvula subtil. A coroa tem uma cúspide curvada para o centro, inclinada lingualmente ou mesmo, em alguns casos, para além do visor lingual da coroa. Em vista oclusal, a face lingual da coroa é menos desenvolvida que a face labial. Estão separadas por uma crista transversal bem marcada. A face lingual da coroa apresenta um perfil fortemente côncavo, enquanto que a face labial é convexa, especialmente no meio. A cúspide é mais ou menos alongada dependendo do espécime.

Em vista basilar, a raiz é bem desenvolvida, mas mais curta que a coroa (Estampa 6, Figuras F<sub>2</sub>, G<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>, I<sub>2</sub>). Encontra-se dividida em dois lobos por um sulco profundo com vários foramina. Os lobos da raiz são divergentes, ultrapassando os limites da coroa na maioria dos casos e ligeiramente côncavos. Cada um encontra-se dividido em duas zonas, diferentes em tamanho e forma, por um pequeno entalhe.

**Discussão:** apenas três espécies de *Raja* foram descritas no Miocénico: *Raja gentili* Joleaud, 1912; *Raja holsatica* Reinecke, von der Hocht & Gürs, 2008; *Raja olisiponensis* (Jonet, 1968) (Pollerspöck & Straube, 2018).

A coroa dos dentes estudados não tem uma cúspide proeminente e os lobos da raiz não se encontram divididos em duas regiões, características que predominam na morfologia dos dentes de *Raja gentili* figurados por Brisswalter (2008) e Cappetta (1970). O mesmo sucede quando comparados com dentes anteriores e antero-laterais de *Raja holsatica* figurados por Reinecke et al. (2011), cuja morfologia difere bastante da dos exemplares em estudo.

Este conjunto de fósseis foi ainda comparado com dentes anteriores, antero-laterais e laterais de machos e fêmeas de *Raja olisiponensis* e respectivas sinónimas (Antunes & Balbino, 2007; Brisswalter, 2008; Cappetta, 2012; García et al., 2014; Jonet, 1968). As semelhanças entre morfologias são bastante marcadas. A coroa apresenta a protuberância no meio do visor lingual, uma cúspide desenvolvida em dentes de machos e coroas mais largas em dentes de fêmeas, com uma crista transversal menos desenvolvida. Assim, atribuiu-se o material em estudo a *Raja olisiponensis*.

A classificação deste material foi publicada no *Geologica Acta*, no âmbito deste programa de doutoramento (Fialho et al., 2019).

**Ordem Torpediniformes** de Buen, 1926

**Família Torpedinidae** Bonaparte, 1838

**Género *Torpedo*** Houttuyn, 1764

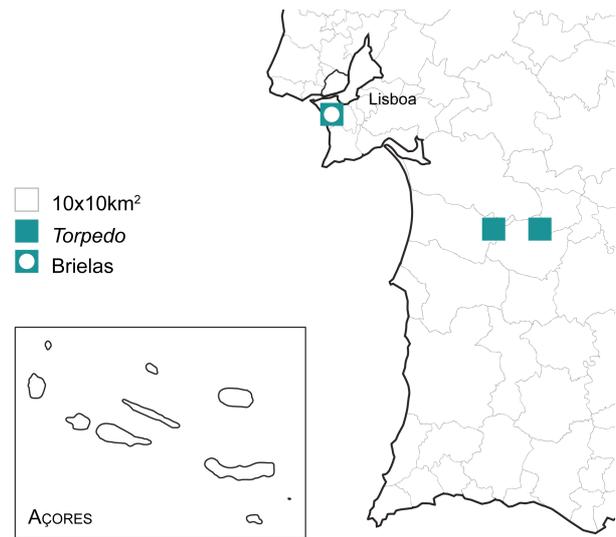
Langhiano - Tortoniano (Fialho et al., 2021)

**Espécie-tipo:** *Torpedo torpedo* (Linnaeus, 1758) (Figura 7.41)

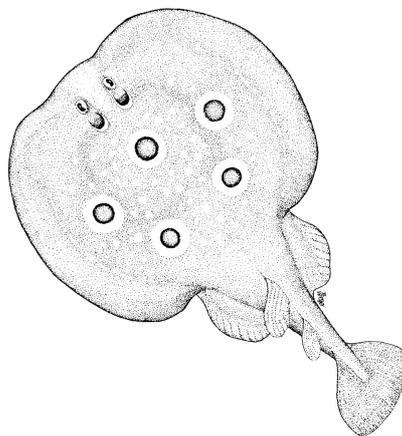
= *Raja torpedo* Linnaeus, 1758

Este género foi identificado anteriormente no registo geológico de Portugal apenas uma vez, nas jazidas de Esbarrondadoiro e Santa Margarida por Antunes et al. (1999a). O presente trabalho constitui-se como o segundo registo de *Torpedo* sp. (Fialho et al., 2019). As ocorrências deste género são ilustradas na Figura 7.40.

A espécie-tipo faz parte da actual fauna submarina atlântica (Saldanha, 2003).



**FIGURA 7.40** Distribuição geográfica de fósseis de *Torpedo* em Portugal. O círculo branco representa a ocorrência em Brielas.



**FIGURA 7.41** Representação da morfologia corporal de *Torpedo torpedo* (adaptada de Ebert & Stehmann, 2013).

## **Torpedo sp.**

(Estampa 7, Figura A)

**Material:** um dente isolado (UEBR\_5.1).

**Descrição:** em vista oclusal, o esmaltoide da coroa apresenta vários foramina, provavelmente consequente de processos bioerosão (Estampa 7, Figura A<sub>1</sub>). A coroa é larga, com uma forma quase rectangular, e uma crista transversal desenvolvida numa cúspide longa, afiada e ligeiramente inclinada. Ainda em vista oclusal, observa-se que o dente é simétrico. Os ângulos marginais estão presentes. A extremidade inferior do visor labial da coroa é côncava. O visor lingual da coroa é marcado por um entalhe e expõe os limites dos lobos da raiz. Em vista basilar, a raiz encontra-se dividida por um sulco profundo e largo em dois lobos reduzidos de base redonda (Estampa 7, Figura A<sub>2</sub>).

**Discussão:** segundo Pollerspöck e Straube (2018) foram descritas quatro espécies para o género *Torpedo*, no entanto no registo fóssil do Miocénico apenas se registaram espécimes em nomenclatura aberta. O exemplar UEBR\_5.1 foi comparado com um dente Antero-lateral de um macho de *Torpedo torpedo* (Linnaeus, 1758) (Cappetta, 2012) e vários dentes de *Torpedo* sp. Figurados por Antunes et al. (1999a). Apesar de a coroa e a raiz do espécime serem bastante semelhantes ao dente de *Torpedo torpedo*, dada a ausência de mais material para comparação desta jazida decidiu-se por deixar o espécime em nomenclatura aberta *Torpedo* sp.

A classificação deste material foi publicada no *Geologica Acta*, no âmbito deste programa de doutoramento (Fialho et al., 2019).

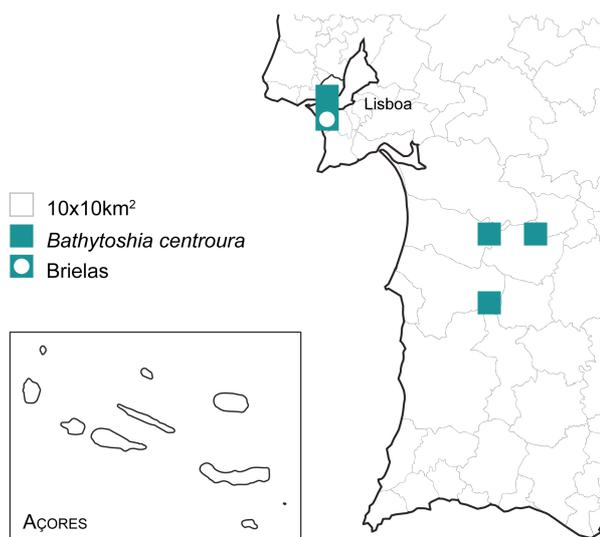
**Ordem Myliobatiformes** Compagno, 1973

**Família Dasyatidae** Jordan & Gilbert, 1879

**Género *Bathytoshia*** Whitley, 1933  
Burdigaliano - Messiniano (Fialho et al., 2021)

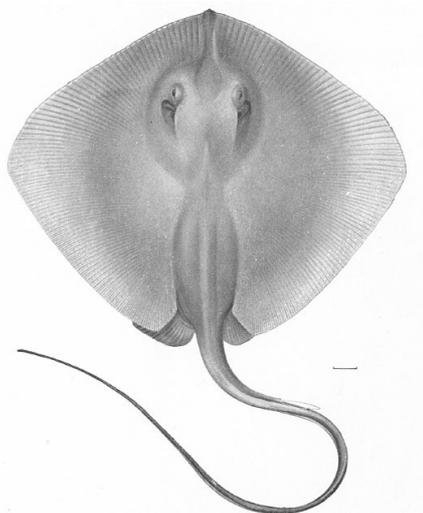
**Espécie-tipo:** *Bathytoshia lata* (Garman, 1880) (Figura 7.65)

= *Dasyatis thetidis* Ogilby, 1899



**FIGURA 7.42** Distribuição geográfica de fósseis de *Bathytoshia centroura* em Portugal. O círculo branco representa a ocorrência em Brielas.

A espécie *Bathytoshia centroura* regista-se três vezes em Portugal (Antunes et al., 1999a; Antunes et al., 1999d; Balbino & Antunes, 2007; Fialho, 2021), com um total de 810 fósseis recuperados de cinco jazidas: Santa Margarida; Esbarrondadoiro; Vale de Zebro; Forno do Tijolo, secção Cristo Rei; e Brielas (Figura 7.64).



**FIGURA 7.43** Representação da morfologia corporal de *Bathytoshia lata* (adaptada de Jenkins, 1903).

***Bathytoshia centroura*** (Mitchill, 1815)  
([Estampa 7, Figuras B-H](#))

= *Dasyatis* gr. *centroura* (Mitchill, 1815): Balbino e Antunes, 2006, Figs. 2.3-5, 3.1-2.

**Material:** 155 dentes isolados (UEBR\_31\_1 a UEBR\_31\_155).

**Descrição:** dentes bastante fragmentados, com apenas alguns exemplares completos.

Em vista oclusal, observa-se uma coroa globosa com viseira labial convexa a angular (Estampa 7, Figuras B<sub>1</sub>, C<sub>1</sub>, D<sub>1</sub>, E<sub>1</sub>) A zona labial da coroa apresenta uma ornamentação reticulada irregular, a qual se pode estender para a depressão subcircular observada na face labial da coroa. A crista transversal é bastante larga e ligeiramente abaulada, acompanhada por uma zona lingual da coroa de contorno triangular. Ainda em vista oclusal, observam-se ângulos marginais bem distintos. Na face lingual da coroa distingue-se a aresta médio-lingual cortante no centro. Observa-se também a depressão das faces margino-linguais. Junto à raiz, a viseira lingual da coroa é geralmente convexa, ocultando parte da raiz. No entanto, alguns exemplares apresentam uma concavidade mediana.

Em vista basilar, o rebordo inferior da viseira labial da coroa é largo e marcado por uma ligeiramente protuberância mediana (Estampa 7, Figuras B<sub>2</sub>, C<sub>2</sub>, D<sub>2</sub>, E<sub>2</sub>). A raiz é dividida por um sulco largo e profundo em dois lobos bem individualizados. A face basilar dos lobos é plana a ligeiramente abaulada. No centro do sulco abre-se o foramen central.

A morfologia dos dentes atribuídos a machos distingue-se pelo desenvolvimento da crista transversal da coroa numa cúspide longa, larga e pontiaguda. Observa-se, em vista oclusal, uma pequena depressão longitudinal na cúspide, que, em alguns casos, se apresenta ornamentada (Estampa 7, Figuras F<sub>1</sub>, G<sub>1</sub>, H<sub>1</sub>). Visto de perfil, estes dentes têm uma crista médio-lingual côncava e a viseira labial da coroa proeminente (Estampa 7, G<sub>3</sub>).

**Discussão:** apesar da morfologia geral dos dentes em estudo se aproximar de *Dasyatis probsti* e de *Taeniurops cavernosus* ambas figuradas por Cappetta (1970), distingue-se destas pelo formato subcircular da depressão médio labial. Ao comparar o material com dentes fossilizados de *Bathytoshia centroura* (= *Dasyatis* gr. *centroura*) figurados por Balbino e Antunes (2006), observa-se que a morfologia corresponde à descrita por estes autores. Atribuiu-se, assim, a esta espécie.

**Morfometria:** De entre os exemplares identificados, o dente anterior UEBR\_31.4 reunia as melhores condições de preservação para identificação das landmarks.

Observam-se em vista oclusal (Estampa 13, Figura C) os pontos: (1) que assinala o ponto médio do contorno da viseira labial da coroa; (2) e (7) marcam os ângulos marginais da coroa; (3) e (6) delimitam os extremos dos contornos laterais da face lingual da coroa; (4) e (5) identificam as extremidades dos lobos da raiz; (8) ponto médio do contorno inferior da depressão médio labial; (9) ponto médio da crista transversal da coroa; (10) ponto médio da viseira lingual da coroa.

Os pontos médios (8-10) em conjunto com os pontos limites (1, 2, 7) permitem delimitar as diferentes secções da coroa: (1, 2, 7, 8) zona labial da coroa; (2, 7, 8, 9) zona lingual da coroa; (2, 7, 9, 10) face lingual da coroa.

**Género *Dasyatis*** Rafinesque, 1810

Miocénico (Fialho et al., 2021)

**Espécie-tipo:** *Dasyatis pastinaca* (Linnaeus, 1758) (Figura 7.45)

= *Dasyatis ujo* Rafinesque, 1810

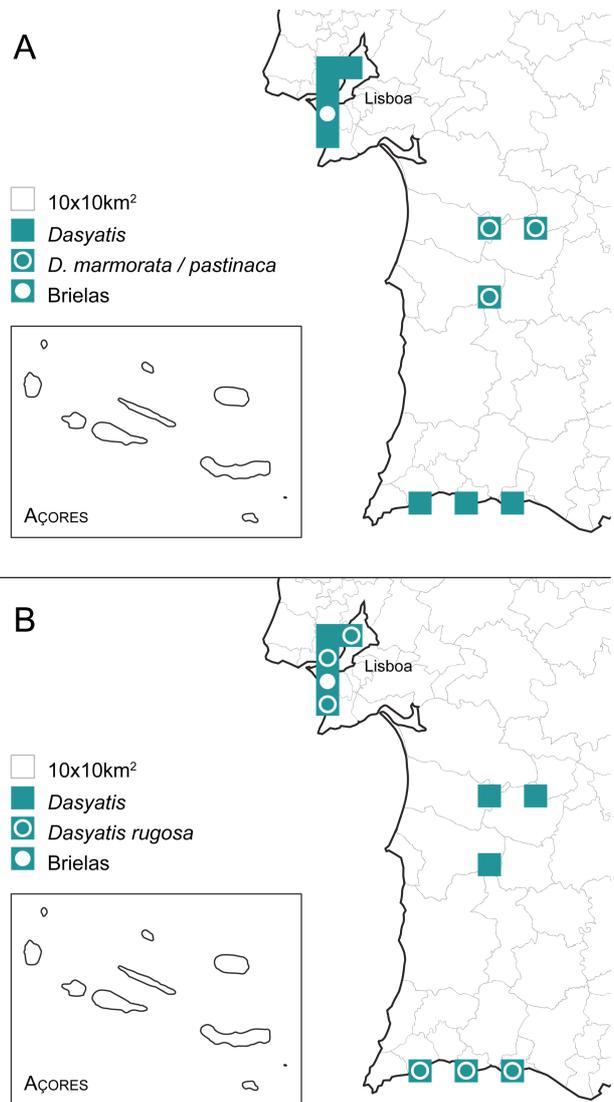
Segundo Pollerspöck e Straube (2021) são actualmente válidas 53 espécies do género *Dasyatis*, das quais 46 se encontram extintas e 7 ainda existem nos dias hoje.

Em Portugal, identificaram-se fósseis de várias espécies de *Dasyatis* (Figura 7.44), publicadas por: Antunes et al. (1981); Antunes et al. (1999a); Antunes et al. (1999d); Balbino e Antunes (2006); Jonet (1968); Jonet (1978); Serralheiro (1954); Zbyszewski e Moitinho de Almeida (1950). O presente trabalho inclui novas ocorrências para quatro *taxa*.

A espécie-tipo faz parte da actual fauna submarina atlântica (Saldanha, 2003), conhecida pelos nomes vulgares: uje, ratão (Figura 7.45).



**FIGURA 7.45** Representação da morfologia corporal de *Dasyatis pastinaca* (adaptada de Ebert & Stehmann, 2013).



**FIGURA 7.44** Distribuição geográfica de fósseis de *Dasyatis* em Portugal, evidenciando a ocorrência de duas das espécies descritas no presente trabalho: A, *Dasyatis marmorata / pastinaca*; B, *Dasyatis rugosa*. O círculo branco representa a ocorrência em Brielas de espécies deste género.

***Dasyatis marmorata*** (Steindachner, 1892) ou ***Dasyatis pastinaca*** (Linnaeus, 1758)  
(Estampa 8, Figuras A-D)

= *Dasyatis marmorata* / *pastinaca*: Balbino e Antunes (2006), Fig. 4.1.

= *Dasyatis pastinaca*: Cappetta (2012), Fig. 406A-P.

**Material:** 53 dentes isolados (UEBR\_32.1 a UEBR\_32.53).

**Descrição:** a maioria dos exemplares encontrados apresenta pobres condições de preservação, com sinais evidentes de erosão e fragmentação na coroa, raiz ou ambas.

Dentes anteriores apresentam uma coroa elíptica a um losango. Em vista oclusal, observa-se que a face labial da coroa, plana ou ligeiramente globosa é marcada por uma ornamentação alveolar mais ou menos desgastada (Estampa 8, Figuras A e B<sub>1</sub>). Existe uma depressão subtil e ornamentada na face labial da coroa. A crista transversal destaca-se da face labial da coroa. Os ângulos marginais estão bem marcados, e a face lingual da coroa tem perfil côncavo. Dependendo do fóssil, pode-se observar a presença de uma aresta médio-lingual fina ou a sua completa ausência. A viseira lingual da coroa é côncava e cobre parcialmente os lobos da raiz.

Em vista basilar, observa-se que um rebordo inferior da viseira labial estreito e convexo, marcado por uma subtil protuberância mediana (Estampa 8, Figura B<sub>2</sub>). A raiz é dividida por um sulco largo e profundo em dois lobos com face basilar elíptica a triangular, deslocados lingualmente. No sulco da raiz observa-se o foramen central.

Dentes laterais apresentam-se mais largos que os anteriores. A forma da coroa é mais elíptica, apresentando o mesmo tipo de ornamentação na face labial. Em vista oclusal, a face lingual da coroa é mais baixa, com um perfil côncavo (Figura 8, Figura C). A aresta médio-lingual está ausente. A viseira lingual da coroa é convexa e sobrepõe-se um pouco aos lobos da raiz.

Em dentes de machos, observa-se o desenvolvimento da crista transversal numa cúspide longa e inclinada lingualmente. A face labial é marcada por ornamentação que poderá acompanhar a crista transversal quase até ao ápice. Existe uma ligeira depressão no centro da cúspide. Ainda em vista oclusal, observa-se a viseira lingual da coroa, convexa junto à raiz (Estampa 8, Figura D). Perto dos ângulos marginais destacam-se depressões na face lingual da coroa.

**Discussão:** o material identificado suscita dúvidas pela semelhança com a morfologia de duas espécies, *Dasyatis marmorata* e *Dasyatis pastinaca*. Os fósseis foram comparados com exemplares anteriores e laterais destas espécies, figurados por Balbino e Antunes (2006) e Cappetta (2012). No entanto, à semelhança das

conclusões de Balbino e Antunes (2006), dada a ausência de mais material e bibliografia de comparação, por agora, optou-se pela atribuição a ambas as espécies.

***Dasyatis probsti*** Cappetta, 1970  
(Estampa 8, Figuras E-I)

= *Dasyatis probsti* Cappetta, 1970: Estampa 21, Figuras 15-23 [descrição original].

**Material:** 59 dentes isolados (UEBR\_33.1 a UEBR\_33.59).

**Descrição:** fósseis de médias dimensões, alguns danificados a nível da coroa, raiz ou ambas, ou bastante erodidos.

Em vista oclusal, a coroa apresenta um contorno marcadamente angular, com os ângulos marginais bem definidos (Estampa 8, Figuras E<sub>1</sub>, F<sub>1</sub> e G). A face labial da coroa é abaulada, e marcada em todos os exemplares por uma depressão médio labial circular a subcircular. Observa-se ornamentação reticular irregular em toda a face labial, com maior incidência nas zonas labial e lingual da coroa. A viseira labial é angular nos dentes anteriores e convexa nos dentes laterais. A crista transversal é larga e alta no centro, estreitando em direcção aos ângulos marginais. Possui uma ornamentação reticulada de malha alongada verticalmente, e um contorno sinuoso. A aresta médio-lingual, quando presente, é rectilínea e não muito marcada. A viseira lingual tem um contorno por vezes ondulado ou mesmo com um ângulo mediano bem vincado. Esta viseira sobrepõem-se ao entalhe lingual da raiz e cobre parcialmente os lobos alongados da mesma. De perfil, é possível observar que a coroa é mais alta que a raiz. Esta encontra-se desfasada lingualmente.

Em vista basilar, a raiz é dividida nos dois lobos mencionados anteriormente por um sulco profundo onde se observa o foramen central (Estampa 8, Figuras E<sub>2</sub> e F<sub>2</sub>). A face basilar da raiz é convexa.

Dentes de machos apresentam uma crista transversal alongada numa cúspide, cujo comprimento dependerá da posição em vida (em anteriores mais comprida que em laterais) (Estampa 8, Figuras H e I). Nesta cúspide estende-se a depressão médio-labial se estende labial-lingualmente, juntamente com a ornamentação reticular de aspecto grosseiro.

**Discussão:** os fósseis em estudo foram comparados com espécimes de *Taeniurops cavernosus* (= *Dasyatis cavernosa*) figurados por Cappetta (1970). Também se compararam as morfologias descritas com as de espécimes de fêmeas e machos de *Dasyatis probsti* figurados por Cappetta (1970), na publicação onde originalmente descreve esta espécie, e por Vialle et al. (2011).

Com morfologias semelhantes, o material analisado aproxima-se mais de *D. probsti* que de *T. cavernosus*. São dentes mais baixos, e com uma raiz mais deslocada para trás. A depressão médio-labial adopta um formato circular, característico de *D. probsti*, e o contorno da viseira labial da coroa é bastante mais angular que em *T. cavernosus*. Atribuiu-se, assim, o material a *Dasyatis probsti*.

**Morfometria:** De entre os exemplares identificados, o dente lateral UEBR\_33.3 apresentava melhores condições de preservação, permitindo a identificação clara das landmarks. Em vista oclusal (Estampa 13, Figura D) listam-se os pontos: (1a) e (1b) que assinalam os dois ângulos presentes no contorno da viseira labial da coroa; (2) e (7) marcam os ângulos marginais da coroa; (4) e (5) identificam as extremidades dos lobos da raiz; (8) ponto médio do contorno inferior da depressão médio labial; (9) ponto médio da crista transversal da coroa; (10) ponto médio da viseira lingual da coroa. Os pontos (3) e (6) estão omissos nesta morfologia, ao contrário do que se observa em *Bathytoshia centroura*.

Os pontos médios (8-10) em conjunto com os pontos limites (1, 2, 7) permitem delimitar as diferentes secções da coroa: (1, 2, 7, 8) zona labial da coroa; (2, 7, 8, 9) zona lingual da coroa; (2, 7, 9, 10) face lingual da coroa.

***Dasyatis rugosa*** (Probst, 1877)  
(Estampa 9, Figuras A-D)

= *Dasyatis rugosa*: Cappetta (1970), Estampa 21, Figs. 1-14.

= *Dasyatis rugosa*: Cicimurri e Knight (2009), Fig. 8C.

= *Dasyatis rugosa*: Vialle et al. (2011), Figs. 4-7.

= *Dasyatis rugosa*: Pollerspöck e Beaury (2014), Estampa 2, Fig. 8.

= *Dasyatis rugosa*: Jost (2016), Fig. 8l-m.

= *Dasyatis rugosa*: Szabo e Kocsis (2016), Fig. 9O-Q.

= *Dasyatis rugosa*: Godffrey (2018), Fig. 2.24H-K.

= *Dasyatis rugosa*: Villafana et al. (2020), Fig. 8m-n.

**Material:** 68 dentes isolados (UEBR\_34\_1 a UEBR\_34\_68).

**Descrição:** uma grande variedade de tamanhos nos exemplares identificados. Existe dimorfismo sexual entre a morfologia dentária de machos e fêmeas, no entanto

mantém-se a forma globular mais ou menos pronunciada da coroa em comum. Alguns exemplares estão bastante rolados e/ou fragmentados a nível da coroa, raiz ou ambas.

Os dentes anteriores são mais altos que largos. Em vista oclusal, observa-se uma coroa baixa, com a face labial mais desenvolvida que a lingual (Estampa 9, Figura A<sub>1</sub>). A face labial da coroa é marcada por uma crista transversal muito desenvolvida, proeminente. Em alguns exemplares pende sobre a face lingual da coroa, cujo perfil é pouco côncavo e onde se observa uma subtil aresta médio-lingual. Observa-se ornamentação reticulada em toda a face labial da coroa, mais ou menos erodida dependendo do exemplar. A viseira labial da coroa é angular a meio. Ainda em vista oclusal, a viseira lingual da coroa, bastante convexa, alcança o entalhe lingual da raiz e sobrepõe-se a parte dos lobos da raiz. Em vista basilar, a raiz apresenta-se bem desenvolvida, com dois lobos inclinados lingualmente, separados por um sulco profundo e largo onde se abre o foramen central (Estampa 9, Figura A<sub>2</sub>).

Em dentes laterais, observa-se um alongamento transversal. Em vista oclusal, destaca-se a crista transversal, proeminente e bem desenvolvida, em alguns exemplares mais alta que a restante face labial da coroa (Estampa 9, Figura B<sub>1</sub>). Pode apresentar ou não ornamentação na forma de pregas verticais curtas. A viseira labial da coroa é menos angular que em dentes anteriores, enquanto que a viseira lingual da coroa se apresenta menos convexa, mas continua a ocultar parcialmente os lobos da raiz. Em vista basilar, observa-se uma raiz mais baixa, também dividida em dois lobos por um sulco de limites paralelos (Estampa 9, Figura B<sub>2</sub>). Apesar do pobre estado de conservação da maioria dos espécimes, é possível observar no contorno inferior de alguns lobos uma forma triangular.

Os dentes mais laterais possuem uma crista transversal mais larga. A face labial da coroa é arredondada e apresenta alguma ornamentação na secção do meio, enquanto que a face lingual da coroa permanece lisa (Estampa 9, Figura C). A raiz, bastante mais plana que nas restantes posições, apresenta-se dividida em dois lobos largos de contorno triangular.

Morfologia dentária associada a machos é caracterizada por uma crista transversal desenvolvida numa cúspide inclinada lingualmente, conferindo um contorno triangular à face labial da coroa. Observa-se uma ornamentação reticulada na face labial da coroa, incluindo na crista transversal. Em vista oclusal, destaca-se ainda a viseira labial da coroa convexa ou ligeiramente angular no meio (Estampa 9, Figura D<sub>1</sub>).

**Discussão:** dada a presença de caracteres distintivos como a forma globular da coroa ornamentada, a crista transversal desenvolvida e a raiz massiva e relativamente curta, decidiu-se comparar o material em estudo com exemplares de *D. rugosa* figurados por Cappetta (1970), Cicimurri e Knight (2009), Vialle et al. (2011), Pollerspöck e Beaury (2014), Jost (2016), Szabo e Kocsis (2016), Godffrey (2018) e Villafana et al.

(2020). A semelhança com as morfologias de fêmeas e machos, e das posições anterior, lateral e muito lateral, permitem a atribuição do material em estudo a esta espécie.

**Morfometria:** Para a digitalização dos pontos de referência dos caracteres morfológicos de *Dasyatis rugosa*, escolheu-se o dente lateral UEBR\_34.2. Em vista oclusal (Estampa 13, Figura E) listam-se os pontos: (1) que assinala o ponto médio do contorno da viseira labial da coroa; (2) e (7) marcam os ângulos marginais da coroa; (4) e (5) identificam as extremidades dos lobos da raiz; (8) ponto médio do contorno inferior da depressão médio labial; (9) ponto médio da crista transversal da coroa; (10) ponto médio da viseira lingual da coroa. Os pontos (3) e (6) estão omissos nesta morfologia, ao contrário do que se observa em *Bathytoshia centroura*.

Os pontos médios (8-10) em conjunto com os pontos limites (1, 2, 7) permitem delimitar as diferentes secções da coroa: (1, 2, 7, 8) zona labial da coroa; (2, 7, 8, 9) zona lingual da coroa; (2, 7, 9, 10) face lingual da coroa.

***Dasyatis* sp.**

(Estampa 9, Figura E)

**Material:** 5 dentes isolados (UEBR\_36.1 a UEBR\_36.5).

**Descrição:** exemplares rolados, um fragmentado a nível da coroa.

Estes dentes apresentam-se comprimidos, com a coroa quase com a mesma altura que a raiz. Em vista oclusal, a coroa tem a forma de um losango e nota-se uma ligeira ornamentação na zona labial da coroa (Estampa 9, Figura E<sub>1</sub>). A viseira labial da coroa é angular, e a viseira lingual convexa. A crista transversal só aparenta desenvolvida num dos exemplares, juntamente com a aresta médio-lingual cortante na zona mediana. Os ângulos marginais não são muito marcados. Ainda em vista oclusal, observa-se que a viseira lingual da coroa alcança o entalhe lingual da raiz em apenas dois exemplares.

Em vista basilar, a raiz está bastante deslocada lingualmente (Estampa 9, Figura E<sub>2</sub>). Divide-se em dois lobos individuais de face plana a abaulada e contorno subcircular a triangular, por um sulco pouco profundo mas largo. Neste abre o foramen central. Observa-se ainda que o rebordo inferior da viseira labial da coroa é bastante largo e alto, contrastante com o rebordo inferior da viseira lingual da coroa pouco desenvolvido.

**Discussão:** os fósseis em análise foram comparados com todo o restante material e, apesar de ser possível encontrar algumas semelhanças com outras espécies

identificadas de *Dasyatis*, a compressão acentuada dos dentes, a ausência de ornamentação na coroa e a largura do rebordo inferior da viseira labial da coroa são bastante distintivos.

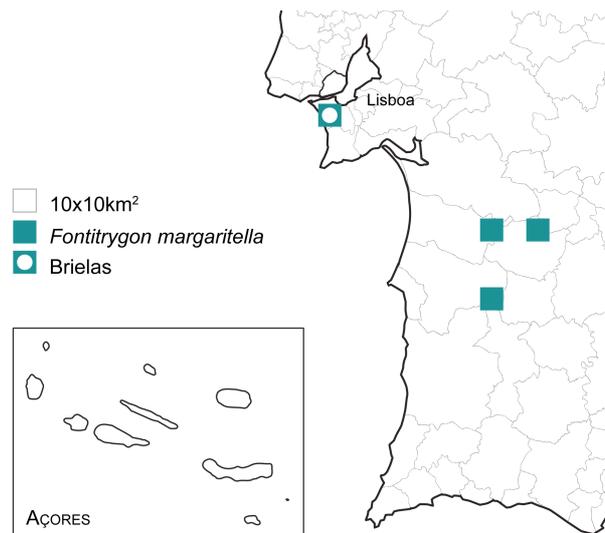
Devido à pobre condição de preservação destes exemplares e ausência de mais material para comparação, optou-se pela sua atribuição, em nomenclatura aberta, a *Dasyatis* sp.

**Género *Fontitrygon*** Last, Naylor & Monjaji-Matsumoto, 2016  
Langhiano - Messiniano (Fialho et al., 2021)

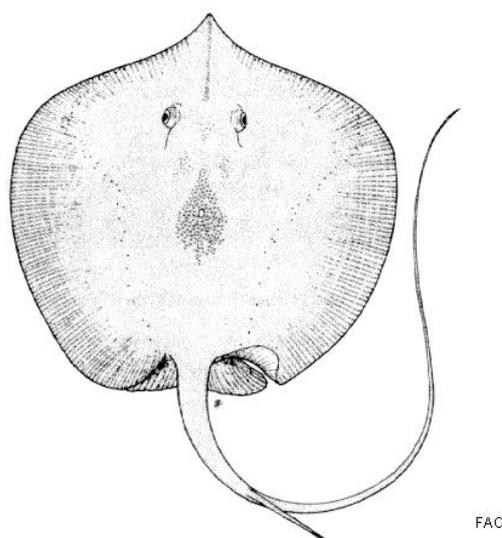
**Espécie-tipo:** *Fontitrygon margarita* (Günther, 1870) (Figura 7.47)

= *Trygon margarita* Günther, 1870

No presente estudo, assinala-se pela segunda vez a presença de fósseis deste género em Portugal, sendo que a primeira referência está patente nas publicações do trabalho de Balbino (1995): Antunes et al. (1999a); Balbino e Antunes (2006) (Figura 7.46).



**FIGURA 7.46** Distribuição geográfica de fósseis de *Fontitrygon margaritella* em Portugal. O círculo branco representa a ocorrência em Brielas.



**FIGURA 7.47** Representação da morfologia corporal de *Fontitrygon margarita* (adaptada de Günther, 1870).

**Fontitrygon cf. margaritella** (Compagno & Roberts, 1984)

(Estampa 9, Figura F)

= *Dasyatis cf. margaritella* (Compagno & Roberts, 1984): Balbino e Antunes (2006), Fig. 4(2-5).

= *Dasyatis margaritella* (Compagno & Roberts, 1984): Cappetta (2012), Fig. 407 I-O.

**Material:** 1 dente isolado (UEBR\_35\_1).

**Descrição:** um dente pequeno rolado, que ocuparia uma posição anterior na boca. Em vista oclusal, observa-se uma face labial da coroa deprimida (Estampa 9, Figura F<sub>1</sub>). Dado o estado de conservação do espécime, não é possível distinguir a presença de ornamentação. Ângulos marginais bem definidos. Apresenta uma viseira labial convexa e pequenas depressões laterais junto aos ângulos marginais. Apesar de fragmentada, é possível distinguir que a crista transversal seria bem desenvolvida. A face lingual da coroa é alta e, em vista de perfil, côncava. Presente, mas danificada, a estreita aresta médio-lingual destaca-se no meio da face lingual da coroa. Ainda em vista oclusal, não é possível distinguir a presença e forma da raiz, uma vez que a viseira lingual convexa se sobrepõe à mesma.

Em vista basilar, o rebordo inferior da viseira labial da coroa é largo e convexo, com uma protuberância central que também se observa em vista oclusal (Estampa 9, Figura F<sub>2</sub>). Nota-se uma grande deterioração da raiz, já por si baixa em relação à coroa. A face labial da raiz é côncava. Os lobos da raiz, pequenos e arredondados nas extremidades, separados por um sulco profundo, onde se observa o foramen central.

**Discussão:** dada a diversidade de morfologias dentárias registadas anteriormente no registo miocénico português (Fialho et al., 2021), procurou-se perceber se o exemplar em estudo se assemelhava a alguma das espécies já descritas. Semelhanças foram encontradas na comparação com a morfologia dentária dos dentes anteriores de uma sinonímia de *Fontitrygon margaritella* (= *Dasyatis margaritella*), figurados por Balbino e Antunes (2006) e de um macho juvenil por Cappetta (2012). Cappetta (2012) refere que a heterodôncia ginândrica registada nesta espécie é pouco marcada, com machos juvenis com uma morfologia dentária semelhante à apresentada por fêmeas, pelo que é difícil, tendo em conta o estado de conservação deste espécime, determinar se pertenceria a um macho ou fêmea.

Dada a ausência de mais material e das condições do espécime em estudo, decidiu-se atribuí-lo a *Fontitrygon cf. margaritella*.

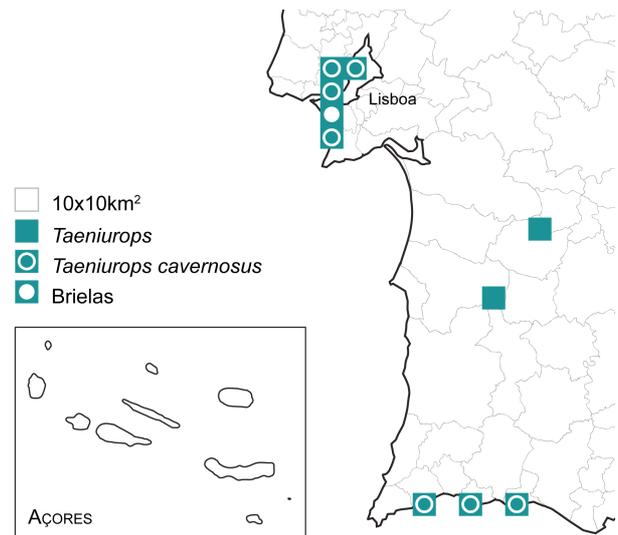
**Género *Taeniurops*** Garman, 1913

Miocénico (Fialho et al., 2021)

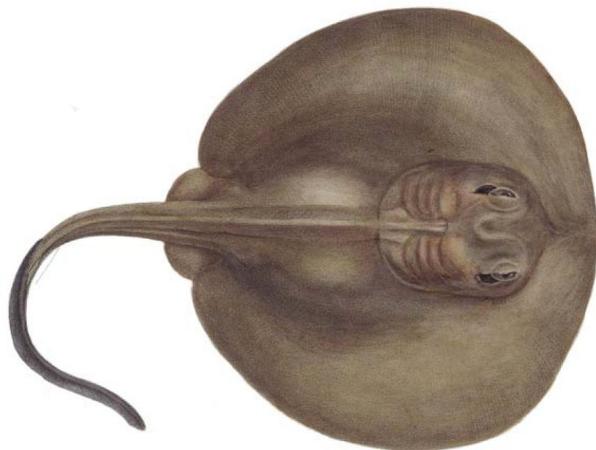
**Espécie-tipo:** *Taeniurops meyeri* (Müller & Henle, 1841) (Figura 7.49)

= *Taeniura meyeri* Müller & Henle, 1841

Registaram-se fósseis atribuídos a apenas duas espécies deste género em Portugal (Figura 7.48): *Taeniurops grabatus* (Antunes et al., 1999a) e *Taeniurops cavernosus* (Antunes et al., 1981; Jonet, 1978; Serralheiro, 1954; presente estudo).



**FIGURA 7.48** Distribuição geográfica de fósseis de *Taeniurops* em Portugal. O círculo branco representa a ocorrência de *Taeniurops cavernosus* em Brielas.



**FIGURA 7.49** Representação da morfologia corporal de *Taeniurops meyeri* (adaptada de Müller & Henle, 1841).

***Taeniurops cavernosus*** (Probst, 1877)

(Estampa 9, Figuras G-I)

= *Dasyatis cavernosa*: Cappetta (1970), Estampa 22, Figs.1-13.

= *Taeniura* aff. *cavernosa*: Vialle et al. (2011), Fig. 4.8-9.

= *Taeniurops cavernosus*: Villafana et al. (2020), Fig. 8g-j.

**Material:** 24 dentes isolados (UEBR\_37\_1 a UEBR\_37\_24).

**Descrição:** a maioria dos exemplares não apresenta boas condições de preservação, com sinais de erosão e fragmentação a nível da coroa, raiz ou ambas. No entanto é possível distinguir duas posições e observar o dimorfismo sexual na morfologia dentária.

Em vista oclusal, as faces da coroa são separadas por uma crista transversal inclinada lingualmente e ligeiramente convexa (Estampa 9, Figuras G<sub>1</sub> e H<sub>1</sub>). A face labial da coroa é plana a ligeiramente convexa, enquanto que a face lingual tem um perfil rectilíneo a ligeiramente côncavo. A raiz, muito desenvolvida, em vista de perfil, é aproximadamente da mesma altura que a coroa. Um sulco profundo, onde abre o foramen central, divide a raiz em dois lobos bem distintos (Estampa 9, Figuras G<sub>2</sub> e H<sub>2</sub>).

Os dentes anteriores são mais longos que largos e planos lateralmente. Observa-se na face labial da coroa uma depressão médio labial triangular. A face labial é marcada por uma ornamentação entre esta depressão e a viseira labial da coroa, o rebordo da qual, em vista basilar, é liso. Ainda em vista oclusal observa-se que a viseira labial da coroa é convexa, excepto no centro onde apresenta uma concavidade sinuosa (Estampa 9, Figura G<sub>1</sub>). A face lingual da coroa, em vista oclusal, apresenta uma aresta médio-lingual mais ou menos marcada (consoante o espécime) ladeada por depressões. A viseira lingual da coroa, de contorno convexo, cobre parcialmente os lobos da raiz, mas não alcança o entalhe lingual da raiz. Em vista basilar a raiz apresenta-se dividida em dois lobos estreitos, por um sulco profundo (Estampa 9, Figura G<sub>2</sub>).

Nos dentes laterais, não há tanta distinção entre as faces da coroa. A depressão médio labial alonga-se transversalmente, tal como a crista transversal, também mais larga (Estampa 9, Figura H<sub>1</sub>). Os lobos da raiz apresentam-se mais desenvolvidos (Estampa 9, Figura H<sub>2</sub>).

Os dentes atribuídos a machos são caracterizados por um prolongamento da crista transversal em forma de cúspide piramidal de três faces (Estampa 9, Figura I). A face lingual da coroa é bastante convexa, enquanto que a face labial se apresenta plana a

ligeiramente convexa. A depressão médio labial estende-se com a crista transversal. Pode existir ornamentação na face labial da coroa.

**Discussão:** estes fósseis, apesar de semelhantes aos atribuídos anteriormente a *D. probsti*, apresentam uma depressão médio labial circular, a viseira labial da coroa é mais convexa e a viseira lingual da coroa não cobre tanto a raiz e o respectivo entalhe lingual. Ao comparar os espécimes com dentes anteriores e laterais de fêmeas e machos de *Taeniurops cavernosus* figurados por Cappetta (1970), Vialle et al. (2011) e Villafana et al. (2020). A semelhança com a morfologia atribuída a esta espécie justifica a atribuição do material a *Taeniurops cavernosus*.

**Morfometria:** Por fim, pela observação da morfologia do dente lateral UEBR\_37.1, foi possível listar nove pontos de referência (Estampa 13): (1a) e (1b) que assinalam os dois ângulos presentes no contorno da viseira labial da coroa; (2) e (7) marcam os ângulos marginais da coroa; (4) e (5) identificam as extremidades dos lobos da raiz; (8) ponto médio do contorno inferior da depressão médio labial; (9) ponto médio da crista transversal da coroa; (10) ponto médio da viseira lingual da coroa. Os pontos (3) e (6) estão, uma vez mais, omissos, ao contrário do que se verifica em *Bathytoshia centroura*.

Os pontos médios (8-10) em conjunto com os pontos limites (1, 2, 7) permitem delimitar as diferentes secções da coroa: (1, 2, 7, 8) zona labial da coroa; (2, 7, 8, 9) zona lingual da coroa; (2, 7, 9, 10) face lingual da coroa.

Dasyatidae é uma família de batóides caracterizada por uma elevada diversidade de formas dentárias. Pela comparação das landmarks assinaladas na Estampa 13, Figura F, aos fósseis de um dente anterior de *Bathytoshia centroura* e três dentes laterais das espécies *Dasyatis probsti*, *Dasyatis rugosa* e *Taeniurops cavernosus*, identificam-se com clareza as diferenças na forma da coroa e comprimento dos lobos da raiz. A divisão do ponto (1) em (1a) e (1b) contribui para uma análise mais fina, permitindo uma maior segmentação da viseira labial da coroa, para uma observação com maior detalhe. E, no todo, a análise da morfologia dentária de batóides desta família beneficiará da digitalização das curvas presentes nos caracteres morfológicos através da atribuição de semilandmarks.

**Família Myliobatidae** Bonaparte, 1838

**Género *Aetobatus*** Blainville, 1816

Miocénico (Fialho et al., 2021)

**Espécie-tipo:** *Aetobatus narinari* (Euphrasen, 1790) (Figura 7.51)

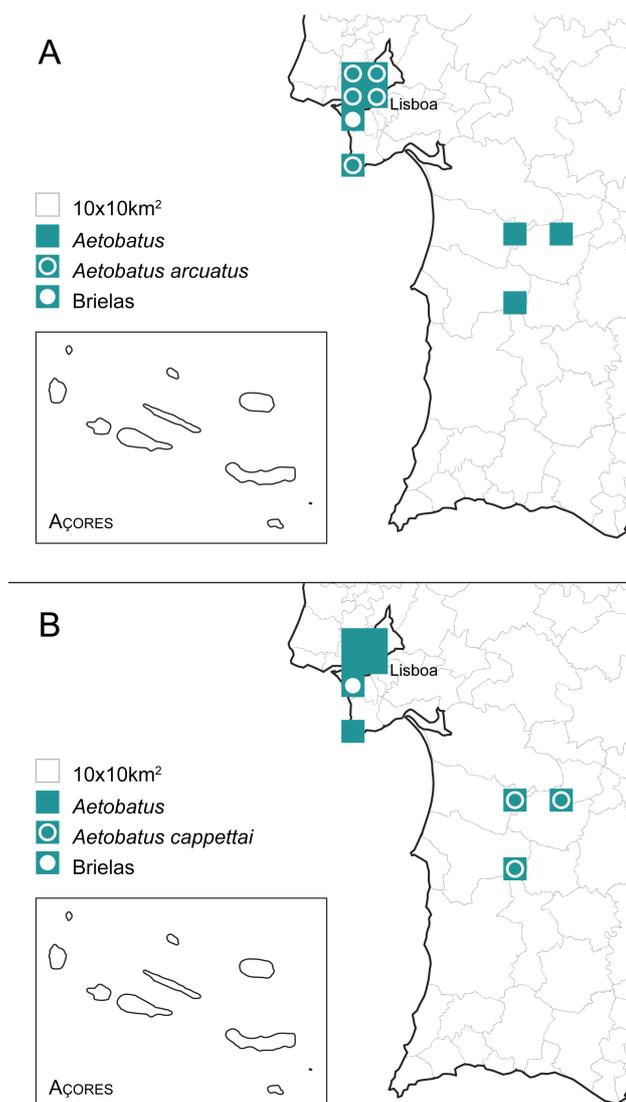
= *Raja narinari* Euphrasen, 1790

Do género *Aetobatus* registaram-se até ao momento ocorrências de apenas *Aetobatus arcuatus* e *Aetobatus cappettai* (Figura 7.50), publicadas por: Antunes et al. (1999a); Antunes e Balbino (2006); Fialho et al. (2019); Jonet (1968); Jonet et al. (1975); Serralheiro (1954); Zbyszewski (1947b); Zbyszewski (1949); Zbyszewski e Moitinho de Almeida (1950).

Os resultados deste estudo constituem novas ocorrências de ambas as espécies (Fialho et al., 2019).



**FIGURA 7.51** Representação da morfologia corporal de *Aetobatus narinari* (adaptada de Euphrasen, 1970).



**FIGURA 7.50** Distribuição geográfica de fósseis de *Aetobatus* em Portugal, evidenciando a ocorrência de duas das espécies descritas no presente trabalho: A, *Aetobatus arcuatus*; B, *Aetobatus cappettai*. O círculo branco representa a ocorrência de espécie deste género em Brielas.

***Aetobatus arcuatus*** (Agassiz, 1843)  
(Estampa 10, Figuras A-B)

= *Aetobatis arcuatus* Agassiz, 1943: Cappetta, 1970, pl. 24, Figs. 6-9.

= *Aetobatis tardiveli* Rouault, 1858: p.101.

= *Aetobatis profundus* (Cope, 1867): p.139.

= *Aetobates omalusi latidens* Delfortrie, 1871: pl. XI, Fig. 42A, a.

= *Aetobates omalusi curtidens* Delfortrie, 1871: pl. XI, Fig. 43A, a; 44B, b; 45C, c.

= *Aetobatis biochei* Priem, 1904: p. 287, Fig. 2.

**Material:** dois dentes inferiores isolados (UEBR\_6.1 e UEBR\_6.2).

**Descrição:** ambos os exemplares se encontram fragmentos. Têm uma curvatura que indicia um dente completo em forma de arco. Em vista oclusal, a coroa é baixa e desgastada (Estampa 10, Figuras A<sub>1</sub> e B<sub>1</sub>). A superfície da coroa é plana com as extremidades direitas. Observa-se num dos exemplares ornamentação alveolar na coroa (Estampa 10, Figuras B<sub>1</sub>). Em vista basilar, a coroa encontra-se deslocada labialmente em relação à raiz (Estampa 10, Figuras A<sub>2</sub> e B<sub>2</sub>). A raiz é longa e fortemente inclinada distalmente, marcada por vários sulcos e lâminas, mais vincados em vista oclusal (Estampa 10, Figuras A<sub>1</sub> e B<sub>1</sub>).

**Discussão:** actualmente existem três espécies de *Aetobatus* descritas para sedimentos datados do Miocénico: *Aetobatus arcuatus* Agassiz, 1843; *Aetobatus cappettai* Antunes & Balbino, 2006; *Aetobatus irregularis* Agassiz, 1843 (Pollerspöck & Straube, 2018).

Comparou-se os fósseis de Brielas com espécimes de *A. irregularis* figurados por Agassiz (1843), mas a morfologia característica desta espécie difere com a coroa alinhada à raiz, a qual é mais alta que a coroa. Quando comparados com dentes superiores e inferiores de *A. cappettai* (Antunes & Balbino, 2006), observa-se que a curvatura é semelhante à dos dentes inferiores, mas difere na restante morfologia.

A comparação da morfologia dos espécimes em estudo com dentes superiores e inferiores medianos de *A. arcuatus* figurados por Cappetta (1970), Laurito Mora (2004), Laurito e Valerio (2008) e Szabó e Kocsis (2016), permitiu observar as fortes semelhanças com os dentes inferiores desta espécie. Apesar de existirem apenas dois exemplares fragmentados, considerou-se que as semelhanças justificavam a atribuição do material a esta espécie.

A classificação deste material foi publicada no *Geologica Acta*, no âmbito deste programa de doutoramento (Fialho et al., 2019).

***Aetobatus cappettai*** Antunes & Balbino, 2006  
([Estampa 10, Figura C](#))

**Material:** um dente isolado (UEBR\_7.1).

**Descrição:** fragmento de um dente superior, longo, estreito, ligeiramente convexo e baixo. Em vista oclusal, a coroa é baixa com uma extremidade lateral proeminente (Estampa 10, Figura C<sub>1</sub>). Observa-se um estreito limite a separar a face lingual da coroa da raiz. Esta é plana e mais alta que a coroa, com grossura decrescente em direcção à extremidade do dente. A raiz é poliaulacorrizada, com vários sulcos estreitos e superficiais a separar as lâminas. Em vista basilar, os sulcos igualmente separados são mais superficiais (Estampa 10, Figura C<sub>2</sub>), quase imperceptíveis, enquanto que na vista oclusal se distinguem com facilidade até à extremidade.

**Discussão:** o exemplar UEBR\_7.1 foi comparado com dentes superiores das espécies de *Aetobatus* descritas para o Miocénico: *A. arcuatus* (Cappetta, 1970; Laurito, 2004; Laurito & Valerio, 2008; Szabó & Kocsis, 2016); *A. cappettai* (Antunes & Balbino, 2006); *A. irregularis* (Agassiz, 1843). Apesar de ser apenas um exemplar e de estar fragmentado, as semelhanças com *Aetobatus cappettai* são fortes, pelo que se atribuiu a esta espécie.

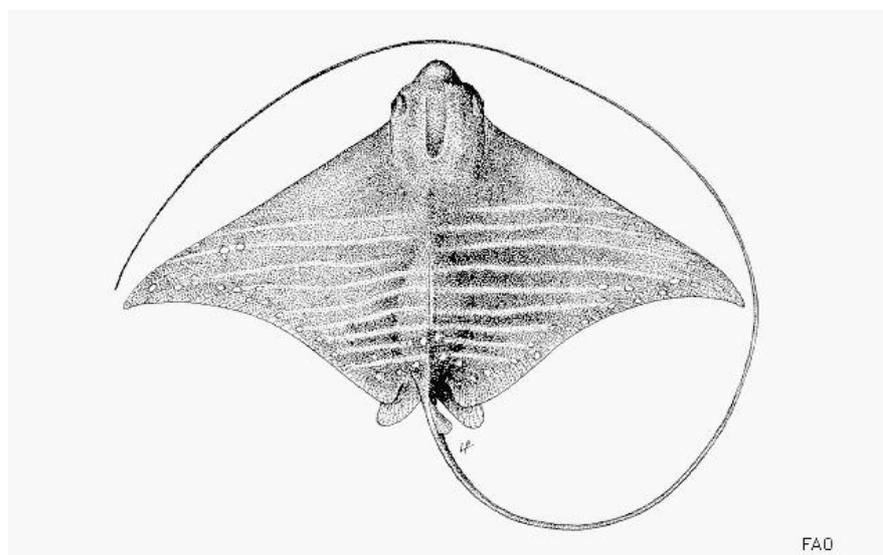
A classificação deste material foi publicada no *Geologica Acta*, no âmbito deste programa de doutoramento (Fialho et al., 2019).

**Género *Aetomylaeus*** Garman, 1908  
Langhiano (Fialho et al., 2021)

**Espécie-tipo:** *Aetomylaeus maculatus* (Gray, 1834) (Figura 7.52)

= *Myliobatis maculatus* Gray, 1834

Os dados apresentados neste trabalho constituem a primeira ocorrência do género *Aetomylaeus* no registo fóssil português (Fialho et al., 2019).



**FIGURA 7.52** Representação da morfologia corporal de *Aetomylaeus maculatus* (adaptada de Gray, 1834).

### ***Aetomylaeus* sp.**

(Estampa 10, Figuras D-E)

**Material:** sete dentes isolados (UEBR\_8.1 a UEBR\_8.7).

**Descrição:** os dentes recolhidos apresentam sinais de desgaste. Em vista oclusal, a coroa apresenta ornamentação alveolar. Em vista basilar, a raiz é mais alta que a coroa, provavelmente devido ao desgaste funcional em vida ou pela erosão posterior.

Os dentes laterais estão completos, enquanto que os medianos se encontram partidos. Em vista oclusal, a coroa dos dentes laterais tem uma forma hexagonal irregular e apresenta uma viseira lingual da coroa marcada e que se sobrepõe à raiz. Em vista basilar, a raiz tem quatro lâminas.

Observa-se um arco nos dentes medianos, a viseira da coroa sobrepõe-se à face labial da raiz, e esta está deslocada em relação à coroa, em vista basilar (Estampa 10, Figuras D<sub>1</sub> e E<sub>1</sub>). Em ambas as vistas, observa-se que a raiz é poliaulacorrida com múltiplas lâminas separadas por sulcos profundos e largos (Estampa 10, Figuras D e E).

**Discussão:** comparou-se o material em estudo com exemplares figurados das únicas espécies reportadas: *Aetomylaeus cojimarensis* Iturralde-Vinent, Mora, Rojas & Gutierrez, 1998, e *Aetomylaeus cubensis* Iturralde-Vinent, Mora, Rojas & Gutierrez, 1998 (Iturralde-Vinent et al., 1998) (Pollerspöck & Straube, 2018), e com exemplares de *Aetomylaeus* sp. (Cappetta, 2012). No entanto, constatou-se que a morfologia da

coroa era diferente em todos os casos, para ambos os dentes laterais e medianos. Assim decidiu-se deixar em nomenclatura aberta.

A classificação deste material foi publicada no *Geologica Acta*, no âmbito deste programa de doutoramento (Fialho et al., 2019).

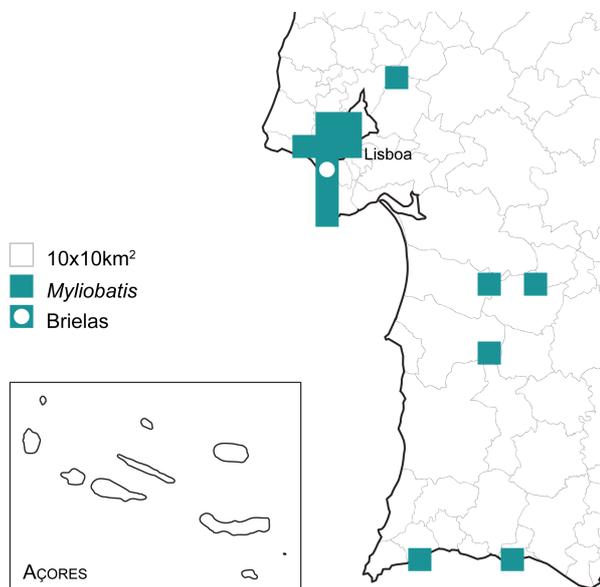
**Género *Myliobatis*** Cuvier, 1816

Miocénico (Fialho et al., 2021)

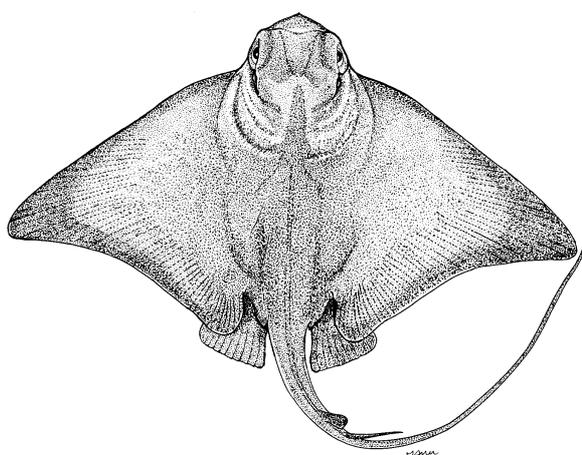
**Espécie-tipo:** *Myliobatis aquila*  
(Linnaeus, 1758) (Figura 7.54)

= *Raja aquila* Linnaeus, 1758

Para além do material atribuído ao género em nomenclatura aberta, identificam-se fósseis de cinco espécies em Portugal: *Myliobatis acutus*; *Myliobatis aquila*; *Myliobatis faujasii*; *Myliobatis lateralis*; *Myliobatis oweni* (Figura 7.53). Estes dados foram publicados: Antunes et al. (1981); Antunes et al. (1999a); Antunes et al. (1999d); Antunes e Balbino (2006); Cotter (1956); Dollfus et al. (1904); Fialho et al. (2019); Jonet (1968, 1978); Jonet et al. (1975); Serralheiro (1954); Zbyszewski e Moitinho de Almeida (1950).



**FIGURA 7.53** Distribuição geográfica de fósseis de *Myliobatis* em Portugal. O círculo branco representa a ocorrência em Brielas.



**FIGURA 7.54** Representação da morfologia corporal de *Myliobatis aquila* (adaptada de Ebert & Stehmann, 2013).

A espécie-tipo faz parte da actual fauna submarina atlântica (Saldanha, 2003), conhecida pelo nome vulgar: *ratão* (Figura 7.87).

### ***Myliobatis* sp.**

(Estampa 10, Figuras F-G)

**Material:** 25 fósseis, 24 dentes isolados e uma placa dentária (UEBR\_9.1 a UEBR\_9.25). Aos 21 exemplares publicados no decorrer deste estudo (Fialho et al. 2019), adicionam-se mais 4 dentes isolados. 3 dos exemplares mais fragmentados foram preparados para observação histológica e análise geoquímica pós-publicação, com impregnação em resina (2 exemplares) e pulverização para análise isotópica (1 exemplar).

**Descrição:** a placa dentária encontrada é plana, com uma altura variável, superior no meio a reduzir para a periferia. Apesar do desgaste nas coroas dos dentes, esta placa está bem preservada. Em vista oclusal, observam-se sete filas de dentes medianos e laterais (Estampa 10, Figura F<sub>1</sub>). Em vista basilar, os dentes medianos apresentam uma raiz do tipo poliaulacorriza, enquanto que os dentes laterais têm raízes holacorriza (Estampa 10, Figura F<sub>2</sub>).

Os dentes individuais medianos, em vista oclusal, são longos e apresentam uma forma hexagonal irregular (Estampa 10, Figura G<sub>1</sub>). Observa-se uma ornamentação ténue. Em vista basilar, estes dentes são ligeiramente arqueados (Estampa 10, Figura G<sub>2</sub>). A coroa é mais alta que a raiz, a qual está deslocada em relação à coroa. O visor labial da coroa sobrepõe-se à face labial da raiz.

Os dentes individuais laterais são mais pequenos e apresentam uma forma hexagonal em vista oclusal. A raiz está exposta e dividida em dois lobos, deslocada em relação à coroa, em vista basilar.

**Discussão:** o material em estudo foi comparado com placas dentárias superiores e inferiores de *Myliobatis aquila* Cuvier, 1816 de espécimes adultos machos e fêmeas (Herman et al., 2000) e de um juvenil (Cappetta, 2012); de *Myliobatis* sp. (Sharma & Patnaik, 2013); e dentes individuais medianos e laterais de *Myliobatis toliapicus* Agassiz, 1843, e *Myliobatis* sp. (Bor, 1985). Como não se observaram características distintas que permitissem a correlação com o material comparado, provavelmente devido ao estado de preservação das peças, o material foi deixado em nomenclatura aberta.

A classificação deste material foi publicada no *Geologica Acta*, no âmbito deste programa de doutoramento (Fialho et al., 2019).

**Família Mobulidae** Bonaparte, 1838

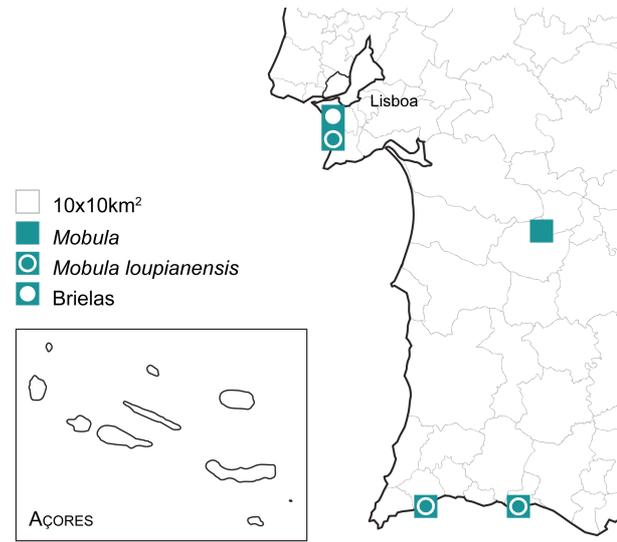
**Género *Mobula*** Rafinesque, 1810

Miocénico (Fialho et al., 2021)

**Espécie-tipo:** *Mobula mobular* (Bonnaterre, 1788) (Figura 7.56)

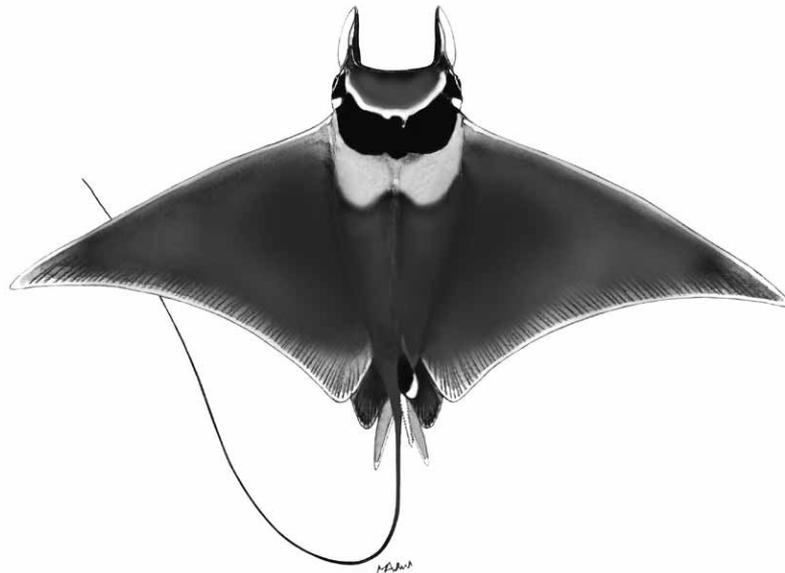
= *Mobula auriculata* Rafinesque, 1810

Quatro espécies de *Mobula* foram registadas em jazidas portuguesas: *Mobula cappelatae* (Jonet, 1976); *Mobula fragilis* (Fialho et al., 2019; Jonet, 1976); *Mobula loupianensis* (Antunes et al., 1981; Fialho et al., 2019; Jonet, 1976, 1978); *Mobula pectinata* (Jonet, 1976). Assinalou-se ainda material em nomenclatura aberta *Mobula* sp. por Antunes et al. (1999a) (Figura 7.55).



**FIGURA 7.55** Distribuição geográfica de fósseis de *Mobula* em Portugal, evidenciando a ocorrência de duas das espécies descritas no presente trabalho. O círculo branco representa a ocorrência de ambas as espécies *M. fragilis* e *M. loupianensis* em Brielas.

A espécie-tipo faz parte da actual fauna submarina atlântica (Saldanha, 2003), conhecida pelos nomes vulgares: urjamanta, manta e jamanta (Figura 7.90).



**FIGURA 7.56** Representação da morfologia corporal de *Mobula mobular* (adaptada de Ebert & Stehmann, 2013).

***Mobula fragilis*** (Cappetta, 1970)  
(Estampa 10, Figuras H-I)

= *Manta fragilis* Cappetta, 1970: pl. 26, Figuras 10-11 (descrição original).

= *Paramobula fragilis* Cappetta, 1970: Cicimurri e Knight, 2008, Fig. 6D.

**Material:** 7 dentes isolados (UEBR\_10.1 a UEBR\_10.7). Ao exemplar publicado (Fialho et al. 2019), adicionam-se agora mais 6 fruto dos últimos trabalhos de triagem realizados.

**Descrição:** o primeiro exemplar encontrado e publicado (Fialho et al., 2019) corresponde a uma posição mediana. Estreito, com uma coroa fina e extremamente alta. Comprimido labial-lingualmente em vista de perfil. Em vista lingual, a face oral da coroa é larga mas curta (Estampa 10, Figura H<sub>1</sub>). Em vista labial, a face anterior é muito alta e vertical, marcada por cristas verticais separadas por sulcos estreitos (Estampa 10, Figura H<sub>2</sub>). O visor anterior da coroa sobrepõe-se à raiz em vista labial, criando uma depressão lisa entre a coroa e a raiz. Em vista lingual, a face posterior da coroa é marcada por cristas verticais e apresenta um perfil côncavo. O visor posterior da coroa não é muito desenvolvido. A raiz é baixa e poliaulacorriza. Tem 9 lâminas distintas separadas por sulcos largos, mas superficiais, com diferentes larguras e profundidades.

Os exemplares encontrados posteriormente correspondem a uma posição mais lateral. Mais pequenos, com uma coroa arredondada nas suas extremidades. São dentes igualmente comprimidos labial-lingualmente. Em vista lingual, nota-se uma ornamentação mais alveolar, com algumas cristas verticais também separadas por sulcos estreitos (Estampa 10, Figura I<sub>1</sub>). Ainda nesta vista, observa-se a viseira lingual da coroa a sobrepôr-se à raiz. Em vista labial, observa-se pouca ornamentação ou a sua total ausência como no exemplar figurado UEBR\_10.2 (Estampa 10, Figura I<sub>1</sub>). A raiz é baixa e menos devolvida, com apenas 3 a 4 lâminas semelhantes separadas por sulcos bem definidos.

**Discussão:** segundo Pollerspöck e Straube (2018), existem 6 espécies fósseis atribuídas ao género *Mobula*, e todas foram encontradas em camadas datadas de Miocénico: *Mobula cappettae* Jonet, 1976; *Mobula fragilis* Cappetta, 1970; *Mobula lorenzolanoi* Laurito Mora, 1999; *Mobula loupianensis* Cappetta, 1970; *Mobula melanyae* Case, 1980; *Mobula pectinata* Cappetta, 1970.

Os espécimes colectados foram comparados com espécimes figurados de *M. lorenzolanoi* (Laurito Mora, 1999), de *Manta melanyae* (Case, 1980), de *M. loupianensis* (Brisswalter, 2008; Cappetta, 1970; Carrillo-Briceño et al., 2016), e de *M. pectinata* (Cappetta, 1970), mas não foram encontradas semelhanças com as morfologias destas espécies.

Quando comparados com dentes fósseis de *M. Fragilis* figurados por Bor et al. (2012) e Carrillo-Briceño et al. (2016), e respectivas sinonímias *Manta fragilis* figurada por Cappetta (1970) e *Paramobula fragilis* figurada por Cicimurri e Knight (2009), constatou-se que as morfologias são bastante semelhantes às dos dentes fossilizados encontrados em Brielas. Justifica-se assim a atribuição a esta espécie.

A classificação de parte deste material foi publicada no *Geologica Acta*, no âmbito deste programa de doutoramento (Fialho et al., 2019).

***Mobula loupianensis*** (Cappetta, 1970)  
([Estampa 11, Figuras A-B](#))

**Material:** 17 dentes isolados (UEBR\_11.1 a UEBR\_11.17). Aos 9 exemplares publicados (Fialho et al. 2019), adicionam-se agora mais 8 fruto dos últimos trabalhos de triagem realizados.

**Descrição:** em vista oclusal, observa-se em dentes anteriores uma raiz larga marcada por uma crista transversal alongada numa cúspide posterior (partida em alguns dentes) (Estampa 11, Figura A<sub>1</sub>). As regiões latero-posteriores da coroa são ligeiramente deprimidas e quase verticais. A face posterior da coroa tem um perfil côncavo e o seu visor sobrepõe-se ligeiramente à raiz. Em vista basilar, a raiz é alta, subvertical e bilobada (Estampa 11, Figura A<sub>2</sub>). Os dois lobos têm a superfície basilar pequena.

Os dentes laterais são transversalmente alongados, em vista oclusal. A secção anterior da face oral da coroa tem várias pregas (Estampa 11, Figura B<sub>1</sub>). A cúspide posterior também está presente, apesar de mais baixa e larga na base. As regiões latero-posteriores da coroa são marcadas por depressões. Observa-se em ambas as vistas oclusal e basilar, uma raiz com dois lobos desenvolvidos e separados por um sulco largo e profundo ((Estampa 11, Figura B).

**Discussão:** o material em estudo foi comparado com espécimes de *Mobula lorenzozano* (Laurito, 1999), *Manta melanyae* (Case, 1980), *Mobula loupianensis* (Brisswalter, 2008; Cappetta, 1970; Carrillo-Briceño et al., 2016), *Mobula pectinata* (Cappetta, 1970), *Mobula fragilis* e sinonímias (Bor et al., 2012; Cappetta, 1970; Carrillo-Briceño et al., 2016; Cicimurri & Knight, 2009). Foram observadas semelhanças apenas com os espécimes figurados de *M. loupianensis*, pelo que se decidiu atribuir o material a esta espécie.

A classificação de parte deste material foi publicada no *Geologica Acta*, no âmbito deste programa de doutoramento (Fialho et al., 2019).

**Família Rhinopteridae** Jordan & Evermann, 1896

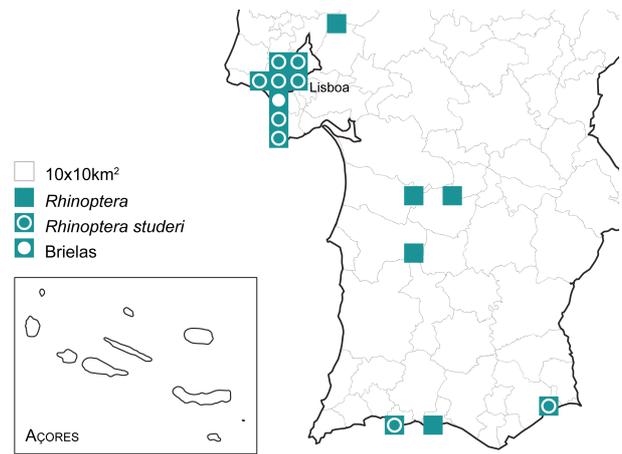
**Género *Rhinoptera*** Cuvier, 1829

Miocénico (Fialho et al., 2021)

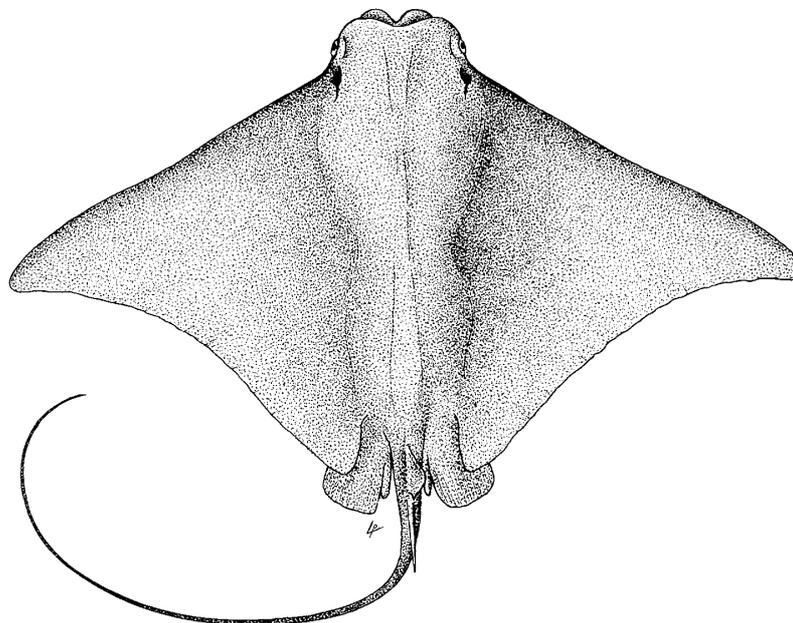
**Espécie-tipo:** *Rhinoptera marginata* (Geoffroy Saint-Hilaire, 1817) (Figura 7.58)

= *Myliobatis marginata* Geoffroy Saint-Hilaire, 1817

Para além de material em nomenclatura aberta, apenas a espécie *Rhinoptera studeri* foi registada em jazidas marinhas portuguesas (Figura 7.57). Os seguintes estudos incluem ocorrências deste género: Antunes et al. (1981); Antunes et al. (1999a); Antunes et al. (1999d); Fialho et al. (2019); Jonet (1968); Jonet (1978); Jonet et al. (1975); Serralheiro (1954); Zbyszewski (1949); Zbyszewski e Moitinho de Almeida (1950).



**FIGURA 7.57** Distribuição geográfica de fósseis de *Rhinoptera* em Portugal. O círculo branco representa a ocorrência de *Rhinoptera studeri* em Brielas.



**FIGURA 7.58** Representação da morfologia corporal de *Rhinoptera marginata* (adaptada de Ebert & Stehmann, 2013).

## ***Rhinoptera* sp.**

(Estampa 11, Figura C)

**Material:** 41 dentes isolados (UEBR\_12.1 a UEBR\_12.41). Aos 39 exemplares publicados (Fialho et al. 2019), adicionam-se mais 2 dentes isolados. 3 dos exemplares mais fragmentados foram preparados para observação histológica e análise geoquímica pós-publicação, com impregnação em resina (2 exemplares) e pulverização para análise isotópica (1 exemplar).

**Descrição:** nos dentes medianos, em vista lingual, observa-se o desgaste da coroa, com um contorno hexagonal e uma ornamentação alveolar (Estampa 11, Figura C<sub>1</sub>). A raiz é baixa e alinhada com a coroa, vista de perfil. Em vista labial, estes dentes são ligeiramente arqueados no meio (Estampa 11, Figura C<sub>2</sub>). Em ambas as vistas é possível observar a raiz com várias lâminas separadas por sulcos.

Nos três dentes laterais completos, observa-se na vista de perfil uma coroa muito baixa e desgastada. Em vista oclusal nota-se a forma hexagonal destes dentes. Em vista basilar, a raiz é também poliaulacorriza (poliaulacorriza), com múltiplas lâminas separadas por sulcos profundos.

**Discussão:** segundo Pollerspöck & Straube (2018), existem oito espécies fósseis do género *Rhinoptera*, mas apenas *Rhinoptera raeburni* White, 1934, *Rhinoptera schultzi* Hiden, 1995, *Rhinoptera smithii* Jordan & Beal, 1913, e *Rhinoptera studeri* Agassiz, 1843, foram descritas para jazidas do Miocénico.

Os dentes em estudo foram comparados com dentes medianos isolados de *R. studeri* figurados por Arambourg (1952), *R. raeburni* figurados por Sharma e Patnaik (2013), e *Rhinoptera* sp. descrito por Brisswalter (2008). Devido ao pobre estado de preservação da maioria do material, com dentes fragmentados ou erodidos, decidiu-se deixá-los em nomenclatura aberta.

A classificação deste material foi publicada no *Geologica Acta*, no âmbito deste programa de doutoramento (Fialho et al., 2019).

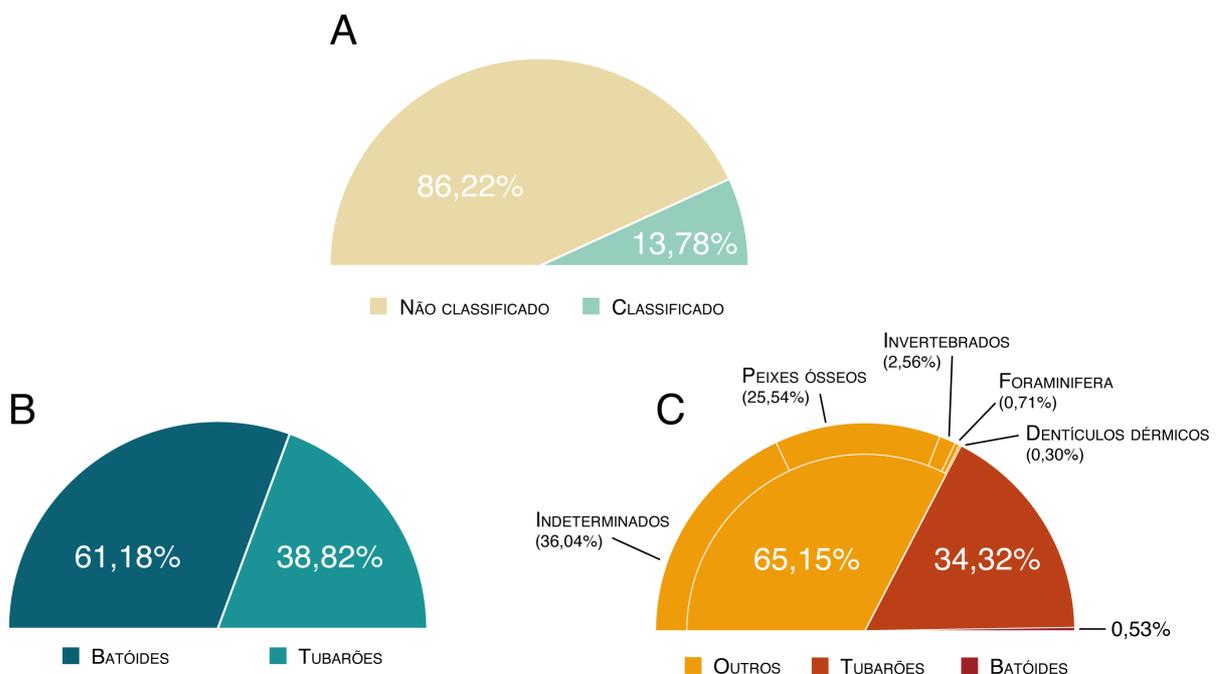
# 8. RESULTADOS

## 8.1 FAUNA DE BRIELAS

No decorrer da preparação (Capítulo 4.1), foram recolhidos na triagem dos sedimentos aproximadamente 7.012 fósseis.

Uma vez que o presente estudo se foca na diversidade fóssil de Chondrichthyes, apenas 13,78% deste material foi classificado (Figura 8.1A), correspondendo a fósseis de batóides (61,18%) e de tubarões (38,82%) (Figura 8.1B).

De entre o material não classificado (Figura 8.1C) identificaram-se três grandes grupos: outros (65,15%), tubarões (34,32%) e batóides (0,53%). No grupo designado por “outros” incluem-se: fósseis indeterminados (36,04%), cuja morfologia não permitiu a identificação de um grupo taxonómico; fósseis de dentes e vértebras de



**FIGURA 8.1** Contabilização do material fóssil recolhido de Brielas. A, percentagens de material classificado e não classificado. B, percentagens de material identificado de batóides e tubarões. C, percentagens de material não identificado: outros (indeterminados, peixes ósseos, invertebrados, foraminifera e denticulos dérmicos), tubarões e batóides.

peixes ósseos (25,54%); fósseis de invertebrados (2,56%), representados na amostra majoritariamente por conchas e espículas de ouriços; fósseis de Foraminifera (0,71%); denticulos dérmicos de seláceos (0,30%); e agulhões de batóides (0,53%).

O material não classificado de tubarões e batóides corresponde a exemplares demasiado fragmentados ou erodidos para que a classificação fosse sustentável.

O material classificado foi atribuído a 36 espécies, 17 de tubarões e 19 de batóides, que constituem a fauna do Langhiano de Brielas (Tabela 8.1).

Ordem	Família	Espécie	Fósseis	Frequência
Hexanchiformes	Hexanchidae	<i>Hexanchus cf. agassizi</i>	4	0,41%
Squaliformes	Centrophoridae	<i>Centrophorus cf. granulosus</i>	1	0,10%
Squatiniformes	Squatinidae	<i>Squatina subserrata</i>	18	1,86%
Lamniformes	Carchariidae	<i>Carcharias contortidens</i>	2	0,21%
	Otodontidae	<i>Otodus (Megaselachus) megalodon</i>	1	0,10%
	Alopiidae	<i>Alopias sp.</i>	7	0,72%
Carcharhiniformes	Scyliorhinidae	<i>Megascyliorhinus sp.</i>	1	0,10%
		<i>Pachyscyllium dachiardii</i>	29	3,00%
		<i>Scyliorhinus sp.</i>	21	2,17%
	Triakidae	<i>Galeorhinus gonalvesi</i>	35	3,62%
		<i>Iago angustidens</i>	6	0,62%
	Hemigaleidae	<i>Chaenogaleus affinis</i>	112	11,59%
		<i>Hemipristis serra</i>	1	0,10%
	Carcharhinidae	<i>Galeocerdo aduncus</i>	1	0,10%
		<i>Scoliodon sp.</i>	35	3,62%
		<i>Rhizoprionodon fischeuri</i>	90	9,32%
<i>Carcharhinus priscus</i>		11	1,14%	
Rhinopristiformes	Pristidae	<i>Anoxypristis sp.</i>	1	0,10%
	Rhinidae	<i>Rhynchobatus pristinus</i>	41	4,24%
	Rhinobatidae	<i>Rhinobatos antunesi</i>	8	0,83%
Rajiformes	Rajidae	<i>Raja olisiponensis</i>	60	6,21%
Torpediniformes	Torpedinidae	<i>Torpedo sp.</i>	1	0,10%
Myliobatiformes	Dasyatidae	<i>Bathytoshia centroura</i>	156	16,15%
		<i>Dasyatis marmorata / pastinaca</i>	53	5,49%
		<i>Dasyatis probsti</i>	59	6,11%
		<i>Dasyatis rugosa</i>	68	7,04%

Ordem	Família	Espécie	Fósseis	Frequência
		<i>Dasyatis</i> sp.	4	0,41%
		<i>Fontitrygon</i> cf. <i>margaritella</i>	1	0,10%
		<i>Taeniurops cavermosus</i>	31	3,21%
	Myliobatidae	<i>Aetobatus arcuatus</i>	2	0,21%
		<i>Aetobatus cappettai</i>	1	0,10%
		<i>Aetomylaeus</i> sp.	7	0,72%
		<i>Myliobatis</i> sp.	25	2,59%
	Mobulidae	<i>Mobula fragilis</i>	8	0,83%
		<i>Mobula loupianensis</i>	24	2,48%
	Rhinopterae	<i>Rhinoptera</i> sp.	41	4,24%
			<b>966</b>	<b>100,0%</b>

**TABELA 8.1** Repartição taxonómica dos fósseis identificados.

As espécies identificadas no presente trabalho repartem-se por 31 géneros e 19 famílias. No total foram identificadas nove ordens de seláceos, todas com representação actual: Hexanchiformes, Squaliformes, Squatiniformes, Lamniformes, Carcharhiniformes, Rhinopristiformes, Rajiformes, Torpediniformes, Myliobatiformes.

Esta repartição de espécies e material é um claro reflexo da influência positiva que os procedimentos de recolha e preparação de sedimentos, apresentados por Antunes e Jonet (1970), tiveram na Paleoiictologia Portuguesa.

Comparando com os dados resultantes da análise bibliográfica realizada no âmbito do Estado da Arte ([Capítulo 3](#)), observam-se no presente estudo primeiras, segundas e terceiras referências de alguns *taxa* fósseis identificados em Portugal (Tabela 8.2)

Espécie	Referência actual	Referências anteriores	Idades geológicas
<i>Aetomylaeus</i> sp.	①	-	-
<i>Aetobatus cappettai</i>	②	Antunes e Balbino (2006)	Messiniano
<i>Anoxypristis</i> sp.	③	Antunes et al. (1999a)	Messiniano
<i>Bathytoshia centroura</i>	③	Antunes et al. (1999d) Balbino e Antunes (2006)	Messiniano
* <i>Centrophorus granulosus</i>	①	-	-
<i>Chaenogaleus affinis</i>	②	Serralheiro (1954) actualizado por Antunes e Jonet (1970)	Tortoniano

<b>Espécie</b>	<b>Referência actual</b>	<b>Referências anteriores</b>	<b>Idades geológicas</b>
<i>Dasyatis marmorata / pastinaca</i>	②	Balbino e Antunes (2006)	Messiniano
<i>Dasyatis probsti</i>	①	-	-
<i>Fontitrygon margaritella</i>	②	Balbino e Antunes (2006)	Messiniano
<i>Galeorhinus goncalvesi</i>	②	Antunes et al. (1999b)	Messiniano
<i>Hexanchus agassizi</i>	①	-	-
<i>Iago angustidens</i>	①	-	-
<i>Mobula fragilis</i>	②	Jonet (1976)	Langhiano
<i>Rhinobatos antunesi</i>	②	Jonet (1968)	Langhiano
<i>Rhizoprionodon fischeuri</i>	②	Jonet (1965-66)	Langhiano a Tortoniano
<i>Torpedo sp.</i>	②	Antunes et al. (1999a)	Messiniano

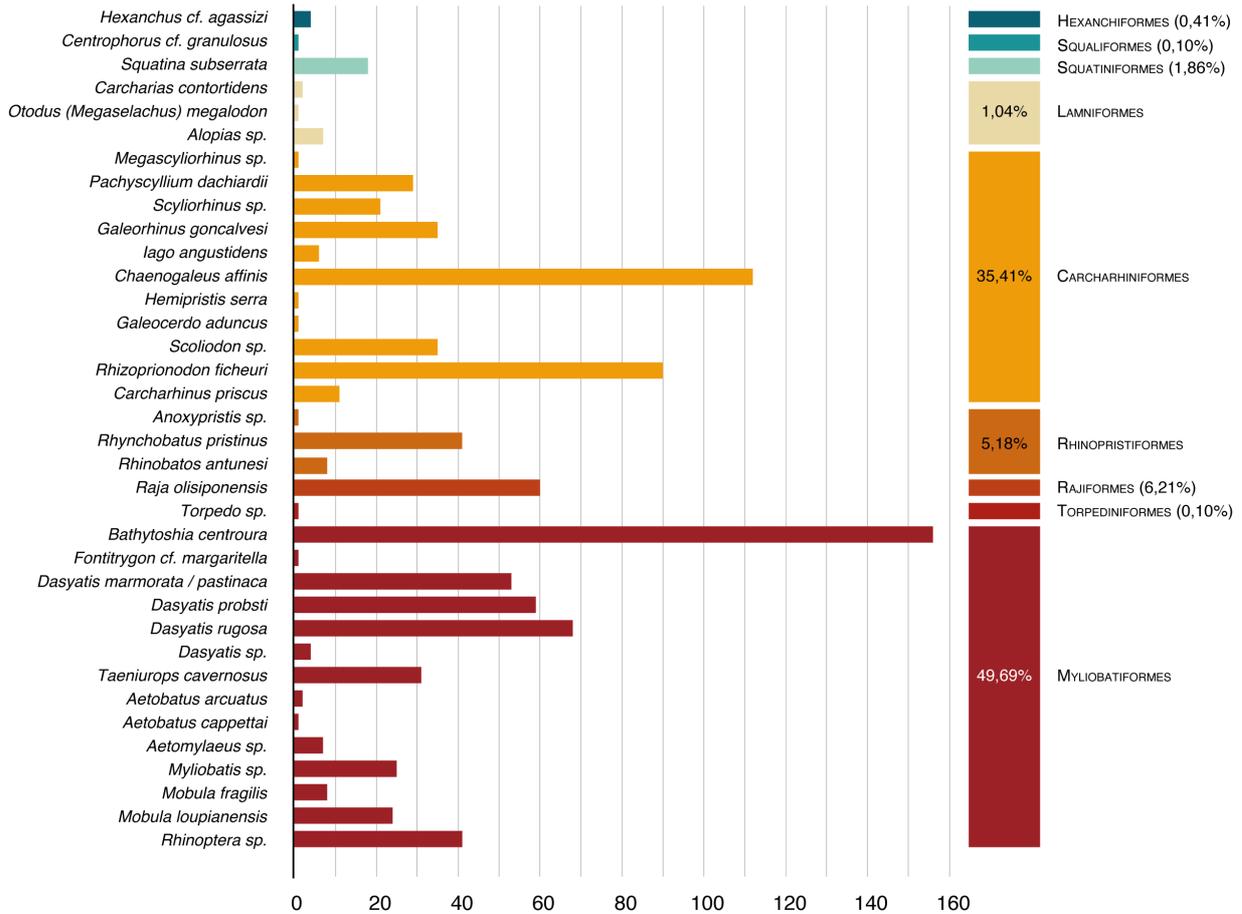
**TABELA 8.2** Espécies identificadas no presente estudo cuja referência, no presente trabalho, corresponde a uma primeira ①, segunda ② ou terceira ③ referência no panorama geral apresentado no Estado da Arte. \*É também a primeira vez que o género *Centrophorus* é registado em jazidas portuguesas.

As espécies que ocorrem pela segunda ou terceira vez surgem, neste estudo, em sedimentos mais antigos (Langhiano).

Pela leitura da repartição completa de espécies da Tabela 8.1, ilustrada na Figura 8.2, é possível observar que Myliobatiformes é a ordem mais diversificada e abundante no Langhiano de Brielas, com 14 espécies identificadas e 49,69% do material atribuído.

Entre as ordens de tubarões, Carcharhiniformes destaca-se como a que apresenta maior número de espécies (11) e maior volume de material atribuído (35,41%).

Apesar de terem o mesmo número de espécies identificadas, Lamniformes é menos abundante neste registo fóssil que Rhinoprístiformes. O mesmo sucede em relação a outras ordens como Hexanchiformes e Rajiformes, esta última mais abundante.



**FIGURA 8.2** Repartição taxonómica do material identificado de Brielas, com percentagem de material por ordem identificada.

No lugar de Brielas registaram-se fósseis de 36 espécies e 31 géneros de seláceos (Capítulo 7). Supondo que estes grupos taxonómicos não alteraram de forma significativa os seus hábitos entre o Langhiano e a actualidade, é possível comparar a fauna de seláceos de Brielas com as registadas actualmente e, assim, inferir sobre o paleoambiente presente nesta jazida.

Os dados relativos às repartições térmica e batimétrica, e o modo de vida de cada género, por comparação com os actuais, resultam da análise de: Balbino (1995), Carlsen e Cuny (2014), Compagno (1984a; 1984b) e Last et al. (2016) (Tabela 8.3). Estão ausentes algumas informações ecológicas sobre os géneros extintos: *Otodus*, *Megascyliorhinus* e *Pachyscyllium*.

Géneros	Repartição Térmica			Repartição Batimétrica			Modo de Vida	
	T / ST	Tm	F	LN	P	Ba	N	B
<i>Hexanchus</i>	x	x		x	(x)	x		x
<i>Centrophorus</i>	x	x	(x)	x		x		x
<i>Squatina</i>	x	x	x	x		x		x
<i>Carcharias</i>	x	x		x		(x)	x	
<i>Otodus</i>	?	?	?	x	x	x	x	
<i>Alopias</i>	x	x		x	x	(x)	x	(x)
<i>Megascyliorhinus</i>	?	?	?	x		x		x
<i>Pachyscyllium</i>	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Scyliorhinus</i>	x	x	x	x		x	x	x
<i>Galeorhinus</i>	(x)	x		x		x	x	
<i>Iago</i>	x				(x)	x	x	
<i>Chaenogaleus</i>	x			x			x	
<i>Hemipristis</i>	x			x			x	
<i>Galeocerdo</i>	x	x		x	x		x	
<i>Scoliodon</i>	x			x			x	
<i>Rhizoprionodon</i>	x	(x)		x		(x)	x	
<i>Carcharhinus</i>	x	x		x	x	x	x	
<i>Anoxypristis</i>	x	(x)		x			x	x
<i>Rhynchobatus</i>	x	(x)		x				x
<i>Rhinobatos</i>	x	x		x				x
<i>Raja</i>	x	x	x	x		x		x
<i>Torpedo</i>	x	x		x		(x)		x
<i>Bathytoshia</i>	x	x		x		x		x
<i>Dasyatis</i>	x	x	(x)	x	(x)		(x)	x
<i>Fontitrygon</i>	x			x				x
<i>Taeniurops</i>	x	(x)		x		(x)		x
<i>Aetobatus</i>	x	x		x	x		x	x
<i>Aetomylaeus</i>	x			x				x
<i>Myliobatis</i>	x	x	x	x		(x)		x
<i>Mobula</i>	x	(x)		(x)	x		x	

Géneros	Repartição Térmica			Repartição Batimétrica			Modo de Vida	
	T / ST	Tm	F	LN	P	Ba	N	B
<i>Rhinoptera</i>	x	x		x	x		x	x
<b>Presenças</b>	<b>27</b>	<b>17</b>	<b>4</b>	<b>28</b>	<b>7</b>	<b>11</b>	<b>15</b>	<b>18</b>
<b>Presenças menos características</b>	<b>1</b>	<b>5</b>	<b>2</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>6</b>	<b>1</b>	<b>1</b>

**TABELA 8.3** Características ecológicas dos géneros fósseis de seláceos identificados nos sedimentos do Langhiano de Brielas. T, tropical; ST, subtropical; Tm, temperada; F, fria; LN, litoral nerítica; P, pelágica; Ba, batial; N, nectónico; B, bentónico;; x, presença; (x), presença menos característica; ?, informação desconhecida. Os géneros extintos estão assinalados com linhas a cor.

Pela análise dos dados da Tabela 8.3, verifica-se que, em termos de repartição térmica, existe uma clara dominância de *taxa* característicos de águas tropicais/subtropicais a temperadas. Apesar da bibliografia consultada indicar que os géneros *Iago*, *Chaenogaleus*, *Hemipristis*, *Scoliodon*, *Fontitrygon* e *Aetomylaeus* são restritos de ambientes de águas tropicais/subtropicais, é plausível que tenham frequentado zonas com uma variação superior de temperatura, dadas as alterações térmicas sazonais que se verificam actualmente.

Apenas quatro géneros: *Squatina*, *Scyliorhinus*, *Raja* e *Myliobatis* são também característicos, mas não restritos, de águas frias.

Por correspondência com a organização das zonas ambientais marinhas representada na Figura 8.3, observa-se uma maior diversidade de formas na repartição batimétrica e modo de vida. A maioria dos géneros é característica de zonas litorais/neríticas, alguns dos quais também encontrados em zonas pelágicas e batiais. A presença do género *Iago*, típico de zonas batiais e pelágicas, poderá coincidir com o aumento de profundidade nos estratos superiores (Antunes & Jonet, 1970; Antunes et al., 1999c; Antunes et al., 2000; Legoinha, 2001), indiciando uma mudança na batimetria do lugar de Brielas. Formas bentónicas e nectónicas coexistiam num mesmo habitat (Tabela 8.3).

Esta associação faunística tão diversificada também poderá ser explicada por fenómenos de *upwelling*, que aumentam a produtividade biológica das águas superficiais (Cushing, 1969; Fialho et al., 2019). Neste fenómeno ocorre a sobreposição e mistura de massas de água com valores médios de temperatura e salinidade diferentes (Kosro et al., 1991), como por exemplo massas de água frias, profundas e ricas em nutrientes, que sobem e substituem as águas superficiais mais quentes mas pobres em nutrientes (Fialho et al., 2019).



e diferenças entre estas faunas de tubarões indiciando condições ecológicas diferentes (Figura 8.4).

Numa primeira análise observa-se que apenas três espécies ocorrem em todas as faunas listadas: *Squatina subserrata*, *Otodus (Megaselachus) megalodon* e *Galeocerdo aduncus*. No entanto, existem outros géneros com expressão abrangente e cuja predominância ou ausência permite inferir sobre as condições paleoambientais.

Em termos da repartição térmica, encontramos em Brielas, à semelhança do que sucede tanto no Tortoniano como no Messiniano, formas frequentemente associadas a águas temperadas ou moderadamente quentes, como *Carcharias*, *Scyliorhinus*,

<b>Miocénico Médio (Langhiano)</b> <b>Brielas</b>	<b>Miocénico Superior (Tortoniano)</b> <b>Lisboa</b>	<b>Miocénico Superior (Messiniano)</b> <b>Bacia de Alvalade</b>
<i>Hexanchus cf. agassizi</i>		
	<i>Hexanchus griseus</i>	
	<i>Heptranchias perlo</i>	
		<i>Notorynchus primigenius</i>
	<i>Deania sp.</i>	
<i>Centrophorus cf. granulosus</i>		
	<i>Isistius triangulus</i>	
	<i>Squalus almeidae</i>	
		<i>Squalus sp.</i>
	<i>Pristiophorus suevicus</i>	
		<i>Pristiophorus sp.</i>
<i>Squatina subserrata</i>	<i>Squatina subserrata</i>	<i>Squatina subserrata</i>
<i>Carcharias contortidens</i>		<i>Carcharias contortidens</i>
	<i>Carcharias taurus</i>	<i>Carcharias taurus</i>
		<i>Araloselachus cuspidatus</i>
<i>Otodus (Megaselachus) megalodon</i>	<i>Otodus (Megaselachus) megalodon</i>	<i>Otodus (Megaselachus) megalodon</i>
		<i>Carcharodon hastalis</i>
		<i>Isurus desori</i>
	<i>Isurus oxyrinchus</i>	
	<i>Alopias superciliosus</i>	<i>Alopias superciliosus</i>
	<i>Alopias vulpinus</i>	
<i>Alopias sp.</i>		
	<i>Megascyliorhinus miocaenicus</i>	<i>Megascyliorhinus miocaenicus</i>
<i>Megascyliorhinus sp.</i>		

**FIGURA 8.4 [Parte 1]** Comparação das faunas miocénicas de tubarões do Langhiano, Tortoniano e Messiniano de Portugal.

Miocénico Médio (Langhiano) Brielas	Miocénico Superior (Tortoniano) Lisboa	Miocénico Superior (Messiniano) Bacia de Alvalade
<i>Pachyscyllium dachiardii</i>		<i>Pachyscyllium dachiardii</i>
	<i>Pachyscyllium distans</i>	
	<i>Scyliorhinus joleaudi</i>	<i>Scyliorhinus joleaudi</i>
<i>Scyliorhinus</i> sp.		
<i>Galeorhinus goncalvesi</i>		<i>Galeorhinus goncalvesi</i>
<i>Iago angustidens</i>		
		<i>Iago costamagnai</i>
		<i>Mustelus</i> sp.
<i>Chaenogaleus affinis</i>	<i>Chaenogaleus affinis</i>	
<i>Hemipristis serra</i>	<i>Hemipristis serra</i>	
		<i>Paragaleus antunesi</i>
	<i>Paragaleus pulchellus</i>	
<i>Galeocерdo aduncus</i>	<i>Galeocерdo aduncus</i>	<i>Galeocерdo aduncus</i>
<i>Scoliodon</i> sp.		
<i>Rhizoprionodon fischeuri</i>		
		<i>Rhizoprionodon</i> sp.
	<i>Isogomphodon acuarius</i>	
	<i>Carcharhinus acanthodon</i>	
		<i>Carcharhinus leucas</i>
		<i>Carcharhinus perezii</i>
		<i>Carcharhinus plumbeus</i>
<i>Carcharhinus priscus</i>	<i>Carcharhinus priscus</i>	
	<i>Carcharhinus</i> sp. 1	
	<i>Carcharhinus</i> sp. 2	
		<i>Carcharhinus</i> sp. 1
		<i>Carcharhinus</i> sp. 2
	<i>Hypoprion</i> sp.	
	<i>Sphyrna integra</i>	
	<i>Sphyrna zygaena</i>	
		<i>Sphyrna</i> sp. 1
		<i>Sphyrna</i> sp. 2

**FIGURA 8.4 [Parte 2]** Comparação das faunas miocénicas de tubarões do Langhiano, Tortoniano e Messiniano de Portugal.

*Galeorhinus* e *Squatina*. Ausente no Messiniano de Alvalade, mas presente nas outras idades, regista-se *Scoliodon* e *Carcharhinus priscus*, característicos de águas quentes (Antunes & Jonet, 1970), no entanto não são predominantes na amostra de Brielas. Formas estenotérmicas de águas tropicais, como *Ginglymostoma*, *Negaprion brevirostris* e *Carcharhinus egertoni*, estão ausentes das três faunas enunciadas (Antunes & Jonet, 1970; Balbino, 1995). Por outro lado, formas termófilas como *Hemipristis* e *Galeocерdo* são raras ou mesmo ausentes nestas faunas (Antunes &

Jonet, 1979; Balbino, 1995). Em Brielas regista-se ainda a presença rara de *Centrophorus*, seláceos que, como *Deania* presente no Tortoniano de Lisboa, também podem ser encontrados em águas relativamente frias.

Relativamente à repartição batimétrica, em Brielas surgem, da mesma forma que no Tortoniano de Lisboa, tubarões característicos de zonas profundas e de mar aberto: *Alopias*, *Carcharhinus* e *Hexanchus* (raro) (Tabela 8.3) (Antunes & Jonet, 1970). Formas características de águas costeiras e rasas ocorrem nas três idades, no entanto com diferentes associações. Em Brielas registam-se apenas: *Carcharias*, *Hemipristis* (raro), *Galeorhinus* e *Scoliodon*. Os géneros pelágicos de *Galeocerdo* e *Otodus* (*Megaselachus*), bastante raros em comparação com a restante fauna, apresentam uma distribuição batimétrica variável, podendo ser encontrados em ambiente de mar aberto ou perto da costa (Antunes & Jonet, 1970). O mesmo sucede com *Squatina*, um género de peixes bentónicos que tanto podem ser encontrados junto às praias como em zonas profundas (Antunes & Jonet, 1970). *Centrophorus*, à semelhança de *Deania* do Tortoniano de Lisboa, é frequente em águas profundas, no entanto tem pouca expressão no Langhiano de Brielas. Observa-se ainda que Messiniano da Bacia de Alvalade, a fauna pelágica e de grandes predadores é rara (Balbino, 1995), ao contrário do que sucede na jazida em estudo.

Observa-se ainda a ausência de *Negaprion* e a raridade de *Hemipristis*, no Langhiano de Brielas, como esperado da transição que ocorreu gradualmente do Miocénico inferior, onde estes géneros eram frequentes, para o Miocénico superior onde não são encontrados (Antunes & Jonet, 1970; Balbino, 1995).

Em suma, os diferentes tipos de faunas comparadas indiciam uma fachada atlântica aberta, de profundidades modestas e águas moderadamente quentes, no Tortoniano de Lisboa (Antunes & Jonet, 1970; Balbino, 1995); um meio confinado, de águas moderadamente quentes, menos que no Tortoniano de Lisboa, situado entre terras emersas no Messiniano de Alvalade (Antunes & Jonet, 1970; Balbino, 1995); e, em acordo com os dados apresentados no subcapítulo anterior, uma situação de zona litoral nerítica, de águas moderadamente quentes e pouco profundas, no Langhiano de Brielas.



# PARTE 4



# 9. CONCLUSÕES

Terminado o presente estudo, é essencial um resumo das conclusões retiradas das diferentes fases de trabalho e dos resultados obtidos durante a sua realização.

- A análise bibliográfica realizada na âmbito do Estado da Arte revela a importância deste tipo de análises. Ao reunir-se toda a informação disponível sobre um determinado grupo taxonómico torna-se possível uma análise aprofundada e alargada de todos os resultados publicados, e inferir sobre questões que não foram visadas nos estudos originais, como a distribuição geográfica e história dos achados.
- 136 anos de investigação da diversidade fóssil de seláceos em Portugal permitiu assinalar 1.194 ocorrências<sup>12</sup> individuais, maioritariamente associadas a jazidas miocénicas. Registou-se a descoberta e estudo de um total de 16.681 fósseis de Chondrichthyes, atribuídos a 141 espécies actualmente válidas segundo Pollerspöck e Straube (2021), das ordens: Hybodontiformes, Carcharhiniformes, Hexanchiformes, Lamniformes, Orectolobiformes, Squaliformes, Squatiniformes, Pristiophoriformes, Myliobatiformes, Rajiformes, Rhinoprístiformes, Torpediniformes, Chimaeriformes. Estes estudos permitiram a caracterização da diversidade fóssil de formas de seláceos em 117 jazidas, e a descrição de espécies novas para a ciência.
- Constatou-se que das 19 espécies novas de seláceos apresentadas pelos investigadores desde 1947, apenas as seguintes onze permanecem válidas actualmente: *Pristis atlanticus* Zbyszewski (1947); *Paragaleus pulchellus* (Jonet, 1966); *Raja olisiponensis* (Jonet, 1968); *Pristis lanceolatus* Jonet (1968); *Rhinobatos antunesi* (Jonet, 1968); *Megascyliorhinus miocaenicus* (Antunes & Jonet, 1970); *Squalus almeidae* Antunes & Jonet (1970); *Mobula cappellettae* Jonet (1976); *Galeorhinus goncalvesi* Antunes, Balbino & Cappelletta (1999); *Paragaleus antunesi* Balbino & Cappelletta (2000); *Aetobatus cappellettai* (Antunes & Balbino, 2006).
- Através da análise crítica sobre os dados apresentados no Estado da Arte identificaram-se as idades geológicas com maior diversidade de espécies

---

<sup>12</sup> O autor define ocorrências no presente contexto como o registo de uma espécie numa determinada camada geológica de uma jazida. Consideram-se vários registos da mesma espécie em camadas distintas como ocorrências distintas.

identificadas em jazidas portuguesas: Langhiano (Vb); Langhiano (Vc); Tortoniano (VIIa e VIIb) e Messiniano. Contrastam com a ausência de estudos aprofundados em idades geológicas ou unidades geológicas específicas, também necessárias para uma caracterização contextualizada da diversidade de faunas fósseis de seláceos em Portugal: Jurássico; Cretácico; Aquitaniano a Burdigaliano (I); Burdigaliano (II, III, IVa, IVb, Va); Langhiano (VIa); Langhiano a Serravaliano (VIb); Serravaliano a Tortoniano (VIc).

- A maioria dos estudos pré 1970 apresenta repartições taxonómicas enviesadas, fruto da metodologia de colheita superficial aplicada à data. O autor considera importante visitar no futuro as jazidas estudadas que ainda se encontrem acessíveis, para novas recolhas de sedimento e uma análise completa das faunas de seláceos aí existentes.
- Apesar da existência de dúvidas quanto a classificações anteriores, de colecções que necessitariam de trabalhos de actualização, a presente análise reforça a presença de uma elevada riqueza fossilífera e diversidade de espécies de seláceos em jazidas marinhas portuguesas, como a que nesta dissertação foi estudada.
- A jazida de Brielas (Bacia do Baixo Tejo, Portugal) é rica em formas de seláceos fósseis, com 966 fósseis atribuídos às ordens: Hexanchiformes, Squaliformes, Squatiniformes, Lamniformes, Carcharhiniformes, Rhinopristiformes, Rajiformes, Torpediniformes e Myliobatiformes.
- Foram identificadas 36 espécies de seláceos, 17 de tubarões e 19 de batóides.
- Destacam-se as primeiras referências de *Aetomylaeus* sp., *Centrophorus granulosus*, *Dasyatis probsti*, *Hexanchus agassizi* e *Iago angustidens*. A segunda ocorrência de *Aetobatus cappetai*, *Chaenogaleus affinis*, *Dasyatis marmorata* / *pastinaca*, *Fontitrygon margaritella*, *Galeorhinus goncalvesi*, *Mobula fragilis*, *Rhinobatos antunesi*, *Rhizoprionodon fischeuri* e *Torpedo* sp. E terceira ocorrência de *Anoxypristis* sp. e *Bathytoshia centroura*.
- Do total de material estudado, Myliobatiformes é a ordem mais diversificada (14 espécies) e com maior volume de material atribuído (49,69%). De entre as ordens de tubarões, Carcharhiniformes é a mais diversificada e abundante, com 11 espécies identificadas e 35,41% do material atribuído.
- Acerca da repartição térmica da associação faunística de seláceos de Brielas, verificou-se uma dominância clara de taxa característicos de águas tropicais/subtropicais a temperadas. Apesar dos géneros *Iago*, *Chaenogaleus*, *Hemipristis*, *Scoliodon*, *Fontitrygon* e *Aetomylaeus* serem restritos de águas tropicais/subtropicais, é plausível que tenham frequentado zonas com variações térmicas

sazonais. Detectou-se ainda a presença dos géneros *Squatina*, *Scyliorhinus*, *Raja* e *Myliobatis* que também ocorrem em águas frias.

- Por comparação com duas outras faunas miocénicas de tubarões, do Tortoniano de Lisboa e do Messiniano da Bacia de Alvalade, verificou-se no material de Brielas a ausência de formas estenotérmicas de águas tropicais como *Ginglymostoma*, *Negaprion brevirostris* e *Carcharhinus egertoni*, e a presença rara de formas termófilas *Hemipristis* e *Galeocerdo*, inferindo águas moderadamente quentes a temperadas.
- Em termos de repartição batimétrica e modos de vida, verificou-se que a maioria dos géneros é característica de zonas litorais/neríticas, apesar de alguns também ocorrerem em zonas pelágicas e batiais. A presença do género *Iago* poderá estar associada ao aumento de profundidade descrito na bibliografia (Antunes & Jonet, 1970; Antunes et al., 1999c; Antunes et al., 2000; Legoinha, 2001) para camadas mais recentes, iniciando uma mudança na batimetria do habitat. Formas bentónicas e nectónicas co-existiriam num mesmo habitat.
- Na comparação com as faunas do Tortoniano de Lisboa e Messiniano da Bacia de Alvalade, é ainda assinalada a presença de tubarões bentónicos e pelágicos com expressão no material de Brielas. Estas formas são características de zonas profundas ou apresentam distribuição batimétrica variável.
- A diversidade de seláceos identificada no material estudado poderá também indicar fenómenos de upwelling, com mistura de águas frias, profundas e ricas em nutrientes, e as quentes, superficiais e pobres.
- O presente estudo sustenta a caracterização para o lugar de Brielas (Langhiano), de uma situação de transição gradual de um ambiente infralitoral de águas quentes e profundidade crescente, para um ambiente circalitoral (Legoinha, 2001; Fialho et al., 2019b; Fialho et al., 2020).
- Existe uma clara falta de interesse de biólogos nos métodos morfométricos. Para além do tipo de output produzidos por estas metodologias (Zelditch et al., 2012a), a complexidade da sua aplicação poderão estar na base deste desinteresse. A dentição de seláceos é caracterizada por heterodôncia, sendo necessário: uma separação prévia dos exemplares de acordo com a sua posição na mandíbula; a escolha de *landmarks* e *semilandmarks* homólogos entre os *taxa* em comparação; o registo fotográfico dos exemplares em todas as vistas que revelem caracteres importantes para a análise.
- Dada a variabilidade e complexidade morfológicas características da dentição de seláceos e a ausência de protocolos para aplicação e análise estatística da morfometria geométrica, não foi possível avançar no estudo para além dos estágios

iniciais de identificação de caracteres morfológicos e respectivas *landmarks*. Com os actuais conhecimentos sobre o tema e metodologia, tentou-se o mapeamento de *landmarks* para as espécies: *Centrophorus* cf. *granulosus*, *Squatina subserrata*, *Otodus (Megaselachus) megalodon*, *Pachyscyllium dachiardii*, *Galeorhinus goncalvesi*, *Iago angustidens*, *Chaenogaleus affinis*, *Rhizoprionodon fischeuri*, *Rhynchobatus pristinus*, *Rhinobatos antunesi*, *Bathytoshia centroura*, *Dasyatis probsti*, *Dasyatis rugosa* e *Taeniurops cavernosus*. Pretende-se a continuação dos trabalhos num futuro estudo.

- A análise geoquímica preliminar com LA-ICP-MS permitiu registar com sucesso a distribuição de terras raras e outros elementos isolados nos cortes histológicos de amostras provenientes de Brielas e da jazida de Esbarrondadoiro (para comparação). Os resultados obtidos permitem inferir sobre a intensidade e localização das alterações diagenéticas sofridas pelos exemplares, prior ao estudo de concentrações elementares através da aplicação de LA-ICP-MS.
- Observou-se com clareza os padrões de distribuição elementar derivados dos processos diagenéticos, incluindo a acumulação de terras raras e de elementos isolados (Rb e Th) nas camadas exteriores dos dentes, em fissuras ou associada à porosidade natural da raiz e vasos sanguíneos. É evidente a resistência do esmaltoide à diagénese.
- A aplicação de LA-ICP-MS numa fase inicial da análise geoquímica de fósseis de seláceos permite o mapeamento de elementos químicos específicos e, assim, identificar zonas onde a acção da diagénese foi menor. A análise futura da concentração dos elementos registados nessas zonas permitirá obter os dados necessários para inferir sobre os respectivos paleoambientes.

# 10. REFERÊNCIAS

Na presente dissertação foram aplicadas as regras de citação e referenciação do estilo da American Psychological Association (2020).

Adnet, S. (2006). Biometric analysis of the teeth of fossil and recent hexanchoid sharks and its taxonomic implications. *Acta Paleontologica Polonica*, 51, 477–488. <https://www.app.pan.pl/archive/published/app51/app51-477.pdf>

Adnet, S., & Martin, R. A. (2007). Increase of body size in sixgill sharks with change in diet as a possible background of their evolution. *Historical Biology*, 19, 279–289. <https://doi.org/10.1080/08912960701194461>

Agassiz, L. (1833-1843). Recherches sur les Poissons fossiles. Neuchâtel, Switzerland: Imprimerie Petitpierre et Prince, et Lithographie H. Nicolet, Neuchâtel.

Al-Badrani, O. A., & Al-Khashab, S. A. (2013). Biostratigraphy and Paleocology by Calcareous Nannofossils and Ostracoda of Tanuma Formation, Central Iraq. *Iraqi National Journal of Earth Sciences*, 13(2), 33-46.

Amaral, C. R., Pereira, F., Silva, D. A., Amorim, A., & de Carvalho, E. F. (2018). The mitogenomic phylogeny of the Elasmobranchii (Chondrichthyes). *Mitochondrial DNA Part A*, 29(6), 867–878. <https://doi.org/10.1080/24701394.2017.1376052>

American Psychological Association. (2020). Publication manual of the American Psychological Association (7th ed.). <https://doi.org/10.1037/0000165-000>

Andrianavalona, T. H., Ramihangihajason, T. N., Rasoamiaramanana, A., Ward, D. J., Ali, J. R., & Samonds, K. E. (2015). Miocene Shark and Batoid Fauna from Nosy Makamby (Mahajanga Basin, Northwestern Madagascar). *PLoS ONE*, 10(6), Article e0129444. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0129444>

Antunes, M. T. (1967). Um Mesosuquiano do Liásico de Tomar (Portugal): Considerações sobre a origem dos crocodilos. *Memórias dos Serviços Geológicos de Portugal*, 13 (Nova série).

Antunes, M. T. (1970). Presence de *Alopias superciliosus* (Lowe) dans les mers du Portugal remarques sur les *Alopias* (Selachii) recents et fossiles. *Arquivos do Museu Bocage, Segunda série*, 2(19), 363–378.

Antunes, M. T. (1972). Les Squales (Crétacé et Tertiaire): intérêt pour la stratigraphie et sa problématique. *Mémoire du le Bureau de Recherche et de Géologie Minière*, 77, 345–355

Antunes, M. T. (1984). Essai de synthèse sur les mammifères du Miocène du Portugal. In G. Zbyszewski (Ed.), *Volume d'Hommage au géologue G. Zbyszewski* (pp. 301–323). Recherche sur les Civilisations: Paris, France.

Antunes, M. T. (1999). Veiga Ferreira e a Paleontologia em Portugal. *Ciências da Terra*, 13, 157–167.

Antunes, M. T. (2000). Miocene mammals from Lisbon and geologic age: A showcase for marine-continental correlations. *Ciências da Terra*, 14, 343–348.

Antunes, M. T., & Balbino, A. C. (2003). Uppermost Miocene Lamniform Selachians (Pisces) from the Alvalade basin (Portugal). *Ciências da Terra*, 15, 141–154.

Antunes, M. T., & Balbino, A. C. (2004). Os Carcharhiniformes (Chondrichthyes, Neoselachii) da Bacia de Alvalade (Portugal). *Revista Española de Paleontología*, 19(1), 73–92. <https://doi.org/10.7203/sjp.19.1.20523>

Antunes, M. T., & Balbino, A. C. (2006). Latest Miocene Myliobatids (Batoidei, Selachii) from the Alvalade Basin, Portugal. *Cainozoic Research*, 4(1-2), 41–4.

Antunes, M. T., & Balbino, A. C. (2007). Rajiformes (Neoselachii, Batomorphii) from the Alvalade Basin, Portugal. *Annales de Paléontologie*, 93(1), 107–119. <https://doi.org/10.1016/j.annpal.2007.03.002>

Antunes, M. T., & Balbino, A. C. (2010a). Fósseis de Portugal. In I. C. Carvalho (Ed.), *Paleontologia: conceitos e métodos* (pp. 633–657). Interciência.

Antunes, M. T., & Balbino, A. C. (2010b). The great white shark *Carcharodon carcharias* (Linné, 1758) in the Pliocene of Portugal and its Early distribution in western Atlantic. *Revista Española de Paleontología*, 25(1), 1–6. <https://doi.org/10.7203/sjp.25.1.18902>

Antunes, M. T., Balbino, A. C., & Cappetta, H. (1999a). Sélaciens du Miocene terminal du Bassin d'Alvalade (Portugal). Essai de synthèse. *Ciências da Terra*, 13, 115–129.

Antunes, M. T., Balbino, A. C., & Cappetta, H. (1999b). A new shark, *Galeorhinus gonalvesi* nov. sp. (Triakidae, Carcharhiniformes) from the latest Miocene of Portugal. *Tertiary Research*, 19, 101–106.

Antunes, M. T., Elderfield, H., Legoinha, P., Nascimento, & Pais, A. J. (1999c). A Stratigraphic framework for the Miocene from the Lower Tagus Basin (Lisbon, Setúbal Peninsula, Portugal). Depositional sequences, biostratigraphy and isotopic ages. *Revista de la Sociedad Geologica de España*, 12(1), 3–16.

Antunes, M. T., & Jonet, S. (1970). Requins de l'Helvétien Supérieur et du Tortonien de Lisbonne. *Revista da Faculdade de Ciências de Lisboa*, 16(1), 119–280.

Antunes, M. T., Jonet, S., & Nascimento, A. (1981). Vertébrés (crocodiliens, poissons) du Miocène marin de l'Argarve occidentale. *Ciências da Terra*, 6, 9–38.

Antunes, M. T., Legoinha, P., & Balbino, A. C. (2015). Megalodon, mako shark and planktonic foraminifera from the continental shelf off Portugal and their age. *Geologica Acta*, 13(3), 181–190. <http://dx.doi.org/10.1344/GeologicaActa2015.13.3.1>

Antunes, M. T., Legoinha, P., Nascimento, A., & Pais, J. (1996). The evolution of the Lower Tagus Basin (Lisbon and Setúbal Peninsula, Portugal) from Lower to early Middle Miocene. *Géologie de la France*, 4, 59–77.

Antunes, M. T., Legoinha, P., Proença Cunha, P., & Pais, J. (2000). High resolution stratigraphy and miocene facies correlation in Lisbon and Setúbal Peninsula (Lower Tagus Basin, Portugal). *Earth Sciences (UNL)*, 14, 183–190. <http://hdl.handle.net/10362/4707>

Antunes, M. T., Pais, J., Balbino, A., Mein, P., & Aguilar, J. -P. (1999d). The Cristo Rei section (Lower Miocene) Distal fluvial environments in a marine series, plants vertebrates and other evidence, age. *Ciências da Terra (UNL)*, 13, 141–155.

Arambourg, C. (1952). Les vertébrés fossiles des gisements de phosphates (Maroc-Algérie-Tunisie). *Notes et Mémoires du Service Géologique du Maroc*, 92, 1–372.

Ávila, S. P., Ramalho, R., & Vullo, R. (2012). Systematics, palaeoecology and palaeobiogeography of the Neogene fossil sharks from the Azores (Northeast Atlantic). *Annales de Paléontologie*, 98(3), 167–189. <http://dx.doi.org/10.1016/j.annpal.2012.04.001>

Azevedo, M. R. B. D. (2017). Seláceos do Neogénico da Ilha de Santa Maria (Açores) [Master's thesis, Universidade Nova de Lisboa]. Repositório Universidade Nova. <http://hdl.handle.net/10362/28227>

Baillon, S., Hamel, J. F., & Mercier, A. (2014). Diversity, distribution and nature of faunal associations with deep-sea pennatulacean corals in the Northwest Atlantic. *PloS one*, 9(11), Article e111519. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0111519>

Balbino, A. C. (1995). *Seláceos (pisces) do Miocénico terminal da Bacia de Alvalade (Portugal): Sistemática, ecologia, paleoambientes, comparação com faunas actuais* [Doctoral dissertation, Universidade de Évora]. Repositório Universidade de Évora. <https://dspace.uevora.pt/rdpc/handle/10174/10999>

Balbino, A. C. (1996). Sharks from the Middle and early Upper Miocene from Lisbon, Portugal. A check-list. *Comunicações do Instituto Geológico e Mineiro*, 82, 141–144.

Balbino, A. C. (2003). Upper Jurassic Hybodontidae (Selachii) from Lourinhã, Portugal. *Ciências da Terra*, 15, 45–52.

Balbino, A. C., & Antunes, M. T. (2006). Latest Miocene Dasyatidae (Neoselachii, Batomorphii) from the Alvalade Basin, Portugal. *Geobios*, 39(6), 747–755. <https://doi.org/10.1016/j.geobios.2005.07.002>

Balbino, A. C., & Cappetta, H. (2000). *Paragaleus antunesi* (Hemigaleidae, Carcharhiniformes) a new shark species from the latest Miocene of Portugal. *Tertiary Research*, 20(1/4), 1–6.

Balbino, A. C., Antunes, D. B., & Telles Pimenta, M. (2013). Considerações sobre a fauna de Chondrichthyes, Neoselachii do Miocénico terminal da bacia de Alvalade, Portugal. In A. M. Ribeiro, C. C. Lana, F. Abdala, J.C. Coimbra, J. Leme & M. J. Garcia (Eds.), *Boletim de Resumos do XXIII Congresso Brasileiro de Paleontologia* (pp. 325–326). Paleontologia em Destaque: Boletim Informativo da Sociedade Brasileira de Paleontologia. <https://sbpbrasil.org/?mdocs-file=527>

Bazzi, M., Campione, N. E., Ahlberg, P. E., Blom, H., & Kear, B. P. (2021). Tooth morphology elucidates shark evolution accross the end-Cretaceous mass extinction. *PloS Biology*, 19(8), e3001108. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3001108>

Bazzi, M., Kear, B. P., & Siversson, M. (in press). Southern higher-latitude lamniform sharks track mid-Cretaceous environmental change. *Gondwana Research*. <https://doi.org/10.1016/j.gr.2021.10.012>

Bertsos, M. J., Ciampaglio, C. N., & Jacquemin, S. J. (2017). Spatial variation in tooth shape of Miocene populations of *Carcharocles megalodon* across ocean basins. *Southeastern Geology*, 52(4), 179–194.

Bengtson, P. (1988). Open nomenclature. *Paleontology*, 31(1), 223–227.

- Benton, M. J. (2005). *Vertebrate Palaeontology* (3rd ed.). Blackwell Publishing.
- Bloch, M. E., & Schneider, J. G. (1801). M. E. Blochii Systema Ichthyologiae iconibus ex illustratum. Post obitum auctoris opus inchoatum absolvit, correxit, interpolavit.
- Bonança, J. (1891). *História da Luzitania e da Iberia desde os tempos primitivos ao estabelecimento definitivo do domínio romano: Parte fundada em documentos até ao presente indecifráveis*. Empresa da Historia da Luzitania e da Iberia.
- Bonello, J. J., Bonnici, L., Ferrari, A., Cariani, A., & Schembri, P. J. (2015). Not all that clear cut: intraspecific morphological variability in *Squalus blainville* (Risso, 1827) and implications for identification of the species. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 96(8), 1585–1596. <https://doi.org/10.1017/S0025315415001915>
- Bond, D. P., & Grasby, S. E. (2017). On the causes of mass extinctions. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 478, 3–29. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2016.11.005>
- Bor, T. J. (1985). Elasmobranch teeth (vertebrata, pisces) from the Dongen formation (Eocene) in the Netherlands. *Mededelingen van de Werkgroep voor Tertiaire en Kwartaire Geologie*, 22, 73–122.
- Bor T., Reinecke T., & Verschueren S. (2012). *Palaeontos 21: Miocene Chondrichthyes from Winterswijk – Miste, the Netherlands*. Palaeo Publishing and Library vzw.
- Brisswalter, G. (2008). *Inventaire des Élasmobranches (requins, raies, chimères) des dépôts molassiques du Sud-Luberon (Miocène supérieur), Cabrières-d'Aigues (Vaucluse) France*. Parc naturel régional du Luberon.
- Callapez, P. M. (2003). Dr. Léon Paul Choffat (1849-1919). *Boletim da Associação Portuguesa de Professores de Biologia e Geologia*, 21, 36–37.
- Cappetta, H. (1970). *Les Sélaciens du Miocène de la région de Montpellier*. Palaeovertebrata, Mémoire Extraordinaire.
- Cappetta, H. (1986). Types dentaires adaptatifs chez les sélaciens actuels et post-paléozoïques. *Palaeovertebrata*, 16(2), 57–76.
- Cappetta, H. (1987). *Chondrichthyes II. Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii. Handbook of Palaeoichthyology 3B* (H. -P. Schultze, Ed.). Verlag Dr. Friedrich Pfeil.
- Cappetta, H. (2012). *Chondrichthyes. Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii: teeth. Handbook of Palaeoichthyology 3E* (H. -P. Schultze, Ed.). Verlag Dr. Friedrich Pfeil.

Cappetta, H., & Nolf, D. (1981). Les sélaciens de l'Auverisien de Ronquerolles (Eocène supérieur du Bassin de Paris). *Mededelingen van de Werkgroep voor Tertiaire en Kwartaire Geologie*, 18(3), 87–107.

Cardoso, J. L., & Antunes, M. T. (1995). Dentes de tubarões miocénicos em contextos pré-históricos portugueses. *Estudos Arqueológicos de Oeiras*, 5, 199–211.

Carlsen, A. W., & Cuny, G. (2014). A study of the sharks and rays from the Lillebaelt Clay (Early-Middle Eocene) of Denmark, and their palaeoecology. *Bulletin of the Geological Society of Denmark*, 62, 39–88. <https://doi.org/10.37570/bgsd-2014-62-04>

Carrillo-Briceño, J. D., Aguilera, O. A., De Gracia, C., Aguirre-Fernández, G., Kindlimann, R., & Sánchez-Villagra, M. R. (2016). An early Neogene elasmobranch fauna from the southern Caribbean (western Venezuela). *Palaeontologia Electronica*, 19(2), 1–32. <https://doi.org/10.26879/664>

Carrillo-Briceño, J.D., Luz, Z., Hendy, A., Kocsis, L., Aguilera, O., & Vennemann, T. (2019). Neogene Caribbean elasmobranchs: diversity, paleoecology and paleoenvironmental significance of the Cocinetas Basin assemblage (Guajira Peninsula, Colombia). *Biogeosciences*, 16, 33–56. <https://doi.org/10.5194/bg-16-33-2019>

Carvalho, I. de S. (2010). Paleontologia: Conceitos e Métodos (3ª ed.). *Editores Interciência*.

Case, G. R. (1980). A Selachian Fauna from the Trent Formation, Lower Miocene (Aquitanian) of Eastern North Carolina. *Palaeontographica Abteilung A* 171, 75–103.

Chapman, D. D., Firchau, B., & Shivji, M. S. (2008). Parthenogenesis in a large-bodied requiem shark, the blacktip *Carcharhinus limbatus*. *Journal of Fish Biology*, 73(6), 1473–477. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2008.02018.x>

Chapman, D. D., Shivji, M. S., Louis, E., Sommer, J., Fletcher, H., & Prodöhl, P. A. (2007). Virgin birth in a hammerhead shark. *Biology Letters*, 3(4), 425–427. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2007.0189>

Choffat, P. (1885). *Recueil de monographies stratigraphiques sur le système crétacique du Portugal - première étude - Contrée de Cintra, de Bellas et de Lisbonne*. Section des Travaux Géologiques du Portugal.

Cicimurri, D. J., & Knight, J. L. (2009). Late Oligocene sharks and rays from the Chandler Bridge Formation, Dorchester County, South Carolina, USA. *Acta Palaeontologica Polonica*, 54(4), 627–647. <https://doi.org/10.4202/app.2008.0077>

Claude, J. (2008). *Morphometrics with R*. Springer Science & Business Media. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-77789-4>

Cohen, K. M., Finney, S. C., Gibbard, P. L., & Fan, J. -X. (2013; updated). The ICS International Chronostratigraphic Chart. *Episodes*, 36, 199–204. <https://stratigraphy.org/ICSchart/ChronostratChart2021-07.pdf>

Compagno, L. (1984a). *Sharks of the world: An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Part 1 - Hexanchiformes to Lamniformes* (Vol. 4). FAO Fisheries Synopsis.

Compagno, L. (1984b). *Sharks of the world: An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Part 2 - Carcharhiniformes* (Vol. 4). FAO Fisheries Synopsis.

Compagno, L. J. V. (1970). Systematics of the genus *Hemitriakis* (Selachii: Carcharhinidae), and related genera. *Proceedings of the California Academy of Sciences*, 38(4), 63–97. <https://www.biodiversitylibrary.org/page/15659201#page/85/mode/1up>

Compagno, L. J. V. (1973). Interrelationships of living elasmobranchs. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 53(Suppl. 1), 15–61.

Compagno, L. J. V. (1990). Alternative life-history styles of cartilaginous fishes in time and space. *Environmental Biology of Fishes*, 28, 33–75. <https://doi.org/10.1007/BF00751027>

Conseil Général de l'Économie. (2021). Gustave Frédéric Dollfus. *Annales des Mines*. <http://www.anales.org/archives/cofrhigeo/dollfus>

Costa, B., Balbino, A., & Silva, B. C. (in press). The hybodontiform sharks (Chondrichthyes: Euselachii) from the Upper Jurassic of Torres Vedras, Portugal. *Comunicações Geológicas*.

Cotter, J. C. B. (1956). O Miocénico marinho de Lisboa. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, 36(supl.), 1–170.

Cotter, J. C. B. (1888-92). Notícia de alguns fósseis terciários da ilha de Santa Maria (Arquipélago dos Açores). *Comunicações da Comissão dos Trabalhos Geológicos de Portugal*, 2, 255–287.

Couse, T., & Connor, M. (2015). A Comparison of Maceration Techniques for Use in Forensic Skeletal Preparations. *Journal of Forensic Investigation*, 3(1), 1–6.

Cushing, D. H. (1969). Upwelling and fish production. *FAO Fisheries Technical Paper*, 84, 1–40.

Dames, W. (1883). Über eine tertiäre Wirbelthierfauna von der westlichen Insel der Birket-El-Qrûn im Fajum (Aegypten). *Sitzungsberichte der Königlich Preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin*, 6, 129–153.

D'Anastasio, R., López-Lázaro, S., & Viciano, J. (2018). Dientes Fósiles de Carcharocles megalodon: La Colección del Museo Universitario de Chieti (Italia). Parte II: Análisis Paleopatológico. *International Journal of Morphology*, 36, 841–847. <http://dx.doi.org/10.4067/S0717-95022018000401378>

Dean, M. N., & Summers, A. P. (2006). Mineralized cartilage in the skeleton of chondrichthyan fishes. *Zoology*, 109(2), 164–168. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2006.03.002>

Dillon, E. M., Norris, R. D., & Dea, A. O. (2017). Dermal denticles as a tool to reconstruct shark communities. In E. Cooper (Ed.), *Advances in Comparative Immunology* (pp. 117–134). Springer. <https://doi.org/10.3354/meps12018>

Dollfus, G., Gomes, J. B., & Gomes, J. P. (1903-04). Mollusques Tertiaires du Portugal/Plates de Céphalopodes, Gastéropodes et Pélécy-podes laissées par FA Pereira da Costa/accompagnées d'une explication sommaire et d'une esquisse géologique. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, 1–120.

Dooley, H. (2018). Chondrichthyes: The Immune System of Cartilaginous Fishes. In E. Cooper (Ed.), *Advances in Comparative Immunology* (pp. 659–685). Springer, Cham. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-76768-0\\_18](https://doi.org/10.1007/978-3-319-76768-0_18)

Dryden, I. L., & Mardia, K. V. (1998). *Statistical shape analysis*. John Wiley & Sons.

Duffin, C. J., & Ward, D. J. (1993). The Early Jurassic palaeospinacid sharks of Lyme Regis, southern England. In J. S. Herman & H. Van Waes (Eds.), *Elasmobranches et stratigraphie* (pp. 53–101). Geological Survey of Belgium.

Duong, C. A., Sepulveda, C. A., Graham, J. B., & Dickson, K. A. (2006). Mitochondrial proton leak rates in the slow, oxidative myotomal muscle and liver of the endothermic shortfin mako shark (*Isurus oxyrinchus*) and the ectothermic blue shark (*Prionace glauca*) and leopard shark (*Triakis semifasciata*). *Journal of experimental biology*, 209(14), 2678–2685. <https://doi.org/10.1242/jeb.02317>

Durrant, S. F. (1999). Laser ablation inductively coupled plasma mass spectrometry: achievements, problems, prospects. *Journal of Analytical Atomic Spectrometry*, 14(9), 1385–1403.

Duxbury, A. C., & Duxbury, A. B. (1994). *An Introduction to the World's Oceans*, Wm. C. Brown Publishers.

Ebert, D. A., & Stehmann, M. F. (2013). *Sharks, batoids, and chimaeras of the North Atlantic*. FAO Species Catalogue for Fishery Purposes.

Edwards, J. E., Hiltz, E., Broell, F., Bushnell, P. G., Campana, S. E., Christiansen, J. S., Devine, B. M., Gallant, J. J., Hedges, K. J., MacNeil, M. A., McMeans, B. C., Nielsen, J., Praebel, K., Skomal, G. B., Steffensen, J. F., Walter, R. P., Watanabe, Y. Y., VanderZwaag, D. L., & Hussey, N. E. (2019). Advancing research for the management of long-lived species: A case study on the Greenland shark. *Frontiers in Marine Science*, 6, 1–27. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00087>

Enault, S., Auclair, C., Adnet, S., & Debiais-Thibaud, M. (2016). A complete protocol for the preparation of chondrichthyan skeletal specimens. *Journal of applied ichthyology*, 32(3), 409–415. <https://doi.org/10.1111/jai.13050>

Euphrasen, B. A. (1790). Raja (Narinari). *Kongliga Vetenskaps Akademiens nya Handlingar*, 11, 217–219.

FAO. (n. d.). *Knifetooth sawfish* [Scientific illustration]. Florida Museum. <https://www.floridamuseum.ufl.edu/discover-fish/species-profiles/anoxypristis-cuspidata/>

Feldheim, K. A., Clews, A., Henningsen, A., Todorov, L., McDermott, C., Meyers, M., Bradley, J., Pulver, A., Anderson, E., & Marshall, A. (2017). Multiple births by a captive swellshark *Cephaloscyllium ventriosum* via facultative parthenogenesis. *Journal of fish biology*, 90(3), 1047–1053. <https://doi.org/10.1111/jfb.13202>

Ferreira, M. E., Monteiro, J. DO., & da Silva, R. H. (2019). *Dicionário: Quem é Quem na Museologia Portuguesa*. Instituto de História da Arte da Faculdade de Ciências Sociais e Humanas/NOVA. [https://institutodehistoriadaarte.files.wordpress.com/2019/03/dicionario\\_quemquem.pdf](https://institutodehistoriadaarte.files.wordpress.com/2019/03/dicionario_quemquem.pdf)

Fialho, P. (2015). Seláceos do Miocénico médio da bacia do baixo Tejo (Brielas, Portugal) [Master's thesis, Universidade de Évora]. Repositório Universidade de Évora. <http://hdl.handle.net/10174/17754>

Fialho, P. R., Balbino, A., & Antunes, M. T. (2016). Seláceos do Miocénico médio da Bacia do Baixo Tejo (Brielas, Portugal). In P. Legoinha, R. Rocha & P. Callapez (Eds.), *Simpósio NOVAPALEO Livro de Resumos* (pp. 47–50). Departamento de Ciências da Terra, FCT-UNL.

Fialho, P., Balbino, A., & Antunes, M. T. (2017). Seláceos do Langhiano de Brielas, Bacia do Baixo Tejo, Portugal. In A. B. Díaz, F. Barroso-Barcenilla & P. C. Tonicher

(Eds.), *XXII Bienal de la Real Sociedad Española de Historia Natural: Los mapas de la Natureza* (pp. 228–229). Real Sociedad Española de Historia Natural.

Fialho, P. R., Balbino, A., & Antunes, M. T. (2019). Langhian rays (Chondrichthyes, Batomorphii) from Brielas, Lower Tagus Basin, Portugal. *Geologica Acta*, 17, 1–16. <https://doi.org/10.1344/GeologicaActa2019.17.7>

Fialho, P., Balbino, A., & Antunes, M. T. (2021). Fossil Chondrichthyes in Portugal: a review and diversity assessment. *Anuário do Instituto de Geociências*, 44, Article 43395. [https://doi.org/10.11137/1982-3908\\_2021\\_44\\_43395](https://doi.org/10.11137/1982-3908_2021_44_43395)

Fialho, P. R., Balbino, A. C., Legoinha, P., & Antunes, M. T. (2020). Shark fossil diversity (Squalomorphii, Squatinomorphii, and Galeomorphii) from the Langhian of Brielas (Lower Tagus Basin, Portugal). *Geological Journal*, 1–17. <https://doi.org/10.1002/gj.3965>

Figueiredo S. M. D., & Coimbra F. A. (2014). Zbyszewski, Georges. In C. Smith (Ed.), *Encyclopedia of Global Archaeology*. Springer. [https://doi.org/10.1007/978-1-4419-0465-2\\_2451](https://doi.org/10.1007/978-1-4419-0465-2_2451)

French, G. C. A., Stürup, M., Rizzuto, S., Van Wyk, J. H., Edwards, D., Dolan, R. W., Wintner, S. P., Towner, A. V., & Hughes, W. O. H. (2017). The tooth, the whole tooth and nothing but the tooth: tooth shape and ontogenetic shift dynamics in the white shark *Carcharodon carcharias*. *Journal of Fish Biology*, 91(4), 1032–1047. <https://doi.org/10.1111/jfb.13396>

Gardiner, J. M. (2012). *Multisensory integration in shark feeding behavior* [Doctoral dissertation, University of South Florida]. Digital Commons University of South Florida. <http://scholarcommons.usf.edu/etd/4046>

García, E. X. M., Balbino, A. C., Antunes, M. T., Ruiz, F., Civis, J., Abad, M., & Toscano, A. (2011). Los tiburones Carcharhiniformes (Chondrichthyes, Galeomorphii) del Plioceno inferior de la Formación Arenas de Huelva, suroeste de la cuenca del Guadalquivir, España. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 28, 474–492.

García, E., Balbino, A., Antunes, M. T., Ruiz, F., Civis, J., Abad, M., & Toscano-Grande, A. (2014). Los Rajiformes (Chondrichthyes, Batomorphii) del Plioceno inferior de la Formación Arenas de Huelva, suroeste de España. *AMEGHINIANA*, 51(3), 259–265. <https://doi.org/10.5710/AMGH.14.01.2014.608>

Garrick, J. (1982). Sharks of the genus *Carcharhinus* (NOAA Technical Report NMFS. Circular 445). U. S. Department of Commerce, National Oceanic and Atmospheric Administration, National Marine Fisheries Service. [https://www.shark-references.com/images/meine\\_bilder/downloads/circ445.pdf](https://www.shark-references.com/images/meine_bilder/downloads/circ445.pdf)

Godfrey, S. J. (Ed.). (2018). *The Geology and Vertebrate Paleontology of Calvert Cliffs, Maryland, USA*. Smithsonian Contributions to Paleobiology. <https://doi.org/10.5479/si.1943-6688.100>

Goedert, J., Amiot, R., Arnaud-Godet, F., Cuny, G., Fourel, F., Hernandez, J. -A., Pedreira-Segade, U., & Lécuyer, C. (2017). Miocene (Burdigalian) seawater and air temperatures estimated from the geochemistry of fossil remains from the Aquitaine Basin, France. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, *481*, 14–28. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2017.04.024>

Gray, J. E. (1834). *Illustrations of Indian zoology*. Treuttel, Wurtz, Treuttel, Jun. and Richter.

Grogan, E. D., & Lund, R. (2004). The origin and relationships of early Chondrichthyes. In Carrier, J. C., Musick, J. A., & Heithaus, M. R. (Eds). *Biology of sharks and their relatives* (pp. 3–31). CRC Press.

Guillaume, A. R. D. (2018). Microvertebrates of the Lourinhã Formation (Late Jurassic, Portugal). [Master's thesis, Universidade Nova de Lisboa]. Repositório Universidade Nova. <http://hdl.handle.net/10362/58236>

Guinot, G., & Cavin, L. (2016). 'Fish' (Actinopterygii and Elasmobranchii) diversification patterns through deep time. *Biological Reviews*, *91*(4), 950–981. <https://doi.org/10.1111/brv.12203>

Guinot, G., Adnet, S., Shimada, K., Underwood, C. J., Siversson, M., Ward, D. J., Kriwet, J., & Cappetta, H. (2018). On the need of providing tooth morphology in descriptions of extant elasmobranch species. *Zootaxa*, *4461*(1), 118–126. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4461.1.8>

Günther, A. (1870). *Catalogue of the fishes in the British Museum*. British Museum.

Harmon, T. S., Kamerman, T. Y., Corwin, A. L., & Sellas, A. B. (2016). Consecutive parthenogenetic births in a spotted eagle ray *Aetobatus narinari*. *Journal of Fish Biology*, *88*(2), 741–745. <https://doi.org/10.1111/jfb.12819>

Hättig, K., Stevens, K., Thies, D., Schweigert, G., & Mutterlose, J. (2019). Evaluation of shark tooth diagenesis-screening methods and the application of their stable oxygen isotope data for palaeoenvironmental reconstructions. *Journal of the Geological Society*, *176*(3). <https://doi.org/10.1144/jgs2018-190>

Herman, J., Hovestadt-Euler, M., Hovestadt, D.C., & Stehmann, M. (2000). Part B: Batomorphii 4c: Order Rajiformes - Suborder Myliobatoidei - Superfamily Dasyatoidea - family Dasyatidae - Subfamily Dasyatinae - Genus: *Urobatis*, Subfamily

Potamotrygoninae - Genus: Paratrygon, Superfamily Plesiobatoidea - Family Plesiobatidae - Genus: Plesiobatis, Superfamily Myliobatoidea - Family Myliobatidae - Subfamily Myliobatinae - Genera: Aetobatus, Aetomylaeus, Myliobatis and Pteromylaeus, Subfamily Rhinopterae - Genus: Rhinoptera and Subfamily Mobulinae - Genera: Manta and Mobula. Addendum 1 to 4a: erratum to Genus Pteroplatytrygon. In M. Stehmann (Ed.), *Contributions to the study of the comparative morphology of teeth and other relevant ichthyodorulites in living supraspecific taxa of Chondrichthyan fishes* (5–67). Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique.

Heupel, M. R., & Simpfendorfer, C. A. (2008). Movement and distribution of young bull sharks *Carcharhinus leucas* in a variable estuarine environment. *Aquatic Biology*, 1(3), 277–289. <https://doi.org/10.3354/ab00030>

Holtcamp, W. (2009). Lone Parents: Parthenogenesis in Sharks. *BioScience*, 59(7), 546–550. <https://doi.org/10.1525/bio.2009.59.7.3>

Iturralde-Vinent, M., Mora, C. L., Rojas, R., & Gutiérrez, M. R. (1998). Myliobatidae (Elasmobranchii: Batomorphii) del Terciario de Cuba. *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología*, 8(2), 135–145.

Jenkins, O. P. (1903). Report on collections of fishes made in the Hawaiian Islands, with descriptions of new species. *Bulletin of the United States Fish Commission*, 22, 417–511.

Jonet, S. (1964). Notes d'ichthyologie Miocene. *Boletim do Museu e Laboratório Mineralógico e Geológico da Faculdade de Ciências*, 10(1), 29–44.

Jonet, S. (1965-66). Notes d'ichthyologie miocène II, Les Carcharhinidae. *Boletim do Museu e Laboratório Mineralógico e Geológico da Faculdade de Ciências*, 10(2): 65–88.

Jonet, S. (1968). Notes d'ichthyologie miocène portugaise V, Quelques Batoides. *Revista da Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa*, 15(2), 233–258.

Jonet, S. (1976). Notes d'ichthyologie miocène VII, La famille des Mobulidae au Portugal. *Boletim da Sociedade Geológica de Portugal*, 20(1-2), 53–64.

Jonet, S. (1978). Le Tortonien supérieur (TVII-b) des environs de Fonte de Telha (Peninsule de Setubal) et ses faunes. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, 63, 13–51.

Jonet, S. (1981). Contribution à l'étude des vertébrés du Crétacé portugais et spécialement du Cénomaniens de l'Estramadure. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, 67(2), 191–300.

Jonet, S., Kotchetoff, Y., & Kotchetoff, B. (1975). L'helvétien du Penedo et sa Faune Ichthyologique. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, 59, 193–228.

Jost, J., Kempf, O., & Kälin, D. (2016). Stratigraphy and palaeoecology of the Upper Marine Molasse (OMM) of the central Swiss Plateau. *Swiss Journal of Geosciences*, 109, 149–169. <https://doi.org/10.1007/s00015-016-0223-6>

Kajjura, S. M., Forni, J. B., & Summers, A. P. (2003). Maneuvering in juvenile carcharhinid and sphyrnid sharks: the role of the hammerhead shark cephalofoil. *Zoology*, 106(1), 19–28. <https://doi.org/10.1078/0944-2006-00086>

Kazemi, A., L. Hoffmann, S., M. Warren, S., M. Curet, O., & E. Porter, M. (2018, Junho 25–29). *Effects of shark head morphology on the wake structure* [Paper Presentation]. 2018 Flow Control Conference, Atlanta. <https://doi.org/10.2514/6.2018-4251>

Kocsis, L. (2011). Geochemical Compositions of Marine Fossils as Proxies for Reconstructing Ancient Environmental Conditions. *Chimia*, 65(10), 787–791. <https://doi.org/10.2533/chimia.2011.787>

Kocsis, L., Trueman, C. N., & Palmer, M. R. (2010). Protracted diagenetic alteration of REE contents in fossil bioapatites: direct evidence from Lu–Hf isotope systematics. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 74(21), 6077–6092. [https://ui.adsabs.harvard.edu/link\\_gateway/2010GeCoA..74.6077K/doi:10.1016/j.gca.2010.08.007](https://ui.adsabs.harvard.edu/link_gateway/2010GeCoA..74.6077K/doi:10.1016/j.gca.2010.08.007)

Kocsis, L., Botfalvai, G., Qamarina, Q., Razak, H., Király, E., Lugli, F., Wings, O., Lambertz, M., Raven, H., Briguglio, A., & Rabi, M. (2020). Geochemical analyses suggest stratigraphic origin and late Miocene age of reworked vertebrate remains from Penanjong Beach in Brunei Darussalam (Borneo). *Historical Biology*. <https://doi.org/10.1080/08912963.2020.1819999>

Kolodny, Y., & Luz, B. (1991). Oxygen isotopes in phosphates of fossil fish: Devonian to recent. In H. P. Taylor, J. R. O'Neil, & I. R. Kaplan (Eds.), *Stable Isotope Geochemistry: A Tribute to Samuel Epstein* (vol.3) (105–119). The Geochemical Society, Special Publication.

Kosro, P. M., Huyer, A., Ramp, S. R., Smith, R. L., Chavez, F. P., Cowles, T. J., Abbott, M. R., Strub, P. T., Barber, R. T., Jessen, P., & Small, L.F. (1991). The structure of the transition zone between coastal waters and the open ocean off northern California, winter and spring 1987. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 96(C8), 14707–14730.

Kirkman, J. (1992). *Good style: Writing for science and technology*. E & FN Spon.

Kriwet, J. (1995). Beitrag zur Kenntnis der Fisch-Fauna des Ober-Jura (unteres Kimmeridge) der Kohlengrube Guimarota bei Leiria, Mittel-Portugal: 1. *Asteracanthus biformatus* n. sp. (Chondrichthyes: Hybodontoides). *Berliner geowiss. Abh.*, 16, 683–691.

Kriwet, J. (1997). Beitrag zur Kenntnis der Fisch-Fauna des Ober-Jura (unteres Kimmeridge) der Kohlengrube Guimarota bei Leiria, Mittel-Portugal: 2. *Neoselachii* (Pisces, Elasmobranchii). *Berliner geowiss. Abh.*, 25, 293–301.

Kriwet, J. (1998). Late Jurassic Elasmobranch and Actinopterygian fishes from Portugal and Spain. *Cuadernos de Geología Ibérica*, 24, 241–260.

Kriwet, J. (2000). The fish fauna from the Guimarota mine. In M. Krebs (Ed.), *Guimarota: A Jurassic Ecosystem* (pp. 41–50). Verlag Dr. Friedrich Pfeil.

Kriwet, J. (2004). Late Jurassic selachians (Chondrichthyes: Hybodontiformes, *Neoselachii*) from Central-Portugal. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte*, 2004(4), 233–256. <https://doi.org/10.1127/njgpm/2004/2004/233>

Laboratório Nacional de Energia e Geologia, I. P. (2005). Folha 34-D (Lisboa) da Carta Geológica de Portugal à escala 1:50000.

Last, P. R., White, W. T., de Carvalho, M. R., Séret, B., Stehmann, M. F. W., & Naylor, G. (Eds.). (2016). *Rays of the World*. CSIRO Publishing.

Laurito, C. A. M. (1999). *Los Seláceos fósiles de la localidad de Alto Guayacan (y otros ictiolitos asociados), Mioceno Superior-Plioceno Inferior de la Formación Uscari, provincia de Limón, Costa Rica*. Guilá Imprenta.

Laurito, C. A. M. (2004). Ictiofauna de la Formación Punta Judas, Mioceno Medio, Provincia de Puntarenas, Costa Rica. *Brenesia*, 62, 57–73.

Laurito, C. A. (2015). Nuevos registros fósiles de *Otodus* (*Megaselachus*) *chubutensis* [Ameghino, 1901 a 1902] para el Mioceno Inferior de Costa Rica, América Central. *Revista Geológica de América Central*, 53, 61–67. <https://doi.org/10.15517/rgac.v53i0.21141>

Laurito, C. A. M., & Valerio, A. L. (2008). Ictiofauna de la localidad de San Gerardo de Limoncito, Formación Curré, Mioceno Superior, cantón de Coto Brus, provincia de Puntarenas, Costa Rica. *Revista Geológica de América Central*, (39), 65–85. <https://doi.org/10.15517/rgac.v0i39.12249>

Lecointre, G., & Le Guyader, H. (2006). *The tree of life: a phylogenetic classification*. Harvard University Press.

Leder, R. M. (2013). *Eocene Carcharinidae and Triakidae (Elasmobranchii) of Crimea and Kazakhstan*. Leipziger Geowissenschaften.

Legoinha, P. (2001). *Biostratigrafia de Foraminíferos do Miocénico em Portugal* [Doctoral dissertation, Universidade Nova de Lisboa]. Repositório Universidade Nova. <http://hdl.handle.net/10362/1865>

Legoinha, P., & Flores, J. A. (2014). Refinement of the biostratigraphy and biochronology of the Biverde borehole (Setúbal Peninsula, Portugal) using calcareous nannofossil data. In R. Rocha, J. Pais, J. C. Kullberg & S. Finney (Eds.), *STRATI 2013: First International Congress on Stratigraphy, At the Cutting Edge of Stratigraphy* (pp. 1119–1122). Springer International Publishing.

Loureiro, A., & Sillero, N. (2008). Metodologia. In A. Loureiro, N. Ferrand de Almeida, M. A. Carretero & O. S. Paulo (Eds.), *Atlas dos Anfíbios e Répteis de Portugal* (pp. 71–80). Instituto da Conservação da Natureza e da Biodiversidade.

Luz, Z., Leu, M., Baumgartner, L. P., Bucher, H., & Vennemann, T. (2020). *New insights for studying phosphate stable oxygen isotopes in bioapatites interpreted from their geochemistry* [Paper presentation]. EGU General Assembly 2020, Online, 4–8 May 2020, EGU2020-20624. <https://doi.org/10.5194/egusphere-egu2020-20624>

Mader, H. (1986). Schuppen und Zähne von Acanthodiern und Elasmobranchiern aus dem Unter-Devon Spaniens (Pisces). *Göttinger Arbeiten zur Geologie und Paläontologie*, 28. [http://www.geobiologie.uni-goettingen.de/museum/publications/images/GAGP/pdf/NEU\\_GAGP\\_Nr%2028\\_Mader\\_Hermann.pdf](http://www.geobiologie.uni-goettingen.de/museum/publications/images/GAGP/pdf/NEU_GAGP_Nr%2028_Mader_Hermann.pdf)

Maia, A. M., Wilga, C. A., & Lauder, G. V. (2012). Biomechanics of locomotion in sharks, rays, and chimaeras. *Biology of sharks and their relatives*, 1, 125–151.

Maisch, H. M., Becker, M. A., & Chamberlain, J. A. (2018). Lamniform and Carcharhiniform Sharks from the Pungo River and Yorktown Formations (Miocene–Pliocene) of the Submerged Continental Shelf, Onslow Bay, North Carolina, USA. *Copeia*, 106, 353–374. <https://doi.org/10.1643/OT-18-016>

Marramà, G., & Kriwet, J. (2017). Principal component and discriminant analyses as powerful tools to support taxonomic identification and their use for functional and phylogenetic signal detection of isolated fossil shark teeth. *PloS one*, 12(11), Article e0188806. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0188806>

McGhee, G. R., Clapham, M. E., Sheehan, P. M., Bottjer, D. J., & Droser, M. L. (2013). A new ecological-severity ranking of major Phanerozoic biodiversity crises. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 370, 260–270. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2012.12.019>

Mein, P. (2000). La biochronologie des mammifères néogènes d'Europe. *Ciências da Terra*, 14, 335–342.

Merriam-Webster. (2021, Fevereiro 6). *Definição de carbonato-apatite*. <https://www.merriam-webster.com/dictionary/carbonate-apatite>

Mollen, F. (2019). Making Louis Agassiz's wish come true: combining forces and a new protocol for collecting comparative skeletal material of sharks, skates and rays, as a comment and an addition to 'The need of providing tooth morphology in descriptions of extant elasmobranch species' by Guinot et al. (2018). *Zootaxa*, 4571(2), 295–300. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.4571.2.13>

Mollet, H. F., Cailliet, G. M., Klimley, A. P., Ebert, D. A., Testi, A. D., & Compagno, L. J. (1996). A review of length validation methods and protocols to measure large white sharks. In P. Klimley & D. G. Ainley (Eds.), *Great White Sharks: the biology of *Carcharodon carcharias** (91-108). Academic Press.

Müller, J., & Henle, F. G. J. (1841). *Systematische Beschreibung der Plagiostomen*. Veit.

Naylor, G. J. P., & Marcus, L. F. (1994). Identifying isolated shark teeth of the genus *Carcharhinus* to species: relevance for tracking change through the fossil record. *American Museum Novitates*, 3109, 1–53. <https://digitallibrary.amnh.org/handle/2246/4942>

Naylor, G. J., Caira, J. N., Jensen, K., Rosana, K. A., Straube, N., & Lakner, C. (2012). Elasmobranch phylogeny: a mitochondrial estimate based on 595 species. In J. C. Carrier, J. A. Musick & M. R. Heithaus (Eds.). *The Biology of Sharks and Their Relatives* (pp. 31–56). CRC Press.

Norton S. F., & Brainerd, E. L. (1993). Convergence in the feeding mechanics of ecomorphologically similar species in the centrarchidae and cichlidae. *Journal of Experimental Biology*, 176(1), 11–29. <https://doi.org/10.1242/jeb.176.1.11>

Nyberg, K. G., Ciampaglio, C. N., & Wray, G. A. (2006). Tracing the ancestry of the great white shark, *Carcharodon carcharias*, using morphometric analysis of fossil teeth. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26(4), 806–814. <http://www.jstor.org/stable/4524633>

Oxford University Press. (2021a). Definition of chondrichthyes. *In Lexico*. Retrieved July 25, 2021, from <https://www.lexico.com/definicion/chondrichthyes>

Oxford University Press. (2021b). Definition of synapomorphy. *In Lexico*. Retrieved July 25, 2021, from <https://www.lexico.com/definicion/synapomorphy>

Pais, J., Cunha, P. P., Pereira, D., Legoinha, P., Dias, R., Moura, D., da Silveira, A. B., Kullberg, J. C., & González-Delgado, J. A. (2012). *The Paleogene and Neogene of Western Iberia (Portugal): A Cenozoic record in the European Atlantic domain. SpringerBriefs in Earth Sciences*, 1–138. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-22401-0\\_1](https://doi.org/10.1007/978-3-642-22401-0_1)

Paleobiology Database. (2020). *The Paleobiology Database*. <https://paleobiodb.org/#/>

Penfold, L. M., & Wyffels, J. T. (2019). Reproductive science in sharks and rays. In P. Comizzoli, J. Brown & W. Holt (Eds.), *Reproductive Sciences in Animal Conservation* (pp. 465–488). Springer. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-23633-5\\_15](https://doi.org/10.1007/978-3-030-23633-5_15)

Perez, V. J., Pimiento, C., Hendy, A., González-Barba, G., Hubbell, G., & MacFadden, B. J. (2017). Late Miocene chondrichthyans from Lago Bayano, Panama: Functional diversity, environment and biogeography. *Journal of Paleontology*, 91, 512–547. <https://doi.org/10.1017/jpa.2017.5>

Pinte, N., Godefroid, M., Abbas, O., Baeten, V., & Mallefet, J. (2019). Deep-sea sharks: Relation between the liver's buoyancy and red aerobic muscle volumes, a new approach. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 236, 1–11. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2019.06.020>

Pollerspöck, J., & Beaury, B. (2014). Eine Elasmobranchierfauna (Elasmobranchii, Neoselachii) aus der Oberen Meeresmolasse (Ottangium, Unteres Miozän) des Heigelsberger Grabens bei Teisendorf, Oberbayern. *Zitteliana*, 54, 23–37. <https://doi.org/10.5282/ubm/epub.22321>

Pollerspöck, J., & Straube, N. (2017). A new deep-sea elasmobranch fauna from the Central Paratethys (Neuhofener Beds, Mitterdorf, near Passau, Germany, Early Miocene, Middle Burdigalian). *Zitteliana*, 90, 27–53. <https://doi.org/10.5282/ubm/epub.40476>

Pollerspöck, J., & Straube, N. (2020-21). *Bibliography Database of living/fossil sharks, rays and chimaeras (Chondrichthyes: Elasmobranchii, Holocephali)*. Shark References. [www.shark-references.com](http://www.shark-references.com)

Porto Editora. (2020). Definição de seláceo. In *Infopédia*. Retrieved Setembro 15, 2021, from [https://www.infopedia.pt/\\$tubarao,1](https://www.infopedia.pt/$tubarao,1)

Porto Editora (2021a). Definição de diagénese. In *Infopédia*. Retrieved Setembro 15, 2021, from <https://www.infopedia.pt/dicionarios/lingua-portuguesa/diagenese>

Porto Editora (2021b). Definição de geoquímica. In *Infopédia*. Retrieved Agosto 13, 2021, from <https://www.infopedia.pt/dicionarios/lingua-portuguesa/geoquimica>

Porto Editora (2021c). Definição paleoambientes. In *Infopédia*. Retrieved Agosto 13, 2021, from [https://www.infopedia.pt/\\$paleoambientes](https://www.infopedia.pt/$paleoambientes)

Probst, J. (1877). Beiträge zur Kenntniss der fossilen Fische aus der Molasse von Baltringen. II: Batoidei A. Günther. *Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg*, 33, 69–103.

Pucéat, E., Reynard, B., & Lécuyer, C. (2004). Can crystallinity be used to determine the degree of chemical alteration of biogenic apatites?. *Chemical Geology*, 205(1-2), 83–97. <https://dx.doi.org/10.1016/j.chemgeo.2003.12.014>

Rafinesque, C. S. (Ed.) (1810). *Caratteri di alcuni nuovi generi e nuove specie di animali e pinate della Sicilia, con varie osservazioni sopra i medisimi, lère partie*. Per le stampe di Sanfilippo. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.104418>

Ralte, V. Z., Tiwari, R. P., Lalchawimawii, & Malsawma. J. (2011). Selachian Fishes from Bhuban Formation, Surma Group, Aizawl, Mizoram. *Journal of the Geological Society of India*, 77, 328–348. <https://doi.org/10.1007/s12594-011-0036-1>

Reinecke, T. (2014). Two new scyliorhinid shark species (Elasmobranchii, Carcharhiniformes, Scyliorhinidae), from the Sülstorf Beds (Chattian, Late Oligocene) of the southeastern North Sea Basin, northern Germany. *Palaeovertebrata*, 38(1), 1–8. <http://dx.doi.org/10.18563/pv.38.1.e1>

Reinecke, T., Louwe, S., Havekost, U., & Moths, H. (2011). *Palaeontos 20: The elasmobranch fauna of the late Burdigalian, Miocene, at Werder-Uesen, Lower Saxony, Germany, and its relationship with early Miocene faunas on the North Atlantic, Central Paratethys and Mediterranean (Vol. 20)*. Palaeo Publishing and Library.

Ribeiro, A., Antunes, M. T., Ferreira, M. P., Rocha, R. B., Soares, A. F., Zbyszewski, G., Moitinho de Almeida, F., de Carvalho, D. & Monteiro, J. H. (1979). *Introduction à la géologie générale du Portugal*. Serviços geológicos de Portugal.

Robinson, D. P., Baverstock, W., Al-Jaru, A., Hyland, K., & Khazanehdari, K. A. (2011). Annually recurring parthenogenesis in a zebra shark *Stegostoma fasciatum*. *Journal of Fish Biology*, 79(5), 1376–1382. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2011.03110.x>

Rocha, R. E. B. D., & Kullberg, J. C. R. (2004). A Geologia na Toponímia e na História da Cidade de Lisboa. In 4as Jornadas de Toponímia de Lisboa (pp. 29–50). Câmara Municipal de Lisboa. <https://novaresearch.unl.pt/en/publications/a-geologia-na-toponimia-e-na-historia-da-cidade-de-lisboa>

Rohlf, F. J., & Marcus, L. F. (1993). A Revolution in Morphometrics. *TREE*, 8(4), 129–132.

Salama, Y., Altoom, N. G., Allam, A. A., Ajarem, J. S., & Abd-Elhameed, S. (2020). Late Cretaceous anacoracid sharks (*Squalicorax*) from Duwi Formation, Gebel Duwi, central Eastern Desert, Egypt: qualitative and quantitative analyses. *Historical Biology*, 1–9. <https://doi.org/10.1080/08912963.2020.1847102>

Saldanha, L. (2003). Peixes cartilagíneos. In F. L. de Castro (Ed.), *Fauna Submarina Atlântica: Portugal continental* (pp. 244–260). *Publicações Europa-América*.

Samonds, K. E., Andrianavalona, T. H., Wallett, L. A., Zalmout, I. S., & Ward, D. J. (2019). A middle - late Eocene neoselachian assemblage from nearshore marine deposits, Mahajanga Basin, northwestern Madagascar. *PLoS ONE*, 14(2), Article e0211789. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0211789>

Sauvage, H. E. (1897-1898). Vertebres fossiles du Portugal - Contributions a l'etude des Poissons et des Reptiles du Jurassique et du Cretacique. *Imprimerie de l'Academic Royale des Sciences*.

Schaeffer, B. (1967). Comments on elasmobranch evolution. In P. W. Gilbert, R. F. Mathewson & D. P. Rall (Eds.), *Sharks, skates and rays* (pp. 3–36). Johns Hopkins Press.

Schaeffer, B. & Williams, M. (1977). Relationships of fossil and living elasmobranchs. *American Zoologist*, 17(2), 293–302. <https://doi.org/10.1093/icb/17.2.293>

Schultz, O., Brzobohatý, R., & Kroupa, O. (2010). Fish teeth from the Middle Miocene of Kienberg at Mikulov, Czech Republic, Vienna Basin. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien, Serie A*, 112, 489–506. <https://www.jstor.org/stable/41701765>

Serralheiro, A. M. R. (1954). Contribuição para o conhecimento da fauna ictiológica do Miocénico marinho de Portugal Continental. *Revista da Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa, 2ª série, C*, 4(1), 39–119.

Shadwick, R. E., Bernal, D., Bushnell, P. G., & Steffensen, J. F. (2018). Blood pressure in the Greenland shark as estimated from ventral aortic elasticity. *Journal of Experimental Biology*, 221(19), 1–6. <https://doi.org/10.1242/jeb.186957>

Sharma, K. M., & Patnaik, R. (2013). Additional Fossil Batoids (Skates and Rays) from the Miocene Deposits of Baripada Beds, Mayurbhanj District, Orissa, India. *Earth Science India*, 6(4), 160–184.

Shimada, K. (2001). Dental homologies in lamniform sharks (Chondrichthyes: Elasmobranchii). *Journal of Morphology*, 251(1), 38–72. <https://doi.org/10.1002/jmor.1073>

Sigovini, M., Keppel, E., & Tagliapietra, D. (2016). Open Nomenclature in the biodiversity era. *Methods in Ecology and Evolution*, 7, 1217–1225. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12594>

Smith, A. S., Araújo, R., & Mateus, O. (2011). A new plesiosauroid from the Toarcian (Lower Jurassic) of Alhadassas, Portugal. *Acta Palaeontologica Polonica*, 57(2), 257–266. <http://dx.doi.org/10.4202/app.2011.0023>

Sociedade Portuguesa de Geotecnia (2017). Newsletter. *Sociedade Portuguesa de Geotecnia News*, 28. <https://spgeotecnia.pt/uploads/newsletter-n-28-fevereiro-marco-2017.pdf>

Sohn, I. (1994). Taxonomic synonymy, what is it and why? *Journal of Paleontology*, 68(3), 669–670. <https://doi.org/10.1017/S0022336000025993>

Straube, N., Schliewen, U., & Kriwet, J. (2008). Dental structure of the Giant lantern shark *Etmopterus baxteri* (Chondrichthyes: Squaliformes) and its taxonomic implications. *Environmental Biology of Fishes*, 82(2), 133–141. <https://doi.org/10.1007/s10641-007-9264-z>

Straube, N., Lampert, K. P., Geiger, M. F., Weiss, J. D., & Kirchhauser, J. X. (2016). First record of second-generation facultative parthenogenesis in a vertebrate species, the whitespotted bambooshark *Chiloscyllium plagiosum*. *Journal of fish biology*, 88(2), 668–675. <https://doi.org/10.1111/jfb.12862>

Stromer, E. (1905). Die Fischreste des Mittleren und Oberen Eocäns von Ägypten. I. Teil: Die Selachier, A. Myliobatiden und Pristiden. *Beiträge zur Paläontologie und Geologie Österreich–Ungarns*, 18, 163–185.

Sutton, A., Clowes, M., Preston, L., & Booth, A. (2019). Meeting the review family: exploring review types and associated information retrieval requirements. *Health Information & Libraries Journal*, 36, 202–222. <https://doi.org/10.1111/hir.12276>

Szabó, M., & Kocsis, L. (2016). A new Middle Miocene selachian assemblage (Chondrichthyes, Elasmobranchii) from the Central Paratethys (Nyírád, Hungary): implications for temporal turnover and biogeography. *Geologica Carpathica*, 67(6), 573–594. <https://doi.org/10.1515/geoca-2016-0036>

The University of Toledo. (2020, May 14th). *Types of literature Reviews*. <https://libguides.utoledo.edu/litreview>

Turner, S., & Miller, R. F. (2005). New ideas about old sharks: a rare fossil sheds light on the poorly understood relationship between early sharks and bony fishes. *American Scientist*, 93(3), 244–252. <https://www.jstor.org/stable/27858579>

- Türtscher, J., López-Romero, F. A., Jambura, P. L., Kindlimann, R., Ward, D. J., & Kriwet, J. (2021). Evolution, diversity, and disparity of the tiger shark lineage *Galeocerdo* in deep time. *Paleobiology*, 1–17. <https://doi.org/10.1017/pab.2021.6>
- Underwood, C. J., Ward, D. J., King, C., Antar, S. M., Zalmout, I. S., & Gingerich, P. D. (2011). Shark and ray faunas in the Middle and Late Eocene of the Fayum Area, Egypt. *Proceedings of the Geologists' Association*, 122, 47–66. <https://doi.org/10.1016/j.pgeola.2010.09.004>
- Vennemann, T. W., & Hegner, E. (1998). Oxygen, strontium, and neodymium isotope composition of fossil shark teeth as a proxy for the palaeoceanography and palaeoclimatology of the Miocene northern Alpine Paratethys. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 142, 107–121.
- Vialle, N., Adnet, S., & Cappetta, H., 2011. A new shark and ray fauna from the Middle Miocene of Mazan, Vaucluse (southern France) and its importance in interpreting the paleoenvironment of marine deposits in the southern Rhodanian Basin. *Swiss Journal of Palaeontology*, 130, 241–258. <https://doi.org/10.1007/s13358-011-0025-4>
- Ward, D. J. (1984). Additions to the fish fauna of the English Palaeogene. 5. A new species of *Raja* from the London Clay. *Tertiary Research*, 6(2), 65–68.
- Ward, D. J., & Galea Bonavia, C. (2001). Additions to, and a review of, the Miocene shark and ray fauna of Malta. *The Central Mediterranean Naturalist*, 3, 131–146.
- Watson, D. (1944). Sir Arthur Smith Woodward, F.R.S. *Nature*, 154, 389. <https://doi.org/10.1038/154389a0>
- Weigmann, S. (2016). Annotated checklist of the living sharks, batoids and chimaeras (Chondrichthyes) of the world, with a focus on biogeographical diversity. *Journal of Fish Biology*, 88(3), 837–1037. <https://doi.org/10.1111/jfb.12874>
- Weigmann, S. (2017). Supplementary Table II (as of November 26, 2016) of Annotated checklist of the living sharks, batoids and chimaeras (Chondrichthyes) of the world, with a focus on biogeographical diversity by Weigmann (2016). *Journal of Fish Biology* 90, 1176–1181.
- Westgate, J. W. (1984). Lower vertebrates from the Late Eocene Crow Creek local fauna, St. Francis County, Arkansas. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 4, 536–546.
- Whitenack, L. B., & Gottfried, M. D. (2010). A morphometric approach for addressing tooth-based species delimitation in fossil mako sharks, *Isurus* (Elasmobranchii: Lamniformes). *Journal of Vertebrate Palaeontology*, 30(1), 17–25. <https://doi.org/10.1080/02724630903409055>

- Whitenack, L. B., & Motta, P. J. (2010). Performance of shark teeth during puncture and draw: implications for the mechanics of cutting. *Biological Journal of the Linnean Society*, 100(2), 271–286. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2010.01421.x>
- Wilga, C. A. D., & Ferry, L. A. (2015). Functional anatomy and biomechanics of feeding in elasmobranchs. In R. E. Shadwick, A. P. Farrell & C. J. Brauner (Eds.). *Fish physiology* (Vol. 34, pp. 153–187). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-801289-5.00004-3>
- Winston, J. E. (1999). Describing species: Practical Taxonomic Procedure for Biologists. *Columbia University Press*.
- Woodward, A. S. (1889). *Catalogue of the Fossil Fishes in British Museum. Part I, containing the Elasmobranchii*. London.
- Yu, X., Zhu, M., & Zhao, W. (2010). The origin and diversification of Osteichthyans and Sarcopterygians: Rare Chinese fossil findings advance research on key issues of evolution. *Bulletin of the Chinese Academy of Sciences*, 24(2), 71–75.
- Zalmout, I. S., Antar, M. S., Shafy, E. A. E., Metwally, M. H., Hatab, E. B. E., & Gingerich, P. D. (2012). Priabonian sharks and rays (late Eocene: Neoselachii) from Minqar Tabaghbagh in the Western Qattara Depression, Egypt. *Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan*, 32(6), 71–90. <https://hdl.handle.net/2027.42/90948>
- Zangerl, R. (1984). On the microscopic anatomy and possible function of the spine-“brush” complex of Stethacanthus(Elasmobranchii: Symmoriida). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 4(3), 372–378. <https://doi.org/10.1080/02724634.1984.10012016>
- Zbyszewski, G. (1947a). Decouverte d'un rostre de grand *Pristis* dans l'Helvetien de Lisbonne. *Boletim da Sociedade Geológica de Portugal* 6(3), 237–242
- Zbyszewski, G. (1947b). Note sur l'apparition de *Aetobatis arcuatus* dans l'Helvétien Vla de Quinta das Varandas (Beato). *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, 28, 141–143.
- Zbyszewski, G. (1947c). Étude géologique de la région d'Almeirim. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, 28, 217–263.
- Zbyszewski, G. (1949). *Les vertébrés du Burdigalien supérieur de Lisbonne*. Serviços Geológicos de Portugal.
- Zbyszewski, G. (1967). Contributions à l'étude du Miocène de la serra da Arrábida. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, 51(1), 37–148.

Zbyszewski, G., & Moitinho de Almeida, F. (1950). Os Peixes Miocénicos Portugueses. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, 31, 309–412.

Zbyszewski, G., & Ferreira, O. V. (1962). La faune Miocène de l'île de Santa Maria (Açores). *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, 46, 247–289.

Zelditch, M. L., Swiderski, D. L., & Sheets, H. D. (2012a). *Geometric morphometrics for biologists: a primer*. Academic Press.

Zelditch, M. L., Swiderski, D. L., & Sheets, H. D. (2012b). *A Practical Companion to Geometric Morphometrics for Biologists: Running analyses in freely-available software*. Academic Press. <http://booksite.elsevier.com/9780123869036/content/Workbook.pdf>

Durante a elaboração da presente dissertação foram publicados artigos científicos em revistas da especialidade indexadas, e apresentaram-se resumos em congressos nacionais e internacionais. Alguns capítulos da presente dissertação baseiam-se no trabalho desenvolvido e apresentado nestas comunicações científicas:

**Fialho, P., Balbino, A., & Antunes, M. T. (2018).** Chondrichthyes Fósseis de Brielas, Bacia do Baixo Tejo, Portugal. *X Congresso Nacional de Geologia, Vulcânica, Revista portuguesa de Vulcanologia*, 2, 201–202. [https://www.researchgate.net/publication/343139767\\_Chondrichthyes\\_fosseis\\_de\\_Brielas\\_Bacia\\_do\\_Baixo\\_Tejo\\_Portugal](https://www.researchgate.net/publication/343139767_Chondrichthyes_fosseis_de_Brielas_Bacia_do_Baixo_Tejo_Portugal)

**Fialho, P., Balbino, A., & Antunes, M. T. (2018).** A Check-list of fossil Chondrichthyes from Brielas (Langhian, Portugal). In N. Vaz & A. A. Sá (Eds.), *Yacimientos paleontológicos excepcionales en la península ibérica* (Vol. 27, pp. 157–160). Cuadernos del Museo Geominero, 27, 157–160. [https://www.researchgate.net/publication/354601008\\_A\\_Check-list\\_of\\_fossil\\_Chondrichthyes\\_from\\_Brielas\\_Langhian\\_Portugal](https://www.researchgate.net/publication/354601008_A_Check-list_of_fossil_Chondrichthyes_from_Brielas_Langhian_Portugal)

**Fialho, P. R., Balbino, A. C., & Antunes, M. T. (2018).** Geometric Morphometrics as a complementary method in the study of Chondrichthyes' dental morphologies. *XVI Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontologists*, 70. [https://www.researchgate.net/publication/354601165\\_Geometric\\_Morphometrics\\_as\\_a\\_complementary\\_method\\_in\\_the\\_study\\_of\\_Chondrichthyes\\_dental\\_morphologies](https://www.researchgate.net/publication/354601165_Geometric_Morphometrics_as_a_complementary_method_in_the_study_of_Chondrichthyes_dental_morphologies)

**Fialho, P. R., Balbino, A., & Antunes, M. T. (2019).** Langhian rays (Chondrichthyes, Batomorphii) from Brielas, Lower Tagus Basin, Portugal. *Geologica Acta*, 17, 1–16. <https://doi.org/10.1344/GeologicaActa2019.17.7>

Fialho, P., Balbino, A., & Antunes, M. T. (2019). Checklist of Chondrichthyes species found in Portugal. In P. Fialho & R. Silva (Eds.), *Livro de Resumos Paleo Fall Meeting 2019* (p. 18). Paleo Fall Meeting. [https://www.researchgate.net/publication/336135072\\_Checklist\\_of\\_Chondrichthyes\\_species\\_found\\_in\\_Portugal](https://www.researchgate.net/publication/336135072_Checklist_of_Chondrichthyes_species_found_in_Portugal)

Fialho, P., Picanço, E., & Barão, M. J. (2019). Low-cost products as a path to isolate chondrichthyan teeth. In P. Fialho & R. Silva (Eds.), *Livro de Resumos Paleo Fall Meeting 2019* (p. 7). Paleo Fall Meeting. [https://www.researchgate.net/publication/336134965\\_Low-cost\\_products\\_as\\_a\\_path\\_to\\_isolate\\_chondrichthyan\\_teeth](https://www.researchgate.net/publication/336134965_Low-cost_products_as_a_path_to_isolate_chondrichthyan_teeth)

Fialho, P. R., Balbino, A. C., Legoinha, P., & Antunes, M. T. (2020). Shark fossil diversity (Squalomorphii, Squatinomorphii, and Galeomorphii) from the Langhian of Brielas (Lower Tagus Basin, Portugal). *Geological Journal*, 1–17. <https://doi.org/10.1002/gj.3965>

Fialho, P., Balbino, A. C., & Antunes, M. T. (2021). Métodos complementares no estudo de Chondrichthyes. In de Celis, A., Guerreiro, A., Mocho, P., Páramo, A., Beccari, V., Caprichoso, C., Colmenar, J., Garcia, G. G., Jacinto, A., João, P., Malafaia, E., Pais, V., Pereira, S., & Silvério, G. (Eds.). Abstract book of the XIX EJIP (p. 45). Encontro de Jovens Investigadores em Paleontologia. [https://www.researchgate.net/publication/351663969\\_Metodos\\_complementares\\_no\\_estudo\\_de\\_Chondrichthyes](https://www.researchgate.net/publication/351663969_Metodos_complementares_no_estudo_de_Chondrichthyes)

Fialho, P., Balbino, A., & Antunes, M. T. (2021). Fossil Chondrichthyes in Portugal: a review and diversity assessment. *Anuário do Instituto de Geociências*, 44, Article 43395. [https://doi.org/10.11137/1982-3908\\_2021\\_44\\_43395](https://doi.org/10.11137/1982-3908_2021_44_43395)

# PARTE 5



# 11. ÍNDICES

## 11.1 ÍNDICE DE FIGURAS

**FIGURA 2.1** Representação da morfologia das formas basais de seláceos. As imagens foram redesenhadas das fontes originais: *Ctenacanthus*, *Cladoselache*, *Stethacanthus*, *Fadenia*, *Xenacanthus*, *Hybodus* (Compagno, 1990; Schaeffer, 1967; Schaeffer & Williams, 1977; Zangerl, 1984). [pág. 14]

**FIGURA 2.2** Representação do alcance cronoestratigráfico dos seláceos, enunciando as Eras e Períodos em que a sua presença foi registada (adaptado de Cohen et al., 2013, versão 2021/07). [pág. 15]

**FIGURA 2.3** Número de espécies extintas e recentes de Chondrichthyes por ordem alfabética, de acordo com a análise da informação disponível em ([shark-references.com](http://shark-references.com)). O símbolo † representa as ordens extintas. [pág. 17]

**FIGURA 2.4** Filogenia mitogenómica Bayesian dos Elasmobranchii, uma árvore filogenética criada segundo a regra da maioria, colorida por ordens (adaptada de Amaral et al., 2018). Holocephali (quimeras), Selachii (tubarões), Batoidea (batóides). [pág. 19]

**FIGURA 2.5** Esquema geral do endosqueleto de um tubarão fêmea (redesenhado e adaptado de Dean & Summers, 2006). Legenda: a, neurocrânio; b, esplancocrânio; c, coluna vertebral; d, barbatana peitoral; e, barbatanas dorsais; f, barbatana pélvica; g, barbatana anal; h, barbatana caudal. [pág. 20]

**FIGURA 2.6** Representação da evolução dos tipos de suspensão mandibular nos Chondrichthyes (redesenhado e adaptado de Wilga & Ferry, 2015). Legenda: ceratohioide (verde); hiomandíbula (vermelho); cartilagem de Meckel (azul); palatoquadrado não fundido com o crânio (amarelo); crânio (cinzento). Abreviaturas: EP, articulação etmóide (*ethmoid articulation*); PN, articulação palatobasal (*palatobasal articulation*); OP, articulação orbital (*orbital articulation*); PT, articulação pós-orbital (*postorbital articulation*); B, alimentação por mordedura; F, alimentação por filtração; S, alimentação por sucção. [pág. 21]

**FIGURA 2.7** Corte e separação do tecido dérmico junto ao focinho de um *Isurus oxyrinchus*. Observa-se a linha lateral e as ampolas de Lorenzini (assinaladas a preto). Foto por M. J. Barão (19/01/2018) durante procedimento de dissecação ([Capítulo 4.2](#)). [pág. 22]

**FIGURA 2.8** [1] Representação das posições dos dentes numa mandíbula de *Synodontaspis taurus* (adaptado de Cappetta, 1987). Abreviaturas: A, anterior; Int, intermédio; Lat, laterais; Pas, parasínfisário; Pot, posteriores. [2] À direita, uma fileira de dentes (funcionais e de substituição) retirada de um exemplar recente de *Isurus oxyrinchus* (P. Fialho, 18/12/2017, Laboratório de Ecologia Aquática, Universidade de Évora); à esquerda, corte transversal da mandíbula demonstrativo da substituição das fileiras de dentes na mandíbula (adaptado de Cappetta, 1987). Fot (dentes funcionais); Mk (cartilagem de Meckel); Prm (membrana protectora); Ret (dentes de substituição). [pág. 24]

**FIGURA 2.9** Representação dos caracteres morfológicos dentários geralmente encontrados em seláceos. 1, *Palaeohypotodus rutoti*: A, vista labial; B, vista lingual; C, vista mesial ou de perfil. 2A, tubarão hipotético. 3, *Centrophorus granulosus*: A, vista lingual; B, vista labial. 4, *Dalatias licha*: A, vista labial; B, vista lingual. 5, *Dasyatis* sp.: A, vista oclusal; B, vista basilar. 6A-D, *Myledaphus dipartitus*: A, vista lingual; B, vista basilar; C, vista de perfil; D, vista oclusal. 6E, *Platyrrhina sinensis* em vista oclusal (ilustrações adaptadas de Cappetta, 2012, Figuras 3-6). Abreviaturas Tabela 2.4. [pág. 28]

**FIGURA 2.10** Representação das adaptações dentárias de seláceos à alimentação, com exemplos da morfologia de dentes superiores e inferiores (ilustrações redesenhadas e adaptadas de Cappetta, 2012, Figuras 22-24). [pág. 29]

**FIGURA 2.11** Cortes histológicos de dentes fósseis de seláceos inclusos em resina: A, *Carcharhinus priscus*; B, *Myliobatis* sp. [pág. 30]

**FIGURA 2.12** Representação das principais Bacias Sedimentares do Cenozoico de Portugal (adaptada de Legoinha, 2001), com indicação da localização geográfica da jazida de Brielas (círculo vermelho e branco) na Folha 34-D (Lisboa) da Carta Geológica de Portugal (Laboratório Nacional de Energia e Geologia, 2005). BA, Bacia de Alvalade; BBT, Bacia do Baixo Tejo; BD, Bacia do Douro; BG, Bacia de Guadalquivir; BGd, Bacia do Guadiana; BM, Bacia do Mondego. [pág. 31]

**FIGURA 2.13** Representação da estrutura estratigráfica para o Miocénico Médio e Superior da Bacia do Baixo Tejo (adaptado de Fialho et al., 2020). [pág. 33]

**FIGURA 3.1** Distribuição geográfica da ocorrência de material fóssil de seláceos em Portugal, referente às publicações do séc. XIX. 1, número de espécies de tubarões (A)

e batóides/quimeras (B); 2, número de fósseis atribuídos a tubarões (A) e batóides/quimeras (B). [pág. 38]

**FIGURA 3.2** Distribuição geográfica da ocorrência de material fóssil de seláceos em Portugal, referente às publicações do séc. XX. 1, número de espécies de tubarões (A) e batóides (B); 2, número de fósseis atribuídos a tubarões (A) e batóides (B). [pág. 46]

**FIGURA 3.3** Distribuição geográfica da ocorrência de material fóssil de seláceos em Portugal, referente às publicações do séc. XXI. 1, número de espécies de tubarões (A) e batóides (B); 2, número de fósseis atribuídos tubarões (A) e batóides (B). [pág. 49]

**FIGURA 3.4** Paleodiversidade de Elasmobranchii (ordens) no Jurássico, Cretácico e Paleogénico de Portugal, por idade dos sedimentos. [pág. 52]

**FIGURA 3.5** Paleodiversidade de Elasmobranchii (ordens) no Neogénico de Portugal, por idade dos sedimentos e respectiva unidade geológica segundo Cotter (1956). A, abundância de material; D, diversidade (número) de espécies. [pág. 53]

**FIGURA 3.6** Distribuição cronoestratigráfica das ocorrências fósseis (linhas) das 48 espécies de batóides identificadas em jazidas portuguesas. Destaque dos *taxa* encontrados em Brielas com fundo verde, e as ocorrências que lhes correspondem (Vc) (linhas a branco). O símbolo da cruz assinala os *taxa* extintos. Abreviaturas: T, Torpediniformes; L, Langhiano, S, Serravaliano. [pág. 55]

**FIGURA 3.7 [Parte 1]** Distribuição cronoestratigráfica das ocorrências fósseis (linhas) das 93 espécies de tubarões identificadas em jazidas portuguesas. Destaque dos *taxa* encontrados em Brielas com fundo verde, e as ocorrências que lhes correspondem (Vc) (linhas a branco). O símbolo da cruz assinala os *taxa* extintos. Abreviaturas: H, Hexanchiformes; L, Langhiano; O, Orectolobiformes; P, Paleocénico; Plio., Pliocénico; Pr, Pristiophoriformes; S, Serravaliano; Sq, Squatiniformes; T, Tortoniano. [pág. 56]

**FIGURA 3.7 [Parte 2]** Distribuição cronoestratigráfica das ocorrências fósseis (linhas) das 93 espécies de tubarões identificadas em jazidas portuguesas. Destaque dos *taxa* encontrados em Brielas com fundo verde, e as ocorrências que lhes correspondem (Vc) (linhas a branco). O símbolo da cruz assinala os *taxa* extintos. Abreviaturas: C, Chimaeriformes; H, Hexanchiformes; L, Langhiano; O, Orectolobiformes; P, Paleocénico; Plio., Pliocénico; Pr, Pristiophoriformes; S, Serravaliano; Sq, Squatiniformes; T, Tortoniano. [pág. 57]

**FIGURA 4.1** Equipamento de lavagem e triagem de sedimentos (P. Fialho, 2016). [pág. 64]

**FIGURA 4.2** Exemplo do processo de aperfeiçoamento da etiquetagem das caixas em cima, seguido do resultado final da actualização da colecção do Prof. Dr. Miguel Telles Antunes representado pelas fotos em baixo (P. Fialho, 2019). [pág. 65]

**FIGURA 4.3** De baixo para cima, as Edições 2017/2018, 2018/2019, 2019/2020 do Mestrado em Paleontologia que participaram nos trabalhos laboratoriais. [pág. 69]

**FIGURA 4.4** Ilustração da primeira etapa do procedimento aplicada a uma cabeça de tubarão: A, após remoção da língua e arcos branquiais; B, identificação do tecido (lábio) a remover; C, mandíbulas expostas após a remoção deste tecido (P. Fialho, 2017). [pág. 71]

**FIGURA 4.5** Mandíbulas extraídas e parcialmente esfoladas (P. Fialho, 2017). [pág. 71]

**FIGURA 4.6** Resultados da aplicação da 2ª fase da maceração enzimática à temperatura ambiente em mandíbulas de raia. A, filtragem da solução enzimática; B, mandíbulas pós maceração; C, remoção de uma placa dentária; D-F, análise da placa removida (P. Fialho, 2017). [pág. 72]

**FIGURA 4.7** Processo de remoção das fileiras de dentes de tubarão após maceração enzimática à temperatura ambiente. A, corte junto à raiz dos dentes; B, fileiras removidas; C, dentes separados e preparados para nova maceração (P. Fialho, 2017). [pág. 73]

**FIGURA 4.8** Conjunto de dentes não separados segundo posição na mandíbula, após primeiros testes com maceração enzimática (P. Fialho, 2017). [pág. 74]

**FIGURA 5.1** Exemplo da digitalização de landmarks (adaptado de Whitenack & Gottfried, 2010). [pág. 78]

**FIGURA 5.2** Exemplo ilustrativo da aplicação da Superimposição de Procrustes para comparação de três formas de dentes (A) e o resultado da aplicação de rotação, escala e tradução (B). [pág. 79]

**FIGURA 6.1** Máquina de corte de lâminas (esquerda) e moldes com fósseis para corte (direita) (P. Fialho, 2021). [pág. 87]

**FIGURA 7.1** Mapa de distribuição geográfica de fósseis de seláceos em Portugal, com zonas 1 a 34 assinaladas nas quadrículas UTM de 10x10 km<sup>2</sup>. Zona 35 corresponde à Ilha de Santa Maria (Açores). A Zona 9 e 17 foram suprimidas após a revisão dos dados finais. [pág. 94]

**FIGURA 7.2** Distribuição geográfica de fósseis atribuídos a espécies de *Hexanchus* em Portugal. O círculo branco representa a ocorrência da espécie *Hexanchus* cf. *agassizi* em Brielas. [pág. 95]

**FIGURA 7.3** Representação da morfologia corporal de *Hexanchus griseus* (adaptada de Compagno, 1984a). [pág. 95]

**FIGURA 7.4** Representação da morfologia corporal de *Centrophorus granulosus* (adaptada de Compagno, 1984a). [pág. 97]

**FIGURA 7.5** Distribuição geográfica de fósseis de *Squatina subserrata* em Portugal. O círculo branco representa a ocorrência desta espécie em Brielas. [pág. 98]

**FIGURA 7.6** Representação da morfologia corporal de *Squatina squatina* (adaptada de Compagno, 1984a). [pág. 99]

**FIGURA 7.7** Distribuição geográfica de fósseis de *Carcharias* em Portugal. O círculo branco representa a ocorrência de *Carcharias contortidens* em Brielas. [pág. 101]

**FIGURA 7.8** Representação da morfologia corporal de *Carcharias taurus* (adaptada de Compagno, 1984a). [pág. 102]

**FIGURA 7.9** Distribuição geográfica de fósseis de *Otodus* em Portugal. O círculo branco representa a ocorrência de *Otodus (Megaselachus) megalodon* em Brielas. [pág. 103]

**FIGURA 7.10** Distribuição geográfica de fósseis de *Alopias* em Portugal. O círculo branco representa a ocorrência em Brielas. [pág. 105]

**FIGURA 7.11** Representação da morfologia corporal de *Alopias vulpinus* (adaptada de Compagno, 1984a). [pág. 106]

**FIGURA 7.12** Distribuição geográfica de fósseis de *Megascyliorhinus* em Portugal. O círculo branco representa a ocorrência em Brielas. [pág. 107]

**FIGURA 7.13** Distribuição geográfica de fósseis de *Pachyscyllium* em Portugal. O círculo branco representa a ocorrência de *Pachyscyllium dachiardii* em Brielas. [pág. 109]

**FIGURA 7.14** Distribuição geográfica de fósseis de *Scyliorhinus* em Portugal. O círculo branco representa a ocorrência em Brielas. [pág. 111]

**FIGURA 7.15** Representação da morfologia corporal de *Scyliorhinus canicula* (adaptada de Compagno, 1984b). [pág. 111]

**FIGURA 7.16** Distribuição geográfica de fósseis de *Galeorhinus* em Portugal. O círculo branco representa a ocorrência de *Galeorhinus goncalvesi* em Brielas. [pág. 113]

**FIGURA 7.17** Representação da morfologia corporal de *Galeorhinus galeus* (adaptada de Compagno, 1984b). [pág. 113]

**FIGURA 7.18** Distribuição geográfica de fósseis de *Iago* em Portugal. O círculo branco representa a ocorrência de *Iago angustidens* em Brielas. [pág. 115]

**FIGURA 7.19** Representação da morfologia corporal de *Iago omanensis* (adaptada de Compagno, 1984b). [pág. 115]

**FIGURA 7.20** Distribuição geográfica de fósseis de *Chaenogaleus affinis* em Portugal. O círculo branco representa a ocorrência em Brielas. [pág. 117]

**FIGURA 7.21** Representação da morfologia corporal de *Chaenogaleus macrostoma* (adaptada de Compagno, 1984b). [pág. 117]

**FIGURA 7.22** Distribuição geográfica de fósseis de *Hemipristis* em Portugal. O círculo branco representa a ocorrência de *Hemipristis serra* em Brielas. [pág. 119]

**FIGURA 7.23** Representação da morfologia corporal de *Hemipristis elongatus* (adaptada de Compagno, 1984b). [pág. 119]

**FIGURA 7.24** Distribuição geográfica de fósseis de *Galeocerdo* em Portugal. O círculo branco representa a ocorrência de *Galeocerdo aduncus* em Brielas. [pág. 121]

**FIGURA 7.25** Representação da morfologia corporal de *Galeocerdo cuvier* (adaptada de Compagno, 1984b). [pág. 121]

**FIGURA 7.26** Distribuição geográfica de fósseis de *Scoliodon* em Portugal. O círculo branco representa a ocorrência em Brielas. [pág. 122]

**FIGURA 7.27** Representação da morfologia corporal de *Scoliodon laticaudus* (adaptada de Compagno, 1984b). [pág. 123]

**FIGURA 7.28** Distribuição geográfica de fósseis de *Rhizoprionodon* em Portugal. O círculo branco representa a ocorrência de *Rhizoprionodon ficheuri* em Brielas. [pág. 124]

**FIGURA 7.29** Representação da morfologia corporal de *Rhizoprionodon acutus* (adaptada de Compagno, 1984b). [pág. 124]

**FIGURA 7.30** Distribuição geográfica de fósseis de *Carcharhinus* em Portugal. O círculo branco representa a ocorrência de *Carcharhinus priscus* em Brielas. [pág. 126]

**FIGURA 7.31** Representação da morfologia corporal de *Carcharhinus melanopterus* (adaptada de Compagno, 1984b). [pág. 126]

**FIGURA 7.32** Distribuição geográfica de fósseis de *Anoxypristis* em Portugal. O círculo branco representa a ocorrência em Brielas. [pág. 128]

**FIGURA 7.33** Representação da morfologia corporal de *Anoxypristis cuspidata* (adaptada de FAO, n.d.). [pág. 128]

**FIGURA 7.34** Distribuição geográfica de fósseis de *Rhynchobatus* em Portugal. O círculo branco representa a ocorrência de *Rhynchobatus pristinus* em Brielas. [pág. 130]

**FIGURA 7.35** Representação da morfologia corporal de *Rhynchobatus laevis* (adaptada de Bloch & Schneider, 1801). [pág. 130]

**FIGURA 7.36** Distribuição geográfica de fósseis de *Rhinobatos* em Portugal. O círculo branco representa a ocorrência de *Rhinobatos antunesi* em Brielas. [pág. 132]

**FIGURA 7.37** Representação da morfologia corporal de *Rhinobatos rhinobatos* (adaptada de Ebert & Stehmann, 2013). [pág. 133]

**FIGURA 7.38** Distribuição geográfica de fósseis de *Raja* em Portugal. O círculo branco representa a ocorrência de *Raja olisiponensis* em Brielas. [pág. 134]

**FIGURA 7.39** Representação da morfologia corporal de *Raja miraletus* (adaptada de Ebert & Stehmann, 2013). [pág. 135]

**FIGURA 7.40** Distribuição geográfica de fósseis de *Torpedo* em Portugal. O círculo branco representa a ocorrência em Brielas. [pág. 137]

**FIGURA 7.41** Representação da morfologia corporal de *Torpedo torpedo* (adaptada de Ebert & Stehmann, 2013). [pág. 137]

**FIGURA 7.42** Distribuição geográfica de fósseis de *Bathytoshia centroura* em Portugal. O círculo branco representa a ocorrência em Brielas. [pág. 138]

**FIGURA 7.43** Representação da morfologia corporal de *Bathytoshia lata* (adaptada de Jenkins, 1903). [pág. 139]

**FIGURA 7.44** Distribuição geográfica de fósseis de *Dasyatis* em Portugal, evidenciando a ocorrência de duas das espécies descritas no presente trabalho: A,

*Dasyatis marmorata / pastinaca*; B, *Dasyatis rugosa*. O círculo branco representa a ocorrência em Brielas de espécies deste género. [pág. 141]

**FIGURA 7.45** Representação da morfologia corporal de *Dasyatis pastinaca* (adaptada de Ebert & Stehmann, 2013). [pág. 141]

**FIGURA 7.46** Distribuição geográfica de fósseis de *Fontitrygon margaritella* em Portugal. O círculo branco representa a ocorrência em Brielas. [pág. 147]

**FIGURA 7.47** Representação da morfologia corporal de *Fontitrygon margarita* (adaptada de Günther, 1870). [pág. 147]

**FIGURA 7.48** Distribuição geográfica de fósseis de *Taeniurops* em Portugal. O círculo branco representa a ocorrência de *Taeniurops cavernosus* em Brielas. [pág. 149]

**FIGURA 7.49** Representação da morfologia corporal de *Taeniurops meyeri* (adaptada de Müller & Henle, 1841). [pág. 149]

**FIGURA 7.50** Distribuição geográfica de fósseis de *Taeniurops* em Portugal, evidenciando a ocorrência de duas das espécies descritas no presente trabalho: A, *Aetobatus arcuatus*; B, *Aetobatus cappetai*. O círculo branco representa a ocorrência de espécie deste género em Brielas. [pág. 152]

**FIGURA 7.51** Representação da morfologia corporal de *Aetobatus narinari* (adaptada de Euphrasen, 1970). [pág. 152]

**FIGURA 7.52** Representação da morfologia corporal de *Aetomylaeus maculatus* (adaptada de Gray, 1834). [pág. 155]

**FIGURA 7.53** Distribuição geográfica de fósseis de *Myliobatis* em Portugal. O círculo branco representa a ocorrência em Brielas. [pág. 156]

**FIGURA 7.54** Representação da morfologia corporal de *Myliobatis aquila* (adaptada de Ebert & Stehmann, 2013). [pág. 156]

**FIGURA 7.55** Distribuição geográfica de fósseis de *Mobula* em Portugal, evidenciando a ocorrência de duas das espécies descritas no presente trabalho. O círculo branco representa a ocorrência de ambas as espécies *M. fragilis* e *M. loupianensis* em Brielas. [pág. 158]

**FIGURA 7.56** Representação da morfologia corporal de *Mobula mobular* (adaptada de Ebert & Stehmann, 2013). [pág. 158]

**FIGURA 7.57** Distribuição geográfica de fósseis de *Rhinoptera* em Portugal. O círculo branco representa a ocorrência de *Rhinoptera studeri* em Brielas. [pág. 161]

**FIGURA 7.58** Representação da morfologia corporal de *Rhinoptera marginata* (adaptada de Ebert & Stehmann, 2013). [pág. 161]

**FIGURA 8.1** Contabilização do material fóssil recolhido de Brielas. A, percentagens de material classificado e não classificado. B, percentagens de material identificado de batóides e tubarões. C, percentagens de material não identificado: outros (indeterminados, peixes ósseos, invertebrados, foraminifera e denticulos dérmicos), tubarões e batóides. [pág. 163]

**FIGURA 8.2** Repartição taxonómica do material identificado de Brielas, com percentagem de material por ordem identificada. [pág. 167]

**FIGURA 8.3** Representação das zonas ambientais marinhas (adaptado de Duxbury & Duxbury, 1994, em Al-Badrani & Al-Khashab, 2013; Last et al., 2016). [pág. 170]

**FIGURA 8.4 [Parte 1]** Comparação das faunas miocénicas de tubarões do Langhiano, Tortoniano e Messiniano de Portugal. [pág. 171]

**FIGURA 8.4 [Parte 2]** Comparação das faunas miocénicas de tubarões do Langhiano, Tortoniano e Messiniano de Portugal. [pág. 172]

## 11.2 ÍNDICE DE TABELAS

**TABELA 2.1** Extinções em massa a que o grupo taxonómico Chondrichthyes sobreviveu, com indicação das respectivas condicionantes segundo Bond e Grasby (2017). [pág. 16]

**TABELA 2.2** Alterações nos métodos de classificação de seláceos actuais e respectivas descobertas filogenéticas, segundo Amaral et al. (2018). [pág. 18]

**TABELA 2.3** Tipos de heterodôncia observados em seláceos, segundo Cappetta (2012). [pág. 25]

**TABELA 2.4** Abreviaturas e respectivas designações originais em inglês (Cappetta, 2012) e traduções em português (Balbino, 1995), de acordo com as ilustrações da Figura 2.9. \*sugestão de tradução. [págs. 25-27]

**TABELA 2.5** Distinção estrutural de esmalte e esmaltoide segundo Reif (1982, em Cappetta, 2012). [pág. 30]

**TABELA 4.1** Técnicas de maceração testadas para a elaboração deste protocolo, segundo Couse e Connor (2015) e Enault et al. (2016), e conjuntos de técnicas testados durante a criação do protocolo. [pág. 68]

**TABELA 5.1** Publicações em revistas científicas de estudos paleoictiológicos que incluem a análise morfométrica da dentição de Chondrichthyes. E, espécimes; F, fósseis; G, Geométrica; M, Morfometria; R, recentes; T, Tradicional. [págs. 80-81]

**TABELA 6.1** Publicações que incluem análises geoquímicas aplicadas a dentes fósseis de Chondrichthyes. REE, *rare-earth elements* (terras raras). [págs. 84]

**TABELA 6.2** Amostras preparadas para análise por LA-ICP-MS. [pág. 86]

**TABELA 6.3** Parâmetros de análise no LA-ICP-MS e elementos cuja presença se pretendia mapear, por teste. REE (La, Ce, Pr, Nd, Sm, Eu, Gd, Tb, Dy, Ho, Er, Tm, Yb, Lu);  $\mu\text{m}$ , micrómetro. [pág. 88]

**TABELA 8.1** Repartição taxonómica dos fósseis identificados. [págs. 164-165]

**TABELA 8.2** Resumo das espécies identificadas neste estudo de acordo com poucas ocorrências em jazidas fossilíferas de Portugal. Classifica-se a ocorrência actual do presente estudo como: 1, primeira; 2, segunda; 3, terceira. \*é também a primeira vez que o género *Centrophorus* é registado em jazidas portuguesas. [pág. 165-166]

**TABELA 8.3** Características ecológicas dos géneros fósseis de seláceos identificados nos sedimentos do Langhiano de Brielas. T, tropical; ST, subtropical; Tm, temperada; F, fria; LN, litoral nerítica; P, pelágica; Ba, batial; N, nectónico; B, bentónico;; x, presença; (x), presença menos característica; ?, informação desconhecida. Os géneros extintos estão assinalados com linhas a cor. [págs. 168-169]

## 11.3 ÍNDICE TAXONÓMICO

### [A]

Acanthodiformes 17  
*Aetobates* 152  
*Aetobates omaliusi curticens* 152  
*Aetobates omaliusi latidens* 152  
*Aetobatis* 152  
*Aetobatis arcuatus* 152  
*Aetobatis biochei* 152  
*Aetobatis profundus* 152  
*Aetobatis tardiveli* 152  
*Aetobatus* 23, 39, 46, 49, 55, **151**, 152, 153, 164, 167, 175, 176  
*Aetobatus arcuatus* 39, 55, 151, **152**, 164  
*Aetobatus cappettai* 46, 49, 151, 152, **153**, 164, 175, 176  
*Aetobatus irregularis* 152  
*Aetobatus narinari* 23, 151  
*Aetomylaeus* 55, **153**, 154, 164, 167, 168, 176  
*Aetomylaeus cojimarensis* 154  
*Aetomylaeus cubensis* 154  
*Aetomylaeus maculatus* 153, 154  
Agnatha 13  
*Alopias* 42, 56, 80, **104**, 105, 106, 163, 167, 172  
*Alopias crochardi* 106  
*Alopias macrourus* 104  
*Alopias superciliosus* 42, 80, 104, 106  
*Alopias vulpinus* 80, 104, 105, 108  
Alopiidae 104, 163  
Altholepidiformes 17  
*Anomotodon* 35, 58  
*Anomotodon gracilis* 35  
*Anoxypristis* **127**, 128, 163, 164, 167, 176  
*Anoxypristis cuspidata* 127  
*Anoxypristis fajumensis* 128  
*Anoxypristis mucrodens* 128  
*Antarctilamna* 15

*Antarctilamna prisca* 15  
*Antarctilamniformes* 17  
*Araloselachus* 35  
*Araloselachus cuspidatus* 35  
*Asteracanthus* 41, 43  
*Asteracanthus biformatus* 43

### [B]

*Bathytoshia* **137**, 138, 139, 143, 145, 150, 163, 164, 167, 176  
*Bathytoshia centroura* 137, **138**, 139, 143, 145, 150, 163, 176  
*Bathytoshia lata* 137, 138  
Batoidea 18, 19, 20, 64,  
Batomorphii 92, **127**  
Bransonelliformes 17

### [C]

Carcharhinidae 41, **120**, 163  
Carcharhiniformes 17, 18, 46, 49, 50, 81, **107**, 163, 164, 165, 175, 176  
*Carcharhinus* 23, 30, 39, 58, 77, 80, 85, 87, **125**, 126, 163, 167, 171, 172, 177  
*Carcharhinus basisulcatus* 125  
*Carcharhinus egertoni* 39, 58, 125, 171, 175  
*Carcharhinus leucas* 23, 80, 125  
*Carcharhinus limbatus* 23, 80  
*Carcharhinus melanopterus* 80, 125  
*Carcharhinus perezii* 85, 87, 125, 126  
*Carcharhinus plumbeus* 80, 125, 126  
*Carcharhinus priscus* 29, 58, 85, 87, 125, **126**, 163, 171  
*Carcharias* 16, 22, 35, 39, 40, 47, 53, 58, 80, 85, 87, 88, 89, 100, **101**, 102, 121, 123, 163, 167, 170, 172  
*Carcharias acutissima* 80, 101

*Carcharias acutissimus* 101, 102  
*Carcharias contortidens* 35, 85, 87, 88, 89, 100, **101**, 102, 163  
*Carcharias taurus* 35, 39, 58, 80, 100, 101  
*Carcharias (Scoliodon)* 121, 122, 123  
*Carcharias (Scoliodon) crenidens* 123  
*Carcharias (Scoliodon) laticaudus* 121, 122  
Carchariidae **100**, 163,  
*Carcharocles* 80, 103  
*Carcharocles megalodon* 80, 103  
*Catulus* 38  
*Carcharodon* 16, 22, 35, 36, 38, 47, 58, 80, 103  
*Carcharodon carcharias* 16, 22, 47, 58, 80  
*Carcharodon dubius* 36  
*Carcharodon hastalis* 35  
Centrophoridae **96**, 163  
*Centrophorus* 28, 58, **96**, 163, 164, 165, 167, 172, 176  
*Centrophorus granulatus* 28, **96**, 164, 176  
*Cetorhinus* 22, 80  
*Cetorhinus maximus* 22, 80  
*Chaenogaleus* 83, 85, **116**, 117, 163, 165, 167, 168, 176  
*Chaenogaleus affinis* 85, **116**, 117, 163, 176  
*Chaenogaleus macrostoma* 116  
*Chiloscyllium* 23  
*Chiloscyllium plagiosum* 23  
Chimaeriformes 17, 49, 50, 175  
Chondrenchelyiformes 17  
Chondrichthyes 13, 15, 16, 17, 18, 21, 35, 43, 44, 46, 49, 68, 74, 77, 79, 81, 83, 92, 162, 175  
*Cladoselache* 14, 15, 80

Cladoselachiformes 17  
Climatiformes 17  
Cochliofontiformes 17  
Copodontiformes 17  
*Corax* 35, 36, 38, 40, 80  
*Corax falcatus* 35  
*Cretolamna* 35  
*Cretolamna appendiculata* 35  
Ctenacanthiformes 17  
*Ctenacanthus* 13, 14, 80

## [D]

*Dalatias* 28  
*Dalatias licha* 28  
Dasyatidae 46, 47, 137, 150, 163  
*Dasyatis* 28, 55, 56, 137, 138, 139, **140**, 141, 142, 143, 145, 146, 147, 149, 150, 163, 164, 165, 167, 176  
*Dasyatis cavernosa* 142, 149  
*Dasyatis* gr. *centroura* 138, 139  
*Dasyatis marmorata* 140, **141**, 163, 165, 176  
*Dasyatis pastinaca* 140, **141**  
*Dasyatis probsti* 55, 139, **142**, 143, 150, 163, 165, 176  
*Dasyatis rugosa* 55, 140, **143**, 145, 163  
*Dasyatis thetidis* 137  
*Dasyatis ujo* 140  
*Deania* 96, 172  
*Dipturus* 134  
*Dipturus olisiponensis* 134  
*Doliodus* 15  
*Doliodus latispinosus* 15  
*Doliodus problematicus* 15

## [E]

Echinorhiniformes 17, 81  
*Edaphodon* 36  
Elasmobranchii 18, 19, 51, 52, 92  
Elegestolepidida 17  
*Eugaleus* 114  
*Eugaleus omanensis* 114  
Eugeneodontiformes 17  
*Eugomphodus* 100  
*Eugomphodus taurus* 100  
Euselachii 92

## [F]

*Fadenia* 14, 15  
*Fontitrygon* **146**, 147, 164, 165, 167, 168, 176  
*Fontitrygon margarita* 146  
*Fontitrygon margaritella* 146, **147**, 165, 176  
Foraminifera 82, 162, 163

## [G]

*Galeocerdo* 38, 40, 58, 80, 81, 83, **120**, 121, 163, 167, 170, 172, 177  
*Galeocerdo aduncus* 58, 120, **121**, 163, 170  
*Galeocerdo cuvier* 80, 120, 121  
Galeomorphii 18, 92, 100  
*Galeorhinus* 41, 44, 49, 85, **112**, 113, 116, 117, 163, 165, 167, 170, 172, 175, 176  
*Galeorhinus galeus* 112  
*Galeorhinus goncalvesi* 44, 49, 85, 112, **113**, 117, 163, 165, 175, 176  
*Galeorhinus lefreivei* 116  
*Galeorhinus parvulus* 112  
*Galeorhinus pulchellus* 41  
*Ginglymostoma* 22, 171, 177  
*Ginglymostoma cirratum* 22  
Gnathostomata 13  
*Guiyu* 13

## [H]

*Helicoprion* 15  
Helodontiformes 17  
Hemigaleidae 41, **116**, 163  
*Hemipristis* 35, 38, 40, 58, 81, 83, **118**, 1119, 163, 167, 168, 171, 172, 176, 177  
*Hemipristis curvatus* 81, 119  
*Hemipristis elongata* 83  
*Hemipristis elongatus* 118  
*Hemipristis serra* 35, 58, 83, 118, **119**, 163  
*Hemipristis unidenticulata* 119  
*Hemipristis wyattdurhami* 119  
Heterodontiformes 17, 18, 81  
Hexanchidae 94, 163

Hexanchiformes 17, 18, 49, 51, 53, 56, 57, 81, **94**, 163, 164, 165, 175  
*Hexanchus* 53, 58, 80, **94**, 95, 163, 165, 167, 172, 176  
*Hexanchus agassizi* 58, 94, **95**, 163, 165, 176  
*Hexanchus gigas* 93  
*Hexanchus griseus* 80, 94  
Holocephali 18, 19, 92  
Hybodontiformes 15, 16, 43, 46, 49, 50, 175  
*Hybodus* 14, 15, 36, 44, 46, 47, 53  
*Hybodus lusitanicus* 46  
*Hybodus polyprion* 53  
*Hybodus reticulatus* 46, 47  
*Hypoprion* 42

## [I]

*Iago* 58, **114**, 115, 124, 163, 167, 168, 176, 177  
*Iago angustidens* 58, 114, **115**, 124, 63, 65, 76  
*Iago carlaluisai* 115  
*Iago costamagnai* 114  
*Iago omanensis* 114  
Iniopterygiformes 17  
*Isurus* 22, 24, 40, 47, 58, 69, 78, 80  
*Isurus oxyrinchus* 22, 24, 40, 47, 58, 69, 80

## [K]

Kannathalepididae 13

## [L]

*Lamiopsis* 83  
*Lamiopsis temminckii* 83  
*Lamna* 36, 38, 40, 58, 80  
*Lamna angustissima* 36  
Lamniformes 17, 18, 46, 49, 50, 81, **100**, 163, 164, 165, 175, 176  
*Leiribatos* 46  
*Leiribatos alienus* 46  
*Leonodus* 15  
*Leonodus carlsi* 15

## [M]

*Manta* 157, 158, 159  
*Manta fragilis* 158, 159  
*Megascyliorhinus* 42, 49, **106**,  
107, 163, 166, 167, 175  
*Megascyliorhinus cooperi* 106  
*Megascyliorhinus miocaenicus*  
42, 49, 106, 107, 175  
*Mobula* 42, 49, 55, **157**, 158,  
159, 164, 165, 167, 175, 176  
*Mobula auriculata* 157  
*Mobula cappelletae* 42, 49, 157,  
158, 175  
*Mobula fragilis* 157, **158**, 159,  
164, 165, 176  
*Mobula lorenzolanoi* 158, 159  
*Mobula loupianensis* 55, 157,  
158, **159**, 164  
*Mobula melanyae* 158  
*Mobula mobular* 157  
*Mobula pectinata* 1157, 158,  
159  
Mobulidae 42, **157**, 164  
Mongolepidida 17  
*Myledaphus* 28  
*Myledaphus dipartitus* 28  
Myliobatidae 46, **151**, 164  
Myliobatiformes 17, 18, 49, 50,  
**137**, 163, 164, 165, 175, 176  
*Myliobatis* 30, 38, 40, 53, 56,  
85, 87, 153, **155**, 156, 160,  
164, 167, 168, 176  
*Myliobatis acutus* 155  
*Myliobatis aquila* 85, 87, 155,  
156  
*Myliobatis faujasii* 157  
*Myliobatis lateralis* 157  
*Myliobatis maculatus* 153  
*Myliobatis marginata* 160  
*Myliobatis oweni* 155  
*Myliobatis toliapicus* 156

## [N]

*Narcine* 134  
*Narcine olisiponensis* 134  
*Neoselachii* 30, 46, 92  
*Notidanus* 36

## [O]

*Odontaspis* 24, 35, 39, 40, 53,  
80, 83, 101

*Odontaspis acutissima* 101  
*Odontaspis contortidens* 35  
*Odontaspis cuspidata* 35  
*Odontaspis gracilis* 35  
*Odontaspis taurus* 39  
Omalodontiformes 17  
Orectolobiformes 17, 18, 20,  
49, 51, 53, 56, 57, 81, 175  
Orodontiformes 17  
Otodontidae **102**, 163  
*Otodus* 16, 28, 35, 36, 39, 47,  
50, 53, 58, **102**, 103, 104, 163,  
166, 167, 170, 172  
*Otodus appendiculatus* 35  
*Otodus (Megaselachus)* 16,  
35, 39, 47, 48, 102, **103**, 104,  
163, 170, 172  
*Otodus (Megaselachus)*  
*chubutensis* 103, 104  
*Otodus (Megaselachus)*  
*megalodon* 16, 35, 39, 47, 58,  
80, 102, **103**, 104, 163, 170  
*Oxyrhina* 35, 36, 38, 40, 58  
*Oxyrhina latisulcata* 36

## [P]

*Pachyscyllum* 85, **107**, 108,  
109, 163, 166, 167  
*Pachyscyllum albigensis* 107  
*Pachyscyllum dachiardii* 85,  
107, **108**, 109, 163  
*Pachyscyllum distans* 107  
Palaeocarchariiformes 17  
*Palaeohypotodus* 26, 50  
*Palaeohypotodus rutoti* 28  
*Paragaleus* 41, 44, 46, 49, 56,  
175  
*Paragaleus antunesi* 44, 46,  
49, 175  
*Paragaleus pulchellus* 41, 49,  
175  
*Paramobula* 158, 159  
*Paramobula fragilis* 158, 159  
*Petalodontiformes* 17  
*Phoebodontiformes* 17  
*Physodon* 42, 123, 124  
*Physodon miocaenicus* 123,  
124  
*Platyrrhina* 28  
*Platyrrhina sinensis* 28

*Polyacrodus* 44  
Pristidae **127**, 163  
Pristiophoriformes 17, 18, 49,  
51, 53, 56, 57, 175  
*Pristis* 35, 38, 39, 40, 41, 49,  
58, 81, 83, 118, 119, 127, 128,  
130, 163, 164, 167, 168, 171,  
172, 175, 176, 177  
*Pristis aquitanicus* 39  
*Pristis atlanticus* 39, 49, 175  
*Pristis cuspidatus* 127  
*Pristis fajumensis* 128  
*Pristis lanceolatus* 41, 49, 175  
*Pucapampella* 15

## [R]

*Raja* 22, 30, 41, 49, 55, 69, 85,  
**131**, 133, 134, 135, 136, 151,  
155, 163, 167, 168, 175, 176  
*Raja antiqua* 133  
*Raja aquila* 155  
*Raja clavata* 22, 30  
*Raja gentili* 133, 135  
*Raja holsatica* 135  
*Raja miraletus* 133, 134  
*Raja olisiponensis* 41, 49, 55,  
85, 133, **134**, 135, 163, 175  
*Raja rhinobatos* 131  
*Raja torpedo* 136  
Rajidae **133**, 163  
Rajiformes 17, 18, 46, 49, 50,  
51, 53, **133**, 163, 164, 165,  
175, 176  
Rhinidae **129**, 163  
*Rhinobatos* 41, 49, 56, **131**,  
132, 133, 163, 165, 167, 175,  
176  
*Rhinobatos antunesi* 41, 49,  
131, **132**, 133, 163, 165, 175,  
176  
*Rhinobatos rhinobatos* 131,  
132  
*Rhinobatos sahnii* 132  
Rhinopristiformes 17, 49, 50,  
53, **127**, 163, 164, 165, 175,  
176  
*Rhinoptera* 39, 55, 56, 85, 87,  
88, **160**, 161, 164, 168  
*Rhinoptera marginata* 160  
*Rhinoptera raeburni* 161

*Rhinoptera schultzi* 161  
*Rhinoptera smithii* 161  
*Rhinoptera studeri* 39, 55, 160, 161  
Rhinopteridae **160**, 164  
*Rhizoprionodon* 85, **123**, 124, 163, 165, 167, 176  
*Rhizoprionodon acutus* 123  
*Rhizoprionodon fischeuri* 85, **123**, 124, 163, 165, 176  
*Rhizoprionodon ganntourensi* 124  
*Rhizoprionodon taxandriae* 124  
*Rhynchobatus* 55, **129**, 1130, 131, 133, 163, 167  
*Rhynchobatus laevis* 129  
*Rhynchobatus pristinus* 55, 129, **130**, 131, 133, 163  
*Rhynchobatus rudolfischeri* 130  
*Rhynchobatus vincenti* 129, 130  
*Rostroraja* 134  
*Rostroraja olisiponensis* 134

## [S]

Sclerorhynchiformes 17  
*Scoliodon* 85, **121**, 122, 123, 124, 163, 167, 168, 171, 172, 176  
*Scoliodon laticaudus* 121, 122  
*Scoliodon taxandriae* 122  
Scyliorhinidae **106**, 163  
*Scyliorhinus* **110**, 111, 163, 167, 168, 170, 176  
*Scyliorhinus ambliatlanticus* 111  
*Scyliorhinus canicula* 110  
*Scyllium* 108  
*Scyllium d'archiardii* 108  
Selachii 18, 19, 64  
*Somniosus* 22  
*Somniosus microcephalus* 22  
*Sphenodus* 83  
*Sphenodus nitidus* 83  
*Sphyrna* 20, 23, 80  
*Sphyrna tiburo* 23  
*Squalicorax* 35, 36, 40, 80  
*Squalicorax falcatus* 35  
Squatinae **97**, 163

Squatiniformes 17, 49, 53, 56, 57, 81, **97**, 163, 164, 175, 176  
Squaliformes 17, 18, 20, 49, 51, 53, 81, **96**, 163, 164, 175, 176  
*Squalomorphii* 19, 92, 94  
*Squalus* 42, 49, 80, 94, 97, 110, 112, 120, 175  
*Squalus almeidae* 42, 49, 175  
*Squalus canicula* 110  
*Squalus cuvier* 120  
*Squalus galeus* 112  
*Squalus griseus* 94  
*Squalus squatina* 97  
*Squatina* 18, 56, 85, **97**, 98, 99, 163, 167, 168, 170, 172, 176  
*Squatina subserrata* 85, 87, **98**, 99, 163, 170  
*Squatina squatina* 97, 98  
Squatinactiformes 17  
*Stegostoma* 23  
*Stegostoma fasciatum* 23  
*Stethacanthus* 14, 15  
*Strophodus* 35, 37  
Symmoriiformes 17  
Synechodontiformes 17  
*Synodontaspis* 24, 73  
*Synodontaspis taurus* 24

## [T]

*Taeniura* 148, 149  
*Taeniura cavernosa* 149  
*Taeniura meyeri* 148  
*Taeniurops* 55, 139, 142, **148**, 149, 150, 164, 167  
*Taeniurops cavernosus* 55, 139, 142, 148, **149**, 150  
*Taeniurops grabatus* 148  
*Taeniurops meyeri* 148  
Torpedinidae **136**, 163  
Torpediniformes 17, 18, 49, 51, 53, 54, **136**, 163, 164, 175, 176  
*Torpedo* **136**, 137, 163, 165, 167, 176  
*Torpedo torpedo* 136, 137  
*Triaenodon* 23  
*Triaenodon obesus* 23  
Triakidae **112**, 163  
*Triakis* 115  
*Triakis angustidens* 115

*Trygon* 146  
*Trygon margarita* 146

## [X]

Xenacanthiformes 17  
*Xenacanthus* 14, 15



# 12. ESTAMPAS

Neste capítulo final são apresentadas as estampas que integram o corpo da dissertação:

- Estampas 1 a 11 [[Capítulo 7. Sistemática e Taxonomia](#)].
- Estampas 12 e 13 [[Capítulo 5. Comparação Morfológica](#)].
- Estampas 14 a 21 [[Capítulo 6. Geoquímica](#)].

## **ESTAMPA 1**

### **[A-C] *Hexanchus cf. agassizi***

Dente UEBR\_13.1: A<sub>1</sub>, vista lingual; A<sub>2</sub> vista labial.

Dente UEBR\_13.4: B<sub>1</sub>, vista lingual; B<sub>2</sub>, vista labial.

Dente UEBR\_13.2: C, vista labial.

Exemplares previamente figurados por Fialho et al. (2020).

Escalas de 1 mm.

### **[D] *Centrophorus cf. granulosus***

Dente único: D<sub>1</sub>, vista lingual; D<sub>2</sub>, vista labial.

Exemplar previamente figurado por Fialho et al. (2020)

Escala de 1 mm.

### **[E-F] *Squatina subserrata***

Dente anterior UEBR\_15.1: E<sub>1</sub>, vista lingual; E<sub>2</sub>, vista oclusal.

Dente lateral UEBR\_15.2: F<sub>1</sub>, vista lingual; F<sub>2</sub>, vista oclusal.

Exemplar UEBR\_15.1 foi previamente figurado por Fialho et al. (2020).

Escalas de 1 mm.

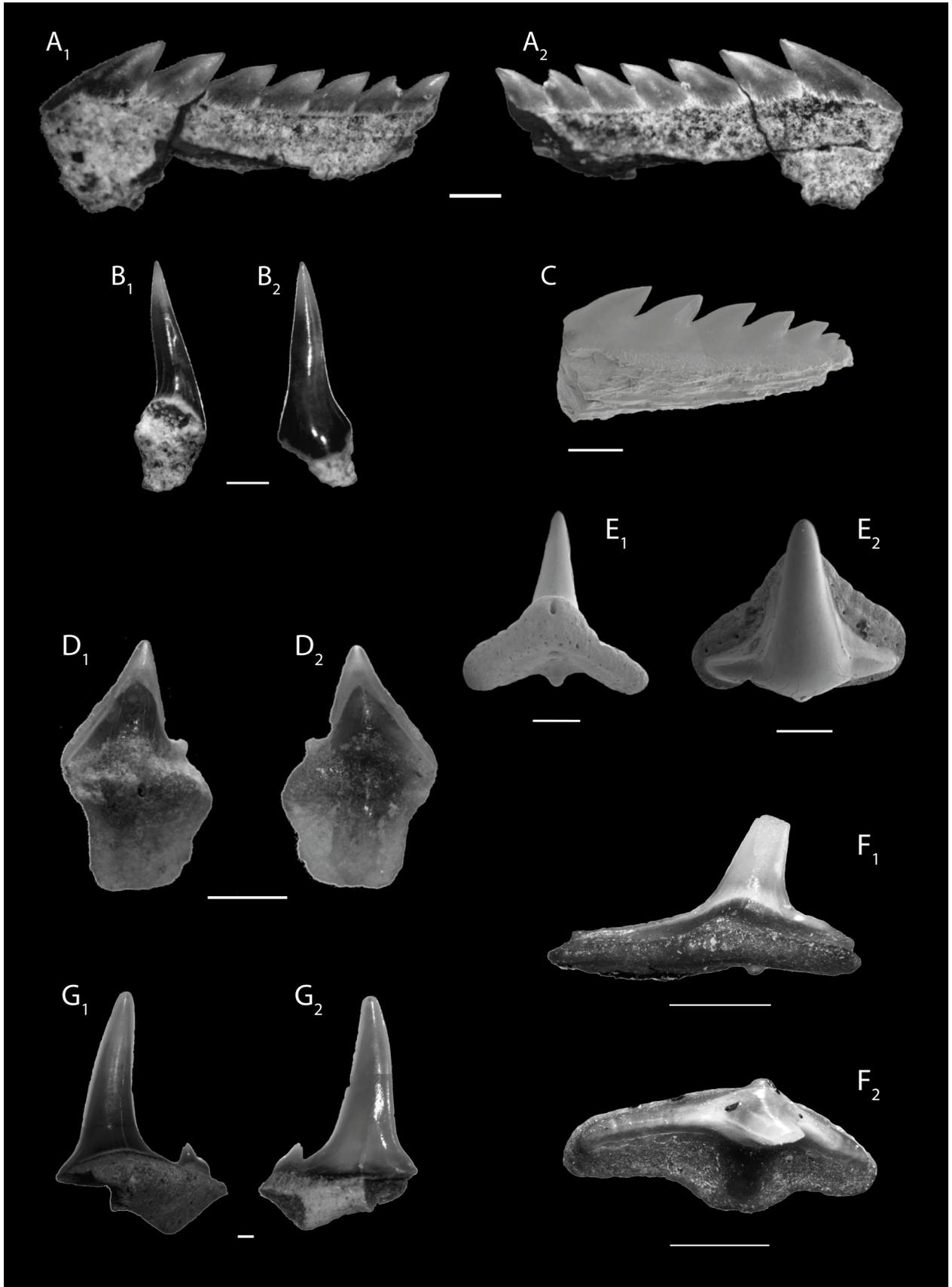
### **[G] *Carcharias contortidens***

Dente UEBR\_16.1: G<sub>1</sub>, vista lingual; G<sub>2</sub>, vista oclusal.

Exemplar previamente figurado por Fialho et al. (2020).

Escala de 1 mm.

# ESTAMPA 1



## ESTAMPA 2

### [A] *Otodus (Megaselachus) megalodon*

Dente UEBR\_17.1: A<sub>1</sub>, vista lingual; A<sub>2</sub> vista labial.

Exemplar figurado previamente por Fialho et al. (2020).

Escala de 5 cm.

### [B-C] *Alopias* sp.

Dente anterior UEBR\_18.1: B<sub>1</sub>, vista basilar; B<sub>2</sub>, vista oclusal.

Dente comissural UEBR\_18.2: C<sub>1</sub>, vista lingual; C<sub>2</sub>, vista labial.

Ambos os exemplares foram previamente figurados por Fialho et al. (2020).

Escalas de 1 mm.

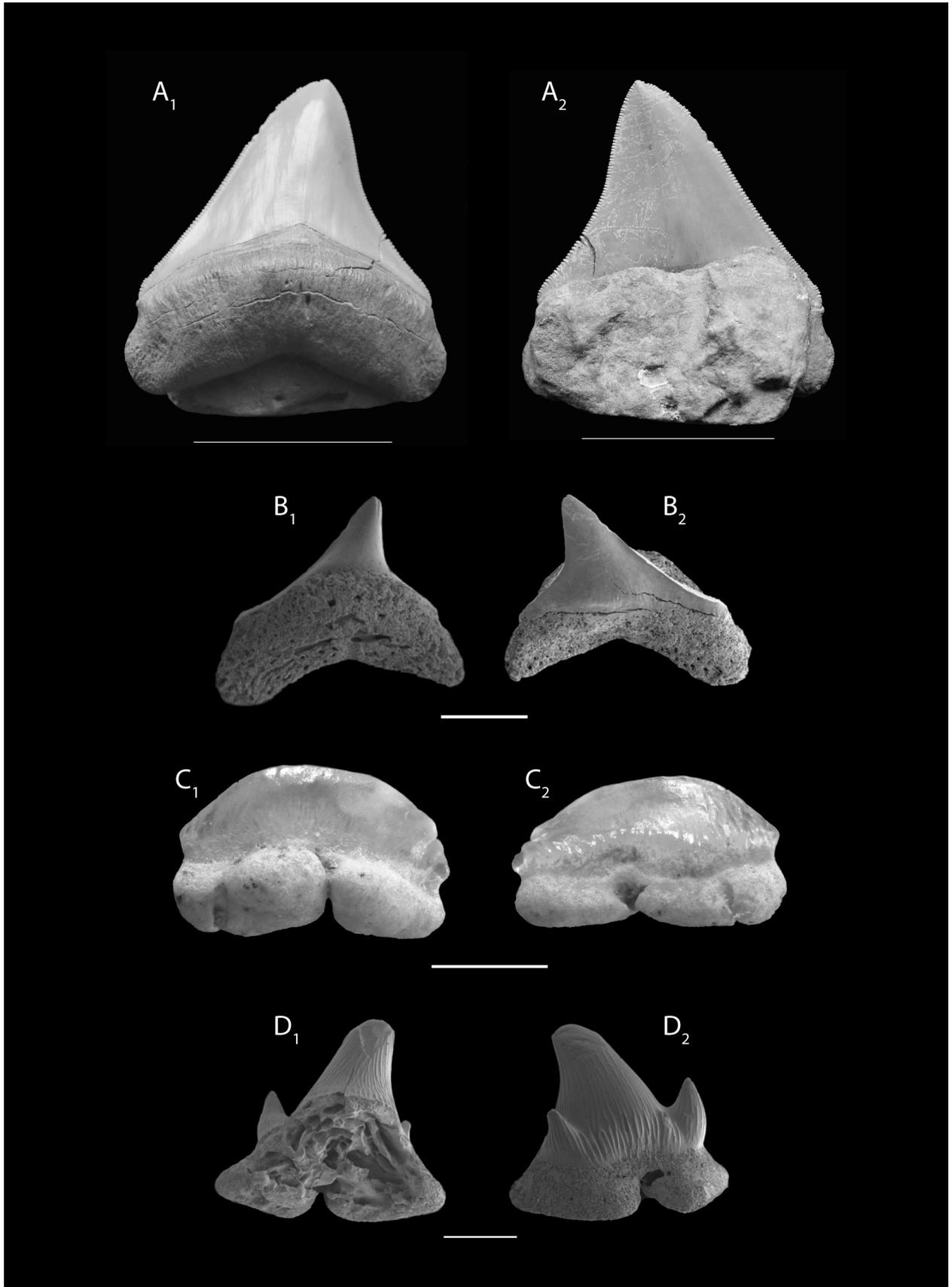
### [D] *Megascyliorhinus* sp.

Dente UEBR\_19.1: D<sub>1</sub>, vista lingual; D<sub>2</sub>, vista labial.

Exemplar previamente figurado por Fialho et al. (2020).

Escala de 1 mm.

ESTAMPA 2



## ESTAMPA 3

### [A-D] *Pachyscyllium dachiardii*

Dente muito lateral UEBR\_19.1: A<sub>1</sub>, vista lingual; A<sub>2</sub>, vista labial.

Dente anterior UEBR\_19.2: B<sub>1</sub>, vista lingual; B<sub>2</sub>, vista labial.

Dente antero-lateral UEBR\_19.4: C<sub>1</sub>, vista lingual; C<sub>2</sub>, vista labial; C<sub>3</sub>, vista oclusal.

Dente lateral UEBR\_19.3: D<sub>1</sub>, vista lingual; D<sub>2</sub>, vista labial; D<sub>3</sub>, vista oclusal.

Exemplares figurados previamente por Fialho et al. (2020).

Escalas de 1 mm.

### [E-F] *Scyliorhinus* sp.

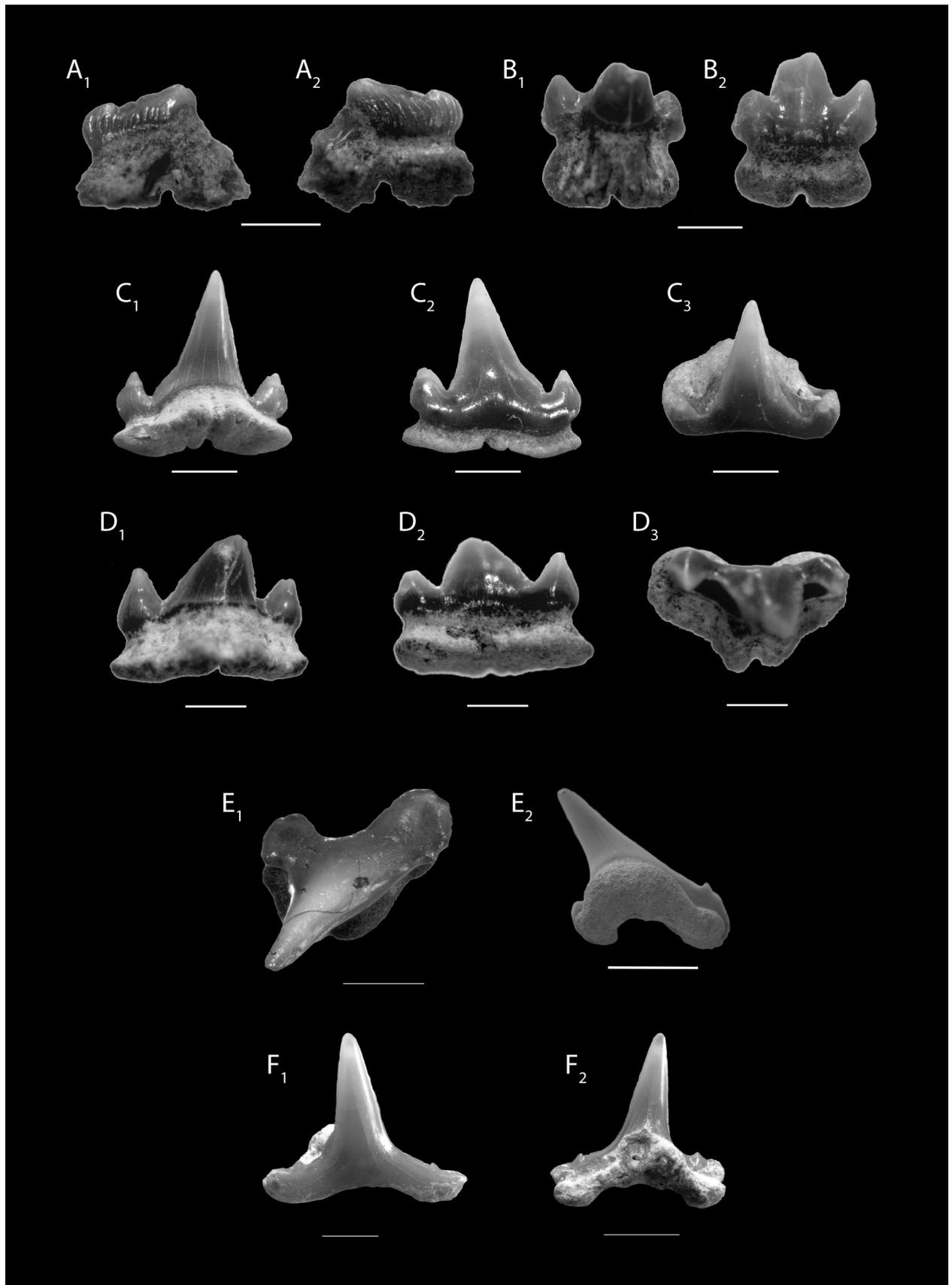
Dente anterior UEBR\_21.2: A<sub>1</sub>, vista oclusal; A<sub>2</sub>, vista basilar.

Dente lateral UEBR\_21.1: B<sub>1</sub>, vista oclusal; B<sub>2</sub>, vista basilar.

Exemplares figurados previamente por Fialho et al. (2020).

Escalas 1 mm.

# ESTAMPA 3



## ESTAMPA 4

### [A-B] *Galeorhinus goncalvesi*

Dente sinfisário UEBR\_22.1: A<sub>1</sub>, vista lingual; A<sub>2</sub>, vista labial.

Dente anterior UEBR\_22.2: B, vista lingual.

Exemplares previamente figurados por Fialho et al. (2020).

Escalas de 1 mm.

### [C] *Iago angustidens*

Dente lateral UEBR\_23.1: C<sub>1</sub>, vista lingual; C<sub>2</sub>, vista labial.

Exemplar previamente figurado por Fialho et al. (2020).

Escala de 1 mm.

### [D-G] *Chaenogaleus affinis*

Dente superior antero-lateral UEBR\_24.1: D<sub>1</sub>, vista lingual; D<sub>2</sub>, vista labial.

Dente inferior lateral UEBR\_24.2: E, vista lingual.

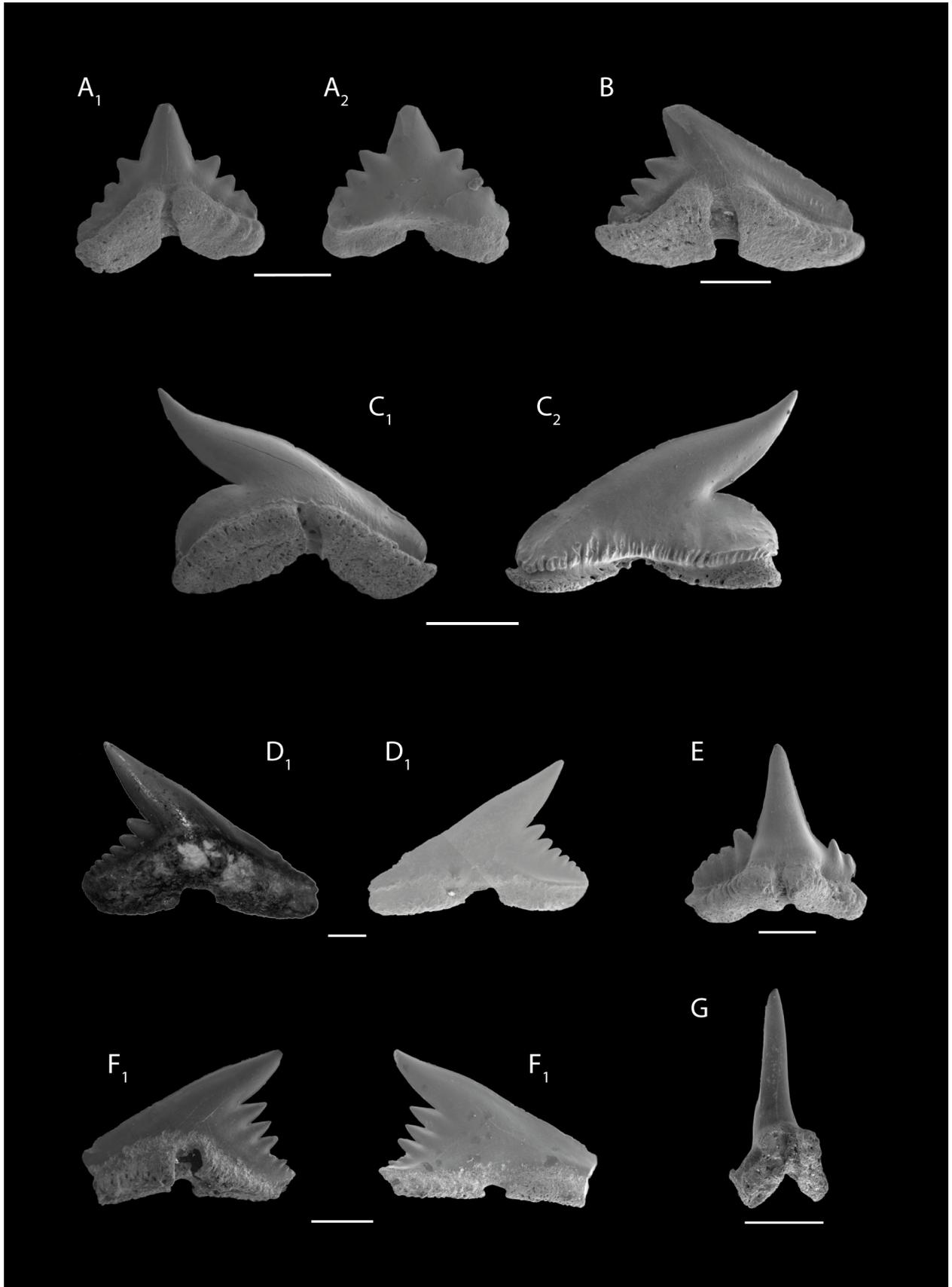
Dente superior lateral UEBR\_24.3: F<sub>1</sub>, vista lingual; F<sub>2</sub>, vista labial.

Dente inferior anterior UEBR\_24.4: G, vista lingual.

Exemplares previamente figurados por Fialho et al. (2020).

Escalas de 1 mm.

# ESTAMPA 4



## **ESTAMPA 5**

### **[A] *Hemipristis serra***

Dente UEBR\_25.1: A<sub>1</sub>, vista lingual; A<sub>2</sub> vista labial.

Exemplar figurado previamente por Fialho et al. (2020).

Escala de 1 mm.

### **[B] *Galeocerdo aduncus***

Dente lateral UEBR\_26.1: B<sub>1</sub>, vista lingual; B<sub>2</sub>, vista labial.

Exemplar figurado previamente por Fialho et al. (2020).

Escala de 1 mm.

### **[C] *Scoliodon* sp.**

Dente antero-lateral UEBR\_27.2: C<sub>1</sub>, vista lingual; C<sub>2</sub>, vista labial.

Exemplar figurado previamente por Fialho et al. (2020).

Escala de 1 mm.

### **[D] *Rhizoprionodon fischeuri***

Dente lateral UEBR\_28.1: D<sub>1</sub>, vista lingual; D<sub>2</sub>, vista labial.

Exemplar figurado previamente por Fialho et al. (2020).

Escala de 1 mm.

### **[E-F] *Carcharhinus priscus***

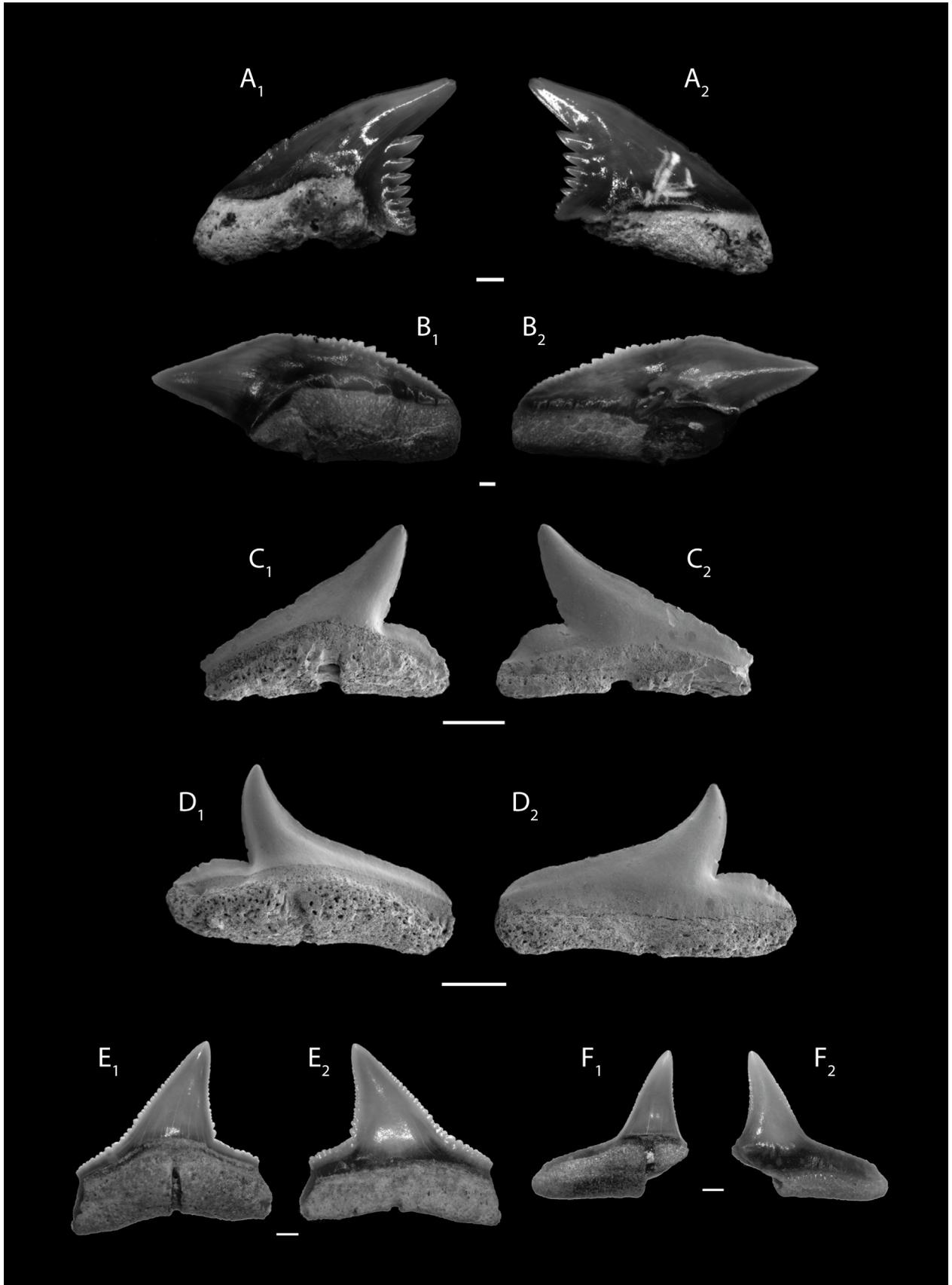
Dente superior UEBR\_29.1: E<sub>1</sub>, vista lingual; E<sub>2</sub>, vista labial.

Dente inferior UEBR\_29.2: F<sub>1</sub>, vista lingual; F<sub>2</sub>, vista labial.

Exemplares figurados previamente por Fialho et al. (2020).

Escalas de 1 mm.

ESTAMPA 5



## ESTAMPA 6

### [A] *Anoxypristis* sp.

Dente rostral UEBR\_1.1: A<sub>1</sub>, vista superior; A<sub>2</sub>, vista inferior; A<sub>3</sub>, vista basilar.

Exemplar figurado previamente por Fialho et al. (2019).

Escala de 1 mm.

### [B-C] *Rhynchobatus pristinus*

Dente lateral UEBR\_2.1: B<sub>1</sub>, vista oclusal; B<sub>2</sub>, vista basilar.

Dente lateral UEBR\_2.2: C<sub>1</sub>, vista oclusal; C<sub>2</sub>, vista basilar.

Exemplares figurados previamente por Fialho et al. (2019).

Escala de 1 mm.

### [D-E] *Rhinobatos antunesi*

Dente UEBR\_3.1: D<sub>1</sub>, vista oclusal; D<sub>2</sub>, vista basilar.

Dente UEBR\_3.2: E<sub>1</sub>, vista oclusal; E<sub>2</sub>, vista basilar.

Exemplares figurados previamente por Fialho et al. (2019).

Escala de 1 mm.

### [F-I] *Raja olisiponensis*

Dente UEBR\_4.1: F<sub>1</sub>, vista oclusal; F<sub>2</sub>, vista basilar.

Dente UEBR\_4.3: G<sub>1</sub>, vista oclusal; G<sub>2</sub>, vista basilar.

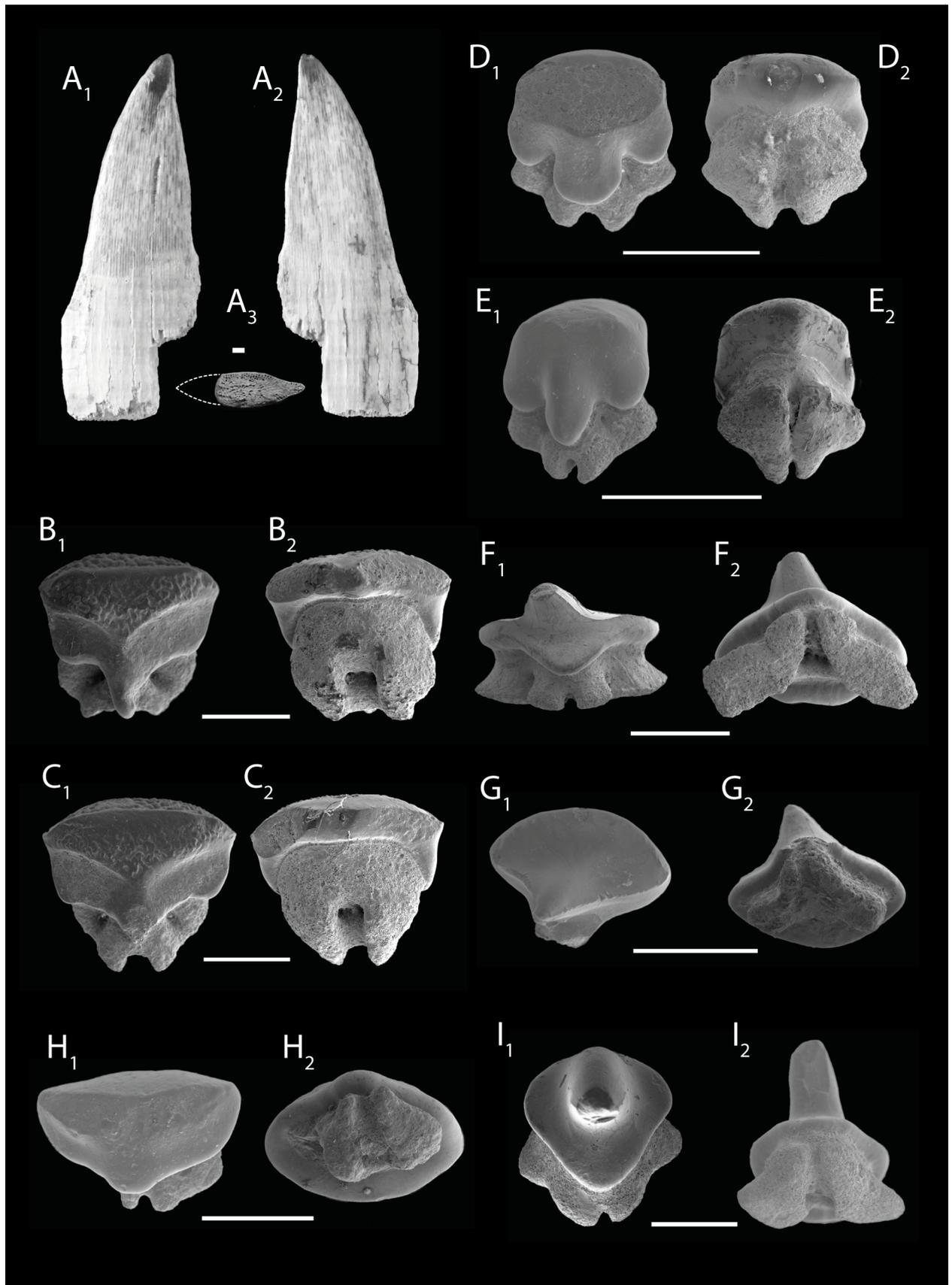
Dente UEBR\_4.2: H<sub>1</sub>, vista oclusal; H<sub>2</sub>, vista basilar.

Dente UEBR\_4.4: I<sub>1</sub>, vista oclusal; I<sub>2</sub>, vista basilar.

Exemplares figurados previamente por Fialho et al. (2019).

Escala de 1 mm.

# ESTAMPA 6



## ESTAMPA 7

[A] *Torpedo* sp.

Dente UEBR\_5.1: A<sub>1</sub>, vista oclusal; A<sub>2</sub>, vista basilar.

Exemplar figurado previamente por Fialho et al. (2019).

Escala de 1 mm.

[B-H] *Bathytoshia centroura*

Dente de fêmea UEBR\_31.1: B<sub>1</sub>, vista oclusal; B<sub>2</sub>, ornamentação da coroa.

Dente de fêmea UEBR\_31.2: C<sub>1</sub>, vista oclusal; C<sub>2</sub>, vista basilar.

Dente de fêmea UEBR\_31.3: D<sub>1</sub>, vista oclusal; D<sub>2</sub>, vista basilar.

Dente de fêmea UEBR\_31.4: E<sub>1</sub>, vista oclusal; E<sub>2</sub>, vista basilar.

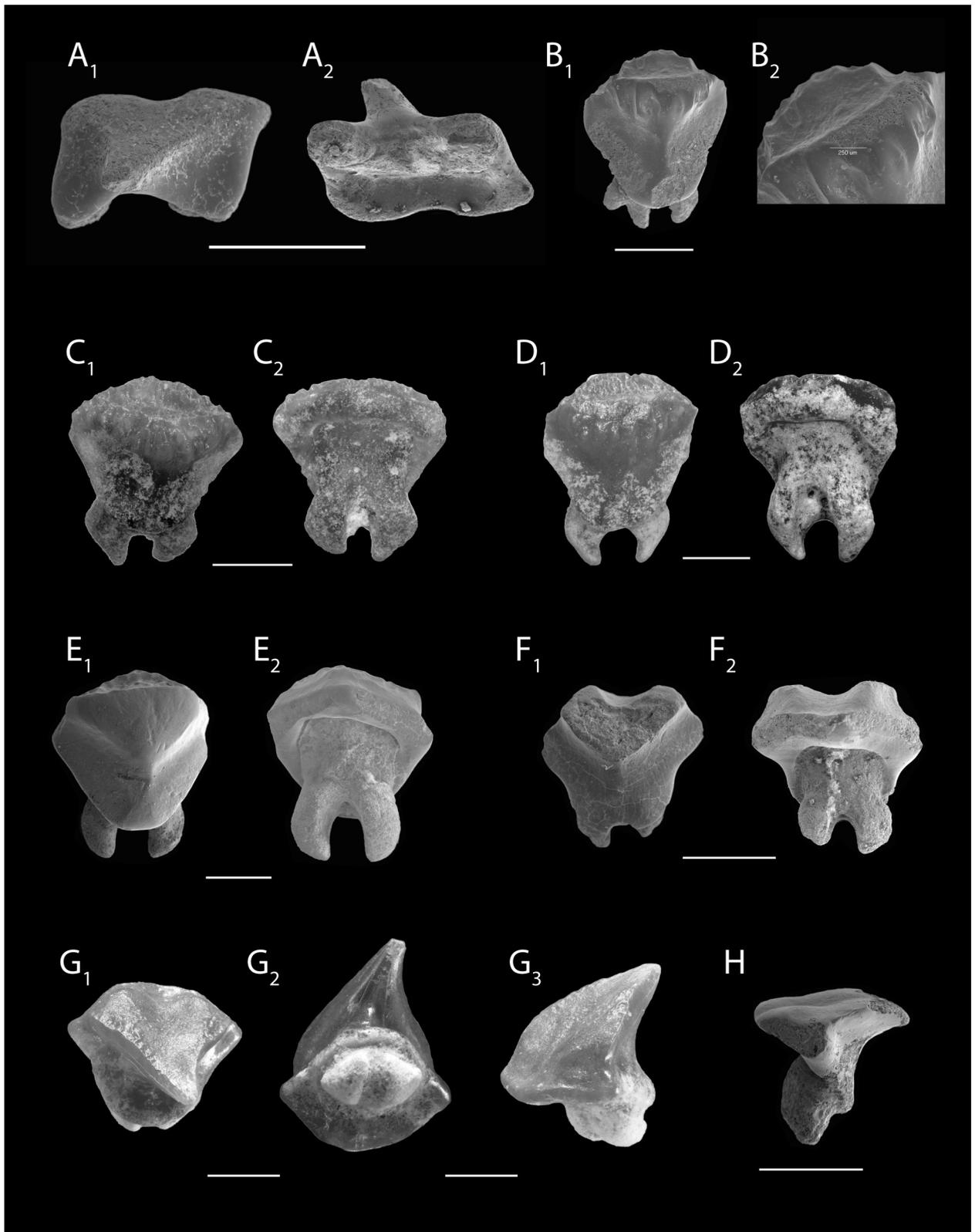
Dente de macho UEBR\_31.5: F<sub>1</sub>, vista oclusal; F<sub>2</sub>, vista basilar.

Dente de macho UEBR\_31.6: G<sub>1</sub>, vista oclusal; G<sub>2</sub>, vista basilar; G<sub>3</sub>, vista de perfil.

Dente de macho UEBR\_31.7: H, vista de perfil.

Escalas de 1mm.

# ESTAMPA 7



## ESTAMPA 8

### [A-D] *Dasyatis marmorata* / *Dasyatis pastinaca*

Dente anterior de fêmea UEBR\_32.1: A, vista oclusal.

Dente anterior de fêmea UEBR\_32.2: B<sub>1</sub>, vista oclusal; B<sub>2</sub>, vista basilar.

Dente lateral de fêmea UEBR\_32.3: C, vista oclusal.

Dente de macho UEBR\_32.4: D, vista oclusal.

### [E-I] *Dasyatis probsti*

Dente anterior de fêmea UEBR\_33.1: E<sub>1</sub>, vista oclusal; E<sub>2</sub>, vista basilar.

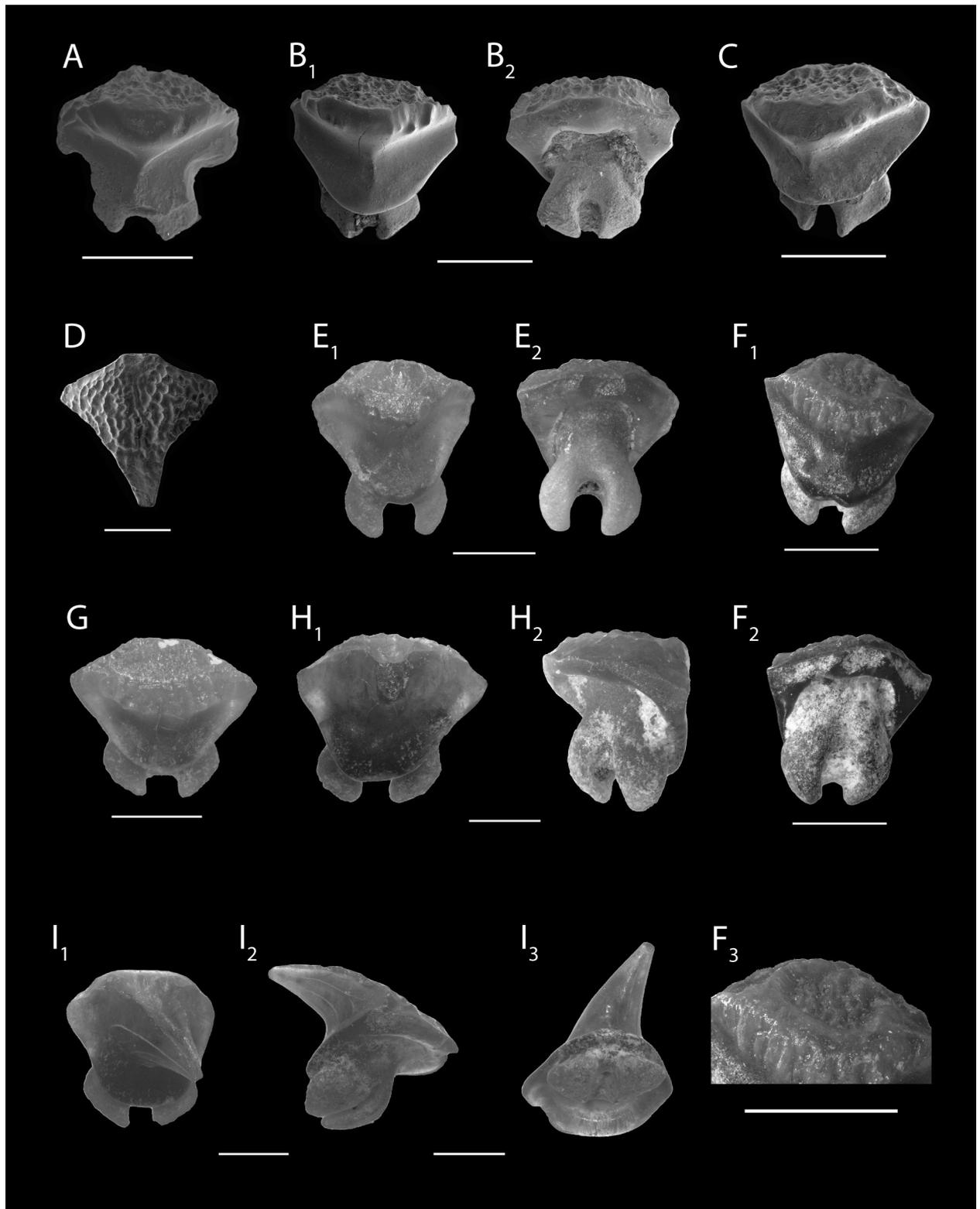
Dente antero-lateral de fêmea UEBR\_33.2: F<sub>1</sub>, vista oclusal; F<sub>2</sub>, vista basilar; F<sub>3</sub>, pormenor da coroa.

Dente lateral de fêmea UEBR\_33.3: G, vista oclusal

Dente lateral de macho UEBR\_33.4: H<sub>1</sub>, vista oclusal; H<sub>2</sub>, vista basilar/perfil.

Dente anterior de macho UEBR\_33.5: I<sub>1</sub>, vista oclusal; I<sub>2</sub>, vista perfil; I<sub>3</sub>, vista basilar.

ESTAMPA 8



## ESTAMPA 9

### [A-D] *Dasyatis rugosa*

Dente anterior de fêmea UEBR\_34.1: A<sub>1</sub>, vista oclusal; A<sub>2</sub>, vista basilar.

Dente lateral de fêmea UEBR\_34.2: B<sub>1</sub>, vista oclusal; B<sub>2</sub>, vista basilar.

Dente muito lateral de fêmea UEBR\_34.3: C<sub>1</sub>, vista oclusal; C<sub>2</sub>, vista basilar.

Dente de macho UEBR\_34.4: D<sub>1</sub>, vista oclusal; D<sub>2</sub>, vista de perfil; D<sub>3</sub>, vista basilar.

### [E] *Dasyatis sp.*

Dente UEBR\_36.1: E<sub>1</sub>, vista oclusal; E<sub>2</sub>, vista basilar.

### [F] *Fontitrygon cf. margaritella*

Dente UEBR\_35.1: F<sub>1</sub>, vista oclusal; F<sub>2</sub>, vista basilar

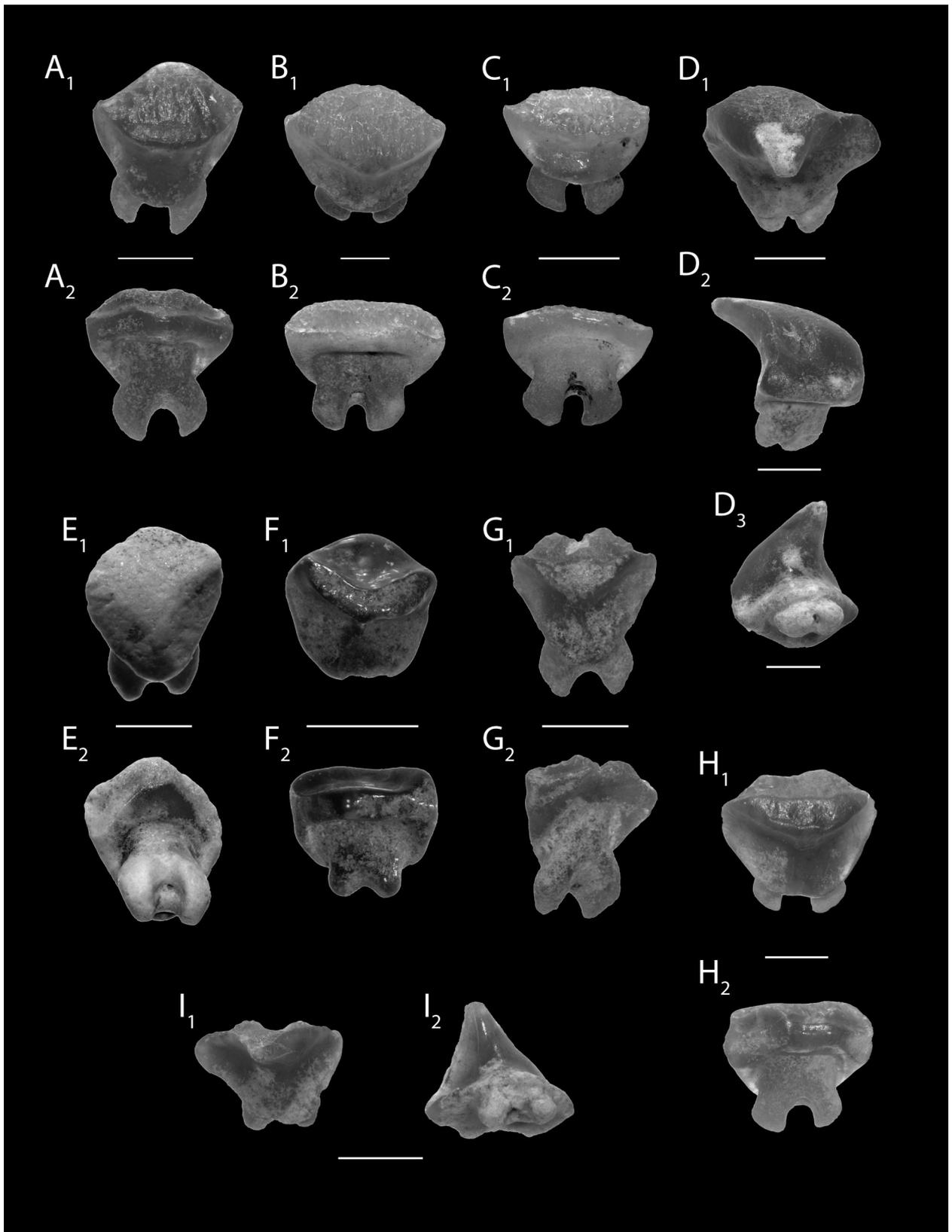
### [G-I] *Taeniurops cavernosus*

Dente anterior de fêmea UEBR\_37.1: G<sub>1</sub>, vista oclusal; G<sub>2</sub>, vista basilar.

Dente lateral de fêmea UEBR\_37.1: H<sub>1</sub>, vista oclusal; H<sub>2</sub>, vista basilar.

Dente de macho UEBR\_37.1: I<sub>1</sub>, vista oclusal; I<sub>2</sub>, vista basilar.

ESTAMPA 9



## ESTAMPA 10

### [A-B] *Aetobatus arcuatus*

Dente UEBR\_6.1: A<sub>1</sub>, vista oclusal; A<sub>2</sub>, vista basilar.

Dente UEBR\_6.2: B<sub>1</sub>, vista oclusal; B<sub>2</sub>, vista basilar.

Exemplares figurados previamente por Fialho et al. (2019).

### [C] *Aetobatus cappettai*

Dente superior UEBR\_7.1: C<sub>1</sub>, vista oclusal; C<sub>2</sub>, vista basilar.

Exemplar figurado previamente por Fialho et al. (2019).

### [D-E] *Aetomylaeus* sp.

Dente mediano UEBR\_8.1: D<sub>1</sub>, vista oclusal; D<sub>2</sub>, vista basilar.

Dente mediano UEBR\_8.2: E<sub>1</sub>, vista oclusal; E<sub>2</sub>, vista basilar.

Exemplares figurados previamente por Fialho et al. (2019).

### [F-G] *Myliobatis* sp.

Placa dentária UEBR\_9.1: F<sub>1</sub>, vista oclusal; F<sub>2</sub>, vista basilar.

Dente mediano UEBR\_9.1: G<sub>1</sub>, vista oclusal; G<sub>2</sub>, vista basilar.

Exemplares figurados previamente por Fialho et al. (2019)

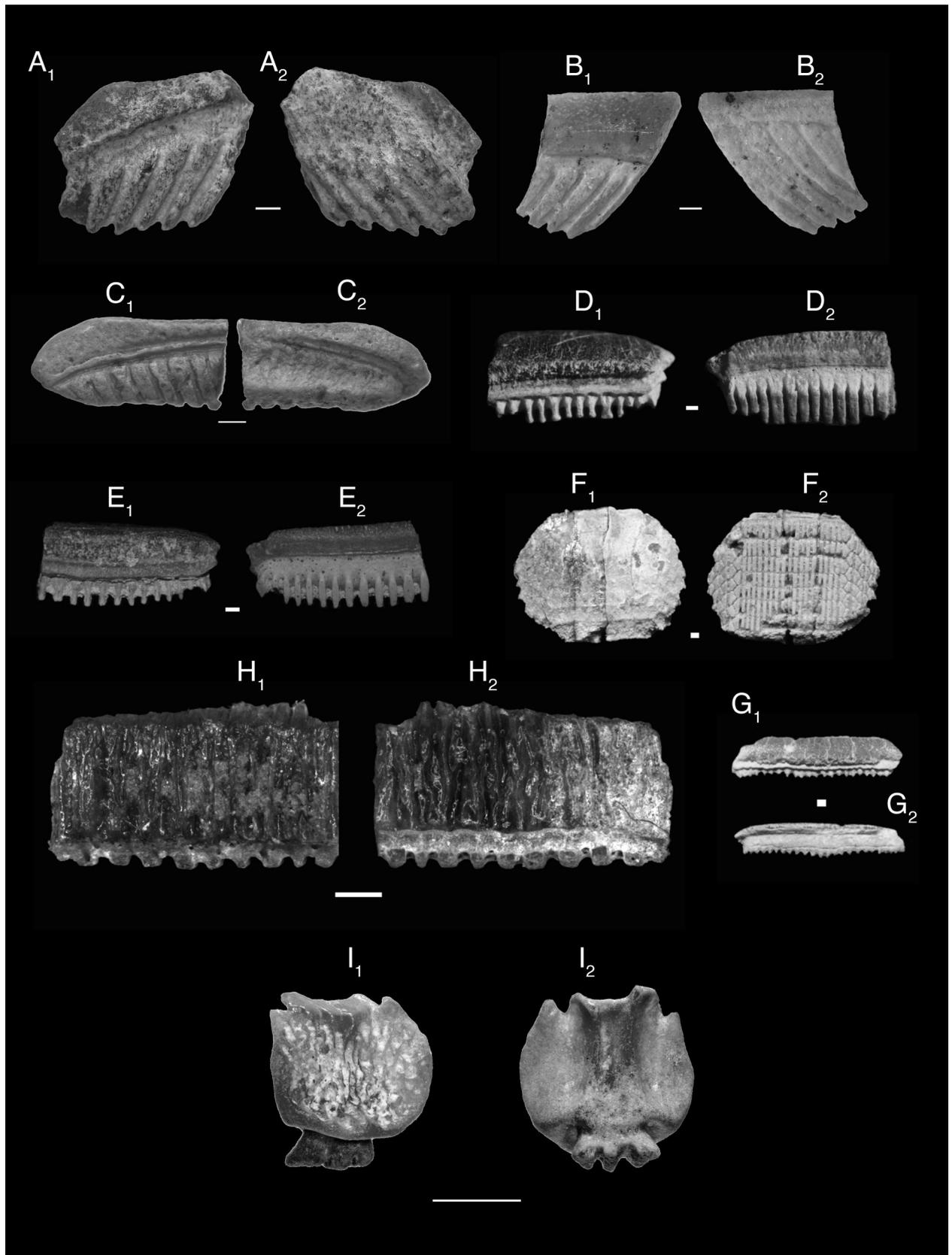
### [H-I] *Mobula fragilis*

Dente mediano UEBR\_10.1: H<sub>1</sub>, vista lingual; H<sub>2</sub>, vista labial.

Dente lateral UEBR\_10.2: I<sub>1</sub>, vista lingual; I<sub>2</sub>, vista labial.

Exemplar UEBR\_10.1 foi figurado previamente por Fialho et al. (2019)

# ESTAMPA 10



## ESTAMPA 11

[A-B] *Mobula loupianensis*

Dente anterior UEBR\_11.1: A<sub>1</sub>, vista oclusal; A<sub>2</sub>, vista basilar.

Dente lateral UEBR\_11.2: B<sub>1</sub>, vista oclusal; B<sub>2</sub>, vista basilar.

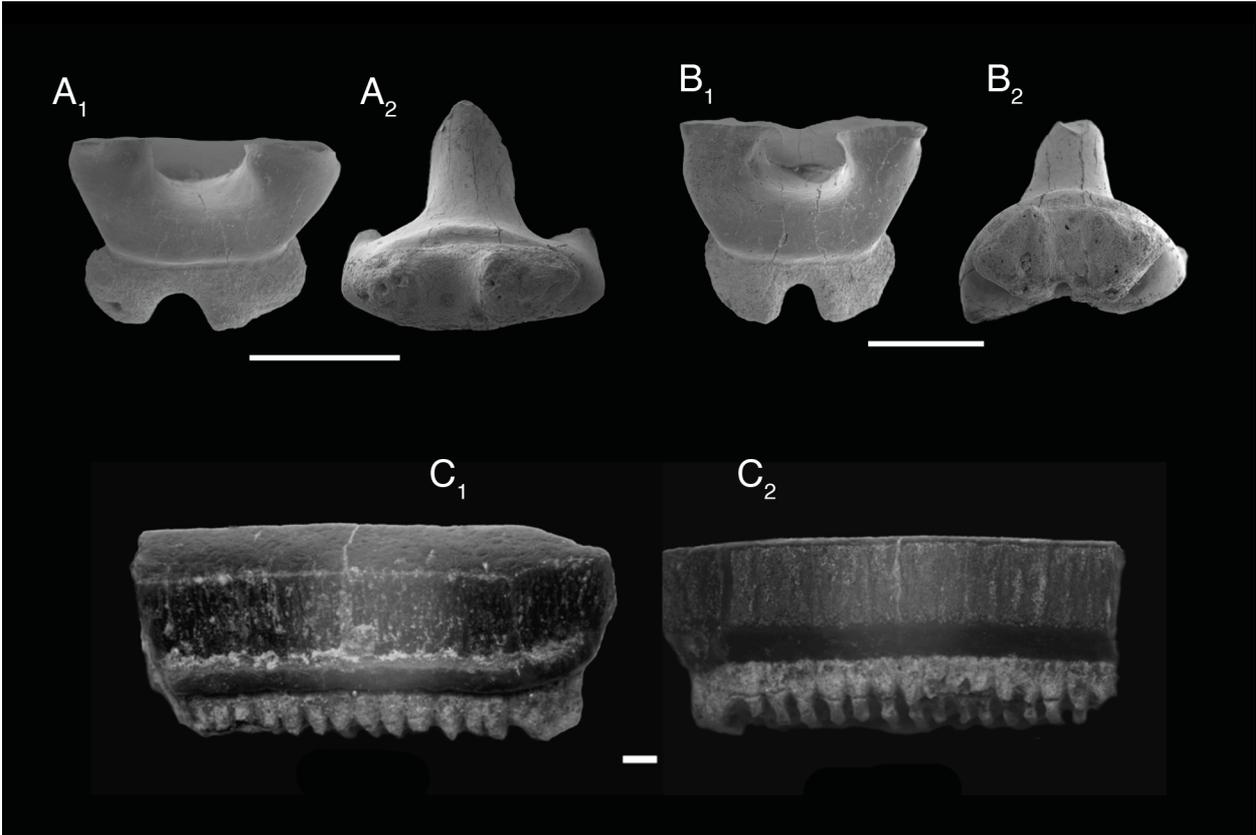
Exemplares figurados previamente por Fialho et al. (2019)

[C] *Rhinoptera* sp.

Dente mediano UEBR\_12.1: C<sub>1</sub>, vista lingual; C<sub>1</sub>, vista labial.

Exemplar figurado previamente por Fialho et al. (2019)

ESTAMPA 11



## ESTAMPA 12

### [A] *Centrophorus cf. granulosus*

Dente muito lateral UEBR\_14.1: A<sub>1</sub>, vista lingual; A<sub>2</sub>, vista labial.  
Escala de 1 mm.

### [B-C] *Squatina subserrata*

Dente anterior UEBR\_15.1: B, vista oclusal.

Dente lateral UEBR\_15.2: C, vista oclusal.  
Escalas de 1 mm.

### [D] *Otodus (Megaselachus) megalodon*

Dente UEBR\_17.1: vista lingual.  
Escala de 5 cm.

### [E] *Pachyscyllium dachiardii*

Dente antero-lateral UEBR\_19.4: vista lingual.  
Escala de 1 mm.

### [F] *Galeorhinus goncalvesi*

Dente antero UEBR\_22.2: vista lingual.  
Escala de 1 mm.

### [G] *Iago angustidens*

Dente lateral UEBR\_23.1: vista lingual.  
Escala de 1 mm.

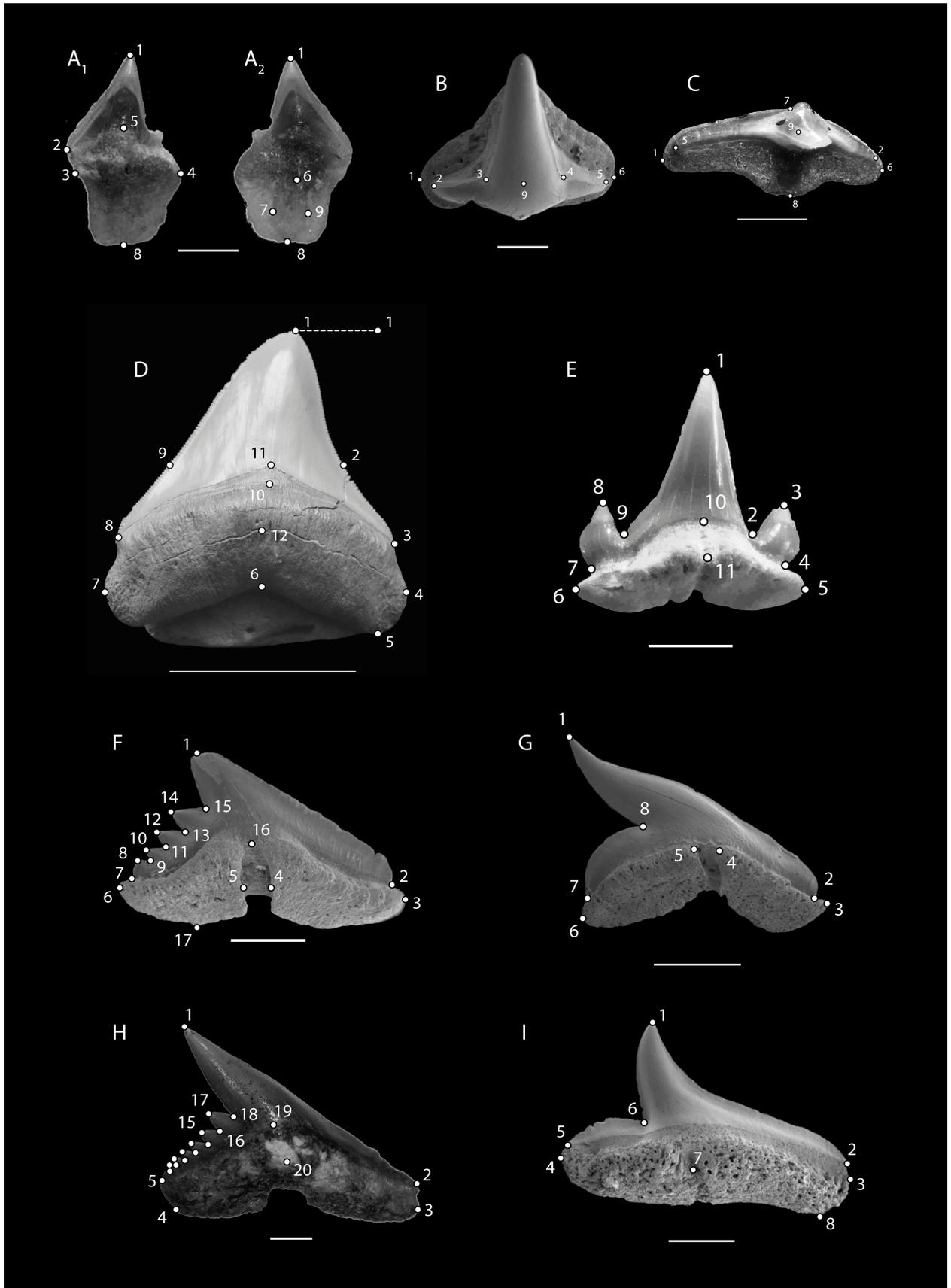
### [H] *Chaenogaleus affinis*

Dente antero-lateral UEBR\_24.1: vista lingual.  
Escala de 1 mm.

### [I] *Rhizoprionodon fischeuri*

Dente lateral UEBR\_28.1: vista lingual.  
Escala de 1 mm.

# ESTAMPA 12



## ESTAMPA 13

[A] *Rhynchobatus pristinus*

Dente lateral UEBR\_2.1: A<sub>1</sub>, vista oclusal; A<sub>2</sub>, vista basilar.

[B] *Rhinobatos antunesi*

Dente UEBR\_3.1: B<sub>1</sub>, vista oclusal; B<sub>2</sub>, vista basilar.

[C] *Bathytoshia centroura*

Dente anterior UEBR\_31.4: vista oclusal.

[D] *Dasyatis probsti*

Dente lateral UEBR\_33.3: vista oclusal.

[E] *Dasyatis rugosa*

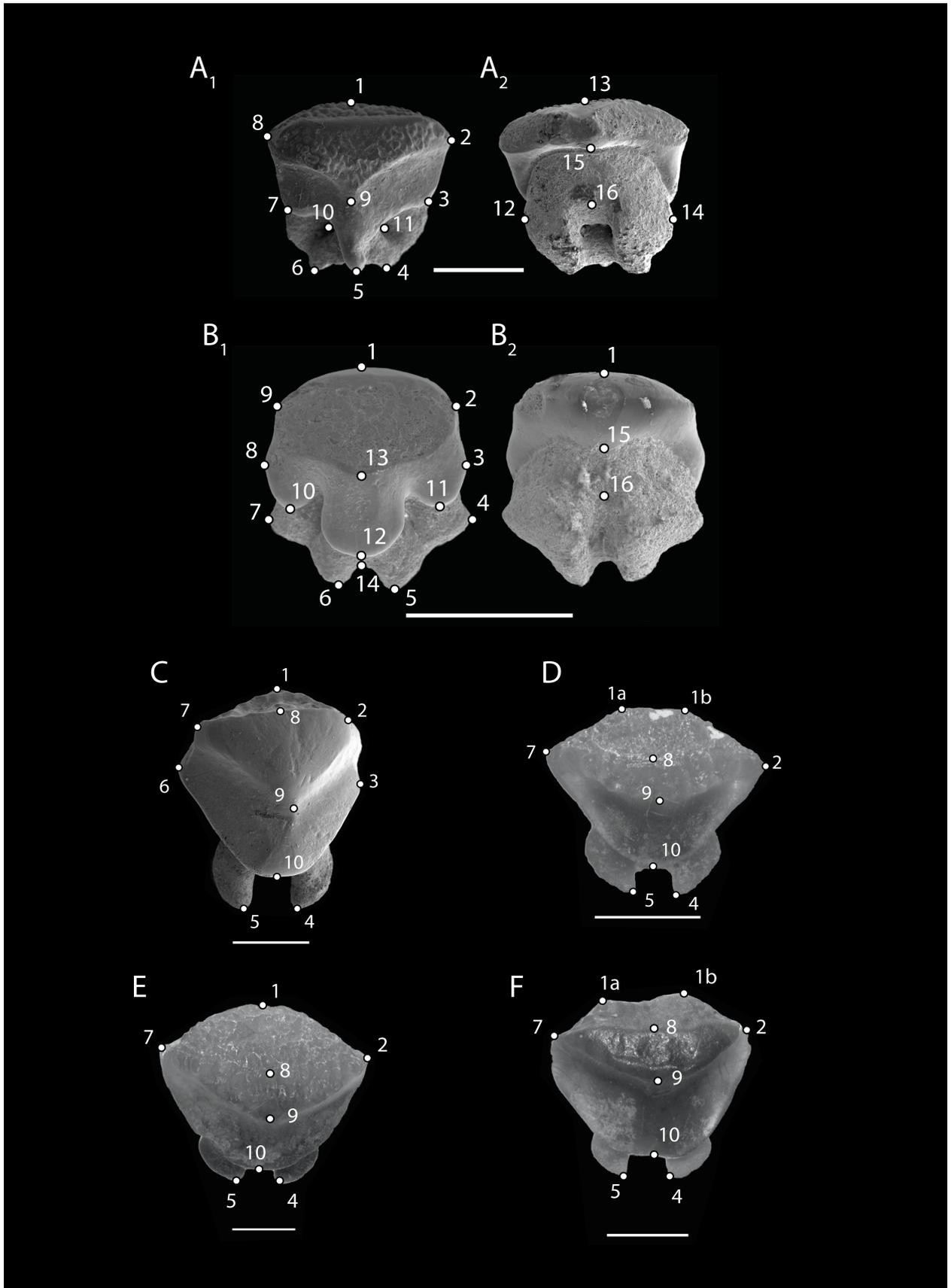
Dente lateral UEBR\_34.2: vista oclusal.

[F] *Taeniurops cavernosus*

Dente lateral UEBR\_37.1: vista oclusal.

Escalas de 1 mm.

# ESTAMPA 13



## ESTAMPA 14

Cortes verticais dos fósseis para expor as estruturas internas da coroa e raiz.

[A] *Myliobatis aquila*, Esbarrondadoiro (E\_My).

[B] *Rhinoptera* sp., Brielas (B\_Rh).

Nota-se a zona analisada por LA-ICP-MS, composta por uma série de linhas paralelas translúcidas que abrangem tanto a coroa como a raiz.

[C-D] *Carcharias contortidens*, Brielas (B\_Ca).

Apesar de subtil, é possível distinguir a zona analisada por LA-ICP-MS que engloba a totalidade do dente. A figura D corresponde a uma aproximação da cúspide, com destaque para a cavidade pulpar e o vaso sanguíneo no centro da coroa.

[E] *Carcharhinus priscus*, Brielas (B\_CPr).

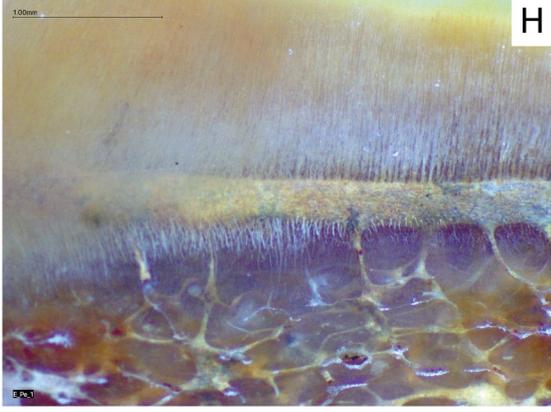
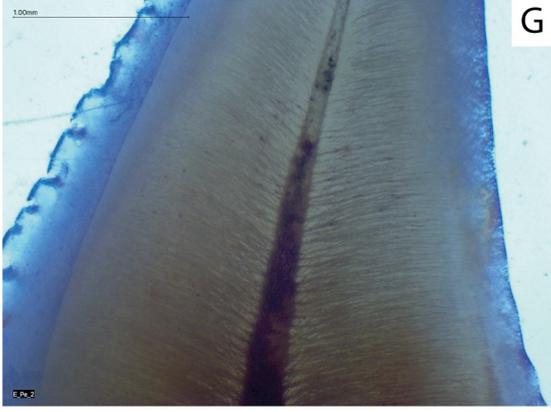
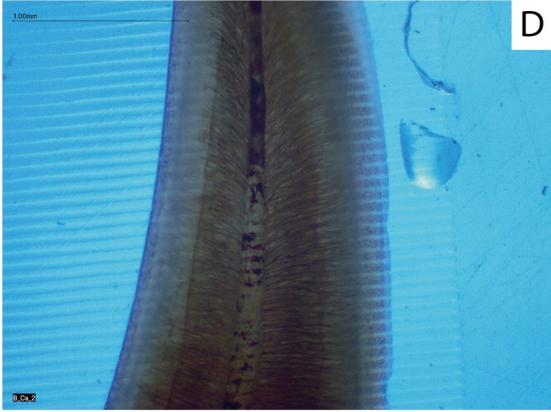
[F] *Carcharias contortidens*, Esbarrondadoiro (E\_Ca).

Este exemplar também foi analisado com recurso a LA-ICP-MS. Distinguem-se nesta figura as duas zonas de estudo, que incluíram o lobo distal da raiz e a maior parte da cúspide da coroa.

[G-H] *Carcharhinus perezii*, Esbarrondadoiro (E\_Pe).

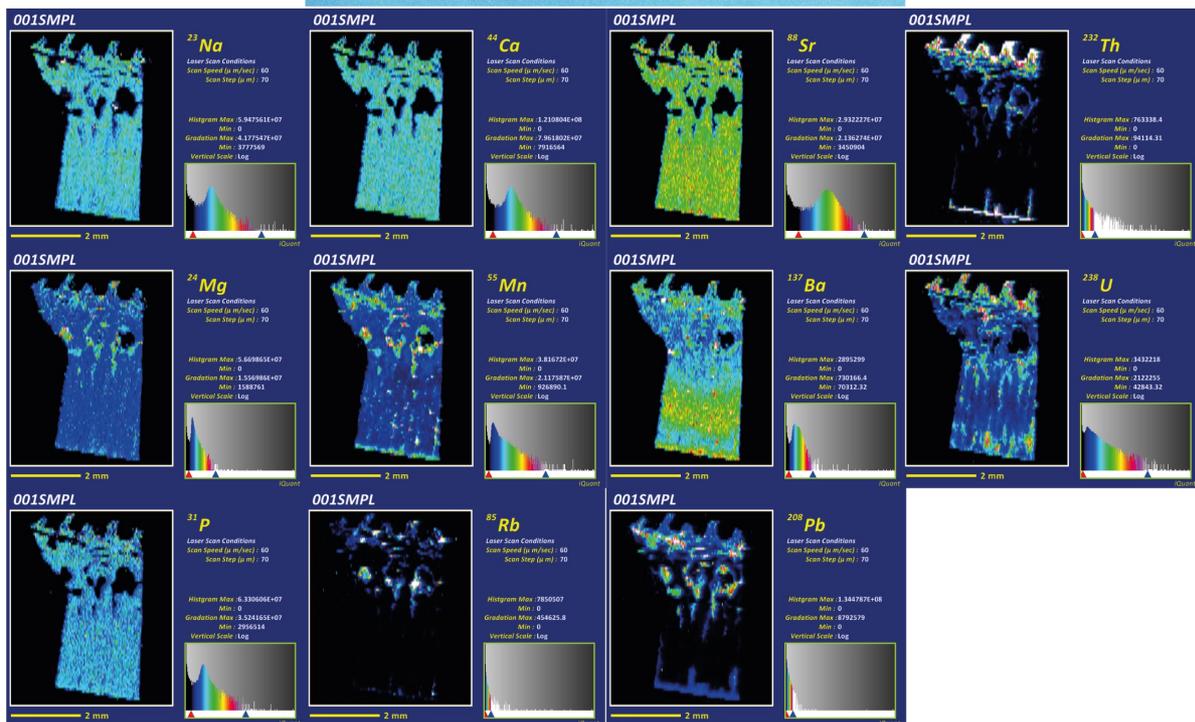
Evidenciam-se pormenores da vascularização da coroa (Figura G) e da raiz (Figura H).

**ESTAMPA 14**



# ESTAMPA 15

Corte de um dente mediano de *Rhinoptera* sp. (Brielas) incluso em resina com os respectivos mapas químicos dos elementos: Na, Ca, Sr, Th, Mg, Mn, Ba, U, P, Rb e Pb. Escala de 1 mm.



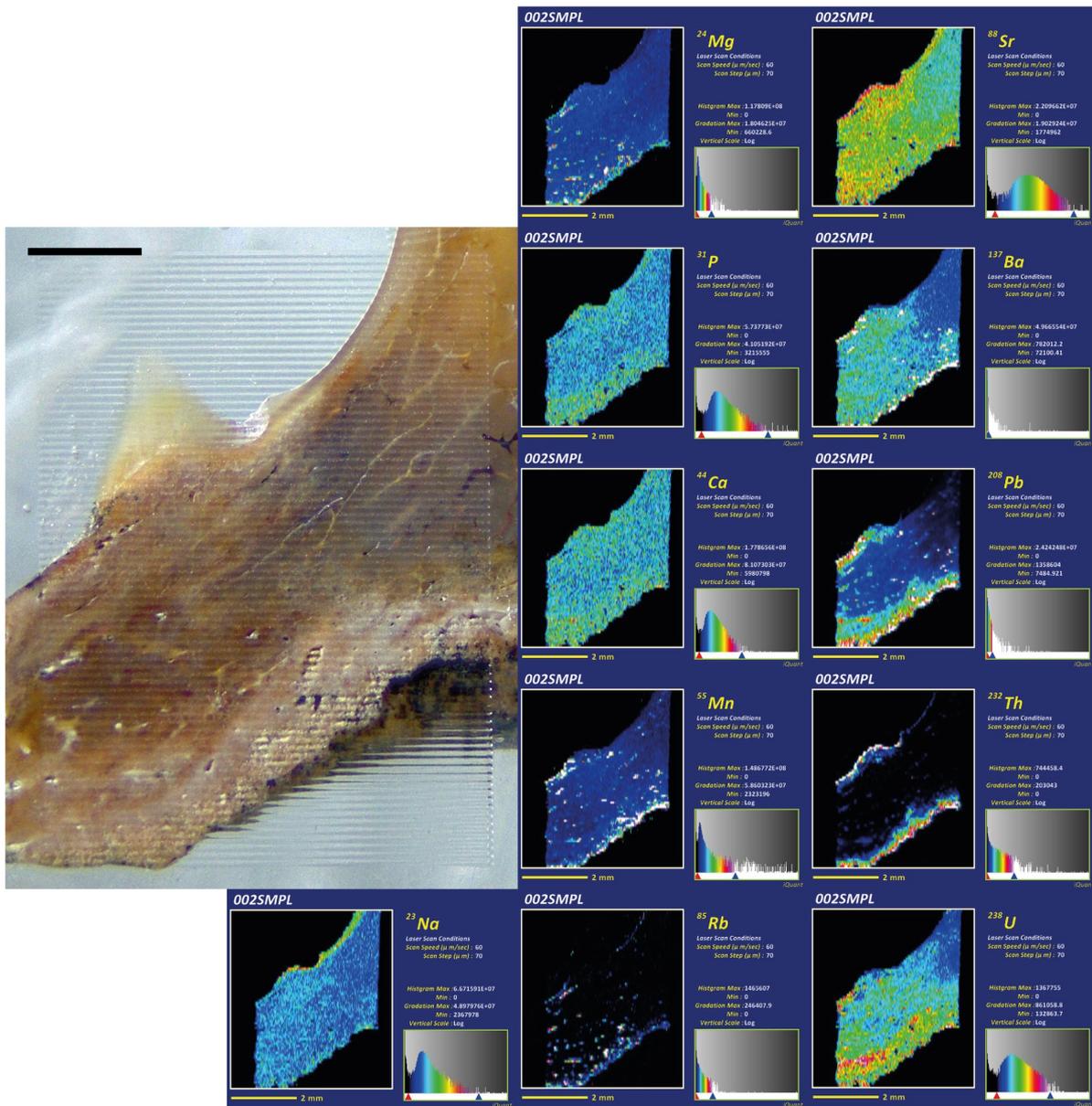
# ESTAMPA 16

Corte de um dente mediano de *Rhinoptera* sp. (Brielas) incluso em resina com os respectivos mapas químicos das terras raras. Escala de 1 mm.



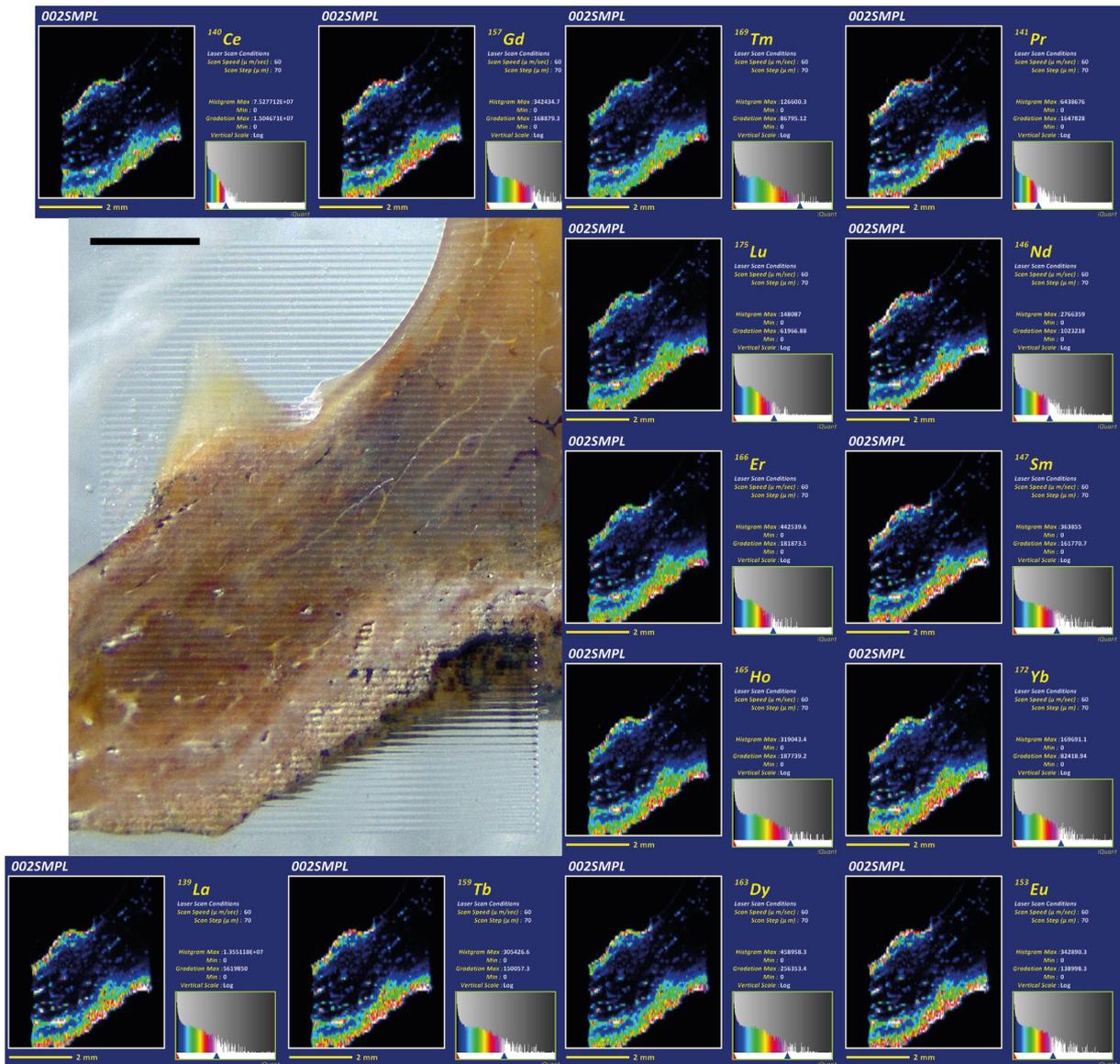
# ESTAMPA 17

Corte do lobo distal da raiz de um dente de *Carcharias contortidens* (Formação de Esbarrondadoiro) incluso em resina com os respectivos mapas químicos dos elementos: Na, Ca, Sr, Th, Mg, Mn, Ba, U, P, Rb e Pb. Escala de 1 mm.



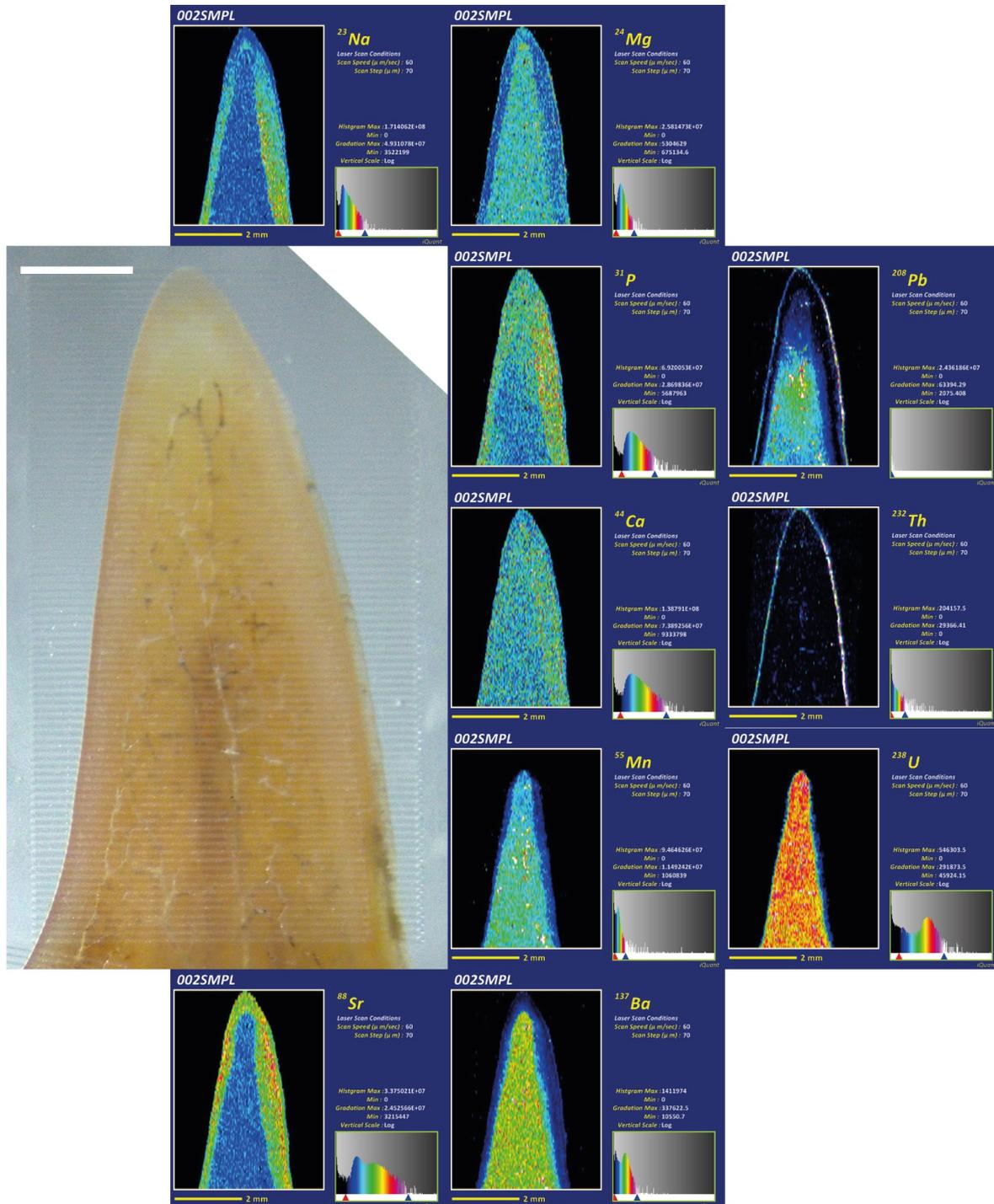
# ESTAMPA 18

Corte do lobo distal da raiz de um dente de *Carcharias contortidens* (Formação de Esbarrondadoiro) incluso em resina com os respectivos mapas químicos das terras raras. Escala de 1 mm.



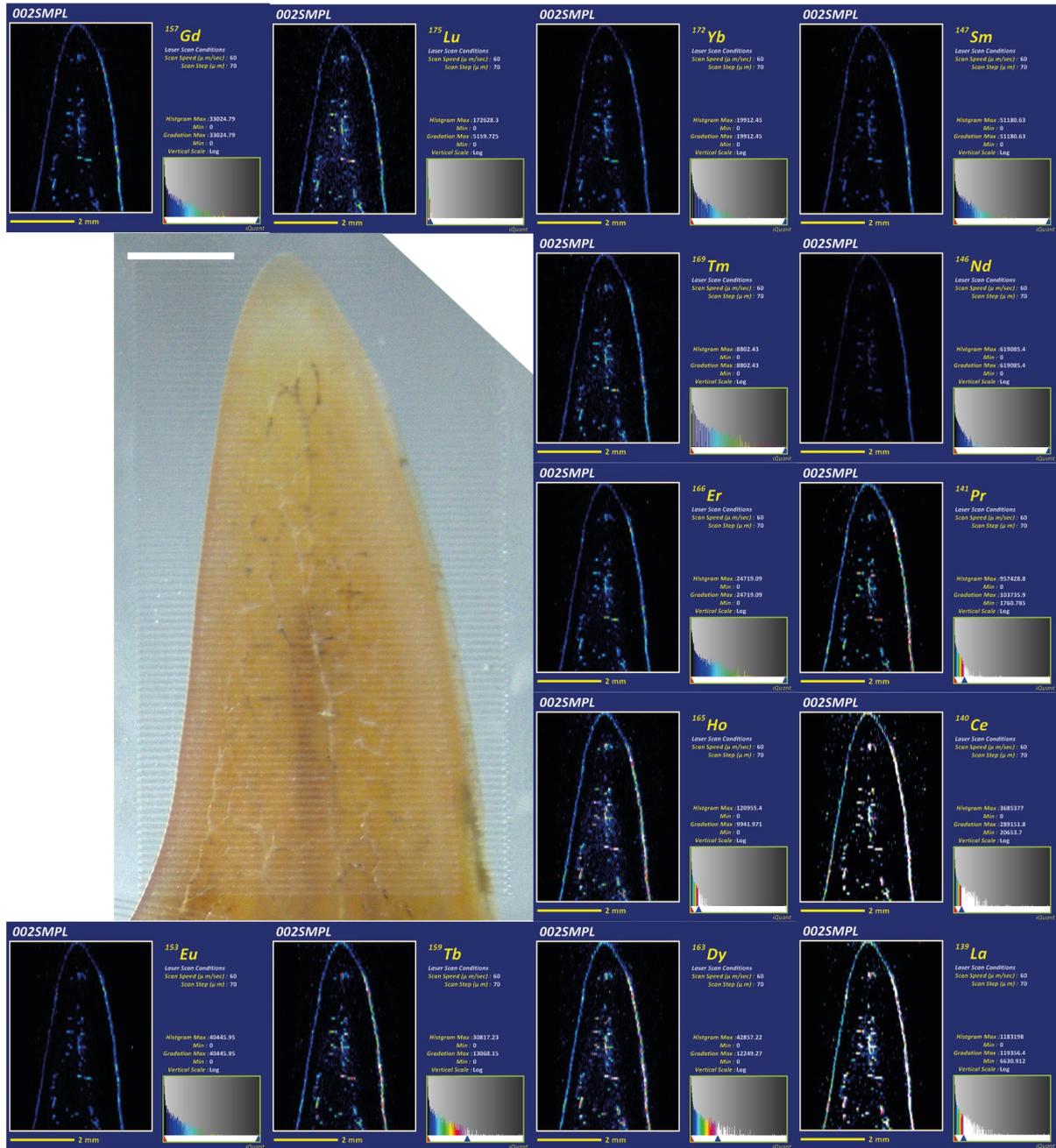
# ESTAMPA 19

Corte da cúspide de um dente de *Carcharias contortidens* (Formação de Esbarrondadoiro) incluso em resina com os respectivos mapas químicos dos elementos: Na, Ca, Sr, Th, Mg, Mn, Ba, U, P e Pb. Escala de 1 mm.



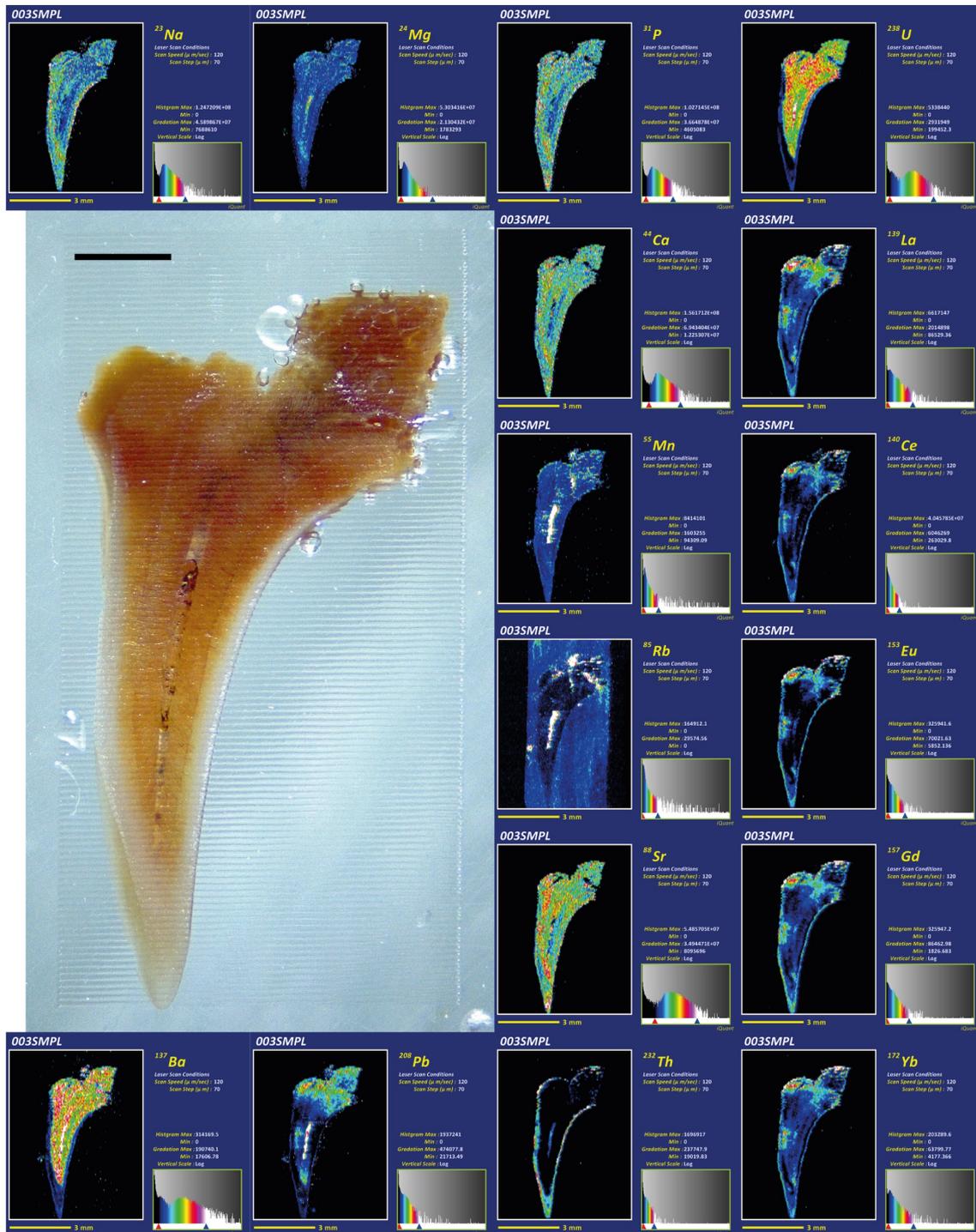
# ESTAMPA 20

Corte da cúspide de um dente de *Carcharias contortidens* (Formação de Esbarrondadoiro) incluso em resina com os respectivos mapas químicos das terras raras. Escala de 1 mm.



# ESTAMPA 21

Corte de um dente de *Carcharias contortidens* (Brielas) incluso em resina com os respectivos mapas químicos. Escala de 1 mm.



# 13. AGRADECIMENTOS

A todos os que me dedicaram tempo das suas vidas, partilhando conhecimento, orientando-me neste caminho, e colaborando para a realização deste estudo, a todos gostaria de deixar os meus mais sinceros agradecimentos.

Em primeiro lugar, à Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Ausenda Balbino que me cativou para esta área do conhecimento e, mais tarde, aceitou orientar-me durante este meu percurso na Paleontologia. Agradeço-lhe a sua inabalável disponibilidade, o conhecimento e ferramentas que me facultou desde o primeiro momento e que me seriam necessárias e imprescindíveis para este meu caminho, e por ter sugerido o estudo da coleção a que me iria dedicar até aos dias de hoje. Agradeço-lhe o desafio que me apresentou, o acompanhamento e atenção ao longo destes anos, a orientação no mundo da investigação científica.

Ao Prof. Dr. Miguel Telles Antunes, que a par da Professora acompanhou a minha orientação, oferecendo do seu precioso tempo para me ensinar, gostaria de lhe deixar o meu apreço. Agradeço-lhe pela sua paciência e leitura crítica dos manuscritos, pela partilha do seu profundo conhecimento nas mais diversas áreas, e pela disponibilidade com que sempre me recebeu.

À instituição onde cresci pessoalmente e profissionalmente, onde pude experienciar sem limitações os vários caminhos que tinha disponíveis para o meu futuro, à minha alma mater. Agradeço as condições que encontrei todos os dias nesta que se tornou numa segunda casa para mim, a Universidade de Évora.

Ao Prof. Carlos Ribeiro, que colaborou na realização das análises geoquímicas e cujo trabalho conjunto continuará depois de concluído este estudo. Agradeço a total disponibilidade para me ajudar, ensinar e motivar, numa colaboração dinâmica que trouxe a lume alguns resultados interessantes que sem dúvida incitam a mais estudos.

Ao Dir. Prof. Dr. José Mirão, ao Dr. Luis Dias, ao Dr. Pedro Barrulas e à Dr<sup>a</sup>. Mafalda Costa, da equipa do Laboratório Herança Cultural, Estudos e Salvaguarda (HERCULES) da Universidade de Évora, que colaboraram no estudo geoquímico e registo fotográfico no SEM, gostaria de deixar os meus agradecimentos.

À Sandra Velez, técnica dos laboratórios do Departamento de Geociências, que partilhou o seu conhecimento técnico imprescindível ao meu trabalho prático em Paleontologia. Agradeço a amizade e o apoio dentro e fora do laboratório de Paleontologia da Universidade de Évora.

Ao Prof. Dr. António Santos, Director do Departamento de Paisagem, Ambiente e Ordenamento da Universidade de Évora, agradeço a oportunidade de poder desenvolver as actividades de dissecação no Laboratório de Ecologia Aquática.

À Maria José Barão, técnica do Laboratório de Ecologia Aquática, que aceitou o desafio de, em conjunto, estudar a aplicabilidade de técnicas de dissecação e maceração na extração de dentes de seláceos. Agradeço a amizade e a motivação que sempre partilhou comigo.

Aos Srs. Pedro Fernandes, Domingos Fialho e Luis Casquinha, que doaram cabeças de tubarão e de raia para a concretização das actividades de dissecação e recolha de dentes, permitindo a para comparação morfológica e realização de testes. Gostaria de agradecer a disponibilidade em colaborar e o apoio.

Ao Prof. Dr. Henri Cappetta, Prof. Dr. Sylvain Adnet e Prof. Dr. Guillaume Guinot, que me apoiaram e acompanharam anteriormente, agradeço o conhecimento partilhado, essencial para a minha aprendizagem e percurso académico.

Aos meus amigos, que me devolveram anos de vida apesar de todo o stress característico de um trabalho como este, ainda para mais desenvolvido, em parte, durante uma pandemia. Agradeço o vosso apoio e energia.

Guardo o meu último agradecimento para a minha família. Aos meus pais, Oscar e Maria Clara, agradeço o apoio, motivação e sapiência de quem já viveu bastante. À minha irmã Cristina agradeço a força de vontade, inspiração e conselhos. Obrigado por me manterem no caminho certo rumo ao término deste trabalho. Sem vocês nada disto teria sido possível.

Obrigado.

*“Education is not the learning of facts, but the training of the mind to think.”*  
Albert Einstein.

