PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(ZOOLOGIA)

Morfologia e distribuição dos dentículos e papilas orais em tubarões Galeomorphii (Chondrichthyes: Elasmobranchii): implicações ecológicas e filogenéticas

ALINE NAYARA POSCAI

Rio Claro – SP
2022

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (ZOOLOGIA)

Morfologia e distribuição dos dentículos e papilas orais em tubarões Galeomorphii (Chondrichthyes: Elasmobranchii): implicações ecológicas e filogenéticas

ALINE NAYARA POSCAI

Orientador: Otto Bismarck Fazzano Gadig
Co-orientador: André Luis da Silva Casas

Novembro - 2022

P855m

Poscai, Aline Nayara
Morfologia e distribuição dos dentículos e papilas orais em tubarões Galeomorphii (Chondrichthyes: Elasmobranchii): implicações ecológicas e filogenéticas / Aline Nayara Poscai. -- Rio Claro, 2022
204 p. : il., tabs., fotos

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Instituto de Biociências, Rio Claro
Orientador: Otto Bismarck Fazzano Gadig
Coorientador: André Luis da Silva Casas

1. Chondrichthyes. 2. Morfologia. 3. Dentículos dérmicos. 4. Microscopia. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca do Instituto de Biociências, Rio Claro. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA TESE: Morfologia e distribuição dos dentículos e papilas orais em tubarões Galeomorphii (Chondrichthyes: Elasmobranchii): implicações ecológicas e filogenéticas

AUTORA: ALINE NAYARA POSCAI
ORIENTADOR: OTTO BISMARCK FAZZANO GADIG
COORIENTADOR: ANDRE LUIS DA SILVA CASAS

Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de Doutora em CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (ZOOLOGIA), pela Comissão Examinadora:

Prof. Dr. OTTO BISMARCK FAZZANO GADIG (Participaçao Presencial)
UNESP / Instituto de Biociencias - Campus do Litoral Paulista

Prof. Dr. JOÃO PAULO CAPRETZ BATISTA DA SILVA (Participaçao Presencial)
Departamento de Sistemática e Ecologia / Universidade Federal da Paraíba - UFPB

Prof. Dr. THIAGO SILVA LOBODA (Participaçao Presencial)
Departamento Acadêmico de Ensino / Universidade Tecnológica Federal do Paraná

Profa. Dra. PATRÍCIA CHARVET (Participaçao Virtual)
Departamento de Sistemática, Uso e Conservação da Biodiversidade / Universidade Federal do Ceará - UFC

Prof. Dr. MARCELO VIANNA (Participaçao Virtual)
Departamento de Biologia Marinha / Universidade Federal do Rio de Janeiro - UFRJ

Rio Claro, 25 de agosto de 2022

AGRADECIMENTOS

Eu gostaria de agradecer primeiramente à minha família amada, que é o meu marido e melhor amigo do mundo, o Polaco, o Bentinho e a Babi, que são tudo na minha vida, e que completam meu dia a dia e me fazem muito feliz. Principalmente durante os dois anos e pouco de isolamento que vivemos intensamente os altos e baixos disso tudo.

À minha irmã Fabiola que sempre, mas sempre mesmo tá ali pra mim, torcendo, e celebrando qualquer conquista e chorando nas derrotas, um anjo na minha vida, sem você não ia rolar nada disso. Ao meu pai amado que sei que tem muito orgulho da filha que criou, e com todas as dificuldades que passamos nos últimos anos, é a pessoa que tem um espaço especial no meu coração. À minha mãe amada, Lilian e ao meu padrasto Anselmo Rienzo que também passaram por altos e baixos nesses últimos anos, sempre torcendo por mim, amo vocês.

À minha segunda família, os Hilds, começando pela Sandra que é a melhor pessoa desse mundo, que eu admiro muito, minha cunhada maravilhosa Flávia e meu sogro querido Fábio, obrigada por tudo durante todos esses anos. Vocês sempre me dão todo o suporte e atenção, me espelho muito em todos vocês.

Ao meu chefinho mais querido desse Brasil, Otto Gadig. Que aprendi que nada é por acaso, as coisas quando tem que acontecer, elas acontecem, e o universo se alinha pra tudo isso dar certo. Sou muito grata por você ter sido meu orientador e ser meu amigo. Lembrando de todas aquelas tardes e noites que a gente conversava e ficava no laboratório mexendo nas bombonas, procurando cabeça de tubarão, com muito álcool 70% e risada, vou sempre relembrar essa época com muito carinho no meu coração. E, obrigada acima de tudo por aquele café na cantina do CLP, quando apareceu um gatinho todo capenga que veio até mim e você me deu o maior incentivo para eu adotá-lo. O Bentinho simplesmente é o amor da minha vida, o bicho mais carinhoso e maravilhoso, e foi graças à você!!!

À elas, as mulheres mais sensacionais, que são e pra sempre serão minha rede de apoio, não só de pós-graduação e pesquisa, mas pra tudo nessa vida: miglinha (Luiza Chelotti), Tixa (Fernanda Rolim), Pri (Priscila Dolphine), Mary (Mariana Martins) e Pitú (Aline Pasquino), não sei o que eu faria sem vocês, as melhores parceiras que existem.

Aos parceiraços do lab, Ana Clara Athayde, muito querida na minha vida, Grazi (Graziela Cabral), Rodrigo Domingues e Pedro Furtado.

Ao meu co-orientador e amigo, André Casas, que me ajudou muito a conseguir a microscopia e a microtomografia. Por todas as viagens de Atibaia para Santos com muita conversa e risadas e toda parceria durante todos esses anos, muito antes do doutorado, obrigada meu amigo.

Aos queridos e grandes amigos que fiz desde a época da USP, o Thiago Loboda, que participaram desde a primeira banca do meu doutorado, e em especial ao João Paulo Capretz que teve papel fundamental na minha tese e crescimento pessoal. Sempre ali quando eu precisei e além das expectativas, muito obrigada!

Ao Phillip Lenktaitis do Laboratório de Histologia da Universidade de São Paulo que além de me ajudar com todas as microscopias do meu trabalho, incluindo o CT scan e microscopia eletrônica de varredura foi um exemplo de parceria e amizade. Obrigada, de coração. Ao querido Ênio também, sempre muito solícito. E a trilha sonora do laboratório sempre muito boa!

Ao curador da coleção ictiológica do Museu Nacional de Praga, Dr. Radek Šanda, que desde o primeiro contato foi extremamente solícito e que me recebeu muito bem, me dando todo o suporte necessário e deixando eu fuçar em todos os tubarões que eu quis. Se todos os curadores de coleção fossem abertos dessa maneira, o mundo científico teria menos barreiras.

Ao Michel Gianeti do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo e todo o pessoal que conheci por lá! Ao queridíssimo Arthur Lima do Museu também, virou meu grande amigo, me ajudou demais no início do meu doutorado, coletou amostras, dividiu sessões de MEV comigo.

À Lara Guimarães, técnica do Laboratório de Microscopia Eletrônica do Museu de Zoologia por facilitar o acesso às análises de varredura.

Ao Junior Tan, o famoso peixamento, que conheci no dia que fiz a prova na UNESP e desde então virou meu grande amigo pra vida toda. Aos colegas da faculdade que fiz durante meu doutorado, aos professores excelentes que tive a oportunidade de assistir aula, em especial ao Prof. Domingos Garrone e demais colaboradores da disciplina de Peixes Neotropicais, e à professora Renata Mari.

Ao Elasmos_BR, página de divulgação científica que faço parte há alguns anos, junto com a Laís Barcellos, idealizadora, minha amiga, pesquisadora de elasmobrânquios e a pessoa com o melhor humor que existe. Ao Philippe Queiroz, Leonardo Feitosa e ao Arthur Lima, companheiros maravilhosos, obrigada pelo apoio e risadas.

Aos meus colaboradores ao longo dessa jornada, em especial a Greiciane Amorim e Bianca Rangel, minha amiga de longa data, obrigada sempre.

Ao meu querido antigo orientador, Dr. José Roberto Kfoury Junior da Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia da Universidade de São Paulo (FMVZ-USP) por tudo que aprendi com ele durante meu mestrado, pelo apoio e carinho.

Aos meus amigos da USP, que por mais que nossos caminhos não sejam mais os mesmos, sempre guardo as lembranças e aprendizados que tivemos ao longo dos anos na pós-graduação. Em especial aos queridos Paulo Ramos, Tulio Yoshinaga, Flávia Ponce, Carla Soares, Pedro Bianchi, Natal (Franceliusa Delys), Renata Santos e Nathália Paulino.

Aos meus amigos fora do mundo acadêmico, mas que compartilharam momentos bons e ruins dessa trajetória: Roberta Magro, Laura Clemente, Tamires Carvalho, Marina Ferraz, Letícia Hadano, Bruno Rossi, Ricardo Landroni, Jesus (Daniel Zenid), Natasha Fischer, Mariana Abibe, Giselle Marmo, Camila Malheiros e Igor Barreto.

Gostaria de agradecer ao CNPq – Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico pelo financiamento da minha pesquisa, sob o número 142174/2018-1. À Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho" – UNESP, que me concedeu a oportunidade de realizar meu doutorado, e ao Laboratório de Pesquisa de Elasmobrânquios (ElasmoBrasil) por todo suporte, apoio e coleção incrível, coordenado pelo Prof. Dr. Otto Bismarck Fazzano Gadig.

E à todos de que alguma forma passaram pelo meu caminho durante esses últimos quatro anos da minha vida... muito obrigada!

RESUMO

Os dentículos dérmicos são uma sinapomorfia em Chondrichthyes, e revestem além do tegumento, a membrana nictitante e a cavidade orofaríngea, desempenhando diferentes funções dependendo de sua morfologia e localização no corpo. Na cavidade orofaríngea, associadas aos dentículos, as papilas gustativas constituem o sistema quimiossensorial, desempenhando papel crucial na gustação. Apesar disso, ambas estruturas foram pouco exploradas na literatura. Pensando nisso, foram examinados os dentículos e papilas orais de 39 espécies de tubarões Galeomorphii, buscando compreender a morfologia e suas implicações funcionais diante de pressões seletivas ambientais (e.g. hábitos alimentares e habitat) e implicações filogenéticas. Por meio de microscopia eletrônica de varredura (MEV) e microtomografia computadorizada (MC), os dentículos e papilas foram analisados, medidos e suas densidades foram estimadas. Através da MEV, foram observadas as papilas e somente a coroa dos dentículos, limitando a visualização de outras estruturas. Enquanto a MC possibilitou a visualização do pedúnculo, placa basal, cavidade pulpar e a distinção entre dentículos em formação e dos completamente desenvolvidos, mostrando-se uma técnica que, unida à MEV se tornam uma combinação eficaz para o estudo dessas estruturas. Por meio da análise morfológica, foram identificados três morfotipos de dentículos orais nas espécies examinadas, sendo eles, resistência à abrasão (50%), funções generalizadas (46,8%) e defesa (3,2%). A alta ocorrência de resistência à abrasão indica que os dentículos desempenham primariamente a função de proteger a cavidade orofaríngea, seguido pelo modo contínuo do morfotipo de funções generalizadas indicando que os dentículos orais não estão relacionados necessariamente à ecologia, como estabelecido para os dentículos dérmicos do tegumento. Eles desempenham diversas funções como proteção contra abrasão e injúrias, canalização do fluxo de água para as papilas, entre outros. Em *Atelomycterus marmoratus* e *Sphyrna tudes* foi observado indícios de dimorfismo sexual nos dentículos orais, no qual as fêmeas apresentaram maiores densidades do que os machos. A ausência de dentículos orais indica uma possível sinapomorfia em Scyliorhinidae e Pentanchidae, assim como em Orectolobidae e Hemigaleidae. As papilas orais foram observadas em todas as espécies, sendo identificadas morfologicamente como circulares e ovais. Em *Hemigaleus microstoma* foi identificado o Tipo I, e nas demais espécies o Tipo II.

No estudo ontogenético de *Carcharias taurus*, a densidade de papilas foi a mais alta nos embriões menores, indicando potencial relação com a adelfofagia e ovofagia. Adicionalmente, não é possível inferir se a morfologia das papilas está diretamente associada ao habitat e alimentação. Por fim, vale ressaltar que mesmo que os dentículos orais não sejam usualmente utilizados como ferramenta taxonômica, a identificação de alguns táxons como Heterodontidae, Mitsukurinidae e alguns Carcharhinidae, principalmente *Carcharhinus* spp. é viável, mesmo levando em consideração as possíveis variações intra e interespecíficas.

Palavras-chave: elasmobrânquios, tegumento, gustação, microscopia, ecomorfologia.

ABSTRACT

Dermal denticles are a synapomorphy for Chondrichthyes and cover the integument, nictitating membrane and oropharyngeal cavity, performing different functions depending on their morphology and body location. In the oropharyngeal cavity, associated with denticles, taste buds or oral papillae constitute the chemosensory system, playing a crucial role in taste. However, in the literature these structures have been little explored. Herein, we examined denticles and papillae of 39 species of Galeomorphii sharks, evaluating the morphology considering environmental pressures such as feeding and habitat, as well as phylogenetic implications. Under scanning electron microscopy (SEM) and CT scan, denticles and papillae were analyzed, measured and the density was estimated. Noteworthily, under SEM, only the papillae and denticles crown were observed; this method limited the visualization of other structures. The CT scan allowed to observe the peduncle, basal plate, pulp cavity, and the differences between under development to fully developed denticles. This method is complementary and allied with SEM, can be more effective for the study of these structures. The morphology of denticles revealed three morphotypes in the species examined: abrasion strength (50%), generalized functions (46.8%), and defense (3.2%). The high occurrence of abrasion strength indicates that the denticles primarily play the role of protecting the oropharyngeal cavity, followed by the continuous type of the generalized functions indicating that the oral denticles are not necessarily related to ecology, as established for the dermal denticles of the integument. They perform different functions such as protection against abrasion and injuries, channeling the water flow into the papillae, etc. In *Atelomycterus marmoratus* and *Sphyrna tudes*, evidence of sexual dimorphism was observed in the oral denticles, in which females have higher densities than males. The absence of oral denticles indicates a putative synapomorphy in Scyliorhinidae and Pentanchidae, and possibly in Orectolobidae and Hemigaleidae. Oral papillae were observed in all species, however, Type I was identified only in *Hemigaleus microstoma*, and Type II in the other species. In the ontogenetic study of *Carcharias taurus*, papillae density was highest in the smallest embryos, indicating a potential relationship with adelphophagy and oophagy. Additionally, it is not possible to infer whether the morphology of the papillae is directly associated with habitat and feeding. Finally, it is worth mentioning that even though oral denticles are not usually used as

a taxonomic tool, the identification of some taxa such as Heterodontidae, Mitsukurinidae and some Carcharhinidae, especially *Carcharhinus* spp. is possible, even if considered the potential intra and interspecific variations.

Keywords: elasmobranch, body integument, gustation, microscopy, ecomorphology.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....18

1.1 BREVE HISTÓRICO DE ESTUDOS SOBRE DENTÍCULOS DÉRMICOS EM ELASMOBRÂNQUIOS.....22

1.1.1 REGISTRO FÓSSIL DOS DENTÍCULOS DÉRMICOS.....22

1.1.2 TAXONOMIA.....26

1.1.3 ASPECTOS MORFOLÓGICOS E IMPLICAÇÕES ECOLÓGICAS DOS DENTÍCULOS DÉRMICOS..27

1.1.4 APLICAÇÕES MORFOLÓGICAS DOS DENTÍCULOS DÉRMICOS.....34

2. OBJETIVOS.....37

2.1 GERAL.....37

2.2 ESPECÍFICOS.....37

3. MATERIAL E MÉTODOS.....38

3.1 ESPÉCIMES ANALISADOS.....38

3.2 MICROSCOPIA ELETRÔNICA DE VARREDURA (MEV).....46

3.3 MICROTOMOGRAFIA COMPUTADORIZADA (MC).....46

3.4 FORMA DE ANÁLISE DOS RESULTADOS.....47

3.5 RELAÇÕES FILOGENÉTICAS.....50

4. RESULTADOS.....52

4.1 MICROSCOPIA ELETRÔNICA DE VARREDURA (MEV).....52

4.2 MORFOTIPOS DOS DENTÍCULOS ORAIS.....110

4.3 MICROTOMOGRAFIA COMPUTADORIZADA (MC).....125

4.4. MORFOLOGIA DAS PAPILAS.....141

5. DISCUSSÃO.....143

5.1 DENTÍCULOS ORAIS.....143

5.2 PAPILAS ORAIS: MORFOTIPOS E SUAS IMPLICAÇÕES ECOLÓGICAS E ALIMENTARES.....152

5.3 DIMORFISMO SEXUAL EM DENTÍCULOS E PAPILAS ORAIS.....166

5.4 RELAÇÕES FILOGENÉTICAS DOS MORFOTIPOS E AS ESPÉCIES.....168

5.5 COMPARAÇÃO DE METODOLOGIAS: MICROSCOPIA ELETRÔNICA DE VARREDURA (MEV) E MICROTOMOGRAFIA COMPUTADORIZADA (MC).....174

6. CONCLUSÕES.....179

7. REFERÊNCIAS.....181

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Microvestígios de elasmobrânquios da Formação Quiricó atribuídos a Hybodontiformes, indicando dentículos dérmicos e orais retirado do sedimento 25
Figura 2. Os tipos funcionais de dentículos dérmicos e suas respectivas espécies 28
Figura 3. Estrutura da superfície dorsal de um dentículo dérmico tricuspidado de *Scyliorhinus canicula* 30
Figura 4. Neuromastos livres (setas brancas) entre os dentículos dérmicos do tronco de *Glaucostegus typus* 32
Figura 5. Imagens de microscópio eletrônico das membranas sintéticas de pele de tubarão fabricadas 35
Figura 6. *Carcharias taurus* com a cavidade orofaríngea exposta evidenciando as regiões dorsal e ventral amostradas neste estudo.....39
Figura 7. Morfologia geral dos dentículos orais.....49
Figura 8. Reconstrução histórica dos diferentes morfotipos dos dentículos orais da cavidade orofaríngea na árvore filogenética de Naylor *et al*. (2012).....50
Figura 9. Microscopia eletrônica de varredura dos dentículos e papilas orais da cavidade orofaríngea de embrião fêmea de *Heterodontus francisci*. 53
Figura 10. Microscopia eletrônica de varredura dos dentículos e papilas orais da região ventral da cavidade orofaríngea de embrião macho de *Heterodontus japonicus* 54
Figura 11. Microscopia eletrônica de varredura dos dentículos e papilas orais da cavidade orofaríngea de embrião fêmea de *Ginglymostoma cirratum*.....55
Figura 12. Microscopia eletrônica de varredura dos dentículos e papilas orais da cavidade orofaríngea de macho adulto de *Chiloscyllium punctatum* 56
Figura 13. Microscopia eletrônica de varredura das papilas orais da cavidade orofaríngea de macho juvenil de *Orectolobus ornatus* 58
Figura 14. Microscopia eletrônica de varredura dos dentículos e papilas orais da cavidade orofaríngea de embrião fêmea de *Rhincodon typus* 59
Figura 15. Microscopia eletrônica de varredura dos dentículos e papilas orais da cavidade orofaríngea de embrião macho de *Alopias superciliosus*.....61
Figura 16. Microscopia eletrônica de varredura dos dentículos e papilas orais da cavidade orofaríngea de macho adulto de *Alopias vulpinus* 62

Figura 17. Microscopia eletrônica de varredura das papilas orais da cavidade orofaríngea de embriões de *Carcharias taurus* 64
Figura 18. Microscopia eletrônica de varredura das papilas orais da cavidade orofaríngea de *Carcharias taurus* 66
Figura 19. Microscopia eletrônica de varredura dos dentículos e papilas orais da cavidade orofaríngea de juvenil de *Isurus oxyrinchus* 68
Figura 20. Microscopia eletrônica de varredura dos dentículos e papilas orais da cavidade orofaríngea de juvenil de *Lamna nasus* 69
Figura 21. Microscopia eletrônica de varredura dos dentículos e papilas orais da cavidade orofaríngea de fêmea juvenil de *Mitsukurina owstoni* 71
Figura 22. Microscopia eletrônica de varredura dos dentículos orais da região dorsal da cavidade orofaríngea de macho adulto de *Odontaspis ferox* 72
Figura 23. Microscopia eletrônica de varredura dos dentículos e papilas orais da cavidade orofaríngea de dois espécimes de *Atelomycterus marmoratus* 74
Figura 24. Microscopia eletrônica de varredura dos dentículos e papilas orais da cavidade orofaríngea de fêmea adulta de *Schroederichthys chilensis* 75
Figura 25. Microscopia eletrônica de varredura dos dentículos e papilas orais da cavidade orofaríngea de macho adulto de *Schroederichthys saurisqualus* 76
Figura 26. Microscopia eletrônica de varredura das papilas orais da cavidade orofaríngea de dois espécimes de *Scyliorhinus* sp.....77
Figura 27. Microscopia eletrônica de varredura das papilas orais da cavidade orofaríngea de fêmea adulta de *Scyliorhinus haeckelii* 79
Figura 28. Microscopia eletrônica de varredura das papilas orais da cavidade orofaríngea de macho adulto de *Scyliorhinus ugoi* 80
Figura 29. Microscopia eletrônica de varredura das papilas orais da cavidade orofaríngea de macho adulto de *Galeus melastomus* 82
Figura 30. Microscopia eletrônica de varredura das papilas orais da cavidade orofaríngea de fêmea adulta de *Parmaturus angelae.* 83
Figura 31. Microscopia eletrônica de varredura dos dentículos e papilas orais da cavidade orofaríngea de fêmea embrião de *Galeorhinus galeus* 84
Figura 32. Microscopia eletrônica de varredura dos dentículos e papilas orais da cavidade orofaríngea de macho juvenil de *Mustelus asterias* 87
Figura 33. Microscopia eletrônica de varredura dos dentículos e papilas orais da cavidade orofaríngea de macho adulto de *Mustelus schmitti* 88

Figura 34. Microscopia eletrônica de varredura das papilas orais da cavidade orofaríngea de macho adulto de *Hemigaleus microstoma*.....89
Figura 35. Microscopia eletrônica de varredura dos dentículos e papilas orais da cavidade orofaríngea de fêmea juvenil de *Carcharhinus brevipinna* 91
Figura 36. Microscopia eletrônica de varredura dos dentículos e papilas orais da cavidade orofaríngea de machos juvenis de *Carcharhinus leucas*.....92
Figura 37. Microscopia eletrônica de varredura dos dentículos e papilas orais da cavidade orofaríngea de fêmea juvenil de *Carcharhinus limbatus*.....93
Figura 38. Microscopia eletrônica de varredura dos dentículos e papilas orais da cavidade orofaríngea de duas fêmeas juvenis de *Carcharhinus obscurus*.....94
Figura 39. Microscopia eletrônica de varredura dos dentículos e papilas orais da cavidade orofaríngea de juvenil de *Carcharhinus plumbeus* 95
Figura 40. Microscopia eletrônica de varredura dos dentículos e papilas orais da cavidade orofaríngea de adulto de *Carcharhinus signatus* 97
Figura 41. Microscopia eletrônica de varredura dos dentículos e papilas orais da cavidade orofaríngea de dois indivíduos juvenis de *Galeocerdo cuvier*.....98
Figura 42. Microscopia eletrônica de varredura dos dentículos e papilas orais da cavidade orofaríngea de macho juvenil de *Isogomphodon oxyrhynchus* 99
Figura 43. Microscopia eletrônica de varredura dos dentículos e papilas orais da região dorsal da cavidade orofaríngea de adulto de *Rhizoprionodon porosus*.....101
Figura 44. Microscopia eletrônica de varredura dos dentículos e papilas orais da cavidade orofaríngea de fêmea adulta de *Scoliodon laticaudus*.....102
Figura 45. Microscopia eletrônica de varredura dos dentículos e papilas orais da cavidade orofaríngea de macho juvenil de *Eusphyra blochii*.....104
Figura 46. Microscopia eletrônica de varredura dos dentículos e papilas orais da cavidade orofaríngea de embrião de *Sphyrna tiburo*.....105
Figura 47. Microscopia eletrônica de varredura dos dentículos e papilas orais da região ventral da cavidade orofaríngea de dois espécimes de *Sphyrna tudes* 106
Figura 48. Microscopia eletrônica de varredura dos dentículos e papilas orais da cavidade orofaríngea de juvenil de *Sphyrna zygaena* 109
Figura 49. Os morfotipos funcionais de dentículos orais reportados nas espécies aqui estudadas.....111
Figura 50. Microtomografia computadorizada dos dentículos orais das regiões dorsal da cavidade orofaríngea de juvenil de *Lamna nasus* 126

Figura 51. Microtomografia computadorizada dos dentículos orais da região ventral da cavidade orofaríngea de juvenil de *Lamna nasus* 127
Figura 52. Microtomografia computadorizada dos dentículos orais isolados da região dorsal da cavidade orofaríngea de juvenil de *Lamna nasus* 128
Figura 53. Microtomografia computadorizada dos dentículos orais isolados da região ventral da cavidade orofaríngea de juvenil de *Lamna nasus* 129
Figura 54. Microtomografia computadorizada dos dentículos orais isolados da cavidade orofaríngea de juvenil de *Lamna nasus* 130
Figura 55. Microtomografia computadorizada dos dentículos orais da cavidade orofaríngea de juvenil de *Lamna nasus* 131
Figura 56. Microtomografia computadorizada dos dentículos orais da região dorsal da cavidade orofaríngea de juvenil de *Carcharhinus leucas* 133
Figura 57. Microtomografia computadorizada dos dentículos orais da região ventral da cavidade orofaríngea de juvenil de *Carcharhinus leucas* 134
Figura 58. Microtomografia computadorizada dos dentículos orais da região dorsal da cavidade orofaríngea de juvenil de *Carcharhinus limbatus*. 135
Figura 59. Microtomografia computadorizada dos dentículos orais da região ventral da cavidade orofaríngea de juvenil de *Carcharhinus limbatus* 136
Figura 60. Microtomografia computadorizada dos dentículos orais da região dorsal da cavidade orofaríngea de juvenil de *Carcharhinus obscurus* 137
Figura 61. Microtomografia computadorizada dos dentículos orais da região ventral da cavidade orofaríngea de juvenil de *Carcharhinus obscurus* 138
Figura 62. Microtomografia computadorizada dos dentículos orais da região dorsal da cavidade orofaríngea de juvenil de *Galeocerdo cuvier* 139
Figura 63. Microtomografia computadorizada dos dentículos orais da região ventral da cavidade orofaríngea de juvenil de *Galeocerdo cuvier* 140
Figura 64. Tipos de papilas encontradas nos tubarões examinados neste estudo 142

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Sumário de atributos ecológicos das espécies aqui estudadas.....44

Tabela 2. Sumário da morfologia e densidade estimada (cm^2) dos dentículos dérmicos orais das regiões dorsal e ventral da cavidade orofaríngea das espécies examinadas.....112

Tabela 3. Sumário da largura e densidade estimada (cm^2) das papilas orais das regiões dorsal e ventral da cavidade orofaríngea das espécies examinadas. 118

LISTA DE GRÁFICOS

Gráfico 1. Frequência dos morfotipos (%) encontrados nas espécies que possuem dentículos orais examinadas neste estudo.....112

Gráfico 2. Tamanho em diâmetro (μm) dos dentículos orais nas espécies estudadas.....116

Gráfico 3. Relação entre a densidade de dentículos orais por cm^2 nas regiões dorsal e ventral da cavidade orofaríngea nas espécies amostradas. 117

Gráfico 4. Relação entre o diâmetro das papilas orais (μm) nas espécies examinadas. 120

Gráfico 5. Relação entre a densidade de papilas por cm^2 nas regiões dorsal e ventral da cavidade orofaríngea nas espécies amostradas neste estudo.....121

Gráfico 6. Dados sobre o desenvolvimento ontogenético das papilas, contendo informações de diâmetro (μm) das papilas com a densidade em cm^2 nas regiões dorsal e ventral da cavidade orofaríngea de espécimes de diferentes tamanhos de *Carcharias taurus.* 122

Gráfico 7. Relação entre diâmetro (μm) das papilas e dos dentículos orais nas espécies estudadas em relação aos sexos.....123

Gráfico 8. Relação entre a densidade (cm^2) de dentículos orais e papilas entre os sexos das espécies estudadas.....124

1. INTRODUÇÃO

A Classe Chondrichthyes compreende os tubarões, raias e quimeras, conhecidos por cerca de 1292 espécies, sendo 1236 de tubarões e raias (subclasse Elasmobranchii) e 56 de quimeras (subclasse Holocephali) (FRICKE; ESCHMEYER; FONG, 2022). É um grupo de vertebrados de longa história evolutiva, com pouco mais de 400 milhões de anos (COLLIN, 2012), e têm como características principais a calcificação pericondral prismática no esqueleto cartilaginoso e tegumento que apresenta dentículos dérmicos, presença de clásperes, e presença de glândula retal (COMPAGNO, 2001; EBERT; FOWLER; COMPAGNO, 2013).

Dentre os tubarões, são usualmente reconhecidos dois grandes clados: Squalomorphii, representado por cinco ordens e 185 espécies (Hexanchiformes, Squaliformes, Echinorhiniformes, Squatiniformes e Pristiophoriformes); e Galeomorphii, grupo-irmão, composto por quatro ordens: Heterodontiformes, Orectolobiformes, Lamniformes e Carcharhiniformes, com cerca de 369 espécies (FRICKE; ESCHMEYER; FONG, 2022).

A superordem Galeomorphii é um grupo monofilético (SHIRAI, 1992, 1996; CARVALHO; MAISEY, 1996; CARVALHO, 1996). No entanto, já havia sido anteriormente abordada por outros estudos (e.g., REGAN, 1906; GARMAN, 1913; WHITE, 1937) com classificação diferente do arranjo estabelecido e até hoje adotada. O monofiletismo do grupo também é corroborado por caracteres moleculares, havendo, porém, resoluções filogenéticas a serem ainda definidas no âmbito das espécies (VÉLEZ-ZUAZO; AGNARSSON, 2011; NAYLOR *et al*., 2012).

Dentre os Galeomorphii, a ordem Heterodontiformes é representada por uma família, um gênero (*Heterodontus*) e nove espécies distribuídas no Indo Pacífico. São animais de pequeno a médio porte (até 1,6 m de comprimento), associados ao substrato, com baixa mobilidade, onde se alimentam de invertebrados, apresentando modo reprodutivo por oviparidade (EBERT; FOWLER; COMPAGNO, 2013; EBERT; DANDO; FOWLER, 2021; FRICKE; ESCHMEYER; FONG, 2022).

Os Orectolobiformes incluem 45 espécies distribuídas em sete famílias e 13 gêneros. Distribuem-se mundialmente, com apenas duas espécies no Oceano Atlântico, já que são elasmobrânquios adaptados ao modo de vida em ambientes recifais do Indo Pacífico (EBERT;

FOWLER; COMPAGNO, 2013; EBERT; DANDO; FOWLER, 2021; FRICKE; ESCHMEYER; FONG, 2022). Todas as espécies (exceto o tubarão-baleia, *Rhincodon typus*) são associadas ao substrato de forma importante, onde passam a maior parte do tempo (COMPAGNO, 2001; GOMES *et al*., 2010; EBERT; FOWLER; COMPAGNO, 2013). Apesar do pequeno número de espécies, exibem diversidade considerável, com parâmetros biológicos, hábitos e morfologia diversificada (COMPAGNO, 2001; EBERT; FOWLER; COMPAGNO, 2013). Seu tamanho varia desde pouco mais de 30 cm de comprimento em *Cirrhoscyllium expolitum* até 20 m em *R. typus.* A reprodução se dá por viviparidade com bolsa vitelínica ou oviparidade (EBERT; DANDO; FOWLER, 2021).

Tubarões Lamniformes estão agrupados em oito famílias, 11 gêneros e 16 espécies, todos associados aos ambientes pelágicos costeiros e oceânicos e a grande maioria de distribuição global (EBERT; FOWLER; COMPAGNO, 2013; FRICKE; ESCHMEYER; FONG, 2022). Usualmente, atingem grande tamanho, entre 2,5 e 11 m de comprimento, são nadadores ativos com adaptações fisiológicas e morfológicas que elevam a temperatura sanguínea acima da do ambiente marinho, através de um sistema complexo chamado *rete mirabile* (COMPAGNO, 2001; CAMPANA; MARKS; JOYCE, 2005). Sua reprodução se dá por viviparidade ovofágica e adelfofagia obrigatória em *Carcharias taurus* ou facultativa em *Isurus oxyrinchus* (COMPAGNO, 2001; EBERT; DANDO; FOWLER, 2021).

A mais diversa das ordens, Carcharhiniformes é conhecida por cerca de 299 espécies e dez famílias, distribuídas em todo o mundo em regiões costeiras e oceânicas, da superfície até grandes profundidades, e até mesmo em ambiente dulcícola (GADIG, 2001; GOMES *et al*., 2010; EBERT; DANDO; FOWLER, 2021), das quais ocorrem cinco famílias e cerca de 45 espécies no Brasil (ROSA; GADIG, 2014). Como característica única apresenta membrana nictitante nos olhos, podendo ser rudimentar, como em Scyliorhinidae ou bem desenvolvida, como em Carcharhinidae e Sphyrnidae (GADIG, 2001; GOMES *et al*., 2010).

Os Chondrichthyes exibem como sinapomorfia o tegumento revestido por dentículos dérmicos esmaltados, sendo essas estruturas amplamente distribuídas nos tubarões, em muitas raias e apenas na fase embrionária das quimeras (BIGELOW; SCHROEDER, 1948; COMPAGNO, 1977). Os dentículos dérmicos têm sido foco de numerosas pesquisas que consideram, principalmente, aspectos taxonômicos e hidrodinâmicos (RASCHI; TABIT, 1992; KEMP, 1999; MARSHALL, 2011; DILLON; NORRIS; O'DEA, 2017). De acordo com sua

funcionalidade, são reconhecidos cinco grupos principais de dentículos dérmicos: (1) redução de arrasto, (2) resistência à abrasão, (3) defesa, (4) luminescência e (5) funções generalizadas. Além de prover a proteção contra a abrasão, e a defesa contra ectoparasitas, os dentículos também acomodam órgãos sensoriais (REIF, 1985; DILLON; NORIS; O'DEA, 2017).

No entanto, dentículos dérmicos também estão presentes na membrana nictitante de Carcharhiniformes (RASCHI; TABIT, 1992; POSCAI *et al*., 2017) e na cavidade orofaríngea (DANIEL, 1934; ATKINSON; COLLIN, 2012) e, neste caso, os estudos anatômicos são escassos, sobretudo com abordagem ecológica. A função dos dentículos orais não é claramente definida, embora haja postulações sobre sua ação mecânica complementar no processamento de alimentos, proteção contra abrasão da faringe e condução do fluxo de água através das fendas branquiais, notadamente das espécies com alta mobilidade e que dependem de ventilação *ram* (KEMP, 1999; ATKINSON; COLLIN, 2012; ATKINSON *et al*., 2016).

Relacionadas aos dentículos orais, estão as papilas gustativas, responsáveis pela recepção de estímulos químicos associados à gustação, localizadas predominantemente em torno da boca, nas válvulas orais, na cavidade orofaríngea e muitas vezes também sobre a pele e seus apêndices (WHITEAR, 1971; GOMAHR; PALZENBERGER; KOTRSCHAL, 1992; HANSEN; REUTTER, 2004). Em teleósteos, três tipos de papilas gustativas podem ser encontradas: o Tipo I projeta-se mais acima do epitélio circundante e tem uma depressão em torno de sua base, que é mais baixa que o epitélio circundante; já o Tipo II é semelhante ao Tipo I, mas não apresenta a depressão e por fim, o Tipo III ocorre dentro de um poro no epitélio (REUTTER; BREIPOHL; BIJVANK, 1974; ATKINSON *et al*., 2016). Em elasmobrânquios, o sistema gustativo está relacionado à alimentação e incorpora o uso das papilas gustativas no processamento oral e avalia a palatabilidade dos alimentos (COLLIN, 2012).

Os primeiros trabalhos sobre o sistema gustativo em elasmobrânquios foram apresentados por Bateson (1890), Imms (1905), Cook e Neal (1921), Nelson (1970) e Whitear e Moate (1994a, 1994b, 1998). Mais recentemente, também foram tema de estudos publicados por Nakaya, Matsumoto e Suda (2008), Atkinson e Collin (2012), Laranjeira *et al*. (2015), Atkinson *et al*. (2016), Ciena *et al*. (2016), Ferrando *et al*. (2016), Rangel *et al*. (2016a, 2017, 2018) e Poscai *et al*. (2021, 2022). Ainda assim, estudos que enfatizem os aspectos morfofuncionais dessas estruturas relacionados à ontogenia e dimorfismo sexual em diferentes táxons com enfoque nos hábitos alimentares, níveis tróficos ou habitat ao qual a espécie está

associada são poucos. Com base no exposto anteriormente, foi desenvolvido um estudo anatômico, de distribuição e de densidade dos dentículos e papilas orais em, pelo menos 39 espécies de tubarões da superordem Galeomorphii e seus quatro clados: Heterodontiformes, Orectolobiformes, Lamniformes e Carcharhiniformes, relacionando a ecomorfologia e as possíveis implicações filogenéticas dessas estruturas.

1.1 BREVE HISTÓRICO DE ESTUDOS SOBRE DENTÍCULOS DÉRMICOS EM ELASMOBRÂNQUIOS

1.1.1 Registro fóssil dos dentículos dérmicos

Os dentículos dérmicos são constituídos por dentina, recoberta por camada enameloide e uma placa basal de "osso acelular" ancorada à fibras colágenas na derme (REIF, 1973, 1980, 1985). Em relação à sua morfogênese, dois tipos de dentículos são reconhecidos: os "não crescentes", com reposição por novos dentículos maiores, presentes em *Heterodontus*; e os "crescentes", presentes em tubarões paleozoicos, caracterizados por dentículos dérmicos cuja formação ocorre durante o estágio embrionário, e a partir daí, começam a crescer, mantendo-se constante ao longo da ontogenia (REIF, 1978).

Em tubarões extintos Hybodontiformes, mais especificamente em *Tribodus limae*, os dentículos foram observados tanto no corpo quanto na cavidade orofaríngea (MAISEY; DENTON, 2016), assim como reportado por Reif (1978) em outros Hybodontiformes. O tegumento de alguns tubarões dessa ordem i.e, *Hybodus delabechei* inclui dentículos "não crescentes", constituídos por uma coroa (odontódios ou monodontódios), bem como dentículos "crescentes" compostos por múltiplos odontódios, denominados poliodontódios, cada qual com sua própria coroa, base e rede vascular (REIF, 1978, 1980; MAISEY; DENTON, 2016). Em Hybodontiformes, os dentículos monodontódios são uma sinapomorfia compartilhada com os condrictes viventes (REIF, 1978, 1980; MAISEY; DENTON, 2016).

Os dentículos monodontódios são caracterizados pela presença de uma coroa e os poliodontódios por coroas compostas (ANDREEV *et al*., 2017). Outras espécies extintas como *Egertonodus basanus*, *E. fraasi* e *Hybodus obtusus* possuíam dentículos "não crescentes" assim como a maioria dos elasmobrânquios atuais (REIF, 1978, 1980; MAISEY; DENTON, 2016).

Observações em *T. limae* revelaram que apenas seus dentículos orofaríngeos eram poliodontódios, enquanto os corporais eram monodontódios (MAISEY; DENTON, 2016). Em comparação ao estudo de Reif (1978), os dentículos poliodontódios (encontrados próximos à boca) são virtualmente idênticos aos dentículos orofaríngeos em *T. limae*, e podem ter se originado no interior da cavidade orofaríngea. Ainda, segundo Maisey e Denton (2016) "a

noção de que dentículos poliodontódios existiam fora da cavidade orofaríngea em tubarões Hybodontiformes é, portanto, questionável, embora esses dentículos estivessem claramente presentes na cavidade orofaríngea de pelo menos alguns (possivelmente todos), ao contrário dos elasmobrânquios modernos". Em vez disso, a presença de um "tecido" consistindo inteiramente de dentículos monodontódios pode ser uma sinapomorfia em Hybodontiformes e condrictes modernos, enquanto uma os dentículos monodontódios orofaríngeos podem representar uma sinapomorfia da coroa dos dentículos em elasmobrânquios (MAISEY, 2011, 2012).

De acordo com as teorias clássicas (JOLLIE, 1968; SCHAEFFER, 1977; REIF, 1982), os dentículos dérmicos são estruturas homólogas aos dentes, e se originaram na ectoderme. No entanto, teorias modernas (SMITH; COATES, 1998, 2001; SMITH, 2003; FRASER *et al*., 2010) sugerem que os dentículos dérmicos e os dentes têm origens independentes de diferentes camadas de tecido (ou seja, endoderme e ectoderme, respectivamente).

Os dentículos apresentam diferentes características morfológicas moldadas pelos hábitos de vida e desempenham direta ou indiretamente funções hidrodinâmicas e protetoras (DEYNAT; SÉRET, 1996). Tais caracteres são particularmente importantes para estudos filogenéticos e taxonômicos (APPLEGATE, 1967; CAPPETTA, 1987; MELLO; CARVALHO; BRITO, 2013).

Descrições de espécies utilizam diferentes estruturas corporais, como espinhos de nadadeiras (CHAHUD *et al*., 2012; CHAHUD; PETRI, 2014; FIGUEROA; GALLO, 2017; RICHTER; BOSETTI; HORODYSKI, 2017; FIGUEROA; DA COSTA MACHADO, 2018; PAIS DE REZENDE *et al*., 2021) e principalmente dentes, com registros de mais de 350 anos de estudos (WARD, 1988), principalmente nos últimos 30 anos, i.e., CAPPETTA, 1987; RICHTER, 2005; CARVALHO; KRIWET; THIES, 2008; CHAHUD; PETRI, 2008; 2012, 2015a, 2015b; CHAHUD, 2018, 2020, 2021; PAULIV *et al*., 2014; AGUILERA *et al*. 2017; POLLERSPÖCK; STRAUB, 2017; FOSSILE *et al*., 2020; LOPES *et al*., 2020; FEICHTINGER *et al*., 2020.

Segundo Hampe (2002), dentre os fósseis preservados de Xenacanthiformes é possível reconhecer dentes, espinhos, escamas e raros esqueletos articulados. Dentes e espinhos, por serem mais comumente preservados e abundantes, são as principais estruturas utilizadas para identificação e estudos sistemáticos.

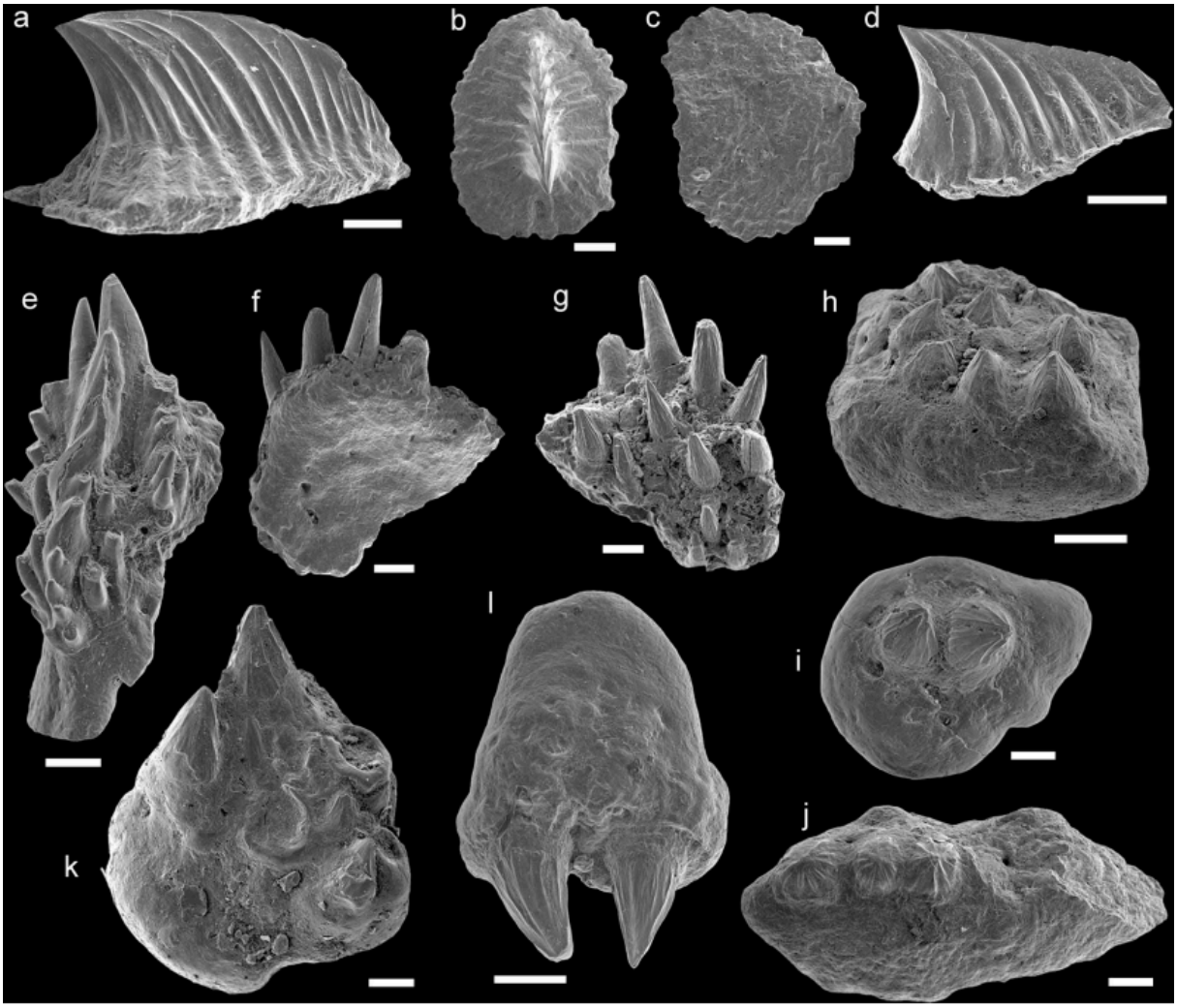
Apesar dos dentículos dérmicos serem menos populares como uma ferramenta taxonômica em estudos paleontológicos, não são menos importantes. Diferentes estudos abordam o uso dessa estrutura em diversas identificações e classificações de táxons. Segundo Brito e Janvier (2002), em uma nota sobre os dentículos dérmicos da pele de um condricte, destacam que Larrazet (1886) descreveu um Ptychodontidae do Carbonífero por meio da morfologia denticular, caraterizado por um conjunto de elementos cônicos semelhantes a dentes. Contudo, os autores redescreveram a espécie com base nos dentes, referindo-se ao gênero *Ptychodus*. Já em outro estudo com tubarões Squatiniformes do Jurássico Superior, Carvalho, Kriwet e Thies (2008) citam que os dentículos dérmicos desses fósseis não foram utilizados como ferramenta taxonômica por não variarem de forma significativa.

Oliveira, Toledo e Costa (2008) encontraram 400 dentículos de tubarões na Formação Pirabas, Pará, os quais classificaram em sete morfotipos, sendo a maioria *Carcharhinus* spp., que de acordo com os autores, é o gênero mais diverso e abundante no registro fóssil dessa localidade.

Dillon, Norris e O'Dea (2017) realizaram estudo no qual examinaram dentículos dérmicos como ferramenta para reconstruir a fauna de tubarões em recifes de corais. Eles analisaram dentículos de tubarões modernos, associados a recifes ou não, e coletaram 330 dentículos de sedimentos, sendo essa amostra composta por 240 dentículos de tubarões modernos e 90 de fósseis, para fins comparativos. Eles obtiveram um alto grau de similaridade entre os dentículos encontrados nos sedimentos e os tubarões documentados na região estudada. Ainda, os autores propõem que assembleias de dentículos no registro fóssil podem ajudar a estabelecer linhas de base quantitativas de tubarões e podem complementar pesquisas tradicionais.

Fragoso *et al*. (2019) examinaram dentes e dentículos dérmicos provenientes de lamitos (rochas sedimentares) da Formação Quiricó, Minas Gerais, e dentre essas amostras, estavam possivelmente, dentículos orais de tubarões Hybodontiformes (Fig. 1).

Figura 1. Microvestígios de elasmobrânquios da Formação Quiricó atribuídos a Hybodontiformes, indicando dentículos dérmicos e orais retirado do sedimento (Retirado e cedido direito de uso da imagem por Léo Galvão Carnier Fragoso – Fragoso *et al.* (2019).



Fonte: Fragoso *et al*. 2019

Recentemente, Sibert e Rubin (2021) realizaram um estudo que indica a ocorrência de um grande evento de extinção de tubarões no Pacífico, durante o início do Mioceno, há cerca de 19 milhões de anos, e até então, nunca reportado. Eles analisaram dentículos isolados de dois núcleos de sedimentos, e quantificaram a variação morfológica classificando 1.263 dentículos. Comparando com os morfotipos de tubarões viventes, observaram uma taxa de extinção de >70% dos morfotipos no início do Mioceno, com >90% dos morfotipos desaparecendo do

registro fóssil. No entanto, apenas 20% restantes dos morfotipos “sobreviventes” foram encontrados nos tubarões modernos.

Naylor *et al*. (2021) comentando Sibert e Rubin (2021), não concordaram que o número reduzido de dentículos dérmicos presentes nos sedimentos de diferentes localidades seja um padrão ou uma consequência de um evento de extinção, usando o argumento de que a variação ontogenética intraespecífica ocorre ao longo de diferentes regiões do corpo.

Feichtinger *et al*. (2021), ainda sobre este tema, pontuaram que as interpretações foram baseadas em um desenho experimental que desconsiderou o aumento considerável na taxa de sedimentação, coincidindo com o evento proposto (extinção), e a variação intraespecífica na morfologia dos dentículos. Por fim, esses autores consideraram que além da possibilidade de extinção local, a renovação da fauna também pode ocasionar mudanças na morfologia e na frequência dos dentículos dérmicos nos sedimentos examinados.

1.1.2 Taxonomia

Em estudos taxonômicos, os dentículos dérmicos são amplamente utilizados como ferramenta para fins de identificação de diferentes espécies de elasmobrânquios, principalmente utilizando métodos mais modernos, como a microscopia eletrônica, i.e., Compagno (1977), Compagno e Stevens (1993a,b), Last, Marshall e White (2007), Yano *et al*. (2004) e Marshall (2011). Mello, Carvalho e Brito (2013) estudaram os dentículos dérmicos de todos Sphyrnidae (tubarões-martelo), comparando com Hemigaleidae e Carcharhinidae, onde concluíram que eles possuem microestruturas distintivas em relação às outras espécies estudadas e que seus padrões morfológicos são similares nas diferentes regiões do corpo. Também observaram que ornamentos hexagonais estão presentes em toda superfície dos dentículos em todos os representantes do grupo, enquanto que em Hemigaleidae e outros Carcharhinidae, essas estruturas estão presentes apenas na região anterior dos dentículos ou podem ser ausentes. Assim, seguindo a hipótese de Naylor (1992), sugerem que em relação às microestruturas, os dentículos com ornamentações restritas à margem anterior são um caráter plesiomórfico, evoluindo para uma condição onde as microestruturas recobrem toda a superfície do dentículo, passando a ter função hidrodinâmica. Adicionalmente, concluíram que não foi possível

identificar as espécies de Sphyrnidae pela morfologia dos dentículos, mas que os dentículos podem ser adequados como ferramenta em análises filogenéticas (MELLO; CARVALHO; BRITO, 2013).

Os dentículos são comumente utilizados complementarmente na diagnose de novas espécies de elasmobrânquios. Por exemplo, Viana *et al*. (2017) e Soares *et al.* (2019), descreveram *Squalus bassi* e *Parmaturus angelae*, indicando que essas espécies se diferenciam de seus congêneres, entre outras características, pela morfologia dos dentículos dérmicos. Além dos tubarões, alguns estudos focaram na descrição de espécies de raias, principalmente de água doce, pertencentes à subfamília Potamotrygoninae, empregando os dentículos dérmicos como características diagnósticas complementares (LOBODA; DE CARVALHO, 2013; DA SILVA; LOBODA, 2019; LOBODA *et al*., 2021).

Além disso, o estudo da morfologia dos dentículos pode ajudar a elucidar questões taxonômicas. Segundo Vaz (2021), apesar do pouco conhecimento sobre a biologia de *Scymnodon macracanthus*, sua designação genérica tem variado ao longo do tempo. Em seu estudo, o autor diferenciou *Scymnodon* de *Centroscymnus* e *Centroselachus* pelo formato da coroa dos dentículos nas regiões do tronco e caudal em adultos. Ainda, utilizou os ornamentos hexagonais como ferramenta taxonômica, separando *Scymnodon* de *Zameus* e *Scymnodalatias* pela ausência dos mesmos na superfície dorsal das coroas e por possuir dentículos dérmicos dimórficos ontogeneticamente.

Rincón *et al*. (2021) estudando *Centroscymnus owstonii*, encontraram diferenças ontogenéticas na morfologia dos dentículos dérmicos de diferentes regiões do corpo, onde neonatos apresentam três tipos diferentes de dentículos, enquanto os adultos possuem quatro tipos de dentículos e distribuição distinta do embrião.

Por fim, a união de diferentes caracteres morfológicos dos dentículos podem auxiliar na diferenciação e resolução morfológica e taxonômica de alguns táxons.

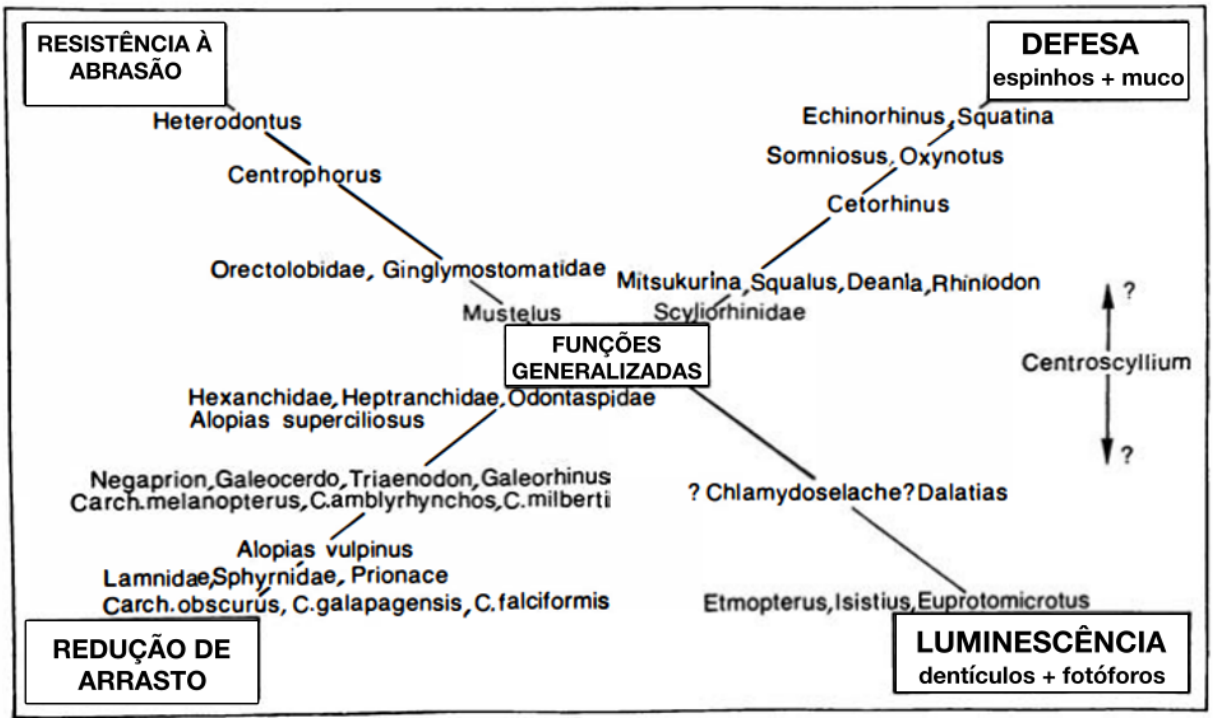
1.1.3 Aspectos morfológicos e implicações ecológicas dos dentículos dérmicos

Reif (1985) apontou que os primeiros estudos sobre dentículos dérmicos datam do século XIX, com os estudos de Hertwig (1874, 1876, 1879), trazendo dados morfogenéticos e

histogenéticos sob perspectiva comparativa da estrutura e evolução do esqueleto dérmico em vertebrados. Ainda, outros estudos histológicos são citados por Reif (1982, 1985), que destacou os importantes trabalhos de Klaatsch (1890) e Steinhard (1903).

Reif (1974, 1978, 1985) explorou de forma pioneira aspectos funcionais da morfologia dos dentículos dérmicos, considerando sua importância em diversos parâmetros no modo de vida das espécies, como padrão de natação, habitat, etc., trazendo à tona a importância dessa abordagem, considerando o aparecimento de diversos estudos posteriores. Reif (1978, 1985) ilustrou a divergência evolutiva e especialização subsequente das diferentes morfologias dos dentículos, classificando-os em cinco morfotipos amplamente conhecidos, como segue: (1) funções generalizadas, (2) resistência à abrasão, (3) defesa, (4) redução de arrasto e (5) luminescência (Fig. 2).

Figura 2. Os tipos funcionais de dentículos dérmicos e suas respectivas espécies. Retirado e modificado de Reif (1978).



Fonte: Modificado de Reif (1978).

Raschi e Tabit (1992) realizaram uma revisão dos estudos prévios sobre os aspectos funcionais dos dentículos dérmicos destacando que a função mais amplamente utilizada é de proteção contra abrasão, a qual Reif (1978) classifica como "proteção contra ferimentos e abrasão por substrato rochoso". O morfotipo relacionado consiste em um dentículo "liso" sem cristas em sua superfície e sem cúspides laterais.

Reif (1974) estudou espécies do gênero *Heterodontus* e constatou que o padrão morfológico dos dentículos dérmicos de diferentes regiões do corpo se modifica a partir de um morfotipo inicial observado em estágio embrionário. Essa diferenciação morfológica se dá concomitantemente com o desenvolvimento ontogenético e as mudanças de habitat, e como consequência, os dentículos se modificam para formas maiores e mais robustas, de acordo com o habitat, i.e., adultos têm preferência por substratos rochosos (REIF, 1985).

Defesa é uma função amplamente aceita, ainda que poucas evidências suportem isso. Raschi e Tabit (1992) destacaram que Applegate (1967) acreditava que dentículos semelhantes a espinhos na região dorsal de *Squatina* atuavam como mecanismo de defesa, devido ao hábito sedentário dessa espécie, muitas vezes associados a substratos arenosos. Ainda ressaltam que Reif (1982) citou que esses mesmos dentículos "espinhosos" encontrados em *Echinorhinus*, *Somniosus* e *Oxynotus* desempenham a mesma função indicada para *Squatina*. Ainda segundo Raschi e Tabit (1992), essa função é questionável, uma vez que elasmobrânquios que possuem tais dentículos são predados frequentemente e não faria muita diferença o tegumento ser recoberto por espinhos, espaçados no tegumento ou não.

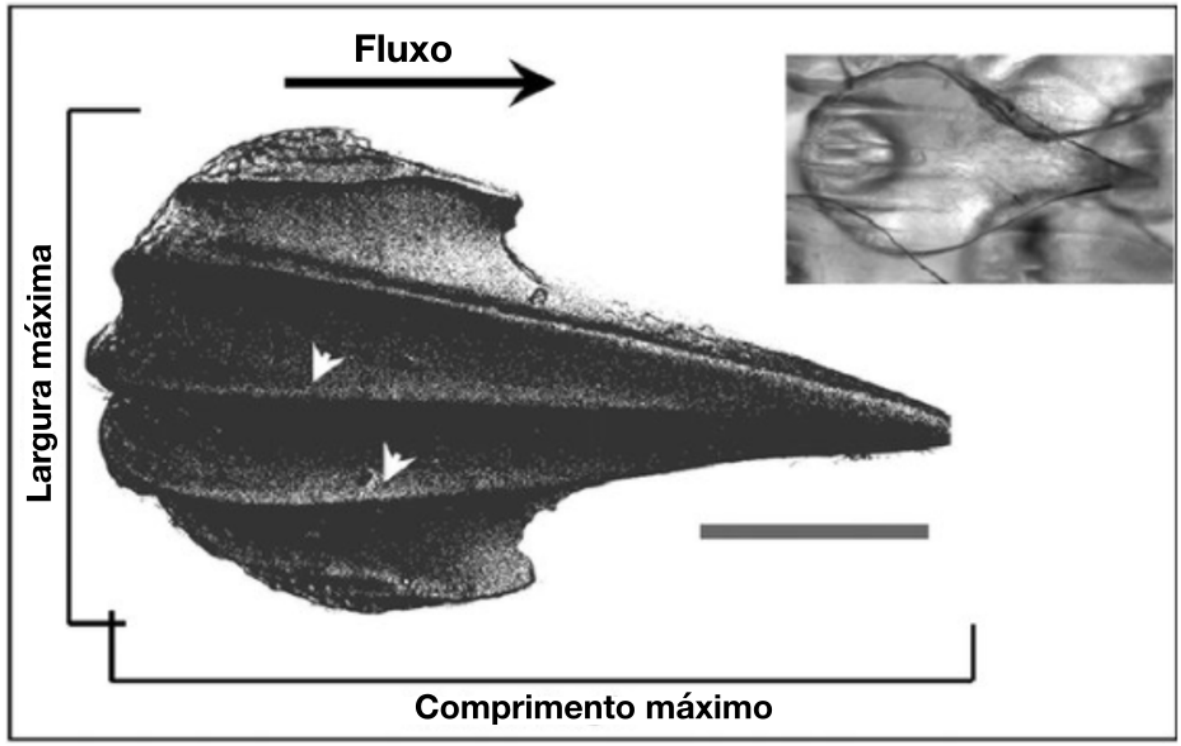
Uma segunda função defensiva seria contra ectoparasitas (APPLEGATE, 1967). No entanto, nenhuma relação robusta entre morfologia dos dentículos dérmicos e taxa de infestação foi apresentada até o momento, não havendo dados sobre isso na literatura (REIF, 1985; RASCHI; TABIT, 1992). No entanto, estudos mais recentes sobre biomimética têm demonstrado um papel mais funcional em relação aos dentículos de defesa de elasmobrânquios, a ação anti-incrustante (*biofouling*) (FELD *et al*., 2019). Através do estudo dos dentículos dérmicos de espécies de natação lenta como *Squalus acanthias*, *Somniosus microcephalus* e *Scyliorhinus canicula*, os autores postulam que classificação mais "correta" do morfotipo de defesa seria a ação anti-incrustante.

Outra função amplamente atribuída aos dentículos dérmicos é a hidrodinâmica. Tubarões de nado ativo apresentam dentículos dérmicos com cristas longitudinais em sua coroa

(Fig. 3) que reduzem o arrasto (DEAN; BHUSHAN, 2010). Raschi e Tabit (1992) citam que muitos autores como Applegate (1967) e Reif (1978) indicam inicialmente a função hidrodinâmica unicamente pelas cristas dispostas longitudinalmente e ordenadas na superfície da coroa. Este arranjo resulta em uma canalização anteroposterior do fluxo de água e, portanto, reduziria o arrasto causado pelo atrito.

Ornamentos hexagonais (*microrelief* ou *ectodermal pits*) foram descritos primeiramente por Hertwig (1874), e alguns outros autores como Muñoz-Chápuli (1985) assumiram que essas "impressões" são processos de Tomes, ou seja, projeções de ameloblastos que se desenvolvem após ocorrer a deposição da primeira camada de esmalte (KALLENBACH, 1973). Reif (1985) analisando algumas espécies de elasmobrânquios, notou que apenas algumas espécies possuíam esses ornamentos enquanto que na grande maioria da amostra essa condição estava ausente, levando-o a determinar que a proposta anterior era insuficiente para explicar a ausência desses ornamentos em certos dentículos e/ou áreas específicas.

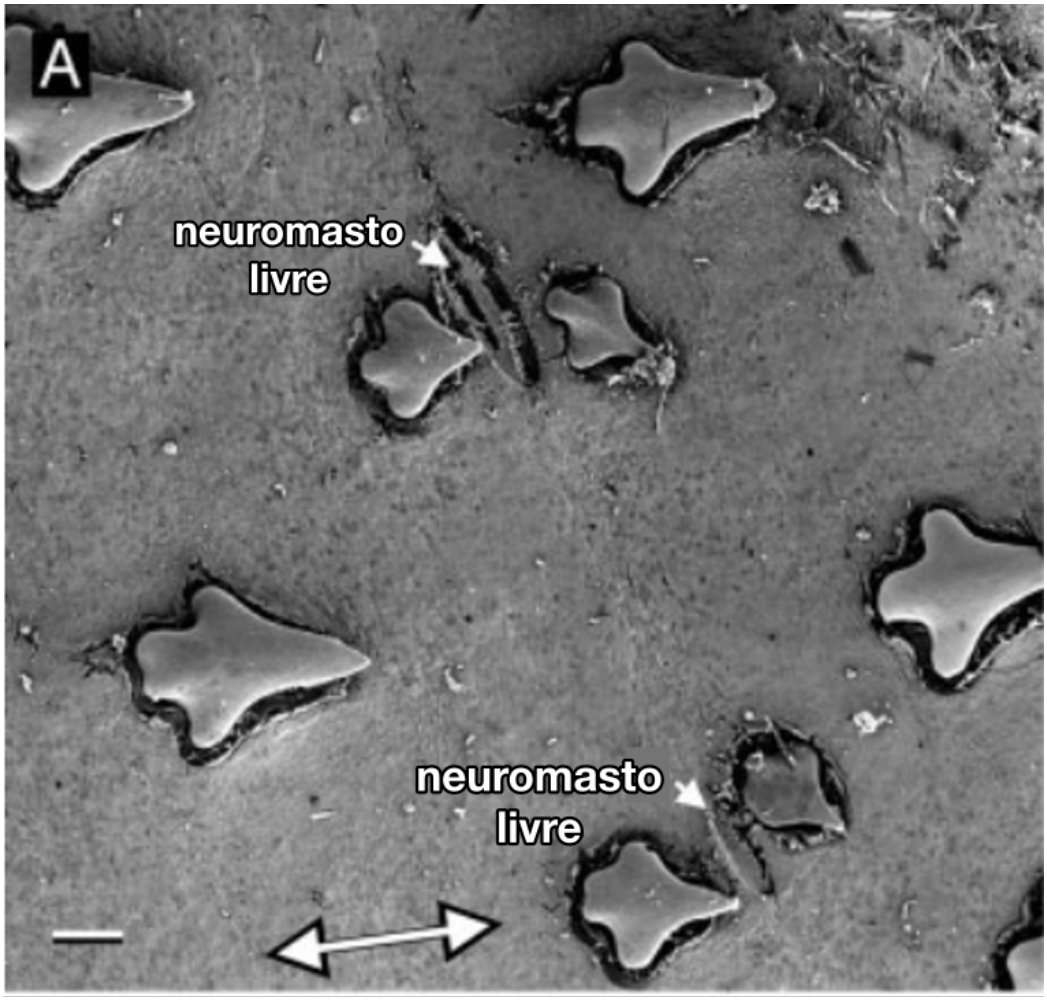
Figura 3. Estrutura da superfície dorsal de um dentículo dérmico tricuspidado de *Scyliorhinus canicula*, exibindo as cristas superficiais (setas). Barra de escala: 50 µm. Retirado e modificado de Sullivan e Regan (2011).



Fonte: Modificado de Sullivan e Regan (2011).

A associação de órgãos sensoriais com dentículos dérmicos é bem documentada na literatura. Peach e Marshall (2009) examinaram a distribuição dos diferentes tipos de neuromastos da linha lateral em diversas espécies, i.e., *Heterodontus portusjacksoni*, *Hemiscyllium ocellatum*, *Carcharhinus amblyrhynchos*, *C. melanopterus*, *Negaprion acutidens*, *Triaenodon obesus*, *Glaucostegus typus*, *Trygonorrhina* sp. e *Pastinachus sephen,* e em todas foi constatada a associação de dentículos dérmicos e órgãos sensoriais (Fig. 4). Em determinadas espécies, o fluxo de água ocorre ao redor dos dentículos com o direcionamento do mesmo através ou ao longo dos neuromastos (REIF, 1985; RASCHI; TABIT, 1992; PEACH; MARSHALL, 2009). Em muitos casos, esses dentículos ou os dentículos adjacentes parecem atuar como direcionadores do fluxo de água para dentro dos canais e poros sensitivos (REIF, 1985; PEACH; MARSHALL, 2009). Além disso, os dentículos podem atuar como protetores contra o fluxo direto de água nesses canais (TESTER; NELSON, 1967).

Figura 4. Neuromastos livres (setas brancas) entre os dentículos dérmicos do tronco de *Glaucostegus typus*. Barra de escala: 100 um. Retirado e modificado de Peach e Marshall (2009).



Fonte: Modificado de Peach e Marshall (2009).

Atualmente, os dentículos da cavidade orofaríngea, chamados aqui de "dentículos orais" têm sido tema de diversos estudos focados na morfologia (REIF, 1985; ATKINSON; COLLIN, 2012; LARANJEIRA *et al*., 2015; ATKINSON *et al*., 2016; RANGEL *et al*., 2017, 2018, 2019; POSCAI *et al*., 2021, 2022), como possíveis fontes de informações para a compreensão da ecologia e taxonomia das espécies examinadas.

Dentículo estomodeal era o termo utilizado à época em que os dentículos orais foram descritos por Hertwig (1874) e posteriormente por Steinhard (1903), que utilizou o termo "*mucous membrane scales*", assim como Imms (1905) e Radcliffe (1916) (SAYLES;

HERSHKOWITZ, 1937). Steinhard (1903) sugeriu que eles poderiam auxiliar na trituração dos alimentos. Alternativamente, o aumento da aspereza devido às coroas de dentículos dérmicos espinhosos projetando-se da superfície tegumentar atuaria na apreensão do alimento durante a deglutição (RASCHI; TABIT, 1992).

Nelson (1970) estudando os dentículos orais em diferentes espécies de tubarões, concluiu que essas estruturas participam da formação de unidades coesivas denominadas "almofadas faríngeas" (*pharyngeal pads*). Segundo ele, áreas de tecido espesso e constituído por dentículos são sustentadas por várias partes do esqueleto visceral e, portanto, podem funcionar de maneira unificada, analogamente às placas dentais faríngeas encontradas em muitos teleósteos. Essas estruturas poderiam atuar na movimentação de alimentos da faringe para o esôfago. Ele ainda indicou que esses dentículos podem ser uma potencial ferramenta em estudos de sistemática.

Possíveis funções dos dentículos dérmicos orais podem estar relacionadas à alteração do fluxo hidrodinâmico sobre as brânquias durante a natação, especialmente em espécies que se deslocam constantemente para frente (ventilação *ram*), ou ainda, para proteção contra abrasão. As cristas podem estar relacionadas com a ventilação *ram*, presente em espécies pelágicas de nado mais ativo. Os dentículos dos Carcharhinidae embasam essa hipótese, pois exibem cristas bem demarcadas para reduzir o arrasto sob o epitélio da cavidade orofaríngea enquanto nadam com a boca aberta. Além disso, podem atuar como canalizadores do fluxo de água para as papilas orais, e ainda, podem funcionar como ancoragem dos alimentos durante alimentação (ATKINSON; COLLIN, 2012; POSCAI *et al*., 2021).

Outra característica dos dentículos orais é sua ampla associação às papilas gustativas, ao qual sua distribuição parece ser inversamente proporcional ao número desses órgãos sensoriais (ATKINSON; COLLIN, 2012; RANGEL *et al*., 2017, 2018, POSCAI *et al*., 2021).

Estudos sobre dimorfismo sexual dos dentículos dérmicos em elasmobrânquios são escassos. Crooks *et al.* (2013) analisaram esse aspecto em *Scyliorhinus canicula* e constataram que fêmeas possuem dentículos maiores do que machos, relacionando com aspectos do comportamento reprodutivo. Ainda, outros trabalhos apresentam evidências que em espécies de tubarões ovíparos, como o *Cephaloscyllium ventriosum*, duas fileiras de dentículos presentes na região dorsal de recém-nascidos demonstram que, possivelmente, os dentículos auxiliam a saída da cápsula de ovo (FORD, 1921; GROVER, 1974).

Outra função atribuída aos dentículos é a de auxiliar na alimentação, com a ancoragem do item alimentar na região caudal, na qual auxiliam nesse processo. As observações dos autores demonstraram que os juvenis de *Scyliorhinus canicula* usam os dentículos dérmicos para manipulação externa, ou seja, eles "fixam" o alimento na região lateral-caudal do corpo, onde os dentículos são mais alongados do que em outras regiões (SOUTHALL; SIMS, 2003).

1.1.4 Aplicações morfológicas dos dentículos dérmicos

A biomimética é a área de estudo que utiliza do preceito básico de que "a natureza sempre serviu de modelo para imitar e inspirar os humanos em seu desejo de melhorar sua vida" (BAR-COHEN, 2005, 2006). Por meio de adaptações de mecanismos e recursos da natureza, as abordagens científicas têm ajudado os seres humanos a compreender fenômenos e seus princípios, a fim de desenvolver novas ferramentas e melhorar sua capacidade (BAR-COHEN, 2006).

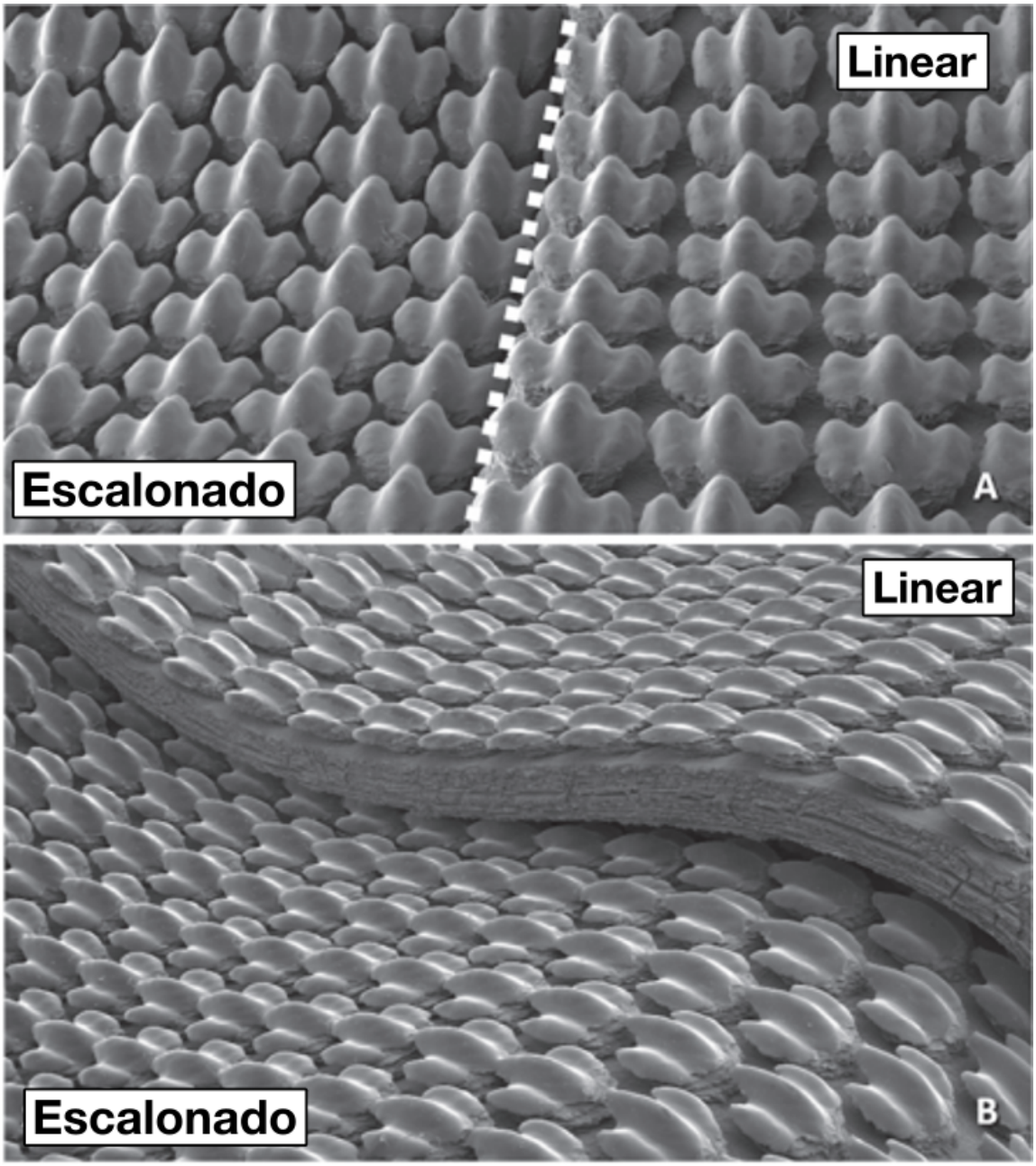
Bechert *et al*. (1986) analisou a redução de arrasto associada às cristas de espécies de tubarões de alta capacidade natatória. Segundo Lloyd *et al*. (2021) dentículos dérmicos têm fascinado físicos, engenheiros e biólogos por décadas, devido a sua estruturação complexa que possibilita a redução de arrasto. Entretanto, essa estruturação pode variar de acordo com a localização dos dentículos no corpo do animal, assim como variam de tamanho intra e interespecificamente (REIF, 1985; LLOYD *et al*., 2021).

Nos anos 1980, iniciaram-se estudos sobre dentículos dérmicos de elasmobrânquios e sua aplicação em diferentes estruturas. Em barcos de corrida e em navios, filmes de vinil imitando dentes foram utilizados para reduzir o arrasto e obter maior velocidade. Além disso, em aeronaves, o uso de materiais que imitam as cristas longitudinais também foram avaliados (DEAN; BHUSHAN, 2010). Uma das aplicações mais conhecidas é a da roupa de natação para competições, cuja eficiência mostrou-se tão alta que posteriormente foi banida de competições oficiais (MATTHEWS, 2008; DEAN; BHUSHAN, 2010).

Designs de membranas flexíveis impressas em 3D foram confeccionados (Fig. 5), a fim de desenvolver diferentes modelos para testar velocidades de natação (WEN; WEAVER; LAUDER, 2014). Os autores destacam que comparações quantitativas da hidrodinâmica entre

os modelos desenvolvidos fornece uma ferramenta experimental útil para trabalhos futuros sobre a diversidade natural de dentículos dérmicos tanto entre espécies quanto em diferentes localizações do corpo.

Figura 5. Imagens de microscópio eletrônico das membranas sintéticas de pele de tubarão fabricadas. Matrizes escalonadas e lineares são mostradas de cima (a) e lateralmente (b). Os dentículos individuais têm 1,1 mm de largura. Retirado e modificado de Wen, Weaver e Lauder, 2014.



Fonte: Modificado de Wen, Weaver e Lauder (2014).

Propriedades anti-incrustantes têm sido atribuídas aos dentículos. Dundar *et al*. (2018) combinaram padrões anti-incrustantes com nanopartículas de dióxido de titânio e produziram superfícies fotocatalíticas, o que permitiu a produção de revestimentos de grande área de alta performance que repelem e inativam bactérias. Outro estudo aborda essa ação em espécies de tubarões de natação mais lenta, onde os autores ressaltam que os dentículos dérmicos classificados como de defesa e resistência à abrasão induzem a uma instabilidade de fluxo que leva a maiores velocidades de pico intermitentemente, ou seja, eles especulam que pequenos agentes de incrustação possam ser "lavados" durante esse pico de velocidade (FELD *et al*., 2019).

Além disso, foi verificado que os dentículos dérmicos que recobrem o tegumento de tubarões impedem o crescimento bacteriano, agindo assim como uma superfície antibacteriana. Um produto chamado Sharklet, que consiste em uma folha de plástico com a textura microscópica de dentículos, é utilizado para disseminar infecções bacterianas em hospitais, restaurantes e outros locais (DAS *et al*., 2015).

Por fim, a NASA (National Aeronautics and Space Admnistration) encomendou um estudo sobre os aspectos hidrodinâmicos dos dentículos dérmicos em 15 espécies de tubarões, i.e., *Prionace glauca*, *Carcharhinus plumbeus*, *C. signatus*, *C. obscurus*, *Rhizoprionodon terraenovae*, *Ginglymostoma cirratum*, utilizando, dentre outros métodos, a microscopia eletrônica de varredura (RASCHI; MUSICK, 1986).

2. OBJETIVOS

2.1 Geral

Analisar a morfologia microscópica dos dentículos dérmicos orais e das papilas orais em tubarões da superordem Galeomorphii (Heterodontiformes, Orectolobiformes, Lamniformes e Carcharhiniformes), relacionando a ecomorfologia e as implicações filogenéticas dessas estruturas.

2.2 Específicos

- Analisar comparativamente essas estruturas ao nível de famílias, bem como em táxons menos inclusivos, para verificar possíveis variações nesse complexo morfológico.
- Avaliar a relação de variações morfológicas entre os táxons em relação às preferências alimentares, nível trófico e habitat aos quais as espécies estão associadas.
- Descrever eventuais variações ontogenéticas e sexuais nos caracteres morfológicos apresentados.
- Avaliar as implicações filogenéticas entre os morfotipos funcionais dos dentículos orais e as espécies estudadas, por meio de um cladograma previamente estabelecido e os dados obtidos nesse estudo.

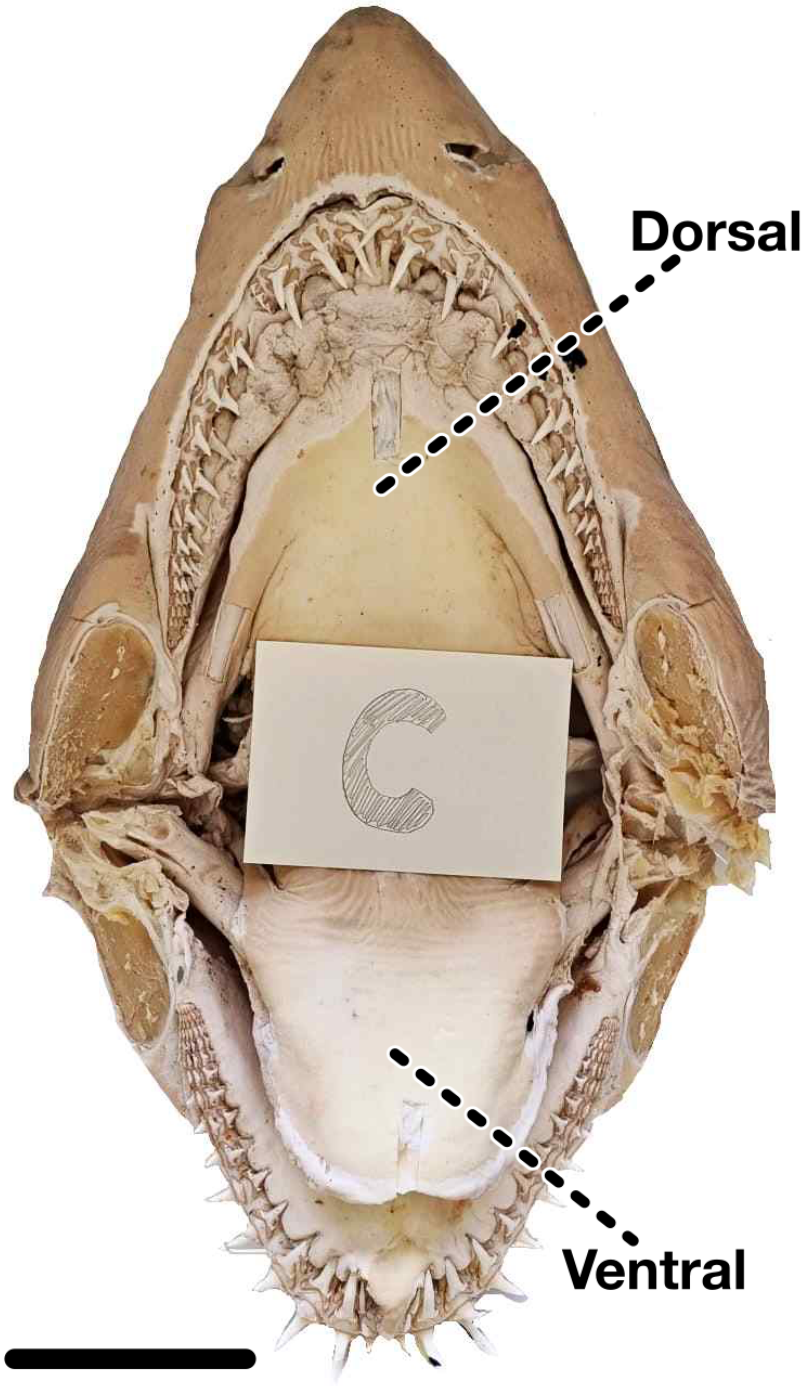
3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Espécimes analisados

Foram analisados 49 espécimes de 17 famílias e 39 espécies de tubarões Galeomorphii, obtidos em coleções nacionais provenientes do Laboratório de Pesquisa de Elasmobrânquios da UNESP (IB/CLP), em São Vicente, São Paulo; do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), São Paulo; Hokkaido University Museum (HUMZ), Hakodate, Japão; e Museu Nacional de Praga (NMP), República Tcheca. O acesso a exemplares e espécies mantidos em outras coleções foi impedido pelo advento da Pandemia de SARS-Covid 19. O arranjo taxonômico aqui utilizado segue Compagno (1984a,1984b), Gadig (2001), Gomes *et al*. (2010) e Ebert, Dando e Fowler (2021).

Para cada espécime, foram tomados, sempre que possível, o comprimento total (CT em cm), sexo e procedência. Amostras da cavidade orofaríngea que compreendem as regiões dorsal e ventral foram coletadas (Fig. 6). Alguns espécimes não possuíam catalogação no momento em que foram examinados, sendo referidos como N/C (não catalogados). Na lista de espécies examinadas apresentada a seguir, CT se refere ao comprimento total em centímetros.

Figura 6. *Carcharias taurus* com a cavidade orofaríngea exposta evidenciando as regiões dorsal e ventral amostradas neste estudo para análises de microscopia eletrônica de varredura (MEV) e de microtomografia computadorizada (MC). Barra de escala: 13 cm.



Fonte: Aline N. Poscai e Otto B. F. Gadig

Abaixo, segue a lista dos espécimes examinados neste estudo, contendo informações sobre origem do material, número de tombo, sexo e comprimento total, quando disponíveis. A classificação taxonômica seguida foi a de Fricke, Eschmeyer e Fong (2022).

Superordem Galeomorphii

Subclasse Elasmobranchii

Ordem Heterodontiformes

Família Heterodontidae

Heterodontus francisci (Girard 1855), IB/CLP 66: ♀ 27 cm CT

Heterodontus japonicus Miklouho-Maclay & Macleay 1884, NMP6V 33767: ♂ 22,3 cm CT

Ordem Orectolobiformes

Família Ginglymostomatidae

Ginglymostoma cirratum (Bonnaterre 1788) IB/CLP N/C: ♀ 26,5 cm CT

Família Hemiscylliidae

Chiloscyllium punctatum Müller & Henle 1838, IB/CLP 0024: ♂ 84 cm CT

Família Orectolobidae

Orectolobus ornatus (De Vis 1883), IB/CLP N/C: ♂ 50 cm CT

Família Rhincodontidae

Rhincodon typus Smith 1828, MZUSP N/C: ♀ 51,2 cm CT

Ordem Lamniformes

Família Alopiidae

Alopias superciliosus (Lowe 1841), IB/CLP N/C: ♂ 90 cm CT

Alopias vulpinus (Bonnaterre 1788), IB/CLP N/C: ♂ 340 cm CT

Família Carchariidae

Carcharias taurus Rafinesque 1810, IB/CLP N/C: 16 cm CT; MZUSP 37280: ♀ 21,4 cm CT; IB/CLP N/C: ♂ 41 cm CT; IB/CLP N/C: cabeça, CT e sexo indeterminados

Família Lamnidae

Isurus oxyrinchus Rafinesque 1810, IB/CLP N/C: cabeça, CT e sexo indeterminados

Lamna nasus (Bonnaterre 1788): IB/CLP N/C: 90 cm CT, cabeça, e sexo indeterminado

Família Mitsukurinidae

Mitsukurina owstoni Jordan 1898, MZUSP N/C: ♀ 111,2 cm CT

Família Odontaspididae

Odontaspis ferox (Risso 1810), IB/CLP N/C: ♂ 315 cm CT

Ordem Carcharhiniformes

Família Atelomycteridae

Atelomycterus marmoratus (Anonymous [Bennett] 1830), NMP6V 33773: ♂ 54 cm CT; NMP6V 33774: ♂ 49 cm CT

Schroederichthys chilensis (Guichenot 1848), NMP6V 80181: ♀ 51 cm CT

Schroederichthys saurisqualus Soto 2001, IB/CLP 33535: ♂ 54,5 cm CT

Família Scyliorhinidae

Scyliorhinus haeckelii (Miranda Ribeiro 1907): IB/CLP 334: ♀ 43,8 cm CT

Scyliorhinus ugoi Soares, Gadig & Gomes 2015, IB/CLP 0104: ♂ 53 cm CT

Scyliorhinus sp. IB/CLP N/C: ♀ 40 cm CT; IB/CLP N/C: ♂ 37,5 cm CT

Família Pentanchidae

Galeus melastomus Rafinesque 1810, NMP6V 33776: ♂ 48 cm CT; NMP6V 33777: ♂ 33,3 cm CT

Parmaturus angelae Soares, Carvalho, Schwingel & Gadig 2019, MZUSP 124001: ♀ 42,5 cm CT

Família Triakidae

Galeorhinus galeus (Linnaeus 1758), IB/CLP N/C: ♀ 39 cm CT

Mustelus asterias Cloquet 1819, NMP6V 80323: ♂ 40 cm CT

Mustelus schmitti Springer 1939, IB/CLP N/C: ♂ 67,5 cm CT

Família Hemigaleidae

Hemigaleus microstoma Bleeker 1852, HUMZ 01823: ♂ 85 cm CT

Família Carcharhinidae

Carcharhinus brevipinna (Valenciennes 1839), IB/CLP N/C: ♀ 67 cm CT

Carcharhinus leucas (Valenciennes 1839), IB/CLP 194: ♂ 80 cm CT; IB/CLP N/C: ♂ 85 cm CT

Carcharhinus limbatus (Valenciennes 1839), IB/CLP 110: ♀ 65 cm CT

Carcharhinus obscurus (Lesueur 1818), IB/CLP 106: ♀ 90 cm CT; IB/CLP 107: ♀ 90 cm CT

Carcharhinus plumbeus (Nardo 1827), IB/CLP 018: cabeça, CT e sexo indeterminados

Carcharhinus signatus (Poey 1868), IB/CLP N/C: 170 cm CT, cabeça, sexo indeterminado

Galeocerdo cuvier (Péron & Lesueur 1822), IB/CLP: cabeça, CT e sexo indeterminados; IB/CLP N/C: cabeça, CT e sexo indeterminados

Isogomphodon oxyrhynchus (Müller & Henle 1839), MZUSP 37289: ♂, 59,4 cm CT

Scoliodon laticaudus Müller & Henle 1838, NMP6V 33797: ♀, 35 cm CT

Rhizoprionodon porosus (Poey 1861), IB/CLP 022: cabeça, CT e sexo indeterminados

Família Sphyrnidae

Eusphyra blochii (Cuvier 1816), NMP6V 80211: ♂, 41 cm CT

Sphyrna tiburo (Linnaeus 1758), MZUSP 37341: cabeça, CT e sexo indeterminados

Sphyrna tudes (Valenciennes 1822), MZUSP 44660: ♂ 17,4 cm CT; MZUSP 44660: ♀ 17,4 cm CT

Sphyrna zygaena (Linnaeus 1758) IB/CLP N/C: cabeça, CT e sexo indeterminados

As espécies aqui examinadas foram agrupadas de acordo com seus habitats, seguindo os critérios adotados em Gadig (2001), como segue:

Costeiros: da zona entre-marés até 200 m de profundidade; espécies com ciclo de vida inteiramente ou usualmente na plataforma continental;

Oceânicos: além da plataforma continental, incluindo ilhas oceânicas; espécies com ciclo de vida inteiramente ou usualmente associado a esses ambientes;

Oceânico-Costeiro: área extensa; espécies com distribuição associada a padrões de movimentos migratórios reprodutivos, ontogenéticos ou mesmo por diferenças populacionais;

Demersal: associado ao substrato ou muito próximo dele, desde a zona entre-marés até grandes profundidades das regiões demersais;

Pelágico: a coluna de água; sem modo de vida usualmente associado ao substrato ou próximo dele.

Dados sobre as espécies examinadas, como o número amostral (N), comprimento total em centímetros (CT), sexo, maturidade sexual (MAT), habitat (HAB), morfotipo dos dentículos, tamanho máximo do embrião ao nascer (TE), tamanho máximo do adulto em centímetros (TA) e nível trófico (Ntro) são indicados na Tabela 1. As informações sobre dados biológicos foram retiradas de Compagno (1984a, 1984b), Gadig (2001) e Ebert, Dando e Fowler (2021). A classificação dos morfotipos dos dentículos foram baseados nos estudos de Reif (1985) e Dillon, Norris e O'Dea (2017).

Tabela 1. Sumário de atributos ecológicos das espécies aqui estudadas. N = número amostral, CT = comprimento total em centímetros, sexo, MAT = maturidade sexual do espécime, HAB = habitat, morfotipo do dentículo – segundo Reif (1985) e Dillon, Norris e O'Dea (2017), TE = tamanho em centímetros do embrião ao nascer, TA = tamanho máximo do adulto em centímetros e NTro = nível trófico - segundo Cortés (1999).

Espécie	N	CT (cm)	Sexo	MAT	HAB	Morfotipo	TE (cm)	TA (cm)	Ntro
Heterodontus francisci	1	~ 27	F	Embrião	CO, DE	Resistência à abrasão	~ 15 – 17	~ 122	3.2
H. japonicus	1	~ 22,3	M	Embrião	CO, DE	Resistência à abrasão	~ 18	~ 120	3.6
Ginglymostoma cirratum	1	~ 26,5	F	Embrião	CO, DE	Resistência à abrasão	~ 27 - 30	~ 304	3.8
Chiloscyllium punctatum	1	~ 84	M	Adulto	CO, DE	Resistência à abrasão	~ 13 - 17	~ 105	4.1
Orectolobus ornatus	1	~ 50	M	Juvenil	CO, DE	Ausente	~ 20	~ 288	4.0
Rhincodon typus	1	~ 51,2	F	Embrião	OC,CO	Funções generalizadas	~ 46	~ 1800	3.5
Alopias superciliosus	1	~ 90	M	Embrião	OC, PE	Resistência à abrasão	~ 100 - 140	~ 461	4.2
Alopias vulpinus	1	~ 340	M	Adulto	OC, CO, ES	Resistência à abrasão	~ 114 - 160	~ 635	4.2
Carcharias taurus	3	~ 16 ~ 21,4 ~ 41	F (21,4 cm) / M (41 cm)	Três embriões	CO, DE	Ausente	~ 95 - 105	~ 320	4.4
Carcharias taurus	1	n/a	n/a	Adulto	CO, DE	Funções generalizadas	~ 95 - 105	~ 320	4.4
Isurus oxyrinchus	1	n/a	n/a	Juvenil	OC, PE	Resistência à abrasão	~ 60 - 70	~ 408	4.3
Lamna nasus	1	90	n/a	Juvenil	OC, PE	Resistência à abrasão	~ 60 - 80	~ 355	4.2
Mitsukurina owstoni	1	~ 111,2	F	Juvenil	OC, DE	Funções generalizadas/ defesa	~ 80 - 90	~ 620	4.1
Odontaspis ferox	1	~ 315	M	Adulto	OC, DE	Funções generalizadas	~ 105	~ 450	4.2
Atelomycterus marmoratus	2	~ 49 ~ 54	M F	Adultos	CO, DE	Resistência a abrasão	~ 10 - 13	~ 70	4.1
Schroederichthys chilensis	1	~ 51	F	Adulto	CO, DE	Resistência à abrasão	~ 10	~ 70	3.5
S. saurisqualus	1	~ 54,5	M	Adulto	CO, OC, DE	Ausente	n/a	~ 69,2	3.8

***Scyliorhinus* sp.**	2	~ 43,8	F M	Adultos	DE	Ausente	n/a	n/a	4.0
Scyliorhinus haeckelii	1	~ 43,8	F	Adulto	CO, DE	Ausente	~ 10 - 13	~ 60	4.0
S. ugoi	1	~ 53	M	Adulto	CO, OC, DE	Ausente	n/a	~ 63	3.9
Galeus melastomus	2	~ 33,3 ~ 48	M	Juvenil/ Adulto	CO, DE	Ausente	n/a	~ 90	3.7
Parmaturus angelae	1	~ 42,5	F	Adulto	OC, DE	Ausente	n/a	n/a	3.6
Galeorhinus galeus	1	~ 39	F	Embrião	CO, DE	Resistência à abrasão	~ 30 - 40	~ 195	4.2
Mustelus asterias	1	~ 40	M	Juvenil	CO, DE	Resistência à abrasão	~ 28	~ 140	3.7
M. schmitti	1	~ 67,5	M	Adulto	CO, DE	Resistência à abrasão	~ 26	~ 74	3.6
Hemigaleus microstoma	1	~ 85	M	Adulto	CO, DE	Ausente	~ 47	~ 91	4.2
Carcharhinus brevipinna	1	~ 67	F	Juvenil	CO	Funções generalizadas	~ 48 - 80	~ 280	4.2
C. leucas	2	~ 80 ~ 85	M M	Juvenis	CO, ES, RI	Funções generalizadas	~ 56 - 81	~ 340	4.3
C. limbatus	1	~ 65	F	Juvenil	CO	Funções generalizadas	~38 -72	~ 255	4.2
C. obscurus	2	~ 90 ~ 90	F F	Juvenis	CO, OC	Funções generalizadas	~ 70 - 100	~ 400	4.2
C. plumbeus	1	n/a	n/a	Juvenil	CO, PE	Funções generalizadas	~ 40 - 76	~ 300	4.1
C. signatus	1	~ 170	n/a	Adulto	OC	Funções generalizadas	~ 60 - 72	~ 280	4.2
Galeocerdo cuvier	2	n/a	n/a	Juvenis	CO, OC	Funções generalizadas	~ 51 - 90	~ 550	4.1
Isogomphodon oxyrhynchus	1	~ 59,4	M	Juvenil	CO, DE	Funções generalizadas	~ 42	~ 160	4.5
Rhizoprionodon porosus	1	n/a	n/a	Adulto	CO, DE, PE	Funções generalizadas	~ 31 - 39	~ 110	3.8
Scoliodon laticaudus	1	~ 35	F	Adulto	CO, DE	Funções generalizadas	~ 12 - 15	~ 91	3.8
Eusphyra blochii	1	~ 41	M	Juvenil	CO, PE	Funções generalizadas	~ 32 - 45	~ 152	4.1
Sphyrna tiburo	1	n/a	n/a	Embrião	CO, DE	Resistência à abrasão	~ 35 - 40	~ 150	3.2
S. tudes	2	~ 17,4 ~ 17,4	M F	Embriões	CO, DE	Resistência à abrasão	~ 30	~ 150	3.6

S. zygaena	1	n/a	n/a	Juvenil	CO, OC, PE	Resistência à abrasão	~ 49 - 63	~ 400	4.2

3.2 Microscopia eletrônica de varredura (MEV)

Foram coletadas por incisão, amostras de tegumento de, no mínimo 2 cm x 2 cm, da cavidade orofaríngea, nas regiões do epitélio compreendendo o basihial, referido como ventral e a região do palato, referida como dorsal. As amostras foram conservadas em álcool 70% e em seguida, desidratadas em séries crescentes de álcoois (50%, 70%, 90% e 100%). Posteriormente foram inclusas em equipamento para realização do ponto crítico (Balzers CPD 030), coladas em *stubs*, metalizadas em ouro no aparelho metalizador (EMITECH K550) e micrografadas em microscópio eletrônico de varredura (POSCAI *et al*., 2017, 2021, 2022) no Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo (IB-USP) e Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP). Edições das imagens foram realizadas no software PhotoScape X (versão 4.1.1).

3.3 Microtomografia computadorizada (MC)

As amostras utilizadas para o microtomografia computadorizada (MC) foram as mesmas processadas para MEV, para fins comparativos entre os dois métodos. As amostras foram dissecadas e conservadas em álcool 70%. Em seguida, colocadas sobre um suporte de isopor e cobertas por uma camada de Parafilm M, que impede a desidratação das mesmas. A voltagem aplicada foi entre 20 e 90 Kv. Após esse procedimento, foram examinadas no equipamento Micro-CT (SkyScan 1176) no Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo (IB-USP). Foi realizado um total de 20 projeções das seguintes espécies: *Lamna nasus*, *Carcharhinus leucas*, *C. limbatus*, *C. obscurus* e *Galeocerdo cuvier*, referentes às regiões ventral e dorsal da cavidade orofaríngea.

As séries de imagens foram importadas para o software Amira (versão 5.0). A partir das reconstruções em 3D obtidas, as edições das imagens e montagem de pranchas foram realizadas utilizando o software PhotoScape X (versão 4.1.1).

3.4 Forma de análise dos resultados

A partir das micrografias obtidas, análises quantitativas e qualitativas foram realizadas no software Image J (versão 1.50e). Inicialmente, o ajuste da barra de escala foi regulado de acordo com o aumento de cada imagem, usando o micrômetro como unidade de medida.

A medida do dentículo foi obtida através da mensuração do diâmetro da coroa. Em ambas regiões, dorsal ou ventral, ao menos 25 dentículos foram mensurados, e a média e desvio padrão foram calculados. Em relação às medidas das papilas, o diâmetro da mesma (micrômetro) foi mensurado. Ao menos duas papilas por região foram mensuradas, e a média e desvio padrão foram calculados.

A estimativa da densidade por cm^2 de ambas estruturas foi dada a partir das imagens de MEV. Primeiramente, a escala foi ajustada de acordo com a unidade de medida (micrômetro), conforme o aumento e barra de cada imagem. Em seguida, um quadrado de 1 x 1 mm foi feito em pelo menos três quadrantes aleatórios em uma mesma imagem. Dentro de cada quadrante, os dentículos e papilas foram contados (foram considerados válidos os dentículos e papilas que estavam pelo menos 50% dentro do quadrante). Após determinar o número de papilas e dentículos, uma estimativa em cm^2 foi determinada (número de papilas/dentículos por mm^2 x 100). A contagem de ambas estruturas foi realizada na mesma seção de tecido para permitir determinar a correlação entre as mesmas. Essa metodologia foi adaptada de Rangel *et al*. (2017) e baseada em Poscai *et al*. (2021, 2022).

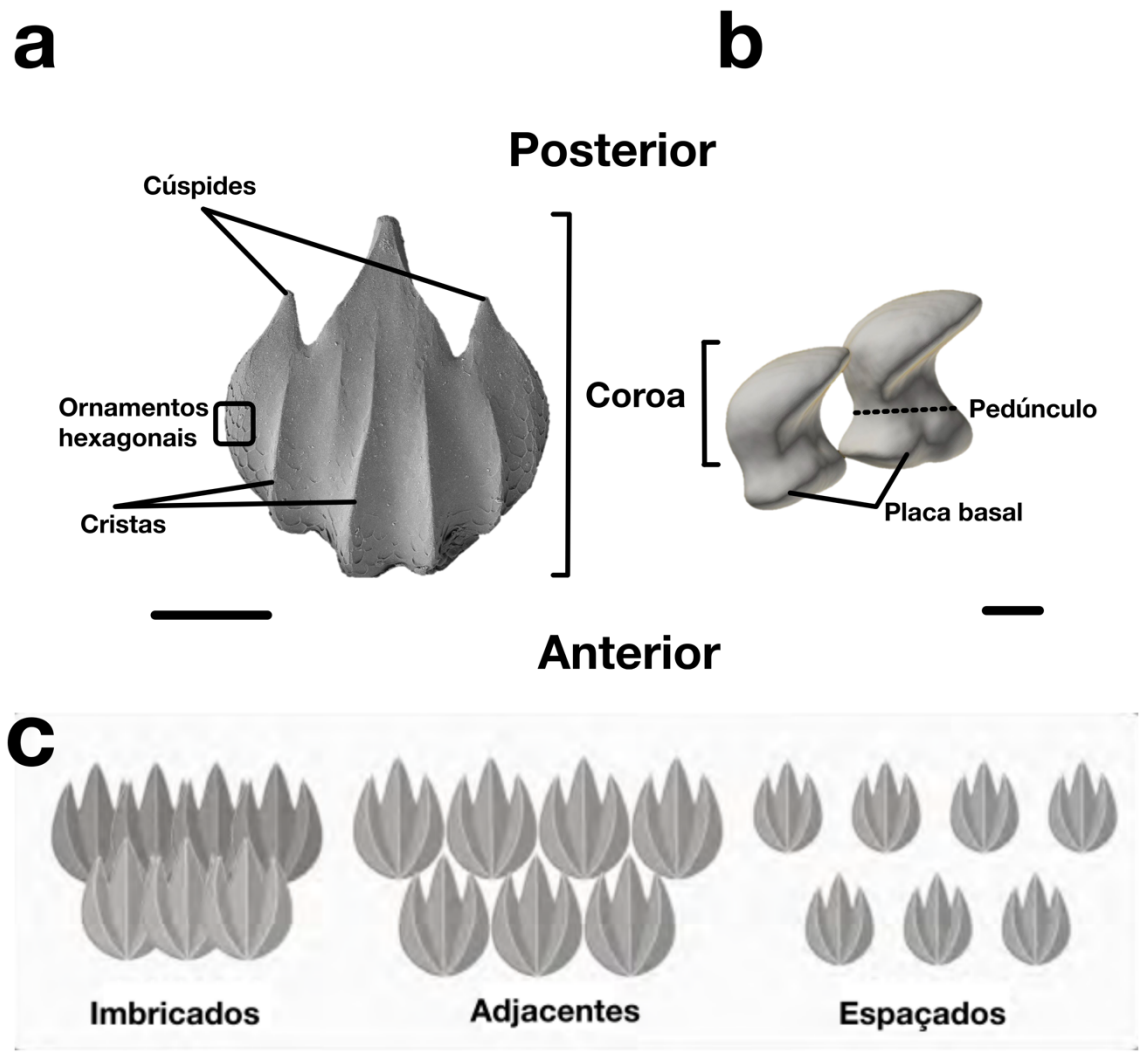
Para distinguir os dentículos dérmicos provenientes do tegumento corpóreo superficial (incluindo os dentículos do corpo, membrana nictitante, nadadeiras, etc.) dos dentículos da cavidade orofaríngea (incluindo palato, basihial, arcos branquiais e adjacências) foram utilizadas as nomenclaturas (1) dentículos dérmicos do tegumento superficial ou corpóreo e (2) dentículos orais, respectivamente. O termo “dentículos orais” é amplamente utilizado em

estudos recentes i.e., Atkinson e Collin (2012), Laranjeira *et al*. (2015), Atkinson *et al*. (2016), Ciena *et al*. (2016), Rangel *et al*. (2017, 2018, 2019), Poscai *et al*. (2021, 2022).

A morfologia dos dentículos aqui descrita foi baseada em Raschi e Tabit (1992), Marshall (2011) e Dillon, Norris e O'Dea (2017). O dentículo dérmico oral (Fig. 7) pode ser dividido nas regiões anterior e posterior. Ornamentos hexagonais ou "favos de mel" podem estar presentes na coroa, geralmente na porção anterior, mas podem ser encontrados em toda a superfície do dentículo. Além disso, a maioria dos dentículos possui uma crista anteroposterior primária, que se estende à borda anterior do pedúnculo até a superfície da coroa. No entanto, geralmente há mais de uma crista (uma a sete) cobrindo a coroa do dentículo dérmico. Além disso, os tamanhos e formas das cristas também variam dentro de uma mesma espécie e entre outras, assim como a morfologia geral do dentículo.

Após a análise das micrografias de MEV, os morfotipos funcionais dos dentículos orais foram estabelecidos seguindo Reif (1985) e mais recentemente Dillon, Norris e O'Dea (2017) e Ferrón e Botella (2017), que classificam em cinco tipos: resistência à abrasão, defesa, redução do arrasto, funções generalizadas e bioluminescência. Considerando a variação inter e intraespecífica que os dentículos dérmicos apresentam, a classificação desses morfotipos aqui adotados seguiu os padrões estabelecidos por esses autores. Além disso, vale ressaltar que a maioria dos dentículos examinados neste estudo podem ser considerados como "contínuos", na medida em que estão numa linha tênue entre dois morfotipos (Erin Dillon, University of California, comunicação pessoal). No entanto, a classificação foi a mais cautelosa possível considerando a localização desses dentículos e a morfologia dos mesmos. Por fim, em relação aos morfotipos de resistência à abrasão e resistência à abrasão das cristas, neste presente estudo, foi considerado apenas o grande grupo de "resistência à abrasão". A diferença morfológica entre as duas formas é a ausência ou presença de cristas nos dentículos, no entanto, a função se mantém a mesma.

Figura 7. Morfologia geral dos dentículos orais. **(a)** Microscopia eletrônica de varredura do dentículo de *Carcharhinus limbatus*, composto pela vista dorsal da coroa e cúspides laterais (tricuspidado) na região posterior, cristas e ornamentos hexagonais na região anterior; **(b)** Microtomografia computadorizada do dentículo oral de *Lamna nasus*, com a vista lateral evidenciando a coroa, pedúnculo e placa basal, exemplificando a nomenclatura utilizada para descrição dos dentículos neste estudo; **(c)** Critérios utilizados para determinar o nível de proximidade dos dentículos – retirado e modificado de Marshall (2011). Barra de escala: a, b 100 μm.



Fonte: Aline N. Poscai e modificado de Marshall (2011)

3.5 Relações filogenéticas

Após o estabelecimento dos morfotipos funcionais das 39 espécies examinadas, uma matriz de caracteres foi elaborada no programa Mesquite versão 3.70 (MADDISON; MADDISON, 2021). A árvore foi construída manualmente no mesmo programa e seguiu as relações de parentesco de acordo com Naylor *et al*. (2012). Após essa etapa, os tipos funcionais propostos foram submetidos a uma reconstrução histórica com o intuito de compreender a sua evolução, e sobrepostos na árvore de interrelações dos elasmobrânquios, empregando a máxima parcimônia como método de otimização. Para compreender a variação dos morfotipos de dentículos orais ao longo da filogenia foi elaborada uma análise através de caracteres provenientes dessas estruturas, representada na árvore da Figura 8.

Figura 8. Reconstrução histórica dos diferentes morfotipos dos dentículos orais da cavidade orofaríngea na árvore filogenética de Naylor *et al*. (2012), utilizando a parcimônia como critério de otimização.



Fonte: Aline N. Poscai e modificado de Naylor *et al*. (2012)

4. RESULTADOS

4.1 Microscopia eletrônica de varredura (MEV)

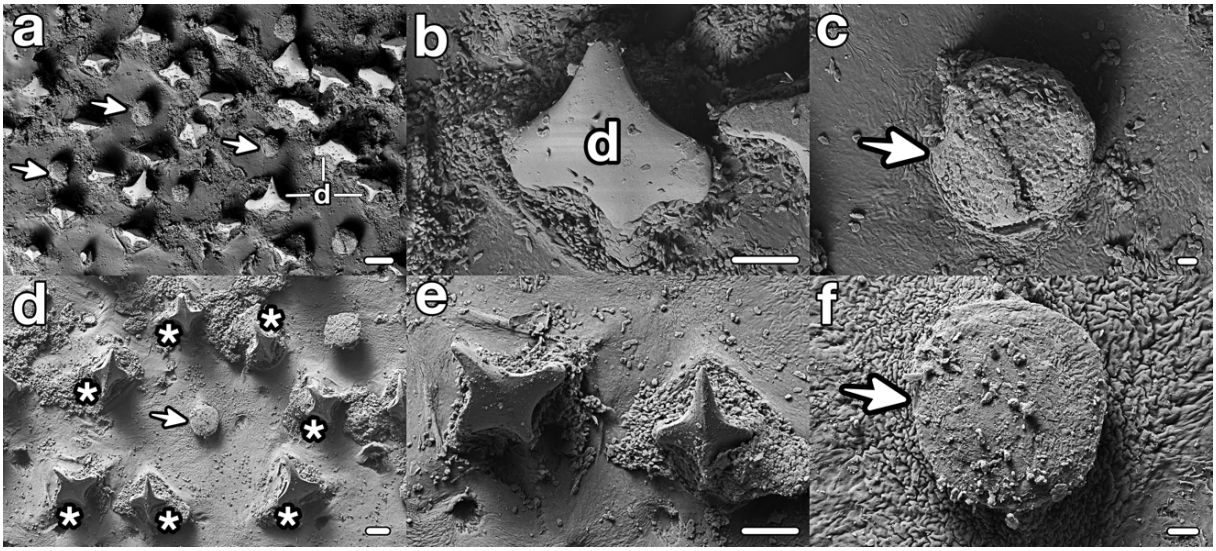
Ordem Heterodontiformes

Família Heterodontidae

Heterodontus francisci

Em um embrião fêmea de *H. francisci* (CT = 27 cm), os dentículos orais estão distribuídos nas regiões dorsal e ventral da cavidade orofaríngea, e suas cúspides se direcionam ao esôfago. Apresentam tamanho médio de 244,3 ± 63,2 µm e densidade de aproximadamente 400 dentículos por cm^2 dorsalmente e 350 por cm^2 ventralmente. Os dentículos apresentam formato de "folha" e apresentam uma única cúspide pontiaguda (Tabela 2). Os dentículos possuem uma crista bem pronunciada da margem posterior a anterior do dentículo, ou em alguns casos, podem ser ausentes (Fig. 9a-b, d-e). Os dentículos estão distribuídos espaçadamente no epitélio orofaríngeo e, em alguns casos, formam um arranjo circular em volta das papilas orais (Fig. 9a,d). As papilas orais são circulares e se localizam entre os dentículos. O tamanho médio é de 133,3 ± 35,5 µm e densidade de ~ 140 papilas por cm^2 dorsalmente (Fig. 9a,c) e ~ 150 por cm^2 ventralmente (Fig. 9d,f) (Tabela 3).

Figura 9. Microscopia eletrônica de varredura dos dentículos e papilas orais da cavidade orofaríngea de embrião fêmea de *Heterodontus francisci* (CT= 27 cm). **(a-c)** região dorsal, com dentículos unicuspidados (d) localizados próximos as papilas circulares (setas brancas); **(d-f)** região ventral com dentículos unicuspidados (d) que em alguns casos formam um arranjo circular em torno das papilas (setas brancas). Barra de escala: a 200 µm; b, d, e 100 µm; c, f 20 µm.

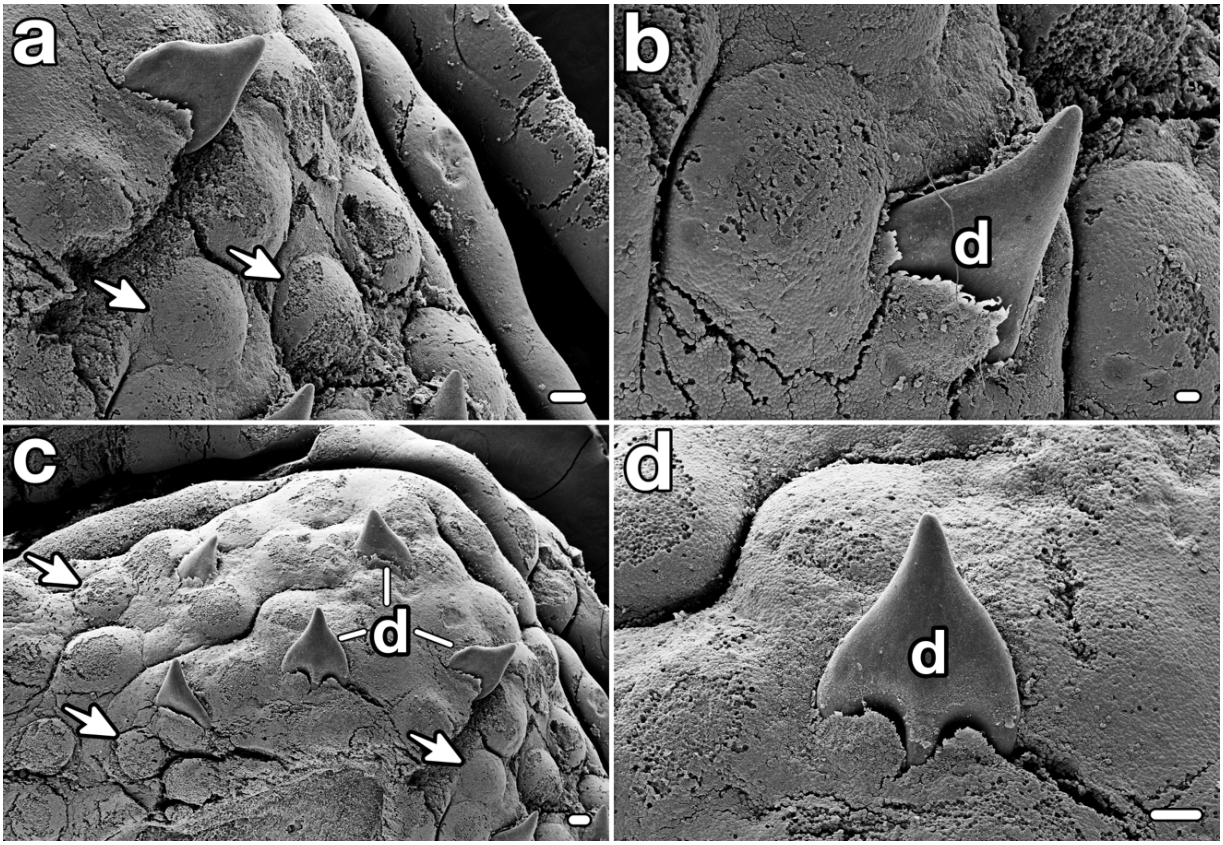


Fonte: Aline N. Poscai

Heterodontus japonicus

Em um embrião macho de *H. japonicus* (CT= 22,3 cm) os dentículos e papilas orais estão distribuídos espaçadamente entre si, somente na região ventral da cavidade orofaríngea. Majoritariamente, as cúspides dos dentículos se direcionam para o esôfago. Os dentículos são unicuspidados, não possuem ornamentos hexagonais e em alguns casos, possuem uma única crista, restrita a região anterior do dentículo. Apresentam tamanho médio de 295,7 ± 69,5 µm e densidade de ~ 175 cm^2 ventralmente (Fig. 10a-d) (Tabela 2). As papilas são circulares com tamanho médio de 358,3 ± 47 µm e densidade de ~ 375 cm^2 ventralmente (Tabela 3). Não foi possível estimar a densidade de papilas e dentículos na região dorsal devido à falta de amostras satisfatórias da região dorsal da cavidade orofaríngea desse espécime.

Figura 10. Microscopia eletrônica de varredura dos dentículos e papilas orais da região ventral da cavidade orofaríngea de embrião macho de *Heterodontus japonicus* (CT= 22,3 cm). **(a-d)** dentículos unicuspidados (d) estão localizados próximos as papilas circulares (setas brancas). Os dentículos apresentam diferentes direcionamentos das cúspides. Barra de escala: a, c, d 100 μm; b 30 μm.



Fonte: Aline N. Poscai

Ordem Orectolobiformes

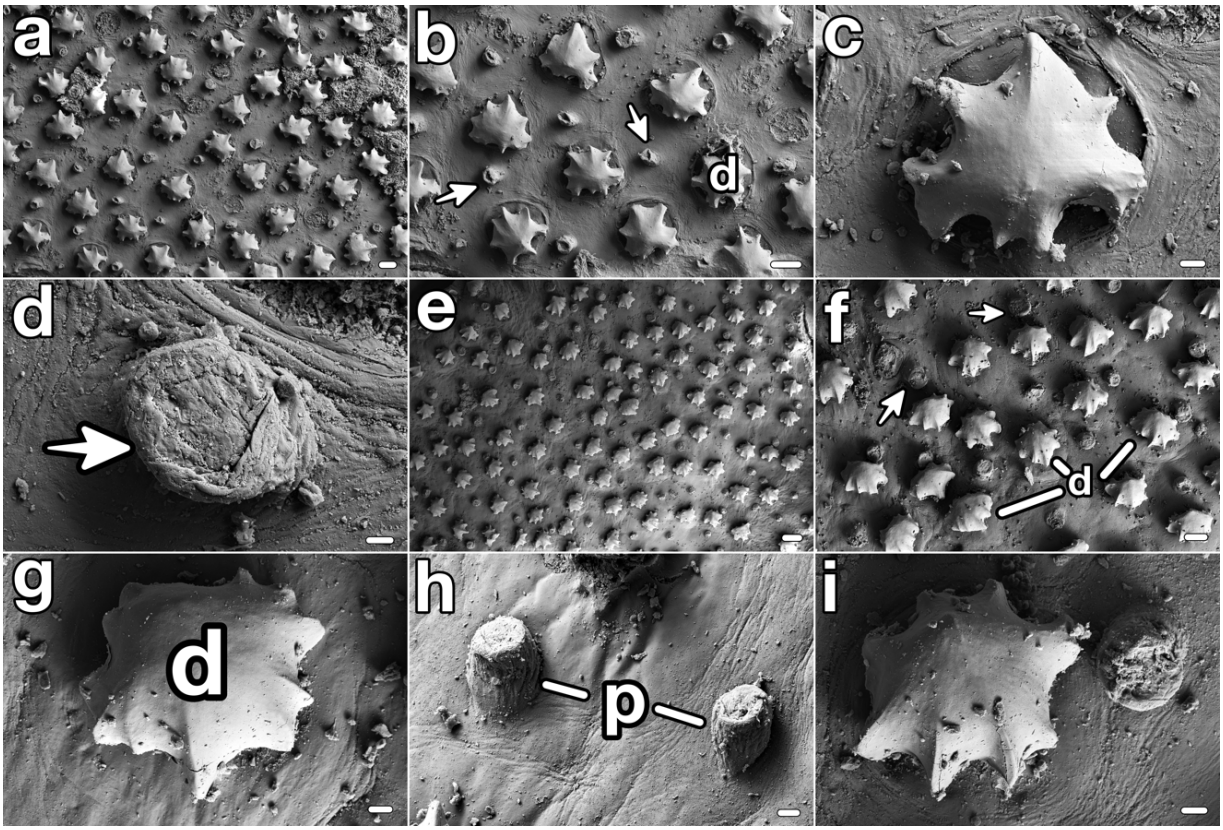
Família Ginglymostomatidae

Ginglymostoma cirratum

Em um embrião fêmea de *G. cirratum* (CT= 26,5 cm), os dentículos orais estão distribuídos nas regiões dorsal e ventral da cavidade orofaríngea. As cúspides se direcionam ao esôfago. Os dentículos têm tamanho médio de 203,1± 21 μm e densidade média de 1.060 por cm^2 dorsalmente e 750 por cm^2 ventralmente, distribuídos espaçadamente entre si. Possuem três cúspides (tricuspidados) e a coroa tem formato de "estrela", com quatro a oito cristas restritas

a região posterior do dentículo (Fig. 11a-c) (Tabela 2). As papilas são circulares e se encontram entre os dentículos orais (Fig. 11a-b, d-f, h-i). Possuem tamanho médio de 68,7 ± 18 µm e densidade de ~ 660 por cm^2 dorsalmente e 500 por cm^2 ventralmente (Tabela 3).

Figura 11. Microscopia eletrônica de varredura dos dentículos e papilas orais da cavidade orofaríngea de embrião fêmea de *Ginglymostoma cirratum* (CT= 26,5 cm). **(a-d)** região dorsal com dentículos (d) tricuspidados com espaçamento entre si e papilas circulares (setas brancas); **(e-i)** a região ventral apresenta o mesmo padrão morfológico e de distribuição dos dentículos (d) e papilas orais (p). Barra de escala: a, b, f 100 µm; c, g, h, i 20 µm; d 10 µm; e 200 µm.



Fonte: Aline N. Poscai

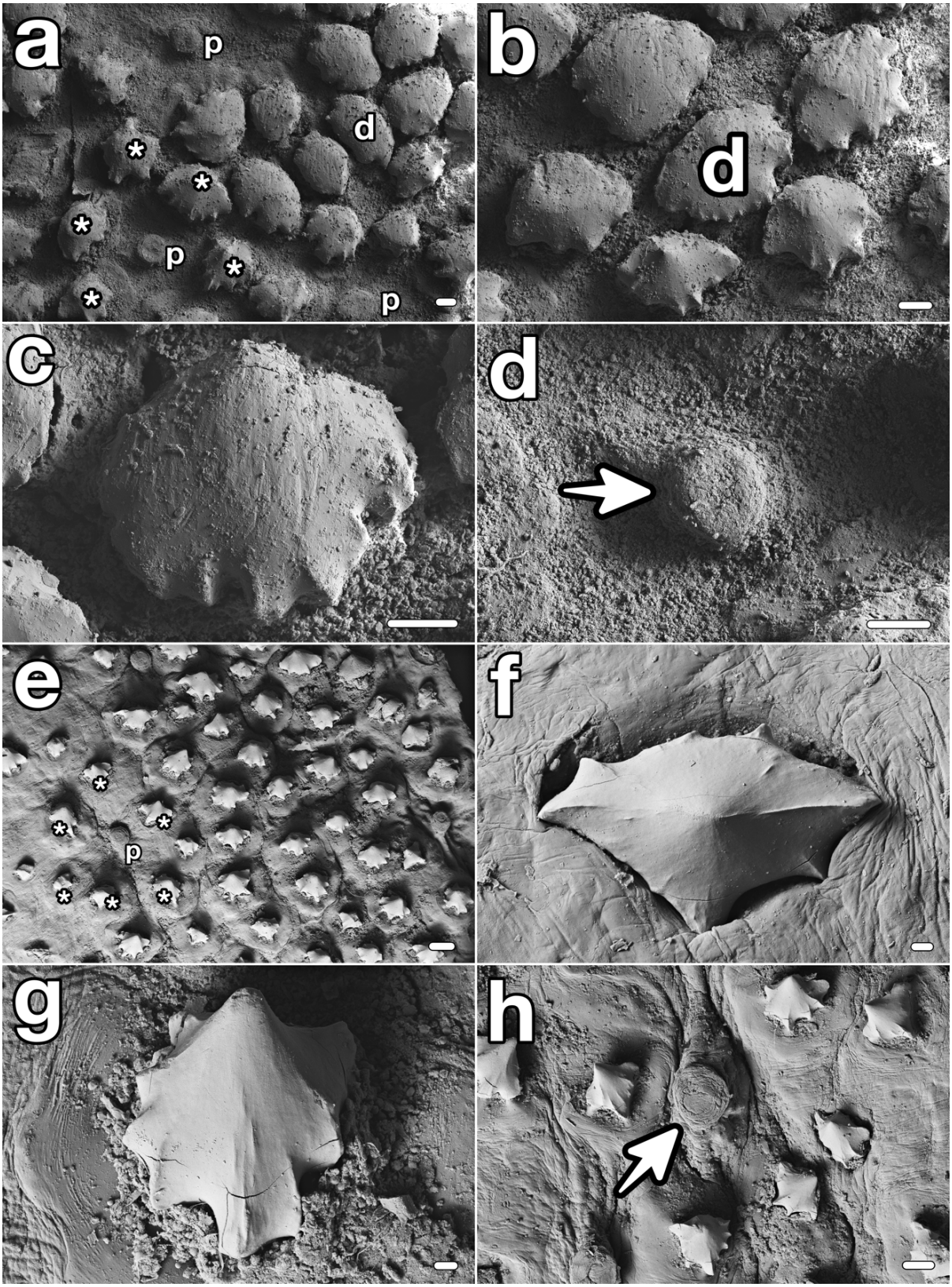
Família Hemiscylliidae

Chiloscyllium punctatum

Em um macho adulto de *C. punctatum* (CT= 84 cm), os dentículos e papilas orais estão distribuídos nas regiões dorsal e ventral da cavidade orofaríngea. As cúspides dos dentículos se

direcionam ao esôfago. Os dentículos apresentam tamanho médio de 362 ± 75,6 μm e densidade de aproximadamente 460 dentículos por cm^2 dorsalmente e ~ 400 por cm^2 ventralmente, adjacentes entre si. Na região dorsal, os dentículos são arredondados e largos, com uma única cúspide (unicuspidado) e apresentam cristas que variam de quatro a oito restritas à região anterior (Fig. 12a-c) (Tabela 2). Na região ventral, os dentículos apresentam formato de "diamante", mais achatados e com uma leve coroa pronunciada (Fig. 12e-h). As papilas orais são circulares e estão localizadas entre os dentículos (Fig. 12a, e, h), possuem tamanho médio de 198,5 ± 38,7 μm e densidade de 100 papilas por cm^2 tanto dorsalmente quanto ventralmente (Tabela 3). Em alguns casos, em ambas regiões, os dentículos formam um arranjo circular em torno das papilas orais (Fig. 12a, e, h).

Figura 12. Microscopia eletrônica de varredura dos dentículos e papilas orais da cavidade orofaríngea de macho adulto de *Chiloscyllium punctatum* (CT= 84 cm). **(a-d)** região dorsal com dentículos (d) unicuspidados e circulares, adjacentes entre si, e papilas orais circulares (setas brancas); **(e-h)** a região ventral apresenta dentículos (d) com formato de "diamante" e mais achatados, com uma coroa levemente mais pronunciada que a da região dorsal e papilas orais circulares (setas brancas). Em ambas regiões, os dentículos formam um arranjo circular em torno das papilas (indicados pelos asteriscos). Barra de escala: a, b, c, d, h 100 μm; e 200 μm; f, g 20 μm.



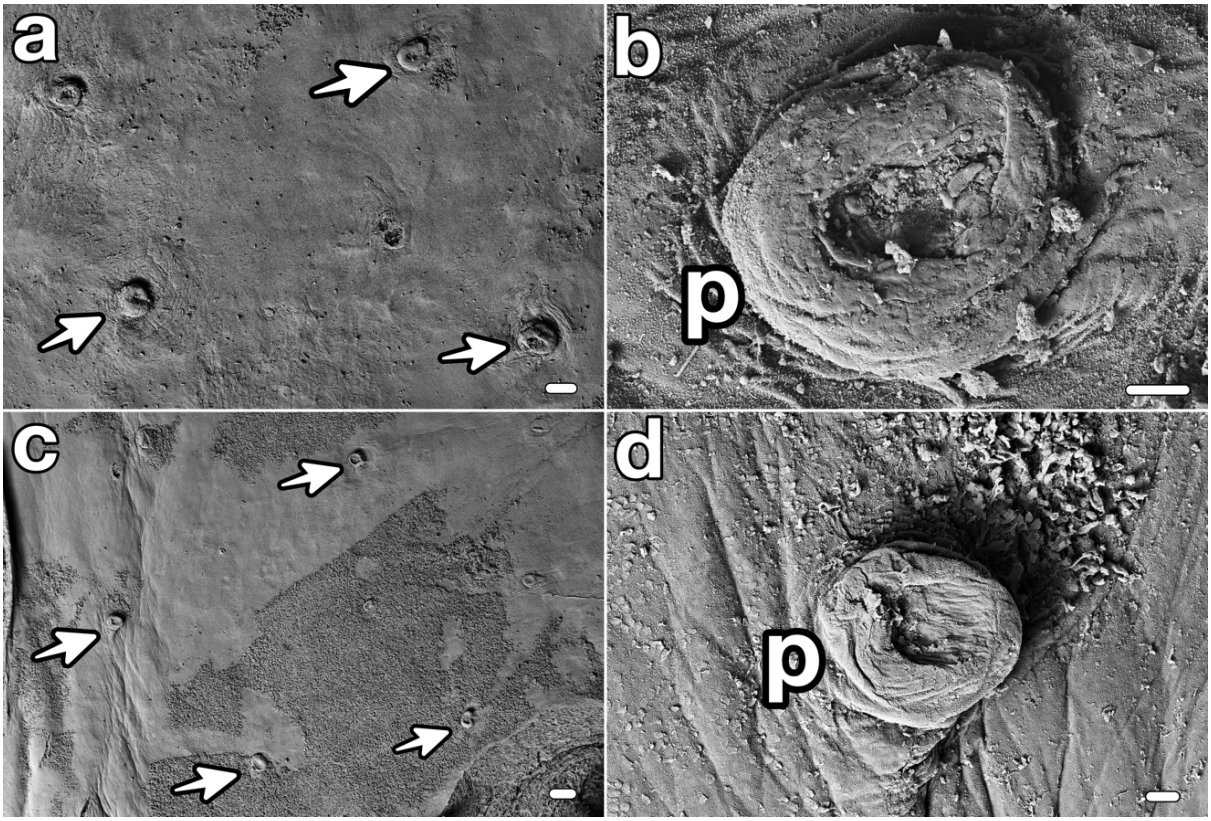
Fonte: Aline N. Poscai

Família Orectolobidae

Orectolobus ornatus

Em um macho juvenil de *O. ornatus* (CT= 50 cm), as papilas orais estão distribuídas nas regiões dorsal e ventral da cavidade orofaríngea, espaçadamente entre si. As papilas apresentam formato circular (Fig. 13a-d), tamanho médio de 115,1 ± 31 μm e densidade de aproximadamente 130 papilas por cm^2 dorsalmente e ~ 100 por cm^2 ventralmente (Tabela 3). Não foram observados dentículos orais em ambas regiões amostradas.

Figura 13. Microscopia eletrônica de varredura das papilas orais da cavidade orofaríngea de macho juvenil de *Orectolobus ornatus* (CT= 50 cm). **(a-b)** região dorsal com papilas (p) circulares (setas brancas) espaçadas entre si; **(c-d)** região ventral com o mesmo padrão, as papilas (p) também são indicadas pelas setas brancas. Barra de escala: a 100 μm; b, d 20 μm; c 200 μm.



Fonte: Aline N. Poscai

Família Rhincodontidae

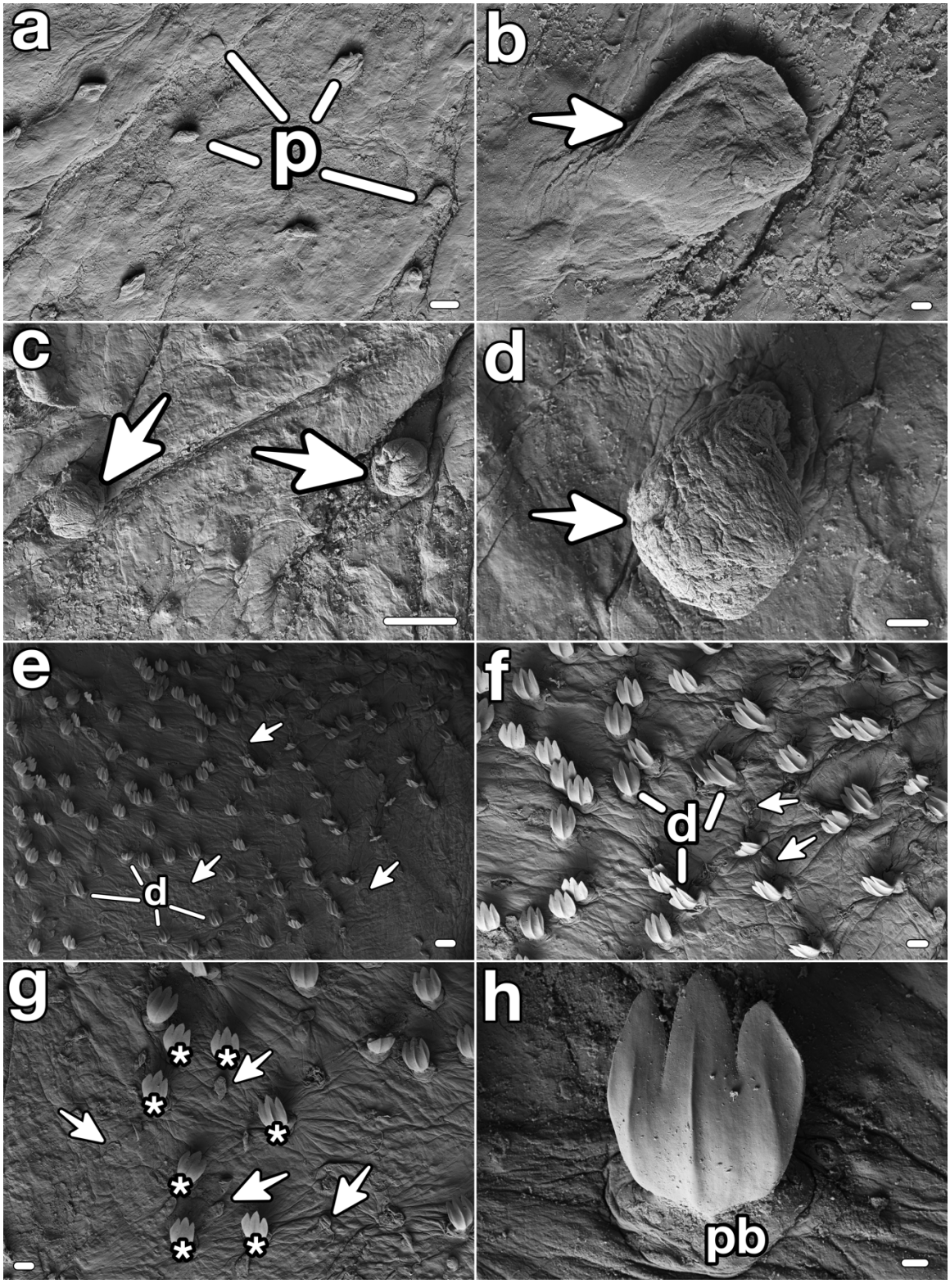
Rhincodon typus

Em embrião fêmea de *R. typus* (CT= 51,2 cm), as papilas estão distribuídas nas regiões dorsal e ventral da cavidade orofaríngea, porém, nenhum dentículo foi encontrado nessas regiões. No entanto, por se tratar de um embrião cuja cavidade orofaríngea era pequena e de fácil acesso, adicionalmente, foi amostrada a região dorsal que compreende os arcos branquiais, onde foram encontrados dentículos orais.

As papilas orais apresentam duas morfologias: ovais nas regiões dorsal da cavidade orofaríngea (Fig. 14a-b) e próximo aos arcos branquiais (Fig. 14e-g), e circulares na região ventral (Fig. 14c-d). O tamanho médio das papilas orais é de 80,3 ± 20,5 μm e a densidade de aproximadamente 410 papilas por cm^2 dorsalmente e ~ 360 por cm^2 ventralmente (Tabela 3).

Na região que compreende os arcos branquiais, os dentículos estão espaçados entre si, e em sua maioria, as cúspides se direcionam ao esôfago. Os dentículos têm tamanho médio de 146,4 ± 8 μm e densidade de aproximadamente 710 por cm^2. Possuem três cúspides de tamanho similar, sendo as laterais tão longas quanto as centrais. Além disso, foi possível observar a placa basal do dentículo (Fig. 14h). Apresentam três cristas que se estendem em toda superfície dorsal da coroa (Fig. 14e-h) (Tabela 2). Em alguns casos, os dentículos orais formam um arranjo circular em torno das papilas orais (Fig. 14g).

Figura 14. Microscopia eletrônica de varredura dos dentículos e papilas orais da cavidade orofaríngea de embrião fêmea de *Rhincodon typus* (CT= 50 cm). **(a-b)** região dorsal com papilas orais (p) ovais espaçadas entre si; **(c-d)** a região ventral apresenta papilas orais (setas brancas) circulares com espaçamento similar ao da região dorsal; **(e-h)** região dorsal que compreende os arcos branquiais, com dentículos (d) tricuspidados distribuídos espaçadamente e em alguns casos com sobreposição dos mesmos. A placa basal (pb) do dentículo é visível. As papilas orais (setas brancas) são ovais e se localizam entre os dentículos. Em alguns casos, os dentículos formam um arranjo circular em torno das papilas (indicado pelos asteriscos). Barra de escala: a 100 μm; b, d 20 μm; c 200 μm.



Fonte: Aline N. Poscai

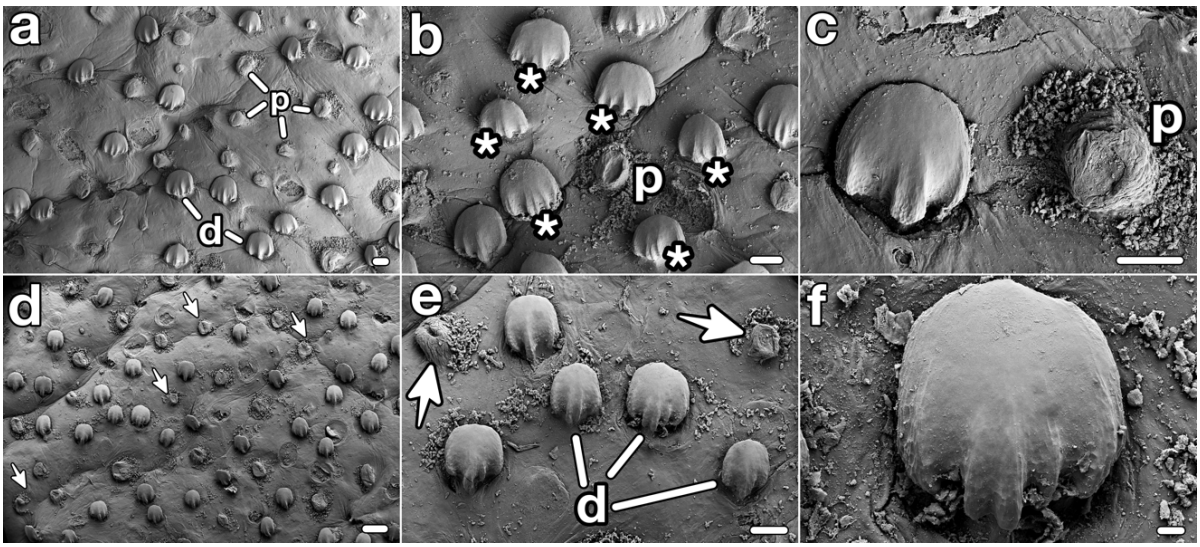
Ordem Lamniformes

Família Alopiidae

Alopias superciliosus

Em embrião macho de *A. superciliosus* (CT= 90 cm), os dentículos orais estão distribuídos nas regiões dorsal e ventral da cavidade orofaríngea, espaçados entre si. As cúspides se direcionam ao esôfago. Possuem tamanho médio de 167,7 ± 24 μm e densidade de aproximadamente 480 por cm^2 dorsalmente e 525 por cm^2 ventralmente. Os dentículos são unicuspidados com formato arredondado e possuem de três a seis cristas restritas a região anterior do dentículo. Ornamentos hexagonais também estão restritos a essa região (Fig. 15a-f) (Tabela 2). As papilas orais são circulares e se localizam entre os dentículos. Apresentam tamanho médio de 95 ± 26,7 μm e densidade de ~ 300 por cm^2 em ambas regiões da cavidade orofaríngea (Fig. 15a-e) (Tabela 3). Em alguns casos, os dentículos formam um arranjo circular em torno das papilas (Fig. 15a-b, d).

Figura 15. Microscopia eletrônica de varredura dos dentículos e papilas orais da cavidade orofaríngea de embrião macho de *Alopias superciliosus* (CT= 90 cm). **(a-c)** a região dorsal apresenta dentículos (d) arredondados e unicuspidados espaçados entre si com a presença de papilas (p) circulares entre eles. Em alguns casos, os dentículos (asteriscos brancos) formam um arranjo circular em torno das papilas (p); **(d-f)** a região ventral apresenta o mesmo padrão morfológico da região dorsal, com dentículos (d) arredondados circundando as papilas (setas brancas). Barra de escala: a, b, c, e 100 μm; d 200 μm; f 20 μm.

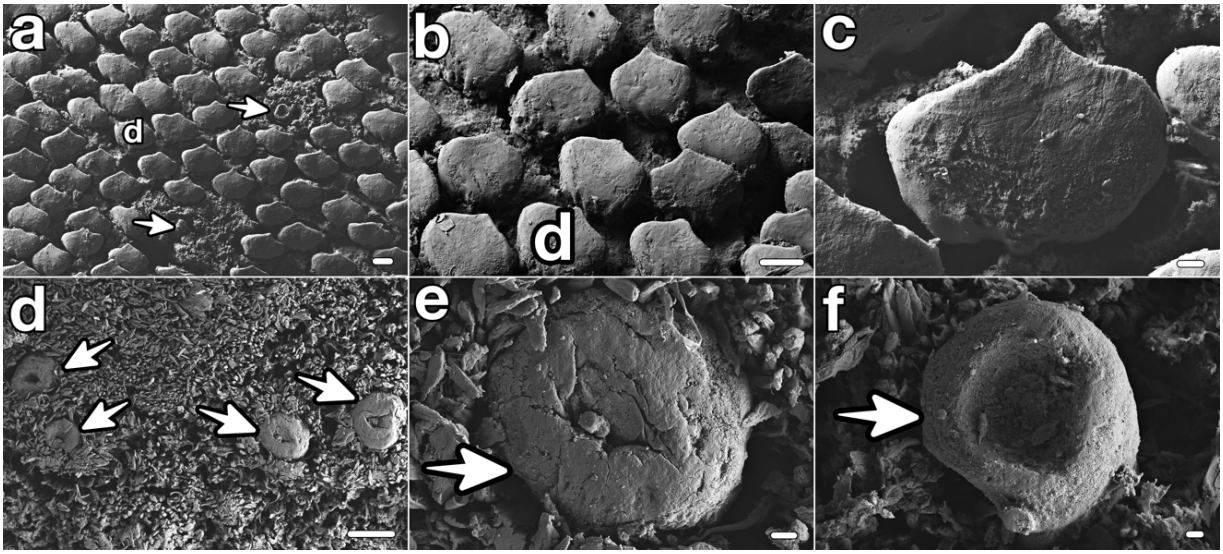


Fonte: Aline N. Poscai

Alopias vulpinus

Em macho adulto de *A. vulpinus* (CT= 340 cm), os dentículos orais estão distribuídos somente na região dorsal da cavidade orofaríngea. As cúspides se direcionam ao esôfago. Os dentículos têm tamanho médio de 227 ± 24,2 μm e alta densidade de aproximadamente 1.875 por cm^2, se sobrepondo. Os dentículos apresentam formato de "folha" e uma única cúspide, sem cristas e sem ornamentos hexagonais (Fig. 16a-c) (Tabela 2). As papilas orais são circulares e se localizam entre os dentículos (Fig. 16a). Possuem tamanho médio de 92,6 ± 15,9 μm e apresentam densidade de aproximadamente 130 por cm^2 dorsalmente (Tabela 3). A região ventral desse espécime estava indisponível para análise, portanto, adicionalmente, foi amostrada a faringe, na qual foram encontradas somente papilas orais circulares envoltas pelo epitélio faríngeo (Fig. 16d-f).

Figura 16. Microscopia eletrônica de varredura dos dentículos e papilas orais da cavidade orofaríngea de macho adulto de *Alopias vulpinus* (CT= 340 cm). **(a-c)** região dorsal com dentículos (d) sobrepostos e unicuspidados com papilas orais circulares (setas brancas) localizadas entre os dentículos; **(d-f)** região da faringe com papilas circulares (setas brancas) envoltas por epitélio faríngeo. Barra de escala: a, b, d 100 μm; c 20 μm; e, f 10 μm.



Fonte: Aline N. Poscai

Família Carchariidae

Carcharias taurus

A ontogenia de *C. taurus* foi examinada em quatro espécimes de faixas etárias distintas, sendo três embriões e um adulto. Em embrião de menor classe de tamanho (CT=16 cm), as papilas estão distribuídas nas regiões dorsal e ventral da cavidade orofaríngea (Fig. 17a-d). As papilas são circulares com tamanho médio de 106,5 ± 24 µm, e estão distribuídas espaçadamente na região dorsal, com densidade média de 550 por cm^2. Os microvilos foram observados na região apical da papila (Fig. 17a-b), enquanto na região ventral elas estão mais próximas entre si (Fig. 17c-d) e apresentam maior densidade, com cerca de 2.300 por cm^2 (Tabela 3). No entanto, nenhum dentículo oral foi observado nessas regiões.

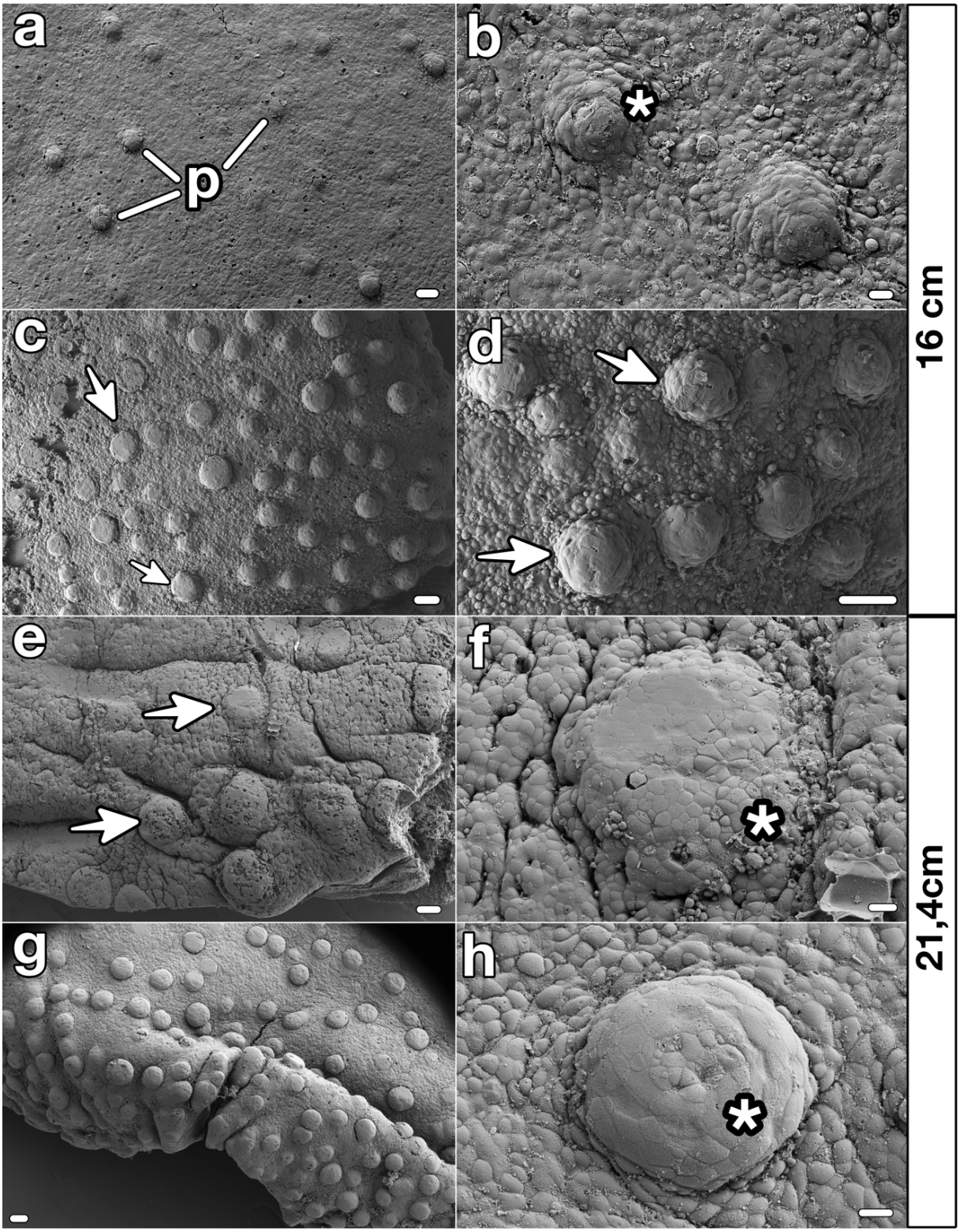
Em embrião fêmea (CT= 21,4 cm), em ambas regiões da cavidade orofaríngea foi possível observar apenas a presença de papilas orais circulares, uniformemente distribuídas, com tamanho médio de 163,6 ± 38,5 µm. Apresentando o mesmo padrão do embrião de menor tamanho, as papilas apresentam menor densidade na região dorsal, com aproximadamente 400 cm^2 (Fig. 17e-f), enquanto a região ventral apresenta ~ 2.200 papilas por cm^2 (Fig 17g-h) (Tabela 3). Além disso, na região apical da papila foi observada a presença de microvilos (Fig. 17f,h). Nenhum dentículo foi observado nesse espécime.

Em embrião macho (CT= 41 cm), as papilas são circulares e se distribuem espaçadamente nas regiões dorsal (Fig. 18a-b) e ventral (Fig. 18dc-d). As papilas têm tamanho médio de 79,7 ± 22,7 µm, e em comparação os outros espécimes, apresentaram baixa densidade de papilas, com aproximadamente ~ 400 por cm^2 dorsalmente e 260 por cm^2 ventralmente (Tabela 3). Nenhum dentículo foi encontrado na cavidade orofaríngea desse espécime.

Em espécime adulto (sexo e CT indeterminados), os dentículos orais estão distribuídos adjacentes uns aos outros nas regiões dorsal (Fig. 18e-f) e ventral (Fig. 18-g-j) da cavidade orofaríngea. Em ambas regiões, os dentículos são unicuspidados e em alguns casos, tricuspidados, com as duas cúspides laterais apresentando formato de "asa", com tamanho médio de 426,3 ± 37,1 µm. As cristas são bem demarcadas, variando de quatro a seis, arranjadas

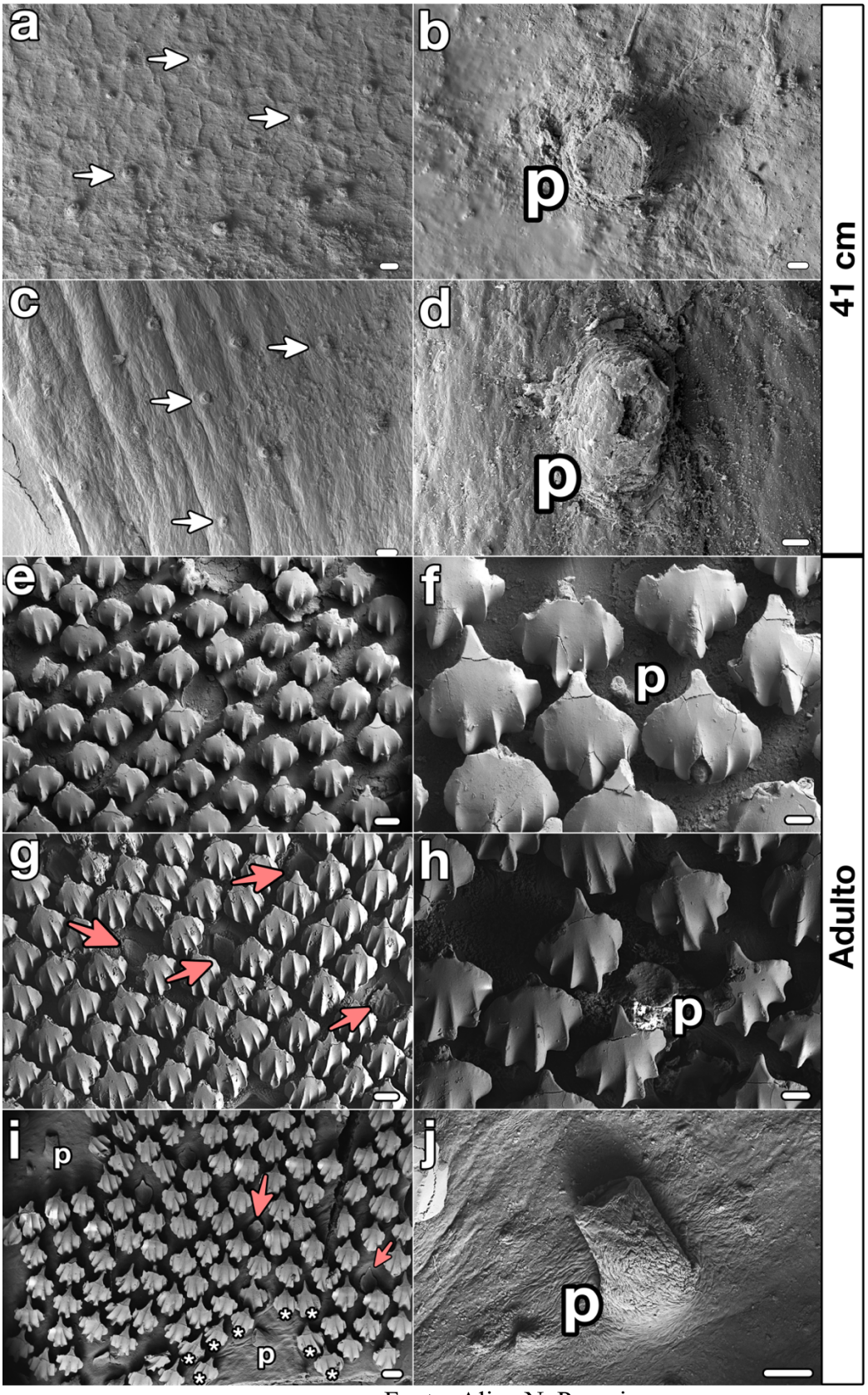
longitudinalmente, da porção anterior da coroa até a porção mediana. Em alguns casos, se estendem por toda superfície da coroa (Fig. 18e-j). Ornamentos hexagonais não foram observados. Além disso, dentículos em formação se distribuem entre os dentículos já formados. Em alguns casos, esses dentículos em formação podem apresentar uma única cúspide, sem a presença de cristas, ou podem apresentar cristas bem demarcadas e três cúspides ligeiramente pronunciadas (Fig. 18g,i). A densidade de dentículos foi de aproximadamente 600 por cm^2 dorsalmente e 620 por cm^2 ventralmente (Tabela 2). As papilas orais são circulares (Fig. 18f,h) e ovais em alguns casos, se apresentando como elevações no epitélio (Fig. 18i-j). Apresentam tamanho médio de 114,4 ± 66,2 μm, e densidade de aproximadamente 50 por cm^2 dorsalmente e 40 por cm^2 ventralmente (Tabela 3). Em alguns casos, os dentículos formam um arranjo circular em torno das papilas (Fig. 18i).

Figura 17. Microscopia eletrônica de varredura das papilas orais da cavidade orofaríngea de embriões de *Carcharias taurus*. **(a-b)** em embrião de 16 cm CT, a região dorsal apresenta papilas (p) circulares espaçadas entre si. Além disso, microvilos foram observados na região apical da papila, indicados pelo asterisco branco; **(c-d)** na região ventral do embrião de 16 cm CT, as papilas (setas brancas) possuem maior densidade e estão distribuídas mais próximas entre si; **(e-f)** em embrião de 21,4 cm CT, as papilas (setas brancas) estão distribuídas pelo epitélio oral, e possuem microvilos na região apical (asterisco branco); **(g-h)** na região ventral de embrião de 21,4 cm CT, a densidade de papilas é maior e elas se apresentam distribuídas uniformemente pelo epitélio. Barra de escala: a, c, d, e, g 100 μm; b, f, h 20 μm.



Fonte: Aline N. Poscai

Figura 18. Microscopia eletrônica de varredura das papilas orais da cavidade orofaríngea de *Carcharias taurus*. **(a-b)** em embrião de 41 cm CT, a região dorsal apresenta papilas (p) sendo também indicadas pelas setas brancas, espaçadas entre si; **(c-d)** na região ventral do embrião de 41 cm CT, o mesmo padrão pode ser observado, com as papilas circulares espaçadas entre si; **(e-f)** em espécime adulto, os dentículos estão distribuídos quase adjacentes entre si, e são tricuspidados e unicuspidados, com cristas bem demarcadas. As papilas (p) são de pequeno tamanho e se localizam entre os dentículos; **(g-j)** na região ventral de espécime adulto, os dentículos quase se sobrepõem, e apresentam cristas bem demarcadas. Em alguns casos, dentículos em formação (setas vermelhas) se localizam entre os dentículos completamente formados. As papilas (p) se localizam entre os dentículos e podem ter formato circular e oval. Os dentículos (asteriscos brancos) formam um arranjo circular em torno das papilas (p). Barra de escala: a, f, h, j 100 μm; b, d, 20 μm; c, e, g, i 200 μm.



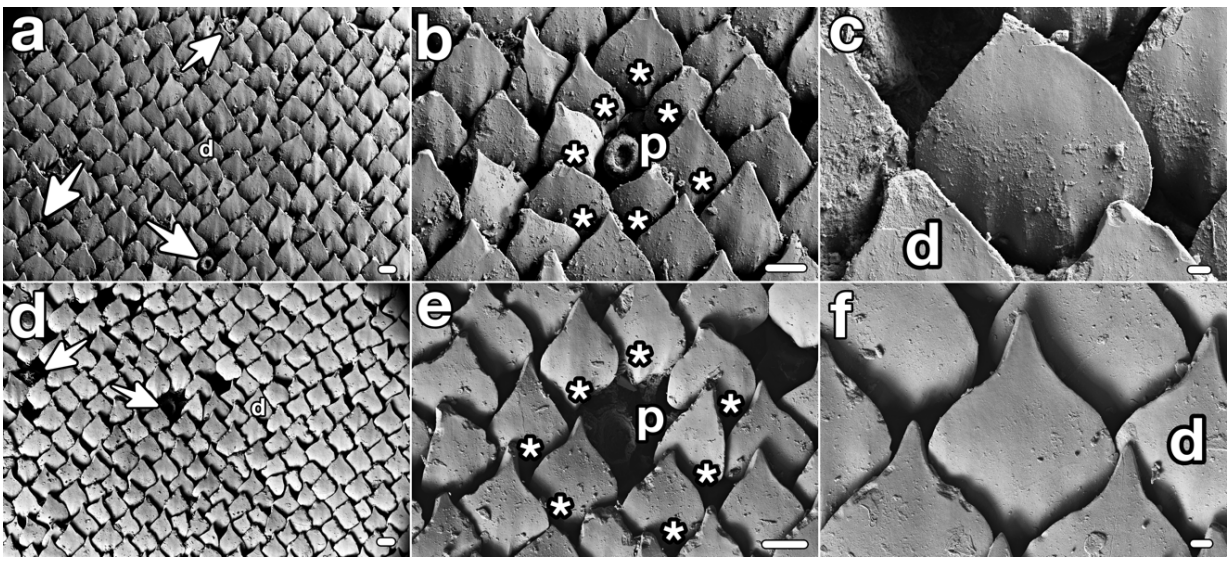
Fonte: Aline N. Poscai

Família Lamnidae

Isurus oxyrinchus

Em indivíduo juvenil de *I. oxyrinchus*, os dentículos orais estão distribuídos nas regiões dorsal e ventral da cavidade orofaríngea, imbricados entre si. As cúspides se direcionam ao esôfago. Apresentam tamanho médio de 191,3 ± 30,4 µm e densidade de ~ 3.200 por cm^2 dorsalmente e 3.530 por cm^2 ventralmente, se sobrepondo. Os dentículos são unicuspidados e apresentam formato de "folha", com cristas variando de três a cinco, restritas a região anterior do dentículo (Fig. 19a-f) (Tabela 2). As papilas são circulares e se localizam entre os dentículos (Fig. 19a-b, d-e). Possuem tamanho médio de 85,3 ± 12,4 µm e densidade de aproximadamente 50 por cm^2 dorsalmente e 60 por cm^2 ventralmente (Tabela 3). Em alguns casos, os dentículos formam um arranjo circular em torno das papilas (Fig. 19b,e).

Figura 19. Microscopia eletrônica de varredura dos dentículos e papilas orais da cavidade orofaríngea de juvenil de *Isurus oxyrinchus*. **(a-c)** a região dorsal apresenta dentículos (d) unicuspidados imbricados e papilas (p) indicadas pelas setas brancas se localizam entre os dentículos; **(d-f)** a região ventral apresenta dentículos (d) unicuspidados imbricados com papilas (p) circulares entre eles, também indicadas pelas setas brancas. Em alguns casos, os dentículos (asteriscos brancos) formam um arranjo circular em torno das papilas. Barra de escala: a, b, d, e 100 µm; c, f 20 µm.

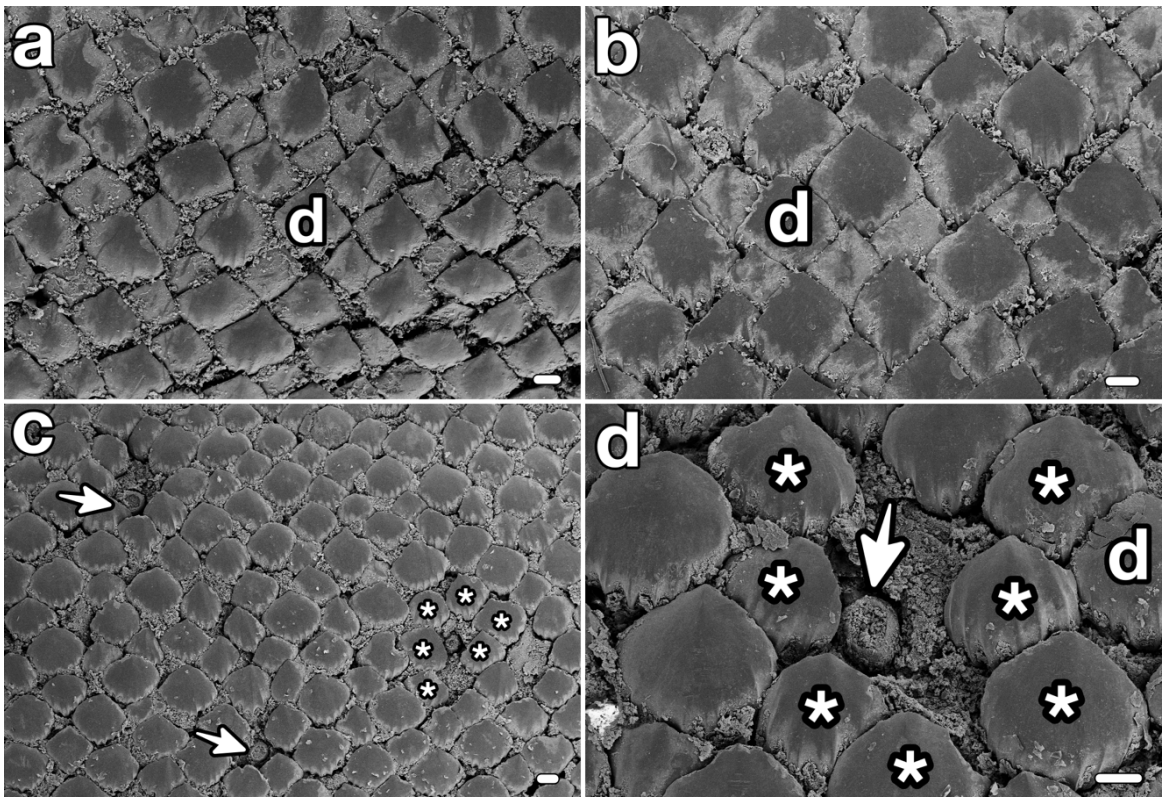


Fonte: Aline N. Poscai

Lamna nasus

Em um indivíduo juvenil de *L. nasus* (CT= 90 cm), os dentículos orais estão distribuídos nas regiões dorsal e ventral da cavidade orofaríngea. As cúspides se direcionam ao esôfago. Os dentículos têm tamanho médio de 332 ± 48,2 μm e alta densidade de aproximadamente 1.760 dentículos por cm^2 dorsalmente e 1.230 por cm^2 ventralmente, imbricados entre si. Os dentículos apresentam cristas que variam de três a oito restritas a região anterior do dentículo, sem a presença de ornamentos hexagonais (Fig. 20a-d) (Tabela 2). As papilas orais são circulares e se localizam entre os dentículos (Fig. 20c-d). Possuem tamanho médio de 129 ± 35,3 μm e densidade de aproximadamente 100 papilas por cm^2 dorsalmente e ventralmente (Tabela 3). Em alguns casos, os dentículos formam um arranjo circular em torno das papilas orais (Fig. 20c-d).

Figura 20. Microscopia eletrônica de varredura dos dentículos e papilas orais da cavidade orofaríngea de juvenil de *Lamna nasus* (CT= 90 cm). **(a-b)** região dorsal com dentículos (d) imbricados e unicuspidados; **(c-d)** região ventral com dentículos (d) imbricados sem espaçamento entre si e a presença de papilas circulares (setas brancas). Os asteriscos indicam os dentículos que formam um arranjo circular em torno das papilas. Barra de escala: a, b, c, d 100 μm.



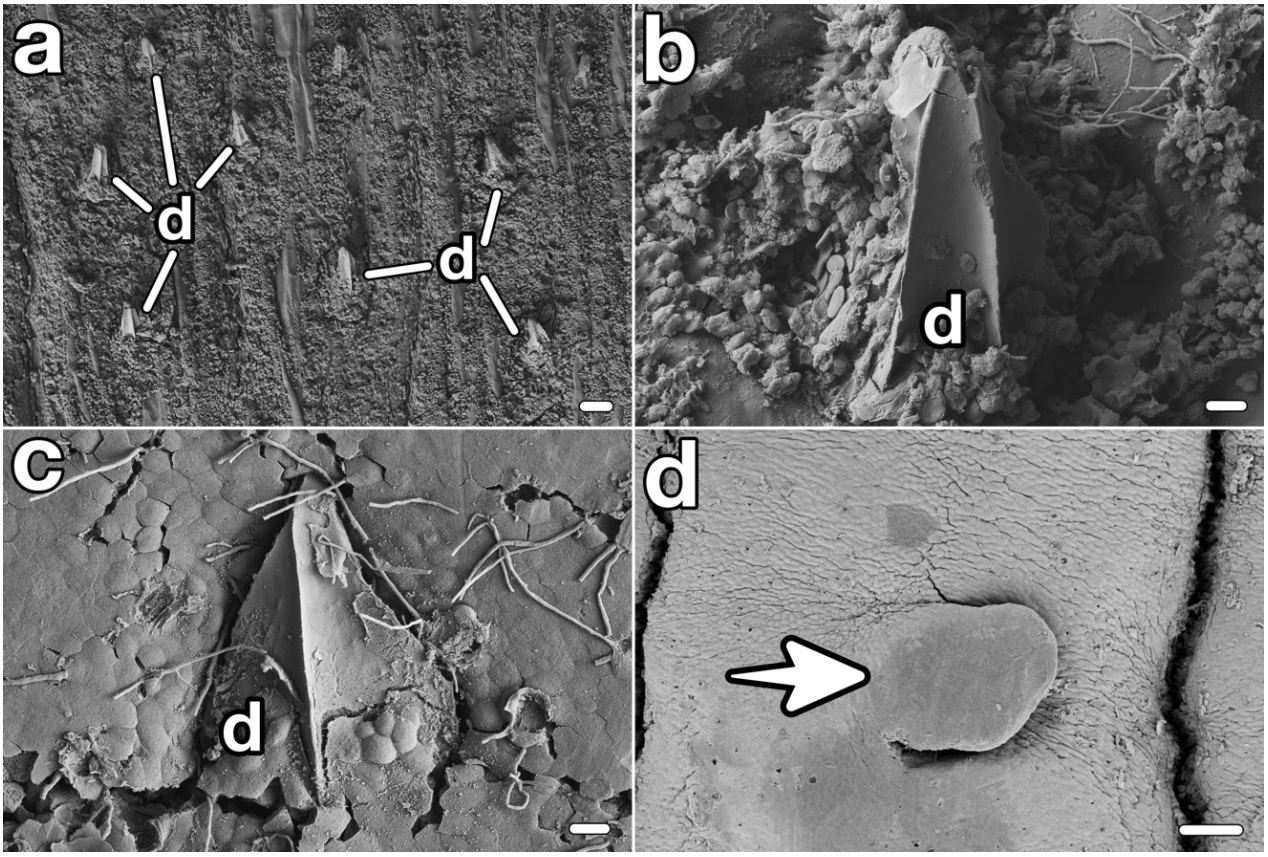
Fonte: Aline N. Poscai

Família Mitsukurinidae

Mitsukurina owstoni

Em uma fêmea juvenil de *M. owstoni* (CT= 111,2 cm), os dentículos estão distribuídos nas regiões dorsal e ventral da cavidade orofaríngea. As cúspides se direcionam ao esôfago. Os dentículos têm tamanho médio de 70,7 ± 15,4 μm e densidade de aproximadamente 300 dentículos por cm^2 dorsalmente e 330 por cm^2 ventralmente, distribuídos espaçadamente entre si. Os dentículos apresentam uma cúspide central pontiaguda e cristas variam de uma a três, estas bem demarcadas e que se estendem da região anterior a posterior do dentículo (Fig. 21a-d) (Tabela 2). As papilas orais são identificadas como elevações ovais do epitélio e se localizam entre os dentículos orais (Fig. 21d). Possuem tamanho médio de 281 ± 43 μm e apresentam densidade de ~ 60 papilas por cm^2 ventralmente (Tabela 3). Nenhuma papila pôde ser observada na região dorsal, possivelmente pela fixação prévia do espécime.

Figura 21. Microscopia eletrônica de varredura dos dentículos e papilas orais da cavidade orofaríngea de fêmea juvenil (CT= 111,2 cm) de *Mitsukurina owstoni*. **(a-b)** região dorsal com dentículos (d) unicuspidados; **(c-d)** região ventral representada por dentículos (d) unicuspidados com cristas longitudinais bem demarcadas e papila oval indicada pela seta branca. Barra de escala: a, d 100 µm; b, c 20 µm.



Fonte: Aline N. Poscai

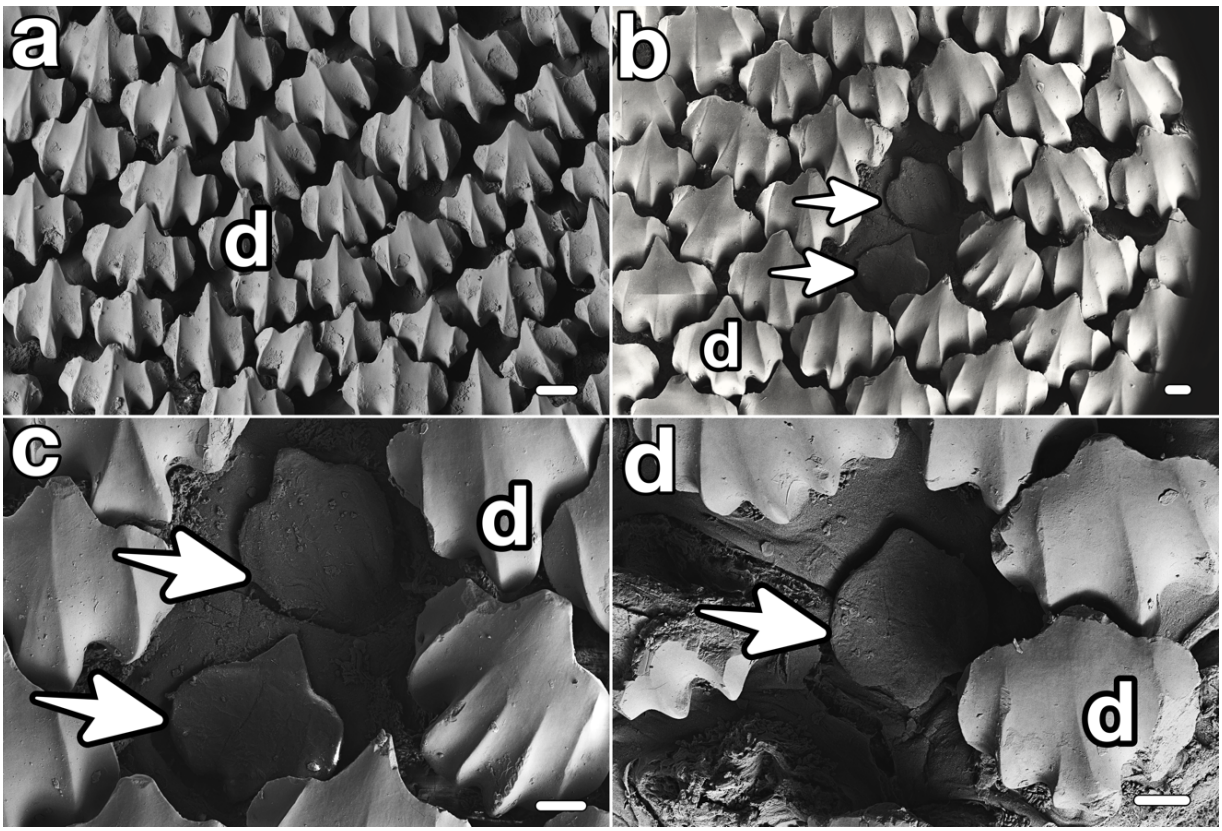
Família Odontaspididae

Odontaspis ferox

Em um macho adulto de *O. ferox* (CT= 315 cm), os dentículos orais estão distribuídos na região dorsal da cavidade orofaríngea. Majoritariamente, as cúspides se direcionam ao esôfago. Os dentículos têm tamanho médio de 484,2 ± 64,4 µm e densidade de ~ 740 dentículos por cm^2 dorsalmente (Tabela 2), imbricados entre si. Os dentículos apresentam três cúspides e a central é pontiaguda em relação às laterais, e apresentam de três a seis cristas ao longo da face

anteroposterior do dentículo (Fig. 22a-d). Além disso, foram observados dentículos em desenvolvimento, com uma única cúspide central pontiaguda, sem cristas e toda sua superfície aderida ao epitélio orofaríngeo (Fig. 22b-d). Nesse espécime somente a região dorsal da cavidade orofaríngea estava disponível para análise. Não foram observadas papilas orais nessa região.

Figura 22. Microscopia eletrônica de varredura dos dentículos orais da região dorsal da cavidade orofaríngea de macho adulto de *Odontaspis ferox* (CT= 315 cm). **(a-d)** dentículos (d) tricuspidados com cristas bem demarcadas. As setas brancas indicam dentículos em desenvolvimento envoltos por dentículos (d) completamente desenvolvidos. Barra de escala: a 200 μm; b, c, d 100 μm.



Fonte: Aline N. Poscai

Ordem Carcharhiniformes

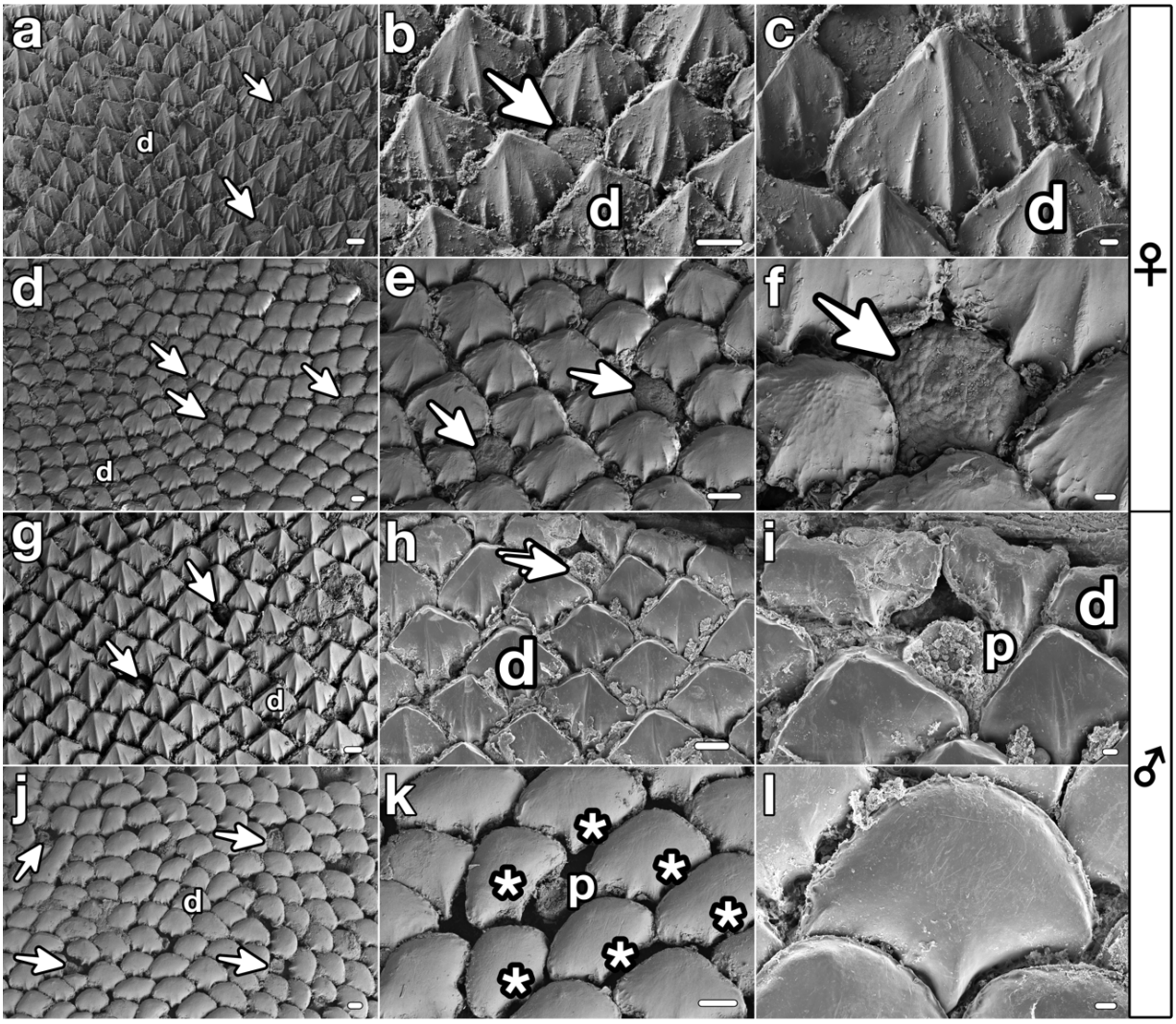
Família Atelomycteridae

Atelomycterus marmoratus

Em fêmea adulta de *A. marmoratus* (CT= 54 cm), os dentículos estão distribuídos nas regiões dorsal e ventral da cavidade orofaríngea. As cúspides se direcionam ao esôfago. Os dentículos têm tamanho médio de 225,1 ± 43 μm e densidade de aproximadamente 2.430 por cm^2 dorsalmente e ~ 2.460 por cm^2 ventralmente, imbricados entre si. Os dentículos apresentam uma cúspide pontiaguda na região dorsal e cristas variando de quatro a cinco, sendo a central bem pronunciada (Fig. 23a-c). Na região ventral, os dentículos são arredondados e as cristas (duas a seis) estão restritas à região anterior do dentículo (Fig. 23d-f) (Tabela 2). As papilas orais são circulares (Fig. 23a-f) com tamanho médio de 152,6 ± 20,5 μm e densidade de aproximadamente 130 por cm^2 dorsalmente e 200 por cm^2 ventralmente (Tabela 3).

Em um macho adulto (CT= 49 cm), a distribuição dos dentículos orais e o direcionamento das cúspides são similares ao da fêmea anteriormente descrita. Os dentículos têm tamanho médio de 246 ± 52 μm e densidade de aproximadamente 2.300 por cm^2 dorsalmente e ~ 1.500 por cm^2 ventralmente, imbricados entre si. Na região dorsal, os dentículos apresentam uma cúspide pontiaguda e até três cristas sendo a central bem pronunciada ou ainda as cristas podem ser ausentes (Fig. 23g-i). Na região ventral, os dentículos são arredondados e com uma crista restrita à região anterior do dentículo, quando presente (Fig. 23j-l) (Tabela 2). As papilas orais são circulares (Fig. 23g-l) com tamanho médio de 103,1 ± 18,1 μm e densidade de aproximadamente 60 por cm^2 dorsalmente e 160 por cm^2 ventralmente (Tabela 3).

Figura 23. Microscopia eletrônica de varredura dos dentículos e papilas orais da cavidade orofaríngea de dois espécimes de *Atelomycterus marmoratus*. **(a-c)** em fêmea adulta (CT= 54 cm), a região dorsal apresenta dentículos (d) unicuspidados imbricados com cristas longitudinais bem definidas. As setas brancas indicam as papilas circulares; **(d-f)** em fêmea adulta, a região ventral apresenta dentículos (d) unicuspidados com cristas menos pronunciadas do que a região dorsal. As papilas são maiores e estão indicadas pelas setas brancas; **(g-i)** em macho adulto (CT= 49 cm), a região dorsal apresenta dentículos (d) unicuspidados com cristas centrais bem pronunciadas. As setas brancas indicam as papilas (p) circulares; **(j-l)** em macho adulto, a região ventral com dentículos (d) arredondados sem cristas. As papilas (p) são menores do que na região dorsal (setas brancas) e se localizam entre os dentículos. Em alguns casos, os dentículos formam um arranjo circular em torno das papilas (asteriscos brancos). Barra de escala: a, b, d, e, g, h, j, k 100 μm; c, f, i, l 20 μm.

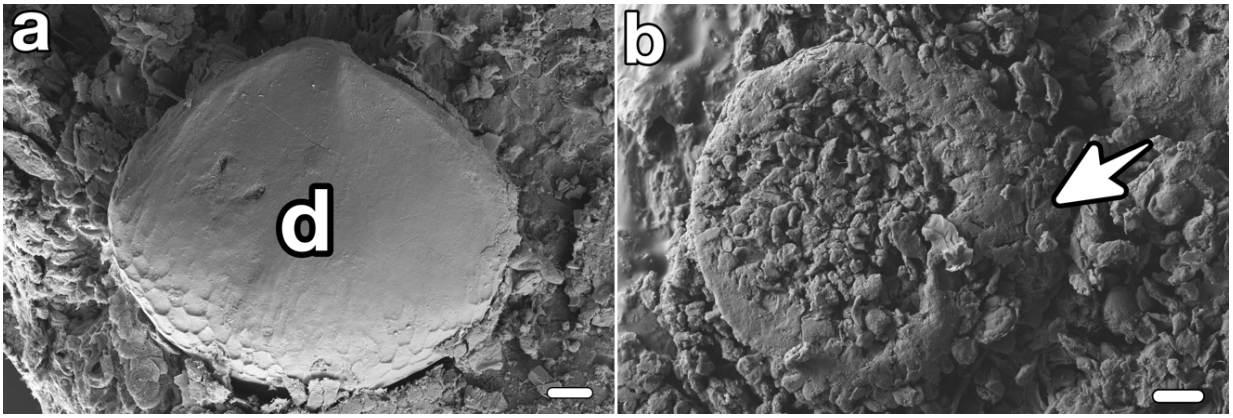


Fonte: Aline N. Poscai

Schroederichthys chilensis

Em uma fêmea adulta de *S. chilensis* (CT= 51 cm), um dentículo foi observado na região dorsal da cavidade orofaríngea com tamanho de 210,3 µm (Tabela 2). Apresenta coroa arredondada, sem cristas e sem cúspides laterais, e presença de ornamentos hexagonais restritos à margem anterior (Fig. 24a). Na região ventral, a papila circular (Fig. 24b) apresenta tamanho de 109 µm (Tabela 3). Possivelmente, devido à fixação prévia do exemplar, foi possível obter somente duas micrografias das amostras analisadas, o que impossibilitou estimativas da densidade das papilas e dos dentículos orais.

Figura 24. Microscopia eletrônica de varredura dos dentículos e papilas orais da cavidade orofaríngea de fêmea adulta de *Schroederichthys chilensis* (CT= 51 cm). **(a)** a região dorsal apresenta dentículo arredondado sem cristas e com a presença de ornamentos hexagonais restritos a região anterior; **(b)** região ventral apresenta papila circular (seta branca). Barra de escala: a 20 µm; b 100 µm.



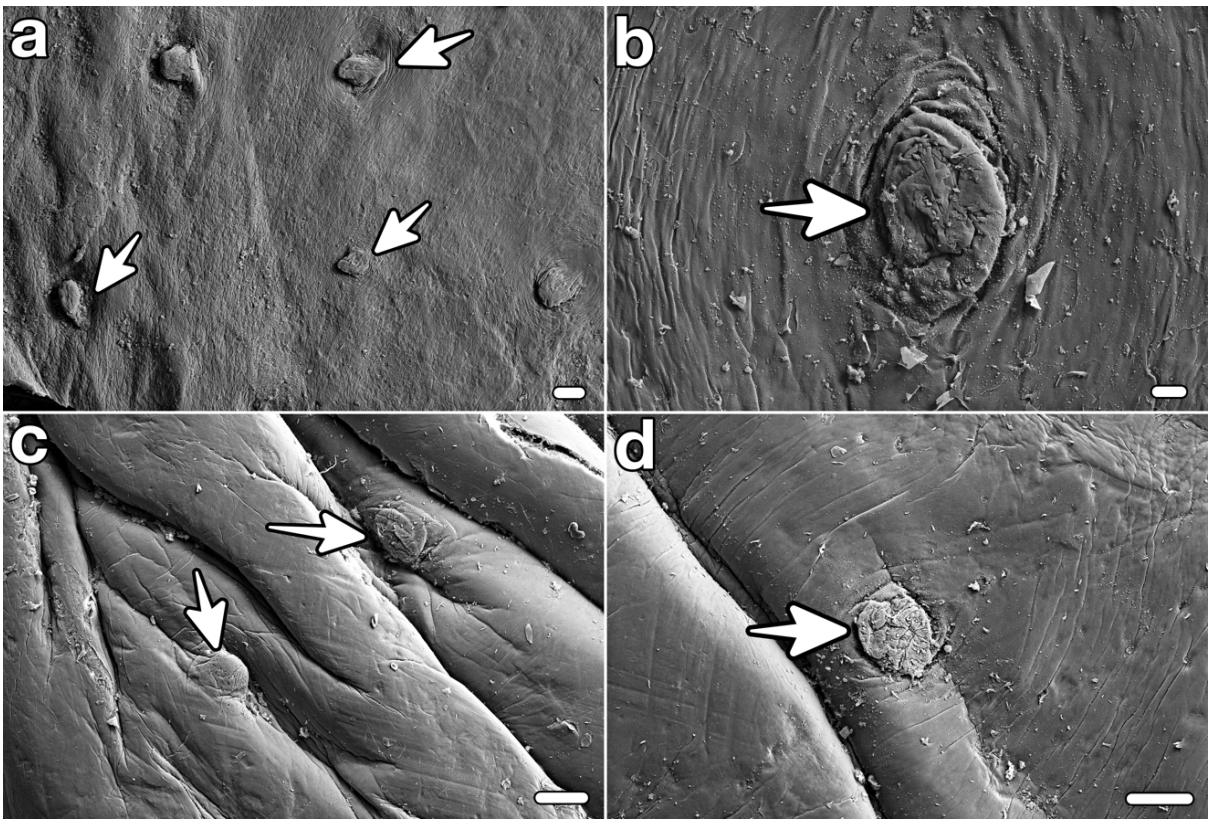
Fonte: Aline N. Poscai

Schroederichthys saurisqualus

Em macho adulto de *S. saurisqualus* (CT= 54,5 cm), as papilas estão distribuídas nas regiões dorsal e ventral da cavidade orofaríngea, espaçadamente entre si. Na região dorsal, as papilas são circulares e se distribuem livremente pelo epitélio (Fig. 25a-b). Ventralmente, elas estão dispostas em estriações mais acentuadas no epitélio oral (Fig. 25c-d). As papilas apresentam tamanho médio de 98,5 ± 25,4 µm e densidade de aproximadamente 170 por cm^2

dorsalmente e 140 por cm^2 ventralmente (Tabela 3). Não foram observados dentículos orais em ambas regiões amostradas.

Figura 25. Microscopia eletrônica de varredura das papilas orais da cavidade orofaríngea de macho adulto de *Schroederichthys saurisqualus* (CT= 54,5 cm). **(a-b)** a região dorsal apresenta papilas circulares indicadas pelas setas brancas; **(c-d)** a região ventral apresenta papilas (setas brancas) dispostas em estriações no epitélio oral. Barra de escala: a, d 100 μm; b 20 μm; c 200 μm.



Fonte: Aline N. Poscai

Família Scyliorhinidae

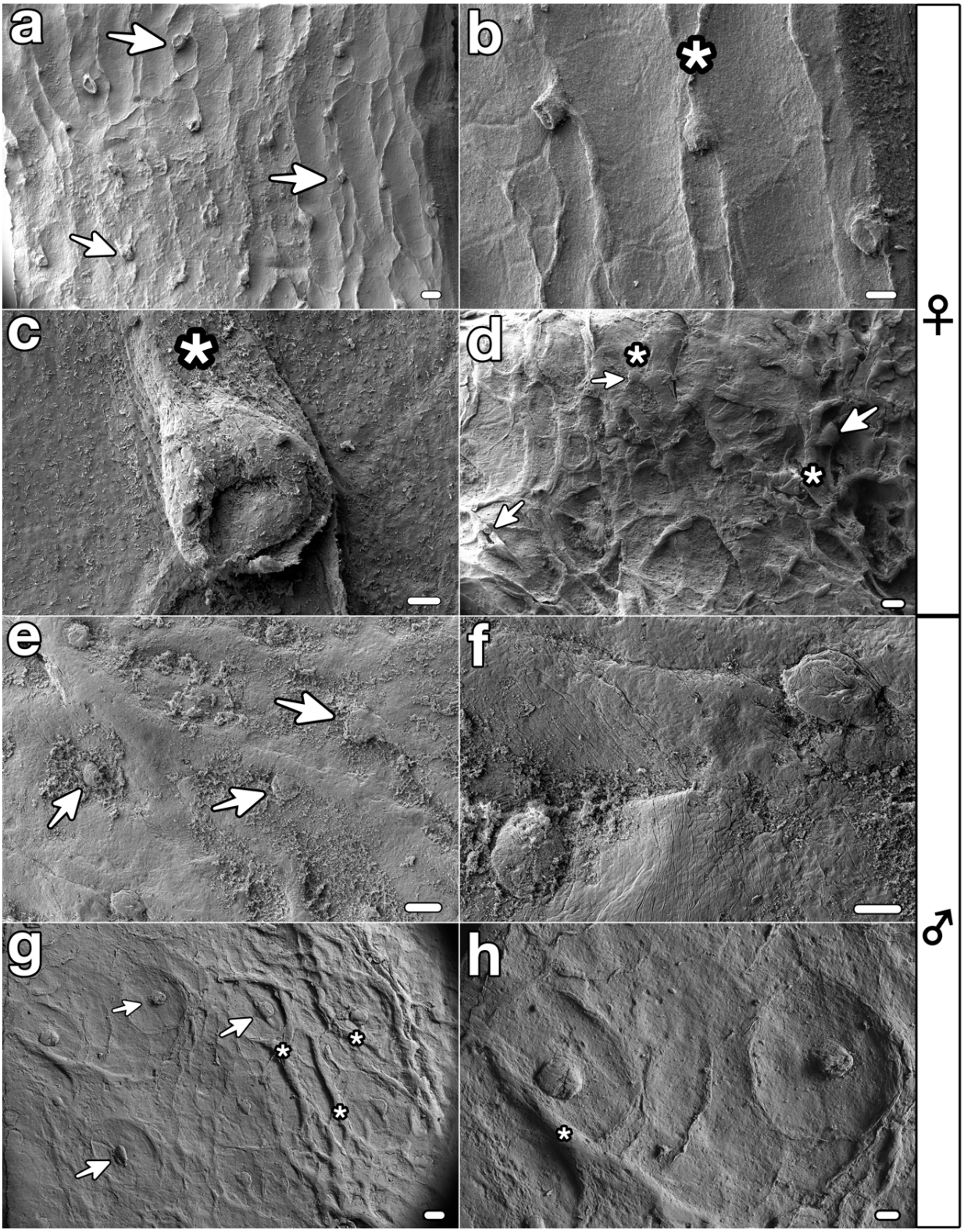
***Scyliorhinus* sp.**

Em uma fêmea adulta de *Scyliorhinus* sp. (CT= 43,8 cm), as papilas orais estão distribuídas nas regiões dorsal (Fig. 26a-c) e ventral (Fig. 26d) da cavidade orofaríngea. As papilas possuem formatos que variam de circulares à ovalados (Fig. 26) com tamanho médio

de 118,2 ± 22 µm e densidade de aproximadamente 125 por cm^2 dorsalmente e 160 por cm^2 ventralmente, espaçadas entre si. Nenhum dentículo oral foi encontrado nas regiões amostradas neste espécime (Tabela 3). Em ambas as regiões da cavidade orofaríngea, as papilas estão dispostas em estriações, sendo mais acentuadas na região ventral (Fig. 26d) do que na dorsal (Fig. 26a-c).

Em um macho adulto (CT= 43,8 cm), as papilas também se distribuem nas regiões dorsal (Fig. 26e-f) e ventral (Fig. 26g-h) da cavidade orofaríngea. As papilas são circulares e apresentam tamanho médio de 151,6 ± 43,2 µm e densidade de aproximadamente 160 por cm^2 dorsalmente e 100 por cm^2 ventralmente. Nenhum dentículo oral foi encontrado neste espécime. As papilas também estão associadas à estriações na cavidade orofaríngea, principalmente na região ventral, no entanto, são menos acentuadas do que as observadas na fêmea. Em alguns casos, essas estriações ou demarcações, formam um círculo bem demarcado no epitélio, em torno das papilas (Fig. 26g-h).

Figura 26. Microscopia eletrônica de varredura das papilas orais da cavidade orofaríngea de dois espécimes de *Scyliorhinus* sp. (CT= 43,8 cm). **(a-c)** em espécime fêmea, a região dorsal apresenta papilas circulares a ovaladas (setas brancas) distribuídas espaçadamente entre si, associadas a estriações (asteriscos brancos); **(d)** a região ventral do espécime fêmea apresenta estriações mais acentuadas (asteriscos brancos) e papilas (p) associadas a elas; **(e-f)** no macho, a região dorsal apresenta papilas (setas brancas) distribuídas espaçadamente entre si; **(g-h)** no macho, a região ventral apresenta papilas (setas brancas) associadas a estriações menos acentuadas do que na fêmea, porém nesse caso, formam uma estrutura circular em torno das papilas. Barra de escala: a, e, g 200 µm; b, d, f, h 100 µm; c 30 µm.

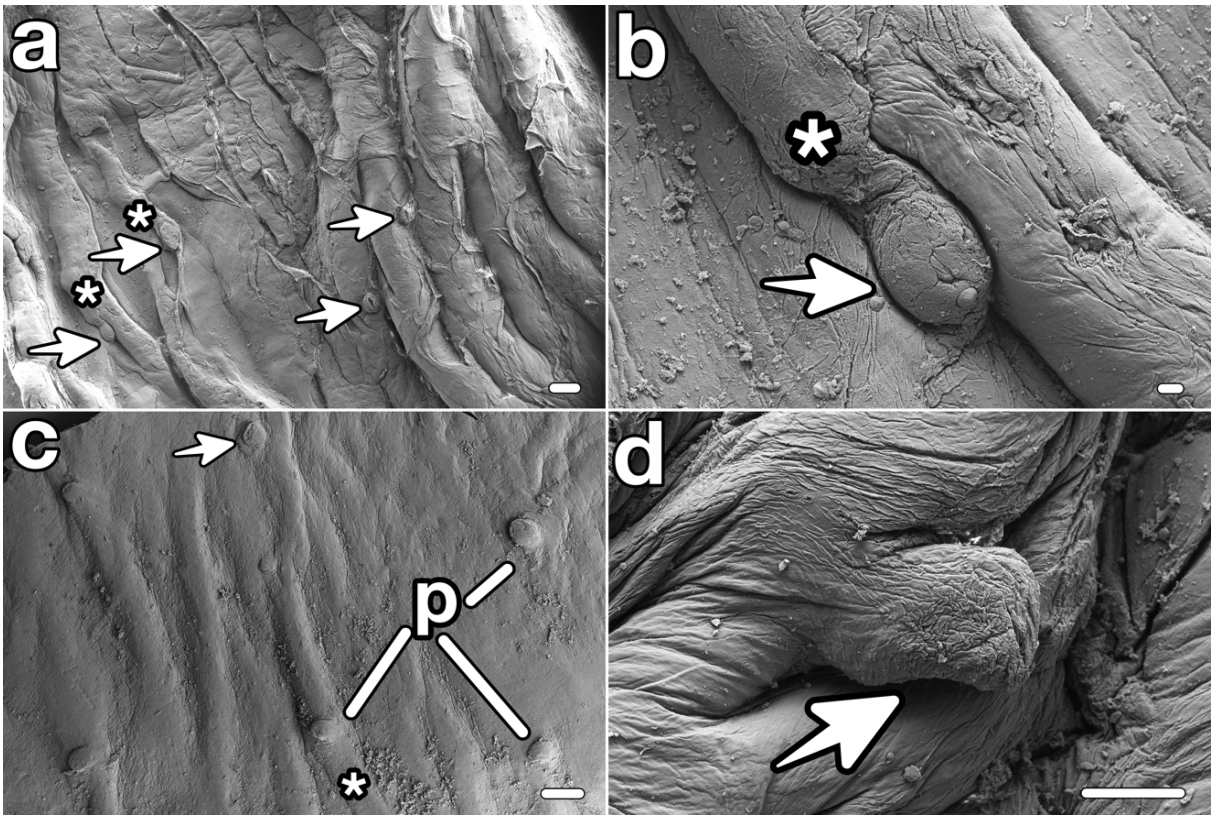


Fonte: Aline N. Poscai

Scyliorhinus haeckelii

Em uma fêmea adulta de *S. haeckelii* (CT= 43,8 cm), as papilas orais estão distribuídas nas regiões dorsal e ventral da cavidade orofaríngea. As papilas têm tamanho médio de 108 ± 38 μm e densidade de aproximadamente 200 papilas por cm^2 dorsalmente e 160 por cm^2 ventralmente (Tabela 3). Na região dorsal, as papilas são circulares (Fig. 27a-b) enquanto na região ventral elas são circulares (Fig. 27c) e ovais (Fig. 27d). Em ambas regiões, as papilas podem estar associadas a estriações (Fig. 27a-d). Não foram observados dentículos orais em ambas regiões amostradas.

Figura 27. Microscopia eletrônica de varredura das papilas orais da cavidade orofaríngea de fêmea adulta de *Scyliorhinus haeckelii* (CT= 43,8 cm). **(a-b)** a região dorsal apresenta papilas circulares (setas brancas) associadas a estriações no epitélio (asteriscos brancos); **(c-d)** a região ventral apresenta papilas circulares (p) e ovais (seta branca) levemente projetadas, associadas a estriações. Barra de escala: a, c 200 μm; b 20 μm; d 100 μm.

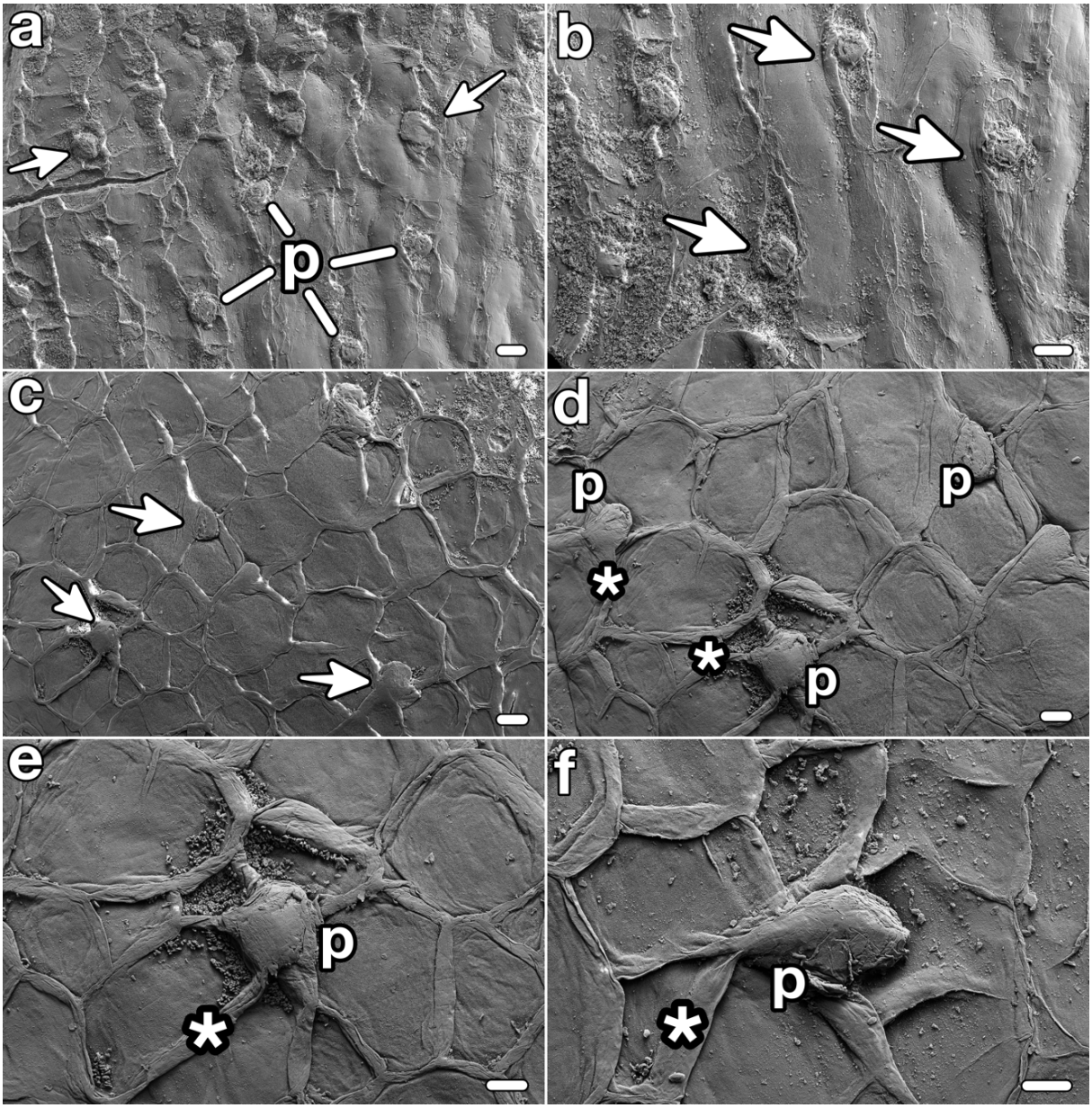


Fonte: Aline N. Poscai

Scyliorhinus ugoi

Em um macho adulto de *S. ugoi* (CT= 53 cm), as papilas orais estão distribuídas nas regiões dorsal e ventral da cavidade orofaríngea, espaçadamente entre si. Na região dorsal, as papilas são circulares (Fig. 28a-b) e se apresentam sob leves estriações no epitélio. Ventralmente, as papilas são circulares e ovaladas, dispostas centralmente em estriações mais complexas do que nas encontradas na região dorsal, as quais formam uma estrutura reticulada em todo o epitélio orofaríngeo (Fig. 28c-f). As papilas possuem tamanho médio de 176,1 ± 40 μm e densidade de aproximadamente 200 por cm^2 dorsalmente e 130 por cm^2 ventralmente (Tabela 3). Não foram observados dentículos orais em ambas regiões amostradas.

Figura 28. Microscopia eletrônica de varredura das papilas orais da cavidade orofaríngea de macho adulto de *Scyliorhinus ugoi* (CT= 53 cm). **(a-b)** a região dorsal apresenta papilas (p) indicadas por setas brancas também dispostas em leves estriações no epitélio; **(c-f)** a região ventral apresenta papilas (p) indicadas também por setas brancas. As papilas estão dispostas centralmente em estriações mais pronunciadas que formam uma estrutura reticulada (asteriscos brancos) em torno das papilas (p). Barra de escala: a, b, c 200 μm; d, e, f 100 μm.



Fonte: Aline N. Poscai

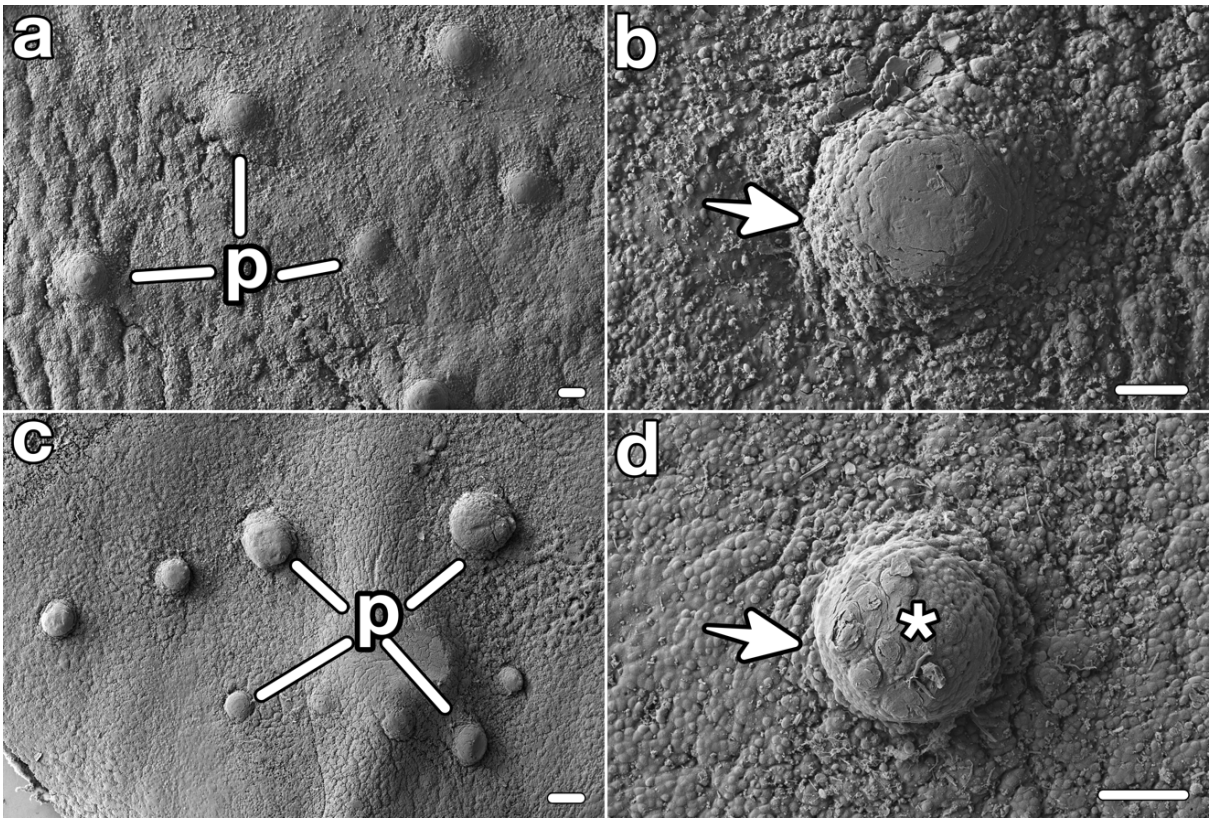
Família Pentanchidae

Galeus melastomus

Em um indivíduo macho adulto (CT= 48 cm) de *G. melastomus*, as papilas orais estão distribuídas nas regiões dorsal e ventral da cavidade orofaríngea, espaçadamente entre si. As

papilas têm tamanho médio de 205 ± 70 µm e densidade de aproximadamente 220 por cm^2 dorsalmente e 180 por cm^2 ventralmente (Tabela 3). Elas são circulares (Fig. 29a-d) e na região apical da papila foi possível observar microvilos (Fig. 29d). Não foram observados dentículos orais em ambas regiões amostradas.

Figura 29. Microscopia eletrônica de varredura das papilas orais da cavidade orofaríngea de macho adulto de *Galeus melastomus* (CT= 48 cm). **(a-b)** região dorsal com papilas circulares (p) e setas brancas distribuídas espaçadamente pelo epitélio; **(c-d)** região ventral com papilas (p) de diferentes tamanhos e a presença de microvilos (asterisco branco) na região apical da papila. Barra de escala: a, b, d 100 µm; c 200 µm.



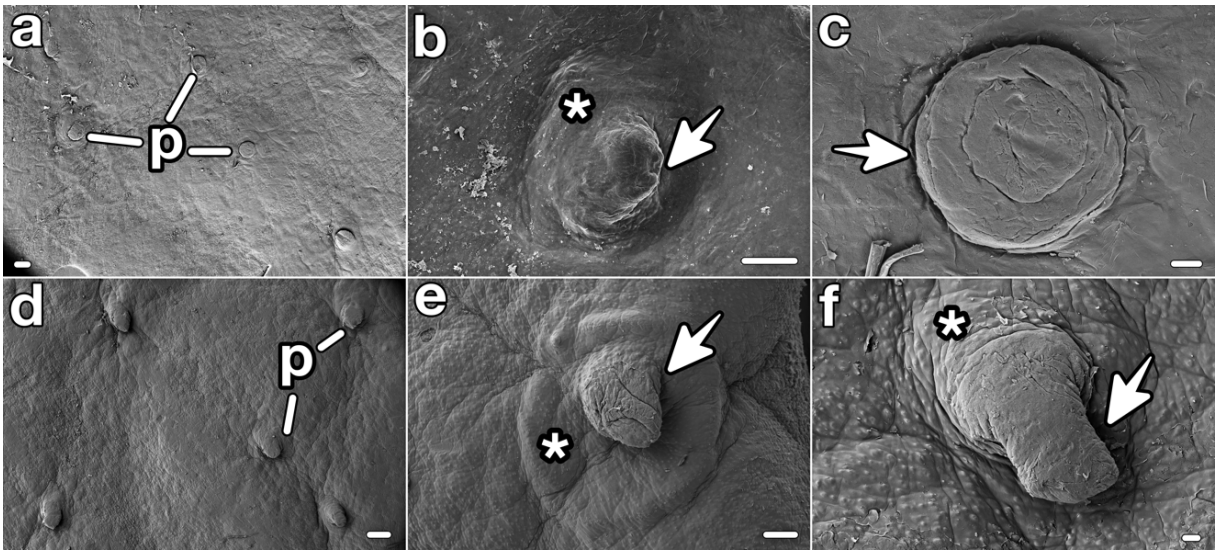
Fonte: Aline N. Poscai

Parmaturus angelae

Em um indivíduo adulto fêmea de *P. angelae* (CT= 42,5 cm), as papilas orais estão distribuídas nas regiões dorsal e ventral da cavidade orofaríngea, espaçadamente entre si. As papilas têm tamanho médio de 154,3 ± 80,6 µm e a densidade foi de aproximadamente 200 por

cm^2 dorsalmente e ~ 175 por cm^2 ventralmente (Tabela 3). Em ambas regiões, as papilas possuem dois formatos distintos, um circular (Fig. 30a,c) e outro oval (Fig. 30b, d-f). Em alguns casos, as papilas apresentam placa basal papilar (Fig. 30b, e-f). Não foram observados dentículos orais em ambas regiões amostradas.

Figura 30. Microscopia eletrônica de varredura das papilas orais da cavidade orofaríngea de fêmea adulta de *Parmaturus angelae* (CT= 42,5 cm). **(a-c)** região dorsal apresenta o morfotipo circular (p) e oval (setas brancas) e asterisco representa a placa basal da papila; **(d-f)** região ventral com papilas ovais (cilíndricas) com leve protuberância e a placa basal papilar indicada pelos asteriscos. Barra de escala: a, b, e 100 µm; c, f 20 µm; d 200 µm.



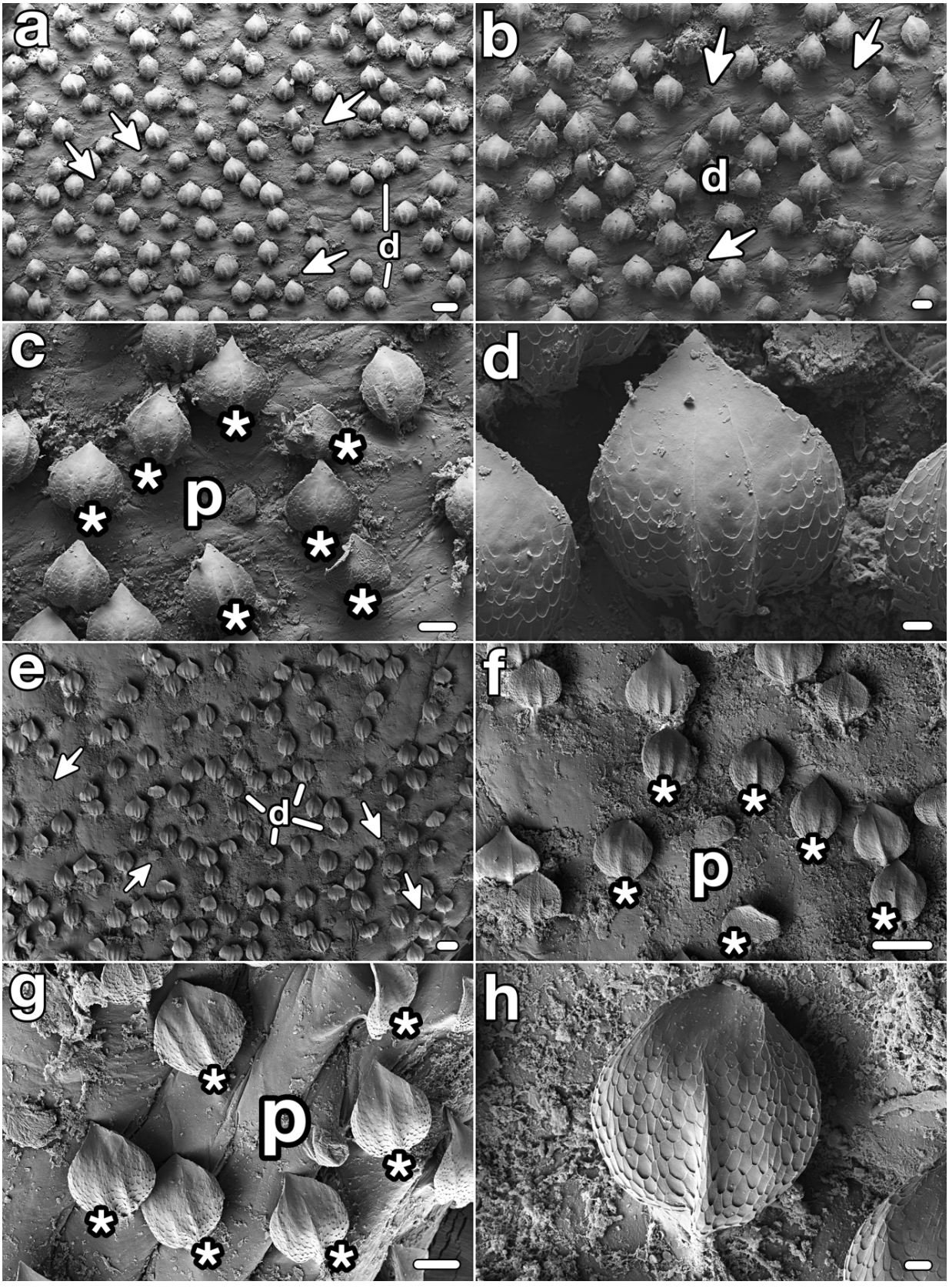
Fonte: Aline N. Poscai

Galeorhinus galeus

Em uma fêmea embrião de *G. galeus* (CT= 39 cm), os dentículos orais estão distribuídos nas regiões dorsal e ventral da cavidade orofaríngea. As cúspides se direcionam ao esôfago. Apresentam tamanho médio de 200,3 ± 26 µm e densidade de aproximadamente 1.325 por cm^2 dorsalmente e 720 por cm^2 ventralmente, espaçados entre si. Os dentículos apresentam formato de "folha" e são unicuspidados, com cristas variando de uma a quatro que se estendem até a porção média da coroa. Os ornamentos hexagonais estão distribuídos em toda superfície do dentículo (Fig. 31a-h) (Tabela 2). As papilas orais se localizam entre os dentículos e apresentam formato circular (Fig. 31a-c, e-g) com tamanho médio de 81 ± 11 µm e densidade de ~ 130 por

cm^2 dorsalmente e 100 por cm^2 ventralmente (Tabela 3). Em alguns casos, os dentículos formam um arranjo circular em torno das papilas (Fig. 31c, f-g).

Figura 31. Microscopia eletrônica de varredura dos dentículos e papilas orais da cavidade orofaríngea de fêmea embrião de *Galeorhinus galeus* (CT= 39 cm). **(a-d)** a região dorsal apresenta dentículos (d) unicuspidados espaçados entre si e papilas (setas brancas) entre eles. Em alguns casos, os dentículos (asteriscos brancos) formam um arranjo circular em torno das papilas (p); **(e-h)** a região ventral possui o mesmo padrão morfológico, com dentículos (d) espaçados entre si e papilas (p) entre eles. Barra de escala: a, e, f 200 µm; b, c, g 100 µm; d, h 20 µm.



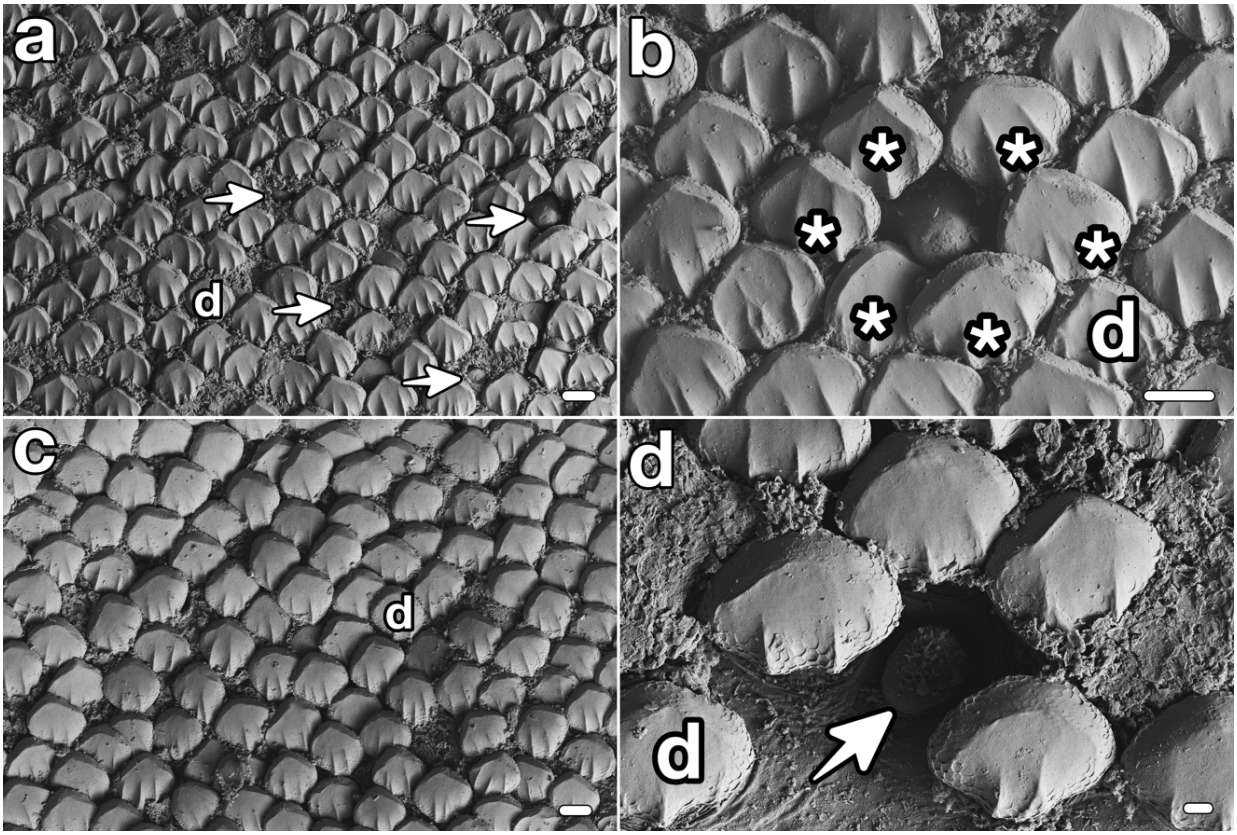
Fonte: Aline N. Poscai

Família Triakidae

Mustelus asterias

Em um macho juvenil de *M. asterias* (CT= 40 cm), os dentículos orais estão distribuídos nas regiões dorsal e ventral da cavidade orofaríngea. As cúspides se direcionam ao esôfago. Os dentículos têm tamanho médio de 162 ± 23,3 µm e alta densidade, com aproximadamente 3.460 por cm^2 dorsalmente e 3.160 por cm^2 ventralmente, imbricados entre si. Os dentículos apresentam a margem posterior da coroa arredondada, sem cúspides laterais e cristas variando de duas a cinco, sendo em alguns, presente em toda superfície da coroa, ou restritas a margem anterior (Fig. 32a-d) (Tabela 2). Os ornamentos hexagonais estão restritos a região anterior da coroa do dentículo. As papilas são circulares e se localizam entre os dentículos. Apresentam tamanho médio de 85,4 ± 20,1 µm e densidade de ~ 200 papilas por cm^2 dorsalmente e 260 por cm^2 ventralmente (Tabela 3). No entanto, as papilas parecem estar recobertas pelo epitélio orofaríngeo, por isso a estimativa é aproximada. Em alguns casos, os dentículos formam um arranjo circular em volta das papilas (Fig. 32b).

Figura 32. Microscopia eletrônica de varredura dos dentículos e papilas orais da cavidade orofaríngea de macho juvenil de *Mustelus asterias* (CT= 40 cm). **(a-b)** região dorsal com dentículos (d) arredondados e com cristas longitudinais bem demarcadas, imbricados entre si. As papilas circulares (setas brancas) se localizam entre os dentículos. Em alguns casos, os dentículos formam um arranjo circular (asteriscos brancos) em torno das papilas; **(c-d)** região ventral com mesmo padrão morfológico e de distribuição da região dorsal. Barra de escala: a, b, c 100 µm; d 20 µm.



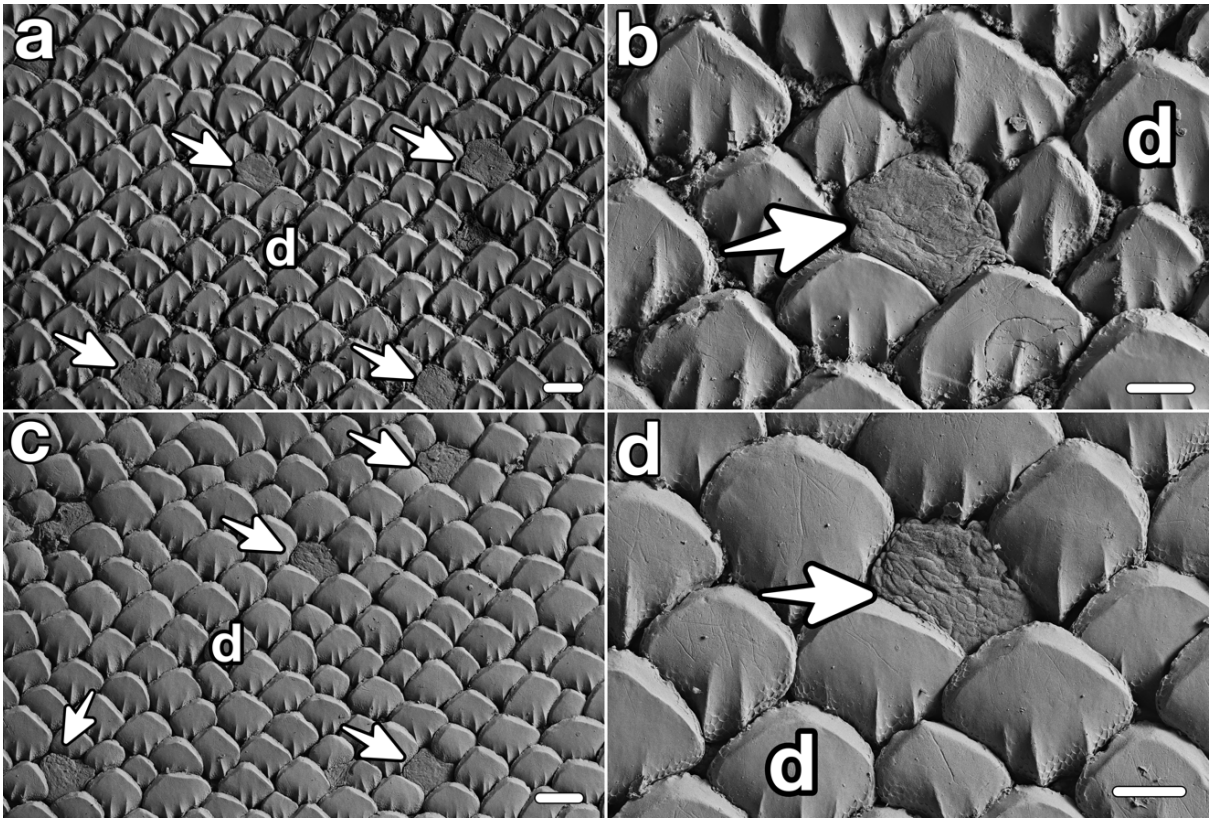
Fonte: Aline N. Poscai

Mustelus schmitti

Em um indivíduo macho adulto de *M. schmitti* (CT= 67,5 cm), os dentículos orais estão distribuídos nas regiões dorsal e ventral da cavidade orofaríngea, e suas cúspides se direcionam ao esôfago. Apresentam tamanho médio de 203 ± 32,1 µm e densidade de ~ 1.960 por cm^2 dorsalmente e ~ 2.430 por cm^2 ventralmente, imbricados entre si. Os dentículos apresentam uma cúspide central, sendo a margem posterior da coroa arredondada com cristas variando de três a cinco e ornamentos hexagonais restritos a região anterior do dentículo (Fig. 33a-d)

(Tabela 2). As papilas orais são circulares e se localizam entre os dentículos (Fig. 33a-d). Apresentam tamanho médio de 242,5 ± 70 µm e densidade de aproximadamente 160 por cm^2 tanto na região dorsal quanto na ventral (Tabela 3).

Figura 33. Microscopia eletrônica de varredura dos dentículos e papilas orais da cavidade orofaríngea de macho adulto de *Mustelus schmitti* (CT= 67,5 cm). **(a-b)** a região dorsal apresenta dentículos (d) unicuspidados imbricados com a presença de cristas e ornamentos hexagonais restritos a região anterior. Papilas circulares (setas brancas) se localizam entre os dentículos; **(c-d)** a região ventral apresenta o mesmo padrão morfológico e de distribuição da região dorsal. Barra de escala: a, c 200 µm; b, d 100 µm.



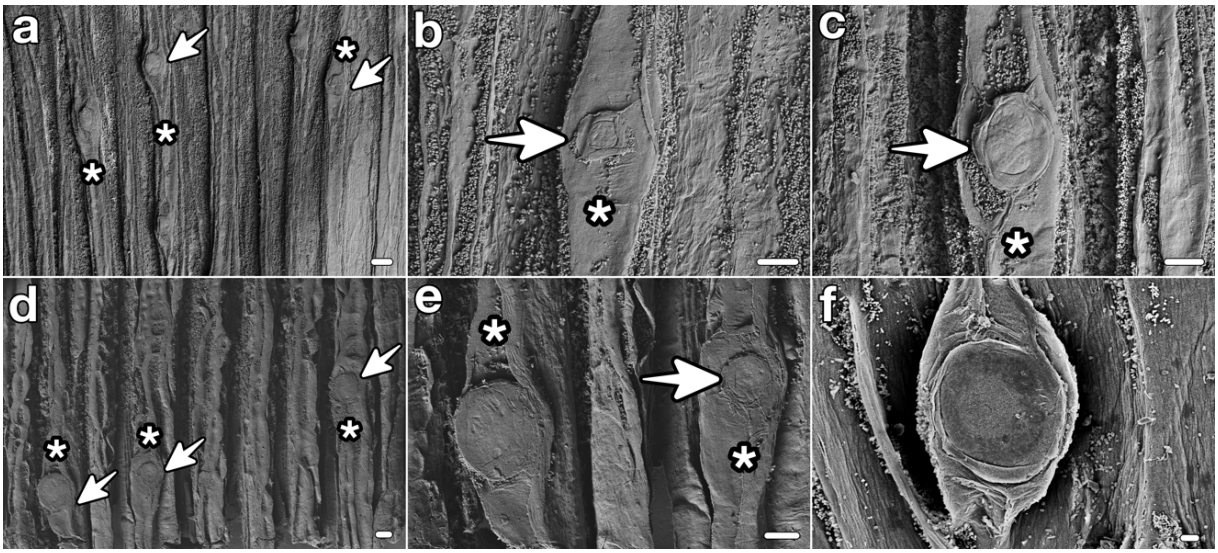
Fonte: Aline N. Poscai

Família Hemigaleidae

Hemigaleus microstoma

Em um indivíduo macho adulto de *H. microstoma* (CT= 85 cm), as papilas orais estão distribuídas nas regiões dorsal e ventral da cavidade orofaríngea. As papilas estão dispostas ao longo de “estrias" longitudinais, sendo referidas como papilas do Tipo I, devido a presença de depressões no epitélio em torno das mesmas (Fig. 34a-f). Além disso, são circulares e apresentam tamanho médio de 172,2 ± 59,8 µm e densidade de aproximadamente 200 por cm^2 dorsalmente e ~ 260 por cm^2 ventralmente (Tabela 3). Não foram observados dentículos orais em ambas regiões amostradas.

Figura 34. Microscopia eletrônica de varredura das papilas orais da cavidade orofaríngea de macho adulto de *Hemigaleus microstoma* (CT= 85 cm). **(a-c)** a região dorsal apresenta papilas (setas brancas) do Tipo I circulares caracterizadas pela presença de depressões no epitélio em torno da papila, além de estriações (asteriscos brancos); **(d-f)** a região ventral possui o mesmo padrão da região dorsal, com as mesmas características morfológicas. Barra de escala: a 200 µm; b, c, d, e 100 µm, f 30 µm.



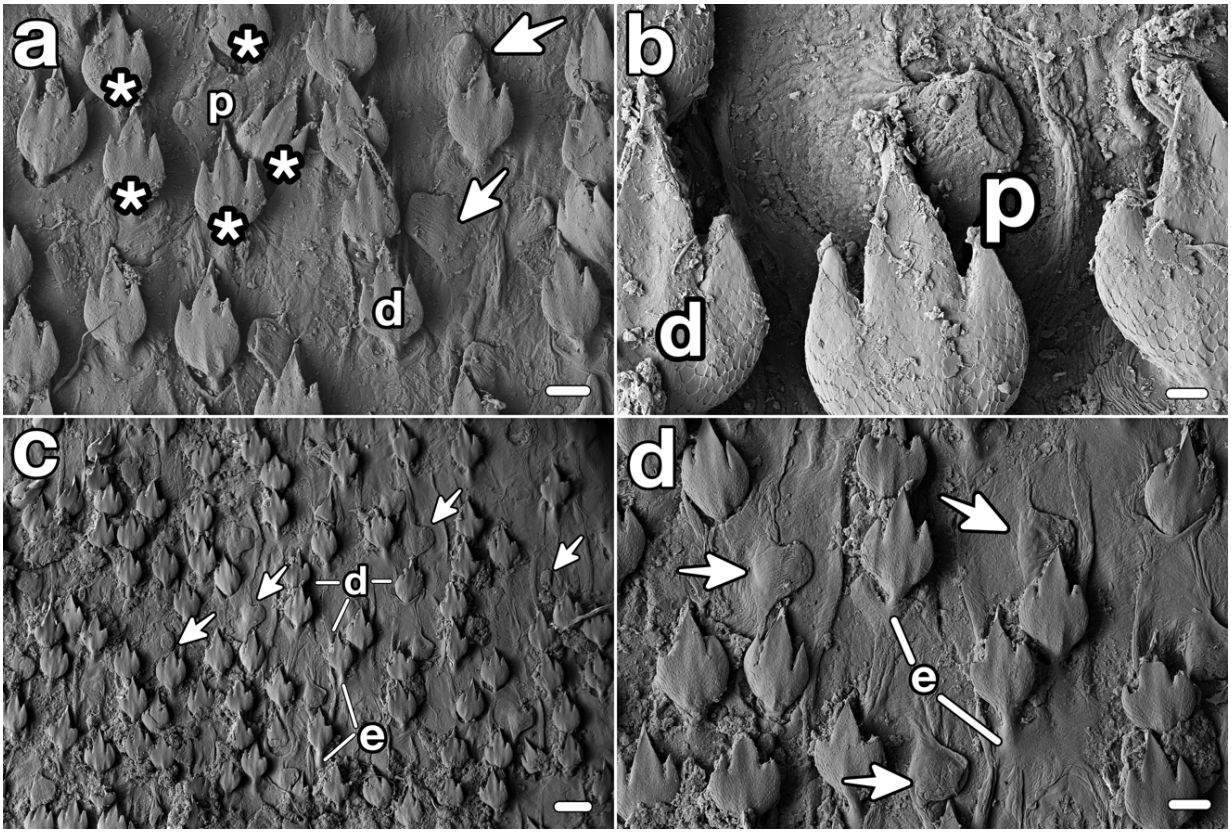
Fonte: Aline N. Poscai

Família Carcharhinidae

Carcharhinus brevipinna

Em uma fêmea juvenil de *C. brevipinna* (CT= 67 cm), os dentículos orais estão distribuídos nas regiões dorsal e ventral da cavidade orofaríngea, com espaçamento entre si. As cúspides se direcionam ao esôfago. Apresentam tamanho médio de 168,9 ± 17 μm e densidade de aproximadamente 975 dentículos por cm^2 dorsalmente e ~ 850 por cm^2 ventralmente. Os dentículos são mais longos que largos, em formato de "folha" e apresentam três cúspides pontiagudas triangulares (Tabela 2). A cúspide central tem cerca de três vezes o comprimento das laterais. Os dentículos possuem cristas ligeiramente pronunciadas, variando de duas a quatro na margem posterior. Os ornamentos hexagonais estão presentes em toda superfície da coroa (Fig. 35a-d). As papilas orais são representadas por elevações ovais entre os dentículos (Fig. 35a-d) e possuem tamanho médio de 57,6 ± 27,9 μm e densidade de ~ 400 papilas por cm^2 dorsalmente e ~ 260 por cm^2 ventralmente (Tabela 3). Algumas papilas e dentículos podem estar associados a estriações nas regiões dorsal e ventral (Fig. 35a-d). Em alguns casos, os dentículos formam um arranjo circular em volta das papilas (Fig. 35a,c)

Figura 35. Microscopia eletrônica de varredura dos dentículos e papilas orais da cavidade orofaríngea de fêmea juvenil de *Carcharhinus brevipinna* (CT= 67 cm). **(a-b)** região dorsal com dentículos (d) uns próximos aos outros e papilas (p) ovais (setas brancas). Os dentículos possuem estriações (e) em sua base (pedúnculo) e em alguns casos, formam um arranjo circular (asteriscos) em volta das papilas; **(c-d)** a região ventral apresenta papilas (setas brancas) ovais e dentículos tricuspidados (d) os quais possuem estriações (e) em sua base. Barra de escala: a, d 100 µm; b 30 µm; c 200 µm.



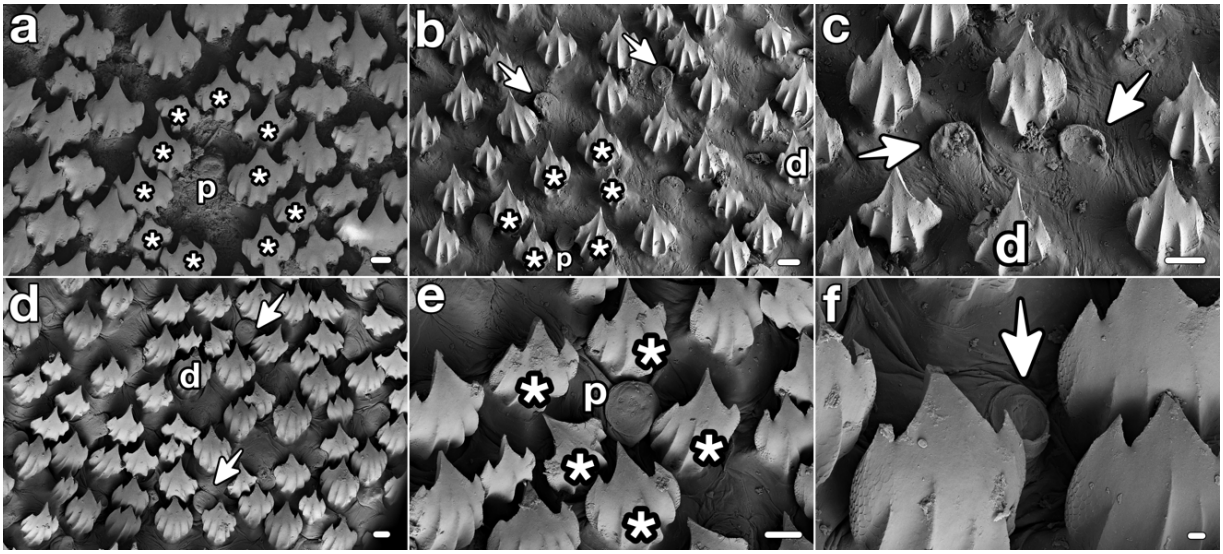
Fonte: Aline N. Poscai e adaptado de Poscai *et al*. (2021)

Carcharhinus leucas

Em dois machos juvenis de *C. leucas* (CT= 80 e 85 cm), os dentículos orais estão distribuídos nas regiões dorsal e ventral da cavidade orofaríngea, adjacentes entre si. Majoritariamente, suas cúspides se direcionam ao esôfago. Apresentam tamanho médio de 251 ± 64,3 µm e densidade de aproximadamente 930 dentículos por cm^2 dorsalmente e 1.000 por cm^2 ventralmente. Os dentículos possuem três cúspides triangulares sendo a central mais proeminente e com cerca de cinco vezes o comprimento das laterais. Os dentículos são mais

longos do que largos e apresentam de três a seis cristas longitudinais (Fig. 36a-f) (Tabela 2). As cristas se distribuem até a porção média da coroa. Os ornamentos hexagonais estão presentes na região anterior dos dentículos. As papilas orais possuem tamanho médio de 133,8 ± 26,9 µm e têm densidade de ~330 por cm^2 dorsalmente e ~230 por cm^2 ventralmente (Tabela 3). Elas são circulares e se localizam entre os dentículos (Fig. 36a-f). Em alguns casos, os dentículos formam um arranjo circular em torno das papilas (Fig. 36a-b, d-e).

Figura 36. Microscopia eletrônica de varredura dos dentículos e papilas orais da cavidade orofaríngea de machos juvenis de *Carcharhinus leucas* (CT= 80 ~ 85 cm). **(a-c)** a região dorsal apresenta dentículos (d) tricuspidados adjacentes uns aos outros e papilas (p) circulares (setas brancas) entre eles; **(d-f)** região ventral com dentículos (d) tricuspidados e papilas (p) circulares (setas brancas). Em alguns casos, os dentículos (d) formam um arranjo circular (asteriscos brancos) ao redor das papilas (p). Barra de escala: a, b, c, d, e 100 µm, f 20 µm.



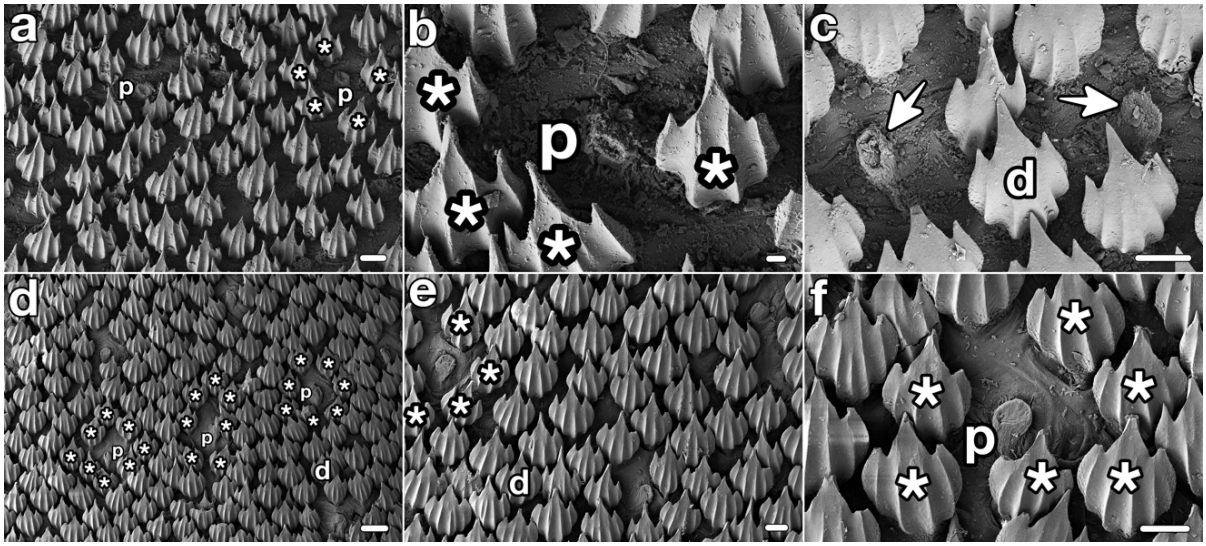
Fonte: Aline N. Poscai e adaptado de Poscai *et al*. (2021)

Carcharhinus limbatus

Em uma fêmea jovem de *C. limbatus* (CT= 65 cm), os dentículos orais estão distribuídos nas regiões dorsal e ventral da cavidade orofaríngea. Majoritariamente, as cúspides se direcionam ao esôfago. Os dentículos têm tamanho médio de 185 ± 24,7 µm e alta densidade de ~ 2.630 por cm^2 dorsalmente (adjacentes entre si) e 2.430 por cm^2 ventralmente, se sobrepõem. Os dentículos apresentam três cúspides sendo a central mais desenvolvida (cerca

de cinco vezes o comprimento das laterais) (Tabela 2). Além disso, os dentículos apresentam de quatro a seis cristas longitudinais. Os ornamentos hexagonais estão restritos à porção anterior da coroa dos dentículos (Fig. 37a-f). As papilas orais são ovais e se localizam entre os dentículos orais (Fig. 37a-f). Possuem tamanho médio de 75,1 ± 10,7 µm e apresentam densidade de ~ 230 papilas por cm^2 dorsalmente e ~ 125 por cm^2 ventralmente (Tabela 3). Em alguns casos, os dentículos formam um arranjo circular em volta das papilas (Fig. 37a-b,d-f).

Figura 37. Microscopia eletrônica de varredura dos dentículos e papilas orais da cavidade orofaríngea de fêmea juvenil de *Carcharhinus limbatus* (CT= 65 cm). **(a-c)** região dorsal com dentículos (d) tricuspidados adjacentes uns aos outros e papilas (p) circulares (setas brancas). Em alguns casos, os dentículos (indicados pelos asteriscos) formam um arranjo circular em torno das papilas; **(d-f)** a região ventral apresenta dentículos (d) imbricados em torno das papilas (p). Em alguns casos, os dentículos (asteriscos brancos) formam um arranjo circular ao redor das papilas (p). Barra de escala: a, c, e, f 100 µm; b 20 µm; d 200 µm.



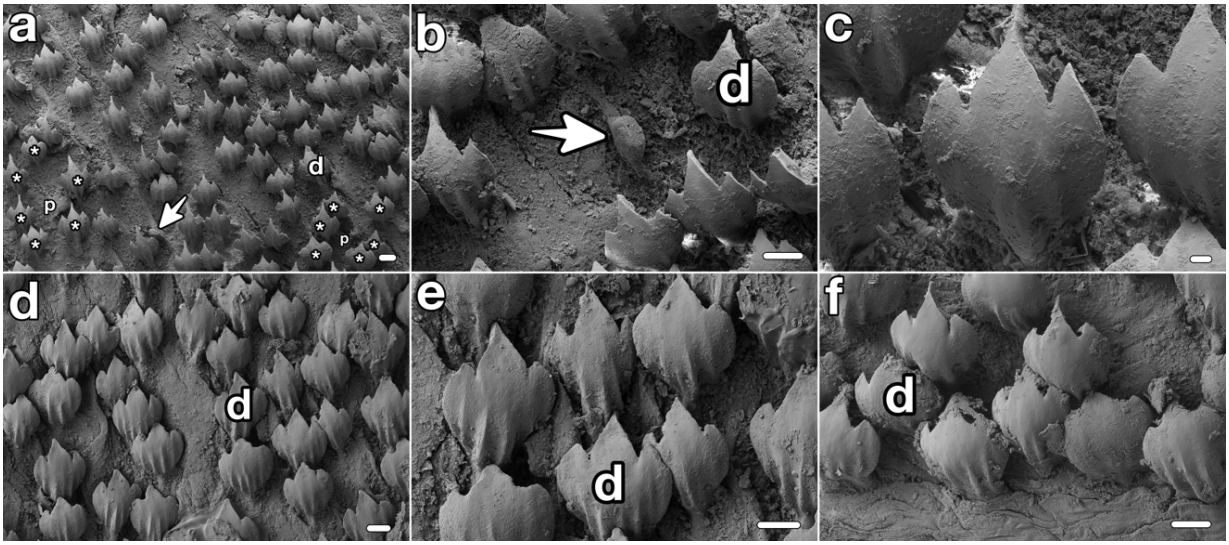
Fonte: Aline N. Poscai e adaptado de Poscai *et al*. (2021)

Carcharhinus obscurus

Em duas fêmeas juvenis de *C. obscurus* (CT= 90 cm), os dentículos orais estão distribuídos adjacentes entre si na região dorsal (Fig. 38a-c). Eles são mais longos do que largos e estão imbricados apenas na região ventral da cavidade orofaríngea (Fig. 38d-f). Apresentam tamanho médio de 232,4 ± 22,2 µm e densidade de aproximadamente 1.400 dentículos por cm^2

dorsalmente e 1.350 por cm^2 ventralmente. Os dentículos têm três cúspides triangulares e pontiagudas, sendo a cúspide central a mais desenvolvida (cerca de duas vezes o comprimento das laterais) (Tabela 2). Em alguns casos, todas as três cúspides são arredondadas e não pontiagudas. Cada dentículo possui de três a cinco cristas longitudinais anteriormente, que não alcançam a base das cúspides. Os ornamentos hexagonais cobrem toda a superfície da coroa dos dentículos (Fig. 38a-f). As papilas orais apresentam-se como elevações ovais entre os dentículos (Fig. 38a-b), com tamanho médio de 77,3 ± 24,9 μm e densidade de ~ 200 papilas por cm^2 dorsalmente. A densidade das papilas orais não pôde ser estimada ventralmente (Tabela 3).

Figura 38. Microscopia eletrônica de varredura dos dentículos e papilas orais da cavidade orofaríngea de duas fêmeas juvenis de *Carcharhinus obscurus* (CT= 90 cm). **(a-c)** região dorsal com dentículos (d) tricuspidados adjacentes entre si, e papilas orais ovais (setas brancas) entre os dentículos; **(d-f)** região ventral com dentículos (d) tricuspidados imbricados com cristas longitudinais bem demarcadas, restritas a região anterior do dentículo. Barra de escala: a, b, d, e, f 100 μm; c 20 μm.



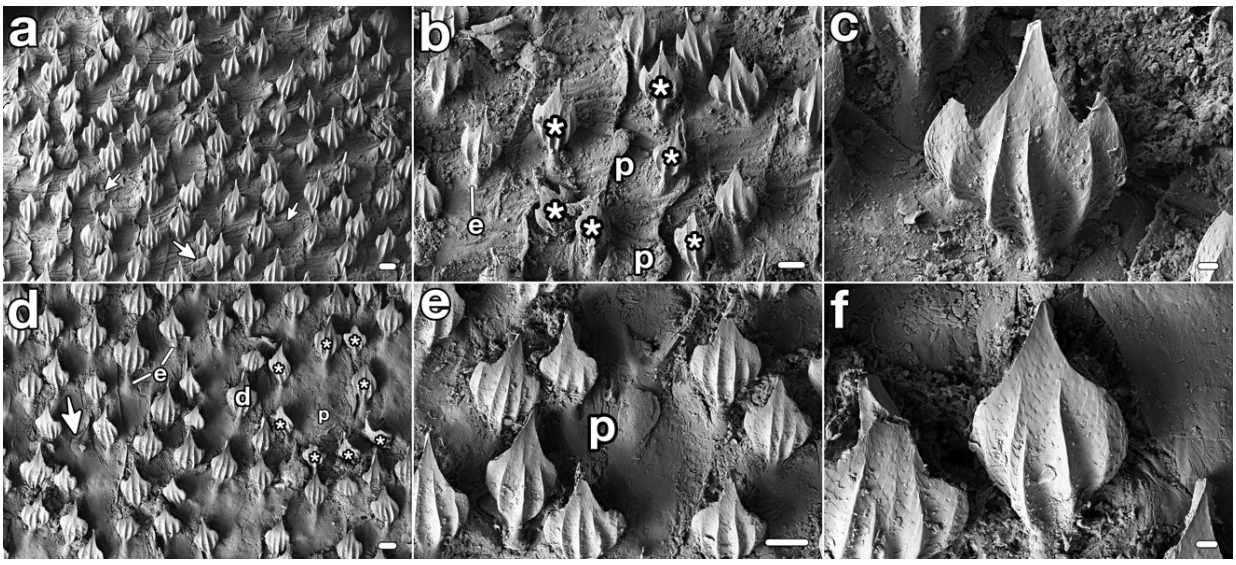
Fonte: Aline N. Poscai e adaptado de Poscai *et al*. (2021)

Carcharhinus plumbeus

Em um indivíduo juvenil de *C. plumbeus*, os dentículos orais estão distribuídos nas regiões dorsal e ventral da cavidade orofaríngea. Majoritariamente, suas cúspides se direcionam

ao esôfago. Apresentam tamanho médio de 174,7 ± 27 μm e densidade de aproximadamente 1.120 por cm^2 dorsalmente e 1.125 por cm^2 ventralmente, adjacentes entre si. Os dentículos possuem duas formas distintas: tricuspidado (Fig. 39c) e unicuspidado (Fig. 39f) em ambas regiões. Nos dois casos, as cristas variam de três a cinco, quase alcançando a margem posterior da coroa, e ornamentos hexagonais estão presentes em toda superfície do dentículo (Fig. 39a-f) (Tabela 2). Além disso, estriações estão associadas à base dos dentículos, na região do pedúnculo (Fig. 39a-b, d-f). As papilas orais são identificadas como elevações ovais do epitélio e estão localizadas entre os dentículos (Fig. 39a-b, d-e). Possuem tamanho médio de 101,5 ± 34,4 μm e densidade de aproximadamente 150 por cm^2 dorsalmente e 100 por cm^2 ventralmente (Tabela 3). Em alguns casos, os dentículos formam um arranjo circular em torno das papilas orais (Fig. 39b,c).

Figura 39. Microscopia eletrônica de varredura dos dentículos e papilas orais da cavidade orofaríngea de *Carcharhinus plumbeus* juvenil. **(a-c)** região dorsal com dentículos (d) adjacentes entre si, apresentando dois padrões diferentes (tricuspidados e unicuspidados) e papilas circulares entre os dentículos. Além disso, os dentículos apresentam estriações (e) em sua base; **(d-f)** região ventral com o mesmo padrão morfológico e de distribuição. Em alguns casos, os dentículos (asteriscos brancos) formam um arranjo circular em torno das papilas (p). Barra de escala: a, b, d, e 100 μm; c, f 20 μm.

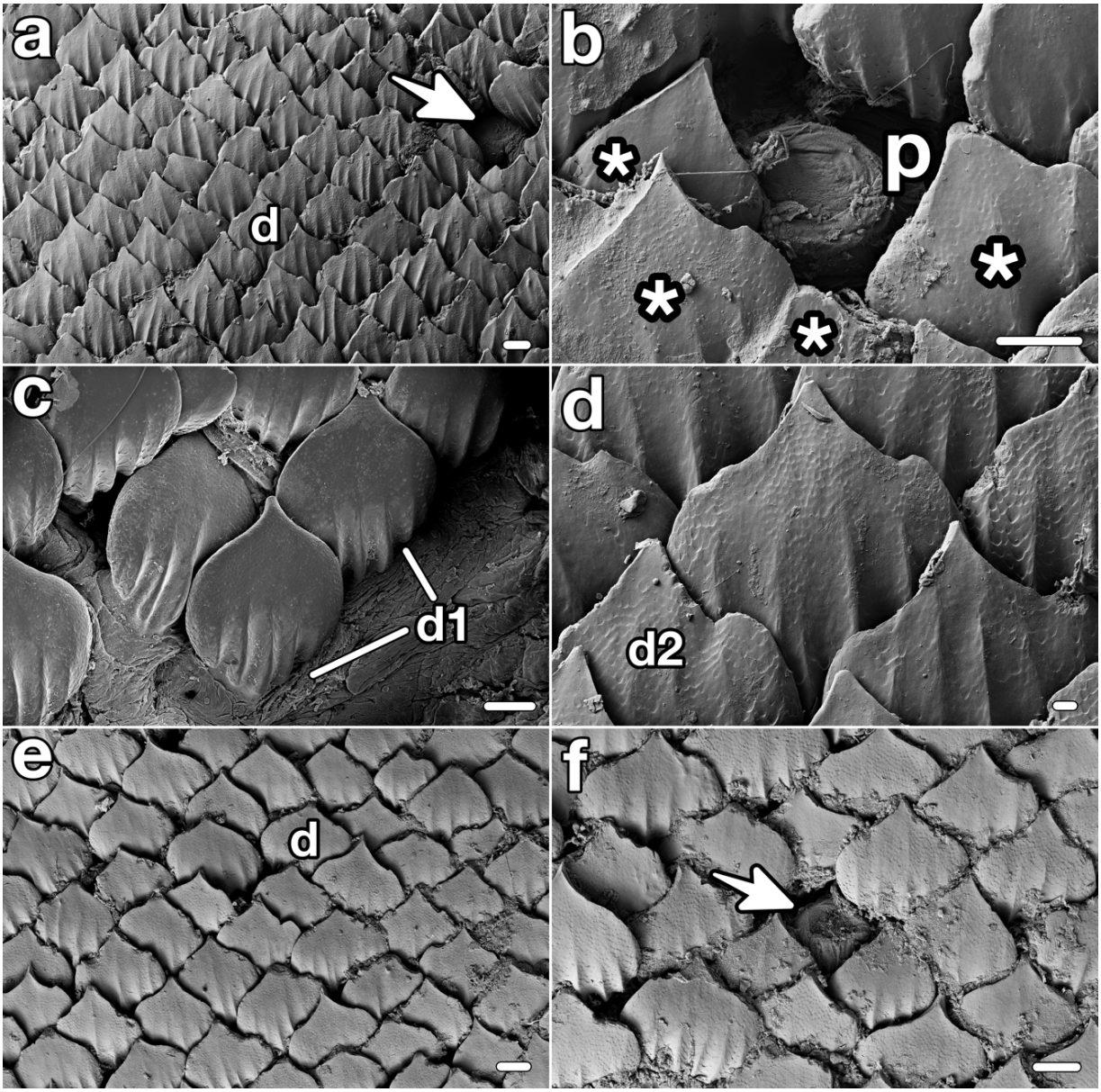


Fonte: Aline N. Poscai

Carcharhinus signatus

Em adulto de *C. signatus* (CT= 170 cm), os dentículos orais estão distribuídos nas regiões dorsal e ventral, e suas cúspides se direcionam ao esôfago. Apresentam tamanho médio de 273,4 ± 33,7 μm e densidade de aproximadamente 2.730 dentículos por cm^2 dorsalmente e 2.450 por cm^2 ventralmente. Existem duas formas diferentes de dentículos orais na região dorsal. A primeira forma inclui dentículos com uma a três cúspides pontiagudas triangulares, sendo a central mais desenvolvida (cerca de três vezes o comprimento das cúspides laterais). Apresentam de cinco a seis cristas restritas a região anterior até a porção média, e ornamentos hexagonais cobrindo toda a superfície da coroa do dentículo (Fig. 40a-b,d). A segunda inclui dentículos com formato de "folha" e cúspides arredondadas, com cinco cristas longitudinais e ornamentos hexagonais distribuídos em toda superfície da coroa (Fig. 40b). Na região ventral, os dentículos orais se encontram imbricados e têm forma semelhante aos dentículos dorsais com cúspides pontiagudas e triangulares (Tabela 2). Além disso, os dentículos estão densamente dispostos em pequenas áreas de epitélio livre (Fig. 40e-f). As papilas orais são circulares e sobrepostas pelos dentículos orais (Fig. 40c,f), com tamanho médio de 164,1 ± 0,3 μm e densidade de ~ 100 papilas por cm^2 dorsalmente. A densidade das papilas não pôde ser estimada ventralmente (Tabela 3). Em alguns casos, os dentículos formam um arranjo circular em torno das papilas (Fig. 40b,f).

Figura 40. Microscopia eletrônica de varredura dos dentículos e papilas orais da cavidade orofaríngea de *Carcharhinus signatus* adulto (CT= 170 cm). **(a-d)** região dorsal com dentículos (d) imbricados, apresentando dois padrões diferentes (tricuspidados e unicuspidados), e papilas (p) orais circulares muito próxima a eles (setas brancas); **(e-f)** região ventral com o mesmo padrão, o qual os dentículos (d) estão imbricados e as papilas (seta branca) bem próximas a eles. Barra de escala: a, b, c, e, f 100 μm; d 20 μm.

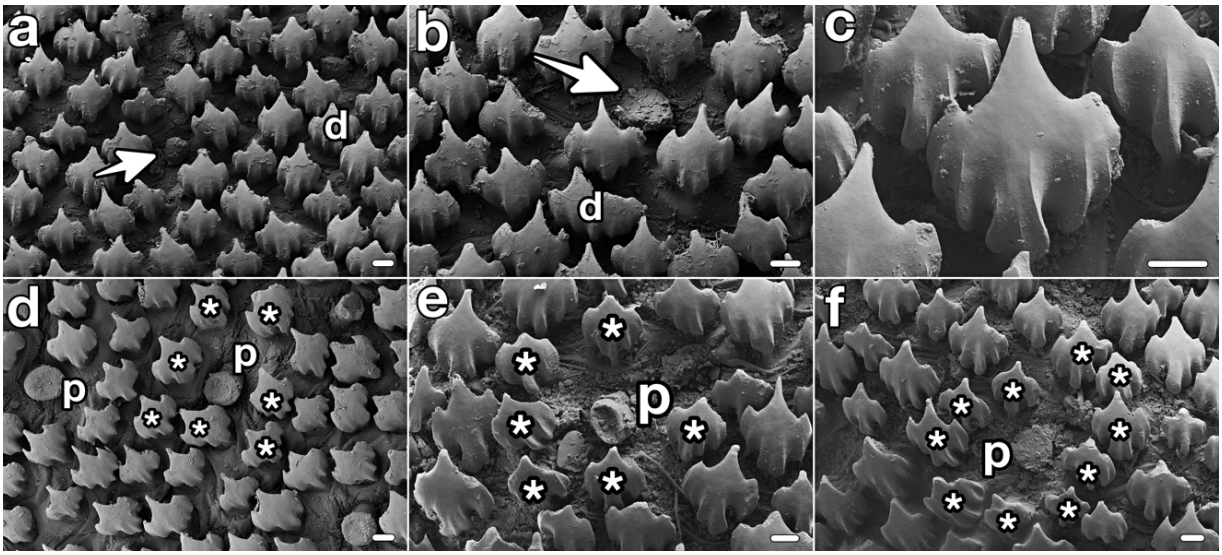


Fonte: Aline N. Poscai e adaptado de Poscai *et al*. (2021)

Galeocerdo cuvier

Em dois indivíduos juvenis de *G. cuvier*, os dentículos orais estão distribuídos nas regiões dorsal e ventral da cavidade orofaríngea. As cúspides se direcionam ao esôfago. Os dentículos têm tamanho médio de 261,4 ± 34,6 µm e densidade de aproximadamente 1.700 por cm^2 em ambas regiões, adjacentes entre si. Apresentam de uma a três cúspides triangulares, sendo a central mais desenvolvida (cerca de cinco vezes o comprimento das cúspides laterais). Na região dorsal, os dentículos orais têm quatro a seis cristas (Fig. 41a-c), enquanto na ventral possuem três a quatro cristas (Fig. 41d-f), em ambas regiões, as cristas se estendem até a porção média da coroa (Tabela 2). Ornamentos hexagonais estão restritos a região anterior do dentículo (Fig. 41a-f). Papilas circulares que se projetam do epitélio podem ser observadas entre os dentículos (Fig. 41a,b,d-f) e possuem tamanho médio de 182,7 ± 35,2 µm e densidade de ~ 100 papilas por cm^2 dorsalmente e ~ 200 papilas por cm^2 ventralmente (Tabela 3). Em alguns casos, uma série de dentículos orais podem envolver as papilas, formando um arranjo circular em volta delas (Fig.41a-f).

Figura 41. Microscopia eletrônica de varredura dos dentículos e papilas orais da cavidade orofaríngea de dois indivíduos juvenis de *Galeocerdo cuvier*. **(a-c)** região dorsal com dentículos (d) tricuspidados distribuídos adjacentes e junto às papilas circulares (setas brancas); **(d-f)** região ventral com dentículos (d) e papilas (p). Em alguns casos, os dentículos formam um arranjo circular envolvendo as papilas (asteriscos brancos). Barra de escala: a, b, c, d, e, f 100 µm.

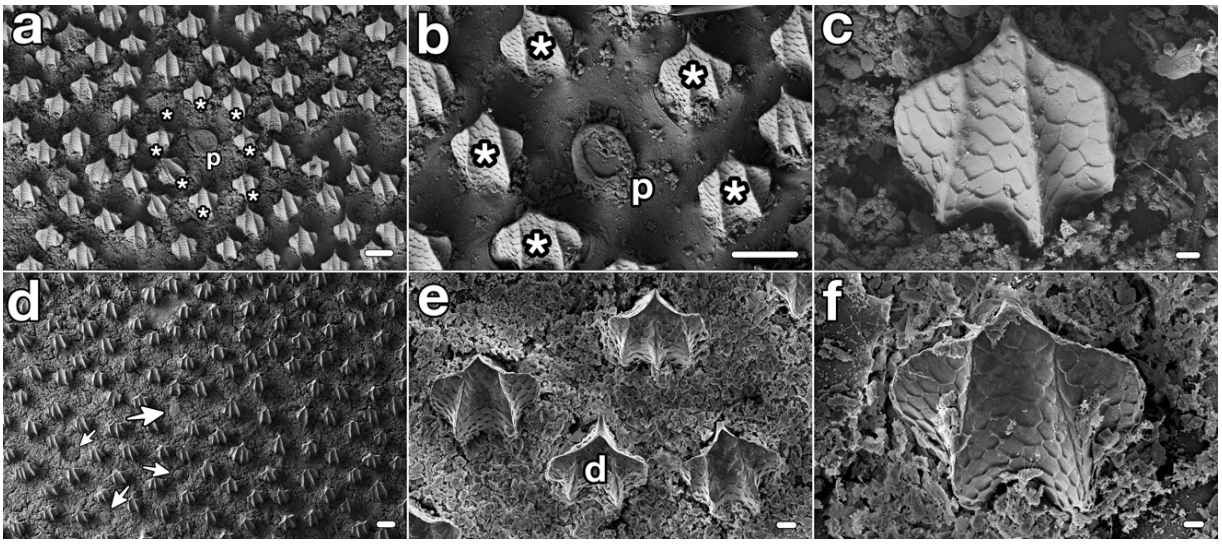


Fonte: Aline N. Poscai e adaptado de Poscai *et al*. (2021)

Isogomphodon oxyrhynchus

Em um macho juvenil de *I. oxyrhynchus* (CT= 59,4 cm) os dentículos orais estão distribuídos pelas regiões dorsal e ventral da cavidade orofaríngea, com espaçamento entre si. As cúspides se direcionam ao esôfago. Os dentículos têm tamanho médio de 115,5 ± 9,5 µm e densidade aproximada de ~ 3.860 cm^2 dorsalmente e ~ 2.730 dentículos por cm^2 ventralmente. Os dentículos apresentam formato de "folha" e são unicuspidados, com a margem posterior da coroa levemente pontiaguda. As cristas podem variar de duas a quatro e os ornamentos hexagonais estão presentes em toda superfície da coroa (Fig. 42a-f) (Tabela 2). As papilas são circulares com tamanho médio de 82,2 ± 18,3 µm e densidade de ~ 200 por cm^2 dorsalmente e ~ 150 cm^2 ventralmente (Tabela 3). Em alguns casos, os dentículos formam um arranjo circular em volta das papilas (Fig. 42a-b).

Figura 42. Microscopia eletrônica de varredura dos dentículos e papilas orais da cavidade orofaríngea de macho juvenil de *Isogomphodon oxyrhynchus* (CT= 59,4 cm). **(a-c)** região dorsal com dentículos (d) unicuspidados distribuídos uniformemente com pouco espaçamento entre eles, e papilas circulares (p). Em alguns casos, os dentículos (asteriscos brancos) formam um arranjo circular em torno das papilas (p); **(d-f)** região ventral com dentículos (d) unicuspidados circundando as papilas orais (setas brancas). Barra de escala: a, b, d, 100 µm; c, f 10 µm; e 20 µm.

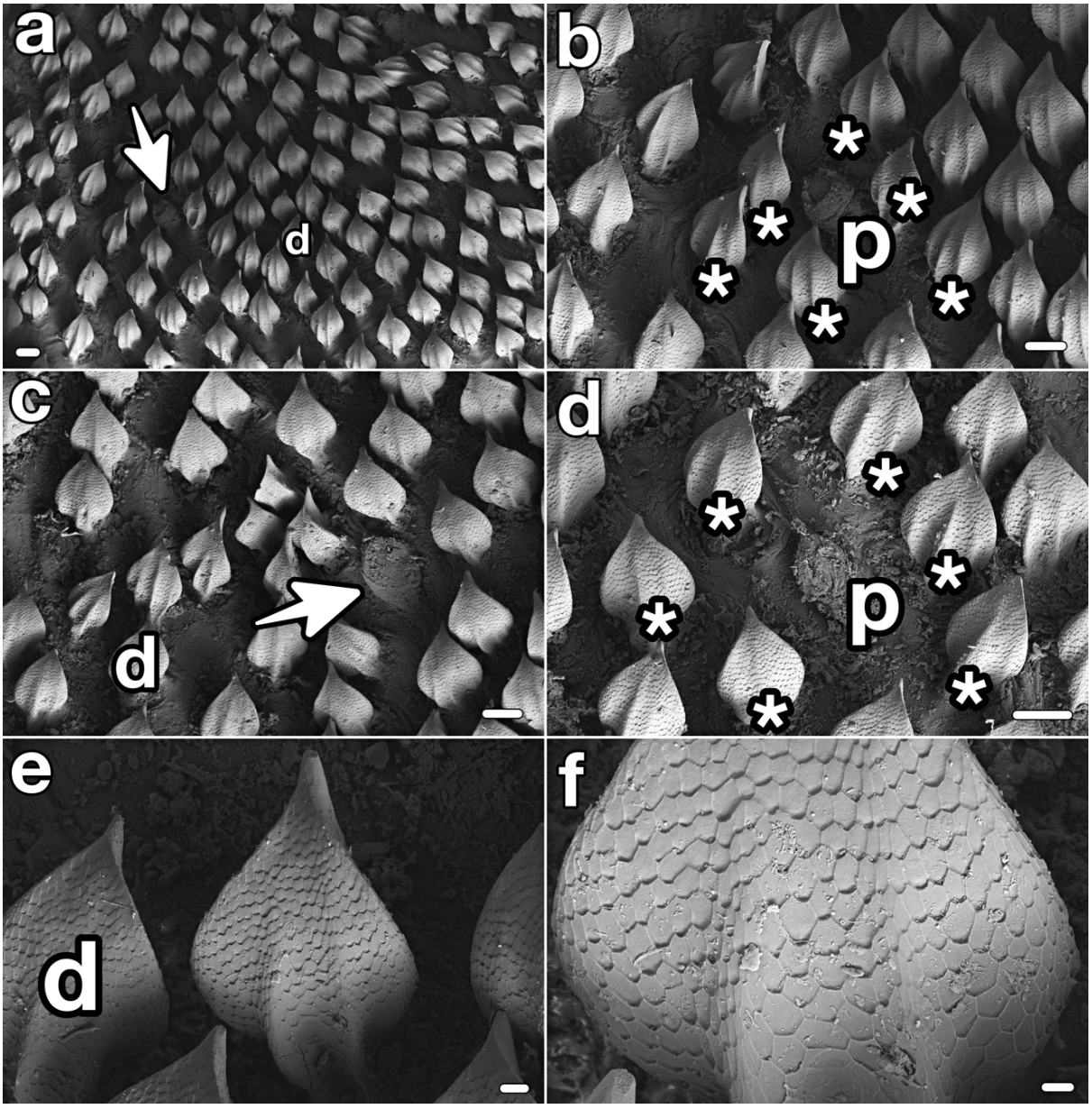


Fonte: Aline N. Poscai

Rhizoprionodon porosus

Em indivíduo adulto de *R. porosus*, os dentículos orais estão distribuídos por toda região dorsal da cavidade orofaríngea. As cúspides se direcionam ao esôfago. Os dentículos apresentam formato de "folha" e são unicuspidados, com tamanho médio de 143,2 ± 12,3 µm e densidade de aproximadamente 1.800 por cm^2 dorsalmente, adjacentes entre si. Apresentam de duas a três cristas que se estendem até a margem posterior da coroa e os ornamentos hexagonais são de maior tamanho e estão presentes em toda superfície da coroa (Fig. 43a-f) (Tabela 2). As papilas orais se localizam entre os dentículos e apresentam formato circular (Fig. 43a-d). O tamanho médio é de 118 ± 29,5 µm e densidade de ~ 150 por cm^2 dorsalmente (Tabela 3). Em alguns casos, os dentículos formam um arranjo circular em torno das papilas (Fig. 43a-d). Não foi possível examinar a região ventral da cavidade orofaríngea devido à fixação das amostras, a qual inviabilizou o exame microscópico.

Figura 43. Microscopia eletrônica de varredura dos dentículos e papilas orais da região dorsal da cavidade orofaríngea de adulto de *Rhizoprionodon porosus*. **(a-f)** dentículos (d) unicuspidados adjacentes entre si com papilas (setas brancas) entre eles. Em alguns casos, os dentículos (asteriscos brancos) formam um arranjo circular em torno das papilas (p). Barra de escala: a, b, c, d, 100 μm; e, 20 μm; f 10 μm.

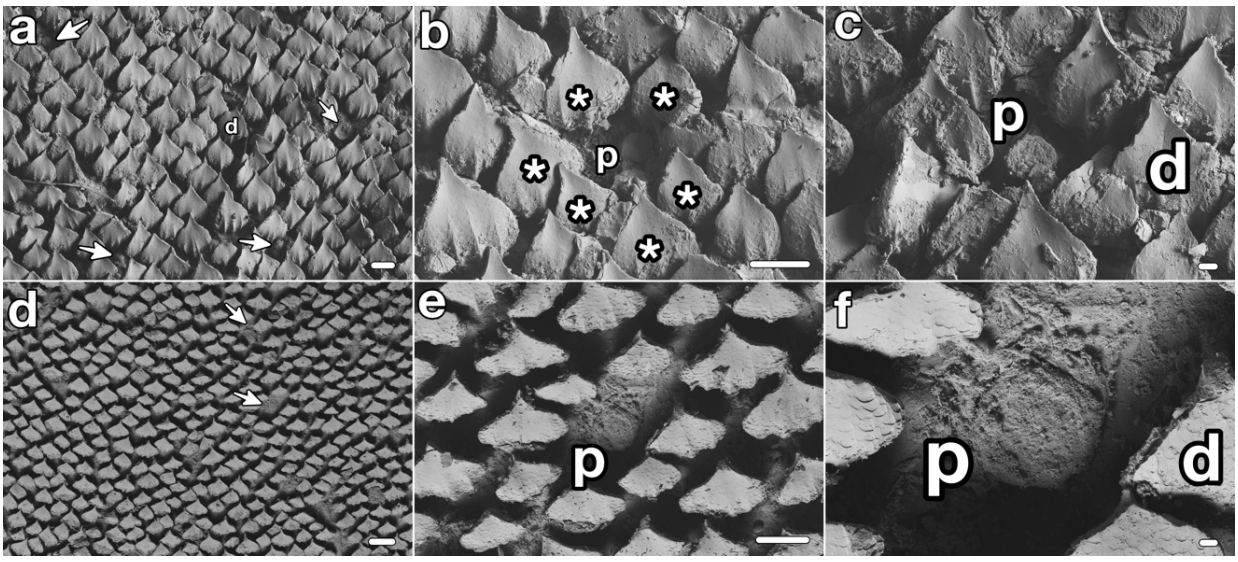


Fonte: Aline N. Poscai

Scoliodon laticaudus

Em uma fêmea adulta de *S. laticaudus* (CT= 35 cm), os dentículos estão distribuídos nas regiões dorsal e ventral da cavidade orofaríngea, imbricados entre si. As cúspides se direcionam ao esôfago. Os dentículos têm tamanho médio de 150 ± 25 µm e densidade de aproximadamente ~ 5.750 cm^2 dorsalmente e de ~ 4.860 por cm^2 ventralmente. Apresentam formato de "folha", com cúspide central pontiaguda e cristas que variam de duas a quatro, restritas a região anterior do dentículo. Os ornamentos hexagonais se distribuem na porção anterior à média da coroa (Fig. 44a-e). As papilas são circulares (Fig. 44b-c, e-f) com tamanho médio de 84,3 ± 23,4 µm e densidade de ~ 220 papilas por cm^2 dorsalmente e 120 por cm^2 ventralmente (Fig. 44a-f) (Tabela 3). Em alguns casos, os dentículos formam um arranjo circular em torno das papilas (Fig. 44b).

Figura 44. Microscopia eletrônica de varredura dos dentículos e papilas orais da cavidade orofaríngea de fêmea adulta de *Scoliodon laticaudus* (CT= 35 cm). **(a-c)** região dorsal com dentículos (d) unicuspidados e imbricados, com a presença de papilas (p) entre eles (setas brancas). Em alguns casos, os dentículos (asteriscos brancos) formam um arranjo circular em torno das papilas (p); **(d-f)** a região ventral apresenta dentículos (d) unicuspidados imbricados e papilas (p) circulares. Barra de escala: a, b, e 100 µm; c 20 µm; d 200 µm; f 10 µm.



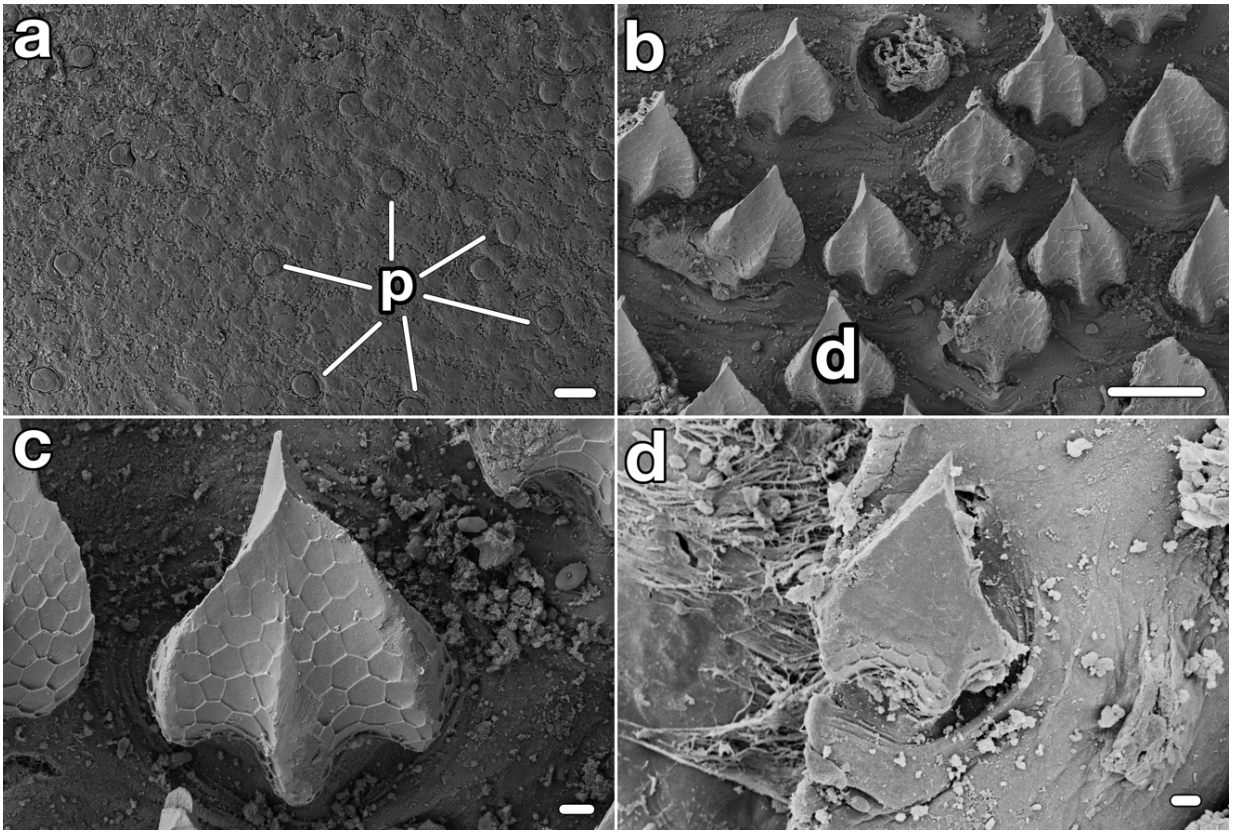
Fonte: Aline N. Poscai

Família Sphyrnidae

Eusphyra blochii

Em um macho juvenil de *E. blochii* (CT= 41 cm), os dentículos estão distribuídos pelas regiões dorsal e ventral da cavidade orofaríngea. As cúspides se direcionam ao esôfago. Os dentículos têm tamanho médio de 69 ± 8,2 µm e densidade de ~ 4.200 dentículos por cm^2 dorsalmente (Tabela 2), espaçados entre si. Os dentículos apresentam formato de "folha", com uma cúspide central pontiaguda e três cristas, sendo a central mais pronunciada e alcançando a porção média da coroa. Ornamentos hexagonais são similares a "favos de mel" e são maiores, presentes em toda superfície do dentículo (Fig. 45a-d). As papilas orais são circulares (Fig. 45a) e apresentam tamanho médio de 116,2 ± 22,6 µm e densidade de ~ 260 por cm^2 (Tabela 3). Na região ventral, apenas um dentículo pôde ser observado, sendo similar aos encontrados na região dorsal. As demais micrografias dessa região indicam que a amostra estava mal fixada ou degradada. Não foi possível estimar a densidade de papilas e dentículos orais nessa região.

Figura 45. Microscopia eletrônica de varredura dos dentículos e papilas orais da cavidade orofaríngea de macho juvenil de *Eusphyra blochii* (CT= 41 cm). **(a-c)** a região dorsal apresenta papilas circulares (p) e dentículos (d) em formato de "folha" unicuspidados e ornamentos hexagonais em toda a superfície da coroa; **(d)** a região ventral apresenta dentículo unicuspidado com ornamentos hexagonais em toda superfície. Barra de escala: a 200 μm; b 100 μm; c, d 10 μm.



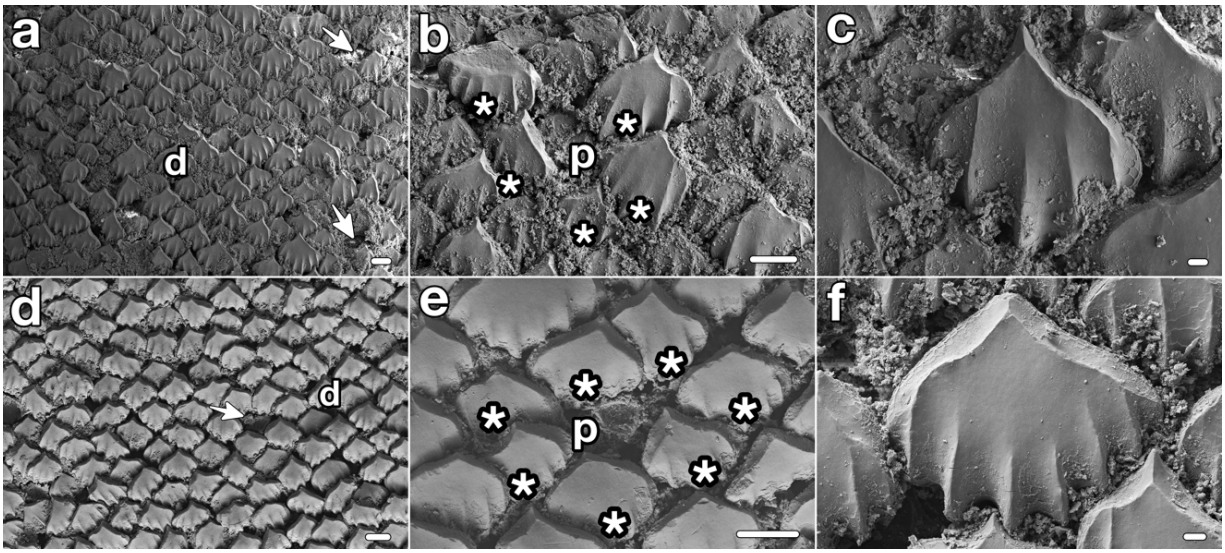
Fonte: Aline N. Poscai

Sphyrna tiburo

Em um embrião de *S. tiburo*, os dentículos orais estão distribuídos nas regiões dorsal e ventral da cavidade orofaríngea. As cúspides se direcionam ao esôfago. Os dentículos têm tamanho médio de 159,7 ± 29,4 μm e densidade de ~ 4.000 por cm^2 dorsalmente e ~ 4.230 por cm^2 ventralmente, imbricados entre si. Os dentículos apresentam formato de "folha", são unicuspidados e as cúspides são pontiagudas. As cristas variam de quatro a seis, restritas a região anterior à média da coroa (Fig. 46a-f) (Tabela 2). As papilas são circulares (Fig. 46a-b,

d-e) com tamanho médio de 85 ± 22,7 μm e densidade de aproximadamente 100 papilas por cm^2 dorsalmente e ventralmente (Tabela 3).

Figura 46. Microscopia eletrônica de varredura dos dentículos e papilas orais da cavidade orofaríngea de embrião de *Sphyrna tiburo*. **(a-c)** região dorsal apresenta dentículos (d) unicuspidados e imbricados, com cúspides pontiagudas e cristas longitudinais bem pronunciadas. As papilas (p) são indicadas também pelas setas brancas e se localizam entre os dentículos; **(d-f)** a região ventral apresenta dentículos (d) imbricados com papilas localizadas entre eles. Em alguns casos, os dentículos (asteriscos brancos) formam um arranjo circular em torno das papilas (p). Barra de escala: a, b, d, e 100 μm; c, f 20 μm.



Fonte: Aline N. Poscai

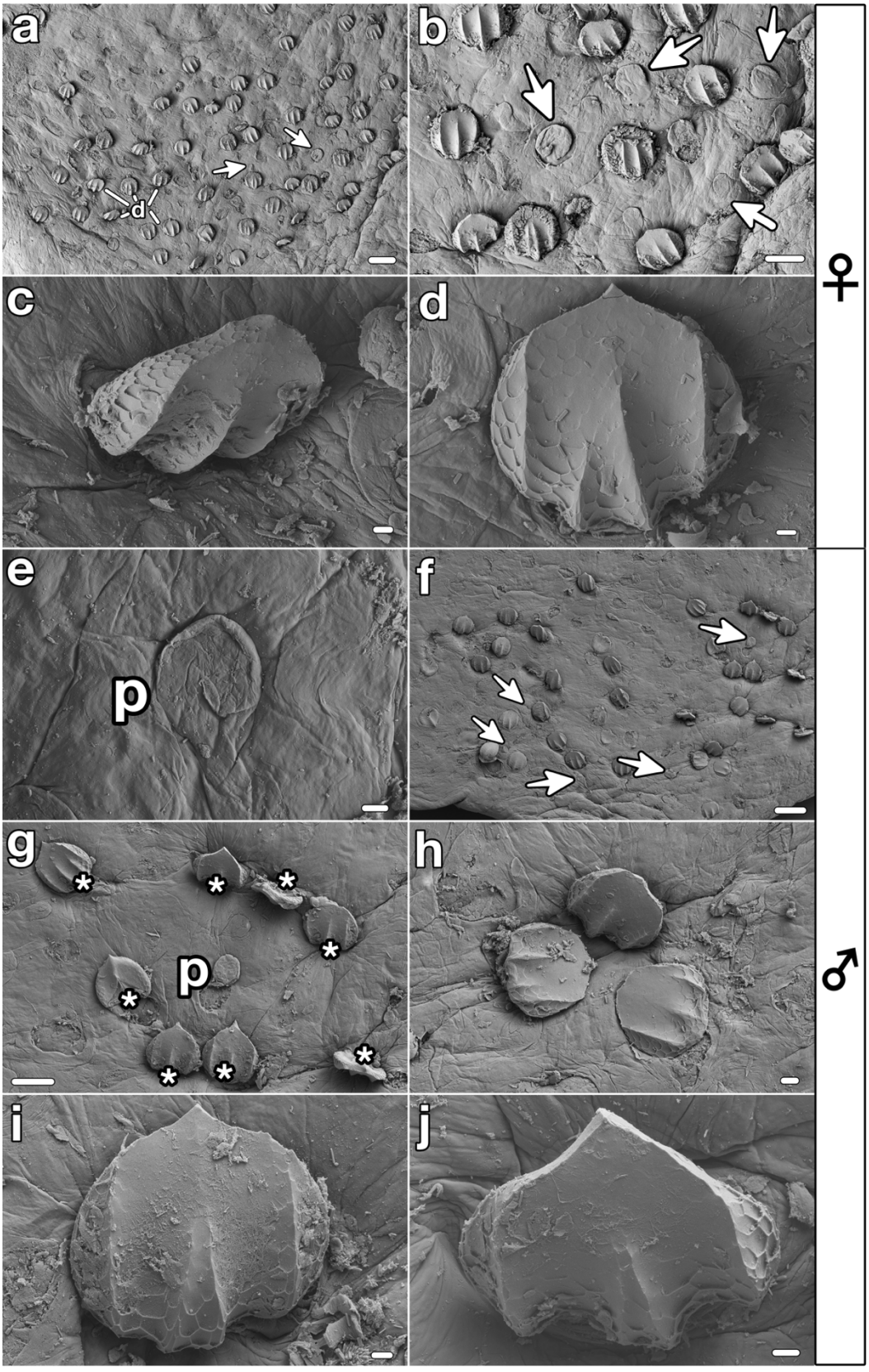
Sphyrna tudes

Em um embrião fêmea de *S. tudes* (CT= 17,4 cm), os dentículos estão distribuídos na região ventral da cavidade orofaríngea, espaçadamente entre si. Majoritariamente, as cúspides se direcionam ao esôfago. Os dentículos têm tamanho médio de aproximadamente 128,5 ± 9,1 μm e densidade ~ 960 dentículos por cm^2. Os dentículos são arredondados, unicuspidados sendo a cúspide central levemente pronunciada. As cristas variam de três a quatro e os ornamentos hexagonais estão presentes em toda superfície dos dentículos (Fig. 47a-d). As papilas são circulares (Fig. 47a-b) com tamanho médio de 81 ± 24 μm e densidade ~ 460 cm^2 ventralmente

(Tabela 3). Não foi possível examinar a região dorsal devido à prévia fixação da amostra, a qual inviabilizou o exame microscópico.

Em um embrião macho de *S. tudes* (CT= 17,4 cm), na região dorsal da cavidade orofaríngea observou-se apenas uma papila oral circular (Fig. 47e). Na região ventral, os dentículos estão distribuídos espaçadamente e suas cúspides se direcionam ao esôfago. Os dentículos têm tamanho médio de 100 ± 13,1 µm e densidade ~ 900 cm^2. Os dentículos são arredondados, unicuspidados, sendo a cúspide levemente pontiaguda, apresentam de três a quatro cristas que se estendem da porção anterior à região média da coroa e ornamentos hexagonais estão restritos a região anterior (Fig. 47g-j) (Tabela 2). As papilas são circulares com tamanho médio de 50,3 ± 13,1 µm e densidade de ~ 430 cm^2 (Tabela 3). Em alguns casos, os dentículos formam um arranjo circular em torno das papilas (Fig. 47a-b, f-g). Não foi possível estimar a densidade de dentículos e papilas da região dorsal devido à fixação da amostra não estar adequada para fins de análise, inviabilizando o exame microscópico.

Figura 47. Microscopia eletrônica de varredura dos dentículos e papilas orais da região ventral da cavidade orofaríngea de dois espécimes de *Sphyrna tudes*. **(a-d)** em embrião fêmea (CT= 17,4 cm), a região ventral apresenta dentículos (d) unicuspidados e arredondados espaçados entre si e papilas circulares (setas brancas) localizadas entre eles; **(e)** em embrião macho (CT=17,4 cm) a região dorsal da cavidade orofaríngea apresenta uma papila (p) circular; **(f-j)** na região ventral, os dentículos unicuspidados estão distribuídos espaçadamente entre si, com ornamentos hexagonais restritos a região anterior e papilas (setas brancas) circulares localizadas entre eles. Em alguns casos, os dentículos (asteriscos brancos) formam um arranjo circular em torno das papilas (p). Barra de escala: a, f 200 µm; b, g 100 µm; c, d, e, i, j 10 µm; h 20 µm.

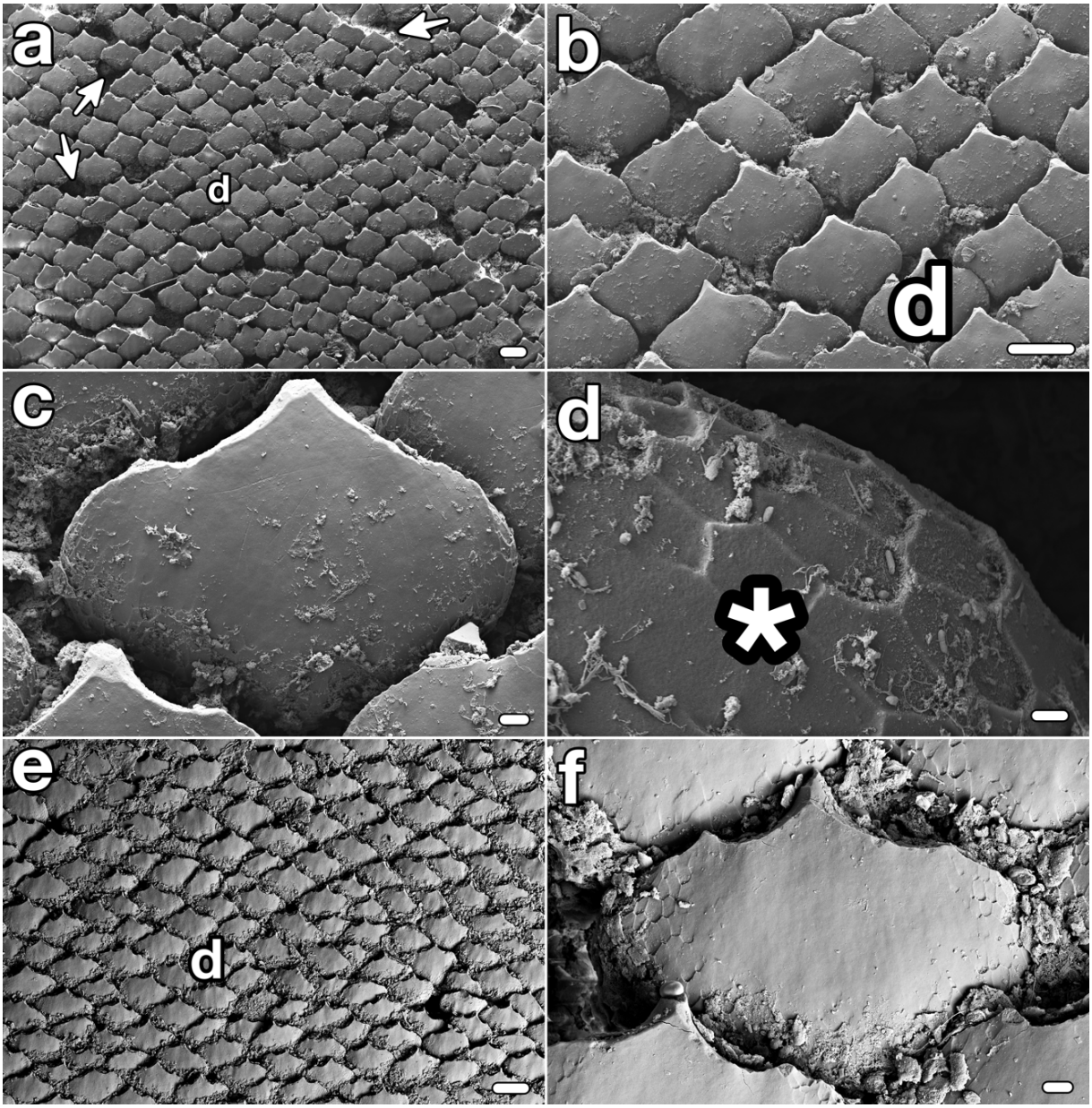


Fonte: Aline N. Poscai

Sphyrna zygaena

Em indivíduo juvenil de *S. zygaena*, os dentículos orais estão distribuídos nas regiões dorsal e ventral da cavidade orofaríngea. As cúspides se direcionam ao esôfago. Os dentículos apresentam tamanho médio de 179 ± 30 μm e alta densidade de aproximadamente 4.200 por cm^2 dorsalmente e 7.950 por cm^2 ventralmente, imbricados entre si. Apresentam formato de "folha" e são unicuspidados, com até três cristas restritas a região anterior. Os ornamentos hexagonais estão presentes nas extremidades dos dentículos, na região anterior (Fig. 48a-f) (Tabela 2). As papilas se localizam entre os dentículos e apresentam formato circular, com tamanho médio de 55,4 μm e densidade de aproximadamente 50 por cm^2 dorsalmente e 100 por cm^2 ventralmente (Fig. 48a,e) (Tabela 3).

Figura 48. Microscopia eletrônica de varredura dos dentículos e papilas orais da cavidade orofaríngea de juvenil de *Sphyrna zygaena*. **(a-d)** a região dorsal apresenta dentículos (d) imbricados e unicuspidados e as papilas orais (setas brancas) se localizam entre eles. Os dentículos possuem ornamentos hexagonais (asterisco branco) nas extremidades; **(e-f)** a região ventral apresenta o mesmo padrão morfológico da região dorsal, com dentículos (d) imbricados e unicuspidados. Barra de escala: a, b, e 100 µm; c, f 10 µm; d 2 µm.

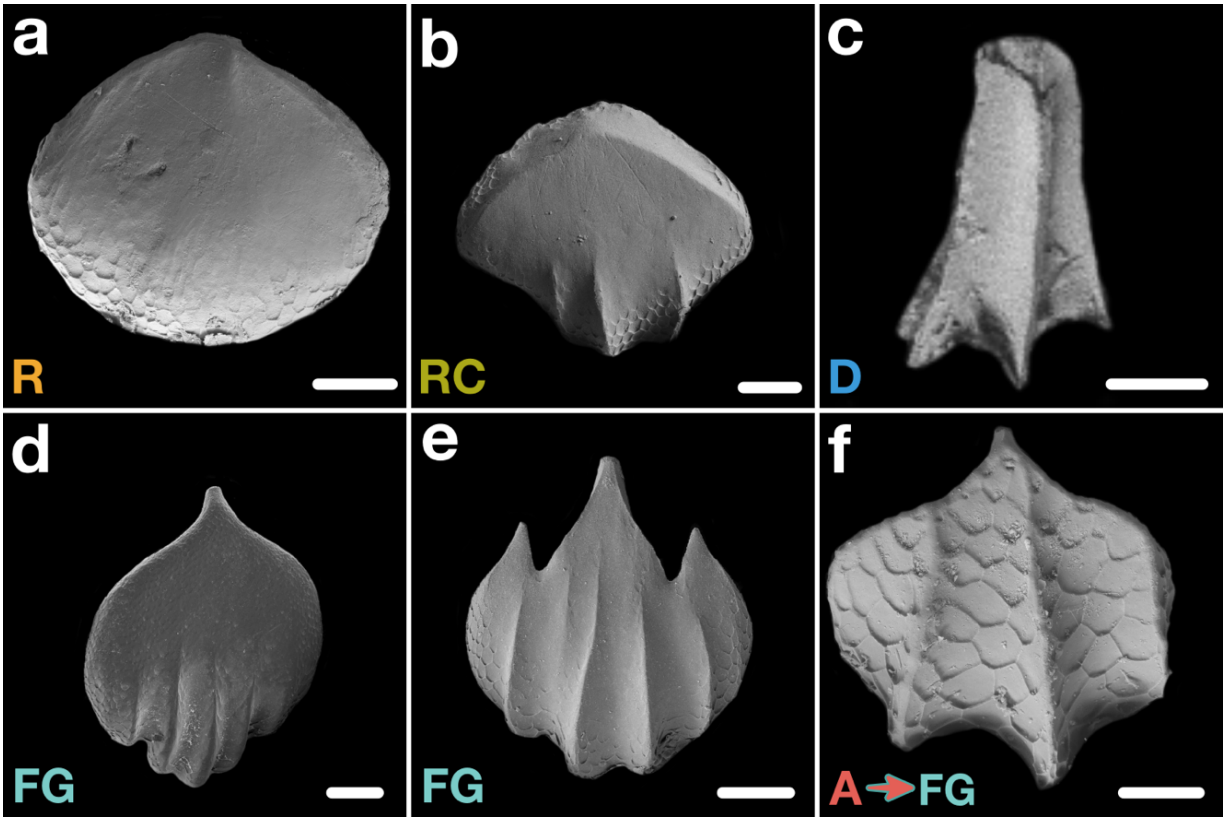


Fonte: Aline N. Poscai

4.2 Morfotipos dos dentículos orais

Os dentículos orais (Fig. 49) do presente trabalho foram classificados em três morfotipos funcionais, dentro dos cinco morfotipos previamente estabelecidos pelos estudos de Reif (1985), Dillon, Norris e O'Dea (2017), Ferrón e Botella (2017) e Dillon *et al*. (2021), sendo eles: (1) resistência à abrasão em *Heterodontus francisci, H. japonicus* (Heterodontidae), *Ginglymostoma cirratum* (Ginglymostomatidae), *Chiloscyllium punctatum* (Hemiscylliidae), *Alopias superciliosus, A. vulpinus* (Alopiidae), *Isurus oxyrinchus*, *Lamna nasus* (Lamnidae), *Atelomycterus marmoratus*, *Schroederichthys chilensis* (Atelomycteridae), *Mustelus schmitti*, *M. asterias, Galeorhinus galeus* (Triakidae), *Sphyrna tiburo*, *S. tudes* e *S. zygaena* (Sphyrnidae) com 50%; (2) funções generalizadas em *Rhincodon typus* (Rhincodontidae), *Carcharias taurus* (Carchariidae), *Mitsukurina owstoni* (Mitsukurinidae), *Odontaspis ferox* (Odontaspididae), *Carcharhinus brevipinna*, *C. leucas*, *C. limbatus*, *C. obscurus*, *C. plumbeus*, *C. signatus*, *Galeocerdo cuvier*, *Isogomphodon oxyrhynchus, Rhizoprionodon porosus, Scoliodon laticaudus* (Carcharhinidae) e *Eusphyra blochii* (Sphyrnidae), com 46,8%; e (4) defesa em *M. owstoni* (Mitsukurinidae) com 3,2% (Gráfico 1). Vale ressaltar que o morfotipo de resistência à abrasão das cristas foi meramente ilustrado na figura a seguir (em *M. schmitti*), para representar essa diferença morfológica (presença de cristas) nos dentículos orais. Ambos morfotipos de resistência à abrasão foram agrupados em uma única classificação.

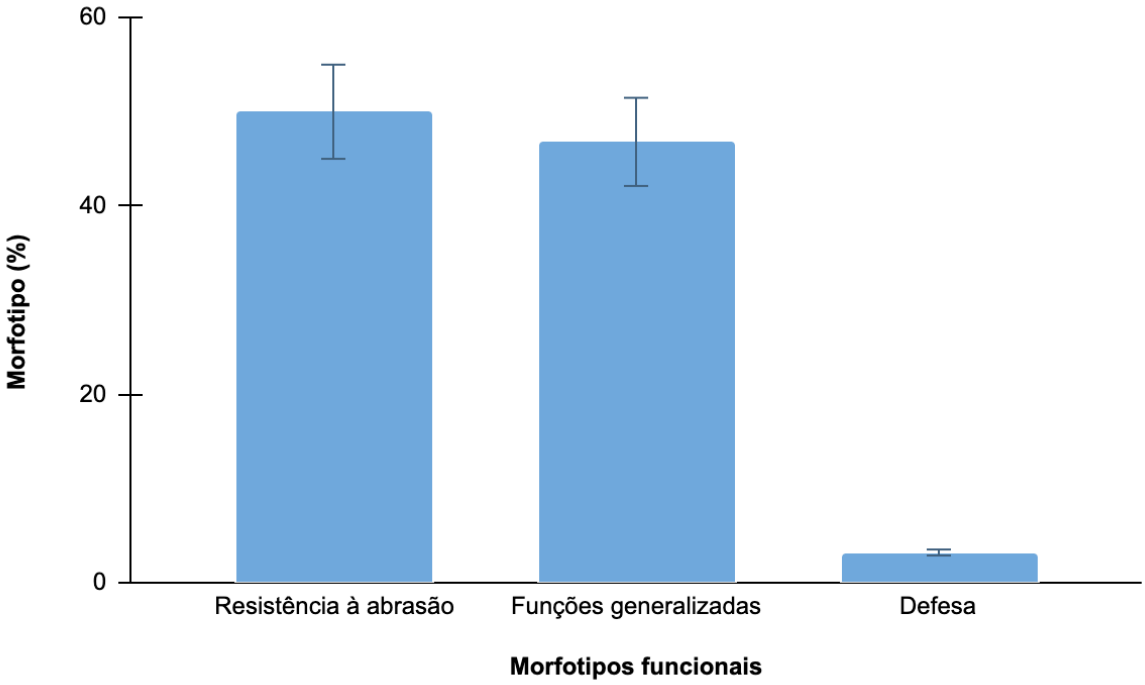
Figura 49. Os morfotipos funcionais de dentículos orais reportados nas espécies aqui estudadas. **(a)** resistência à abrasão (R) em *Schroederichthys chilensis*; **(b)** resistência à abrasão das cristas (RC) em *Mustelus schmitti*; **(c)** defesa (D) em *Mitsukurina owstoni*; e diferentes morfologias para o morfotipo de funções generalizadas (FG): **(d)** *Carcharhinus signatus*; **(e)** *Carcharhinus limbatus*; **(f)** morfotipo contínuo entre redução de arrasto (A) e funções generalizadas (FG) em *Isogomphodon oxyrhynchus*. Barra de escala: a, b, c, d, e 50 µm; f 30 µm.



Fonte: Aline N. Poscai

A seguir, a frequência dos morfotipos é ilustrada no Gráfico 1, que contempla as 31 espécies examinadas que apresentaram dentículos orais nas regiões dorsal e ventral da cavidade orofaríngea. Neste estudo, foram considerados três morfotipos: resistência à abrasão (que contempla a presença ou ausência de cristas), funções generalizadas e defesa.

Gráfico 1. Frequência dos morfotipos (%) encontrados nas 31 espécies que possuem dentículos orais examinadas neste estudo. Resistência à abrasão (50%), funções generalizadas (46,8%) e defesa (3,2%).



Fonte: Aline N. Poscai

A seguir, a Tabela 2 indica as famílias e espécies em relação ao formato do dentículo, este, classificado como unicuspidado (presença de uma única cúspide) ou tricuspidado (três cúspides), o diâmetro da coroa (μm), a densidade dos dentículos orais nas regiões dorsal e ventral, e o número de cristas que os dentículos apresentaram, podendo este número variar dentro de uma mesma espécie e nas diferentes regiões amostradas.

Tabela 2. Sumário da morfologia e densidade estimada (cm^2) dos dentículos dérmicos orais das regiões dorsal e ventral da cavidade orofaríngea das espécies examinadas. O diâmetro da largura da superfície da coroa dos dentículos (μm) é representado pela média ± e desvio padrão. Legendas: * indica que em

Rhincodon typus, os dentículos mensurados e com estimativas de densidade da região dorsal, mostrada na tabela, são provenientes da região dos arcos branquiais, mais dorsalmente. ** indica que um único dentículo foi utilizado para mensuração; (n/a) significa não avaliado, sendo que em alguns casos foi devido à prévia fixação das amostras e/ou espécimes, a qual inviabilizou a análise microscópica, ou ainda, foi devido à falta de amostras satisfatórias para análise.

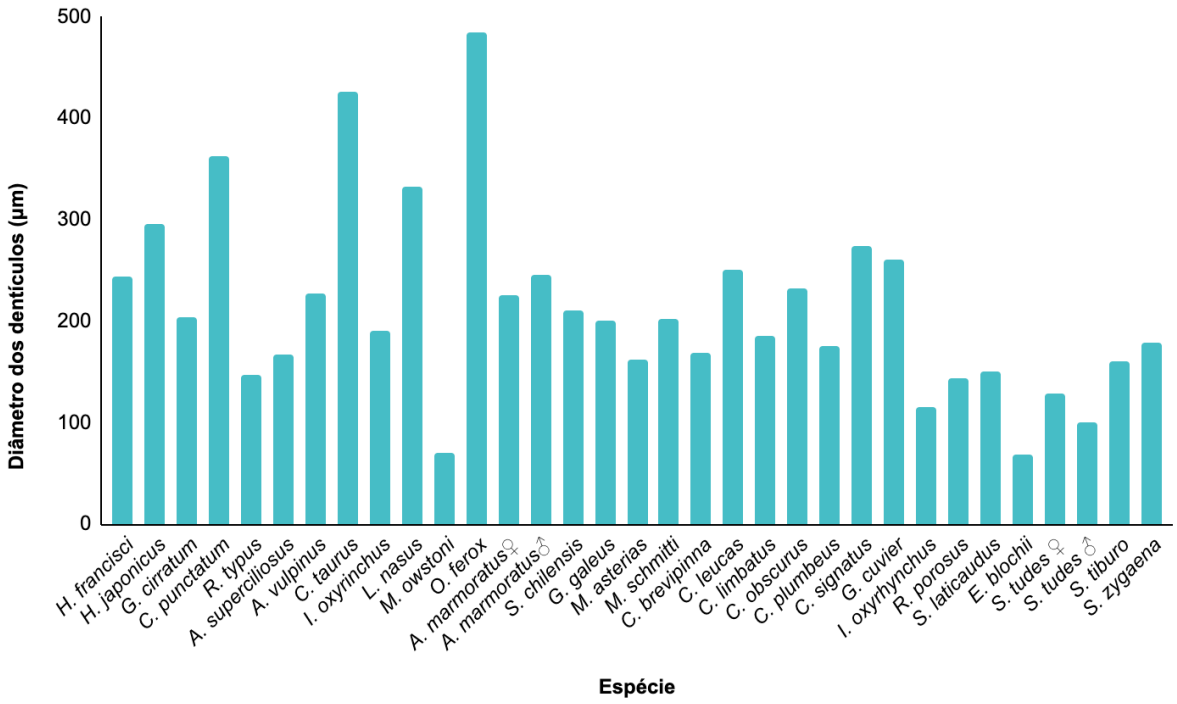
Classificação taxonômica		**Dentículos dérmicos orais**				
Família/Espécie		**Formato**	**Coroa (µm)**	**Densidade (dorsal)**	**Densidade (ventral)**	**Cristas (n)**
Heterodontidae	***Heterodontus francisci***	Unicuspidado/ Folha	244,3 ± 63,2	400	350	0 - 1
Heterodontidae	***H. japonicus***	Unicuspidado/ Folha	295,7 ± 69,5	Falta de amostras	175	0 - 1
Ginglymostomatidae	***Ginglymostoma cirratum***	Tricuspidado/ Estrela	203,1 ± 21	1.060	750	4 - 8
Hemiscyllidae	***Chiloscyllium punctatum***	Unicuspidado/ Diamante	362 ± 75,6	460	400	4 - 8
Orectolobidae	***Orectolobus ornatus***	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente
Rhincodontidae	***Rhincodon typus****	Tricuspidado	146,4 ± 8*	710	Ausente	3
Alopiidae	***Alopias superciliosus***	Unicuspidado/ Redondo	167,7 ± 24	480	525	3 - 6
Alopiidae	***A. vulpinus***	Unicuspidado	227 ± 24,2	1.875	n/a	0
Carchariidae	***Carcharias taurus*** (16 cm)	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente
Carchariidae	***Carcharias taurus*** (21,4 cm)	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente
Carchariidae	***Carcharias taurus*** (41 cm)	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente
Carchariidae	***Carcharias taurus*** (adulto)	Unicuspidado/ Tricuspidado	426,3 ± 37,1	600	620	4 - 6
Lamnidae	***Isurus oxyrinchus***	Unicuspidado/ Folha	191,3 ± 30,4	3.200	3.530	3 - 5
Lamnidae	***Lamna nasus***	Unicuspidado/ Redondo	332 ± 48,2	1.760	1.230	3 - 8

Mitsukurinidae	***Mitsukurina owstoni***	Unicuspidado/ Folha	70,7 ± 15,4	300	330	1 - 3
Odontaspididae	***Odontaspis ferox***	Tricuspidado	484,2 ± 64,4	740	Falta de amostras	3 - 6
Atelomycteridae	***Atelomycterus marmoratus*** ♀	Unicuspidado/ Folha	225,1 ± 43	2.430	2.460	2 - 6
Atelomycteridae	***A. marmoratus*** ♂	Unicuspidado/ Redondo	246 ± 52	2.300	1.500	0 - 3
Atelomycteridae	***Schroedericht hys chilensis****	Unicuspidado/ Folha	210,3**	n/a	n/a	0
Atelomycteridae	***S. saurisqualus***	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente
Scyliorhinidae	***Scyliorhinus* sp.** ♀	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente
Scyliorhinidae	***Scyliorhinus* sp.** ♂	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente
Scyliorhinidae	***Scyliorhinus haeckelii***	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente
Scyliorhinidae	***S. ugoi***	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente
Pentanchidae	***Galeus melastomus***	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente
Pentanchidae	***Parmaturus angelae***	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente
Triakidae	***Galeorhinus galeus***	Unicuspidado/ Folha	200,3 ± 26	1.325	720	1 - 4
Triakidae	***Mustelus asterias***	Unicuspidado/ Redondo	162 ± 23,3	3.460	3.160	2 - 5
Triakidae	***M. schmitti***	Unicuspidado/ Redondo	203 ± 32,1	1.960	2.430	3 - 5
Hemigaleidae	***Hemigaleus microstoma***	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente
Carcharhinidae	***Carcharhinus brevipinna***	Tricuspidado	168,9 ± 17	975	850	2 - 4
Carcharhinidae	***C. leucas***	Tricuspidado	251 ± 64,3	930	1.000	3 - 6
Carcharhinidae	***C. limbatus***	Tricuspidado	185 ± 24,7	2.630	2.430	4 - 6
Carcharhinidae	***C. obscurus***	Tricuspidado	232,4 ± 22,2	1.400	1.350	3 - 5

Carcharhinidae	***C. plumbeus***	Unicuspidado/ Tricuspidado (Folha)	174,7 ± 27	1.120	1.125	3 - 5
Carcharhinidae	***C. signatus***	Unicuspidado/ Tricuspidado (Folha)	273,4 ± 33,7	2.730	2.450	5 - 6
Carcharhinidae	***Galeocerdo cuvier***	Tricuspidado	261,4 ± 34,6	1.700	1.700	3 - 6
Carcharhinidae	***Isogomphodon oxyrhynchus***	Unicuspidado	115,5 ± 9,5	3.860	2.730	2 - 4
Carcharhinidae	***Rhizoprionodon porosus***	Unicuspidado/ Folha	143,2 ± 12,3	1.800	n/a	2 - 3
Carcharhinidae	***Scoliodon laticaudus***	Unicuspidado/ Folha	150 ± 25	5.750	4.860	2 - 4
Sphyrnidae	***Eusphyra blochii***	Unicuspidado/ Folha	69 ± 8,2	4.200	n/a	3
Sphyrnidae	***Sphyrna tudes*** ♀	Unicuspidado/ Folha	128,5 ± 9,1	n/a	960	3 - 4
Sphyrnidae	***S. tudes*** ♂	Unicuspidado/ Folha	100 ± 13,1	n/a	900	3 - 4
Sphyrnidae	***S. tiburo***	Unicuspidado/ Folha	159,7 ± 29,4	4.000	4.230	4 - 6
Sphyrnidae	***S. zygaena***	Unicuspidado/ Folha	179 ± 30	4.200	7.950	0 - 3

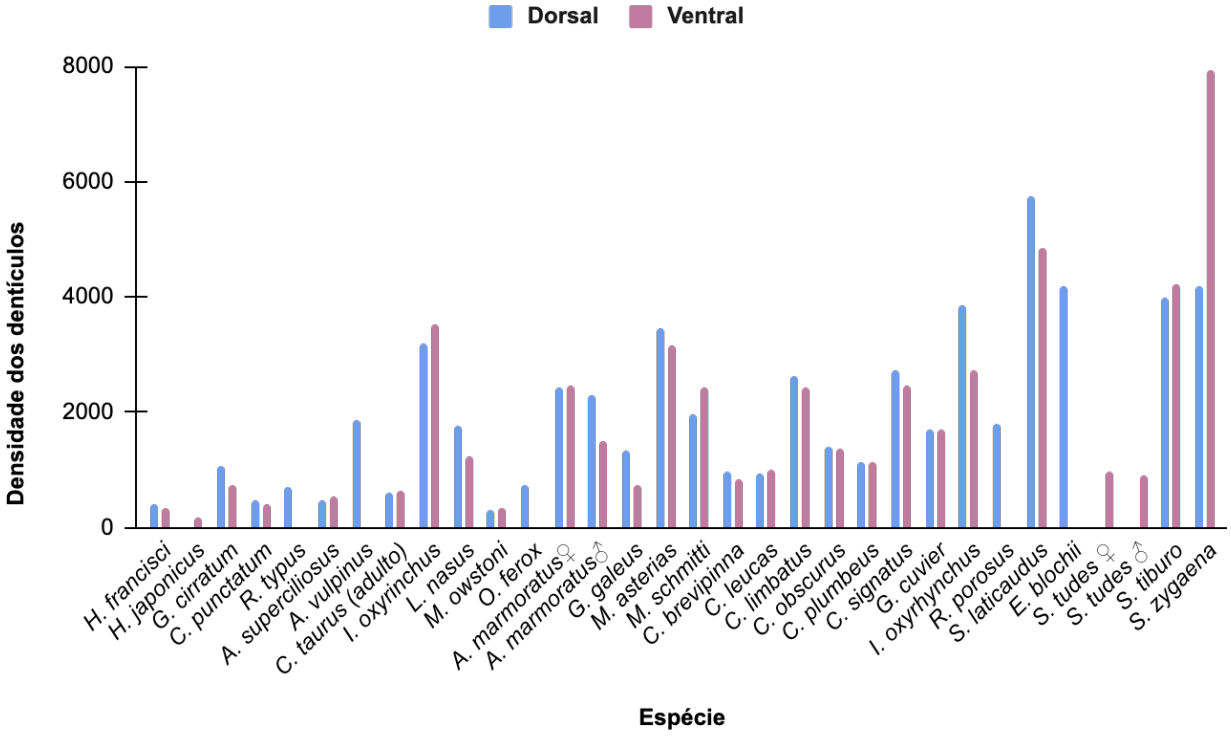
Os Gráficos 2 e 3 sintetizam as informações obtidas através de medidas do diâmetro da coroa (µm) e a densidade estimada em cm^2 dos dentículos orais nas regiões dorsal e ventral da cavidade orofaríngea nas espécies examinadas.

Gráfico 2. Tamanho em diâmetro (µm) dos dentículos orais nas espécies estudadas.



Fonte: Aline N. Poscai

Gráfico 3. Relação entre a densidade de dentículos orais por cm^2 nas regiões dorsal e ventral da cavidade orofaríngea nas espécies amostradas.



Fonte: Aline N. Poscai

A seguir, a Tabela 3 indica as famílias e espécies em relação às papilas orais e sua classificação quanto ao seu formato (circular/oval), diâmetro (µm) e a densidade (cm^2) das papilas nas regiões dorsal e ventral da cavidade orofaríngea.

Tabela 3. Sumário da largura e densidade estimada (cm^2) das papilas orais das regiões dorsal e ventral da cavidade orofaríngea das espécies examinadas. O diâmetro da papila (µm) é representado pela média ± e desvio padrão. Legendas: * indica que uma única papila foi utilizada para medição; n/a: não avaliado, sendo que em alguns casos, foi devido à prévia fixação das amostras e/ou espécimes a qual inviabilizou a análise microscópica, ou devido à falta de amostras.

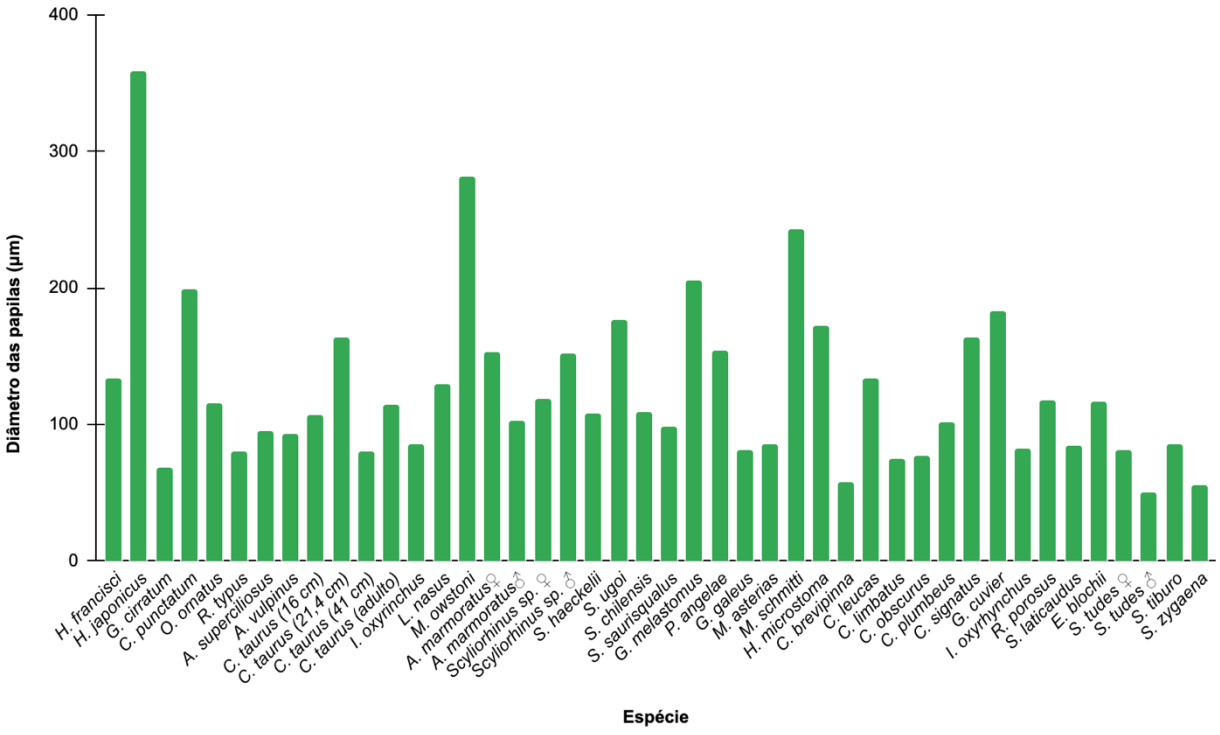
Classificação taxonômica		**Papilas orais**			
Família	**Espécie**	**Formato**	**Diâmetro (µm)**	**Densidade (dorsal)**	**Densidade ventral**
Heterodontidae	***Heterodontus francisci***	Circular	133,3 ± 35,5	140	150
Heterodontidae	***H. japonicus***	Circular	358,3 ± 47	Falta de amostras	375
Ginglymostomatidae	***Ginglymostoma cirratum***	Circular	68,7 ± 18	660	500
Hemiscyllidae	***Chiloscyllium punctatum***	Circular	198,5 ± 38,7	100	100
Orectolobidae	***Orectolobus ornatus***	Circular	115,1 ± 31	130	100
Rhincodontidae	***Rhincodon typus***	Circular/Oval	80,3 ± 20,5	410	360
Alopiidae	***Alopias superciliosus***	Circular/Oval	95 ± 26,7	300	300
Alopiidae	***Alopias vulpinus***	Circular	92,6 ± 15,9	130	n/a
Carchariidae	***Carcharias taurus*** (16 cm)	Circular	106,5 ± 24	550	2.300
Carchariidae	***Carcharias taurus*** (21,4 cm)	Circular	163,6 ± 38,5	400	2.200
Carchariidae	***Carcharias taurus*** (41 cm)	Circular	79,7 ± 22,7	400	260
Carchariidae	***Carcharias taurus*** (adulto)	Circular/oval	114,4 ± 66,2	50	40
Lamnidae	***Isurus oxyrinchus***	Circular	85,3 ± 12,4	50	60
Lamnidae	***Lamna nasus***	Circular	129 ± 35,3	100	100
Mitsukurinidae	***Mitsukurina owstoni***	Oval	281 ± 43	Ausente	60

Odontaspididae	***Odontaspis ferox***	n/a	n/a	Ausente	Falta de amostras
Atelomycteridae	***Atelomycterus marmoratus*** ♀	Circular	152,6 ± 20,5	130	200
Atelomycteridae	***A. marmoratus*** ♂	Circular	103,1 ± 18,1	60	160
Atelomycteridae	***Schroederichthys chilensis****	Circular	109*	n/a	n/a
Atelomycteridae	***S. saurisqualus***	Circular	98,5 ± 25,4	170	140
Scyliorhinidae	***Scyliorhinus* sp.** ♀	Circular meio oval	118,2 ± 22	125	160
Scyliorhinidae	***Scyliorhinus* sp.** ♂	Circular	151,6 ± 43,2	160	100
Scyliorhinidae	***Scyliorhinus haeckelii***	Oval	108 ± 38	200	160
Scyliorhinidae	***S. ugoi***	Circular/oval	176,1 ± 40	200	130
Pentanchidae	***Galeus melastomus***	Circular	205 ± 70	220	180
Pentanchidae	***Parmaturus angelae***	Circular/Oval	154,3 ± 80,6	200	175
Triakidae	***Galeorhinus galeus***	Circular	81 ± 11	130	100
Triakidae	***Mustelus asterias***	Circular	85,4 ± 20,1	200	260
Triakidae	***M. schmitti***	Circular	242,5 ± 70	160	160
Hemigaleidae	***Hemigaleus microstoma***	Circular	172,2 ± 59,8	200	260
Carcharhinidae	***Carcharhinus brevipinna***	Oval	57,6 ± 27,9	400	260
Carcharhinidae	***C. leucas***	Circular	133,8 ± 26,9	330	230
Carcharhinidae	***C. limbatus***	Oval	75,1 ± 10,7	230	125
Carcharhinidae	***C. obscurus***	Oval	77,3 ± 24,9	200	n/a
Carcharhinidae	***C. plumbeus***	Oval	101,5 ± 34,4	150	100
Carcharhinidae	***C. signatus***	Circular	164,1 ± 0,3	100	n/a
Carcharhinidae	***Galeocerdo cuvier***	Circular	182,7 ± 35,2	100	200
Carcharhinidae	***Isogomphodon oxyrhynchus***	Circular	82,2 ± 18,3	200	150
Carcharhinidae	***Rhizoprionodon porosus***	Circular	118 ± 29,5	150	n/a
Carcharhinidae	***Scoliodon laticaudus***	Circular	84,3 ± 23,4	220	120
Sphyrnidae	***Eusphyra blochii***	Circular	116,2 ± 22,6	260	n/a

Sphyrnidae	***Sphyrna tudes*** ♀	Circular	81 ± 24	n/a	460
Sphyrnidae	***S. tudes*** ♂	Circular	50,3 ± 13,1	n/a	430
Sphyrnidae	***S. tiburo***	Circular	85 ± 22,7	100	100
Sphyrnidae	***S. zygaena****	Circular	55,4	50	100

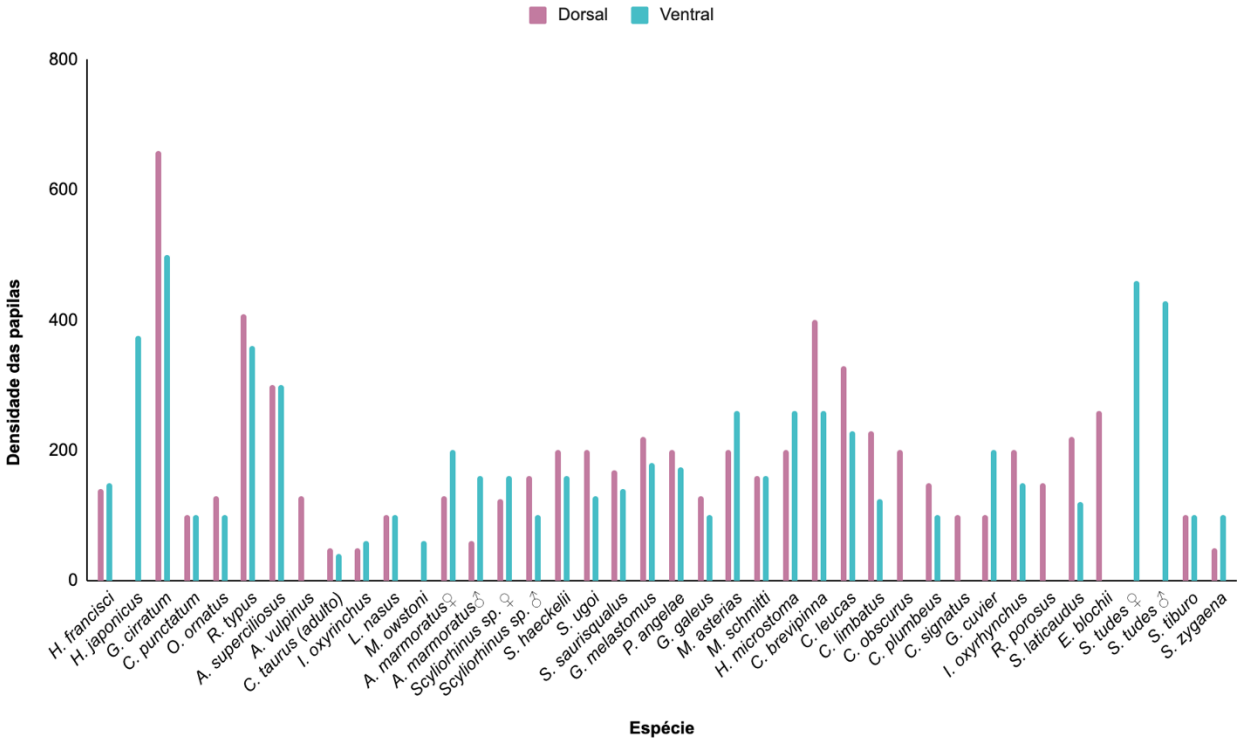
Os Gráficos 4 e 5 sintetizam as informações do diâmetro (µm) das papilas nos táxons examinados e a distribuição da densidade das mesmas nas regiões dorsal e ventral da cavidade orofaríngea.

Gráfico 4. Relação entre o diâmetro das papilas orais (µm) nas espécies examinadas.



Fonte: Aline N. Poscai

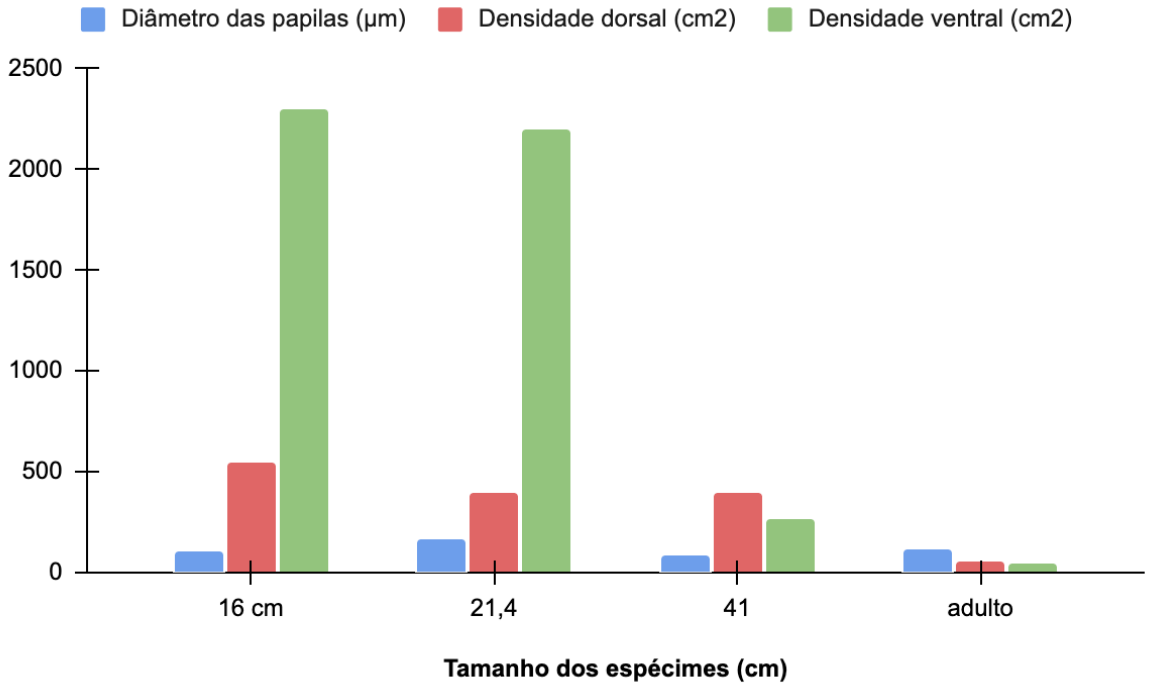
Gráfico 5. Relação entre a densidade de papilas por cm^2 nas regiões dorsal e ventral da cavidade orofaríngea nas espécies amostradas neste estudo. Foram excluídos os espécimes embriões de *Carcharias taurus*, com a inclusão apenas de informações da densidade de papilas do espécime adulto.



Fonte: Aline N. Poscai

O Gráfico 6 indica a relação entre o desenvolvimento ontogenético das papilas orais, o diâmetro (µm) e a densidade (cm^2) nas regiões dorsal e ventral da cavidade orofaríngea de *Carcharias taurus* (Lamniformes: Carchariidae).

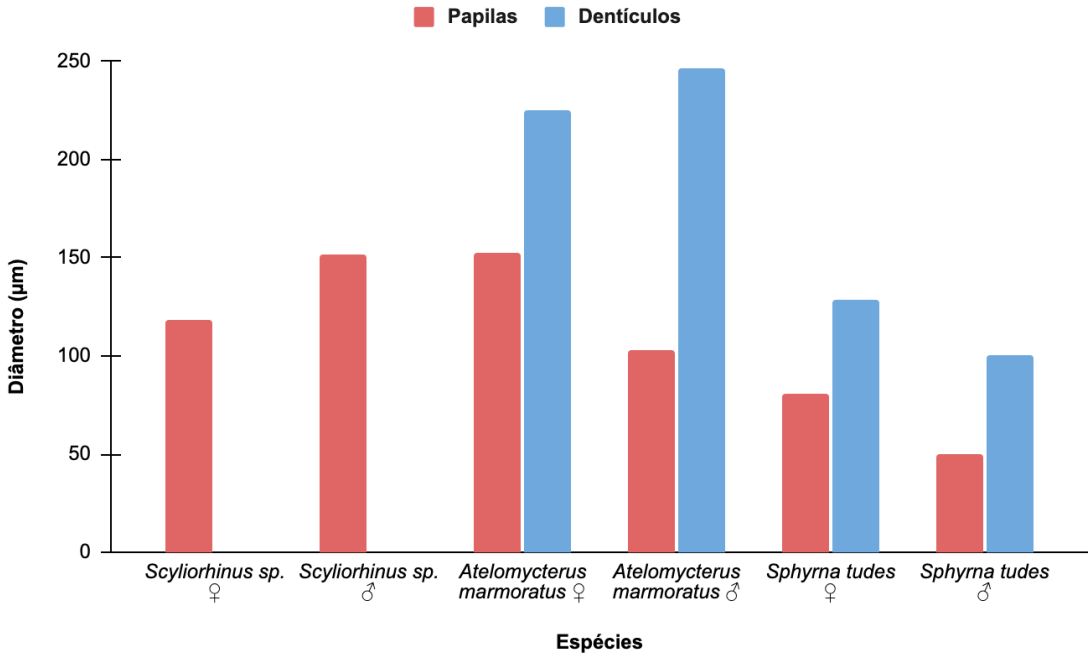
Gráfico 6. Dados sobre o desenvolvimento ontogenético das papilas, contendo informações de diâmetro (µm) das papilas com a densidade em cm^2 nas regiões dorsal e ventral da cavidade orofaríngea de espécimes de diferentes tamanhos de *Carcharias taurus*.



Fonte: Aline N. Poscai

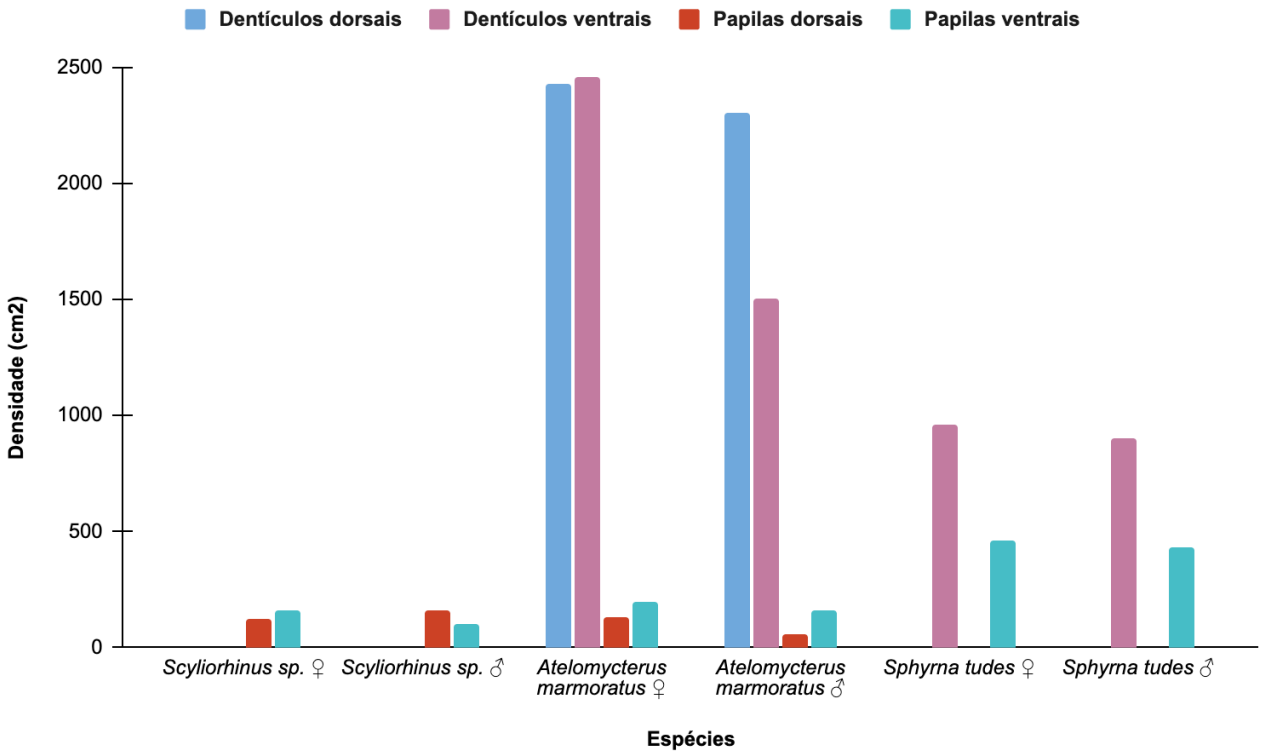
Os Gráficos 7 e 8 sintetizam a relação entre o diâmetro das papilas e dos dentículos orais (µm) em três espécies diferentes, assim como a densidade (cm^2) dessas estruturas nas regiões dorsal e ventral da cavidade orofaríngea, focando nas possíveis diferenças dos dentículos e papilas orais entre os sexos.

Gráfico 7. Relação entre diâmetro (µm) das papilas e dos dentículos orais nas espécies estudadas em relação aos sexos.



Fonte: Aline N. Poscai

Gráfico 8. Relação entre a densidade (cm^2) de dentículos orais e papilas entre os sexos das espécies estudadas.



Fonte: Aline N. Poscai

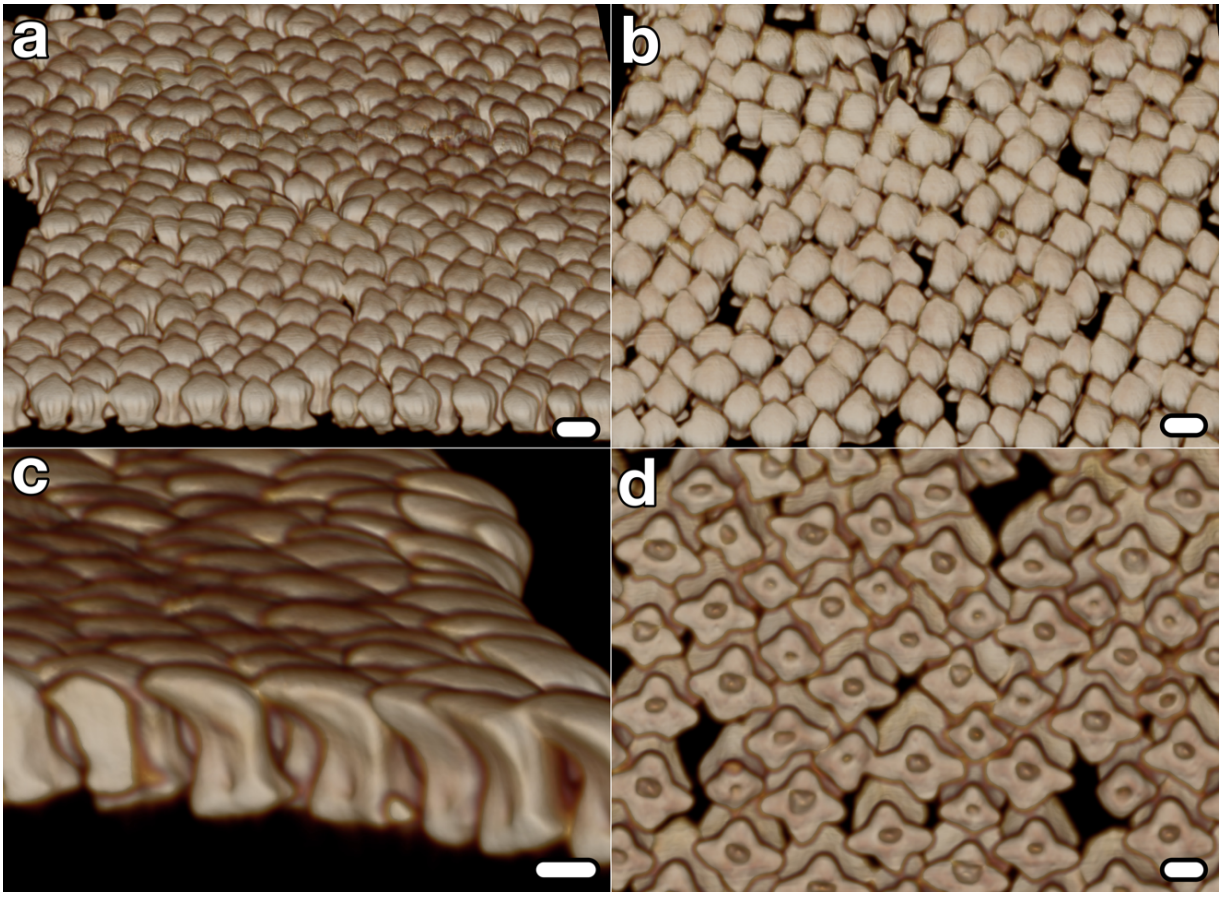
4.3 Microtomografia computadorizada dos dentículos orais

Ordem Lamniformes

Lamna nasus

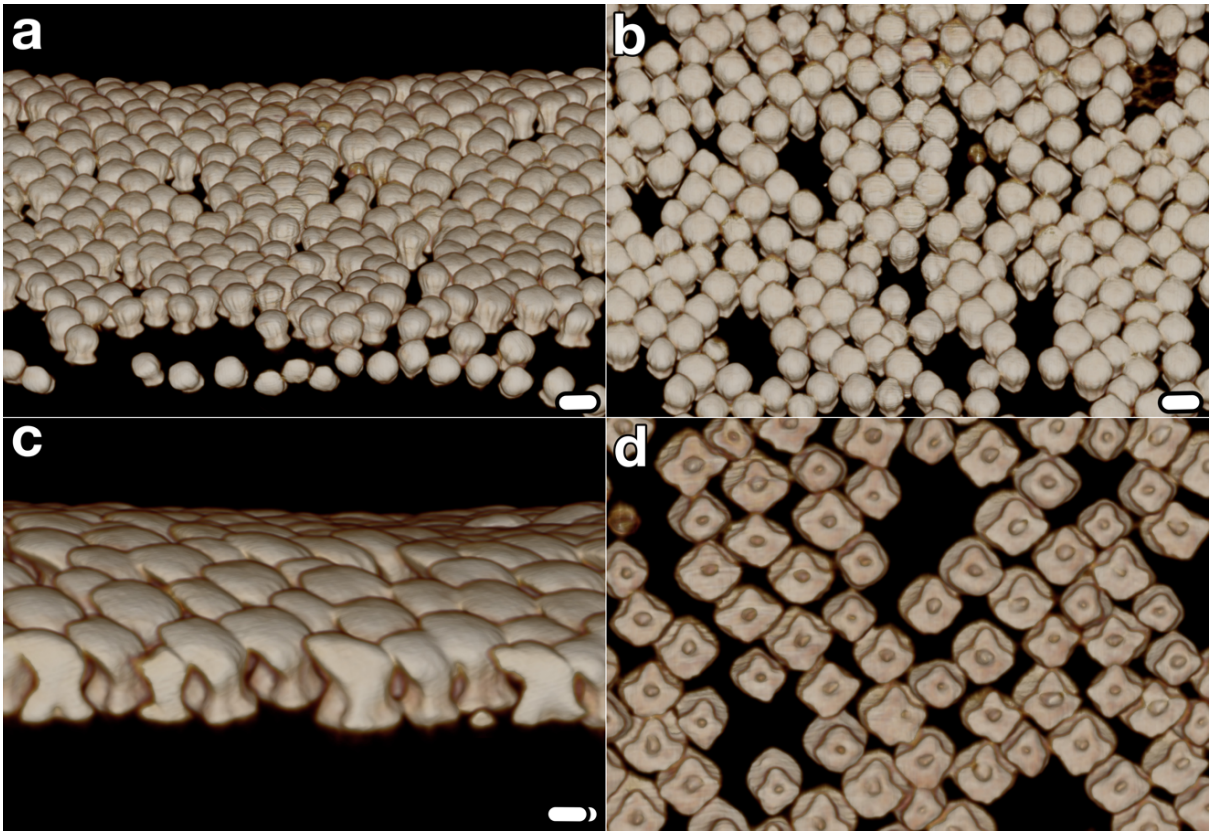
Em indivíduo juvenil de *L. nasus* (CT= 90 cm), os dentículos orais estão distribuídos nas regiões dorsal e ventral da cavidade orofaríngea, imbricados entre si, com suas cúspides direcionadas ao esôfago. Na região dorsal, os dentículos apresentam coroa em forma de "diamante" e uma única cúspide, levemente pontiaguda, sem cúspides laterais (Fig. 50a-b). Além disso, em ambas regiões, as cristas estão restritas a porção anterior do dentículo que não se estendem sobre a coroa (Fig. 50b, 51b). Em vista lateral, a coroa é convexa dorsalmente e côncava ventralmente, enquanto a porção anterior do dentículo é convexa e sua região posterior côncava (Fig. 50c, 51c). Em vista ventral, é possível observar a placa basal com formato de "estrela", que se adere à derme e se estende distalmente através de um pedúnculo quase cilíndrico que termina na coroa alargada. Além disso, a placa basal apresenta quatro processos quase triangulares, com uma abertura central que leva à cavidade pulpar dos dentículos (Fig. 50d, 51d). Na região ventral, a coroa do dentículo apresenta forma de "diamante" e uma única cúspide posterior mais arredondada do que na região dorsal, sem cúspides laterais (Fig. 51a).

Figura 50. Microtomografia computadorizada dos dentículos orais das regiões dorsal da cavidade orofaríngea de juvenil de *Lamna nasus* (CT= 90 cm). **(a)** vista frontal dos dentículos; **(b)** vista dorsal; **(c)** vista lateral; **(d)** vista ventral. Barra de escala: a, b, c 300 µm; d 200 µm.



Fonte: Aline N. Poscai e adaptado de Poscai *et al*. (2022)

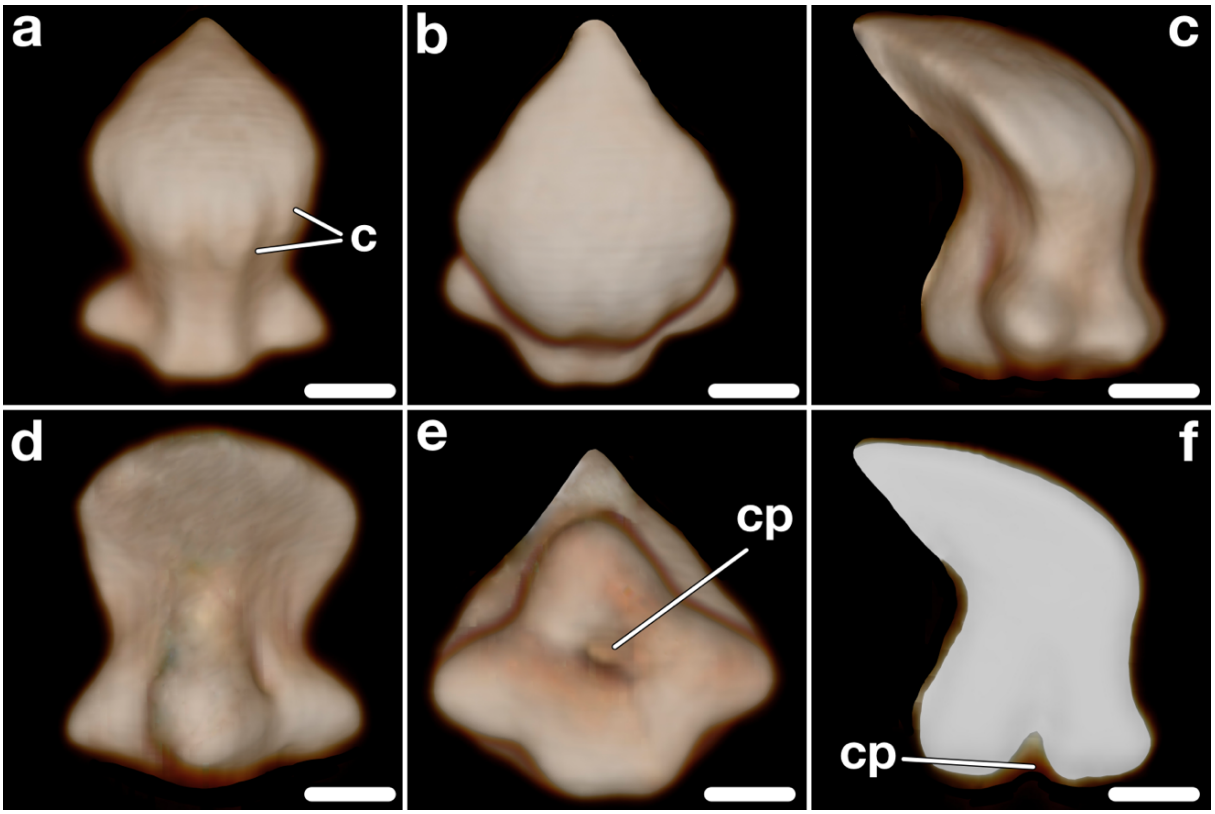
Figura 51. Microtomografia computadorizada dos dentículos orais da região ventral da cavidade orofaríngea de juvenil de *Lamna nasus* (CT= 90 cm). **(a)** vista frontal dos dentículos; **(b)** vista dorsal; **(c)** vista lateral; **(d)** vista ventral. Barra de escala: a, b, c 300 µm; d 200 µm.



Fonte: Aline N. Poscai e adaptado de Poscai *et al*. (2022)

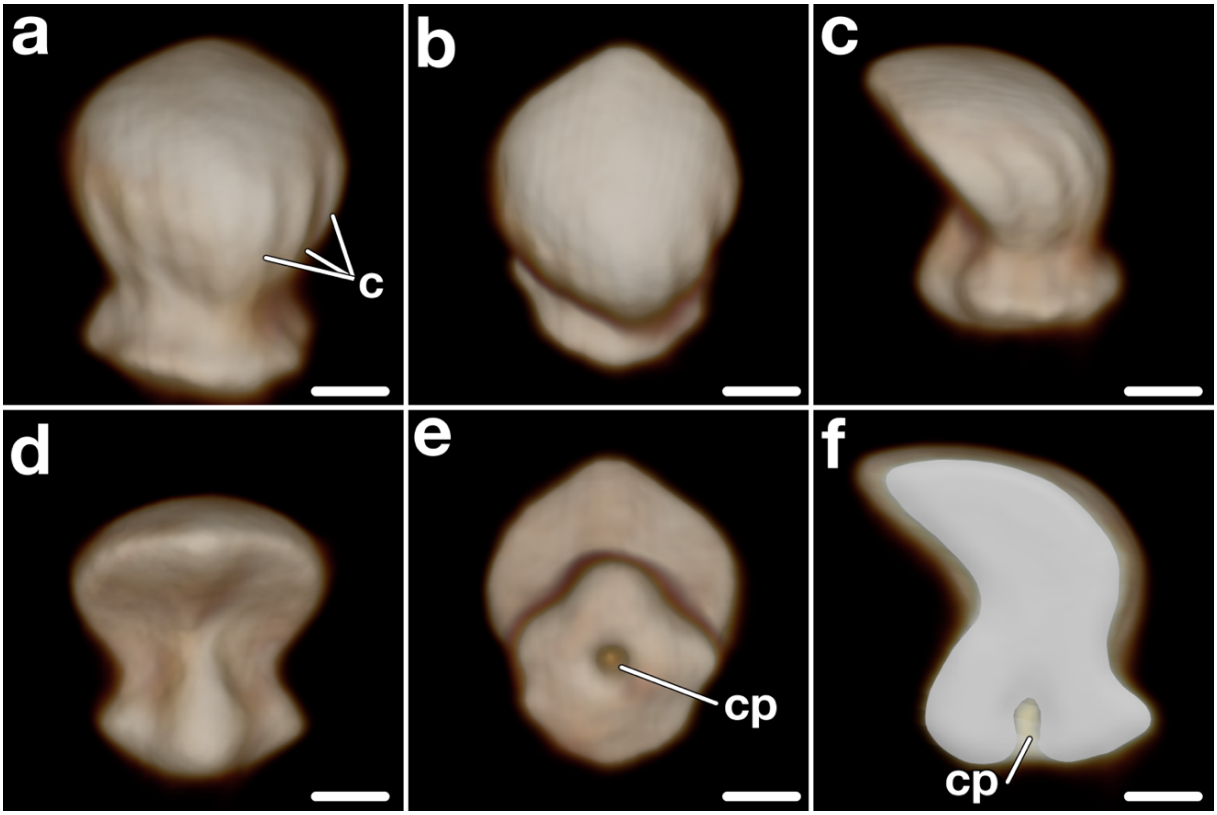
No mesmo espécime de *L. nasus*, os dentículos das regiões dorsal e ventral foram isolados e separados em diferentes ângulos, para melhor visualização das possíveis diferenças entre as regiões examinadas. Na região dorsal, a porção posterior do dentículo é pontiaguda e a coroa possui formato de "diamante". As cristas são pouco pronunciadas e se localizam na região anterior do dentículo (Fig. 52a-d). Em vista ventral, a placa basal apresenta formato de "estrela", que se adere à derme e se estende distalmente através de um pedúnculo. Além disso, em ambas regiões, a placa basal apresenta quatro processos quase triangulares (Fig. 52e, 53e) com uma abertura central que leva à cavidade pulpar dos dentículos (Fig. 52f, 53f). Na região ventral, a porção posterior da coroa é mais arredondada, enquanto as cristas são levemente mais pronunciadas do que na região dorsal (Fig. 53a-d).

Figura 52. Microtomografia computadorizada dos dentículos orais isolados da região dorsal da cavidade orofaríngea de juvenil de *Lamna nasus* (CT= 90 cm). **(a)** vista frontal mostrando as cristas (c) pouco pronunciadas; **(b)** vista dorsal com a cúspide pontiaguda e pedúnculo bem demarcado; **(c)** vista lateral; **(d)** vista posterior; **(e)** vista ventral com cavidade pulpar (cp); **(f)** vista lateral mostrando a cavidade pulpar (cp). Barra de escala: 100 µm.



Fonte: Aline N. Poscai e adaptado de Poscai *et al*. (2022)

Figura 53. Microtomografia computadorizada dos dentículos orais isolados da região ventral da cavidade orofaríngea de juvenil de *Lamna nasus* (CT = 90 cm). **(a)** vista frontal mostrando as cristas (c) mais pronunciadas; **(b)** vista dorsal evidenciando a cúspide pontiaguda e pedúnculo; **(c)** vista lateral; **(d)** vista posterior; **(e)** vista ventral com cavidade pulpar (cp); **(f)** vista lateral mostrando a cavidade pulpar (cp). Barra de escala: 100 µm.

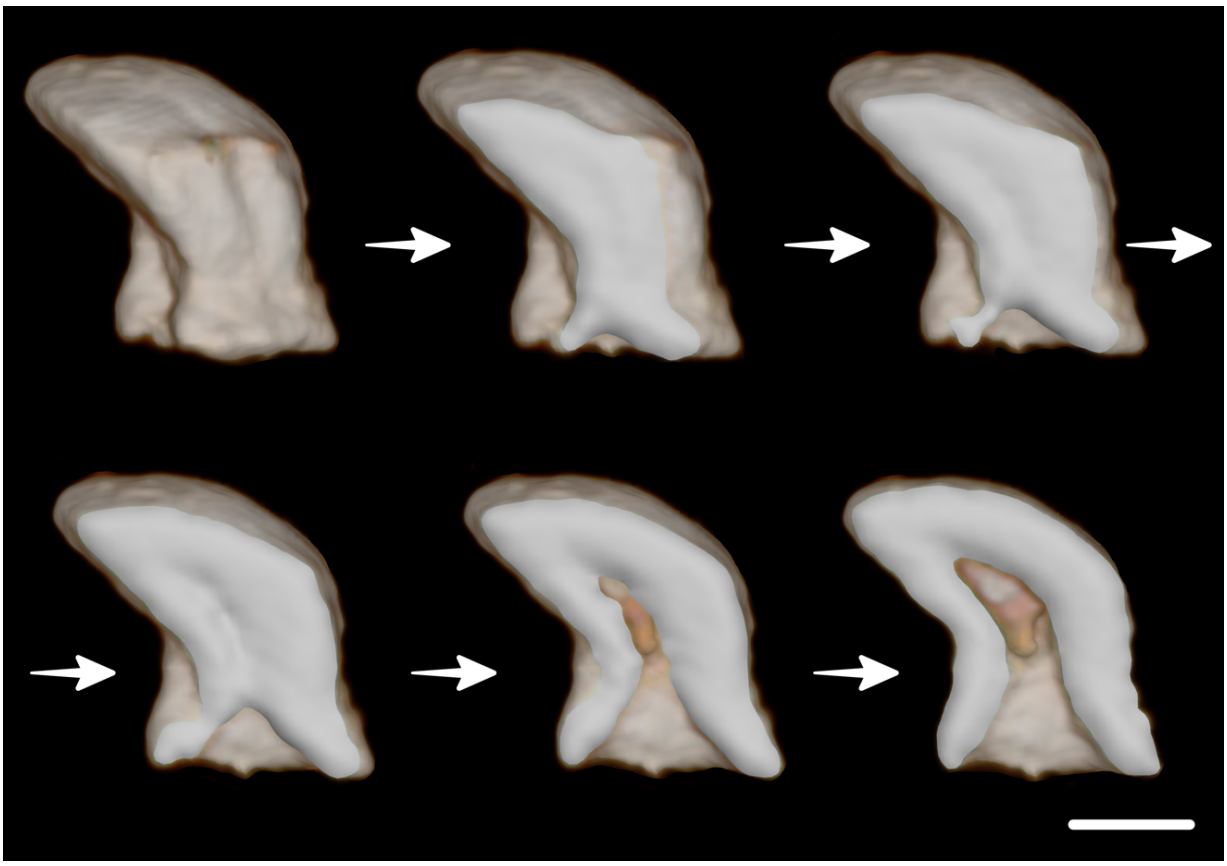


Fonte: Aline N. Poscai e adaptado de Poscai *et al*. (2022)

Em *L. nasus*, podemos observar claramente a diferença entre um dentículo desenvolvido de um em desenvolvimento. Em corte sagital, dentículos desenvolvidos são sólidos e a maior parte da cavidade pulpar fica restrita à placa basal. A região que anteriormente era ocupada por uma cavidade, em um dentículo desenvolvido, é totalmente preenchida e mineralizada. Por outro lado, dentículos em desenvolvimento têm uma cavidade pulpar ocupando todo o interior do dentículo, incluindo não apenas a placa basal, mas também o pedúnculo e a coroa (Fig. 54, 55). Além disso, os dentículos em desenvolvimento e desenvolvidos não estão restritos a porções específicas da cavidade orofaríngea, mas estão distribuídos aleatoriamente no epitélio. Consequentemente, os dentículos em desenvolvimento estão intercalados com os

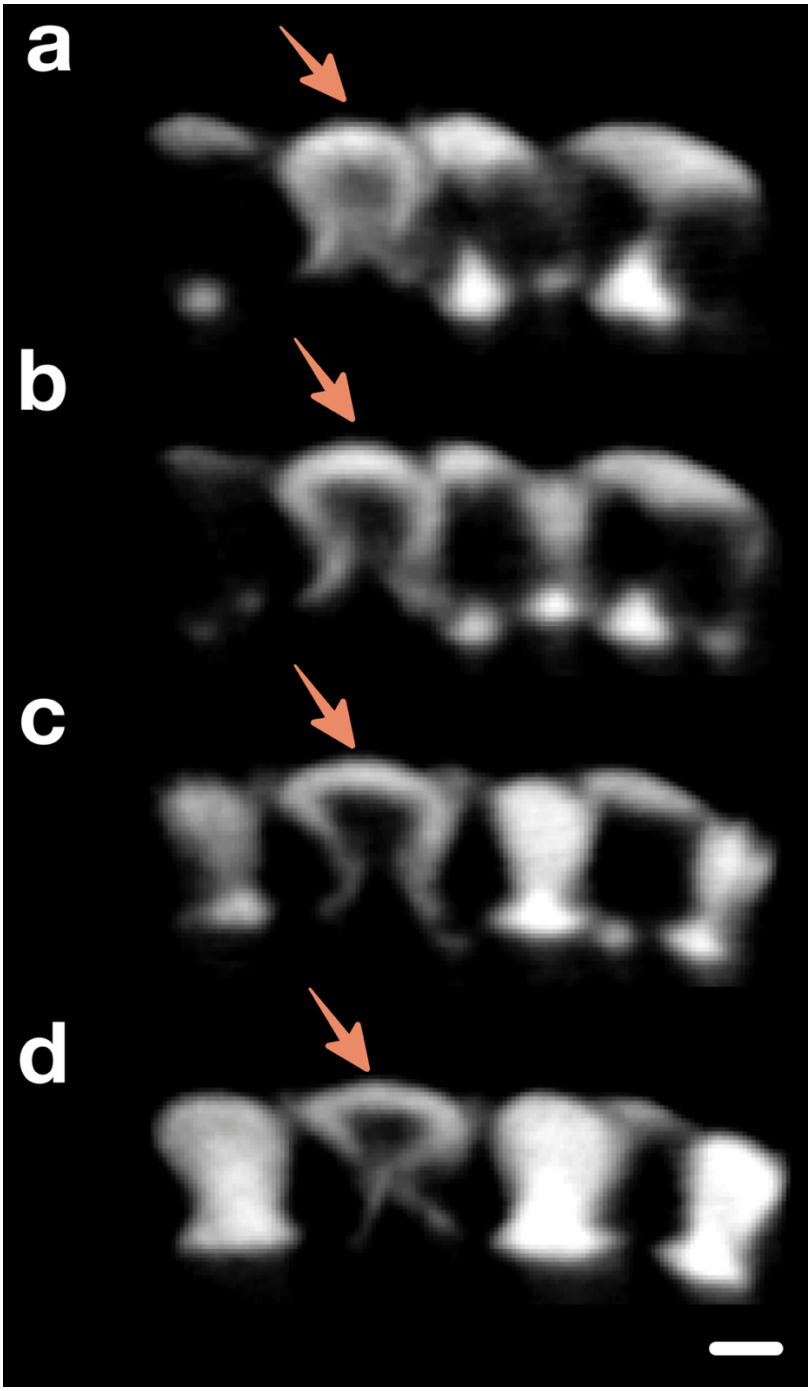
desenvolvidos e podem substituir os dentículos que podem ter caído devido ao desgaste ou manipulação de presas (Fig. 55).

Figura 54. Microtomografia computadorizada dos dentículos orais isolados da cavidade orofaríngea de juvenil de *Lamna nasus* (CT= 90 cm), mostrando a sequência de cortes sagitais **(a-f)** de um dentículo oral em desenvolvimento indicando a presença de uma cavidade pulpar (indicado pelas setas brancas). Barra de escala: 100 μm.



Fonte: Aline N. Poscai e adaptado de Poscai *et al*. (2022)

Figura 55. Microtomografia computadorizada dos dentículos orais da cavidade orofaríngea de juvenil de *Lamna nasus* (CT= 90 cm), indicando a sequência de cortes ortogonais **(a-d)** de dentículos orais em desenvolvimento e desenvolvidos intercalados na região orofaríngea. O dentículo em desenvolvimento que apresenta cavidade pulpar é indicado pelas setas laranjas. Barra de escala: 100 µm.



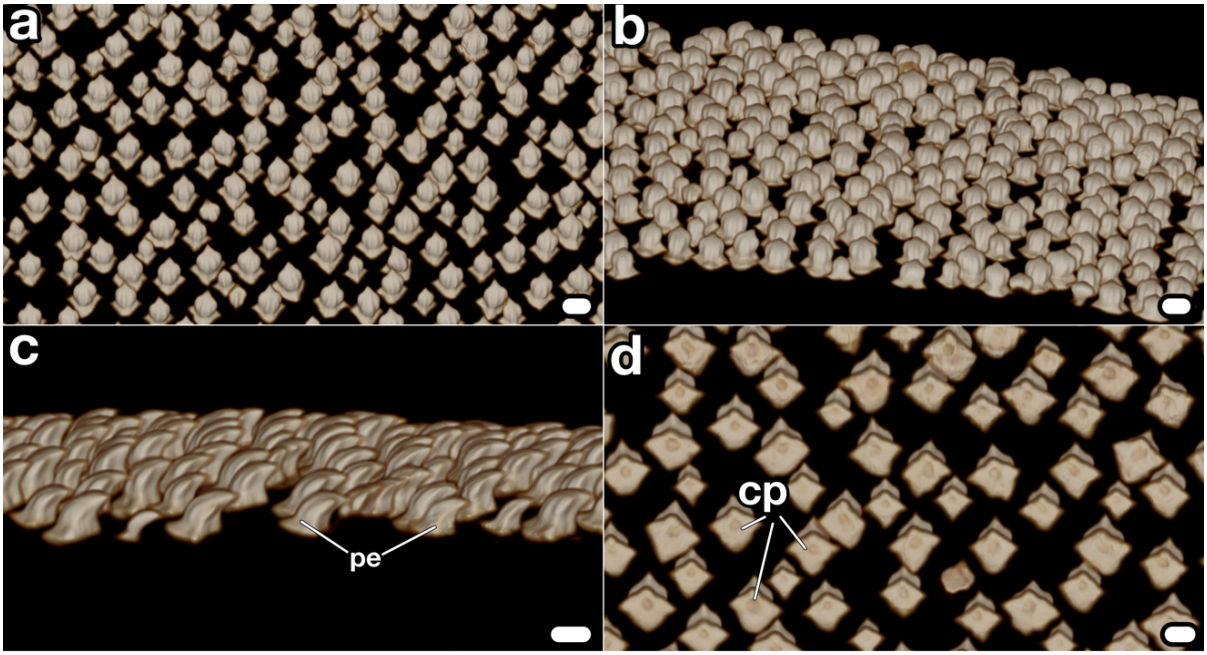
Fonte: Aline N. Poscai e adaptado de Poscai *et al*. (2022)

Ordem Carcharhiniformes

Carcharhinus leucas

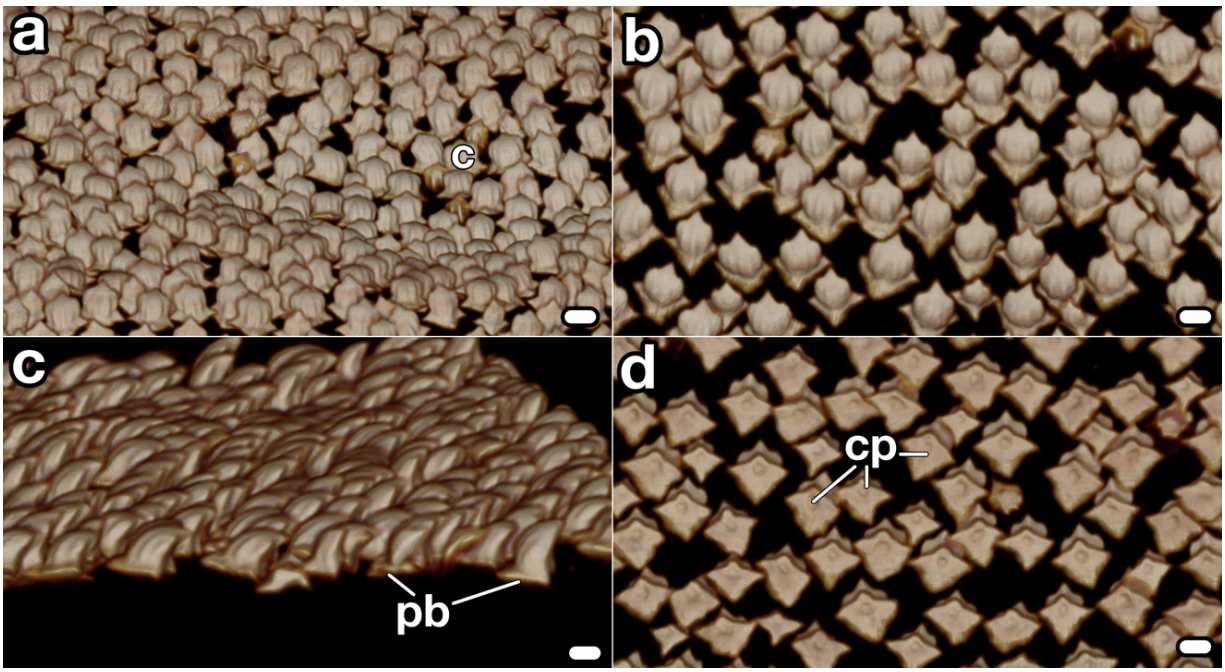
No indivíduo juvenil de *C. leucas* (CT= 85 cm), os dentículos estão distribuídos nas regiões dorsal (Fig. 56) e ventral (Fig. 57) da cavidade orofaríngea. Os dentículos apresentam três cúspides, sendo a central pontiaguda e as laterais menos pronunciadas. As cristas variam de três a seis, e se localizam da região anterior do dentículo até pouco mais da porção média da coroa. A placa basal é evidenciada pelo pedúnculo do dentículo (Fig. 56a-b, 57a-b). Em vista lateral, a coroa é convexa dorsalmente e côncava ventralmente, enquanto a porção anterior do dentículo é convexa e sua região posterior côncava (Fig. 56c, 57c). Em vista ventral, é possível observar a placa basal com formato de "estrela", que se adere à derme e se estende distalmente através de um pedúnculo quase cilíndrico que termina na coroa. Além disso, a placa basal apresenta quatro processos quase triangulares, com uma abertura central que leva à cavidade pulpar dos dentículos (Fig. 56d, 57d). De maneira geral, os dentículos da região ventral encontram-se adjacentes (Fig. 57a) enquanto na região dorsal, eles se distribuem espaçadamente no epitélio oral (Fig. 56a).

Figura 56. Microtomografia computadorizada dos dentículos orais da região dorsal da cavidade orofaríngea de juvenil de *Carcharhinus leucas* (CT= 85 cm). **(a)** vista dorsal com dentículos tricuspidados; **(b)** vista frontal mostra as cristas que se estendem da região anterior à porção média da coroa; **(c)** vista lateral mostra a placa basal e o pedúnculo (pe); **(d)** vista ventral mostra a placa basal com quatro processos e a abertura central onde está localizada a cavidade pulpar (cp). Barra de escala: 100 μm.



Fonte: Aline N. Poscai

Figura 57. Microtomografia computadorizada dos dentículos orais da região ventral da cavidade orofaríngea de juvenil de *Carcharhinus leucas* (CT= 85 cm). **(a)** vista frontal indica as coroas (c) dos dentículos tricuspidados com cristas bem demarcadas; **(b)** vista dorsal mostra a placa basal em formato triangular e o pedúnculo; **(c)** vista lateral mostra a placa basal (pb); **(d)** vista ventral evidencia os quatro processos triangulares da placa basal e a cavidade pulpar (cp). Barra de escala: 100 µm.



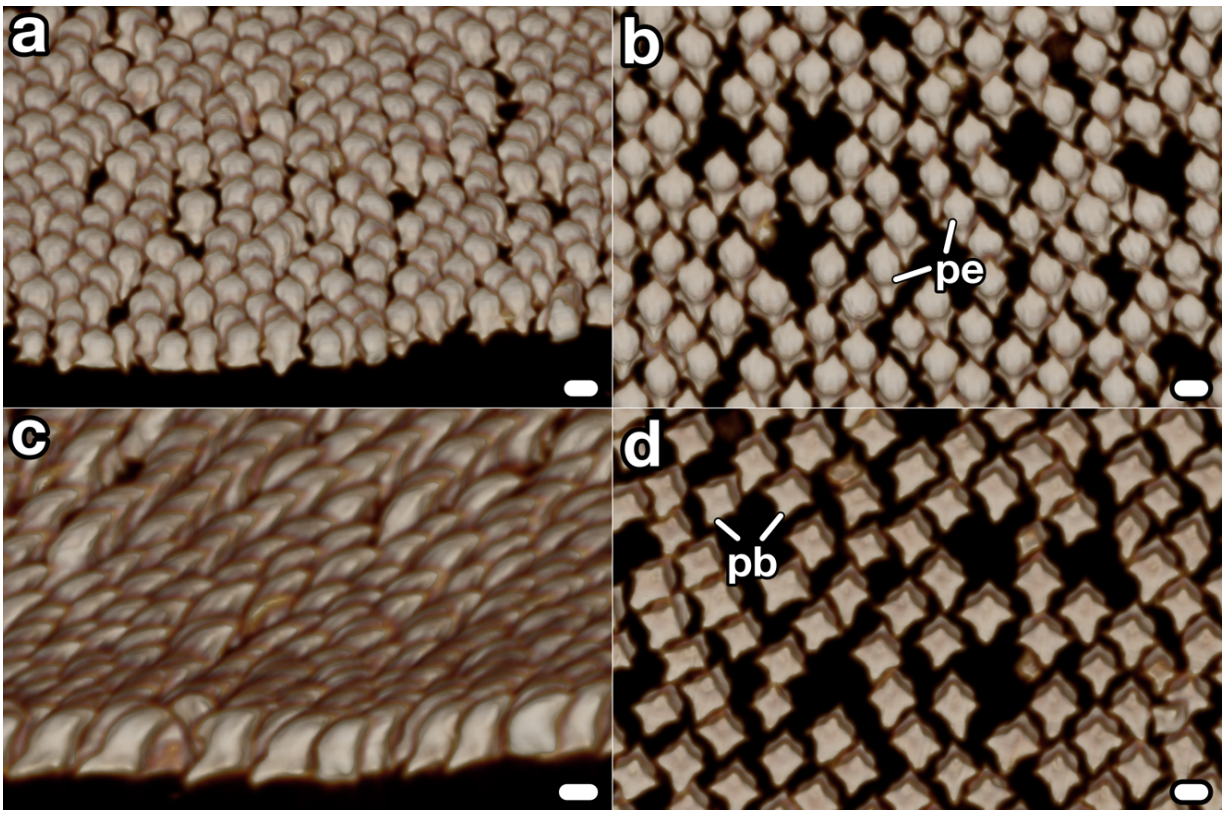
Fonte: Aline N. Poscai

Carcharhinus limbatus

No indivíduo juvenil de *C. limbatus* (CT= 65 cm), os dentículos estão distribuídos nas regiões dorsal (Fig. 58) e ventral (Fig. 59) da cavidade orofaríngea, adjacentes entre si. Os dentículos apresentam três cúspides, sendo a central pontiaguda e as laterais menos pronunciadas. As cristas variam de quatro a seis e se localizam da região anterior do dentículo até quase a porção posterior, ou em alguns casos, se estendem até a porção média da coroa. A placa basal é evidenciada pelo pedúnculo do dentículo (Fig. 58a-c, 59a-c). Em vista lateral, a coroa é convexa dorsalmente e côncava ventralmente, enquanto a porção anterior do dentículo é convexa e sua região posterior côncava (Fig. 58c, 59c). Em vista ventral, é possível observar a placa basal com formato de "estrela", que se adere à derme e se estende distalmente através de um pedúnculo quase cilíndrico que termina na coroa. Além disso, a placa basal apresenta

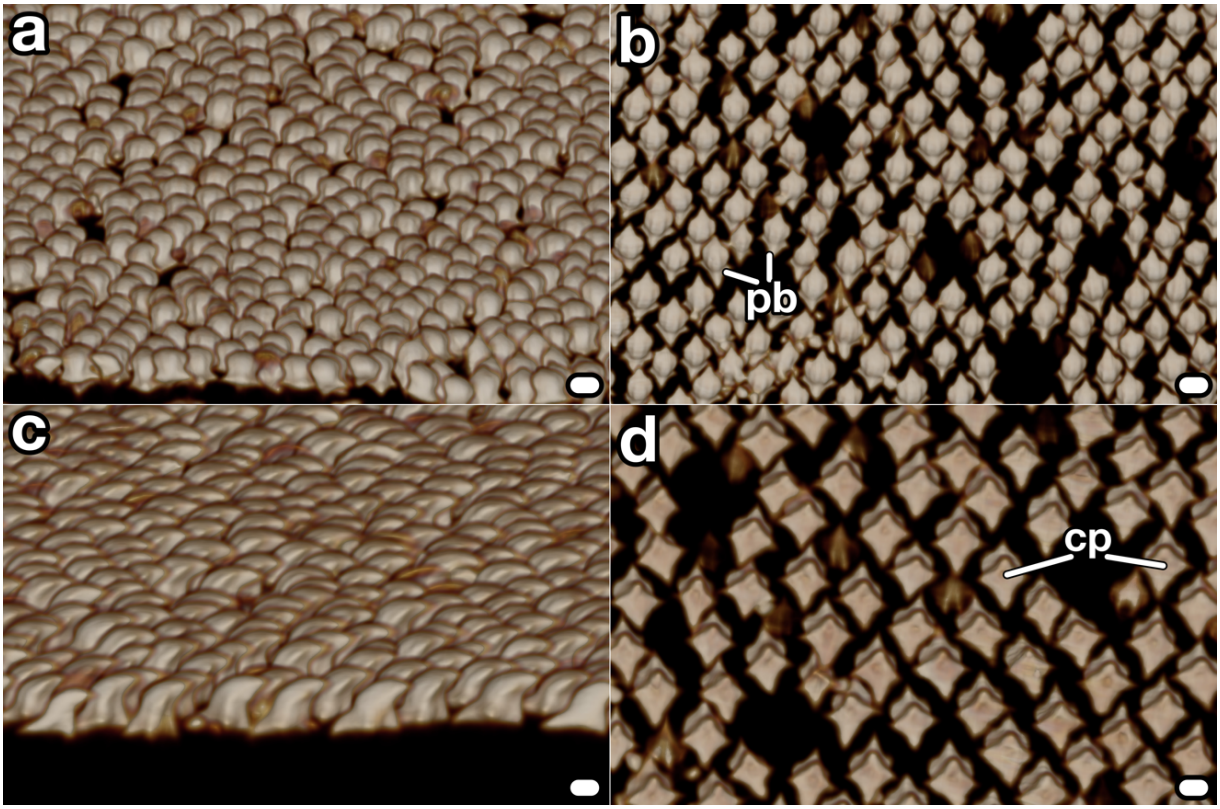
quatro processos triangulares, com uma pequena abertura central que leva à cavidade pulpar dos dentículos (Fig. 58d, 59d).

Figura 58. Microtomografia computadorizada dos dentículos orais da região dorsal da cavidade orofaríngea de juvenil de *Carcharhinus limbatus* (CT= 65 cm). **(a)** vista frontal mostra os dentículos adjacentes entre si, com a placa basal em formato triangular; **(b)** vista dorsal indica os dentículos tricuspidados com a cúspide central pontiaguda e o pedúnculo (pe) é evidenciado pela divisão entre a placa basal e a coroa; **(c)** vista lateral; **(d)** vista ventral indica a placa basal (pb) e seus processos triangulares e a cavidade da polpa. Barra de escala: 200 µm.



Fonte: Aline N. Poscai

Figura 59. Microtomografia computadorizada dos dentículos orais da região ventral da cavidade orofaríngea de juvenil de *Carcharhinus limbatus* (CT= 65 cm). **(a)** vista frontal mostra os dentículos adjacentes entre si; **(b)** vista dorsal indica os dentículos tricuspidados com a cúspide central pontiaguda e a placa basal (pb) triangular; **(c)** vista lateral indica os dentículos sem espaçamento entre si; **(d)** vista ventral indica a cavidade da polpa (cp) e os processos triangulares da placa basal. Barra de escala: 200 µm.



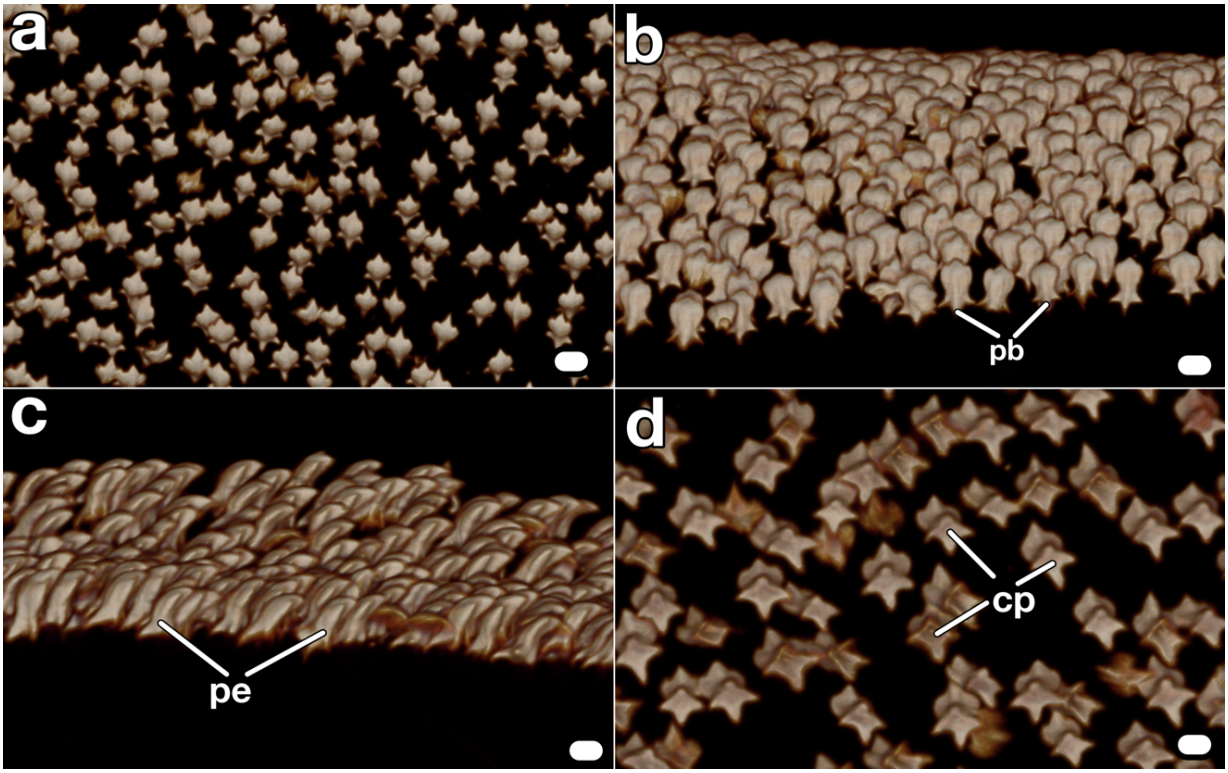
Fonte: Aline N. Poscai

Carcharhinus obscurus

No indivíduo juvenil de *C. obscurus* (CT= 90 cm), os dentículos estão distribuídos nas regiões dorsal (Fig. 60), de forma espaçada, e na ventral (Fig. 61) adjacentes entre si. Os dentículos apresentam três cúspides, sendo a central mais pronunciada e pontiaguda e as laterais menores e mais arredondadas, em alguns casos. As cristas são pouco evidentes, variando de três a cinco, restritas à região anterior do dentículo. A placa basal é evidenciada pelo pedúnculo do dentículo (Fig. 60a, 61a-b). Em vista lateral, a coroa é convexa dorsalmente e côncava

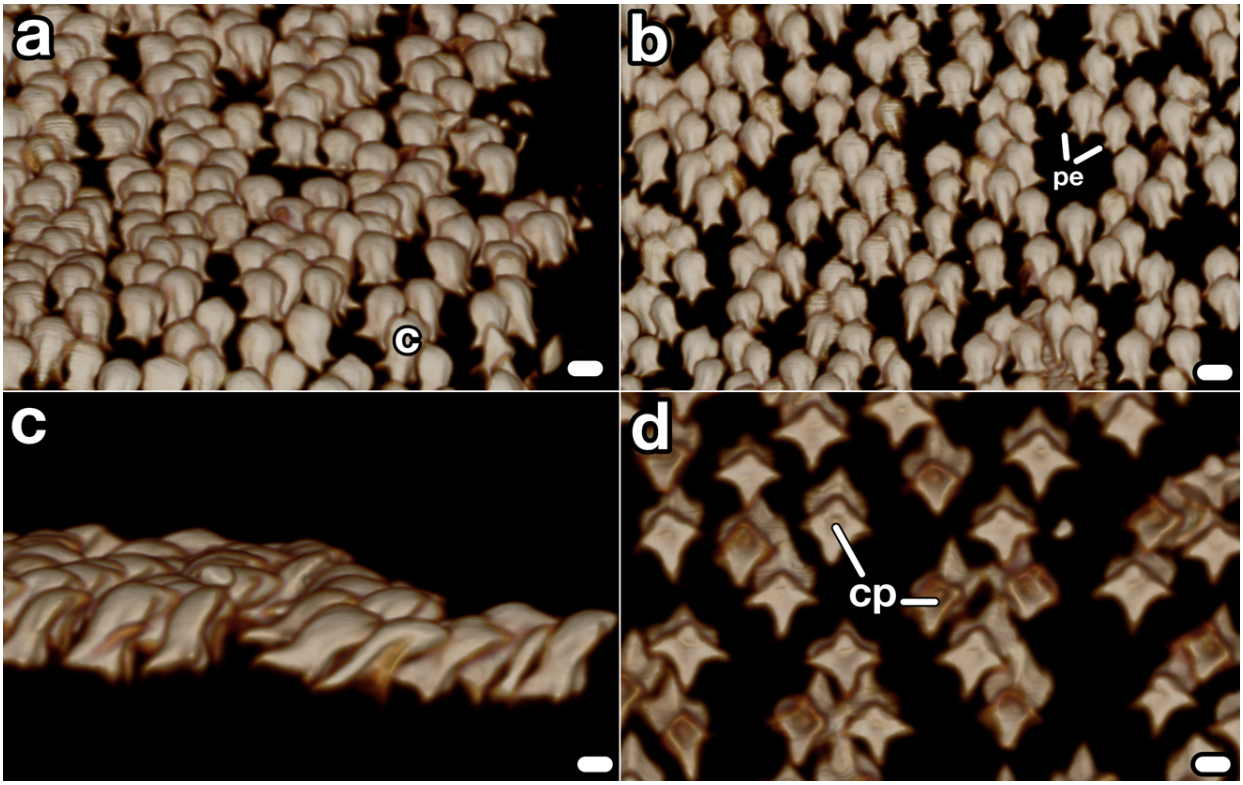
ventralmente, enquanto a porção anterior do dentículo é convexa e sua região posterior côncava (Fig. 60c, 61c). Em vista ventral, é possível observar a placa basal com formato de “estrela”, que se adere à derme e se estende distalmente através de um pedúnculo que termina na coroa. A placa basal apresenta quatro processos triangulares e pontiagudos, com uma abertura central que leva à cavidade pulpar bem pequena, em alguns casos (Fig. 60d, 61d).

Figura 60. Microtomografia computadorizada dos dentículos orais da região dorsal da cavidade orofaríngea de juvenil de *Carcharhinus obscurus* (CT= 90 cm). **(a)** vista dorsal indicando dentículos bem espaçados entre si com três cúspides; **(b)** vista frontal com a placa basal (pb) bem evidenciada, assim como as cristas; **(c)** vista lateral mostrando o pedúnculo (p) dos dentículos; **(d)** vista ventral indicando a cavidade pulpar reduzida (cp) e os processos triangulares. Barra de escala: 200 µm



Fonte: Aline N. Poscai

Figura 61. Microtomografia computadorizada dos dentículos orais da região ventral da cavidade orofaríngea de juvenil de *Carcharhinus obscurus* (CT= 90 cm). **(a-b)** vista frontal indicando a coroa (c) e as cristas dos dentículos e o pedúnculo (p); **(c)** vista lateral mostra a coroa do dentículo e parte dos processos da placa basal; **(d)** vista ventral indica a cavidade pulpar (cp) dos dentículos. Barra de escala: 200 µm.



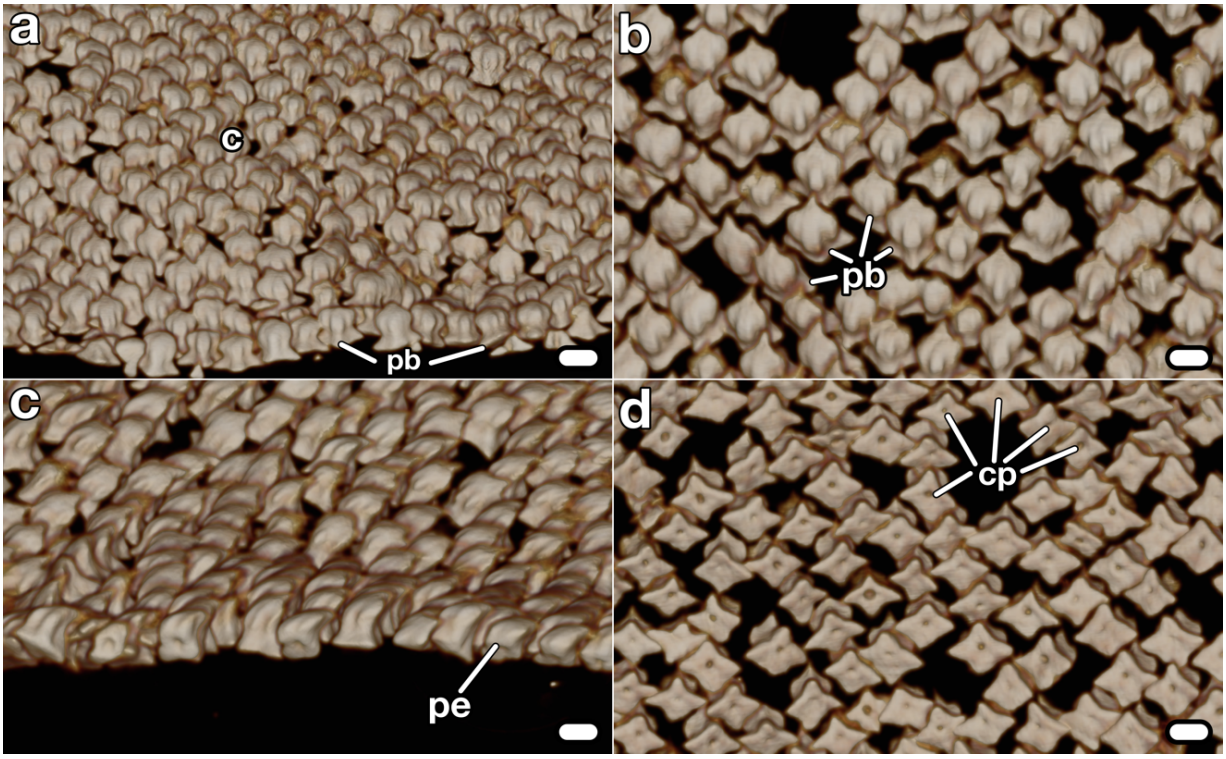
Fonte: Aline N. Poscai

Galeocerdo cuvier

No indivíduo juvenil de *G. cuvier*, os dentículos estão imbricados na região dorsal (Fig. 62) e adjacentes na região ventral (Fig. 63) da cavidade orofaríngea. Os dentículos apresentam três cúspides, sendo a central alongada e pontiaguda e as laterais menores e mais arredondadas, em alguns casos. As cristas são bem pronunciadas, variando de três a cinco, localizadas na região anterior do dentículo até a porção média da coroa. A placa basal é expandida e se destaca visualmente do pedúnculo (Fig. 62a-b, 63a-b). Em vista lateral, a coroa é convexa dorsalmente e côncava ventralmente, enquanto a porção anterior do dentículo é convexa e sua região posterior côncava (Fig. 62c, 63c). Em vista ventral, é possível observar a placa basal com

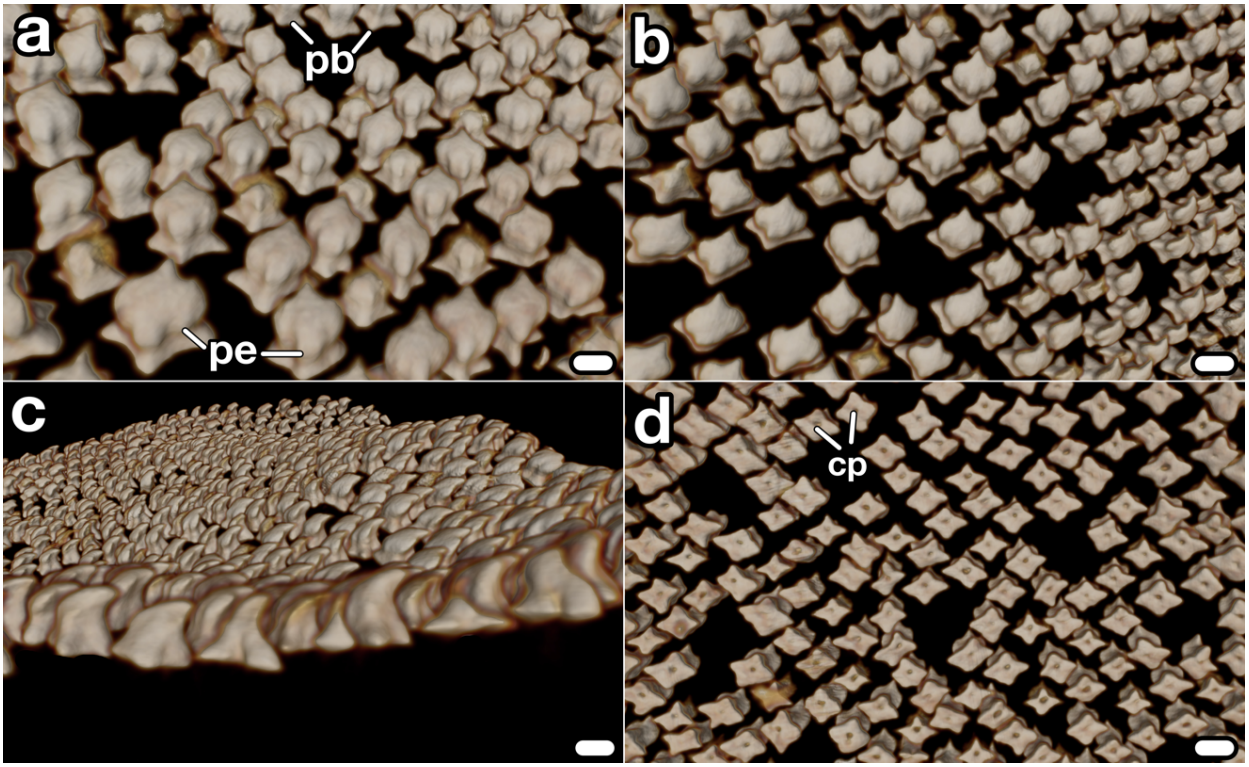
formato de “estrela”, que se adere à derme e se estende distalmente através de um pedúnculo que termina na coroa. A placa basal apresenta quatro processos quase triangulares com as extremidades por vezes arredondada ou pontiaguda, com uma abertura central que leva à cavidade pulpar (Fig. 62d, 63d).

Figura 62. Microtomografia computadorizada dos dentículos orais da região dorsal da cavidade orofaríngea de juvenil de *Galeocerdo cuvier*. **(a)** vista frontal apresenta a coroa (c) dos dentículos e cristas bem demarcadas, assim como a placa basal (pb); **(b)** vista dorsal mostra os dentículos tricuspidados e a placa basal (pb) bem evidenciada no limite do pedúnculo; **(c)** vista lateral mostra a coroa do dentículo e o pedúnculo (pe); **(d)** vista ventral indica a cavidade pulpar (cp) dos dentículos. Barra de escala: 200 μm.



Fonte: Aline N. Poscai

Figura 63. Microtomografia computadorizada dos dentículos orais da região ventral da cavidade orofaríngea de juvenil de *Galeocerdo cuvier*. **(a-b)** vista dorsal indicando os dentículos tricuspidados, o pedúnculo (pe) e a placa basal (pb) expandida; **(c)** vista lateral mostra o pedúnculo e a coroa; **(d)** vista ventral indica a cavidade pulpar (cp) dos dentículos. Barra de escala: 200 µm.



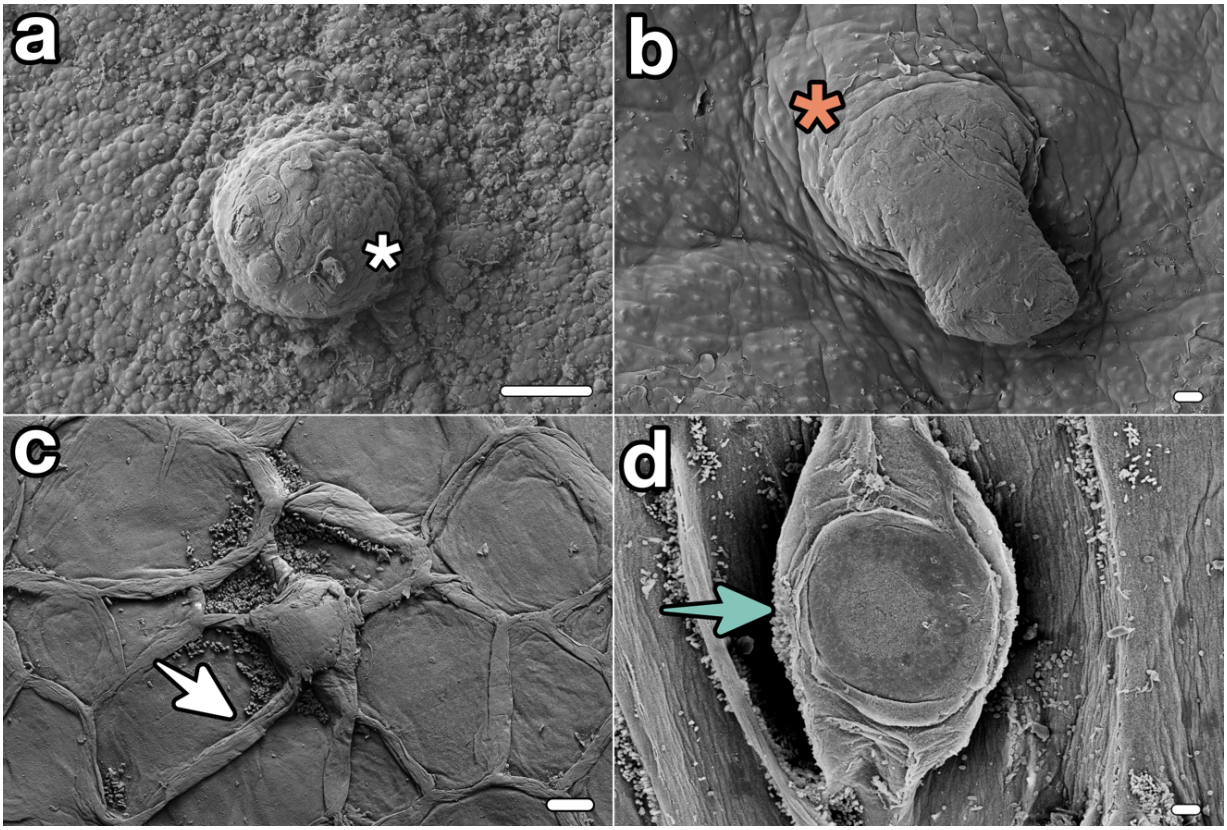
Fonte: Aline N. Poscai

4.4. Morfologia das papilas

Em relação a morfologia dessas estruturas, as papilas circulares foram observadas nos seguintes táxons: *Heterodontus francisci* e *H. japonicus* (Heterodontidae), *Ginglymostoma cirratum* (Ginglymostomatidae), *Chiloscyllium punctatum* (Hemiscylliidae), *Orectolobus ornatus* (Orectolobidae), *Rhincodon typus* (Rhincodontidae) (dois tipos: circular e oval), *Alopias superciliosus* (dois tipos: circular e oval) e *A. vulpinus* (Alopiidae), *Carcharias taurus* (Carchariidae), *Lamna nasus* e *Isurus oxyrinchus,* (Lamnidae), *Atelomycterus marmoratus*, *Schroederichthys chilensis* e *S. saurisqualus* (Atelomycteridae), *Scyliorhinus* sp*., S. ugoi* (dois tipos: circular e oval) (Scyliorhinidae), *Galeus melastomus* e *Parmaturus angelae* (Pentanchidae) (dois tipos: circular e oval), *Galeorhinus galeus*, *Mustelus asterias* e *M. schmitti* (Triakidae), *Hemigaleus microstoma* (Hemigaleidae), *Carcharhinus leucas*, *C. signatus, Galeocerdo cuvier, Scoliodon laticaudus* e *Isogomphodon oxyrhynchus* (Carcharhinidae), *Eusphyra blochii*, *Sphyrna tudes, S. tiburo* e *S. zygaena* (Sphyrnidae).

Já as papilas ovais foram encontradas em: *R. typus* (Rhincodontidae), *A. superciliosus* (Alopiidae), *Mitsukurina owstoni* (Mitsukurinidae), *Scyliorhinus haeckelii*, *S. ugoi* e *Scyliorhinus* sp. (Scyliorhinidae), *P. angelae* (Pentanchidae), *Carcharhinus brevipinna*, *C. limbatus*, *C. obscurus* e *C. plumbeus* (Carcharhinidae) (Fig. 64).

Figura 64. Tipos de papilas encontradas nos tubarões examinados neste estudo. **(a)** papila circular em *Galeus melastomus* (Tipo II), o asterisco branco indica o microvilo no ápice da papila; **(b)** papila oval em *Parmaturus angelae* (Tipo II), o asterisco laranja indica a placa papilar; **(c)** papila circular envolta por estriações (seta branca) em *Scyliorhinus ugoi* (Tipo II); **(d)** papila circular em *Hemigaleus microstoma* (Tipo I), a seta verde indica a depressão entre a papila e o epitélio circundante. Barra de escala: a, c 100 µm; b 20 µm; d 30 µm.



Fonte: Aline N. Poscai

5. DISCUSSÃO

5.1 Dentículos orais

Dentículos dérmicos ocorrem amplamente na cavidade orofaríngea de elasmobrânquios (COOK; NEIL, 1921; NELSON, 1970; ATKINSON; COLLIN, 2012; LARANJEIRA *et al*., 2015; ATKINSON *et al*., 2016; RANGEL *et al*., 2018; POSCAI *et al*., 2021, 2022), na membrana nictitante de Carcharhiniformes (POSCAI *et al*., 2017) e no bulbo ocular do tubarão-baleia *Rhincodon typus* (TOMITA *et al*., 2020). Essas estruturas foram reportadas na cavidade orofaríngea nas raias Trygonorrhinidae e nos tubarões das ordens Orectolobiformes (i.e., *Hemyscillium ocellatum*), Carcharhiniformes (i.e., *Negaprion acutidens, Prionace glauca, Sphyrna lewini*, *S. zygaena, Galeocerdo cuvier* e *Carcharhinus* spp.) (ATKINSON; COLLIN, 2012; RANGEL *et al*., 2017, 2018; POSCAI *et al*., 2021), Lamniformes (i.e., *Alopias superciliosus, Isurus oxyrinchus, Lamna nasus* e *Megachasma pelagios*) (RANGEL *et al*., 2018; DUCHATELET *et al*., 2020; POSCAI *et al*., 2022) e em membros da superordem Squalomorphii, como o *Heptranchias perlo* (RANGEL *et al*., 2019).

Dentre as espécies aqui examinadas, embriões de *Carcharias taurus* (CT= 16 ~ 41 cm) não apresentaram dentículos na cavidade orofaríngea, apenas papilas orais. A ausência dessas estruturas está relacionada ao estágio de desenvolvimento, no qual muitas vezes, embriões desenvolvem papilas antes de dentículos orais na cavidade orofaríngea (RANGEL *et al*., 2017). Os espécimes adultos de *C. taurus* examinados no presente estudo exibiram dentículos orais.

Em *Orectolobus ornatus*, *Scyliorhinus* sp., *Scyliorhinus haeckelii*, *S. ugoi*, *Schroederichthys saurisqualus*, *Galeus melastomus*, *Parmaturus angelae* e *Hemigaleus microstoma* não foram encontrados dentículos orais. Reif (1985) examinou diferentes espécies de *Scyliorhinus*, incluindo *S. haeckelii*, e também *G. melastomus*, e aponta que a ausência de dentículos pode ser uma perda secundária e não um caráter plesiomórfico em tubarões. Segundo Kemp (1999), quando houve a transição de "agnatos" a gnatostomados no período Siluriano, ocorreu também a capacidade de formar dentículos na cavidade oral. Ele afirma que toda mucosa oral tem a habilidade de desenvolver dentículos semelhantes aos do tegumento externo. No entanto, alguns estudos demostraram que em algumas espécies de Orectolobidae, os

dentículos orais são ausentes na cavidade orofaríngea, assim como em raias das famílias Dasyatidae e Gymnuridae (ATKINSON; COLLIN, 2012).

Em relação aos morfotipos, Dillon *et al*. (2021) estudaram dentículos dérmicos de tubarões associados a recifes de corais e encontraram, em sua maioria, morfotipos de resistência à abrasão, redução de arrasto e resistência à abrasão das cristas, enquanto os de defesa e funções generalizadas não eram comuns ou não foram observados. Por meio desse levantamento dos morfotipos, os autores estabeleceram a diversidade de espécies de tubarões que habitaram a região amostrada. No entanto, no presente estudo, foram encontrados, majoritariamente o morfotipo de resistência à abrasão e funções generalizadas, mesmo em espécies de tubarões associadas ao ambiente pelágico, como *Carcharhinus* spp. e outros Carcharhinidae. Em ambientes demersais prevalece a ocorrência de espécies com morfotipo de resistência à abrasão, encontrados em *G. cirratum*, altamente reportado neste estudo.

Todos os morfotipos encontrados aqui não refletem necessariamente, o modo de vida das espécies. Apesar dos tubarões de natação mais ativa possuírem em grande parte do tegumento, dentículos associados a redução do arrasto, na cavidade oral, em todos os Carcharhinidae estudados e em *O. ferox* (Odontaspididae), os morfotipos encontram-se em um "contínuo" entre funções generalizadas e redução do arrasto, evidenciado pelas cristas bem demarcadas, por vezes restritas à margem anterior até a porção média da coroa e quando presentes, cúspides laterais e ornamentos hexagonais, na maioria dos casos, restritos à margem anterior, ou em toda superfície da coroa.

Segundo Reif (1978), a maioria dos Carcharhiniformes examinados por ele i.e., *Negaprion*, *Galeocerdo*, *Triaenodon*, *Galeorhinus*, *Prionace*, Sphyrnidae, e mais especificamente *Carcharhinus melanopterus*, *C. ambyrhynchos*, *C. milberti*, *C. obscurus*, *C. galapagensis*, *C. falciformis* e alguns Lamniformes, como *Alopias vulpinus* e membros da família Lamnidae, exibem dentículos dérmicos na superfície corporal do morfotipo associado à redução de arrasto. Sendo este, um morfotipo estritamente relacionado e esperado em animais com modo de vida mais ativo, associado ao ambiente nerítico e pelágico, onde seu padrão de locomoção envolve boa performance hidrodinâmica.

No entanto, no que se refere aos dentículos orais, essa forma contínua entre redução de arrasto e funções generalizadas, indica, que do ponto de vista funcional, os morfotipos presentes na cavidade orofaríngea não são obrigatoriamente os mesmos que os encontrados ao longo do

corpo, podendo diferir quanto à morfologia e função. Essa diferença sugere que, mesmo considerando morfologicamente os mesmos morfotipos de dentículos dérmicos da superfície corporal adotados por Reif (1978), o mesmo não é necessariamente válido para os da cavidade oral, como aqui indicado, já que suas funções diferem nessas duas regiões em uma mesma espécie. Isso se deve possivelmente a fatores associados ao modo de vida, como hábitos alimentares, padrão de locomoção, habitat e até relações de parentesco. Outro exemplo dessa diferença foi observado em *Heptranchias perlo* (Hexanchiformes), espécie na qual os dentículos corporais e da cavidade orofaríngea diferiram significativamente. Em determinadas regiões do corpo, os dentículos foram classificados como redução de arrasto, enquanto na cavidade oral como funções generalizadas (RANGEL *et al*., 2019).

Um morfotipo incomum aqui observado foi o associado à defesa em *Mitsukurina owstoni* (que também foi classificado como funções generalizadas, sendo um contínuo entre as duas formas). Reif (1985) descreve que o morfotipo de defesa é encontrado em espécies que possuem espinhos ou muco associados aos dentículos dérmicos, mais precisamente em Squalomorphii (RASCHI; TABIT, 1992). Outra função atribuída é a de proteger o tegumento contra ectoparasitas (REIF, 1985). Duffy (1997) ao analisar as brânquias, cavidade abdominal e a cavidade oral de três indivíduos de *M. owstoni*, relata não ter encontrado nenhum parasita nesses espécimes. Assim como outros estudos reportam a falta de menção na literatura sobre ectoparasitas no tegumento de elasmobrânquios, essa função de defesa pode ser extremamente eficaz contra esses agentes, ou um equívoco na função atribuída a esse morfotipo (RASCHI; TABIT, 1992). Adicionalmente, os dentículos dérmicos da região caudal dessa espécie são similares aos encontrados na região orofaríngea, não diferindo morfologicamente (REIF, 1985). Outra possível função desse morfotipo, é o de evitar incrustação de agentes (*biofouling*), atribuída aos dentículos de defesa em outras espécies (FELD *et al*., 2019).

Sob o ponto de vista anatômico, os elasmobrânquios possuem uma camada fina de muco abaixo dos dentículos dérmicos justamente para proteger a epiderme (KEMP, 1999). O muco pode atuar na proteção, reduzindo o atrito na cavidade orofaríngea. No caso de *M. owstoni*, existem poucos estudos que abordam aspectos biológicos básicos, portanto, não foi possível no presente estudo, estabelecer se o morfotipo contínuo de defesa tem relação com uma possível produção elevada de muco no epitélio oral ou com a ação rápida de expansão da mandíbula, no momento de predação, característica nesta espécie (NAKAYA *et al*., 2016), para fins de

proteção. Feld *et al*. (2019) afirmam que em relação ao morfotipo de defesa em espécies de natação lenta que vivem em águas abertas, eles podem atuar como agente anti-incrustante impedindo a ação de ectoparasitas.

Os morfotipos de redução de arrasto e resistência à abrasão são majoritariamente encontrados em tubarões pelágicos e ativos como Carcharhinidae e Sphyrnidae, enquanto os de resistência à abrasão das cristas foram observados em tubarões mais associados ao substrato, como Ginglymostomatidae (DILLON *et al*., 2021). No presente estudo, o morfotipo de resistência à abrasão (com a presença ou ausência de cristas) foram observados em espécies com diferentes hábitos de vida, como membros da ordem Lamniformes, ou seja, tubarões pelágicos e ativos, o que aparentemente não tem relação com a ecologia das espécies, mas também em tubarões com hábitos de vida demersais, i.e., *Heterodontus* spp., *G. cirratum*, *C. punctatum* e alguns membros de Carcharhiniformes como *Atelomycterus marmoratus*, *Schroederichthys chilensis*, *Galeorhinus galeus*, *Mustelus* spp., *Sphyrna tiburo* e *S. tudes*, que refletem de certa maneira aspectos ecológicos, compartilhando os mesmos morfotipos de dentículos no tegumento corporal e na cavidade orofaríngea.

No embrião de *Rhincodon typus* foi observado o morfotipo de funções generalizadas, ressaltando-se que neste estágio de desenvolvimento não foram encontrados dentículos nas regiões adotadas no presente estudo (basihial e palato), mas sim dorsalmente próximo aos arcos branquiais. Em um breve relato sobre os dentículos corpóreos de um juvenil dessa espécie, na região do tronco, os dentículos são tricuspidados com cristas bem demarcadas que se estendem da região posterior à anterior da coroa (BECERRIL-GARCÍA *et al*., 2021). Apesar de não terem classificado o morfotipo no estudo citado, ele é relacionado a redução de arrasto, e assim como aqui observado, ambos são tricuspidados, porém a diferença entre eles consiste nas cristas pouco pronunciadas e nas cúspides arredondadas nos dentículos encontrados na cavidade oral, o que mais uma vez, indica um morfotipo contínuo entre redução de arrasto e funções generalizadas. Além disso, Garrick (1964) relatou dentículos dérmicos da nadadeira dorsal sendo tricuspidados e espaçados entre si, com uma crista longitudinal bem demarcada, cúspides laterais menores e menos pronunciadas que as centrais, e também dentículos ovais e unicuspidados com cerca de quatro cristas em embrião de *R. typus* (~ 350 mm CT), similares aos da cavidade orofaríngea.

Em embriões de *H. japonicus* e *H. francisci* aqui examinados, foi observada a presença de dentículos na cavidade orofaríngea, o que difere de Reif (1974) que estudou tanto dentículos corporais quanto orais, e não detectou essas estruturas na cavidade oral em embriões de *Heterodontus* spp., somente a partir de 300 mm até a fase adulta. Em jovens, ele observou um padrão similar ao do presente estudo, ou seja, uma coroa proeminente e alongada, sem cristas em alguns casos, e ausência de cúspides laterais. Entretanto, conforme o aumento corpóreo dos espécimes, a morfologia mudou, evidenciando variações ontogenéticas em *H. japonicus*. Ainda, de acordo com Reif (1974), os dentículos dérmicos em seus primeiros estágios iniciais apresentam determinada morfologia, e conforme crescimento, outros tipos se formam, a partir do primeiro.

A classificação de morfotipo de *H. japonicus* e *H. francisci* foi descrita aqui como de resistência à abrasão, por ser um dentículo uniforme, sem cristas ou com uma leve crista central. Um padrão similar foi constatado nos dentículos dérmicos de outras espécies dessa família (Heterodontidae) estudados por Reif (1974). Nesse caso, foi feita uma inferência de que a morfologia dos dentículos orais dessas espécies se mantém a mesma nesse gênero. No entanto, os dentículos dérmicos do tegumento variam de forma significativa durante a ontogenia (REIF, 1974).

De maneira geral, o modo de vida das espécies e a forma dos dentículos do corpo externamente estão relacionados em elasmobrânquios, i.e., tubarões demersais e raias apresentam dentículos dérmicos associados a espinhos e uma camada de muco (*Squatina* spp.); tubarões como *Squalus* spp. (menos demersais) apresentam dentículos pequenos e achatados, não-abrasivos ou mesmo coroas pontiagudas; e tubarões costeiros ativos nadadores possuem dentículos com diversas cristas longitudinais, como *G. cuvier* (MEYER; SEEGERS, 2012). Ou seja, a morfologia dos dentículos dérmicos dos tubarões e raias está relacionada ao modo de vida e mesmo estratégias alimentares dessas espécies. *Scyliorhinus canicula*, por exemplo, utiliza os dentículos da região da nadadeira caudal (onde os dentículos são mais alongados) para ancorar alimentos, que combinados com movimentos rápidos da cabeça e mandíbula, auxiliam na alimentação (SOUTHALL; SIMS, 2003). No entanto, como observado no presente estudo, os dentículos orais não obrigatoriamente refletem a ecologia dos espécimes, mas sim, compartilham algumas similaridades morfológicas com os dentículos do tegumento externo, ou ainda, fatores como a filogenia podem estar associados.

Dentro das implicações da redução de arrasto dos dentículos dérmicos, a coroa é uma estrutura importante para a hidrodinâmica (WEN; WEAVER; LAUDER, 2014). Dentículos com cristas na coroa podem alterar o fluxo hidrodinâmico, podendo estar associados a órgãos sensoriais da linha lateral e fotóforos de muitos Squaliformes (REIF, 1978; GOMAHR; PALZENBERGER; KOTRSCHAL, 1992; ATKINSON; COLLIN, 2012).

Neste estudo, as maiores coroas foram observadas em adultos de *O. ferox*, *C. taurus* e *C. punctatum*, seguido por juvenis e embriões das demais espécies (Gráfico 2). No caso dos dentículos do tegumento corpóreo, a presença de coroas com áreas maiores pode indicar uma formação pós-lesão na epiderme (REIF, 1978). Neste estudo, a maior coroa foi observada em adulto de *O. ferox*, e além disso, foram encontrados dentículos em formação. A substituição dessas estruturas é reconhecida na literatura, com seu crescimento descrito como ilimitado, sendo os dentículos substituídos ao longo de diferentes estágios do crescimento (MEYER; SEEGERS, 2012), como encontrados aqui em adultos de *O. ferox* e *C. taurus*. Além disso, a idade do espécime influencia o tamanho da coroa do dentículo. Em *L. nasus* foi observado que dentículos em formação e completamente desenvolvidos estão distribuídos aleatoriamente no epitélio oral (POSCAI *et al*., 2022).

Diversos estudos apontam as diferenças intraespecíficas nos dentículos do corpo (REIF, 1985; FERRÓN; BOTELLA; 2017; DILLON *et al*., 2021). Um exemplo são os diferentes dentículos encontrados ao longo da região lateral do corpo, rostro e nadadeiras em *Apristurus ampliceps* e *Etmopterus spinax* (FERRÓN *et al*., 2018), ou *Sphyrna tiburo*, com dentículos unicuspidados e tricuspidados, cristas longitudinais e ornamentos hexagonais variando significativamente em diferentes regiões do tegumento (WEN; WEAVER; LAUDER, 2014). Isso destaca a presença de variações significativas nessas estruturas que apresentam ocorrências inter e intraespecíficas (ATKINSON; COLLIN, 2012), uma vez que os dentículos corporais podem apresentar o mesmo padrão dos dentículos orais, porém, em ambos podem ocorrer variações. Ou ainda, dentículos da cavidade orofaríngea podem apresentar diferentes morfologias, como reportado neste estudo em *Carcharhinus signatus* e *C. plumbeus*. No entanto, nestas espécies, apesar de serem dentículos morfologicamente distintos, o morfotipo foi o mesmo.

Em um estudo dos dentículos corpóreos e da cavidade orofaríngea de *Megachasma pelagios* (Lamniformes), dois morfotipos de dentículos orais foram reportados, um consistindo

em pequenos dentículos e coroa pontiaguda, imbricados e curvados na região do palato, e outro tricuspidado, porém com pequenas cúspides centrais quanto laterais, na região ventral (basihial). O primeiro sugere que esses dentículos orais direcionem o fluxo de água para os órgãos sensoriais ligados ao movimento ou à aquisição de alimentos, e o segundo que podem também auxiliar no fluxo de água e trituração de organismos do zooplâncton, e participar no processo de filtração (DUCHATELET *et al*., 2020), indicando que ocorrem variações intraespecíficas nos dentículos orais. Isso em parte pode explicar de forma mais ampla as variações morfológicas aqui detectadas em relação aos dentículos dérmicos orais e os corporais dentro de uma mesma espécie.

Além disso, os ornamentos hexagonais também são estruturas que podem variar entre os diferentes táxons. Eles se assemelham a "favos de mel" e estão relacionados às funções hidrodinâmicas, por ser justamente uma adaptação estrutural que adiciona força à coroa, permitindo que a mesma se torne mais fina e leve, reduzindo o peso total do tegumento (RASCHI; ELSOM, 1986; RASCHI; TABIT, 1992; MARSHALL, 2011). No presente estudo, os ornamentos hexagonais são ausentes nos Heterodontiformes e Orectolobiformes examinados, sendo que nos Lamniformes aqui estudados, apenas *Alopias superciliosus* apresenta essa estrutura na margem anterior do dentículo. Todos os Carcharhiniformes apresentam ornamentos hexagonais, com destaque para os Carcharhinidae e Sphyrnidae que possuem essas estruturas recobrindo toda a coroa ou grande parte dela.

Vaz (2021) ao estudar a família Somniosidae, observou que a ausência de ornamentos hexagonais na região dorsal da coroa distingue *Scymnodon*, *Zameus* e *Scymnodalatias*. Portanto, essas estruturas somadas a outros caracteres morfológicos dos dentículos, mostraram-se ferramentas importantes de apoio aos estudos taxonômicos.

Mello, Carvalho e Brito (2013) ao examinarem membros de Sphyrnidae e Carcharhinidae postularam que os dentículos dérmicos corporais com ornamentos reduzidos (restritos à região anterior do dentículo) eram um caráter pleosiomórfico, e que essa condição provavelmente evoluiu para cobrir toda superfície do dentículo, desempenhando papel hidrodinâmico. Eles observaram que nos dentículos corpóreos de Sphyrnidae, os ornamentos hexagonais eram acentuados e recobriam completamente toda superfície da coroa, enquanto nos táxons relacionados (i.e., *H. microstoma*, *Negaprion brevirostris* e *Rhizoprionodon acutus*), os ornamentos eram restritos à margem anterior ou às extremidades do dentículo. Nas quatro

espécies de Sphyrnidae aqui analisadas, apenas *Eusphyra blochii* apresentou ornamentos hexagonais recobrindo todo o dentículo, contrapondo o que foi encontrado em dentículos dérmicos corpóreos por Mello, Carvalho e Brito (2013). Adicionalmente, com base no caráter aqui observado, *E. blochii* seria mais derivado em relação aos demais táxons de Sphyrnidae, diferindo da hipótese molecular de Lim *et al*. (2010) e Veléz-Zuazo e Agnarsson (2011) e aderente a hipótese morfológica defendida por Gilbert (1967), Martin (1993) e Compagno (1988), que indicam esta espécie como a mais derivada dentro de Sphyrnidae. Contudo, como observado ao longo deste estudo, as diferenças morfológicas sejam elas refletidas na ausência ou presença de determinado caráter, podem ocorrer em um mesmo táxon. Recomenda-se um estudo com diferentes estágios de crescimento e outros membros de Sphyrnidae para averiguar a distribuição dos ornamentos hexagonais nos dentículos orais e dérmicos.

Rangel *et al*. (2018) analisaram os dentículos orais de espécimes juvenis e adultos de *S. zygaena.* Os dentículos orais dos juvenis apresentaram ornamentos maiores e distribuídos em toda a superfície da coroa. No entanto, o adulto examinado por eles apresentou dentículos similares aos do juvenil desse presente estudo, sendo unicuspidado com ornamentos restritos à margem anterior. Vale ressaltar que o número amostral desse presente estudo é pequeno e variações podem ocorrer, tanto na mesma espécie ou ao longo da ontogenia. Portanto, e também de acordo com o que foi anteriormente discutido, a variação morfológica entre os dentículos corpóreos e orais dentro de um mesmo táxon devem ser vistas com cautela diante de inferências ecológicas ou mesmo filogenéticas.

Nos dentículos dérmicos corpóreos de Carcharhiniformes, a presença de cristas bem demarcadas e ornamentos hexagonais podem ter relação com o modo de vida pelágico de grande parte das espécies. Entretanto, nos dentículos orais nos Carcharhinidae aqui examinados, tais cristas foram observadas em *C. signatus*, *C. obscurus*, *C. limbatus*, *C. leucas*, *G. cuvier*, *I. oxyrhynchus* que, do ponto de vista intraespecífico, exibem diferentes modos de vida, i.e., oceânico e pelágico (*C. signatus*), oceânico e costeiro (*C. limbatus*), demersal-pelágico e costeiro (*C. leucas* e *R. porosus*), costeiro-oceânico e pelágico (*G. cuvier* e *C. obscurus*), costeiro e pelágico em *C. plumbeus*, ou ainda costeiro e demersal (*I. oxyrhynchus*). Já *C. brevipinna* (costeiro e pelágico) não apresentou cristas. Pensando no ponto de vista funcional, como já mencionado, o morfotipo contínuo (redução de arrasto + funções generalizadas) dessas espécies, possivelmente diferenciam-se funcionalmente em relação aos

dentículos do tegumento corpóreo. Além disso, há que se considerar que a categorização em diferentes habitats também pode considerar critérios distintos entre os autores e, diante disso, outros fatores, como hábitos alimentares podem determinar as diferenças encontradas.

Segundo Atkinson e Collin (2012), as cristas podem estar relacionadas com a ventilação *ram*, presente em espécies pelágicas de nado livre. Os dentículos orais dos Carcharhinidae embasam essa hipótese, pois possuem cristas bem demarcadas para reduzir o arrasto sob o epitélio da cavidade orofaríngea enquanto nadam com a boca aberta. Além disso, os dentículos orais atuam para alterar o fluxo hidrodinâmico sobre as brânquias durante a natação, especialmente em espécies que nadam constantemente para frente (ventilação *ram*), ou ainda, para proteção contra abrasão. Além disso, eles podem atuar como canalizadores do fluxo de água para as papilas orais, e ainda, prender as presas durante alimentação (ATKINSON; COLLIN, 2012). Os Lamniformes também apresentaram cristas bem demarcadas, com destaque para *C. taurus* e *O. ferox*, ambos com hábitos demersais porém diferindo na preferência por ambientes costeiros e oceânicos, respectivamente (CORTÉS, 1999; GADIG, 2001; WEIGMANN, 2016). *Carcharias taurus* é considerado um nadador lento (COMPAGNO, 2001; SMALE, 2005; BARKER; PEDDEMORS; WILLIAMSON, 2011), enquanto *O. ferox* é um nadador mais ativo (COMPAGNO, 2001), porém em alguns relatos dessa espécie, outros autores destacaram que eles podem se locomover mais lentamente (FERGUSSON; GRAHAM; COMPAGNO, 2005), evidenciando que em alguns casos, a morfologia dos dentículos orais não reflete de maneira direta a ecologia das espécies.

Em relação à densidade de dentículos (Gráfico 3), *Sphyrna zygaena* juvenil apresentou a maior densidade entre as espécies examinadas, seguido por *Scoliodon laticaudus* (adulto), *Eusphyra blochii* (juvenil) e *Sphyrna tiburo* (embrião). *Sphyrna zygaena* é um dos maiores tubarões Sphyrnidae, podendo atingir até 4 metros de comprimento total (CT), com grande número de dentículos do morfotipo de resistência à abrasão principalmente na região ventral da cavidade orofaríngea, recobrindo todo o epitélio oral. Já *E. blochii* e *S. tiburo* podem atingir até 1,50 metros CT e *S. laticaudus* até cerca de 75 cm CT quando adulto. Estes dados sugerem não haver relação direta entre densidade de dentículos e tamanho do adulto, quando se considera a comparação intraespecífica.

Em relação à distribuição dessas estruturas, observa-se uma tendência inversamente proporcional da alta densidade de dentículos com a baixa densidade de papilas orais, fato já

reportado em outras espécies de elasmobrânquios. Contudo, estudos complementares com indivíduos em outros estágios de desenvolvimento são necessários para corroborar a hipótese da diminuição da densidade de dentículos ao longo da ontogenia, como reportado por Atkinson *et al*. (2016) e Rangel *et al*. (2017). Portanto, não houve constatação de um padrão relacionando a densidade de dentículos com a ontogenia. No entanto, foi possível detectar correlação entre o tamanho dos dentículos, que possivelmente crescem conforme o desenvolvimento, com a diminuição da densidade de papilas orais. Essa observação não permite inferir que as papilas diminuem de tamanho ao longo do desenvolvimento ontogenético, pois, não foi possível examinar diferentes estágios de desenvolvimento em todas as espécies analisadas.

Por fim, as morfologias distintas dos dentículos orais reforçam a presença de variações inter e intraespecíficas, demonstrando que morfotipos diferentes podem ocorrer em uma mesma espécie em diferentes partes do corpo, desempenhando também, funções diferentes. Considerando que o volume de estudos que abordam tais variações é muito maior para os dentículos dérmicos corporais externos à boca, abordagens morfológicas assim como discussões mais aprofundadas em relação ao tegumento da cavidade orofaríngea são necessárias para elucidar algumas questões principalmente que tangem a ontogenia e variação em diferentes grupos amostrais dessas estruturas nos tubarões.

5.2 Papilas orais: morfotipos e suas implicações ecológicas e alimentares

As papilas orais foram observadas nas regiões dorsal e ventral da cavidade orofaríngea em todas as espécies examinadas, exceto em *Odontaspis ferox*. Essas estruturas estão distribuídas pela cavidade oral e tem relação com a recepção de estímulos químicos associados à gustação e percepção da palatabilidade, apresentando microvilos na região apical, os quais são representados como protrusões de células receptoras gustativas (ATKINSON *et al*., 2016). No presente estudo, os microvilos foram observados apenas em *C. taurus* e *G. melastomus*. De acordo com Atkinson e Collin (2012), a ausência dessas estruturas pode ser resultante do método de fixação e conservação em via úmida nas coleções, ou ainda, a papila estar danificada por ação mecânica. Considerando a importância da função sensorial acima mencionada, a

explicação de Atkinson e Collin (2012) parece ser a mais plausível para explicar a ausência dos microvilos nos exemplares examinados neste estudo.

Em alguns elasmobrânquios nota-se a ausência completa de papilas como em *Bythaelurus naylori* (Pentanchidae) (EBERT; CLERKIN, 2015) ou em determinadas regiões da cavidade orofaríngea, i.e., como *Hemitriakis falcata* (Triakidae) que possui papilas apenas nas válvulas orais (COMPAGNO; STEVENS, 1993a), assim como *Galeus gracilis* (Pentanchidae) (COMPAGNO; STEVENS, 1993b), *Glyphis glyphis* (Carcharhinidae) (COMPAGNO; WHITE; LAST, 2008) e *Glyphis gangeticus* (Carcharhinidae) (COMPAGNO; WHITE; CAVANAGH, 2010), nos quais os autores relatam a ausência de papilas de tamanho maior no palato e basihial (COMPAGNO; STEVENS, 1993b), porém não deixam claro se essas espécies apresentaram papilas de tamanho menor ou se eram ausentes.

Quanto ao aspecto geral, a morfologia das papilas orais dos elasmobrânquios se assemelha a dos teleósteos (REUTTER; BREIPOHL; BIJVANK, 1974), sendo classificadas em Tipos I, II e III. O Tipo I se projeta acima do epitélio circundante e possui depressão em torno de sua base, sendo mais baixa que a do epitélio circundante; o Tipo II é semelhante ao Tipo I, mas não apresenta depressão; e o Tipo III só é visível por meio de microscopia, e se localiza nas regiões dorsal e ventral do aparelho mastigatório, principalmente entre as 12-15 fileiras de dentes (REUTTER; BREIPOHL; BIJVANK, 1974). Seguindo esse critério, as papilas observadas aqui apresentaram dois tipos de classificação: Tipo I em *Hemigaleus microstoma* e Tipo II nas demais espécies examinadas.

Nos peixes ósseos, o Tipo II é comumente encontrado próximo ao lábio inferior (no assoalho da cavidade bucal, entre a válvula respiratória inferior e a extremidade da "língua"), assim como na superfície dorsal e no palato (ELSHEIKH; NASR; GAMAL, 2012). O Tipo II de papilas foi observado nas regiões dorsal e ventral nas 37 espécies aqui examinadas.

Reutter, Breipohl e Bijvank (1974) destacam que os três tipos de papilas gustativas desempenham funções diferentes, sendo os Tipos I e II associados à quimiorrecepção e mecanorrecepção, enquanto o Tipo III atua unicamente como quimiorreceptor.

A distribuição dos diferentes tipos de papilas gustativas nos peixes pode ser considerada uma adaptação para diferentes preferências e comportamentos alimentares (ELSHEIKH; NASR; GAMAL, 2012). Nos Actinopterygii é possível reconhecer diferentes tipos ou até mesmo todos eles em uma única espécie. Já em elasmobrânquios, aparentemente, existem dois

tipos de papilas. As papilas do Tipo I se projetam a uma distância maior do epitélio circundante e se localizam nas válvulas orais, enquanto as papilas do Tipo II se projetam a uma distância menor, e se localizam na cavidade oral e faringe. Atkinson (2011) ressalta que encontrou estruturas semelhantes ao Tipo III em *Gymnura australis* e *Carcharhinus melanopterus*, embora a autora não confirme essa nova ocorrência de papila. Neste estudo, apenas um único tipo de papila gustativa foi observado para cada espécie.

Vale ressaltar que aqui foram analisadas apenas duas regiões da cavidade orofaríngea, não se descartando a possibilidade de outros tipos ocorrerem em uma mesma espécie. *Hemigaleus microstoma* foi a única espécie a apresentar a papila do Tipo I, indicando que o Tipo II seja o mais comum entre os elasmobrânquios. No entanto, mais análises deverão ser realizadas a fim de elucidar esta questão. Com os dados disponíveis não há como determinar porque as papilas de *H. microstoma* se diferenciam das demais espécies.

Os elasmobrânquios são reconhecidos por desempenhar papel ecológico importante nos ecossistemas marinhos (CORTÉS, 1999). Nesse contexto, a alimentação controla níveis tróficos e cada espécie sofre pressões seletivas que podem refletir em sua morfologia, como os tubarões do gênero *Heterodontus,* que possuem modo de alimentação durofágico e especializações nos dentes para consumir presas com carapaças, do mesmo modo que outras espécies de elasmobrânquios, como *Ginglymostoma cirratum*, *Mustelus* spp. e *Sphyrna tiburo* (MOSS, 1977; WILGA; MOTTA, 2000). Em relação às papilas das espécies examinadas, *H. japonicus* apresentou o maior tamanho (358,3 ± 47 μm) e alta densidade (375 cm^2) na região ventral, a segunda maior reportada nesse estudo, enquanto seu congênere *H. francisci* apresentou papilas menores (133,3 ± 35,5 μm) e densidade baixa (~ 150 por cm^2) (Gráficos 4 e 5).

Tubarões durofágicos como *Heterodontus* spp. são considerados generalistas, adaptados para se alimentarem de organismos presentes no substrato marinho, como crustáceos, moluscos, equinodermos e peixes (MCLAUGHLIN; O'GOWER, 1971; CORTÉS-FUENTES *et al*., 2020). Essas espécies se alimentam por sucção devido à inércia criada pela depressão da mandíbula e protrusão da cartilagem labial, que combinadas provém uma grande força de mordida (CORTÉS-FUENTES *et al*., 2020), possibilitando que se alimentem de presas duras. Os espécimes de *Heterodontus* estudados aqui são embriões, e segundo Compagno (2001), *H. japonicus* nasce com cerca de 18 cm de comprimento total, enquanto *H. francisci* em torno dos

15 cm. Além disso, alguns relatos de *H. francisci* em cativeiro mencionam que os jovens começam a se alimentar cerca de um mês após a saída das cápsulas (COMPAGNO, 2001). As diferenças observadas podem ter relação com diversos fatores, como o habitat e a disponibilidade de presas no ambiente.

Rangel *et al*. (2016b) sugerem que a densidade das papilas orais pode estar relacionada com a durofagia ou esmagamento de presas, como reportado para a raia *Zapteryx brevirostris*, que possui papilas circulares e também se alimenta por sucção e esmagamento de presas. Segundo esses autores, um grande número de papilas na cavidade orofaríngea pode atuar na apreensão dos alimentos. Mas para este presente estudo afirmar tal associação, são necessárias análises mais robustas.

O embrião de *Ginglymostoma cirratum* apresentou alta densidade de papilas (500 – 660 cm^2) e um pequeno tamanho dessas estruturas na cavidade orofaríngea. Jovens e adultos dessa espécie se alimentam de invertebrados de fundo, teleósteos e raias. No entanto, nascem com cerca de 30 cm de comprimento total (COMPAGNO, 2001). Portanto, pode existir uma relação entre a alta densidade de papilas reportada com a percepção quimiossensorial do embrião ao nascer.

Em embrião de *Rhincodon typus*, as regiões dorsal e ventral da cavidade orofaríngea estavam recobertas por papilas orais ovais e circulares, no entanto, não foram encontrados dentículos, somente na região próxima aos arcos branquiais. Os dados sobre a biologia básica da espécie são escassos (PIERCE *et al*., 2021; YOPAK; PEELE, 2021). Segundo estudos recentes, o modo de reprodução provavelmente é similar ao de *G. cirratum*, sendo viviparidade lecitotrófica com bolsa vitelínica e retenção dos ovos (CASTRO, 2000; 2013; AWRUCH, 2015; PIERCE *et al*., 2021). Em um dos únicos registros de embriões de *R. typus*, observaram-se três classes de tamanhos: embriões com sacos vitelínicos em cápsulas de ovos variando de 42 – 52 cm; embriões com sacos vitelínicos variando de 52 a 58 cm; e embriões à termo fora das cápsulas de ovos e com os sacos vitelínicos reabsorvidos, com classes de tamanho entre 58 e 64 cm (COMPGANO, 2002). O embrião do presente estudo apresenta 51 cm, e aparentemente, seguindo as observações de outros autores, ainda estaria sob o aporte do saco vitelínico dentro do útero.

Em relação à distribuição de papilas, este espécime apresentou uma relativa alta densidade (360 ~ 410 por cm^2). Considerando os hábitos alimentares, *R. typus* é filtrador e

apresenta pequenos dentes, assim como filamentos delgados que se projetam para dentro da mucosa faríngea, recobrindo a face medial dos arcos branquiais. Os rastros branquiais filtram os pequenos organismos planctônicos através da entrada de água pela boca e a passagem pelas fendas branquiais (KEMP, 1999). Essa espécie é altamente migratória, comportamento provavelmente relacionado à grande disponibilidade de alimentos nos afloramentos de organismos planctônicos. Ainda, Compagno (2001) destaca que o mecanismo de sucção/filtração é mais dinâmico e versátil em relação ao espectro de presas que pode ser capturado. Um estudo com embrião de 45 cm relata que a maior parte dos dentes está recoberta por uma membrana e que os rastros branquiais ainda estão em formação (GARRICK, 1964). Por fim, em estudo realizado com um embrião vivo (~ CT= 60 cm) mantido em cativeiro, os autores relatam que desde a morte da mãe, o embrião não se alimentou por 17 dias, sugerindo que o filhote tinha reservas substanciais de energia endógena (CHANG; LEU; FANG, 1997).

Dentre todas as espécies aqui examinadas, o embrião de *Carcharias taurus* (CT= 16 cm) apresentou a maior densidade de papilas na região ventral da cavidade orofaríngea. No entanto, nenhum dentículo oral foi observado nessas regiões, assim como nos outros embriões analisados (CT= 21,4 ~ 40 cm), somente em adultos. Já na região apical da papila, verificou-se a presença de microvilos. Os dentículos orais ainda não estavam desenvolvidos. Ao avaliar o desenvolvimento ontogenético dessa espécie em relação aos dentículos orais e papilas, foi observada uma tendência de diminuição no tamanho e densidade das papilas (Gráfico 6), indicando que a densidade de papilas é inversa ao crescimento corpóreo. Embriões de *P. glauca* também possuem alta densidade de papilas orais, com relação de densidade inversamente proporcional aos dentículos orais ao longo da ontogenia (RANGEL *et al*., 2017). Além disso, *C. taurus* aqui examinado também apresentou papilas antes do desenvolvimento de dentículos orais e diminuição drástica dessas estruturas. No entanto, em outro estudo ontogenético em *Chiloscyllium punctatum* (Orectolobiformes), Atkinson (2011) revelou que as papilas gustativas aumentam de diâmetro à medida que o animal cresce, ou seja, 72 ± 1 μm em embriões para 310 ± 7 μm em indivíduos maduros. Ainda, a autora ressalta que o tamanho das papilas não se correlaciona necessariamente com o tamanho corpóreo total dos animais, ou seja, espécimes maiores não apresentam, necessariamente, papilas maiores. Portanto, o aumento do tamanho das papilas pode estar relacionado a outros fatores, como preferências alimentares e habitat, por exemplo. No caso de *C. taurus*, é possível observar diferenças significativas no

tamanho das papilas ao longo da ontogenia, com valor máximo atingido no embrião de 21,4 cm CT (maior papila), seguida de uma diminuição drástica no embrião de maior tamanho, e por fim, novamente um aumento no tamanho da papila no adulto (Tabela 3, Gráfico 6).

Em relação ao modo reprodutivo, *C. taurus* exibe um padrão característico no qual os embriões em desenvolvimento se nutrem oralmente de óvulos e/ou ovos produzidos pela mãe (ovofagia) e ainda de outros embriões menores (adelfofagia) (GILMORE, 1993; COMPAGNO, 2001). Gilmore, Dodrill e Linley (1983) ao analisarem os úteros de uma fêmea grávida, observaram que um embrião de 49 mm foi mordido por outro maior de 131 mm no mesmo útero. Eles ainda afirmam que a adelfofagia se inicia a partir dos 60 – 334 mm, até restar apenas um embrião em cada útero. Além disso, outros estudos indicam que embriões com cerca de 35 ~ 60 mm de comprimento total apresentam dentes bem desenvolvidos, utilizados nessa prática de nutrição oral intrauterina (GILMORE, 1993; GILMORE; PUTZ; DODRILL, 2005; NAIDOO *et al*., 2017). Em relação às altas densidades de papilas (Gráfico 6), reportadas nos embriões menores (CT= 160 ~ 214 mm), é possível estabelecer uma relação com esse comportamento ovofágico, uma vez que em ambas classes de tamanho esse modo nutricional estava em curso, e as papilas poderiam desempenhar papel crucial no reconhecimento e manipulação da presa. Além disso, como observado no embrião maior (410 mm) houve diminuição drástica da densidade das papilas, o que pode ter relação com o período em que a adelfofagia cessou. Ao analisar o espécime adulto, o tamanho da papila aumentou relativamente, mas a densidade em ambas regiões foi baixa (cerca de 40 a 50 papilas por cm^2). Esses indícios sugerem que os embriões dessa espécie tendem a apresentarem maior densidade de papilas e conforme o crescimento corpóreo, esse número tende a diminuir drasticamente. A partir dos 40 cm de comprimento total, com a diminuição drástica do tamanho da papila, possivelmente, os dentículos orais começam a surgir na cavidade orofaríngea, porém, não foi possível estabelecer em qual classe de tamanho isso ocorre.

Sphyrna tiburo aplica a alimentação *ram* para capturar invertebrados e peixes. Eles utilizam o mecanismo de sucção para levar os itens ao esôfago e degluti-los, enquanto as maxilas continuam a esmagar as presas mesmo que a boca esteja fechada (WILGA; MOTTA, 2000). A baixa densidade de papilas (100 cm^2), somente na região ventral da cavidade orofaríngea, além dos menores tamanhos de papilas (~ 85 µm), foram características marcantes durante o exame dessa espécie, assim como alta densidade de dentículos orais (4.230 cm^2),

denotando uma relação inversamente proporcional, tal como descrito por Poscai *et al*. (2021) para outras espécies de Carcharhiniformes.

Sphyrna tudes se alimenta primariamente de crustáceos, bivalves, polvos e pequenos peixes (COMPAGNO, 1984b). Castro (1989) reportou que jovens se alimentam principalmente de camarões, seguido de peixes, enquanto adultos podem ter sua dieta baseada em pequenos peixes ósseos. A densidade de papilas dessa espécie é uma das maiores, com cerca de 430 a 460 papilas por cm^2. A alta densidade dessas estruturas pode estar relacionada com a distribuição de dentículos sendo inversamente proporcional a de papilas, e também com a idade do espécime (RANGEL *et al*., 2017; POSCAI *et al*., 2021).

Apesar do comprimento total do embrião de *S. tiburo* não estar disponível para análise, a única medida possível foi a da largura de sua cabeça (~ 14 cm). Compagno (1984b) cita que o tamanho corpóreo dessa espécie ao nascer seja de ~ 35 a 40 cm, porém não podemos afirmar se nesta fase o espécime do presente estudo ainda se encontrava sob aporte placentário. *Sphyrna tudes* nasce com aproximadamente 30 cm de comprimento total, portanto, os embriões deste estudo (CT= 17 cm) provavelmente estavam se alimentando através do saco vitelínico dentro da placenta da mãe (COMPAGNO, 1984b).

Dentre os Lamniformes, um embrião de *Alopias superciliosus* (CT= 90 cm) e um de *C. taurus* apresentaram altas densidades de papilas orais na cavidade orofaríngea (Gráficos 5 e 6). A primeira espécie nasce com cerca de 64 a 106 cm de comprimento total, portanto, não se pode afirmar que o indivíduo já havia nascido. Vale ressaltar que essa espécie também apresenta modo reprodutivo por ovofagia, portanto, os embriões em desenvolvimento são nutridos por cápsulas de ovos que são continuamente produzidas e depositadas no útero (GILMORE, 1993), o que pode ter relação com a densidade de papilas orais.

Juvenis de *Isurus oxyrinchus* e *Lamna nasus* apresentaram baixas densidades de papilas (Gráfico 5). Em relação à dieta, o primeiro se alimenta de uma ampla gama de presas, incluindo alguns tubarões, peixes pelágicos, tartarugas marinhas e alguns invertebrados (COMPAGNO, 1984a). Já a dieta de *L. nasus* consiste majoritariamente de peixes ósseos e cefalópodes (JOYCE *et al*., 2002). A baixa densidade de papilas está intimamente relacionada com a alta densidade de dentículos encontrada nessas espécies (RANGEL *et al*., 2017; POSCAI *et al*., 2021, 2022).

Mitsukurina owstoni é um membro da ordem Lamniformes que apresenta vários aspectos biológicos distintos dos demais membros do grupo. Neste presente estudo, foi

constatada baixa densidade e um dos menores tamanhos de dentículos, porém foi uma das únicas espécies que apresentou papilas ovais com baixa densidade, porém o tamanho dessas estruturas foi um dos maiores aqui observados. Essa espécie habita profundidades que variam de 270 a 1.300 metros e capturam suas presas por meio da alimentação *ram*, projetando sua mandíbula muito à frente (EBERT; FOWLER; COMPAGNO, 2013; NAYAKA *et al*., 2016). A alimentação *ram* indica que esses indivíduos utilizam a natação ativa para predação, ou seja, com o aumento da velocidade do nado, eles alcançam a presa quando estão perto o suficiente para mordê-la (NAKAYA *et al*., 2016). Contudo, no caso dessa espécie, por ser um animal de profundidade, ele nada lentamente ondulando a região do pedúnculo e nadadeira caudal. Ainda, as funções biológicas da protrusão das maxilas promovem uma mordida aumentada e melhor manipulação da presa, na qual a abertura rápida das maxilas cria um grande movimento de sucção (MOTTA, 2004; NAKAYA *et al*., 2016), possibilitando a predação de peixes ósseos, suas principais presas (YANO *et al*., 2007). Muitas espécies de Chondrichthyes que vivem em águas profundas são oportunistas, mesmo que teleósteos sejam a maioria das presas (KYNE; SIMPFENDORFER, 2010), ou ainda, recorrem à carcaças de cetáceos (SMITH; BACO, 2003). No entanto, não foi observado um padrão em relação à densidade e tamanho das papilas como nas outras espécies do mesmo grupo. Mesmo possuindo grandes tamanhos de papilas, não foi possível identificar se houve relação dessas estruturas com o habitat e dieta. Estudos complementares são necessários a fim de compreender outras características morfológicas da cavidade orofaríngea, assim como suas estruturas.

É possível inferir, com base nos dados obtidos aqui, que ocorre diminuição da densidade de papilas em Lamniformes conforme o desenvolvimento ontogenético. Embriões (*C. taurus* e *A. superciliosus*) tendem a apresentar maior densidade dessas estruturas nas regiões examinadas. Já em juvenis (*I. oxyrinchus* e *L. nasus*) e adultos (*C. taurus* e *A. vulpinus*), essas estruturas tendem a diminuir drasticamente, ou até mesmo estar ausentes em determinadas regiões da cavidade orofaríngea, como nos adultos de *Odontaspis ferox* (Tabelas 1 e 3; Gráficos 4, 5 e 6).

Em Atelomycteridae, *Atelomycterus marmoratus* apresentaram papilas circulares e densidades maiores em fêmeas do que em machos (60 ~ 200 cm^2) (Tabela 3, Gráficos 7 e 8). Vale ressaltar que essa espécie é de ambiente recifal, com maior diversidade de presas, como se denota pelos dados disponíveis sobre sua alimentação (HÖVEL; OMMER; ZIEGLER,

2010), que consiste majoritariamente de camarões, outros invertebrados e pequenos peixes (HÖVEL; OMMER; ZIEGLER, 2010). Além disso, possui alta densidade de dentículos orais, indicando a relação inversamente proporcional da distribuição dessas estruturas.

Schroederichthys chilensis se alimenta principalmente de vermes marinhos (Sipunculidae) e apresenta ocorrência em substratos mais moles, arenosos, com presas de meiofauna abundantes e disponíveis à sua alimentação (BAHAMONDE, 1952). Porém, a densidade não pôde ser estimada (Gráfico 5). Já *S. saurisqualus* se alimenta de cefalópodes, crustáceos, teleósteos, gastrópodes, isópodes e poliquetas, e é endêmica do Atlântico Sudoeste, em ambientes de grandes profundidades (SÊGA *et al*., 2020), associados a recifes de águas profundas (EBERT; FOWLER; COMPAGNO, 2013). Essa espécie apresenta densidade de papilas orais variando de 140 a 170 cm^2. Os Atelomycteridae examinados possuem densidades e tamanhos similares das papilas orais, e todos, com exceção de *S. saurisqualus*, apresentaram dentículos orais nas regiões amostradas. A densidade de papilas entre as espécies foi similar, o que pode ter relação com os hábitos alimentares.

Em Scyliorhinidae, *Scyliorhinus ugoi* e *Scyliorhinus* sp. apresentaram dois tipos de papilas, as circulares e ovais. Em *S. ugoi* destaca-se a organização e estruturação das papilas, estas, associadas à estriações bem demarcadas no epitélio oral. Recentemente descrita, os dados sobre sua dieta são escassos e baseados em apenas um exemplar, indicando cefalópodes e pequenos peixes como presas (SOARES; GADIG; GOMES, 2015).

Já no caso de *Scyliorhinus* sp., espécie ainda não descrita formalmente, não há dados sobre sua dieta, mas pode-se inferir que, à exemplos de vários congêneres, sua alimentação envolva o consumo de pequenos invertebrados associados ao substrato ou à coluna d'água próxima a ele, tais como pequenos teleósteos, crustáceos e cefalópodes (EBERT; COWLEY; COMPAGNO, 1996). No entanto, mudanças ontogenéticas na dieta podem ocorrer, como já reportado por outros autores (LYLE, 1983; HEITHAUS, 2004). Vale ressaltar que as fêmeas aqui estudadas apresentaram papilas circulares e ovaladas e os machos papilas circulares, indicando indícios de dimorfismo sexual nessas estruturas. De modo geral, alguns fatores como dieta e preferência por habitat podem refletir na morfologia e estruturação das papilas. Outra espécie congênere aqui examinada, *S. haeckelii* ocorre em ambiente demersal em profundidades de 37 – 402 metros (RINCÓN, 2004), e se alimenta principalmente de pequenos peixes ósseos, crustáceos e poliquetas (BELLEGGIA *et al*., 2019). Essa espécie apresenta papilas de pequeno

tamanho e em baixa densidade, entretanto, não foram observados dentículos orais na cavidade orofaríngea. Reif (1985) também não observou dentículos nessa espécie e nos congêneres *S. stellaris* e *S. canicula*.

Já na família Pentanchidae, *Galeus melastomus* se alimenta principalmente de invertebrados de fundo, incluindo camarões e cefalópodes, pequenos peixes ósseos mesopelágicos e outros pequenos elasmobrânquios (COMPAGNO, 1984b). Essa espécie apresenta alta densidade de papilas (250 cm^2). *Parmaturus angelae*, outro Pentanchidae, apresentou dois tipos de papilas, circular e oval, com densidade máxima de 200 cm^2. Recentemente descrita por Soares *et al*. (2019), os dados sobre aspectos alimentares são restritos a um único exemplar, e indicam o consumo de pequenos teleósteos, crustáceos e poliquetas, ocorrendo em ambiente demersal entre 500 – 600 metros de profundidade e com biologia virtualmente desconhecida. Outra espécie do gênero, *P. xaniurus*, exibe mudanças ontogenéticas na dieta, onde adultos se alimentam de crustáceos, algumas espécies demersais de peixes e cefalópodes, enquanto jovens recorrem a pequenos crustáceos pelágicos, cefalópodes e peixes (CROSS, 1988), indicando uma similaridade com a dieta de *P. angelae*. A presença de presas pelágicas indicada por Cross (1988) é relacionada ao padrão de deslocamento vertical, da presa ou predador, permitindo a interação entre eles, resultando no aumento do espectro e diversidade de presas. Possivelmente, como consequência, a presença de dois morfotipos de papilas em *P. angelae* (congênere de *P. xaniurus*) pode ter relação com o espectro de presas. Contudo, dados mais exaustivos sobre a dieta de *P. angelae* são desconhecidos, e por outro lado, as papilas orais em *P. xaniurus* não foram estudadas, o que não permite concluir de forma assertiva esse aspecto.

Nos Triakidae, o embrião de *Galeorhinus galeus* apresentou baixa densidade de papilas (~ 130 cm^2) e alta densidade de dentículos (1.325 ~ 720 cm^2), mais uma vez indicando a relação inversamente proporcional onde a densidade de dentículos limita a distribuição de papilas, verificada em outros táxons (ATKINSON *et al*., 2016; RANGEL *et al*., 2017; POSCAI *et al*., 2021, 2022). Essa espécie se alimenta principalmente de teleósteos, invertebrados bentônicos e ocasionalmente de condrictes, porém, podem ocorrer diferenças ontogenéticas e sazonais em sua dieta. Além disso, as cúspides basais dos dentes atuam como serrilhas grossas, permitindo que esses tubarões cortem suas presas em pedaços e, assim, superem a limitação da abertura da boca (LUCIFORA *et al*., 2006). O espécime examinado é um embrião a termo (COMPAGNO,

1984b), portanto, o espectro de alimentação pode variar de acordo com o tamanho corpóreo (LUCIFORA *et al*., 2006), e possivelmente pelo habitat e disponibilidade de presas. *Mustelus schmitti* se alimenta principalmente de crustáceos, poliquetas e peixes ósseos (BELLEGGIA *et al*., 2019); *M. asterias* também se alimenta de crustáceos, podendo até consumir conchas de caranguejos ermitões e anêmonas comensais que vivem nestas conchas (COMPAGNO, 1984b). A similaridade das papilas nessas duas espécies possivelmente se deve ao padrão de alimentação, usualmente associada à invertebrados de fundo com carapaça, cuja mastigação é favorecida pela presença de dentes molariformes (EBERT; DANDO; FOWLER, 2021). O padrão observado nas três espécies de Triakidae aqui examinados pode indicar uma tendência nesse grupo em apresentar poucas papilas (~ 100 cm^2) e alta densidade de dentículos, mesmo em diferentes estágios de crescimento.

Hemigaleus microstoma (Hemigaleidae) apresentou uma característica única entre as espécies estudadas: suas papilas estão dispostas em estriações no interior da cavidade orofaríngea, em ambas regiões, sendo classificadas como do Tipo I, diferentemente de todas as outras espécies estudadas que possuem papilas do Tipo II. Além dessa organização e estruturação, diferentes tamanhos foram observados. Essa espécie é demersal e habita zonas pelágicas até 170 m de profundidade (WEIGMANN, 2016). Alimenta-se majoritariamente de polvos, sépias, lulas, mas também crustáceos e equinodermos fazem parte de sua dieta (COMPAGNO, 1984b; SALINI; BLABER; BREWER, 1992). No espécime adulto aqui analisado, a densidade de papilas foi de cerca de 200 por cm^2. Possivelmente, a morfologia e organização das papilas podem estar relacionadas à dieta especializada, como reportado em teleósteos, onde diferentes tipos de papilas gustativas tem relação com o comportamento e dieta de algumas espécies (GAMAL; ELSHEIKH; NASR, 2012).

Nos Carcharhinidae, diversos representantes possuem papilas circulares: *Carcharhinus leucas*, *C. signatus, Galeocerdo cuvier, Rhizoprionodon porosus*, *Scoliodon laticaudus* e *Isogomphodon oxyrhynchus*; todas apresentam alto nível trófico (3.8 a 4.5) (CORTÉS, 1999). Presume-se que tubarões que ocupam altos níveis tróficos possuem dieta mais abrangente em termos de potenciais presas, porém segundo Matich, Heithaus e Layman (2011), indícios apontam para um nível individual de especialização em dietas, mesmo em predadores de topo. *Carcharhinus leucas* e *G. cuvier* são considerados generalistas e predadores de topo (SIMPFENDORFER; GOODREID; MCAULEY, 2001a; WEATHERBEE; CORTES, 2004).

Galeocerdo tem a dieta variada, desde invertebrados até vertebrados (DICKEN *et al*., 2017) e ainda, mudanças em sua alimentação ocorrem durante a ontogenia, com presas maiores se tornando preferenciais com o aumento do tamanho corpóreo, destacando-se que a estratégia generalista tem relação com a abundância sazonal de suas presas (DECROSTA; TAYLOR; PARRISH, 1984; LOWE *et al*., 1996; SIMPFENDORFER; GOODREID; MCAULEY, 2001a; DICKEN *et al*., 2017).

Os dois espécimes jovens de *G. cuvier* aqui examinados apresentam papilas orais grandes, porém em baixa densidade (cerca de 100 – 200 cm^2), enquanto *C. leucas,* também jovem, tem alta densidade de papilas (até 330 cm^2). Esta última espécie é conhecida por habitar, além do ambiente marinho, estuários e até mesmo rios, sobretudo nos primeiros meses de vida (COMPAGNO, 1984b). Segundo Belicka *et al*. (2012), por meio do estudo de ácidos graxos, *C. leucas* apresentaram transição ontogenética na dieta, relacionada aos ambientes de água doce/estuarino e marinho. Essa transição poderia explicar a maior densidade de papilas orais, se comparado à *G. cuvier*, outro grande predador costeiro, mas muito menos associado a ambientes estuarinos.

Juvenis de *Carcharhinus limbatus*, *C. brevipinna*, *C. obscurus* e *C. plumbeus* foram os únicos entre os Carcharhinidae a apresentar papilas ovaladas e de menor tamanho. Em relação à dieta, *C. brevipinna* se alimenta principalmente de teleósteos durante toda sua ontogenia, ainda que se verifique diferenças na importância relativa dos diferentes itens alimentares ao longo do seu crescimento (BETHEA; BUCKEL; CARLSON, 2004). Juvenis de *Carcharhinus obscurus* se alimentam de espécies pelágicas-costeiras de teleósteos e cefalópodes, enquanto adultos se alimentam mais frequentemente de presas maiores, como grandes teleósteos, elasmobrânquios ou mesmo carcaças de grandes mamíferos marinhos (SIMPFENDORFER; GOODREID; MCAULEY, 2001b). *Carcharhinus limbatus* também se alimenta de teleósteos, revelando similaridades com *C. brevipinna* (HEUPEL; HUETER, 2002; BETHEA; BUCKEL; CARLSON, 2004). Finalmente, a dieta de *C. plumbeus* consiste principalmente de peixes pequenos de fundo, moluscos, crustáceos, e até mesmo de presas maiores, exibindo alguma similaridade com *C. obscurus* (COMPAGNO, 1984b).

Todas as espécies de *Carcharhinus* aqui examinadas atingem grandes tamanhos quando adultos, assim como o *Galeocerdo cuvier* (Tabela 1). A densidade de papilas em todas essas espécies foi similar, principalmente nos juvenis (Tabela 3). Isso indica uma possível tendência

de diminuição da densidade dessas estruturas conforme o crescimento corpóreo, assim como apontando por Rangel *et al*. (2017).

Outros Carcharhinidae como *Isogomphodon oxyrhynchus* e *Scoliodon laticaudus*, ambos de ambientes costeiros demersais, apresentaram papilas em densidades similares e com tamanho reduzido. *Scoliodon laticaudus* se alimenta de peixes, camarões e moluscos em águas rasas. Ainda, foi observado que espécimes menores possuem preferência por presas associadas ao substrato, devido à menor capacidade natatória na fase jovem. À medida que crescem e tornam-se nadadores mais ativos, eles migram para a zona pelágica e passam a se alimentar de presas mais velozes, como pequenos peixes pelágicos e cefalópodes (FOFANDI; ZALA; KOYA, 2013). *Isogomphodon oxyrhynchus* é uma espécie que habita o ambiente costeiro marinho, intimamente associado a áreas estuarinas (COMPAGNO, 1984b; LESSA; BATISTA; ALMEIDA, 1999). Apesar de sua dieta ser pouco conhecida, sugere-se que se alimente de pequenos peixes e invertebrados de fundo (LESSA; BATISTA; ALMEIDA, 1999). Sua densidade de dentículos foi uma das maiores reportadas, sendo inversamente proporcional a densidade de papilas, como observado em outras espécies.

Nos Sphyrnidae, *E. blochii* possui dieta composta majoritariamente por peixes, seguido por crustáceos e cefalópodes (STEVENS; LYLE, 1989). Já *S. zygaena* juvenil, espécie de grande porte corpóreo e de hábitos costeiro, oceânico e pelágico, se alimenta de peixes ósseos, pequenos elasmobrânquios e invertebrados dependendo muito do tamanho do corpo e habitat ao qual as diferentes classes etárias estejam associadas (COMPAGNO, 1984b), e assim como *E. blochii* (também juvenil), apresentou baixa densidade de papilas e densidade alta de dentículos (~ 7.950 por cm^2). Todos os membros desta família aqui examinados apresentaram papilas circulares, permitindo ainda, indicar tendência onde embriões apresentam maiores densidades de papilas e consequentemente, menores densidades de dentículos, enquanto os juvenis apresentaram alta densidade de dentículos e baixa de papilas, mais uma vez, inversamente proporcionais, como observado em outras espécies neste estudo.

A maioria das espécies, i.e., *H. francisci*, *H. japonicus* (Heterodontiformes), *G. cirratum*, *C. punctatum*, *R. typus* (Orectolobiformes), *L. nasus*, *A. superciliosus*, *I. oxyrinchus* (Lamniformes) e quase todos os membros de Carcharhiniformes examinados: *A. marmoratus*, *G. galeus*, *M. asterias*, *C. brevipinna*, *C. leucas*, *C. limbatus*, *C. obscurus*, *C. plumbeus*, *C. signatus*, *G. cuvier*, *I. oxyrhynchus*, *R. porosus*, *S. laticaudus*, *S. tiburo* e *S. tudes* apresentam

uma característica bem marcante em relação aos demais táxons: os dentículos formam um arranjo circular em volta das papilas orais e as coroas dos dentículos apresentaram direcionamentos tanto para o esôfago, boca e áreas laterais da cavidade orofaríngea. Atkinson e Collin (2012) observaram o mesmo arranjo em uma pequena raia, *Trygonorrhina fasciata*, onde as cúspides centrais dos dentículos são pronunciadas e as mesmas circundam papilas orais. Poscai *et al*. (2021, 2022) observaram esse arranjo em membros de Carcharhinidae e Lamnidae. Esse padrão pode estar relacionado a uma função na qual os dentículos canalizam o fluxo de água para as papilas orais, potencializando a percepção química. No tegumento externo à cavidade oral, Reif (1985) observou dentículos modificados em volta de neuromastos livres da linha lateral, com função de direcionar o fluxo de água para o interior desses canais. Ainda, Peach e Marshall (2009) observaram um padrão similar em uma raia-viola, *Glaucostegus typus,* com dentículos que também canalizam água para o interior dos poros da linha lateral.

Poscai *et al*. (2021) analisaram a morfologia de papilas e dentículos de algumas espécies de tubarões Carcharhinidae, sugerindo que espécimes adultos de *C. signatus* possuem menor densidade de papilas, quando comparados a espécimes mais jovens, mostrando tendência à diminuição da densidade das papilas ao longo do desenvolvimento.

Em relação à distribuição das papilas orais, tubarões demersais geralmente apresentam maior número de papilas gustativas quando comparados às espécies pelágicas, sugerindo que a distribuição dessas estruturas pode estar relacionada aos mecanismos de alimentação (ATKINSON; COLLIN, 2012; HART; COLLIN, 2015). As maiores densidades de papilas foram observadas nos menores embriões de *C. taurus*, seguido por *G. cirratum*, *H. japonicus* e *S. tudes* (todos exemplares estavam no estágio embrionário de desenvolvimento), seguido por *C. brevipinna* (juvenil) pelágico-costeiro. Esses resultados corroboram os achados de Rangel *et al*. (2017) que estabelecem que embriões possuem maior densidade de papilas em comparação aos juvenis e adultos. Por fim, um padrão no qual embriões com altas densidades de papilas e relação inversamente proporcional ao dos dentículos foi observado em diferentes táxons no presente estudo, o que pode ter relação com o reconhecimento primário de presas nessas classes de tamanho.

5.3 Dimorfismo sexual em dentículos e papilas orais

Em elasmobrânquios, poucos estudos abordam o dimorfismo sexual relacionado aos dentículos dérmicos (CROOKS *et al*., 2013). A maioria descreve heterodontias sexuais com base nos dentes do arco mandibular, i.e., Ellis e Shackley (1995), Kajiura e Tricas (1996), Gutteridge e Bennett (2014), Rangel *et al*. (2016a), French *et al*. (2017), Berio *et al*. (2020), Neto e Lucena (2020) e Straube e Pollerspöck (2020).

Neste estudo, a abordagem de dimorfismo sexual foi considerada nas seguintes espécies, *Atelomycterus marmoratus* (Atelomycteridae), *Scyliorhinus* sp. (Scyliorhinidae) e *Sphyrna tudes* (Sphyrnidae), onde houve disponibilidade de exemplares de ambos os sexos e os dados foram sugestivos quanto a esse aspecto.

Em *A. marmoratus* foi observado dimorfismo sexual onde a fêmea possui dentículos menores (225,1 ± 43 μm) do que o dos machos (246 ± 52 μm) (Gráfico 7). Na região dorsal da fêmea, os dentículos são unicuspidados com crista central longitudinal e cristas laterais restritas à porção média do dentículo. Na região ventral, apresentam formato arredondado e ornamentos hexagonais. Em ambos os casos, ocorre sobreposição entre essas estruturas quando associadas às papilas. No macho, foram observados dentículos unicuspidados com uma crista central longitudinal. Na região ventral, os dentículos são arredondados e sem coroa pronunciada e também sobrepostos, porém sem ornamentos hexagonais. As papilas são maiores na fêmea, assim como a densidade de dentículos da região ventral (2.460 cm^2) em comparação ao macho (1.500 cm^2). Na região dorsal, a densidade de dentículos foi ligeiramente maior na fêmea. Em relação às papilas, a fêmea possui maior densidade (Gráfico 8). Apesar de ocorrer indícios de dimorfismo sexual nesta espécie, não podemos inferir se ocorre uma diferença no espectro alimentar entre machos e fêmeas, pois não existem trabalhos prévios que tratem do dimorfismo sexual de papilas e dentículos orais em Chondrichthyes.

Em *Scyliorhinus* sp. foram examinados dois adultos de comprimento corpóreo semelhantes, no entanto, não foram encontrados dentículos orais na cavidade orofaríngea, somente papilas orais. Na fêmea estudada, a morfologia das papilas orais variou entre circular a ovaladas, enquanto no macho apenas papilas circulares foram encontradas. Além disso, no macho, as papilas são maiores e a densidade dessas estruturas foi maior na região dorsal (Gráficos 7 e 8), e na fêmea, a densidade na região ventral foi mais alta quando comparada ao

do outro espécime. Se comparado às outras espécies abordadas neste tópico, a densidade de papilas foi semelhante, porém, diferente das espécies que apresentam dentículos orais, as papilas se distribuem livremente no epitélio oral, sem serem "restringidas" pela distribuição de dentículos, como observado em outros estudos (ATKINSON *et al*., 2016; RANGEL *et al*., 2018; POSCAI *et al*., 2021, 2022). No entanto, vale ressaltar que o número amostral foi baixo e que existem variações inter e intraespecíficas, possivelmente, nas papilas orais.

Scyliorhinidae é bem conhecido quanto ao dimorfismo sexual secundário oro-dentário, onde machos exibem bocas mais angulares e dentes com coroa mais afilada, características que se expressam com o crescimento do corpo (GOSZTONYI, 1973; ELLIS; SHACKLEY, 1995; FILIZ; TASKAVAC, 2006). Tais modificações estão relacionadas ao comportamento copulatório, com machos usualmente mordendo os flancos das fêmeas, que por sua vez exibem pele mais espessa para suportar as mordidas (SPRINGER, 1979). Contudo, é difícil estabelecer uma relação entre a densidade de papilas e o sexo dos espécimes pois não há disponível na literatura nenhum outro estudo prévio que aborde tais estruturas, além da limitação amostral do presente estudo não permitir concluir de forma adequada.

Além disso, foi relatado para *Scyliorhinus canicula*, que o dimorfismo sexual associado aos dentículos dérmicos corporais externo não se manifesta em todas as partes do corpo (CROOKS *et al*., 2013), sendo menos observáveis na região cefálica, onde já ocorre o dimorfismo orodentário acima mencionado. Há que se ressaltar que Crooks *et al*. (2013) não examinaram os dentículos dérmicos orais. De qualquer forma, esta é ainda uma questão aberta e que depende de mais material a ser analisado, sobretudo sobre outras espécies das famílias Scyliorhinidae (que possuam dentículos orais) e Atelomycteridae, esta, com vários aspectos da morfologia e biologia relativamente menos conhecidos do que em espécies de Scyliorhinidae (COMPAGNO, 1984b; BOR; VAN OIJEN; MAGENTA, 2003; WHITE, 2007; HÖVEL; OMMER; ZIEGLER, 2010; FUSS; BLECKMANN; SCHLUESSEL, 2014; OKTAVIYANI; KURNIAWAN; FAHMI, 2019).

Quanto aos tubarões-martelo, no presente estudo foi verificado que em *Sphyrna tudes* o tamanho médio dos dentículos (128,5 ± 9,1 µm na fêmea e 100 ± 13,1 µm no macho) é sugestivo quanto ao dimorfismo sexual. Essa mesma tendência foi observada em relação às papilas orais, maiores na fêmea (81 ± 24 µm) em comparação ao macho (50,3 ± 13,1 µm) (Gráfico 7). A densidade de ambas estruturas foi semelhante (Gráfico 8). Para Sphyrnidae, o dimorfismo

sexual é menos conhecido, se comparado à Scyliorhinidae, com pouquíssimos estudos diretos que abordam esse aspecto específico e que consideram o formato da região pré-branquial da cabeça de *S. tiburo* (KAJIURA *et al*., 2005). Isso se deve pelo pequeno número de espécies da família, grande tamanho do adulto em algumas espécies (o que dificulta o estabelecimento de diferentes classes de tamanho desde neonatos até adultos e a aquisição de exemplares para tanto) e maior homogeneidade em termos de habitats se comparado a Scyliorhinidae e Atelomycteridae.

5.4 Relações filogenéticas dos morfotipos e as espécies

Para compreender a variação dos morfotipos de dentículos orais ao longo da filogenia foi elaborada uma análise através de caracteres provenientes dessas estruturas com base na hipótese de Naylor *et al*. (2012) representada no cladograma da Figura 8.

Adicionalmente, *Heptranchias perlo* (Squalomorphii: Hexanchiformes) foi incluído na análise para fins de comparação, como grupo externo. Os dentículos orais dessa espécie são tricuspidados, com cúspides laterais menores ou de mesmo tamanho das centrais, e as cristas se distribuem desde a região anterior à média da coroa. O morfotipo é de funções generalizadas (RANGEL *et al*., 2019), assim como em *Rhincodon typus* (embrião), *Carcharias taurus*, *Odontaspis ferox*, *Galeocerdo cuvier*, *Carcharhinus* spp., *Isogomphodon oxyrhynchus*, *Scoliodon laticaudus*, *Rhizoprionodon porosus* e *Eusphyra blochii* (juvenil). Todas as espécies citadas acima apresentaram uma forma contínua entre funções generalizadas e redução de arrasto, o que evidencia a troca de funções nos dentículos da cavidade orofaríngea (FERRÓN; BOTELLA, 2017; Erin Dillon, University of California, comunicação pessoal).

Algumas espécies podem apresentar determinado morfotipo de dentículo quando embrião, e durante o desenvolvimento, a morfologia do mesmo pode sofrer alterações (REIF, 1974, 1985). Não foi possível determinar se ocorrem mudanças ontogenéticas nos dentículos de *R. typus* e *E. blochii*.

Dillon, Norris e O'Dea (2017) constataram que dentículos de funções generalizadas foram pouco representativos em sua amostragem, compondo 10,4% e 18,9% tanto em sedimentos modernos quanto fósseis. Os autores ressaltam que na coleção de referência, esse

morfotipo era incomum em famílias associadas a recifes, sendo observado em pequenas regiões das nadadeiras em Carcharhinidae e muito esparsamente no corpo, nadadeiras e fendas branquiais em Ginglymostomatidae. No entanto, no presente estudo, esse morfotipo foi o mais reportado, sendo encontrado em espécies como *R. typus* que são frequentemente associadas a recifes de corais (GUNN *et al*., 1999; ROWAT; BROOKS, 2012), assim como *C. taurus* (EBERT; STEHMANN, 2013); em recifes de pedra como *O. ferox* (EBERT; STEHMANN, 2013); e também todos os *Carcharhinus* spp. e *G. cuvier*, os quais apresentam, em algum momento da vida, hábitos associados a recifes, alguns mais do que outros, como *C. limbatus* e *G. cuvier*. Vale ressaltar que essas espécies são altamente migratórias e habitam uma ampla gama de ambientes (CORTÉS, 1999; GADIG, 2001; WEIGMANN, 2016) (Tabela 1).

As outras espécies que apresentaram esse morfotipo não costumam habitar áreas de recifes, mas são frequentemente associadas a regiões mais costeiras. *Isogomphodon oxyrhynchus* apresenta uma das menores distribuições geográficas dentre os elasmobrânquios, estando restrito a áreas estuarinas rasas e turvas e águas costeiras (LESSA; BATISTA; ALMEIDA, 1999), assim como *S. laticaudus* (WEIGMANN, 2016), *Rhizoprionodon porosus* e *E. blochii*, também associados à regiões costeiras (COMPAGNO, 1984b).

Em relação às baixas porcentagens do morfotipo de funções generalizadas encontradas no estudo de Dillon, Norris e O'Dea (2017), vale ressaltar que em assembleias de dentículos, muitos deles são descartados e tirados da amostragem, justamente por apresentarem essas formas contínuas. Esses autores afirmam que menos de 15% dos dentículos encontrados nos sedimentos não puderam ser atribuídos a exemplares na coleção de referência, sugerindo a presença infrequente de espécies pelágicas ou não documentadas. Adicionalmente, reforçam que esses dentículos podem ser provenientes de "posições anatômicas obscuras" que eles não incluíram na coleção de referência, como dentículos da membrana nictitante, cavidade oral e associados à linha lateral (REIF, 1985; DILLON; NORIS; O'DEA, 2017).

Nos dentículos dérmicos, funções generalizadas é provavelmente fruto de uma troca entre mais de uma função, ou ainda, resultado da ausência de pressões seletivas como o ectoparasitismo, bioluminescência, abrasão ou hidrodinâmica (FERRÓN; BOTELLA, 2017). Mas quando se trata de dentículos orais, esse morfotipo pode estar associado a outros fatores, desempenhando diferentes funções na cavidade orofaríngea, como por exemplo, proteção contra abrasão de presas e outras injúrias, canalização do fluxo de água para as papilas orais,

otimização da ventilação *ram*, etc. (ATKINSON; COLLIN, 2012; ATKINSON *et al*., 2016; RANGEL *et al*., 2018; POSCAI *et al*., 2021, 2022).

Neste estudo, apenas *M. owstoni* apresenta um morfotipo contínuo entre funções generalizadas e defesa. Este último é amplamente atribuído a espécies que apresentam fotóforos associados aos dentículos dérmicos do tegumento, mas também há indícios que esse morfotipo possa agir como defesa contra ectoparasitas e outros agentes (REIF, 1985, FERRÓN; BOTELLA, 2017; FELD *et al*., 2019). No entanto, em outros levantamentos, apenas três dentículos de defesa foram encontrados em sedimentos de recifes modernos. Na coleção de referência, foi encontrado nos corpos de tubarões mesopelágicos. *Galeocerdo* também possui esse morfotipo (DILLON; NORRIS; O'DEA, 2017).

De acordo com Reif (1985), em duas regiões analisadas por ele (nadadeira caudal e cavidade orofaríngea), os dentículos dérmicos e orais de juvenil de *M. owstoni* são uniformes e muito similares. Essa similaridade entre essas duas regiões distintas pode indicar que os dentículos dessa espécie não se modificam consideravelmente em diferentes regiões do corpo.

A condição generalizada dos dentículos orais encontrados em Lamniformes é de resistência à abrasão. A única exceção corresponde à espécie *M. owstoni* que apresenta o dentículo relacionado a defesa + funções generalizadas. Vale lembrar que *M. owstoni* tem sido recuperado numa posição mais basal em relação a todos os Lamniformes (SHIRAI, 1996; AMARAL *et al*., 2017). Levando em consideração a falta de variação morfológica intraespecífica, além de pressões seletivas do habitat, as relações filogenéticas podem ser um fator determinante para os dentículos desses táxons.

A maioria dos estudos mencionados até então, indicam que a morfologia dos dentículos dérmicos do tegumento está intimamente relacionada a ecologia, uma vez que os morfotipos podem expressar determinadas funções de acordo com o habitat. Isso é expresso em diferentes espécies como foi levantado ao longo da discussão. No entanto, ao examinar a distribuição dos morfotipos provenientes dos dentículos orais, com base na hipótese de Naylor *et al*. (2012) (Fig. 8) foi possível observar que táxons filogeneticamente relacionados tendem a apresentar o mesmo morfotipo de dentículos orais.

Em seu estudo, Ferrón e Botella (2017) ressaltam que como resultado da filogenia, espécies intimamente relacionadas tendem a apresentar semelhanças morfológicas e ecológicas. Ainda, a semelhança entre os dentículos, pode ser, em alguns casos, resultado de ancestralidade

compartilhada em vez de um indicador da correlação entre a morfologia e a ecologia (RICKLEFS; MILES, 1994; FERRÓN; BOTELLA, 2017). Contudo, eles destacam que no caso deles, a filogenia e a morfologia dos dentículos dos táxons estudados não demonstraram uma correlação, e sim um alto grau de convergência. Nas espécies examinadas, as diferenças observadas em um mesmo grupo ou em um mesmo gênero podem ocorrer devido a variações ontogenéticas, uma vez que em alguns casos foi analisado apenas embriões e em outros juvenis e adultos.

Apesar de Carcharhinidae ser recuperado como parafilético (DOSAY-AKBULUT, 2008; VELÉZ-ZUAZO; AGNARSSON, 2011), as similaridades dos dentículos orais e dentículos dérmicos do tegumento externo entre as espécies é algo a ser considerado. Por se tratar de dentículos da cavidade orofaríngea, a similaridade dentro do pequeno grupo amostral de tubarões Galeomorphii examinados, destacam-se os Carcharhinidae com morfotipo da forma contínua entre funções generalizadas e redução de arrasto, assim como *E. blochii* (Sphyrnidae). De acordo com a árvore (Fig. 8), todos os Carcharhinidae compartilham o morfotipo de funções generalizadas, e que a presença dessa condição é uma provável sinapomorfia de Carcharhinidae e Sphyrnidae. Nos tubarões-martelo, essa condição é provavelmente plesiomórfica (*Eusphyra*), mas modificada para resistência à abrasão em *Sphyrna zygaena, S. tudes* e *S. tiburo*.

Os morfotipos associados a resistência à abrasão desempenham funções similares na cavidade orofaríngea: promovem proteção contra desgaste/abrasão no epitélio. A presença de cristas em determinados dentículos, hipoteticamente, pode ter relação com a ventilação *ram*, atuando de alguma forma na hidrodinâmica, assim como é bem estabelecido para os dentículos dérmicos do tegumento (i.e., morfotipo de redução de arrasto, com cristas bem demarcadas em toda superfície da coroa). Nesse último caso, na cavidade oral, as cristas podem atuar de forma a otimizar o fluxo de água para as fendas branquiais, como uma função adicional (ATKINSON; COLLIN, 2012).

Esse morfotipo foi observado em *Heterodontus* spp., *Ginglymostoma cirratum*, *Chiloscyllium punctatum*, *Alopias* spp., *Isurus oxyrinchus*, *Lamna nasus*, *Schroederichthys chilensis*, *Atelomycterus marmoratus*, *Mustelus* spp., *Galeorhinus galeus* e *Sphyrna* spp. Em seu estudo, Reif (1974) constatou que quase todos os dentículos de *Heterodontus* spp. derivam de um dentículo "básico" que se modifica ao longo da ontogenia. Ao longo do desenvolvimento ontogenético, ele constatou que essas estruturas "acompanharam" as mudanças na preferência

pelo habitat, i.e., dentículos dos adultos se tornam maiores à medida que os tubarões passaram a habitar ambientes mais rochosos, uma vez que os juvenis têm preferência por substratos de lama (REIF, 1974, 1985). Isso indica a relação entre o habitat com a modificação morfológica dos dentículos ao longo da ontogenia. Entretanto, do ponto de vista filogenético, os dentículos de resistência à abrasão correspondem a uma sinapomorfia homoplástica para os Heterodontiformes com uma ocorrência independente para os Lamnidae.

Segundo Ferrón e Botella (2017), ambos morfotipos estão presentes em todos os grupos ecológicos, como por exemplo, em tubarões pelágicos de natação rápida (espécies de caça pelágica rápida e grandes caçadores costeiros), em espécies de cardume de velocidade baixa a moderada, em espécies luminescentes mesopelágicas e em espécies lentas de mar aberto. Esses dentículos localizam-se quase exclusivamente no rostro e na região circum-oral, ocupando uma porcentagem muito baixa da superfície corporal. Essas duas áreas geralmente estão sujeitas a forte interação com a presa e/ou o substrato durante a alimentação (FERRÓN; BOTELLA, 2017). Para determinar se existe relação entre a origem dos dentículos orais com os dentículos circum-orais, se faz necessário uma abordagem ontogenética com marcadores imunohistoquímicos (ATKINSON *et al*., 2016).

Apesar de *Alopias* spp. não corresponder a um grupo monofilético (NAYLOR *et al*., 2012), os seus representantes compartilham o mesmo morfotipo dos dentículos orais, de resistência à abrasão. Mas como os próprios autores afirmam, em relação a filogenia, apesar de serem representados por poucas espécies, os padrões de ramificação conclusivos dos Lamniformes são difíceis de estimar e as inferências variam entre genes e modelos adotados (NAYLOR *et al*., 2012).

Majoritariamente, a morfologia dos dentículos dérmicos está estreitamente relacionada com a sua ecologia, visto que pressões seletivas podem moldar estruturas ao longo da evolução (RICKLEFS; MILES, 1994). No que tange a filogenia, pode-se inferir, que em algumas espécies, a afinidade filogenética com dado morfotipo ocorre, mas não é um pressuposto para avaliar de maneira mais robusta esta associação. Portanto, os dentículos orais da cavidade orofaríngea, a despeito de suas variações, podem ser, em alguns casos, estruturas significativas para analisar as relações entre os tubarões sendo reportados para assembleias sabidamente relacionadas, como observado nos Carcharhinidae, e demais táxons, como *Heterodontus* spp., *Alopias* spp., *Isurus oxyrinchus* e *Lamna nasus* (Lamnidae), *Mustelus* spp. e *Sphyrna* spp. e

contribuindo para corroborar os táxons formados por *S. tudes* e *S. tiburo* nos Sphyrnidae, *M. asterias* e *M. schmitti* nos Triakidae, e *H. japonicus* e *H. francisci* em Heterodontidae.

Adicionalmente, Ferrón *et al*. (2014), analisaram os dentículos dos registros fósseis de duas regiões da Espanha, e identificaram diferentes tipos funcionais por meio de uma análise morfométrica. Cerca de 25% foram classificados como de resistência à abrasão, 62% de redução de arrasto e 13% como funções generalizadas, enquanto os morfotipos associados a defesa ou bioluminescência não foram reconhecidos. A presença de diferentes morfotipos pode implicar na existência de grupos ecológicos diferentes, revelando, uma importante diversidade ecológica (FERRÓN *et al*., 2019). Isso reforça o uso de dentículos dérmicos como ferramenta taxonômica para identificação de táxons ao nível de família.

Adicionalmente, vale ressaltar que em muitos casos ocorrem variações inter e intraespecíficas na morfologia dos dentículos dérmicos, o que pode dificultar a identificação de determinados táxons, além da possível variação ontogenética e sexual. No presente estudo, o que mais dificulta a identificação em nível taxonômico, é que justamente, a vasta maioria dos morfotipos levantados são do modo "contínuo" entre as formas, ou seja, muitas vezes considerado como dados obscuros por outros autores (i.e., REIF, 1985; DILLON; NORRIS; O'DEA, 2017), sendo um modelo não-ideal para identificação taxonômica, ressalvo alguns táxons.

A ausência de dentículos orais nos *Scyliorhinus* spp. pode ser uma sinapomorfia da família, assim como em *Parmaturus angelae* e *Galeus melastomus* (Pentanchidae). Essa condição também foi observada em *H. microstoma* (Hemigaleidae), porém um número maior de táxons dessa família deverá ser examinado, para determinar o significado filogenético desses morfotipos.

No clado incluindo *Parmaturus, Schroederichthys* e *Atelomycterus,* a ausência de dentículos corresponde a uma provável sinapomorfia, com aquisições independentes de resistência à abrasão em *S. chilensis* e *A. marmoratus*.

Na análise filogenética de Veléz-Zuazo e Agnarsson (2011), Scyliorhinidae é parafilético, contendo três clados distintos: (1) *Scyliorhinus*, *Cephaloscyllium* e *Poroderma*; (2) *Schroederichthys*, *Atelomycterus* e *Aulohalaelurus* e (3) *Cephalurus*, *Galeus*, *Asymbolus*, *Parmaturus* e *Apristurus* (VELÉZ-ZUAZO; AGNARSSON, 2011). Adicionalmente, apesar da classificação de Scyliorhinidae nestes três clados citados, se levarmos em consideração a

abordagem e classificação de Fricke, Eschmeyer e Fong (2022), tanto *Atelomycterus* quanto *Schroederichthys* fazem parte da família Atelomycteridae, o que corrobora com a hipótese do presente trabalho que considera a ausência de dentículos orais em Scyliorhinidae uma sinapomorfia deste grupo.

Adicionalmente, a ausência de dentículos orais em *Orectolobus ornatus*, assim como em outros membros dessa família (ATKINSON; COLLIN, 2012) pode ser considerada uma autapomorfia.

5.5 Comparação de metodologias: microscopia eletrônica de varredura (MEV) e microtomografia computadorizada (MC)

Lamna nasus (Lamniformes) foi a espécie utilizada como modelo experimental, na qual foi avaliada possíveis diferenças, vantagens e desvantagens de duas metodologias aplicadas ao estudo da morfologia dos dentículos orais: microscopia eletrônica de varredura (MEV) e microtomografia computadorizada (MC).

Os dentículos orais de *L. nasus* são relacionados à proteção contra abrasão, uma vez que apresentam formato de "diamante", ausência de cúspides laterais e cristas pouco pronunciadas, restritas à porção anterior do dentículo. Esta espécie é oceânica e pelágica, e pode atingir até 355 cm de comprimento total (COMPAGNO, 1984a). De acordo com Dillon *et al*. (2021), os morfotipos de redução de arrasto e resistência à abrasão são encontrados principalmente em tubarões pelágicos e ativos, como Carcharhinidae e Sphyrnidae, enquanto o de resistência à abrasão das cristas é observado majoritariamente em tubarões demersais, como Ginglymostomatidae. Adicionalmente, a maioria dos Lamniformes podem apresentar o morfotipo de redução de arrasto, inclusive alguns membros de Lamnidae (REIF, 1978; POSCAI *et al*., 2022).

Fletcher (2015) examinou os dentículos dérmicos de todo o tegumento externo de *L. nasus* e observou que majoritariamente, essas estruturas apresentavam três cúspides (tricuspidados), cristas bem pronunciadas por toda superfície do dentículo e se encontravam sobrepostas no tegumento. Além disso, constatou que conforme o crescimento corpóreo dessa espécie, as coroas se tornavam maiores e mais largas. Apenas as nadadeiras peitorais de alguns

espécimes de *L. nasus* examinados por Fletcher (2015) apresentaram dentículos com morfologia semelhante aos observados na cavidade orofaríngea: com formato de "diamante" e sem cristas longitudinais e cúspides laterais (POSCAI *et al*., 2022).

Proposto por alguns estudos, os dentículos da cavidade orofaríngea diferem morfologicamente dos dentículos do tegumento corporal (REIF, 1985; RANGEL *et al*., 2019). Os dentículos corpóreos de *Heptranchias perlo* (Hexanchidae) são completamente diferentes dos da cavidade orofaríngea, sendo classificados como redução de arrasto (principalmente os da superfície dorsal do tronco) e os da cavidade oral como funções generalizadas (RANGEL *et al*., 2019). Outro exemplo dessa diferença foi observado em *Carcharhinus falciformis*, no qual os dentículos de diferentes regiões do corpo diferem drasticamente dos orais (REIF, 1985; POSCAI *et al*., 2022).

A partir de observações dos dentículos dérmicos de *L. nasus*, alguns autores propuseram que as cristas evoluíram como um mecanismo para reduzir ou eliminar o atrito da pele (LLOYD *et al*., 2021). Portanto, a combinação de dentículos e cristas é eficiente em termos de resistência ao atrito, provendo hidrodinâmica, ao mesmo tempo em que oferece outras vantagens, como ação anti-incrustante, resistência à abrasão e até mesmo de defesa contra parasitas (REIF, 1985; FELD *et al*., 2019; LLOYD *et al*., 2021; POSCAI *et al*., 2022).

No presente estudo, a presença de coroas largas e arredondadas e de cristas pouco pronunciadas podem estar relacionadas com outras funções na cavidade orofaríngea: prevenir a abrasão do revestimento orofaríngeo durante a manipulação e consumo de alimentos (RASCHI; TABIT, 1992; ATKINSON; COLLIN, 2012; ATKINSON *et al*., 2016; POSCAI *et al*., 2021, 2022).

As papilas orais foram observadas somente por meio da microscopia eletrônica de varredura. Vale ressaltar que as papilas estavam levemente degradadas e o diâmetro e a densidade podem variar. *Lamna nasus* é uma espécie termorreguladora e habita águas temperadas, subárticas e subantárticas. Essa espécie habita principalmente mar aberto e plataformas continentais, mas também adentram águas costeiras (FRANCIS; NATANSON; CAMPANA, 2008). Sua dieta é composta por peixes, cefalópodes e invertebrados (ELLIS; SHACKLEY, 1995). Peixes pelágicos e lulas dominam a dieta em águas profundas, e peixes pelágicos e demersais são consumidos em águas rasas (JOYCE *et al*., 2002; FRANCIS; NATANSON; CAMPANA, 2008), indicando uma diferença na preferência por presas,

dependendo da faixa de profundidade que essa espécie se desloca. De acordo com Elsheikh, Nasr e Gamal (2012), a distribuição de diferentes tipos de papilas gustativas em peixes pode ser considerada uma adaptação para diferentes preferências e comportamentos alimentares (POSCAI *et al*., 2022).

Em relação às abordagens utilizadas para examinar as papilas orais e dentículos orais, metodologias distintas dependem de preparos ou conservação dos materiais de diferentes formas. Por exemplo, material fresco é crucial para o sucesso em técnicas de microscopia eletrônica (CRANG; KLOMPARENS, 1988; PEACH; MARSHALL, 2009). Fatores como ação mecânica, química, iônica ou física podem contribuir para o dano tecidual (AYACHE *et al*., 2010). É o caso das papilas gustativas (*taste buds*) que ocorrem sobre as papilas orais e tornam-se visíveis com o preparo adequado dos tecidos. Consequentemente, devido a danos ou até mesmo a microvilos envelhecidos (ATKINSON *et al*., 2016), as papilas gustativas não puderam ser observadas no espécime de *L. nasus*, este, preservado em coleção ictiológica por pelo menos 10 anos em álcool 70% (POSCAI *et al*., 2022).

Em relação à análise de dentículos dérmicos de elasmobrânquios, estudos recentes têm empregado a tomografia computadorizada para descrever seus aspectos morfológicos (i.e., TOMITA *et al*., 2020, POSCAI *et al*., 2022) ou para investigar suas propriedades biomiméticas (WEN *et al*., 2015; ANKHELYI *et al*., 2018; DOMEL *et al*., 2018). Embora a histologia e a microscopia eletrônica de varredura (MEV) sejam as ferramentas mais usuais para esse tipo de trabalho (REIF, 1974, 1985; COMPAGNO, 1988; RANGEL *et al*., 2016, 2017, 2018; DILLON *et al*., 2017, 2021; POSCAI *et al*., 2017, 2021, 2022; POPP *et al*., 2020), a MC funciona como um complemento para elucidar diversos aspectos da morfologia dos dentículos dérmicos que não são possíveis com o uso de técnicas tradicionais.

Por exemplo, através da microtomografia computadorizada, foi possível observar toda a extensão e morfologia da coroa, pedúnculo e placa basal, bem como o desenvolvimento da cavidade pulpar, evidenciando claramente dentículos em desenvolvimento e completamente desenvolvidos ao longo de estágios de preenchimento distintos da cavidade pulpar. Além deste método, a cavidade da polpa só é observada por meio de análises histológicas (POSCAI *et al*., 2022).

Por outro lado, a MEV limitou as descrições da morfologia dos dentículos orais à coroa dos mesmos, uma vez que somente a vista dorsal pôde ser acessada. No entanto, as papilas orais

foram observadas apenas em MEV, enquanto na microtomografia computadorizada, essas estruturas não puderam ser observadas. Metscher (2009) apontou que os tecidos moles podem ser visualizados através da MC se ocorrer uma fixação e coloração adequadas do tecido, resultando em imagens 3D quantitativas e de alto contraste (POSCAI *et al*., 2022).

Vale ressaltar que o mesmo corte de tecido utilizado na tomografia computadorizada foi analisado em MEV. As regiões de lacuna entre os dentículos observadas nas imagens de MC, quando comparadas às imagens de MEV, podem estar associadas a locais de possível ocorrência de papilas orais (uma vez que as mesmas regiões foram examinadas em ambas as metodologias) ou podem ser decorrentes de áreas em que os dentículos foram descamados. Em muitas espécies de elasmobrânquios, os dentículos são periodicamente perdidos e substituídos (REIF, 1974). Meyer e Seegers (2012) afirmam que os dentículos dérmicos têm um crescimento contínuo sobre o tegumento e, durante as mudanças ontogenéticas do animal, os dentículos podem ser descamados e substituídos. Em outros casos, como em *Isistius* spp., essas estruturas não irrompem pela epiderme e são aparentemente retidas por toda a vida (REIF, 1980). Mas no caso dos dentículos orofaríngeos, eles podem ser lesionados durante o consumo de alimentos e substituídos ao longo do tempo. Neste estudo, dentículos em formação foram observados em outros Lamniformes, como *Odontaspis ferox* e *Carcharias taurus*, ambos adultos, por meio de microscopia eletrônica de varredura.

De acordo com Hausherr *et al*. (2006), a diferença entre essas duas metodologias reside na abrangência de áreas e regiões acessadas pelas técnicas: na MEV ocorre uma varredura de superfície de uma amostra, fornecendo uma imagem 2D, enquanto a MC fornece várias camadas da estrutura em ângulos diferentes, e a combinação dessas camadas resulta em uma imagem tridimensional. Além disso, a tomografia computadorizada permite uma avaliação rápida de estruturas mineralizadas, como os dentículos dérmicos e o esqueleto, por meio da remoção rápida de tecidos de menor densidade, como a derme, epiderme e a musculatura, apenas com o uso de um software. Desta forma, a preparação do material sem a necessidade de danificá-lo, configura uma vantagem da tomografia computadorizada. Todavia, só funciona com materiais com diferenças na adsorção de raios X, o que pode ser considerado uma desvantagem (HAUSHERR *et al*., 2006; POSCAI *et al*., 2022).

Em relação a tomada de medidas dos exemplares analisados com as diferentes técnicas, a microtomografia computadorizada permite maior precisão, devido à possibilidade de

isolamento de uma única estrutura, como foi realizado no presente estudo, com o isolamento dos dentículos orais das regiões ventral e dorsal, permitindo ampla visualização de variações em diversos ângulos e vistas. Além disso, a técnica possibilita medir o volume da coroa e da base, área de superfície, ângulo do dentículo e ângulo de inclinação da coroa (ANKHELYI *et al*., 2018; POSCAI *et al*., 2022).

Portanto, levando em consideração as observações mencionadas acima, sugere-se a combinação, sempre que possível, de diferentes metodologias para explorar ao máximo os aspectos morfológicos das papilas orais e dos dentículos dérmicos e orais. No entanto, como muitas espécies de elasmobrânquios são raras e em sua maioria, estão depositadas em coleções ictiológicas, que muitas vezes não permitem a dissecação dos espécimes, a utilização da microtomografia computadorizada é a mais recomendada (POSCAI *et al*., 2022).

6. CONCLUSÕES

A ocorrência dos diferentes morfotipos nas espécies analisadas indicou que funções generalizadas estavam presente na metade dos táxons examinados. Como esses dentículos orais são do modo contínuo (entre funções generalizadas e redução de arrasto), desempenham funções diferentes na cavidade orofaríngea, relacionadas à proteção contra abrasão e injúrias, canalização do fluxo de água para as papilas orais, entre outras. Isso indica que os dentículos orais não estão, necessariamente, relacionados à ecologia ou hábitos alimentares como se constata nos dentículos dérmicos do tegumento corpóreo.

Há indícios de dimorfismo sexual em *Atelomycterus marmoratus* (Atelomycteridae), onde os machos apresentam dentículos maiores em relação às fêmeas; em *Sphyrna tudes* (Sphyrnidae) ocorre o oposto. Adicionalmente, as fêmeas dessas duas espécies apresentaram maiores densidades de dentículos orais na cavidade orofaríngea do que os machos.

Em Scyliorhinidae e Pentanchidae, a ausência de dentículos orais na cavidade orofaríngea é possivelmente uma sinapomorfia. Em outros táxons também ocorreu a ausência dessas estruturas, como em Orectolobidae, Hemigaleidae (apenas um táxon analisado de cada família) e em um membro de Atelomycteridae.

O estudo dos dentículos dérmicos orais para fins taxonômicos não é usualmente utilizado devido às possíveis variações intra e interespecíficas na maioria das espécies de elasmobrânquios. No entanto, em alguns táxons, i.e., Heterodontidae, Mitsukurinidae e alguns Carcharhinidae, principalmente *Carcharhinus* spp., é possível identificar ao nível de família e gênero se houver disponibilidade de imagens e informações adequadas na literatura. Portanto essas estruturas podem ser consideradas ferramentas taxonômicas em determinados contextos amostrais.

Em relação às papilas orais, todas as espécies apresentaram essas estruturas distribuídas na cavidade orofaríngea. Levando-se em consideração apenas as duas regiões examinadas, os táxons apresentaram apenas um único tipo de papila cada. *Hemigaleus microstoma* foi a única espécie a apresentar a papila do Tipo I e os demais táxons a papila do Tipo II.

Em todos os estágios embrionários de *Carcharias taurus* (Carchariidae), somente as papilas orais estavam presentes. Uma alta densidade de papilas foi observada nos menores

embriões, podendo ter relação com a ovofagia/adelfofagia, as quais podem aumentar a percepção quimiossensorial dos embriões dentro do útero, uma vez que esses modos reprodutivos já estão em curso nestas classes de tamanho.

Adicionalmente, não podemos afirmar se a morfologia e distribuição das papilas estão estritamente relacionadas com a dieta e habitat das espécies. As variações encontradas podem ter maior relação com o parentesco entre os táxons, mas estudos complementares deverão ser realizados para elucidar essas questões.

Por meio dos diferentes métodos aqui empregados, i.e., microscopia eletrônica de varredura (MEV) e microtomografia computadorizada (MC), foi possível visualizar todas as estruturas dos dentículos e papilas orais, bem como efetuar as medições e estimativas de densidades. Nas análises por MEV, somente as papilas e as coroas dos dentículos foram observadas, enquanto a MC possibilitou a completa visualização de todas as estruturas dos dentículos: pedúnculo, placa basal e cavidade pulpar, assim como a distinção entre dentículos em formação e completamente desenvolvidos. Esta última, considerada uma técnica mais completa, que unida à MEV, tornam-se uma combinação eficaz para o estudo dessas estruturas.

Por fim, variações morfológicas ontogenéticas e espaciais intraespecíficas dos diferentes morfotipos de dentículos dérmicos orais, e a ausência de um volume maior de estudos específicos sobre essas estruturas, bem como a abordagem funcional aliada à ecologia, são obstáculos que devem ser superados para auxiliar na compreensão e elucidação de algumas questões em relação a esse grupo importante de vertebrados.

7. REFERÊNCIAS

AGUILERA O.; LUZ, Z.; CARRILLO-BRICEÑO, J. D.; KOCSIS, L.; VENNEMANN T. W.; DE TOLEDO, P. M.; NOGUEIRA, A.; AMORIM, K. B.; MORAES-SANTOS, H.; POLCK, M. R.; RUIVO, M. L.; LINHARES, A. P.; MONTEIRO-NETO, C. Neogene sharks and rays from the Brazilian 'Blue Amazon'. **PLoS One**, v. 12, n. 8, p. e0182740, 2017.

AMARAL, C. R. L.; PEREIRA, F.; SILVA, D. A.; AMORIM, A.; CARVALHO, E. F. The mitogenomic phylogeny of the Elasmobranchii (Chondrichthyes). **Mitochondrial DNA Part a**, v. 29, n. 6, p. 867-878, 2017.

ANDREEV, P. S.; COATES, M. I.; KARATAJUTE-TALIMAA, V.; SHELTON, R. M.; COOPER, P. R.; SANSOM, I. J. Elegestolepis and its kin, the earliest monodontode chondrichthyans. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 37, n. 1, p. e1245664, 2017.

ANKHELYI, M. V.; WAINWRIGHT, D. K.; LAUDER, G. V. Diversity of dermal denticle structure in sharks: Skin surface roughness and three-dimensional morphology. **Journal of morphology**, v. 279, n. 8, p. 1132-1154, 2018.

APPLEGATE, S. P. A survey of Shark hard parts. *In*: GILBERT, P.; MATHEWSON. R.; RALL, D. (org.). **Sharks, skates and rays**. Baltimore: Johns Hopkins Press, p. 37-67, 1967.

ATKINSON, C. J. L. The Gustatory System of Elasmobranchs: morphology, distribution and development of oral papillae and oral denticles. Tese (Doutorado) - School of Biomedical Sciences, The University of Queensland, Australia, 2011.

ATKINSON, C. J. L; COLLIN, S. P. Structure and topographic distribution of oral denticles in elasmobranch fishes. **The Biological Bulletin**, v. 222, n. 1, p. 26-34, 2012.

ATKINSON, C. J. L.; MARTIN, K. J.; FRASER, G. J.; COLLIN, S. P. Morphology and distribution of taste papillae and oral denticles in the developing oropharyngeal cavity of the bamboo shark, *Chiloscyllium punctatum*. **Biology Open**, 2016.

AWRUCH, C. A. Reproduction strategies. *In*: SHADWICK, R.; FARRELL, A.; BRAUNER, C. **Physiology of Elasmobranch Fishes: Structure and Interaction with Environment.** Academic Press, p. 255-310, 2015.

AYACHE, J., BEAUNIER, L., BOUMENDIL, J., EHRET, G., & LAUB, D. (2010). Artifacts in transmission electron microscopy. *In:* Sample preparation handbook for transmission electron microscopy New York, Springer New York, p. 125-170, 2010.

BAHAMONDE, N. Alimentación de la Pintarroja (*Halaelurus chilensis* (Guichenot), 1948). **Investigaciones Zoológicas Chilenas**, v. 1, p. 3-5, 1952.

BAR-COHEN, Y. **Biomimetics: biologically inspired technologies**. CRC Press, 2005.

BAR-COHEN, Y. Biomimetics-using nature as an inspiring model for innovation. *In*: **2006 ASNT Spring Research Symposium**. 2006.

BARKER, S. M.; PEDDEMORS, V. M.; WILLIAMSON, J. E. A video and photographic study of aggregation, swimming and respiratory behaviour changes in the Grey Nurse Shark (*Carcharias taurus*) in response to the presence of SCUBA divers. **Marine and Freshwater Behaviour and Physiology**, v. 44, n. 2, p. 75-92, 2011.

BATESON, W. The sense-organs and perceptions of fishes; with remarks on the supply of bait. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom (New Series)**, v. 1, n. 03, p. 225-256, 1890.

BECERRIL-GARCÍA, E. E.; PANCALDI, F.; CRUZ-VILLACORTA, A. A.; RIVERA-CAMACHO, A. R.; AGUILAR-CRUZ, C. A.; WHITEHEAD, D. A.; GONZÁLEZ-ARMAS, R.; ARELLANO-MARTÍNEZ, M.; GALVÁN-MAGAÑA, F. General descriptions of the dermis structure of a juvenile whale shark *Rhincodon typus* from the Gulf of California. **Journal of Fish Biology**, v. 99, n. 4, p. 1524-1528, 2021.

BECHERT, D. W.; BARTENWERFER, M.; HOPPE, G.; REIF, W. E. Drag reduction mechanisms derived from shark skin. **ICAS**, v. 2, p. 1044-1068, 1986.

BELICKA, L. L; MATICH, P.; JAFFÉ, R.; HEITHAUS, M. R. Fatty acids and stable isotopes as indicators of early-life feeding and potential maternal resource dependency in the bull shark *Carcharhinus leucas*. **Marine Ecology Progress Series**, v. 455, p. 245-256, 2012.

BELLEGGIA, M.; BATTAGLIOTTI, C.; CORTÉS, F.; COLONELLO, J. H. Feeding together: a global diet analysis of twenty-three species of Chondrichthyes on a feeding ground area. **Hydrobiologia**, v. 842, n. 1, p. 77-99, 2019.

BERIO, F.; EVIN, A.; GOUDEMAND, N.; DEBIAIS-THIBAUD, M. The intraspecific diversity of tooth morphology in the large-spotted catshark *Scyliorhinus stellaris*: insights into the ontogenetic cues driving sexual dimorphism. **Journal of Anatomy**, v. 237, n. 5, p. 960-978, 2020.

BETHEA, D. M.; BUCKEL, J. A.; CARLSON, J. K. Foraging ecology of the early life stages of four sympatric shark species. **Marine Ecology Progress Series**, v. 268, p. 245-264, 2004.

BIGELOW, H. B.; SCHROEDER, W. C. Fishes of the Western North Atlantic. Part 1 (Lancelets, Cyclostomes, Sharks). **Memoir, Sears Foundation for Marine Research**, v. 1, 576 p., 1948.

BOR, P. H. F.; VAN OIJEN, M. J. P.; MAGENTA, C. The egg capsule of the coral cat shark, *Atelomycterus marmoratus* (Bennett, 1830) (Chondrichthyes: Scyliorhinidae). **Zoologische Mededelingen**, v. 77, p. 325-330, 2003.

BRITO, P. M.; JANVIER, P. A ptychodontid (Chondrichthyes, Elasmobranchii) from the Upper Cretaceous of South America. **Geodiversitas**, v. 24, n. 4, p. 785-790, 2002.

CAMPANA, S. E.; MARKS, L.; JOYCE, W. The biology and fishery of shortfin mako sharks *(Isurus oxyrinchus*) in Atlantic Canadian waters. **Fisheries Research**, v. 73, n. 3, p. 341-352, 2005.

CAPPETTA, H. Chondrichthyes II, Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii. **Handbook of Paleoichthyology**, v. 3, p. 1-193, 1987.

CARVALHO, M. R. Higher-level elasmobranch phylogeny, basal squaleans, and paraphyly. **Interrelationships of fishes**, v. 3, p. 593-660, 1996.

CARVALHO, M. R.; MAISEY, J. G. Phylogenetic relationships of the late jurassic shark *Protospinax* Woodward 1919 (Chondrichthyes: Elasmobranchii). **Mesozoic fishes—systematics and paleoecology**, p. 9-46, 1996.

CARVALHO, M. R.; KRIWET, J.; THIES, D. A systematic and anatomical revision of Late Jurassic angelsharks (Chondrichthyes: Squatinidae). **Mesozoic fishes**, v. 4, p. 469-502, 2008.

CASTRO, J. I. The biology of the golden hammerhead, *Sphyrna tudes*, off Trinidad. **Environmental Biology of Fishes**, v. 24, n. 1, p. 3-11, 1989.

CASTRO, J. I. The biology of the nurse shark, *Ginglymostoma cirratum*, off the Florida east coast and the Bahama Islands. **Environmental Biology of Fishes**, v. 58, n. 1, p. 1-22, 2000.

CASTRO, J. I. A primer on shark reproduction for aquarists. **Reproduction of marine life, birth of new life**, p. 52-69, 2013.

CHAHUD, A. Chondrichthyes Indeterminados do Membro Taquaral (Permiano, Formação Irati) no Estado de São Paulo (Brasil). **Acta Biológica Paranaense**, v. 47, 2018.

CHAHUD, A. Holocephali From the Irati Formation (Paraná Basin), Brazil: Origin, Paleogographical and Paleoenvironmental Considerations. **bioRxiv**, 2020.

CHAHUD, A. The Taquaral Member, Irati Formation (Paraná Basin, Permian): a synthesis of paleontological studies. **Estudios Geológicos**, v. 77, n. 1, p. e139, 2021.

CHAHUD, A.; PACHECO, M. L. A. F.; MEIRA, F. E.; ROMERO, G. R.; PETRI, S. Paleontology and depositional environments of the Tatuí and Irati formations (Permian) in the Ponte Nova Farm, Ipeúna, state of São Paulo. **Brazilian Journal of Geology**, v. 42, n. 1, p. 198-212, 2012.

CHAHUD, A.; PETRI, S. Chondrichthyes no Membro Taquaral, base da Formação Itati, no centro-leste do Estado de São Paulo, Brasil. **Revista de Geologia**, v. 21, n. 2, p. 169-179, 2008.

CHAHUD, A.; PETRI, S. Levantamento dos cladodontes sul-americanos e novos espécimes do Membro Taquaral (Formação Irati, Permiano), Bacia do Paraná. **Boletim Paranaense de Geociências**, v. 67, 2012.

CHAHUD, A.; PETRI, S. New chondrichthyans from the Irati Formation (Early Permian, Paraná Basin), Brazil: origin, paleoenvironmental and paleogeographical considerations. **Proceedings of the Geologists' Association**, v. 125, n. 4, p. 437-445, 2014.

CHAHUD, A.; PETRI, S. Geologia e Paleontologia da Formação Irati (Eopermiano, Bacia do Paraná) no Rio Passa Cinco, Estado de São Paulo. **Brazilian Geographical Journal: Geosciences and Humanities research medium**, v. 6, n. 1, p. 110-120, 2015a.

CHAHUD, A.; PETRI, S. Geology and taphonomy of the base of the Taquaral Member, Irati Formation (Permian, Paraná Basin), Brazil. **Acta Geologica Polonica**, v. 65, n. 3, p. 379-387, 2015b.

CHANG, W.; LEU, M.; FANG, L. Embryos of the whale shark, *Rhincodon typus*: early growth and size distribution. **Copeia**, v. 1997, n. 2, p. 444-446, 1997.

CIENA, A. P.; RANGEL, B. S.; BRUNO, C. E. M.; MIGLINO, M. A.; AMORIM, A. F.; RICI, R. E. G.; WATANABE, I. Morphological aspects of oral denticles in the sharpnose shark *Rhizoprionodon lalandii* (Müller and Henle, 1839) (Elasmobranchii, Carcharhinidae). **Anatomia, Histologia, Embryologia**, v. 45, n. 2, p. 109-114, 2016.

COLLIN, S. P. The neuroecology of cartilaginous fishes: sensory strategies for survival. **Brain, Behavior and Evolution**, v. 80, n. 2, p. 80-96, 2012.

COMPAGNO, L. J. V. Phyletic relationships of living sharks and rays. **American Zoologist**, v. 17, n. 2, p. 303-322, 1977.

COMPAGNO, L. J. V. FAO species catalogue. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date, Pt. 1-Hexanchiformes to Lamniformes. 1984a.

COMPAGNO, L. J. V. FAO species catalogue. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Part 2. **Carcharhiniformes: FAO Fisheries Synopsis**, n. 125, p. 251-655, 1984b.

COMPAGNO, L. J. V. Sharks of the order Carcharhiniformes. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 1988.

COMPAGNO, L. J. V.; STEVENS, J. D. *Galeus gracilis* n. sp., a new sawtail catshark from Australia, with comments on the systematics of the genus *Galeus* Rafinesque, 1810 (Carcharhiniformes: Scyliorhinidae). **Records of the Australian Museum**, v. 45, n. 2, p. 171-194, 1993a.

COMPAGNO, L. J. V.; STEVENS, J. D. *Hemitriakis falcata* n. sp. and *H. abdita* n. sp., two new houndsharks (Carcharhiniformes: Triakidae) from Australia. **Records of the Australian Museum**, v. 45, n. 2, p. 195-220, 1993b.

COMPAGNO, L. J. V. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Volume 2. Bullhead, mackerel and carpet sharks (Heterodontiformes, Lamniformes and Orectolobiformes). **FAO Species Catalogue for Fisheries Purposes.** n. 1, v. 2, 269 p, 2001.

COMPAGNO, L. J. V.; WHITE, W. T.; LAST, P. R. *Glyphis garricki* sp. nov., a new species of river shark (Carcharhiniformes: Carcharhinidae) from northern Australia and Papua New Guinea, with a redescription of *Glyphis glyphis* (Müller & Henle, 1839). **Descriptions of New Australian Chondrichthyans. CSIRO Marine and Atmospheric Research Paper**, v. 22, n. 358, p. 203-225, 2008.

COMPAGNO, L. J. V.; WHITE, W. T.; CAVANAGH, R. D. *Glyphis fowlerae* sp. nov., a new species of river shark (Carcharhiniformes; Carcharhinidae) from northeastern Borneo. **Descriptions of new sharks and rays from Borneo**, p. 29-44, 2010.

COOK, M. H.; NEAL, H. V. Are the taste-buds of elasmobranchs endodermal in origin? **Journal of Comparative Neurology**, v. 33, n. 1, p. 45-63, 1921.

CORTÉS, E. Standardized diet compositions and trophic levels of sharks. **ICES Journal of marine science**, v. 56, n. 5, p. 707-717, 1999.

CORTÉS-FUENTES, C.; SIMENTAL-ANGUIANO, M. R.; GALVÁN-MAGAÑA, F.; MEDINA-LÓPEZ, M. A. Feeding habits of the horn shark *Heterodontus francisci* (Girard, 1855) in the northwest of Baja California Sur, Mexico. **Journal of Applied Ichthyology**, v. 36, n. 2, p. 197-202, 2020.

CRANG, R. F. E.; KLOMPARENS, K. L. **Artifacts in biological electron microscopy**. Plenum Press, New York, 233 p., 1988.

CROOKS, N.; BABEY, L.; HADDON, W. J.; LOVE, A. C.; WARING, C. P. Sexual dimorphisms in the dermal denticles of the lesser-spotted catshark, *Scyliorhinus canicula* (Linnaeus, 1758). **PLoS One**, v. 8, n. 10, p. e76887, 2013.

CROSS, J. N. Aspects of the biology of two scyliorhinid sharks, *Apristurus brunneus* and *Parmaturus xaniurus*, from the upper continental slope off Southern California. **Fishery Bulletin**, v. 86, n. 4, p. 691-702, 1988.

DA SILVA, J. P. C. da; LOBODA, T. S. *Potamotrygon marquesi*, a new species of neotropical freshwater stingray (Potamotrygonidae) from the Brazilian Amazon Basin. **Journal of Fish Biology**, v. 95, n. 2, p. 594-612, 2019.

DANIEL, J. F. **The elasmobranch fishes**. University of California Press, California, 332 p, 1934.

DAS, S.; BHOWMICK, M.; CHATTOPADHYAY, S. K.; BASAK, S. Application of biomimicry in textiles. **Current Science**, p. 893-901, 2015.

DEAN, B.; BHUSHAN, B. Shark-skin surfaces for fluid-drag reduction in turbulent flow: a review. **Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences**, v. 368, n. 1929, p. 4775-4806, 2010.

DECROSTA, M. A.; TAYLOR JR, L. R.; PARRISH, J. D. Age determination, growth, and energetics of three species of carcharhinid sharks in Hawaii. *In*: **Proceedings of the Second Symposium on Resource Investigations in the Northwest Hawaiian Islands**, Vol. 2, May 25–27, University of Hawaii Sea Grant MR-84-01, p. 75–95, 1984.

DEYNAT, P. P.; SÉRET, B. Le revêtement cutané des raies (Chondrichthyes, Elasmobranchii, Batoidea). I- Morphologie et arrangement des denticules cutanés. *In*: **Annales des sciences naturelles. Zoologie et biologie animale**, p. 65-83, 1996.

DICKEN, M. L.; HUSSEY, N. E.; CHRISTIANSEN, H. M.; SMALE, M. J.; NKABI, N.; CLIFF, G.; WINTNER, S. P. Diet and trophic ecology of the tiger shark (*Galeocerdo cuvier*) from South African waters. **PloS One**, v. 12, n. 6, p. e0177897, 2017.

DILLON, E. M.; NORRIS, R. D.; O'DEA, A. O. Dermal denticles as a tool to reconstruct shark communities. **Marine Ecology Progress Series**, v. 566, p. 117-134, 2017.

DILLON, E. M.; MCCAULEY, D. J.; MORALES-SALDAÑA, J. M.; LEONARD, N. D.; ZHAO, J.; O'DEA, A. Fossil dermal denticles reveal the preexploitation baseline of a Caribbean coral reef shark community. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 118, n. 29, 2021.

DOMEL, A. G.; DOMEL, G.; WEAVER, J. C.; SAADAT, M.; BERTOLDI, K.; LAUDER, G. V. Hydrodynamic properties of biomimetic shark skin: effect of denticle size and swimming speed. **Bioinspiration & biomimetics**, v. 13, n. 5, p. 056014, 2018.

DUCHATELET, L.; MORIS, V. C.; TOMITA, T.; MAHILLON, J.; SATO, K.; BEHETS, C.; MALLEFET, J. The megamouth shark, *Megachasma pelagios*, is not a luminous species. **PloS One**, v. 15, n. 11, p. e0242196, 2020.

DUFFY, C. A. J. Further records of the goblin shark, *Mitsukurina owstoni* (Lamniformes: Mitsukurinidae), from New Zealand. **New Zealand Journal of Zoology**, v. 24, n. 2, p. 167-171, 1997.

DUNDAR ARISOY, F.; KOLEWE, K. W.; HOMYAK, B.; KURTZ, I. S.; SCHIFFMAN, J. D.; WATKINS, J. J. Bioinspired Photocatalytic Shark-Skin Surfaces with Antibacterial and Antifouling Activity via Nanoimprint Lithography. **ACS applied materials & interfaces**, v. 10, n. 23, p. 20055-20063, 2018.

EBERT, D. A.; COWLEY, P. D.; COMPAGNO, L. J. V. A preliminary investigation of the feeding ecology of catsharks (Scyliorhinidae) off the west coast of southern Africa. **South African Journal of Marine Science**, v. 17, n. 1, p. 233-240, 1996.

EBERT, D. A.; FOWLER, S. L.; COMPAGNO, L. J. V. **Sharks of the world: a fully illustrated guide**. Wild Nature Press, California, 528 p., 2013.

EBERT, D. A.; STEHMANN, M. F. W. FAO Species Catalogue for Fishery Purposes No. 7. **Sharks, Batoids and Chimaeras of the North Atlantic. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations**, 2013.

EBERT, D. A.; WHITE, W. T.; HO, H.; LAST, P. R.; NAKAYA, K.; SÉRET, B.; STRAUBE, N.; NAYLOR, G. J. P.; DE CARVALHO, M. An annotated checklist of the chondrichthyans of Taiwan. **Zootaxa**, v. 3752, n. 1, p. 279-386, 2013.

EBERT, D. A.; CLERKIN, P. J. A new species of deep-sea catshark (Scyliorhinidae: Bythaelurus) from the southwestern Indian Ocean. **Journal of the Ocean Science Foundation**, v. 15, p. 53-63, 2015.

EBERT, D. A.; DANDO, M.; FOWLER, S. **Sharks of the World. A Complete Guide.** Plymouth, Wild Nature Press, 607 p., 2021.

ELLIS, J. R.; SHACKLEY, S. E. Ontogenic changes and sexual dimorphism in the head, mouth and teeth of the lesser spotted dogfish. **Journal of Fish Biology**, v. 47, n. 1, p. 155-164, 1995.

ELSHEIKH, E. H.; NASR, E. S.; GAMAL, A. M. Ultrastructure and distribution of the taste buds in the buccal cavity in relation to the food and feeding habit of a herbivorous fish: *Oreochromis niloticus*. **Tissue and Cell**, v. 44, n. 3, p. 164-169, 2012.

FEICHTINGER, I.; ENGELBRECHT, A.; LUKENEDER, A.; KRIWET, J. New chondrichthyans characterised by cladodont-like tooth morphologies from the Early Cretaceous of Austria, with remarks on the microstructural diversity of enameloid. **Historical Biology**, v. 32, n. 6, p. 823-836, 2020.

FEICHTINGER, I., ENGELBRECHT, A.; LUKENEDER, A.; KRIWET, J. Comment on "An early Miocene extinction in pelagic sharks". **Science**, v. 374, n. 6573, p. eabk0632, 2021.

FELD, K.; Kolborg, A. N., Nyborg, C. M., Salewski, M., Steffensen, J. F., Berg-Sørensen, K. Dermal denticles of three slowly swimming shark species: microscopy and flow visualization. **Biomimetics**, v. 4, n. 2, p. 38, 2019.

FERGUSSON, I. K.; GRAHAM, K. J.; COMPAGNO, L. J. V. Distribution, abundance and biology of the smalltooth sandtiger shark *Odontaspis ferox* (Risso, 1810)(Lamniformes: Odontaspididae). **Environmental biology of fishes**, v. 81, n. 2, p. 207-228, 2008.

FERRANDO, S.; GALLUS, L.; GAMBARDELLA, C.; CROCE, D.; DAMIANO, G.; MAZZARINO, C.; VACCHI, M. First description of a palatal organ in *Chimaera monstrosa* (Chondrichthyes, Holocephali). **The Anatomical Record**, v. 299, n. 1, p. 118-131, 2016.

FERRÓN, H.; PLA, C.; MARTÍNEZ-PÉREZ, C.; ESCUDERO-MOZO, M. J.; BOTELLA, H. Morphometric Discriminant Analysis of isolated chondrichthyan scales for palaeoecological inferences: The Middle Triassic of the Iberian Chain (Spain) as a case of study. **Journal of Iberian Geology**, v. 40, n.1, p. 87-97, 2014.

FERRÓN, H. G.; BOTELLA, H. Squamation and ecology of thelodonts. **PloS One**, v. 12, n. 2, p. e0172781, 2017.

FERRÓN, H. G.; PAREDES-ALIAGA, M. V.; MARTÍNEZ-PÉREZ, C.; BOTELLA, H. Bioluminescent-like squamation in the galeomorph shark *Apristurus ampliceps* (Chondrichthyes: Elasmobranchii). **Contributions to Zoology**, v. 87, n. 3, p. 187-196, 2018.

FERRÓN, H. G.; HERRAIZ, J. L.; BOTELLA, H.; MARTÍNEZ-PÉREZ, C. Pre-Messinian ecological diversity of Mediterranean sharks revealed by the study of their dermal denticles. **Spanish Journal of Palaeontology**, v. 34, n. 2, p. 289-298, 2019.

FIGUEROA, R. T.; GALLO, V. New chondrichthyan fin spines from the Pedra de Fogo Formation, Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 76, p. 389-396, 2017.

FIGUEROA, R. T.; DA COSTA MACHADO, D. M. The Paleozoic ichthyofauna of the Amazonas and Parnaíba basins, Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 82, p. 122-132, 2018.

FILIZ, H.; TASKAVAC, E. Sexual dimorphism in the head, mouth, and body morphology of the smallspoted catshark, *Scyliorhinus canicula* (Linnaeus, 1758) (Chondrichthyes: Scyliorhinidae) from Turkey. **Acta Adiatica**, v. 47, n. 1, p. 37-47, 2006.

FLETCHER, T. M. **The evolution of speed: an empirical and comparative analysis of drag-reducing scales in early fishes**. Tese de Doutorado. University of Leeds, 2015.

FOFANDI, M.; ZALA, M. S.; KOYA, M. Observations on selected biological aspects of the spadenose shark (*Scoliodon laticaudus* Müller & Henle, 1838), landed along Saurashtra coast. **Indian Journal of Fisheries**, v. 60, n. 1, p. 51-54, 2013.

FORD, E. A contribution to our knowledge of the life-histories of the dogfishes landed at Plymouth. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 12, n. 3, p. 468-505, 1921.

FOSSILE, T.; FERREIRA, J.; BANDEIRA, D. R.; DIAS-DA-SILVA, S.; COLONESE, A. C. Integrating zooarchaeology in the conservation of coastal-marine ecosystems in Brazil. **Quaternary International**, v. 545, p. 38-44, 2020.

FRAGOSO, L. G. C.; BITTENCOURT, J. S.; MATEUS, A. L. D.; CUZZUOL, M. A.; RICHTER, M. Shark (Chondrichthyes) microremains from the Lower Cretaceous Quiricó Formation, Sanfranciscana Basin, Southeast Brazil. **Historical Biology**, v. 33, n. 8, p. 1308-1316, 2019.

FRANCIS, M. P.; NATANSON, L. J.; CAMPANA, S. E. The biology and ecology of the porbeagle shark*, Lamna nasus*. *In*: CAMHI, M. D.; PIKITCH, E. K.; BABCOCK, E. A. (Ed). **Sharks of the Open Ocean: Biology, Fisheries and Conservation**, p. 105-113, 2008.

FRASER, G. J.; CERNY, R.; SOUKUP, V.; BRONNER-FRASER, M.; STREELMAN, J. T. The odontode explosion: the origin of tooth-like structures in vertebrates. **Bioessays**, v. 32, n. 9, p. 808-817, 2010.

FRENCH, G. C. A.; STÜRUP, M.; RIZZUTO, S.; VAN WYK, J. H.; EDWARDS, D., DOLAN, R. W.; HUGHES, W. O. H. 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**, v. 91, n. 4, p. 1032-1047, 2017.

FRICKE, R.; ESCHMEYER, W. N.; FONG, J. D. **Eschmeyer's catalog of fishes: genera/species by family/subfamily**. 2022. Disponível em: http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/SpeciesByFamily.asp . Acesso em: 04 jun. 2022.

FUSS, T.; BLECKMANN, H.; SCHLUESSEL, V. Place learning prior to and after telencephalon ablation in bamboo and coral cat sharks (*Chiloscyllium griseum* and *Atelomycterus marmoratus*). **Journal of Comparative Physiology A**, v. 200, n. 1, p. 37-52, 2014.

GADIG, O. B. F. **Tubarões da costa brasileira**. Tese (Doutorado) – Instituto de Biociências de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 343 p, 2001.

GARMAN, S. The Plagiostomia (sharks, skates, and rays). **Memoirs of the Museum of Comparative Zoology, Harvard College**, v. 36, p. 73, 1913.

GARRICK, J. A. F. Additional information on the morphology of an embryo whale shark. **Proceedings of the United States National Museum**, 1964.

GILBERT, P. A revision of the hammerhead sharks (Family Sphyrnidae). **Proccedings of the US National Museum**, v. 119, p. 1-87, 1967.

GILMORE, R. G.; DODRILL, J. W.; LINLEY, P. A. Reproduction and embryonic development of the sand tiger shark, *Odontaspis taurus* (Rafinesque). **Fishery Bulletin**, v. 81, n. 2, p. 201-225, 1983.

GILMORE, R. G. Reproductive biology of lamnoid sharks. **Environmental Biology of Fishes**, v. 38, n. 1, p. 95-114, 1993.

GILMORE, R. G.; PUTZ, O; DODRILL, J. W. Oophagy, intrauterine cannibalism and reproductive strategy in lamnoid sharks. **Reproductive biology and phylogeny of Chondrichthyes: sharks, batoids and chimaeras**. Science Publishers, Enfield, New Hampshire: p. 435–462, 2005.

GOMAHR, A.; PALZENBERGER, M.; KOTRSCHAL, K. Density and distribution of external taste buds in cyprinids. **Environmental Biology of Fishes**, v. 33, n. 1-2, p. 125-134, 1992.

GOMES, U. L.; SIGNORI, C. M.; GADIG, O. B. F.; SANTOS, H. R. S. **Guia para identificação de tubarões e raias do Rio de Janeiro**. Rio de Janeiro: Technical Books, p. 234, 2010.

GOSZTONYI, A. E. Sobre el dimorfismo sexual secundario en *Halaelurus bivius* (Muller y Henle, 1841) (Elasmobranchii, Scyliorhinidae) em águas Patagonico-Fueguinas. **Physis Série A**, v. 32, n. 85, p. 317-323, 1973.

GROVER, C. A. Juvenile denticles of the swell shark *Cephaloscyllium ventriosum*: function in hatching. **Canadian Journal of Zoology**, v. 52, n. 3, p. 359-363, 1974.

GUNN, J. S.; STEVENS, J. D.; DAVIS, T. L. O.; NORMAN, B. M. Observations on the short-term movements and behaviour of whale sharks (*Rhincodon typus*) at Ningaloo Reef, Western Australia. **Marine Biology**, v. 135, n. 3, p. 553-559, 1999.

GUTTERIDGE, A. N.; BENNETT, M. B. Functional implications of ontogenetically and sexually dimorphic dentition in the eastern shovelnose ray, *Aptychotrema rostrata*. **Journal of Experimental Biology**, v. 217, n. 2, p. 192-200, 2014.

HAMPE, O. Revision of the Xenacanthida (Chondrichthyes: Elasmobranchii) from the Carboniferous of the British Isles. **Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh**, v. 93, n. 3, p. 191-237, 2002.

HANSEN, A.; REUTTER, K. Chemosensory systems in fish: structural, functional and ecological aspects. *In*: EMDE, G.; MOGDANS, J.; KAPOOR, B. G. (ed.) **The Senses of Fish**. Springer: Netherlands, p. 55-89, 2004.

HART, N. S.; COLLIN, S. P. Sharks senses and shark repellents. **Integrative zoology**, v. 10, n. 1, p. 38-64, 2015.

HAUSHERR, J. M.; FISCHER, F.; ALTSTÄDT, V.; KRENKEL, W. Material characterisation of C/SiC: Comparison of computed tomography and scanning electron microscopy. *In:* **Conference on Damage in Composite Materials**. Stuttgart, 2006.

HEITHAUS, M. R. Predator–prey interactions. *In*: CARRIER J. C.; MUSICK, J. A.; HEITHAUS, M. R. (eds). **Biology of sharks and their relatives**. CRC Press, Boca Raton, Florida, p. 487–521, 2004.

HERTWIG, O. Ueber Bau und Entwickelung der Placoidschuppen und der Zahne der Selachier. **Jenaische Zeitschrift fur Naturwissenschaft**, v. 8, p. 221-404, 1874.

HERTWIG, O. Ueber das hautskelet der fische, **Morphologisches Jahrbuch**, v. 2, p. 238-395, 1876.

HERTWIG, O. Ueber das hautskelet der fische. 2: Das hautskelet der ganoiden (Lepidosteus und Polypterus). **Morphologisches Jahrbuch**, v. 5, p. 1-21, 1879.

HEUPEL, M. R.; HUETER, R. E. Importance of prey density in relation to the movement patterns of juvenile blacktip sharks (*Carcharhinus limbatus*) within a coastal nursery area. **Marine and Freshwater Research**, v. 53, n. 2, p. 543-550, 2002.

HÖVEL, A.; OMMER, S.; ZIEGLER, T. Keeping and breeding of the coral catshark (*Atelomycterus marmoratus*) at the Aquarium of the Cologne Zoo. **Der Zoologische Garten**, v. 79, n. 6, p. 243-253, 2010.

IMMS, A. D. On the Oral and Pharyngeal Denticles of Elasmobranch Fishes. **Proceedings of the Zoological Society of London**. Oxford, UK: Blackwell Publishing Ltd, p. 41-43, 1905.

JOLLIE, M. Some implications of the acceptance of a delamination principle. *In:* ORVIG, T. (ed.) **Current problems of lower vertebrate phylogeny**. Nobel Symposium 4, Almqvist and Wiskell Stockholm, Stockholm, p. 89-107, 1968.

JOYCE, W. N.; CAMPANA, S. E.; NATANSON, L. J.; KOHLER, N. E.; PRATT JR, H. L.; JENSEN, C. F. Analysis of stomach contents of the porbeagle shark (*Lamna nasus* Bonnaterre) in the northwest Atlantic. **ICES Journal of Marine Science**, v. 59, n. 6, p. 1263-1269, 2002.

KAJIURA, S.; TRICAS, T. Seasonal dynamics of dental sexual dimorphism in the Atlantic stingray *Dasyatis sabina*. **The Journal of Experimental Biology**, v. 199, n. 10, p. 2297-2306, 1996.

KAJIURA, S. M.; TYMINSKI, J. P.; FORNI, J. B.; SUMMERS, A. P. The sexually dimorphic cephalofoil of bonnethead sharks, *Sphyrna tiburo*. **Biological Bulletin**, v. 209, p. 1-5, 2005.

KALLENBACH, E. The fine structure of Tomes' process of rat incisor ameloblasts and its relationship to the elaboration of enamel. **Tissue and Cell**, v. 5, n. 3, p. 501-524, 1973.

KEMP, N. E. Integumentary system and teeth. *In*: HAMLETT, W.C. (ed). **Sharks, Skates and Rays. The Biology of Elasmobranch Fishes.** John Hopkins University, Baltimore, p. 43-68, 1999.

KLAATSCH, H. Zur Morphologie der Fischschuppen und zur Geschichte der Hartsubstanzgewebe. **Morphologisches Jahrbuch**, v. 16, p. 97-196, 1890.

KYNE, P. M.; SIMPFENDORFER, C. A. Deepwater chondrichthyans. *In*: CARRIER, J. C.; MUSICK, J. A.; HEITHAUS, M. R. (ed.). **Sharks and their relatives II**. CRC Press, p. 53-130, 2010.

LARANJEIRA, M. E.; GUIMARÃES, J. P.; AMORIM, A. F.; ROTUNDO, M.; RICI, R. E. G.; MARI, R. B. Ultrastructure of dermal denticles in sharpnose shark (*Rhizoprionodon lalandii*) (Elasmobranchii, Carcharhinidae). **Microscopy Research and Technique**, v. 78, n. 10, p. 859-864, 2015.

LAST, P. R.; MARSHALL, L. J.; WHITE, W. T. *Squalus nasutus* sp nov, a new long-snout spurdog of the japonicus group from the Indian Ocean. *In:* LAST, P. R.; WHITE, W. T.; POGONOSKI, J. J. (ed.). **Descriptions of new dogfishes of the genus *Squalus* (Squaloidea: Squalidae).** Hobart, Tasmania, CSIRO Marine and Atmospheric Research, p. 83-90, 2007.

LIM, D. D.; MOTTA, P.; MARA, K.; MARTIM, A. P. Phylogeny of hammerhead sharks (Family Sphyrnidae) inferred from mitochondrial and nuclear genes. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 55, p. 572-279, 2010.

LESSA, R.; BATISTA, V.; ALMEIDA, Z. Occurrence and biology of the daggernose shark *Isogomphodon oxyrhynchus* (Chondrichthyes: Carcharhinidae) off the Maranhão coast (Brazil). **Bulletin of Marine Science**, v. 64, n. 1, p. 115-128, 1999.

LLOYD, C. J.; PEAKALL, J.; BURNS, A. D.; KEEVIL, G. M.; DORRELL, R. M.; WIGNALL, P. B.; FLETCHER, T. M. Hydrodynamic efficiency in sharks: The combined role of riblets and denticles. **Bioinspiration & Biomimetics**, v. 16, n. 4, p. 046008, 2021.

LOBODA, T. S.; CARVALHO, M. R. Systematic revision of the *Potamotrygon motoro* (Müller & Henle, 1841) species complex in the Paraná-Paraguay basin, with description of two new ocellated species (Chondrichthyes: Myliobatiformes: Potamotrygonidae). **Neotropical Ichthyology**, v. 11, p. 693-737, 2013.

LOBODA, T. S.; LASSO, C. A.; ROSA, R. S.; CARVALHO, M. R. Two new species of freshwater stingrays of the genus *Paratrygon* (Chondrichthyes: Potamotrygonidae) from the Orinoco basin, with comments on the taxonomy of *Paratrygon aiereba*. **Neotropical Ichthyology**, v. 19, 2021.

LOPES, R. P.; PEREIRA, J. C.; DILLENBURG, S. R.; TATUMI, S. H.; YEE, M.; FIGUEIREDO, A. M. G.; KINOSHITA, A.; BAFFA, O. Late Pleistocene-Holocene fossils from Mirim lake, Southern Brazil, and their paleoenvironmental significance: I-vertebrates. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 100, p. 102566, 2020.

LOWE, C. G.; WETHERBEE, B. M.; CROW, G. L.; TESTER, A. L. Ontogenetic dietary shifts and feeding behavior of the tiger shark, *Galeocerdo cuvier*, in Hawaiian waters. **Environmental Biology of Fishes**, v. 47, n. 2, p. 203-211, 1996.

LUCIFORA, L. O.; GARCÍA, V. B.; MENNI, R. C.; ESCALANTE, A. H. Food habits, selectivity, and foraging modes of the school shark *Galeorhinus galeus*. **Marine Ecology Progress Series**, v. 315, p. 259-270, 2006.

LYLE, J. M. Food and feeding habits of the lesser spotted dogfish, *Scyliorhinus canicula* (L.), in Isle of Man waters. **Journal of fish biology**, v. 23, n. 6, p. 725-737, 1983.

MADDISON, W. P.; MADDISON, D. R. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.31. 2017. 2021.

MAISEY, J. G. The braincase of the Middle Triassic shark *Acronemus tuberculatus* (Bassani, 1886). **Palaeontology**, v. 54, n. 2, p. 417-428, 2011.

MAISEY, J. G. What is an 'elasmobranch'? The impact of palaeontology in understanding elasmobranch phylogeny and evolution. **Journal of Fish Biology**, v. 80, n. 5, p. 918-951, 2012.

MAISEY, J. G.; DENTON, J. S. S. Dermal denticle patterning in the Cretaceous hybodont shark *Tribodus limae* (Euselachii, Hybodontiformes), and its implications for the evolution of patterning in the chondrichthyan dermal skeleton. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 36, n. 5, p. e1179200, 2016.

MARSHALL, L. J. **The fin blue line: quantifying fishing mortality using shark fin morphology.** Tese (Doutorado) - University of Tasmania, Tasmania, 150 p. 2011.

MARTIN, A. Hammerhead shark origins. **Nature**, v. 364, p. 494, 1993.

MATICH, P.; HEITHAUS, M. R.; LAYMAN, C. A. Contrasting patterns of individual specialization and trophic coupling in two marine apex predators. **Journal of Animal Ecology**, v. 80, n. 1, p. 294-305, 2011.

MATTHEWS, J. N. A. Low-drag suit propels swimmers. **Physics Today**, v. 61, n. 8, p. 32, 2008.

MCLAUGHLIN, R. H.; O'GOWER, A. K. Life history and underwater studies of a heterodont shark. **Ecological Monographs**, v. 41, n. 4, p. 271-289, 1971.

MELLO, W. C.; DE CARVALHO, J. J.; BRITO, P. M. M. Microstructural morphology in early dermal denticles of hammerhead sharks (Elasmobranchii: Sphyrnidae) and related taxa. **Acta Zoologica**, v. 94, n. 2, p. 147-153, 2013.

METSCHER, B. D. MicroCT for comparative morphology: simple staining methods allow high-contrast 3D imaging of diverse non-mineralized animal tissues. **BMC physiology**, v. 9, n. 1, p. 1-14, 2009.

MEYER, W.; SEEGERS, U. Basics of skin structure and function in elasmobranchs: a review. **Journal of Fish Biology**, v. 80, n. 5, p. 1940-1967, 2012.

MOSS, S. A. Feeding mechanisms in sharks. **American Zoologist**, v. 17, n. 2, p. 355-364, 1977.

MOTTA, P. J. Prey capture behavior and feeding mechanics of elasmobranchs. *In*: CARRIER, J. C.; MUSICK, J. A.; HEITHAUS, M. R (org.). **Biology of Sharks and their Relatives**. CRC Press, p. 165-202, 2004.

MUÑOZ-CHÁPULI, R. Sobre la clasificación tipológica del esqueleto dérmico de escualos (Chondrichtyes). **Miscellània zoológica**, p. 396-400, 1985.

NAIDOO, K.; CHUTURGOON, A. A.; CLIFF, G.; ELLIS, M. T.; OTWAY, N. M.; GREGORY, M. A.; SINGH, S. D.; NAIDU, S. L. Dentition facilitates the release of encapsulated Ragged-tooth Shark (*Carcharias taurus*) embryos. **Environmental Biology of Fishes**, v. 100, n. 10, p. 1343-1354, 2017.

NAKAYA, K.; MATSUMOTO, R.; SUDA, K. Feeding strategy of the megamouth shark *Megachasma pelagios* (Lamniformes: Megachasmidae). **Journal of Fish Biology**, v. 73, n. 1, p. 17-34, 2008.

NAKAYA, K.; TOMITA, T.; SUDA, K.; SATO, K.; OGIMOTO, K.; CHAPPELL, A.; SATO, T.; TAKANO, K.; YUKI, Y. Slingshot feeding of the goblin shark *Mitsukurina owstoni* (Pisces: Lamniformes: Mitsukurinidae). **Scientific Reports**, v. 6, n. 1, p. 1-10, 2016.

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

NAYLOR, G. J. P.; CAIRA, J. N.; JENSEN, K.; ROSANA, K. A. M.; WHITE, W. T.; LAST, P. R. A DNA sequence–based approach to the identification of shark and ray species and its implications for global elasmobranch diversity and parasitology. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 2012, n. 367, p. 1-262, 2012.

NAYLOR, G. J. P.; LIMA, A.; CASTRO, J. I.; HUBBELL, G.; PINNA, M. C. C. Comment on "An early Miocene extinction in pelagic sharks". **Science**, v. 374, n. 6573, p. eabj8723, 2021.

NELSON, G. J. Pharyngeal denticles (placoid scales) of sharks, with notes on the dermal skeleton of vertebrates. **American Museum Novitates,** v. 2415, p. 1–26, 1970.

NETO, Á. B.; de LUCENA, C. A. S. Teeth morphology and dental sexual dimorphism of three species of the sandskate genus *Psammobatis* Günther, 1870 from the Brazilian coast (Rajiformes, Arhynchobatidae), **Biotemas**, v. 33, n. 2, p. 9, 2020.

OKTAVIYANI, S.; KURNIAWAN, W.; FAHMI. Reproductive biology of Coral Catshark *Atelomycterus marmoratus* (Anonymous [Bennett], 1830) in Seribu Islands, Indonesia. **Biodiversitas Journal of Biological Diversity**, v. 20, n. 8, 2019.

OLIVEIRA, S. F. C. C. de; TOLEDO, P. M. de; COSTA, S. A. R. F. da. Escamas de tubarões (Pisces: Chondrichthyes) da Formação Pirabas (Eomioceno), Pará, Brasil. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi - Ciências Naturais**, 2008.

PAIS DE REZENDE, J. M.; FIGUEIROA, R. T.; PONCIANO, L. C. M. O.; GALLO, V. A new late devonian fish fauna from Northeastern Brazil. **Historical Biology**, p. 1-10, 2021.

PAULIV, V. E.; DIAS, E. V.; SEDOR, F. A.; RIBEIRO, A. M. A new Xenacanthiformes shark (Chondrichthyes, Elasmobranchii) from the Late Paleozoic Rio do Rasto Formation (Paraná Basin), Southern Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 86, p. 135-145, 2014.

PEACH, M. B.; MARSHALL, N. J. The comparative morphology of pit organs in elasmobranchs. **Journal of Morphology**, v. 270, n. 6, p. 688-701, 2009.

PIERCE, S. J.; PARDO, S. A.; ROHNER, C. A.; MATSUMOTO, R.; MURAKUMO, K.; NOZU, R.; DOVE, A. D. M.; PERRY, C.; MEEKAN, M. G. Whale Shark Reproduction, Growth, and Demography. *In*: DOVE, A. D. M. ; PIERCE, S. J. (eds.). **Whale Sharks: Biology, Ecology, and Conservation**. CRC Press, p. 13-45, 2021.

POLLERSPÖCK, J.; STRAUBE, N. A new deep-sea elasmobranch fauna from the central Paratethys (Neuhofener beds, Mitterdorf, near Passau, Germany, Early Miocene, Middle Burdigalian). **Zitteliana**, p. 27-53, 2017.

POPP, M.; WHITE, C. F.; BERNAL, D.; WAINWRIGHT, D. K.; LAUDER, G. V. The denticle surface of thresher shark tails: Three-dimensional structure and comparison to other pelagic species. **Journal of Morphology**, v. 281, n. 8, p. 938-955, 2020.

POSCAI, A. N.; RANGEL, B. S.; CASAS, A. L. S.; WOSNICK, N.; RODRIGUES, A.; RICI, R. E. G.; KFOURY-JUNIOR, J. R. Microscopic aspects of the nictitating membrane in Carcharhinidae and Sphyrnidae sharks: a preliminary study. **Zoomorphology**, p. 1-6, 2017.

POSCAI, A. N.; CASAS, A. L. S.; DA SILVA, J. P. C.; LENKTAITIS, P.; GADIG, O. B. F. Inside the mouth of sharks: Comparative data on the morphology of the oropharyngeal cavity. **Zoologischer Anzeiger,** v. 293, p. 282-291, 2021.

POSCAI, A. N.; DA SILVA, J. P. C. B.; CASAS, A. L. S.; LENKTAITIS, P.; GADIG, O. B. F. Morphological study of the oral denticles of the porbeagle shark *Lamna nasus*. **Journal of Fish Biology**, p. 1-10, 2022.

RADCLIFFE, L. **The sharks and rays of Beaufort, North Carolina**. US Government Printing Office, 1916.

RANGEL, B.; SANTANDER-NETO, J.; RICI, R. E. G.; LESSA, R. Dental sexual dimorphism and morphology of *Urotrygon microphthalmum*. **Zoomorphology**, v. 135, n. 3, p. 367-374, 2016a.

RANGEL, B. S.; CIENA, A. P.; WOSNICK, N.; AMORIM, A. F.; KFOURY-JUNIOR, J. R.; RICI, R. E. G. Ecomorphology of oral papillae and denticles of *Zapteryx brevirostris* (Chondrichthyes, Rhinobatidae). **Zoomorphology**, v. 135, n. 2, p. 189-195, 2016b.

RANGEL, B. S.; WOSNICK, N.; HAMMERSCHLAG, N.; CIENA, A. P.; KFOURY-JUNIOR, J. R.; RICI, R. E. G. A preliminary investigation into the morphology of oral papillae and denticles of blue sharks (*Prionace glauca*) with inferences about its functional significance across life stages. **Journal of Anatomy**, v. 230, n. 3, p. 389-397, 2017.

RANGEL, B. S.; SALMON, T.; POSCAI, A. N.; KFOURY JR, J. R.; RICI, R. E. G. Comparative investigation into the morphology of oral papillae and denticles of four species of lamnid and sphyrnid sharks. **Zoomorphology**, v. 138, n. 1, p. 127-136, 2018.

RANGEL, B. S.; AMORIM, A. F.; KFOURY JR, J. R.; RICI, R. E. G. Microstructural morphology of dermal and oral denticles of the sharpnose sevengill shark *Heptranchias perlo* (Elasmobranchii: Hexanchidae), a deep-water species. **Microscopy research and technique**, v. 82, n. 8, p. 1243-1248, 2019.

RASCHI, W; ELSOM, J. Comments on the structure and development of the drag reduction type placoid scales. *In*: UYENO, T; ARAI, R.; TONIUCHI, T; MATSUUA, K. **Proceedings of the Second International Conference on Indo-Pacific Fishes**, v. 2, p. 408-424, 1986.

RASCHI, W. G.; MUSICK, J. A. Hydrodynamic Aspects of Shark Scales. Virginia Institute of Marine Science Special Report in Applied Marine Science and Ocean Engineering No. 272. **Gloucester Point: Virginia Institute of Marine Science**, 1986.

RASCHI, W.; TABIT, C. Functional aspects of placoid scales: a review and update. **Marine and Freshwater Research**, v. 43, n. 1, p. 123-147, 1992.

REGAN, C. T. A classification of the selachian fishes. **Proceedings of the Zoological Society of London**, p. 722-758, 1906.

REIF, W. E. Ontogenese des Hautskelettes von *Heterodontus falcifer* (Selachii) aus dem Untertithon: verlgeichende Morphologie der Hautzähnchen der Haie. **Staatliches Museum für Naturkunde,** 1973.

REIF, W. E. Morphogenese und Musterbildung des Hautzähnchen-Skelettes von *Heterodontus*. **Lethaia**, v. 7, n. 1, p. 25-42, 1974.

REIF, W. E. Protective and hydrodynamic function of the dermal skeleton of elasmobranchs. 1978.

REIF, W. E. Development of dentition and dermal skeleton in embryonic *Scyliorhinus canicula*. **Journal of morphology**, v. 166, n. 3, p. 275-288, 1980.

REIF, W. E. Evolution of dermal skeleton and dentition in vertebrates. *In*: **Evolutionary biology**. Springer, Boston, Massachussets, p. 287-368, 1982.

REIF, W. E. Squamation and ecology of sharks. **Senckenbergische Naturforschende Gesellschaft,** v. 78, p. 1-255, 1985.

REUTTER, K.; BREIPOHL, W.; BIJVANK, G. J. Taste bud types in fishes. **Cell and tissue research**, v. 153, n. 2, p. 151-165, 1974.

RICHTER, M. A new xenacanthid shark (Chondrichthyes) from the Teresina Formation, Permian of the Paraná basin, Southern Brazil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 8, n. 2, p. 149-158, 2005.

RICHTER, M.; BOSETTI, E. P.; HORODYSKI, R. S. Early Devonian (late Emsian) shark fin remains (Chondrichthyes) from the Paraná Basin, southern Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 89, p. 103-118, 2017.

RICKLEFS, R. E.; MILES, D. B. Ecological and evolutionary inferences from morphology: an ecological perspective. **Ecological morphology: integrative organismal biology**, v. 1, p. 13-41, 1994.

RINCÓN, G. (SSG South America Regional Workshop, June 2003). *Scyliorhinus haeckelii.* **The IUCN Red List of Threatened Species**. http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2004.RLTS.T44589A10909893.en. 2004.

RINCÓN, G.; MOTA, R.; MAZZOLENI, R.; LESSA, R.; MOURA, M. F. de; CHARVET, P. Dermal denticle variations on a newborn Roughskin Dogfish *Centroscymnus owstonii* (Chondrichthyes: Somniosidae) captured off northeastern Brazil with notes on ontogenetic differentiation. **Regional Studies in Marine Science**, v. 44, p. 101761, 2021.

ROSA, R. S.; GADIG, O. B. F. Conhecimento da diversidade dos Chondrichthyes marinhos do Brasil. A contribuição de José Lima de Figueiredo. **Arquivos de Zoologia,** v. 45, p. 89-104, 2014.

ROWAT, D.; BROOKS, K. S. A review of the biology, fisheries and conservation of the whale shark *Rhincodon typus*. **Journal of fish biology**, v. 80, n. 5, p. 1019-1056, 2012.

SALINI, J. P.; BLABER, S. J. M.; BREWER, D. T. Diets of sharks from estuaries and adjacent waters of the north-eastern Gulf of Carpentaria, Australia. **Marine and Freshwater Research**, v. 43, n. 1, p. 87-96, 1992.

SAYLES, L. P.; HERSHKOWITZ, S. G. Placoid scale types and their distribution in *Squalus acanthias.* **The Biological Bulletin**, v. 73, n. 1, p. 51-66, 1937.

SCHAEFFER, B. The dermal skeleton in fishes. *In*: ANDREWS, S. M.; MILES, R. S.; WALKER, A. D. **Problems in Vertebrate Evolution**, Linnean Society Symposium Series, Academic Press, London, n. 4, 1977.

SÊGA, L. A.; MAZZOLENI, R. C.; RINCÓN, G.; HYRYCENA, I.; SCHWINGEL, P. R. Biological data of the deep-water lizard catshark *Schroederichthys saurisqualus* (Chondrichthyes: Scyliorhinidae) in southern Brazil. **Regional Studies in Marine Science**, v. 33, p 2020.

SHIRAI, S. Squalean phylogeny: a new framework of" squaloid" sharks and related taxa. **Ph. D. diss., Hokkaido Univ. Press**, 1992.

SHIRAI, S. Phylogenetic interrelationships of neoselachians (Chondrichthyes: Euselachii). **Interrelationships of fishes**, v. 2, p. 9-34, 1996.

SIBERT, E. C.; RUBIN, L. D. An early Miocene extinction in pelagic sharks. **Science**, v. 372, n. 6546, p. 1105-1107, 2021.

SIMPFENDORFER, C. A.; GOODREID, A. B.; MCAULEY, R. B. Size, sex and geographic variation in the diet of the tiger shark, *Galeocerdo cuvier*, from Western Australian waters. **Environmental Biology of Fishes**, v. 61, p. 37–46, 2001a.

SIMPFENDORFER, C. A.; GOODREID, A. B.; MCAULEY, R. B. Diet of three commercially important shark species from Western Australian waters. **Marine and freshwater research**, v. 52, n. 7, p. 975-985, 2001b.

SMALE, M. J. The diet of the ragged-tooth shark *Carcharias taurus* Rafinesque 1810 in the Eastern Cape, South Africa. **African Journal of Marine Science**, v. 27, n. 1, p. 331-335, 2005.

SMITH, C. R.; BACO, A. R. Ecology of whale falls at the deep-sea floor. **Oceanography Marine Biology: An Annual Review**, v. 41, p. 311–354, 2003.

SMITH, M. M.; COATES, M. I. Evolutionary origins of the vertebrate dentition: phylogenetic patterns and developmental evolution. **European journal of oral sciences**, v. 106, n. S1, p. 482-500, 1998.

SMITH, M. M.; COATES, M. I. The evolution of vertebrate dentitions: phylogenetic pattern and developmental models. **SYSTEMATICS ASSOCIATION SPECIAL VOLUME**, v. 61, p. 223-240, 2001.

SOARES, K. D. A; GADIG, O. F. B.; GOMES, U. L. *Scyliorhinus ugoi*, a new species of catshark from Brazil (Chondrichthyes: Carcharhiniformes: Scyliorhinidae). **Zootaxa**, v. 3937, n. 2, p. 347-361, 2015.

SOARES, K. D. A.; CARVALHO, M. R.; SCHWINGEL, P. R.; GADIG, O. B. F. A New Species of *Parmaturus* (Chondrichthyes: Carcharhiniformes: Scyliorhinidae) from Brazil, Southwestern Atlantic. **Copeia**, v. 107, n. 2, p. 314-322, 2019.

SOUTHALL, E. J.; SIMS, D. W. Shark skin: a function in feeding. **Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, v. 270, p. 47-49, 2003.

SPRINGER, S. A revision of the catsharks, family Scyliorhinidae. **NOAA Technical Report**

NMFS Circular, n. 422, p. 1-153, 1979.

STEINHARD, O. I. Uber Placoidschuppen in der Mund- und Rachenhohle der Plagiostomen. **Archiv fur Naturgeschichte**, v. 69, p. 1-46, 1903.

STEVENS, J. D.; LYLE, J. M. Biology of three hammerhead sharks (*Eusphyra blochii*, *Sphyrna mokarran* and *S. lewini*) from northern Australia. **Marine and Freshwater Research**, v. 40, n. 2, p. 129-146, 1989.

STRAUBE, N.; POLLERSPÖCK, J. Intraspecific dental variations in the deep-sea shark *Etmopterus spinax* and their significance in the fossil record. **Zoomorphology**, v. 139, n. 4, p. 483-491, 2020.

SULLIVAN, T.; REGAN, F. The characterization, replication and testing of dermal denticles of *Scyliorhinus canicula* for physical mechanisms of biofouling prevention. **Bioinspiration & biomimetics**, v. 6, n. 4, p. 046001, 2011.

TESTER, A. L.; NELSON, G. J. Free neuromasts (pit organs) in sharks. **Sharks, skates and rays**, p. 503-531, 1967.

TOMITA, T.; MURAKUMO, K.; KOMOTO, S.; DOVE, A.; KINO, M.; MIYAMOTO, K.; TODA, M. Armored eyes of the whale shark. **PloS One**, v. 15, n. 6, p. e0235342, 2020.

VAZ, D. F. B. *Scymnodon plunketi* (Waite, 1910): a junior synonym of *Scymnodon macracanthus* (Regan, 1906) (Somniosidae: Elasmobranchii). **Journal of Fish Biology**, 2021.

VÉLEZ-ZUAZO, X.; AGNARSSON, I. Shark tales: a molecular species-level phylogeny of sharks (Selachimorpha, Chondrichthyes). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 58, n. 2, p. 207-217, 2011.

VIANA, S. D. F.; DE CARVALHO, M. R.; EBERT, D. A. *Squalus bassi* sp. nov., a new long-snouted spurdog (Chondrichthyes: Squaliformes: Squalidae) from the Agulhas Bank. **Journal of fish biology**, v. 91, n. 4, p. 1178-1207, 2017.

WARD, D. Henri Cappetta: Chondrichthyes II, Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii, **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 7, n. 4, p. 474-475, 1988.

WEIGMANN, S. Annotated checklist of the living sharks, batoids and chimaeras (Chondrichthyes) of the world, with a focus on biogeographical diversity. **Journal of Fish Biology**, v. 88, n. 3, p. 837-1037, 2016.

WEN, L; WEAVER, J. C.; LAUDER, G. V. Biomimetic shark skin: design, fabrication and hydrodynamic function. **Journal of Experimental Biology**, v. 217, n. 10, p. 1656-1666, 2014.

WEN, L; WEAVER, J. C.; THORNYCROFT, P. J. M.; LAUDER, G. V. Hydrodynamic function of biomimetic shark skin: effect of denticle pattern and spacing. **Bioinspiration & biomimetics**, v. 10, n. 6, p. 066010, 2015.

WEATHERBEE, B. M.; CORTÉS, E. Food consumption and feeding habits. *In*: CARRIER, J. C.; MUSICK, J. A.; HEITHAUS, M. R. **Biology of sharks and their relatives**, p. 225-246, 2004.

WHITE, E. G. Interrelationships of the elasmobranchs with a key to the order Galea. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 74, 138 p, 1937.

WHITE, W. T. Aspects of the biology of carcharhiniform sharks in Indonesian waters. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 87, n. 5, p. 1269-1276, 2007.

WHITEAR, M. Cell specialization and sensory function in fish epidermis. **Journal of Zoology**, v. 163, n. 2, p. 237-264, 1971.

WHITEAR, M.; MOATE, R. M. Microanatomy of taste buds in the dogfish, *Scyliorhinus canicula*. **Journal of Submicroscopic Cytology and Pathology**, v. 26, n. 3, p. 357-367, 1994a.

WHITEAR, M.; MOATE, R. M. Chemosensory cells in the oral epithelium of *Raja clavata* (Chondrichthyes). **Journal of Zoology**, v. 232, n. 2, p. 295-312, 1994b.

WHITEAR, M.; MOATE, R. Cellular diversity in the epidermis of *Raja clavata* (Chondrichthyes). **Journal of Zoology**, v. 246, n. 3, p. 275-285, 1998.

WILGA, C. D.; MOTTA, P. J. Durophagy in sharks: feeding mechanics of the hammerhead *Sphyrna tiburo*. **Journal of Experimental Biology**, v. 203, n. 18, p. 2781-2796, 2000.

YANO, K.; STEVENS, J. D.; COMPAGNO, L. J. V. A review of the systematics of the sleeper shark genus *Somniosus* with redescriptions of *Somniosus* (*Somniosus*) *antarcticus* and *Somniosus* (*Rhinoscymnus*) *longus* (Squaliformes: Somniosidae). **Ichthyological Research**, v. 51, n. 4, p. 360-373, 2004.

YANO, K.; MIYA, M.; AIZAWA, M; NOCHI, T. Some aspects of the biology of the goblin shark, *Mitsukurina owstoni*, collected from the Tokyo Submarine Canyon and adjacent waters. **Ichthyological Research**, v. 54, p. 388–398, 2007.

YOPAK, K. E.; PEELE, E. E. Whale Shark Sensory Biology and Neuroanatomy. *In*: DOVE, A. D. M.; PIERCE, S. J. (eds.). **Whale Sharks: Biology, Ecology, and Conservation**. CRC Press, Boca Raton, Florida. p. 47-6