



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE FEIRA DE SANTANA
DEPARTAMENTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO

KELLY ROBERTA DA SILVA

**PALEOHISTOLOGIA EM DENTES DE HYBODONTIFORMES (EUSELACHII):
UMA ABORDAGEM EVOLUTIVA**

FEIRA DE SANTANA, BAHIA

2025



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE FEIRA DE SANTANA
DEPARTAMENTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO

KELLY ROBERTA DA SILVA

**PALEOHISTOLOGIA EM DENTES DE HYBODONTIFORMES (EUSELACHII):
UMA ABORDAGEM EVOLUTIVA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, Universidade Estadual de Feira de Santana, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Ecologia e Evolução.

ORIENTADOR: DR. ESTEVAN ELTINK NOGUEIRA

FEIRA DE SANTANA, BAHIA

2025

Ficha Catalográfica - Biblioteca Central Julieta Carteadó - UEFS

Silva, Kelly Roberta da
S58p Paleohistologia em dentes de hybodontiformes (Euselachii) : uma
abordagem evolutiva./ Kelly Roberta da Silva, 2025.
137 f.: il.

Orientador: Estevan Eltink Nogueira
Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de Feira de Santana.
Programa, de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, Feira de Santana,
2025.

1.Tubarão – Formação Aliança (Bacia do Tucano, Jurássico Superior).
2.Fósseis – Microestrutura. 3.Formação Rio do Rastro (Bacia do Paraná).
I.Nogueira, Estevan Eltink, orient. II.Universidade Estadual de Feira de
Santana. III.Título.

CDU: 597.3(814.2/816.2)

KELLY ROBERTA DA SILVA

**PALEOHISTOLOGIA EM DENTES DE HYBODONTIFORMES (EUSELACHII):
UMA ABORDAGEM EVOLUTIVA**

Aprovada em: 24/09/2025

BANCA EXAMINADORA

Documento assinado digitalmente
 **MARCO AURELIO GALLO DE FRANÇA**
Data: 25/09/2025 14:22:42-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Marco Aurélio Gallo de França
Universidade Federal do Vale do São Francisco (UNIVASF)

Documento assinado digitalmente
 **FELIPE LIMA PINHEIRO**
Data: 25/09/2025 13:03:48-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Felipe Lima Pinheiro
Universidade Federal do Pampa (UNIPAMPA)

Documento assinado digitalmente
 **ESTEVAN ELTINK NOGUEIRA**
Data: 26/09/2025 10:43:59-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Estevan Eltink Nogueira
(Universidade Federal do Vale do São Francisco – UNIVASF)
Orientador e Presidente da Banca

Feira de Santana, Bahia
Setembro, 2025

“— O que é preciso fazer? — perguntou o pequeno príncipe.

— É preciso ser muito paciente — respondeu a raposa”.

– Antoine de Saint-Exupéry

(O Pequeno Príncipe)

AGRADECIMENTOS

Primeiramente, agradeço a DEUS por toda força, superação, amor e por NUNCA ter me desamparado. A Nossa Senhora, por me ouvir todas as vezes que implorei por uma luz.

Ao meu orientador, Prof. Dr. Estevan Eltink, por mais uma vez apoiar minha trajetória. Minha gratidão pela excelente orientação, paciência, ajuda, incentivo e constante positividade. Por me fazer acreditar que tudo daria certo, mesmo nos momentos em que eu estava reclamando ou chorando (risos) e mesmo com todas as adversidades que tenho passado. Repito: o Senhor é, sem dúvidas, um grande Paleontólogo e, acima de tudo, um ser humano brilhante. Muito obrigada por todo o apoio.

Ao Prof. Dr. Felipe Silva Ferreira, por inicialmente me orientar e dedicar seu tempo me auxiliando em diversas questões acadêmicas. Muito obrigada, professor, por acreditar em mim e por ter contribuído significativamente para o desenvolvimento dessa pesquisa. O Senhor é um excelente profissional e uma pessoa incrível. Gratidão!

Aos membros da banca, Prof. Dr. Marco Aurélio Gallo de França e Prof. Dr. Felipe Lima Pinheiro, pelas valiosas contribuições a esta pesquisa.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001. Agradeço também à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado da Bahia (FAPESB) pela auxílio no desenvolvimento desta pesquisa através da concessão da bolsa - 0497/2023.

Agradeço à Universidade Estadual de Feira de Santana (UEFS) e a todos os professores do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução (PPGEcoEvol), pelos ensinamentos enriquecedores e contribuições significativas. Em especial, ao Prof. Dr. Eraldo Costa, ao Prof. Dr. Caio Graco e ao Prof. Dr. Elmo Koch, por todo direcionamento prestado ao longo desses dois anos (e mais um pouquinho). À Lyáh Nogueira, por ser uma pessoa tão prestativa, gentil e competente.

À Universidade Federal do Vale do São Francisco (UNIVASF), pelo suporte e infraestrutura para a realização desta pesquisa e por ter sido meu primeiro lar acadêmico.

Ao grupo de pesquisa do laboratório de Paleontologia, em especial à Maiza, Luíz Felipe e Maura, pela ajuda na confecção das lâminas de *Priohyodus*. Ao Guilherme Oliveira, pela amizade e parceria.

À minha turma, composta por mulheres firmes, fortes e guerreiras: Naize, Beatriz (Bia) e Maura Vitória (Maurinha). Obrigada pela amizade, pelas palavras de incentivo, pela união, pelo amparo e pelo compartilhamento de ideias. Vocês moram em meu coração.

À Bia e à Maura, pelos desafios de moramos juntas. Superamos a distância de nossas famílias e nos tornamos grandes irmãs. Foram dias maravilhosos. Sem vocês, certamente, eu não teria chegado até aqui. Agradeço em especial, à Maurinha e sua família. Muito obrigada pela amizade, incentivo e por permanecer comigo nas horas boas e ruins.

A todos os meus amigos que, mesmo distantes, estiveram presentes na minha caminhada: Paula Eduarda (Duda), Edilane Leite e Fabrício Fortunato, levo vocês da graduação para a vida; e àqueles com quem tive o privilégio de compartilhar cada etapa desse processo: Joselice Ferreira, Michella Bispo, Luíz Paulo, Paulino José, Nadson, Natanael Batista e ao Guilherme Antony. Vocês são minha inspiração constante.

À minha psicóloga, Rebeca Muniz, por me ouvir falar tanto do mestrado (risos), por acalmar minhas crises de ansiedade, choros, angústias e por me fazer enxergar quem sou, como sou e a força que tenho. Obrigada por me fazer acreditar que tudo daria certo, e deu!

Aos meus pais, Neuza e Genivaldo, meus irmãos Camila, Kaique e Cayo, e à minha pequena sobrinha Helena (minha válvula de escape), por serem minha base e porto seguro. Agradeço pelo incentivo, positividade, orações, cuidado e amor. Por permanecerem ao meu lado, dando-me força para seguir em frente e acreditando em meus sonhos e no meu potencial. Amo vocês infinitamente.

Ao meu companheiro, confidente e amigo, Camilo Martins, minha fonte de força, persistência e otimismo. Agradeço por estar ao meu lado, segurando minha mão e amparando minhas lágrimas nos momentos de angústia. Obrigada por toda a ajuda (inclusive as diversas edições) no desenvolvimento desta pesquisa, por ser um grande suporte emocional, especialmente nas longas madrugadas de insônia e desespero, e por permanecer comigo em todos os momentos da minha vida. Amo você.

À minha sogra, Rita Martins, por sempre me acolher em sua casa nos diversos momentos do mestrado (desde a avaliação até a qualificação e a defesa) e por ser essa pessoa maravilhosa. A Jéssica, que mesmo distante, se manteve tão presente através de conversas sempre positivas. À minha tia Juraci (tia Jura), à minha vizinha e amiga Carlúcia e ao meu cunhado Frank, que estiveram presentes nesta jornada e acompanharam, de perto, meus dias de luta.

Aos que já se foram, mas que permanecem em meu coração: meu avô Flávio, meus tios e, especialmente, minha avó Cícera (*in memoriam*), que me deixaram exemplos de superação, coragem, força, fé e determinação.

Agradeço a todos que participaram direta ou indiretamente desta pesquisa.

Meu muito obrigada!

RESUMO GERAL

Os dentes constituem a principal fonte informativa sobre as espécies de elasmobrânquios de divergência basal, tais como os tubarões Hybodontiformes. De forma geral, esses dentes possuem variações microestruturais em seus tecidos (distribuição das camadas), sendo classificados em três histótipos: ortodonte, osteodonte e pseudoosteodonte. Dentre os Hybodontiformes, tais variações são amplas filogeneticamente ao longo dos períodos geológicos, e ainda permanecem pouco exploradas. Dessa forma, este estudo teve como objetivo investigar as alterações microestruturais em dentes de dois táxons de tubarões Hybodontiformes: *Priohyodus arambourgi*, proveniente da Formação Aliança (Bacia do Tucano, Jurássico Superior) e um hibodontiforme da Serra do Cadeado, proveniente da Formação Rio do Rasto (Bacia do Paraná, Permiano Médio/Superior). Para isso, foram realizadas a descrição e comparação paleohistológica, assim como análises de Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV). Observou-se que ambas as espécies apresentam um histótipo pseudoosteodonte, com variações significativas na espessura das camadas de dentina. *P. arambourgi* apresentou uma maior concentração de osteodentina no núcleo, além de desgaste e microarranhões no enamelóide, sugerindo uma dieta mais generalista. O táxon da Serra do Cadeado, assim como *P. arambourgi*, também possui uma osteodentina predominante, porém com canais vasculares abundantes e relativamente proeminentes, uma ortodentina mais espessa e desgastes acentuados no enamelóide. As características microestruturais aproximam o hibodontiforme da Serra do Cadeado a determinados gêneros, como *Hybodus*, *Acrodus*, *Crassodus* e *Polyacrodus*. A organização e orientação dos cristalitos de fluorapatita em ambos os táxons refletem adaptações funcionais relacionada à dieta, enquanto o desgaste observado provavelmente indica dentes funcionais, com substituição dentária mais lenta. Esses resultados reforçam a conservação do padrão histológico pseudoosteodonte dentro dos Hybodontiformes e ampliam a compreensão evolutiva e ecológica do grupo através da microestrutura dentária.

Palavras-chave: Formação Aliança, Formação Rio do Rasto, Fósseis, Microestrutura, Tubarão.

ABSTRACT

Teeth constitute the main source of information about basal-divergent elasmobranchs, such as Hybodontiform sharks. In general, these teeth exhibit microstructural variations in their tissues (layer distribution), being classified into three histotypes: orthodont, osteodont, and pseudoosteodont. Among Hybodontiformes, such variations are phylogenetically broad, distributed throughout geological periods, and they remain still scarcely explored. Thus, this study aimed to investigate the microstructural changes in the teeth of two Hybodontiformes sharks: *Priohybodus arambourgi*, from the Aliança Formation (Tucano Basin, Upper Jurassic), and a hybodontiform of the Serra do Cadeado, from the Rio do Rasto Formation (Paraná Basin, Middle/Upper Permian). For this purpose, paleohistological description and comparison were carried out with Scanning Electron Microscopy (SEM) analyses. It was observed that both species exhibit a pseudoosteodont histotype, with significant variations in dentin layer thickness. *P. arambourgi* showed a higher concentration of osteodentin in the core, in addition to wear and micro-scratches on dental enameloid, suggesting a more generalist diet. The Serra do Cadeado taxon, such as *P. arambourgi*, also presents predominance of osteodentin, but with abundant and relatively prominent vascular canals, thicker orthodontin, and pronounced wear on the dental enameloid. The microstructural characteristics bring the Serra do Cadeado hybodontiform closer to certain genera, such as *Hybodus*, *Acrodus*, *Crassodus*, and *Polyacrodus*. The organization and orientation of fluorapatite crystallites in both taxa reflect functional adaptations related to diet, while the observed wear probably indicates functional teeth, with slower tooth replacement. These results reinforce the conservation of the pseudoosteodont histological pattern within Hybodontiformes and expand the evolutionary and ecological understanding of the group through dental microstructure.

Key-words: Aliança Formation, Fossils, Microstructure, Rio do Rasto Formation, Shark.

LISTA DE FIGURAS

REFERENCIAL TEÓRICO

- Figura 1. Filogenia do grupo de Chondrichthyes. As estrelas e linhas tracejadas representam as extinções. Fonte: adaptado de Benton (2014). 17
- Figura 2. Tecidos que compõem o enamelóide em Neoselachii. Abreviações: BCE, Enamelóide de Cristalitos Agrupados; PBE, Enamelóide de Fibras Paralelas; RBE, Enamelóide de Feixes Radiais; SCE, Enamelóide de Cristalito Único; TBE, Enamelóide de Fibras Emaranhadas. Fonte: adaptado de Enault *et al.*, 2015.23
- Figura 3. Padrões dentários em Elasmobrânquios. a) Ortodonte; b) Pseudoosteodonte; c) Osteodonte. Fonte: modificado de Zangerl; Winter; Hansen (1993) e Jambura *et al.* (2018, 2019).24

CAPÍTULO 1

- Figura 1. Sítio fossilífero de *Priohybodus arambourgi* (ponto vermelho), no contexto da Bacia do Tucano Sul. 37
- Figura 2. Morfologia geral dos dentes de *Priohybodus arambourgi* da Formação Aliança, Jurássico Superior, Nordeste do Brasil. LAPAL/SBF-2-127 – (A) vista lingual. (B) vista labial. (C) vista lateral. (D) vista oclusal. Escala: 5 mm. 40
- Figura 3. Secções de dentes de *Priohybodus arambourgi* da Formação Aliança. (A) LAPAL/SBF 02-081-1B - enamelóide em secção longitudinal, ampliação de 40x. (B) LAPAL/SBF 02-071-1 - detalhes do enamelóide e da ortodentina em secção longitudinal, ampliação de 40x. Abreviações: DT, túbulos dentinários; EN, enamelóide; OR, ortodentina.42
- Figura 4. Secções de dentes de *Priohybodus arambourgi* da Formação Aliança. (A) LAPAL/SBF 02-081-1A – as setas indicam os canais vasculares na osteodentina em secção longitudinal, ampliação de 5x. (B) LAPAL/SBF 02-226B – estrutura do denteon (círculo), composta por um canal vascular rodeado por duas dentinas circumvasculares em secção longitudinal, ampliação de 40x. (C) LAPAL/SBF 02-081-1A – deposição de tecido interdenteon (seta) entre os denteons (círculos) em secção longitudinal, ampliação de 10x. (D) LAPAL/SBF 02-226B – denteons próximos da ortodentina em corte longitudinal, ampliação de 40x. Abreviações: D.CV, dentina circumvascular; DE, denteons; EN, enamelóide; IN, tecido interdenteon; OR, ortodentina; OS, osteodentina; VC, canal vascular. 43
- Figura 5. Secções de dentes de *Priohybodus arambourgi* da Formação Aliança. (A) LAPAL/SBF 02-017 - denteon com canal vascular e túbulos dentinários em secção transversal, aumento de 40x. (B) LAPAL/SBF 02-032 – ramificações externas dos túbulos dentinários (setas amarelas) e tecido interdenteon em secção longitudinal, aumento de 40x. (C) LAPAL/SBF 02-131 - denticulos na borda cortante da cúspide lateral em secção no plano longitudinal do dente, aumento de 10x. (D) LAPAL/SBF 02-227A - fraturas nos tecidos

dentários em secção transversal, com aumento de 10x. Abreviações: DE, denteon; DN, denticulos; DT, túbulos dentinários; FT, fraturas; IN, tecido interdenteon; VC, canal vascular.45

Figura 6. Microscopia eletrônica de varredura (MEV) dos dentes de *Priohyodus arambourgi* da Formação Aliança. (A) LAPAL/SBF 02-081-1 – camada de cristaltos de fluorapatita perpendiculares ao ápice da cúspide do dente (quadrado preto). LAPAL/SBF 02-229 - (B) detalhes da junção de cristaltos individuais de fluorapatita distribuídos aleatoriamente (seta branca). (C) superfície do dente e aberturas dos túbulos dentinários. (D) porosidade no enamelóide entre os denticulos (seta branca) associada a cristaltos distribuídos aleatoriamente (superfície cinza claro) e orientação perpendicular dos cristaltos no ápice das serrilhas de corte (superfície cinza escuro). Abreviações: DT, túbulos dentinários; PE, porosidade no enamelóide.47

Figura 7. Microscopia eletrônica de varredura (MEV) dos dentes de *Priohyodus arambourgi* da Formação Aliança. (A) LAPAL/SBF 02-229 - microarranhões na superfície do enamelóide. (B) LAPAL/SBF 02-239 - microarranhões próximos às serrilhas de corte. (C) LAPAL/SBF 02-071-1 – secção longitudinal observado em MEV, mostrando delimitações (variações na tonalidade de cinza) de todos os tecidos do dente com ampliação dos túbulos dentinários na ortodentina (quadrado pontilhado). (D) LAPAL/SBF 02-032 - vista em secção longitudinal em MEV, mostrando canal vascular e túbulos dentinários nas adjacências (setas brancas). Abreviações: DT, túbulos dentinários; EN, enamelóide; OR, ortodentina; OS, osteodentina; VC, canal vascular.48

CAPÍTULO 2

Figura 1. Sítio fossilífero dos dentes do hibodontiforme da Serra do Cadeado (ponto vermelho), na Bacia do Paraná.74

Figura 2. Morfologia geral dos dentes do hibodontiforme da Serra do Cadeado da Formação Rio do Rasto, Permiano Médio/Superior, Bacia do Paraná, Brasil. LPRP/USP 0022 – (A) vista lingual. (B) vista labial. (C) vista lateral. (D) vista oclusal. Escala: 5 mm. Modificado de Laurini (2010).77

Figura 3. Secções de dentes do hibodontiforme da Serra do Cadeado. Secção longitudinal da cúspide lateral de LPRP/USP 0031 - (A) Visualização da osteodentina, ortodentina e do fragmento de enamelóide, em ampliação de 10x. (B) Detalhe do enamelóide, a seta branca indica inserções de fios de fibras irradiadas de túbulos dentinários adentrando o enamelóide, em ampliação de 40x. Abreviações: DT, túbulos dentinários; EN, enamelóide; OR, ortodentina; OS, osteodentina.79

Figura 4. Secções de dentes do hibodontiforme da Serra do Cadeado. (A) Secção longitudinal da cúspide central de LPRP/USP 0024 - visualização ampliada da ortodentina e dos túbulos dentinários (seta branca), em ampliação de 10x. (B) Secção longitudinal de LPRP/USP 0026 - linhas de crescimento (setas brancas) contornando a ortodentina na cúspide principal, em ampliação de 10x. (C) Secção longitudinal da cúspide lateral de LPRP/USP 0031 mostrando a diferenciação de túbulos dentinários na ortodentina, aproximação de uma possível dentina reparadora (quadrado branco pontilhado), em ampliação de 10x e 40x, respectivamente. (D)

Secção longitudinal da cúspide lateral de LPRP/USP 0031, demonstrando uma fratura (seta branca), ampliação de 10x. Abreviações: DT, túbulos dentinários; OR, ortodentina. 81

Figura 5. Secções de dentes do hibodontiforme da Serra do Cadeado. Secção longitudinal da cúspide central de LPRP/USP 0026 - (A) Canais vasculares no núcleo da osteodentina, em ampliação de 5x. (B) Estrutura de denteon composta por canal vascular e possível dentina circumvascular, denteon aproximado (quadrado pontilhado), em ampliação de 10x e 40x, respectivamente. (C) Secção longitudinal da cúspide central de LPRP/USP 0024 – tecido interdenteon (seta branca) depositado entre os denteons (círculos brancos), em ampliação de 5x. (D) Secção transversal de LPRP/USP 0032 – base da raiz do dente demonstrando o contato base/coroa (seta branca) e as perfurações, em ampliação de 5x. Abreviações: DE, denteons; IN, tecido interdenteon; OS, osteodentina; VC, canal vascular..... 83

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

BCE	Enamelóide de cristalitos agrupados (<i>Bundled Crystallite Enameloid</i>)
D.CV	Dentina circumvascular
DE	Denteons
DN	Dentículo
DT	Túbulos dentinários
EN	Enamelóide
FT	Fratura
IN	Tecido interdenteonal
Ma	Milhões de anos
MEV	Microscopia Eletrônica de Varredura
OR	Ortodentina
OS	Osteodentina
PBE	Enamelóide de fibras paralelas (<i>Parallel Bundled Enameloid</i>)
PE	Porosidade no enamelóide
RBE	Enamelóide de feixes radiais (<i>Radial Bundled Enameloid</i>)
RTJ	Recôncavo-Tucano-Jatobá
SCE	Enamelóide de cristalito único (<i>Single Crystallite Enameloid</i>)
SLE	Enamelóide de camada brilhante (<i>Shiny Layer Enameloid</i>)
TBE	Enamelóide de fibras emaranhadas (<i>Tangle Bundled Enameloid</i>)
VC	Canal vascular

Sumário

1. REFERENCIAL TEÓRICO	15
1.1 Evolução dos Chondrichthyes	15
1.2 Ordem Hybodontiformes.....	17
1.3 Ocorrência de Hybodontiformes em bacias sedimentares brasileiras	19
1.4 Dentes em Elasmobrânquios	20
1.5 Histologia em Dentes de Elasmobrânquios	21
REFERÊNCIAS DO REFERENCIAL TEÓRICO	25
INFORMAÇÕES SOBRE A DISSERTAÇÃO	32
CAPÍTULO 1	33
HISTÓTIPO DENTÁRIO E MICROESTRUTURA DO ENAMELÓIDE DE <i>PRIOHYBODUS ARAMBOURGI</i> (CHONDRICHTHYES: HYBODONTIFORMES) DO JURÁSSICO SUPERIOR DO NORDESTE DO BRASIL.....	33
Kelly Roberta da Silva ¹ , Valéria Gallo ² , Estevan Eltink ^{1,3}	33
¹ Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, Universidade Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana, Bahia, Brasil; ² Laboratório de Sistemática e Biogeografia, Departamento de Zoologia, Instituto de Biologia, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil; ³ Colegiado de Ecologia, Universidade Federal do Vale do São Francisco, Senhor do Bonfim, Bahia, Brasil.	33
Resumo	33
Abstract.....	34
1. Introdução	35
2. Material e Métodos	37
2.1 Área de Estudo e Contexto Geológico	37
2.2 Análise dos Materiais	39
3. Resultados.....	41
3.1 Descrição Histológica.....	41
3.2 Análise de Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV)	45
4. Discussão	49
4.1 Um contexto evolutivo para o padrão dentário de <i>Priohybodus arambourgi</i>	49
4.2 Enamelóide de <i>Priohybodus arambourgi</i>	53
4.3 Inferência Alimentar de <i>Priohybodus arambourgi</i>	56

5. Conclusões.....	59
Contribuições dos autores.....	60
Agradecimentos	60
Referências	60
CAPÍTULO 2	69
Evidências paleohistológicas em dentes de hibodontiforme da Formação Rio do Rasto na Serra do Cadeado, Paraná (Permiano Médio/Superior, Bacia do Paraná)	69
KELLY ROBERTA DA SILVA,*, ¹ e ESTEVAN ELTINK ^{1,2}	69
¹ Universidade Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana, Bahia 44036-900, Brasil, kellyroberta755@gmail.com;	69
² Universidade Federal do Vale do São Francisco, Senhor do Bonfim, Bahia 48970-000, Brasil, estevan.eltink@univasf.edu.br	69
RESUMO	70
ABSTRACT	70
1. INTRODUÇÃO.....	72
2. MATERIAIS E MÉTODOS.....	73
2.1 ÁREA DE ESTUDO E CONTEXTO GEOLÓGICO.....	73
2.2 MATERIAIS	76
3. RESULTADOS	78
3.1 DESCRIÇÃO HISTOLÓGICA.....	78
4. DISCUSSÃO.....	83
4.1 COMPARAÇÕES HISTOLÓGICAS DE ELASMOBRANCHII.....	83
4.2 MICROESTRUTURA NO ENAMELÓIDE EM DENTES DE HYBODONTIFORMES	91
5. CONCLUSÃO.....	92
AGRADECIMENTOS	93
CONTRIBUIÇÕES DOS AUTORES.....	93
LITERATURA CITADA	93
ANEXO 1.....	103

1. REFERENCIAL TEÓRICO

1.1 Evolução dos Chondrichthyes

Os Chondrichthyes (*chondros* = cartilagem, e *ichthys* = peixe) formam uma classe de peixes que se caracterizam, sobretudo, pelo esqueleto cartilaginoso mineralizado (Gadig *et al.*, 2023; Grogan; Lund, 2004; Grogan; Lund; Greenfest-Allen, 2012). Esse grupo inclui os tubarões, raias e quimeras, que juntos compõem uma das linhagens dos peixes gnathostomados, os primeiros vertebrados que desenvolveram mandíbula (Gillis; Shubin, 2009; Kardong, 2016). A partir de registros de dentes fósseis, estima-se que os Chondrichthyes surgiram por volta do Devoniano Inferior (415 Ma). Entretanto, escamas ou dentículos dérmicos, possivelmente atribuído a tubarões, encontrados em camadas do Ordoviciano Superior (455 Ma) e/ou Siluriano (~ 443 – 417 Ma), podem indicar uma origem ainda mais antiga para o grupo, embora, essa última permaneça uma hipótese incerta (Gadig *et al.*, 2023; Grogan; Lund, 2004; Nelson; Grande; Wilson, 2016). Quanto ao aparecimento desses primeiros dentes, denominados *Leonodus*, cujos dentes pequenos (4 mm), são reportados para a Europa (Long, 2011).

Considerado um grupo amplamente resistente e resiliente, os Chondrichthyes sobreviveram a quase todas, senão todas, as grandes extinções em massa ao longo da história da Terra, permanecendo bem distribuídos até os dias atuais (Gadig *et al.*, 2023; Grogan; Lund, 2004; Grogan; Lund; Greenfest-Allen, 2012). A diversidade atual desse grupo é estimada em aproximadamente 1.000 espécies (Fraser; Thiery, 2019), todavia, Gadig *et al.* (2023) indicam a existência de 1.220 espécies, distribuídas em cerca de 520 espécies de tubarões, 650 de raias e 50 de quimeras. Do ponto de vista taxonômico, essa diversidade é organizada em dois grandes grupos, considerados filogeneticamente irmãos: a subclasse Holocephali, constituída pelas quimeras, e a subclasse Elasmobranchii, formada pelos tubarões e pelas raias (Carroll, 1988; Grogan; Lund, 2004; Grogan; Lund; Greenfest-Allen, 2012; Kardong, 2016; Pough; Janis; Heiser, 2008). Embora compartilhem características diagnósticas, tais como a calcificação prismática no esqueleto cartilaginoso e cláspes nos machos para fertilização interna, esses dois grupos se distinguem principalmente por aspectos morfológicos relacionados à forma corporal e à dentição (Carroll, 1988; Grogan; Lund, 2004; Grogan; Lund; Greenfest-Allen, 2012). Grogan e Lund (2000) também destacam diferenciação entre a suspensão mandibular e anatomia craniana.

As quimeras, também conhecidas como peixes-rato, têm seus primeiros representantes datados para o Devoniano Superior (~ 382 – 358 Ma), a partir de restos fossilizados (Kardong,

2016). De acordo com Stahl e Chatterjee (1999), os principais registros estão associados a placas dentárias e espinhos de nadadeira dorsal, encontrados isoladamente. Atualmente, os holocéfalos são representados exclusivamente pela ordem Chimaeriformes, a qual é subdividida em três famílias: Callorhynchidae, Rhinochimaeridae e Chimaeridae, diferenciadas por características do focinho (Didier; Kemper; Ebert, 2012; Ebert, 2015). Destaca-se que esses peixes possuem placas dentárias em constante crescimento. Essas placas estão presas a mandíbula superior, fixadas ao crânio (Stahl; Chatterjee, 1999).

As arraias e os tubarões atuais (elasmobrânquios) formam o grupo Neoselachii (Ebert, 2015). Mesmo com sucesso evolutivo e pouca alteração ao longo do tempo, o grupo apresenta uma boa variação anatômica, biológica e morfológica, essa última é bem evidenciada nos dentes do grupo (Fraser; Thiery, 2019; Gadig *et al.*, 2023). As arraias, também conhecidas como Batoides (pertencentes à ordem Batoidea), possuem seus representantes datados para o Jurássico Inferior (~ 180 Ma), os registros fossilíferos estão relacionados principalmente a dentes isolados (Kardong, 2016; Last *et al.*, 2016). Caracterizadas pelo corpo achatado, grande parte das arraias são bentônicas portanto, possuem fendas branquiais inseridas na região ventral da cabeça (Last *et al.*, 2016). Além disso, as nadadeiras peitorais estão totalmente ou parcialmente unidas a cabeça e ao tronco (Kardong, 2016; Last *et al.*, 2016). A dentição parece ser do tipo esmagamento, uma vez que as espécies a utilizam para presas de corpos mais duros, como moluscos e crustáceos (Kardong, 2016). Já os tubarões (Selachii) (Ebert, 2015) se diferenciam por um corpo mais alongado que promove um melhor deslocamento dessas espécies na água. Diferentemente das arraias, as fendas branquiais dos tubarões estão concentradas lateralmente na cabeça e suas nadadeiras peitorais não são presas ao corpo (Gadig *et al.*, 2023). Grande parte das espécies de tubarões apresenta uma morfologia dentária serrilhada e pontiaguda (Kardong, 2016).

Como ressaltado acima, aparentemente os primeiros tubarões surgiram no final do Siluriano ou no início do Devoniano (Carroll, 1988; Pough; Janis; Heiser, 2008). As principais ordens representadas ao longo desses períodos incluem Cladoselachiformes, Symmoriiformes, Xenacanthiformes, Ctenacanthiformes e Hybodontiformes (Gillis; Donoghue, 2007; Ginter; Hampe; Duffin, 2010; Long, 2011). Muitas dessas ordens se extinguíram durante o Triássico (Carroll, 1988) e, outras, como os Hybodontiformes, resistiram até o final do Mesozoico (Grogan; Lund, 2004; Grogan; Lund; Greenfest-Allen, 2012; Maisey; Naylor; Ward, 2004).

Morfológicamente, os Hybodontiformes apresentam grandes espinhos ornamentados na nadadeira dorsal. Além disso, os machos diferenciam-se de todos os demais elasmobrânquios por possuírem exclusivamente um ou dois pares de espinhos cefálicos localizados logo após às órbitas (Everhart, 2011; Maisey, 1987; Rees, 1998; Rees *et al.*, 2013). Quanto as características dos dentes, os Hybodontiformes apresentam uma variedade morfológica entre dentes multicuspidados (coroa com uma cúspide central e cúspides acessórias menores) ou abaulados (túmidos). Quando presente, a base da raiz é do tipo ‘anulacorrhize’ (Böttcher, 2024; Maisey, 1987). Grande parte desses dentes são fossilizados sem a preservação das raízes, restando apenas as coroas dentárias que podem variar em altura. Destaca-se que tanto os dentes, quanto os espinhos de nadadeiras isolados são materiais propícios a fossilização, consequentemente são mais suscetíveis de serem encontrados (Everhart, 2011; Rees; Underwood, 2002).

Muitos tubarões Hybodontiformes são identificados e classificados taxonomicamente a partir de dentes isolados, que normalmente são preservados e registrados em estratos sedimentares do Paleozoico Superior ao Mesozoico (Rees; Underwood, 2002). Mesmo com muitas espécies marinhas, diversos Hybodontiformes são atribuídos a depósitos ambientais de água doce, como rios, lagos e estuários (Everhart, 2011; Maisey; Naylor; Ward, 2004; Rees, 1998; Underwood *et al.*, 2015). Gêneros como *Hybodus* e *Acrodus* foram encontrados em ambientes de água doce e salobra para o Mesozoico de diversas parte do mundo, como América do Norte e do Sul, Europa, África e Ásia (Cupello *et al.*, 2012; Maisey; Naylor; Ward, 2004). Essa transição de habitat parece ter sido mais acentuada por volta do Triássico e Jurássico e se estenderam até a extinção da ordem, no Cretáceo Superior (Wen *et al.*, 2022). Durante o Neojurássico e/ou Eocretáceo, as espécies do grupo aparentemente começaram a ocupar ambientes fluviais (Rees, 1998).

Os Hybodontiformes se diversificaram e alcançaram grande distribuição por volta do Triássico e Eojurássico, chegando a dominar os ecossistemas em que estavam inseridos (Rees; Underwood, 2008). Por volta do Neojurássico, eles reduziram drasticamente em ambientes marinhos, e passaram a ocupar outros tipos de ambientes, como ambientes lacustres. Esse declínio em mar aberto ocorreu provavelmente pelo aumento da competição com os Neoselachii, que a partir de então, passavam a se diversificar e dominar esse ambiente (Rees, 1998; Rees; Underwood, 2008). Isso perdurou até a extinção dos Hybodontiformes, no final do Cretáceo (Rees; Underwood 2008). Atualmente, a diversidade de espécies dos Hybodontiformes é dividida em cerca de cinco famílias, sendo elas: Hybodontidae, Acrodontidae, Lonchidiidae, Polyacrodontidae e Distobatidae (Ginter; Hampe; Duffin, 2010;

Nelson; Grande; Wilson, 2016; Rees, 2008; Rees; Underwood, 2002). Apesar da ampla distribuição dos Hybodontiformes em diversos continentes, seus registros continuam limitados para o Mesozoico da América do Sul. Essa escassez pode estar relacionada à falta de coleta ou de documentação do grupo (Cupello *et al.*, 2012).

1.3 Ocorrência de Hybodontiformes em bacias sedimentares brasileiras

As bacias sedimentares brasileiras, representam aproximadamente 64% do território nacional (Jasper, 2010). Particularmente, essas bacias caracterizam-se por preservar uma riqueza fossilífera referente a distintos períodos geológicos, que vão do Paleozoico ao Mesozoico, como ocorre nas bacias mundialmente conhecidas do Paraná, Parnaíba e Araripe (Jasper, 2010). Essas duas últimas, situadas no nordeste do Brasil, juntamente com as bacias Potiguar e Tucano-Jatobá, assim como diversas outras bacias da região, desenvolveram-se a partir do rifte entre a América do Sul e a África, culminando na origem do oceano Atlântico Sul (Assine, 2007; Carvalho; Melo, 2012). Entre a diversidade de fósseis de vertebrados registrados nessas bacias, destacam-se os Hybodontiformes, amplamente encontrados e descritos para diferentes formações geológicas.

Para o Brasil, o primeiro hibodontiforme foi descrito por meio de um dente pertencente à espécie '*Acrodus nitidus*', proveniente de estratos do Cretáceo Superior da Bahia (Woodward, 1888). Brito e Richter (2015), redescreveram o táxon de Woodward (1888) e atribuíram a família Lonchidiidae, gênero *Lissodus*, passando a se chamar *Lissodus nitidus* (Brito e Richter, 2015). Posteriormente, os estudos sobre Hybodontiformes parecem ter sido retomados apenas no final do século XX (Silva *et al.*, 2011). Grande parte dessas pesquisas estão voltadas para a região Nordeste do país. Entre esses estudos iniciais, destaca-se a descrição de *Tribodus limae* para a Formação Santana da Bacia do Araripe, em camadas do Cretáceo Inferior (Brito; Ferreira, 1989; Brito, 1992; Lane; Maisey, 2009, 2012).

Ainda para o Nordeste brasileiro, o gênero *Planohybodus* foi representado pelas espécies *Planohybodus* sp. e *Planohybodus marki*, registradas e descritas para o Cretáceo Inferior da Formação Malhada Vermelha, Bacia Lima Campos, no estado do Ceará e para a Formação Aliança – Jurássico da Bacia do Jatobá, Pernambuco (Pinheiro *et al.*, 2011, 2013; Gomes; Virgínio; França, 2017). Para essa última bacia, além de *P. marki*, também foram identificados *Parvodus* sp. (Silva *et al.*, 2013). *Planohybodus*, também foi descrito para o Cretáceo Inferior da Formação Missão Velha, na Bacia do Araripe, juntamente com novos achados de Lonchidiidae e *Parvodus* sp. (Cupello *et al.*, 2012), e para o Jurássico Superior da

Formação Brejo Santo, através de um espinho cefálico e um espinho dorsal de Hybodontidae (Batista *et al.*, 2023). Eltink *et al.*, (2018, 2025) descreveram dentes pertencentes ao gênero *Priohybodus*, reportados para o Jurássico Superior da Formação Aliança, Bacia do Tucano Sul – Bahia, consistindo na primeira ocorrência do gênero para o Brasil. Veiga, Bergqvist e Brito (2019), descreveram *Tribodus* sp. para o Cretáceo da Formação Açú, Bacia Potiguar. Essa espécie foi revisada e redescrita para o gênero *Distobatus*, agora designada como *Distobatus potiguarense* (Brito *et al.*, 2025).

Fragoso *et al.* (2019), descreveram diversos Hybodontiformes indeterminados para o Cretáceo Inferior da Formação Quiricó, Bacia Sanfranciscana, em Minas Gerais. O sul do Brasil parece conter os Hybodontiformes mais antigos recuperados em estratos sedimentares brasileiros até o momento. Os materiais incluem um espinho completo, datado para o Permiano Superior, da Formação Rio do Rasto, no Rio Grande do Sul, Bacia do Paraná (Malabarba *et al.*, 2003) e dentes reportados para o Permiano Médio/Superior da mesma formação geológica, porém coletados no estado do Paraná (Laurini, 2010).

1.4 Dentes em Elasmobrânquios

De maneira geral, os dentes de todos os vertebrados possuem um papel fundamental para o entendimento de diversas questões ontogenéticas, mineralógicas, ecológicas e evolutivas, essas últimas são bem demonstradas em dentes fósseis (Carlson, 1990). Os dentes de elasmobrânquios possuem uma base unida à cartilagem mandibular através de fibras presentes nos tecidos conjuntivos, associados aos da cavidade pulpar dentária (Carlson, 1990; Ginter; Hampe; Duffin, 2010). As mandíbulas desses elasmobrânquios se diferenciam dos demais vertebrados por um sequenciamento contínuo de dentes, funcionando como uma “esteira rolante”. A medida em que dentes funcionais vão sendo perdidos, dentes novos “substitutos” irão preenchendo esses espaços vazios (Berkovitz; Shellis, 2017; Carlson, 1990; Reif, 1982; Underwood *et al.*, 2015). Esse processo, conhecido como polifiodontia (Reif, 1982; Sasagawa, 2002) é uma das razões do grande número de materiais dentários fossilizados (tanto de tubarões modernos e fósseis) encontrados em bacias sedimentares (Smith *et al.*, 2013).

De acordo com Reif (1982), os dentes dos vertebrados se desenvolvem através de uma lâmina dentária. Essa lâmina é a responsável pela manutenção sequencial dos dentes, pois ela fabrica constantemente dentes substitutos antes mesmo da perda de dentes funcionais (Reif, 1982). Essa substituição dentária funciona como uma estratégia adaptativa para suprir as necessidades de funcionalidade e eficiência dos dentes, ou seja, a medida em que um dente

funcional vai sendo desgastado, dentes novos podem aparecer rapidamente, sendo essa uma característica fundamental dos dentes de tubarões e essenciais para manter a sobrevivência dessas espécies (Smith, 2003). Adicionalmente, os tubarões apresentam diversas morfologias dentárias que parecem estar relacionadas ao tipo de presas consumidas. Por exemplo, dentes triangulares, pontiagudos, laminados ou eventualmente serrilhados parecem ser adaptados para uma dieta mais macia, enquanto dentes mais abaulados e planos estão voltados a presas mais rígidas (Berkovitz; Shellis, 2017; Carlson, 1990; Fraser; Thiery, 2019). Mesmo com morfologias variadas, as coroas dentárias são formadas basicamente por dentina constituída por ortodentina ou dentina trabecular (osteodentina) e enamelóide inserido superficialmente (Carlson, 1990; Ginter; Hampe; Duffin, 2010; Zangerl; Winter; Hansen, 1993). Essa composição microestrutural pode ser observada em dentes de tubarões Hybodontiformes.

1.5 Histologia em Dentes de Elasmobrânquios

A microestrutura dos tecidos animais e vegetais é compreendida por meio de estudos histológicos, uma subárea da morfologia que identifica e descreve a distribuição e organização dos tecidos em organismos distintos (Souza; Medrado; Gitirana, 2010; Woehl; Woehl, 2016). Assim como a histologia, a paleohistologia é uma disciplina voltada ao estudo dos tecidos, porém fósseis (Cerdeira *et al.*, 2020). Neste último caso, a maioria das pesquisas com vertebrados são concentradas em materiais relacionados a ossos e dentes (Cerdeira *et al.*, 2020). Com base nesses estudos paleohistológicos, paleontólogos e biólogos evolucionistas podem identificar e aprofundar lacunas ainda persistentes a respeito do conhecimento funcional e sistemático das espécies, retratadas através das alterações microestruturais em dentes (Carlson, 1990).

Os primeiros estudos sobre paleohistologia em dentes de Chondrichthyes foram desenvolvidos ainda no século XIX, iniciando com a vasta contribuição de Louis Agassiz e Richard Owen com as publicações *Recherches sur les Poissons Fossiles* (1833-1844) e *Odontography* (1840-1845), respectivamente (Enault *et al.*, 2015; Zangerl; Winter; Hansen, 1993). Posteriormente, pesquisas paleohistológicas em dentes foram sendo aos poucos desenvolvidas, destacando-se aquelas que contribuem diretamente para a construção desse estudo, como Radinsky (1961), Reif (1973, 1982), Zangerl, Winter e Hansen (1993) e publicações atuais como as de Enault *et al.* (2015), Cuny, Guinot e Enault (2018), Jambura *et al.* (2018, 2019, 2020), esses últimos ressaltando a microestrutura em dentes de tubarões modernos.

De maneira geral, as técnicas investigativas iniciais baseadas em secções finas para o estudo da microestrutura em dentes ainda são amplamente utilizadas devido à sua relevância para o campo de estudo e pela maior facilidade de aquisição de materiais e confecção das lâminas (Cerdeira *et al.*, 2020; Zangerl; Winter; Hansen, 1993). O avanço tecnológico, proporcionou métodos ainda mais sofisticados, como análises de difração de raios-X, microrradiografias e microscopia eletrônica de varredura (MEV). Esses novos métodos contribuem e aprofundam o conhecimento microestrutural dos tecidos, principalmente quando aplicados junto a microscopia petrográfica (Zangerl; Winter; Hansen, 1993).

Dentes de elasmobrânquios possuem dois tecidos mineralizados reconhecidos, o enamelóide e a dentina (Enax *et al.*, 2012; Ginter; Hampe; Duffin, 2010; Nanci, 2024; Zangerl; Winter; Hansen, 1993). O enamelóide, inserido na região superficial da coroa dos dentes, consiste em um tecido altamente mineralizado (Enax *et al.*, 2012; Sasagawa, 2002; Sasagawa; Akai, 1992) capaz de suprir necessidades funcionais do dente, tais como morder ou triturar presas (Sasagawa, 2002). O mineral predominante em tubarões modernos é a fluorapatita ($\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3\text{F}$), isso também se aplica a tubarões fósseis, como *Prioniodon arambourgi* (Enax *et al.*, 2012; Silva, 2023). De acordo com Sasagawa (2002), o enamelóide se desenvolve a partir de células mesenquimais, através de três etapas essenciais: primeiro ocorre a formação da matriz do enamelóide por meio de células do epitélio e dos odontoblastos. Posteriormente, o processo de mineralização do enamelóide se inicia através de deposição de minerais no tecido (até então composto por matriz orgânica), que se estendem para a matriz dentária. De maneira conjunta, quando o enamelóide alcança a maturação, a dentina mineralizada se forma. A raiz, por sua vez, é a última a se desenvolver durante todo esse processo (Sasagawa, 2002; Sasagawa; Akai, 1992).

Em relação à microestrutura do enamelóide de tubarões modernos, são identificadas três camadas distintas: o Enamelóide de Camada Brilhante (SLE), o Enamelóide de Fibras Paralelas (PBE) e o Enamelóide de Fibras Embaralhadas (TBE), enquanto o Enamelóide de Cristalito Único (SCE) seria, até então, restrito a tubarões não-neoselachii (Enault *et al.*, 2015; Reif, 1973). Posteriormente, Enault *et al.* (2015) propuseram uma nova terminológica para o enamelóide de três camadas dos Neoselachii (*sensu* Reif, 1973), passando a dividi-lo em duas unidades específicas: a unidade SCE, que agora inclui o SLE, já que não existe distinções pronunciadas entre elas; e a unidade BCE (Enamelóide de Cristalitos Agrupados), que integra os componentes PBE, o novo componente RBE (Enamelóide de Feixes Radiais) e o TBE, sem alterações em suas definições originais (**Figura 2**).

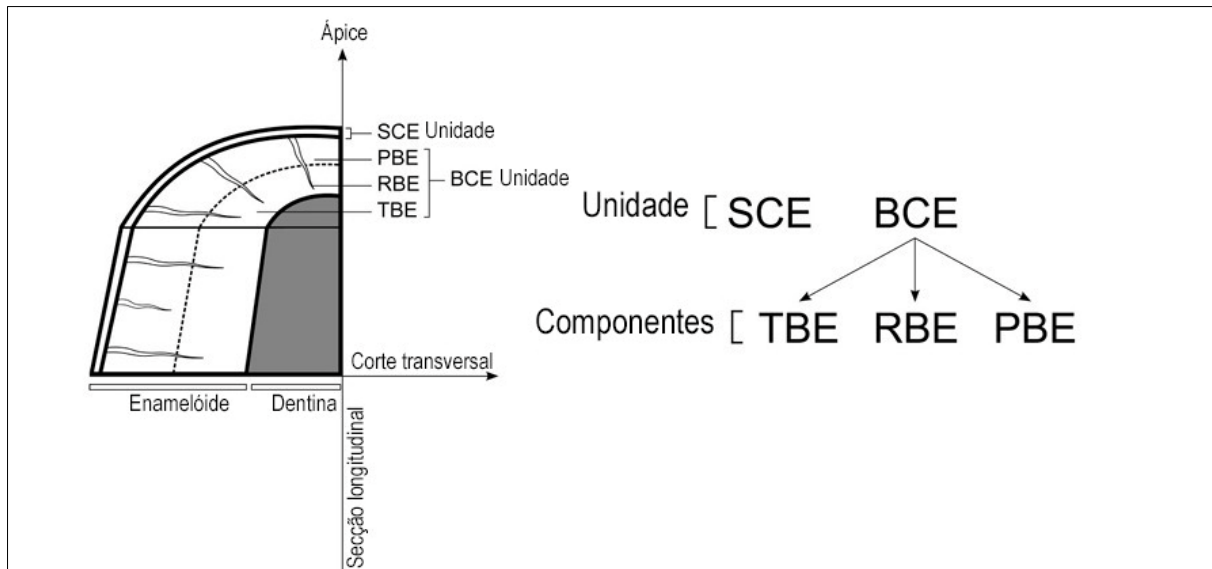


Figura 2. Tecidos que compõem o enamelóide em Neoselachii. Abreviações: BCE, Enamelóide de Cristalitos Agrupados; PBE, Enamelóide de Fibras Paralelas; RBE, Enamelóide de Feixes Radiais; SCE, Enamelóide de Cristalito Único; TBE, Enamelóide de Fibras Emaranhadas. Fonte: adaptado de Enault *et al.*, 2015.

A dentina, por outro lado, compõe a maior parte da coroa no interior do dente. Quando comparada ao enamelóide, esse tecido contém uma quantidade inferior de minerais (apatita), por essa razão, a dentina é mais macia e flexível, sendo constituída sobretudo por fibras de colágeno (Enax *et al.*, 2012; Nanci, 2024). A dentina é identificada principalmente pela presença de túbulos dentinários. Esses túbulos, são responsáveis pela formação e manutenção da dentina e se desenvolvem a partir de extensões citoplasmáticas (odontoblastos) (Nanci, 2024; Zangerl; Winter; Hansen, 1993). Por natureza, a dentina consiste em um tecido mais vulnerável, porém bastante resiliente, em eventuais danificações no tecido, células da polpa ou odontoblastos passam a depositar uma maior quantidade de dentina, esse processo é conhecido como “dentina reparadora” (Nanci, 2024).

Quando observada a deposição da dentina em elasmobrânquios, é possível identificar uma variação em três padrões específicos: ortodonte, pseudoosteodonte e osteodonte (ver Ginter; Hampe; Duffin, 2010; Jambura *et al.*, 2018, 2019, 2020; Zangerl; Winter; Hansen, 1993, Fig. 3 a, b). Os dentes ortodontes possuem uma cavidade pulpar aberta, rodeada por ortodentina finalizando no enamelóide externamente (**Figura 3 a**). Dentes pseudoosteodontes possuem tanto ortodentina quanto osteodentina, neste caso, o núcleo do dente irá apresentar osteodentina em maior quantidade, rodeado por uma camada de ortodentina já na altura das cúspides, finalizando no enamelóide (**Figura 3 b**). Por fim, dentes osteodontes se distinguem por um núcleo dentário preenchido completamente por osteodentina, circundado por enamelóide

(Figura 3 c) (Zangerl; Winter; Hansen, 1993, Fig. 3 a, b; Jambura *et al.*, 2018, 2019, 2020 e figuras contidas).

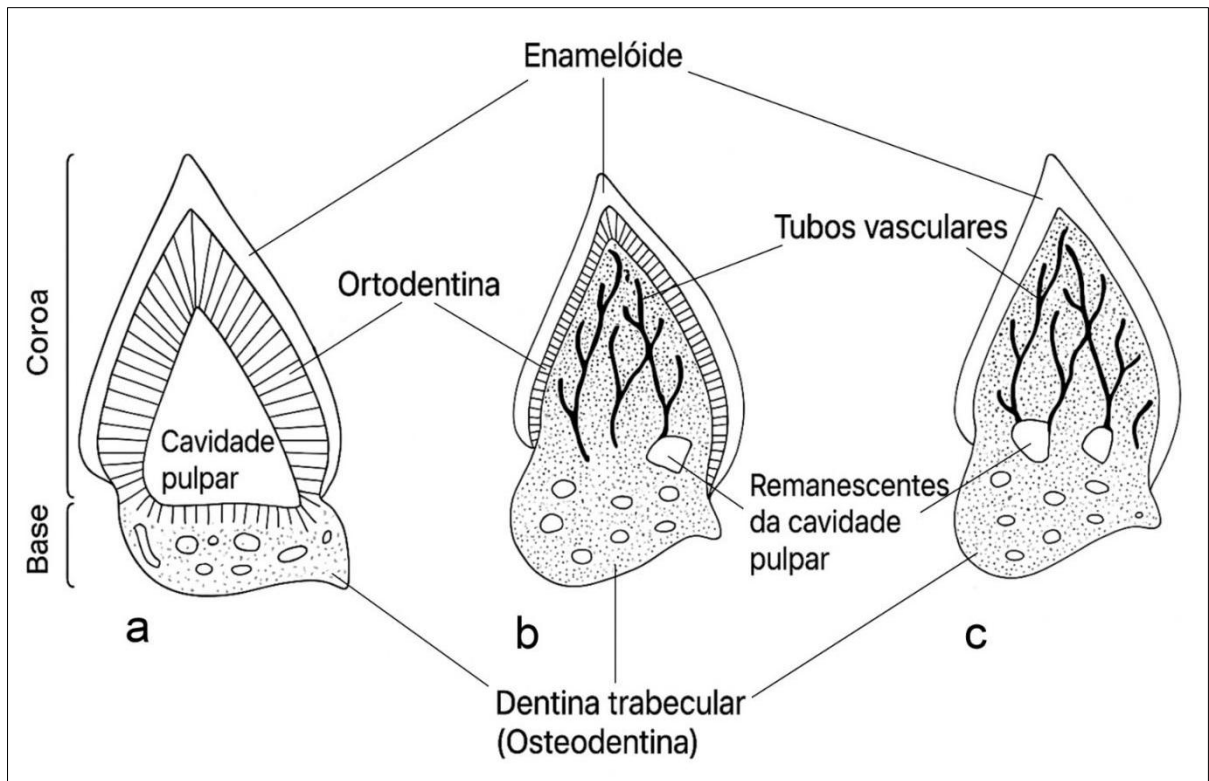


Figura 3. Padrões dentários em Elasmobrânquios. a) Ortodonte; b) Pseudoosteodonte; c) Osteodonte. Fonte: modificado de Zangerl; Winter; Hansen (1993) e Jambura *et al.* (2018, 2019).

Apesar do conhecimento e da relevância desses três histótipos, pesquisas sobre a microestrutura em dentes de elasmobrânquios fósseis no Brasil ainda são pouco desenvolvidas, com exceção para a ordem de tubarões Xenacanthiformes, que foram analisados por Ragonha (1984), Richter (2005) e Pauliv *et al.* (2014, 2017). Esses materiais são provenientes das Formações Corumbataí, Teresina e Rio do Rasto, respectivamente, todos da Bacia do Paraná. Descrições paleohistológicas, ainda da Formação Rio do Rasto, foram realizadas por Laurini (2010) para dentes de um táxon de Hybodontiformes. Com base nisso, percebe-se que o Brasil ainda carece de mais estudos e contribuições voltadas à paleohistologia em dentes de elasmobrânquios, especialmente para os tubarões Hybodontiformes.

REFERÊNCIAS DO REFERENCIAL TEÓRICO

- ASSINE, M. L. Bacia do Araripe. **Boletim de Geociências da Petrobras**, v. 15, n. 2, p. 371-389, 2007.
- BATISTA, T. A. *et al.* New data about the shark fauna of the Brejo Santo formation, Late Jurassic of the Araripe Basin, Northeastern Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 123, p. 104193, 2023. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2023.104193>
- BENTON, M. Evolution of Fishes After the Devonian. *In*: BENTON, M. **Vertebrate Palaeontology**. John Wiley & Sons. 2014. cap. 7, p.172-203.
- BERKOVITZ, B.; SHELLIS, R.P. Chondrichthyes 1: sharks. *In*: BERKOVITZ, B.; SHELLIS, R.P (eds.). **The Teeth of Non-Mammalian Vertebrates**. London: Academic Press, 2017. cap. 2, p. 5-27.
- BÖTTCHER, R. Root Resorption During Tooth Replacement in Sharks – A Unique Character of the Hybodontiformes (Chondrichthyes, Elasmobranchii). **Palaeodiversity**, v. 17, n.1, p. 121-194, 2024. <https://doi.org/10.18476/pale.v17.a6>
- BRITO, P. M. Nouvelles données sur l'anatomie et la position systématique de *Tribodus limae* Brito & Ferreira, 1989 (Chondrichthyes, Elasmobranchii) du Crétacé inférieur de la Chapada do Araripe (N-E Brésil). **Géobios**, v. 25, p. 143-150, 1992. [https://doi.org/10.1016/S0016-6995\(06\)80323-2](https://doi.org/10.1016/S0016-6995(06)80323-2)
- BRITO, P. M.; FERREIRA, P. L. N. The first hybodont shark, *Tribodus limae* ng, n. sp., from the Lower Cretaceous of Chapada do Araripe (North-East Brazil). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 61, n. 1, p. 53-57, 1989.
- BRITO, P. M.; RICHTER, M. The contribution of Sir Arthur Smith Woodward to the palaeoichthyology of Brazil – Smith Woodward's types from Brazil. *In*: JOHANSON, Z.; BARRETT, P. M.; RICHTER, M.; SMITH, M. (eds.). **Arthur Smith Woodward: His Life and Influence on Modern Vertebrate Palaeontology**. Geological Society, London, Special Publications 430, 2015, p. 201-217. <https://doi.org/10.1144/SP430.12>
- BRITO, P. M. *et al.* First occurrence of *Distobatus* Werner, 1989 (Elasmobranchii: Hybodontiformes) in the middle Cretaceous (Albian–Cenomanian) of Brazil: Taxonomic and biogeographical implications. **Cretaceous Research**, v. 171, p. 106119, 2025.
- CARLSON, S. J. Vertebrate Dental Structures. *In*: CARTER, J. G. (ed.). **Skeletal Biomineralization: Patterns, Processes and Evolutionary Trends**, New York: Van Nostrand Reinhold, 1990, v. 5, p. 235-260.
- CARROLL, R. L. **Vertebrate paleontology and evolution**. WH Freeman, 1988. 698p.
- CARVALHO, I. S.; MELO, J. H. G. de. Bacias Interiores do Nordeste. *In*: HASUI, Y.; CARNEIRO, C. D. R.; ALMEIDA, F. F. M. de; BARTORELLI, A. (org.). **Geologia do Brasil**. São Paulo: Beca, 2012, p. 502-509.

CERDA, I. A. *et al.* A basic guide for sampling and preparation of extant and fossil bones for histological studies. **Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina**, v. 20, n. 1, p.15–28, 2020.

CUNY, G.; GUINOT, G.; ENAULT, S. **Evolution of Dental Tissues and Paleobiology in Selachians**. Elsevier: Oxford, UK, 2018.

CUPELLO, C. D. *et al.* The Hybodontiformes (Chondrichthyes: Elasmobranchii) from the Missão Velha Formation (? Lower Cretaceous) of the Araripe Basin, North-East Brazil. **Comptes Rendus Palevol**, v. 11, n. 1, p. 41-47. 2012.
<https://doi.org/10.1016/j.crpv.2011.09.005>

DIDIER, D. A.; KEMPER, J. M.; EBERT, D. A. Phylogeny, Biology, and classification of extant Holocephalans. In: Carrier, J. C.; Musick, J. A.; Heithaus, M. R. (eds.). **Biology of Sharks and Their Relatives**, v. 2. CRC Press, Boca Raton, 2012. cap. 4, p. 97-121, 2012.

EBERT, D. A. Deep-sea cartilaginous fishes of the Southeastern Atlantic Ocean. **FAO Species Catalogue for Fishery Purposes**. n. 9. Rome, FAO. 2015. p. 251.

ELTINK, E. *et al.* Morphology and Paleoecology of a Hybodontiform with Serrated Teeth, *Priohybodus arambourgi*, from the Late Jurassic of Northeastern Brazil. **The Anatomical Record**, p. 1–28, 2025. <https://doi.org/10.1002/ar.25671>

ELTINK, E. *et al.* Novos Fósseis de Vertebrados da Formação Aliança (Jurássico Superior) na Porção Sul da Bacia Tucano e o Primeiro Registro de *Priohybodus* no Brasil. In: XI SIMPÓSIO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, 2018, Teresina. **Boletim de Resumos / Paleontologia em Destaque: Boletim Informativo da Sociedade Brasileira de Paleontologia**, p. 45.

ENAULT, S. *et al.* Chondrichthyan tooth enameloid: past, present, and future. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 174, n. 3, p. 549-570. 2015.
<https://doi.org/10.1111/zoj.12244>

ENAX, J. *et al.* Structure, composition, and mechanical properties of shark teeth. **Journal of Structural Biology**, v. 178, n. 3, p. 290-299, 2012.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.jsb.2012.03.012>

EVERHART, M. J. Occurrence of the hybodont shark genus *Meristodonoides* (Chondrichthyes; Hybodontiformes) in the Cretaceous of Kansas. **Transactions of the Kansas Academy of Science**, v. 114, n. 2, p. 33-46, 2011.
<https://doi.org/10.1660/062.114.0103>

FRAGOSO, L. G. C. *et al.* Shark (Chondrichthyes) microremains from the Lower Cretaceous Quiricó Formation, Sanfranciscana Basin, Southeast Brazil. **Historical Biology**, v. 33, n. 8, p. 1308-1316, 2019. <https://doi.org/10.1080/08912963.2019.1692830>

FRASER, G. J.; THIERY, A. P. Evolution, development and regeneration of fish dentitions. In: JOHANSON, Z.; UNDERWOOD, C.; RICHER, M. (eds.). **Evolution and development of fishes**. Cambridge University Press, 2019. cap. 9, p.160 – 171.

GADIG, O. B. F. *et al.* Biologia e modo de vida dos Elasmobrânquios. *In*: KOTAS, J. E. *et al.* (eds.). **PAN Tubarões**: Primeiro Ciclo do Plano de Ação Nacional para a Conservação dos Tubarões e Raias Marinhos Ameaçados de Extinção. Brasília (DF): ICMBio/CEPSUL, 2023. cap. 1, p. 22-43.

GILLIS, J. A.; DONOGHUE, P.C. J. The homology and phylogeny of Chondrichthyan tooth enameloid. **Journal of Morphology**, v. 268, n. 1, p. 33-49, 2007.
<https://doi.org/10.1002/jmor.10501>

GILLIS, J. A.; SHUBIN, N. H. The evolution of gnathostome development: insight from chondrichthyan embryology. **Genesis**, v. 47, n. 12, p. 825-841, 2009.
<https://doi.org/10.1002/dvg.20567>

GINTER, M.; HAMPE, O.; DUFFIN, C. J. Chondrichthyes: Paleozoic Elasmobranchii: Teeth. *In*: SCHULTZE, H. P. (ed.). **Handbook of Paleichthyology**. Munich: Verlag Dr. Friedrich Pfeil. 2010.

GOMES, E. C. A.; VIRGÍNIO, M. V. de O.; FRANÇA, M. A. G. de. Hybodontiformes do Jurássico: estudos preliminares no nordeste setentrional brasileiro. *In*: II CONGRESSO INTERNACIONAL DA DIVERSIDADE DO SEMIÁRIDO, 2017, Campina Grande. **Anais II CONIDIS**. Campina Grande: Realize Editora, 2017. Disponível em:
<https://ns1.editorarealize.com.br/artigo/visualizar/33561>. Acesso em: 06 de jul. 2025.

GROGAN, E. D.; LUND, R. *Debeerius ellefseni* (fam. nov., gen. nov., spec. nov.), an autodiastyle chondrichthyan from the Mississippian Bear Gulch Limestone of Montana (USA), the relationships of the Chondrichthyes, and comments on gnathostome evolution. **Journal of Morphology**, v. 243, n. 3, p. 219-245, 2000.
[https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1097-4687\(200003\)243:3<219::AID-JMOR1>3.0.CO;2-1](https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-4687(200003)243:3<219::AID-JMOR1>3.0.CO;2-1)

GROGAN, E. D.; LUND, R. The origin and relationships of early Chondrichthyans. *In*: CARRIER, J. C.; MUSICK, J. A.; HEITHAUS, M. R. (eds.). **Biology of Sharks and their relatives**, v. 1. CRC Press, Boca Raton, 2004. cap. 1, p. 3-29.

GROGAN, E. D.; LUND, R.; GREENFEST-ALLEN, E. The origin and relationships of early Chondrichthyans. *In*: CARRIER, J. C.; MUSICK, J. A.; HEITHAUS, M. R. (eds.). **Biology of Sharks and Their Relatives**, v. 2. CRC Press, Boca Raton, 2012. cap. 1, p. 3-29.

JAMBURA, P. L. *et al.* Tooth mineralization and histology patterns in extinct and extant snaggleteeth sharks, *Hemipristis* (Carcharhiniformes, Hemigaleidae) — Evolutionary significance or ecological adaptation?. **PLoS One**, v.13, n. 8, e0200951, 2018.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0200951>

JAMBURA, P. L. *et al.* Micro-computed tomography imaging reveals the development of a unique tooth mineralization pattern in mackerel sharks (Chondrichthyes; Lamniformes) in deep time. **Scientific Reports**, v. 9, n. 1, 9652, 2019. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-46081-3>

JAMBURA, P. L. *et al.* Evolutionary trajectories of tooth histology patterns in modern sharks (Chondrichthyes, Elasmobranchii). **Journal of Anatomy**, v. 236, n. 5, p. 753-771, 2020.
<https://doi.org/10.1111/joa.13145>

- JASPER, A. Legislação Para Exploração (Mineração) e Venda de Fósseis: Caracterização da Realidade Brasileira. **Geonomos**, v. 18, n. 1, p. 38–40, 2010.
- KARDONG, K. V. **Vertebrados**: anatomia comparada, função e evolução. Tradução: ARAUJO, C. L. C. DE; VANZELLOTTI, I.; VOEUX, P. L. 7. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2016.
- KLUG, S. *et al.* Skeletal anatomy of the extinct shark *Paraorthacodus jurensis* (Chondrichthyes; Palaeospinacidae), with comments on synchondontiform and palaeospinacid monophyly. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 157, p.107-134, 2009. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2009.00534.x>
- KLUG, S. *et al.* A Late Jurassic freshwater shark assemblage (Chondrichthyes, Hybodontiformes) from the southern Junggar Basin, Xinjiang, Northwest China. **Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments**, v. 90, p. 241-257, 2010. <https://doi.org/10.1007/s12549-010-0032-2>
- LANE, J. A.; MAISEY, J. G. Pectoral anatomy of *Tribodus limae* (Elasmobranchii: Hybodontiformes) from the Lower Cretaceous of northeastern Brazil. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 29, n. 1, p. 25-38, 2009. <http://dx.doi.org/10.1671/039.029.0120>
- LANE, J. A.; MAISEY, J. G. The Visceral Skeleton and Jaw Suspension in the Durophagous Hybodontid Shark *Tribodus limae* from the Lower Cretaceous of Brazil. **Journal of Paleontology**, v. 86, n. 5, p. 886-905, 2012. <https://doi.org/10.1666/11-139.1>
- LAST, P. R. *et al.* **Rays of the World**. CSIRO Publishing, 2016.
- LAURINI, Carolina Rettondini. **Elasmobrânquios fósseis da Serra do Cadeado, Estado do Paraná (formação Rio do Rasto, permiano superior)**. 2010. 79 f. Dissertação (Mestrado em Biologia Comparada) - Universidade de São Paulo, São Paulo, 2010.
- LONG, J. A. Sharks and their kin. In: LONG, J. A (ed.). **The Rise of Fishes**: 500 milion years of evolution. 2 ed. John Hopkins University Press, 2011. cap. 3, p. 287.
- MAISEY, J. G. Cranial Anatomy of the Lower Jurassic Shark *Hybodus reticulatus* (Chondrichthyes, Elasmobranchii), with Comments on Hybodontid Systematics. **American Museum Novitates**, n. 2878, p. 1-39, 1987.
- MAISEY, J. G. The Braincase of the Middle Triassic Shark *Acronemus tuberculatus* (Bassani, 1886). **Palaeontology**, v. 54, n. 2, p. 417-428, 2011. <https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2011.01035.x>
- MAISEY, J. G.; NAYLOR, G. J. P.; WARD, D. J. Mesozoic elasmobranchs, neoselachian phylogeny and the rise of modern elasmobranch diversity. **Mesozoic Fishes**, v. 3, p. 17-56, 2004.
- MALABARBA, M. C. *et al.* New data on the late Permian vertebrate fauna of Posto Queimado, Rio do Rasto Formation, southern Brazil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 6, p. 49-54, 2003.

- NANCI, A. Structure of the Oral Tissues: An Overview. *In*: NANCI, A (ed.). **Ten Cate's Oral Histology: Development, Structure, and Function**. Elsevier Health Sciences, 2024. cap. 1, p. 1-14.
- NELSON, J. S.; GRANDE, T. C.; WILSON, M. V. **Fishes of the World**. John Wiley & Sons, 2016, p.707.
- PAULIV, V. E. *et al.* 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, n. 1, p. 135-145, 2014. <http://dx.doi.org/10.1590/0001-37652014107612>
- PAULIV, V. E. *et al.* The first Western Gondwanan species of *Triodus* Jordan 1849: A new Xenacanthiformes (Chondrichthyes) from the late Paleozoic of Southern Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 80, p. 482-493, 2017. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2017.09.007>
- PINHEIRO, F. L. *et al.* Fauna de vertebrados eocretácicos de um afloramento da Bacia de Lima Campos, Ceará, Brasil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 14, n. 2, p. 189-198, 2011. <https://doi.org/10.4072/rbp.2011.2.07>
- PINHEIRO, F. L. *et al.* *Planohybodus marki* sp. nov., a new fresh-water hybodontid shark from the Early Cretaceous of northeastern Brazil. **Cretaceous Research**, v. 41, p. 210-216, 2013. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cretres.2012.12.005>
- POUGH, F. H.; JANIS, C. M.; HEISER, J. B. A. Radiação dos Chondrichthyes. *In*: POUGH, F. H.; JANIS, C. M.; HEISER, J. B. A. **A Vida dos Vertebrados**. Tradução: SOUZA, A. M.de.; AURICCHIO, P. 4. ed. São Paulo: Atheneu Editora, 2008. cap. 5, p. 101-117.
- RADINSKY, L. 1961. Tooth Histology as a Taxonomic Criterion for Cartilaginous Fishes. **Journal of Morphology**, v. 109, n. 1, p. 73-92. <https://doi.org/10.1002/jmor.1051090106>
- RAGONHA, Evaldo Wehmuth. **Taxionomia de dentes e espinhos isolados de Xenacanthodii (Chondrichthyes, Elasmobranchii) da Formação Corumbataí. Considerações cronológicas e paleoambientais**. Orientador: Rubens da Silva Santos. 1984. 166 f. Tese (Doutorado em Paleontologia e Estratigrafia) - Universidade de São Paulo, Instituto de Geociências, São Paulo, 1984.
- REES, J. Early Jurassic selachians from the Hasle Formation on Bornholm, Denmark. **Acta palaeontologica polonica**, v. 43, n. 3, p. 439-452, 1998.
- REES, J. Interrelationships of Mesozoic hybodont sharks as indicated by dental morphology—preliminary results. **Acta Geologica Polonica**, v. 58, n. 2, p. 217-221, 2008.
- REES, J. *et al.* Non-marine selachians from the basal Cretaceous of Charente, SW France. **Cretaceous Research**, v. 44, p. 122-131, 2013. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cretres.2013.04.002>
- REES, J.; UNDERWOOD, C. J. The status of the shark genus *Lissodus* Brough, 1935, and the position of nominal *Lissodus* species within the Hybodontoidae (Selachii). **Journal of**

Vertebrate Paleontology, v. 22, n. 3, p. 471-479, 2002. [https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2002\)022\[0471:TSOTSG\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2002)022[0471:TSOTSG]2.0.CO;2)

REES, J. A. N.; UNDERWOOD, C. J. Hybodont sharks of the English Bathonian and Callovian (Middle Jurassic). **Palaeontology**, v. 51, n. 1, p. 117-147, 2008. <https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2007.00737.x>

REIF, W. E. Evolution of dermal skeleton and dentition in vertebrates: the odontode regulation theory. In: HECHT, M. K.; WALLACE, B.; PRANCE, G. T. (eds.). **Evolutionary Biology**. Boston, MA: Springer, 1982. v. 15, cap. 7, p. 287-368. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-6968-8_7

REIF, W. E. Morphologie und Ultrastruktur des Hai- "Schmelzes". **Zoologica scripta**, v. 2, p. 231-250, 1973. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.1974.tb00753.x>

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.

SASAGAWA, I. Mineralization Patterns in Elasmobranch Fish. **Microscopy research and technique**, v. 59, n. 5, p. 396-407, 2002. <https://doi.org/10.1002/jemt.10219>

SASAGAWA, I.; AKAI, J. The fine structure of the enameloid matrix and initial mineralization during tooth development in the sting rays, *Dasyatis akajei* and *Urolophus aurantiacus*. **Journal of Electron Microscopy**, v. 41, n. 4, p. 242-252, 1992. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.jmicro.a050966>

SILVA, M. C. *et al.* Paleoiçtiofauna da Formação Aliança (Jurássico Superior), Bacia de Jatobá, nordeste do Brasil. In: CARVALHO, I. S.; SRIVASTAVA, N. K.; STROHSCHOEN, O.; LANA, C. C. (eds.). **Paleontologia: Cenários de Vida**. Rio de Janeiro: Interciência, 2011. v. 4, p. 595-608.

SILVA, M. C. *et al.* *Planohybodus marki* e *Parvodus* sp. na Formação Aliança, Jurássico Superior da Bacia de Jatobá, Nordeste do Brasil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 2013, Gramado. **Anais do XXIII Congresso Brasileiro de Paleontologia**. Gramado: Sociedade Brasileira de Paleontologia. 2013. p. 282.

SILVA, M. V. da C. **Fossildiagênese em dentes de *Prioxybodus arambourgi* provenientes da Formação Aliança (Bacia do Tucano - Jurássico Superior): análise por difração de raios-x**. 2023. 48f. Trabalho de Conclusão de Curso (Bacharelado em Ecologia) – Universidade Federal do Vale do São Francisco, Senhor do Bonfim, 2023.

SMITH, M. M. Vertebrate dentitions at the origin of jaws: when and how pattern evolved. **Evolution & Development**, v. 5, n. 4, p. 394-413, 2003. <https://doi.org/10.1046/j.1525-142X.2003.03047.x>

SMITH M. M. *et al.* Pattern formation in development of chondrichthyan dentitions: a review of an evolutionary model. **Historical Biology**, v. 25, n. 2, p. 1–16, 2013. <https://doi.org/10.1080/08912963.2012.662228>

SOUZA, D. S.; MEDRADO, L.; GITIRANA, L. B. Histologia. In: MOLINARO, E.; CAPUTO, L.; AMENDOEIRA, R. (org.). **Conceitos e Métodos para a Formação de Profissionais em Laboratórios de Saúde**. Rio de Janeiro: EPSJV, 2010. v. 2, cap. 2. p. 43-88.

STAHL, B. J.; CHATTERJEE, S. A Late Cretaceous chimaerid (Chondrichthyes, Holocephali) from Seymour Island, Antarctica. **Palaeontology**, v. 42, n. 6, p. 979-989, 1999.

UNDERWOOD, C. J. *et al.* Development and evolution of dentition pattern and tooth order in the skates and rays (Batoidea; Chondrichthyes). **PloS one**, v. 10, n. 4, e0122553, 2015.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0122553>

VEIGA, I. M. M. G.; BERGQVIST, L. P.; BRITO, P. M. The fish assemblage of the Cretaceous (? Albian-Cenomanian) Açú Formation, Potiguar Basin, Northeastern Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 93, p. 162-173, 2019.
<https://doi.org/10.1016/j.jsames.2019.04.015>

WEN, W. *et al.* Hybodontiform shark remains (Chondrichthyes, Elasmobranchii) from the Lower Triassic of Yunnan Province, China, with comments on hybodontiform diversity across the PTB. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 42, n. 1, e2108712, 2022.
<https://doi.org/10.1080/02724634.2022.2108712>

WOODWARD, A. S. XIV. Notes on some vertebrate fossils from the Province of Bahia, Brazil, collected by Joseph Mawson, Esq., F.G.S. **Journal of Natural History**, v. 2, n. 8, p. 132-136, 1888. <http://dx.doi.org/10.1080/00222938809460891>

WOEHL, V. M.; WOEHL, O. M. Métodos e técnicas de estudo em histologia. In: WOEHL, V. M.; WOEHL, O. M. (org.). **Histologia**. 3. ed. Florianópolis: Universidade Federal de Santa Catarina, 2016. cap. 1, p. 11-18. Disponível em:
https://morfologia.paginas.ufsc.br/files/2020/07/BIO_3OF_Livro_Histologia_Web.pdf
Acesso em: 10 de jul. 2025.

ZANGERL, R.; WINTER, H. F.; HANSEN, M. C. Comparative Microscopic Dental Anatomy in the Petalodontida (Chondrichthyes, Elasmobranchii). **Fieldiana Geology**, n. 26, p. 1-43, 1993.

INFORMAÇÕES SOBRE A DISSERTAÇÃO

Essa dissertação é estruturada em dois capítulos. O primeiro capítulo, intitulado "Histótipo dentário e microestrutura do enamelóide de *Prioxybodus arambourgi* (Chondrichthyes: Hybodontiformes) do Jurássico Superior do nordeste do Brasil", foi formatado seguindo as diretrizes da revista *Journal of Morphology*. Essa revista possui formato livre portanto, optamos por não separar as imagens do texto. O segundo capítulo, intitulado "Evidências paleohistológicas em dentes de hibodontiforme da Formação Rio do Rasto na Serra do Cadeado, Paraná (Permiano Médio/Superior, Bacia do Paraná)", foi formatado seguindo as diretrizes da revista *Journal of Vertebrate Paleontology*. Além disso, para facilitar a leitura, não separamos as imagens do texto.

Em anexo, a versão em inglês do primeiro capítulo, devidamente formatada de acordo com as normas da revista para fins de submissão do artigo.

CAPÍTULO 1

HISTÓTIPO DENTÁRIO E MICROESTRUTURA DO ENAMELÓIDE DE *PRIOHYBODUS ARAMBOURGI* (CHONDRICHTHYES: HYBODONTIFORMES) DO JURÁSSICO SUPERIOR DO NORDESTE DO BRASIL

Kelly Roberta da Silva¹, Valéria Gallo², Estevan Eltink^{1,3}

¹Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, Universidade Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana, Bahia, Brasil; ²Laboratório de Sistemática e Biogeografia, Departamento de Zoologia, Instituto de Biologia, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil; ³Colegiado de Ecologia, Universidade Federal do Vale do São Francisco, Senhor do Bonfim, Bahia, Brasil.

Correspondência: Kelly Roberta da Silva (kellyroberta755@gmail.com)

Financiamento: Este estudo foi financiado pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado da Bahia (FAPESB - 0497/2023); Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES - Código de Financiamento 001); Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia de Pernambuco (FACEPE), número do financiamento: APQ-1119-1.07/21.

Resumo

Os tubarões possuem dietas variadas e diferentes mecanismos de captura de presas. Como resultado, o grupo exibe uma diversidade significativa na morfologia dentária, refletida também nas estruturas internas dos dentes. A anatomia dentária interna aponta para a existência de três histótipos na filogenia dos elasmobrânquios: ortodonte, osteodonte e pseudoosteodonte. *Priohybodus arambourgi*, o mais antigo hibodontiforme conhecido a exibir bordas totalmente serrilhadas em uma coroa dentária multicuspidada, compartilhando forte similaridade com o padrão observado em numerosos tubarões modernos, foi registrado recentemente em estratos do Jurássico Superior da Bacia do Tucano, Nordeste do Brasil. Entendendo que variações histológicas revelam uma ferramenta relevante para investigações ecológicas e evolutivas de Elasmobranchii extintos, este estudo apresenta o padrão dentário interno desse hibodontiforme por meio de análises paleohistológicas e microscopia eletrônica de varredura (MEV). Em função da morfologia derivada do dente, era esperado que *P. arambourgi* compartilhasse um padrão dentário bastante semelhante ao de alguns Neoselachii pseudoosteodontes, com uma

condição osteodonte pronunciada *sensu stricto* e um enamelóide complexo. No entanto, os resultados mostram que *P. arambourgi* apresenta camadas dentárias pseudoosteodontes com cristalitos aleatórios no enamelóide. O enamelóide delgado e pouco espesso parece ser ineficaz para sustentar tal morfologia, explicando a presença de microarranhões extensos no enamelóide e o padrão singular de desgaste dentário. Este estudo corrobora que o padrão pseudoosteodonte permaneceu conservador ao longo da evolução dos Hybodontiformes, sendo encontrado inclusive em morfologias derivadas de dentes cortantes, indicando também que *P. arambourgi* poderia ter tido uma dieta mais generalista.

Palavras-chave: Dentes, Formação Aliança, Histologia, Microscopia Eletrônica de Varredura, Tubarão.

Abstract

Sharks possess varied diets and different prey capture mechanisms. As a result, the group exhibits a significant diversity in dental morphology, also reflecting the internal structures of the teeth. Internal dental anatomy points to the existence of three histotypes in elasmobranch phylogeny: orthodont, osteodont and pseudoosteodont. *Priohybodus arambourgi*, the oldest known hybodontiform to exhibit fully serrated edges on a multicuspidated tooth crown, sharing strong similarity to the pattern observed in numerous modern sharks, was recently recorded in Upper Jurassic strata of Tucano Basin, Northeastern Brazil. Understanding that histological variations reveals a relevant tool for ecological and evolutionary investigations to extinct Elasmobranchii, this study presents the internal dental pattern of this hybodontiform through paleohistological analyses and scanning electron microscopy (SEM). As a function of derived tooth morphology, it was expected that *P. arambourgi* would share a dental pattern rather similar to some pseudoosteodont Neoselachii, with a pronounced osteodont condition *sensu stricto* and a complex enameloid. However, the results show the presence in *P. arambourgi* of pseudoosteodont dental layers with random crystallites in the enameloid. The slender and faint enameloid seems to be ineffective to support for such morphology, explaining the presence of extensive micro-scratches on enameloid and singular pattern of tooth wear. This study corroborates that pseudoosteodont pattern remained conservative throughout evolution of Hybodontiformes, even found in derived cutting teeth morphology, also indicating that *P. arambourgi* could have had a more generalist diet.

Key-words: Aliança Formation, Histology, Scanning Electron Microscopy, Shark, Teeth.

1. Introdução

Os elasmobrânquios possuem mandíbulas compostas por uma sequência dentária, exceto algumas espécies que se alimentam por filtração (Berkovitz e Shellis 2017). Assim como os Osteíctios, os Chondrichthyes são caracterizados por uma variedade fenotípica, identificada sobretudo nos distintos formatos dentários (Fraser e Thiery 2019). De fato, os dentes de tubarões exibem uma diversidade morfológica significativa (Frazzetta 1988; Sasagawa 2002; Berkovitz e Shellis 2017), que parece estar associada aos diferentes estilos de vida das espécies, à ocupação variada do ambiente e aos tipos de dieta (Frazzetta 1988; Fraser e Thiery 2019; Bazzi et al. 2021; Cooper et al. 2023). Essa variação se reflete nos tecidos mineralizados, especialmente na anatomia dentária interna, como ocorre no enamelóide dos tubarões modernos (Reif 1973).

Os Hybodontiformes surgiram por volta do Devoniano Inferior e se extinguiram no final do Cretáceo (Everhart 2011). O grupo é identificado principalmente com base em dentes isolados, inteiros ou fragmentados, normalmente sem raízes (Rees e Underwood 2002; Klug et al. 2010; Everhart 2011). Outros restos esqueléticos, tais como neurocrânio, pós-crânio, mandíbulas, cintura escapular, denticulos dérmicos, espinhos cefálicos e dorsais, bem como espécimes completos ou parcialmente preservados, atribuídos a Hybodontiformes, também foram descritos na literatura (ver Maisey 1983, 1986, 1987, 1989; Brito e Ferreira 1989; Brito 1992; Lane e Maisey 2009, 2012; Stumpf et al. 2021; Batista et al. 2023). A coroa dentária típica dos Hybodontiformes é alta e delgada, contendo uma cúspide central proeminente e cúspides laterais que diminuem progressivamente de tamanho (Ginter et al. 2010). Todavia, muitas espécies do grupo apresentam diferenciação morfológica na dentição, com variações entre coroas baixas e altas multicuspidadas (Maisey 1987; Ginter et al. 2010). Histologicamente, essas coroas dentárias, assim como as de outros Chondrichthyes, são compostas por dois tecidos: o enamelóide e a dentina (Zangerl et al. 1993; Ginter et al. 2010; Enax et al. 2012). O enamelóide, como um tipo de tecido hipermineralizado originado de células mesenquimais, é semelhante ao esmalte de muitos vertebrados, incluindo os mamíferos, diferindo apenas no desenvolvimento dentário (Sasagawa 2002; Deang et al. 2018). Sua fase mineral predominante é a fluorapatita ($\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3\text{F}$) (Sasagawa 2002; Enax et al. 2012; Silva et al. 2024). A dentina é distinta, consistindo em um tecido mais flexível e com menor teor de minerais, sendo formada a partir de deposições dos odontoblastos (Francillon-Vieillot et al. 1990; Smith e Sansom 2000; Enax et al. 2012). A dentina é o principal tecido encontrado na

coroa dentária dos vertebrados, e essencial para a sustentação e desempenho funcional dos dentes (Nanci 2024).

Entre os elasmobrânquios, o tecido dentário pode ser organizado em três diferentes padrões: ortodonte, osteodonte ou pseudoosteodonte (Ginter et al. 2010; Cuny et al. 2018; Jambura et al. 2018). Em todos os histótipos, os dentes são cobertos por uma camada de enamelóide. Espécies com padrão dentário ortodonte apresentam a cavidade pulpar aberta, rodeada por ortodentina. Em espécies caracterizadas pelo histótipo osteodonte, o núcleo dentário tende a ser preenchido completamente por osteodentina. No histótipo pseudoosteodonte, a coroa e base dentária contém uma grande concentração de osteodentina, mas são circundadas por uma camada mais fina de ortodentina (ver Zangerl et al. 1993, Fig. 3 a, b; Jambura et al. 2018, 2019, 2020). Esses histótipos podem ter se desenvolvido a partir de uma ordem evolutiva preferencial, indicando que supostamente se originaram do padrão pseudoosteodonte plesiomórfico, que posteriormente se tornou mais complexo, eventualmente mudando para ortodentina ou osteodentina (Li et al. 2022). No entanto, poucos estudos, especialmente com elasmobrânquios de divergência inicial, buscam compreender a diversidade de tipos, revelando os padrões dentários na evolução dos peixes (Thangadurai et al. 2024). Isso é particularmente relevante para a investigação ecológica e evolutiva de muitos grupos extintos, como os tubarões Hybodontiformes, considerados grupo irmão dos Neoselachii (Maisey et al., 2004; Klug et al., 2009, 2010; Maisey, 2011).

Os Hybodontiformes apresentam dois histótipos dentários, o ortodonte e o pseudoosteodonte (ver Böttcher 2024). O padrão dentário de divergência inicial foi provavelmente o ortodonte (Maisey 1987), que deriva para o histótipo pseudoosteodonte, presente na maioria das espécies do grupo (Böttcher 2024). Vários gêneros da ordem permanecem sem investigações histológicas aprofundadas (Stumpf et al. 2021). O mesmo se aplica à espécie *Priohybodus arambourgi*. Duffin (2001) identificou o núcleo dentário dessa espécie como osteodonte. Outros estudos se concentraram apenas na microestrutura do enamelóide (ver Duffin e Cuny, 2008; Enault et al. 2015; Cuny et al. 2018). No entanto, a histologia dentária de *P. arambourgi* ainda permanece pouco explorada.

A falta de informações detalhadas sobre Hybodontiformes extintos, como *P. arambourgi*, demonstra que lacunas relacionadas à função e à evolução dos padrões histológicos dentários ainda podem ser preenchidas, contribuindo para desvendar padrões ecológicos, como mecanismo de alimentação, ou na história filogenética ao longo da evolução

dos Elasmobranchii (Jambura et al. 2018; Thangadurai et al. 2024). Embora os três padrões dentários sejam conhecidos, a literatura sobre microestrutura dentária em ordens extintas de tubarões permanece escassa, especialmente para os Hybodontiformes. Uma investigação mais aprofundada de tubarões fósseis primitivos é importante para preencher a lacuna ancestral dos histótipos dentários na filogenia. Nesse contexto, o padrão microestrutural representado nos dentes de *P. arambourgi* é revisitado em profundidade, permitindo comparações entre tubarões de divergência inicial e Neoselachii modernos. Além disso, o presente estudo traz uma descrição microestrutural, utilizada como ferramenta para inferências ecológicas e evolutivas.

2. Material e Métodos

2.1 Área de Estudo e Contexto Geológico

O material foi coletado no município de Araci, Bahia, Nordeste do Brasil. O sítio fossilífero está localizado na Bacia do Tucano Sul, em estratos da Formação Aliança (Jurássico Superior) (Figura 1).

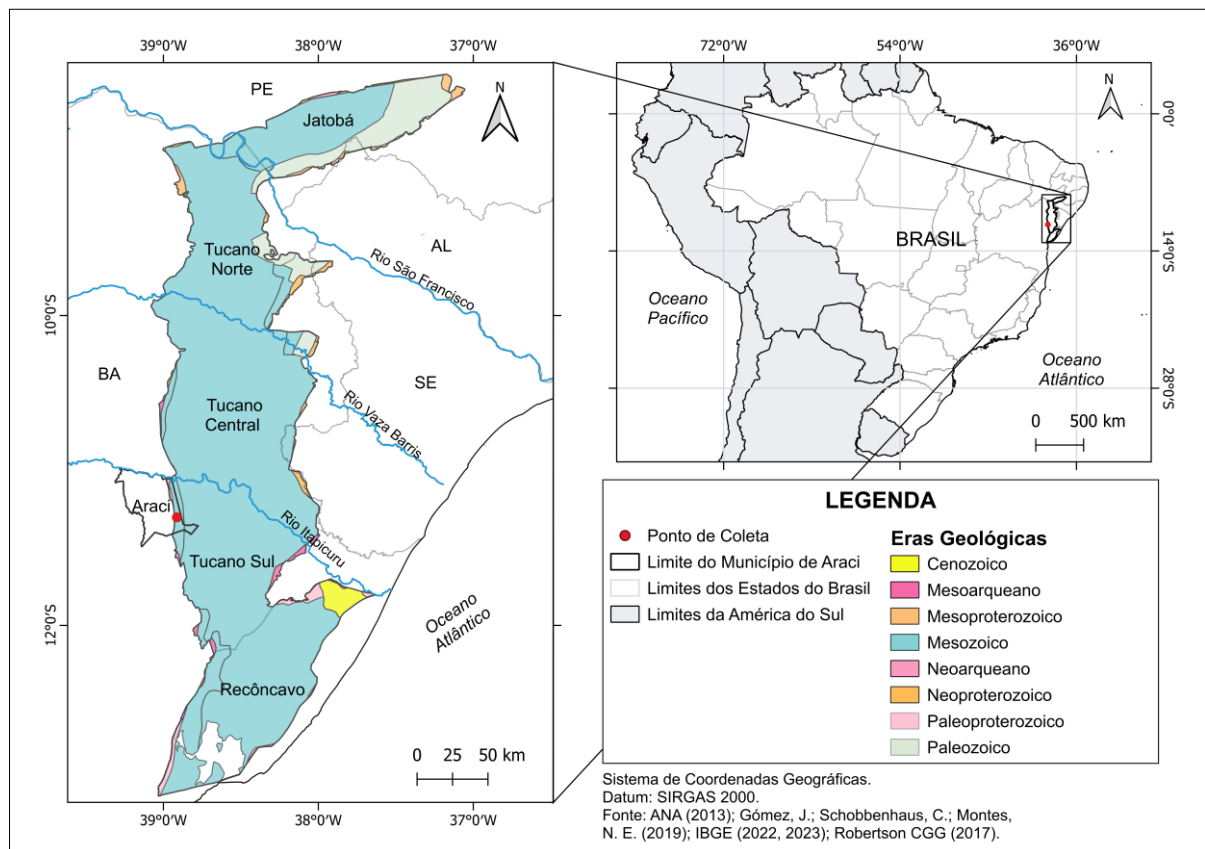


Figura 1. Sítio fossilífero de *Priohyodus arambourgi* (ponto vermelho), no contexto da Bacia do Tucano Sul.

A Bacia do Tucano faz parte do sistema de Bacias Recôncavo-Tucano-Jatobá (RTJ). A origem dessas bacias é atribuída ao processo de separação dos continentes sul-americano e africano, ocorrido durante o Cretáceo, contribuindo para a abertura do Oceano Atlântico Sul e a formação de diversas bacias sedimentares ao longo da costa leste brasileira (Guimarães 2002; Costa et al. 2007). Essas bacias possuem uma vasta paleodiversidade, pois registram fósseis de diversas eras geológicas, sendo, portanto, propícias e fundamentais para estudos paleontológicos.

A RTJ desenvolveu-se a partir de um rifteamento intercontinental abortado, ainda por volta do Cretáceo Inferior, sobre a litosfera cratônica do São Francisco (Milani et al. 2007; Gordon et al. 2017). Os processos sedimentares que afetaram esse sistema estão separados em quatro sequências, todas elas ocorreram durante o Mesozóico. A fase pré-rifte, mais relevante para este estudo, ocorreu durante o Jurássico Superior, e seus sedimentos estão associados ao Grupo Brotas (Guimarães 2002; Milani et al. 2007). Com idades definidas entre o Jurássico e o Cretáceo Inferior, esse grupo é caracterizado pela composição de sistemas continentais aluviais e deposições lacustres e flúvio-eólicas. Essa sequência estratigráfica inclui a Formação Aliança e a Formação Sergi (Brito 1987; Guimarães 2002; Milani et al. 2007).

A Formação Aliança representa depósitos caracterizados por sedimentação continental de lagos rasos, com incidências sedimentares fluviais (de Araújo et al. 2010; Silva et al. 2011). A litologia da Formação Aliança é marcada por conglomerados e arenitos, folhelhos com tonalidades vermelho-tijolo, alterando a siltitos, com estratificações plano-paralelas, cruzadas e ondulações (Brito 1987; de Araújo et al. 2010). A Formação Aliança é dividida em dois Membros que divergem a partir dos aspectos litológicos presentes, sendo eles: Boipeba e Capianga. O Membro Boipeba apresenta arenitos médios avermelhados, intercalando para marrom, subarredondados, às vezes com estratificações cruzadas; enquanto isso, o Membro Capianga apresenta folhelhos avermelhados com intercalações de calcário, arenitos finos a sílticos (Brito 1987; Da Rosa e Garcia 2000; Guimarães 2002). Essa formação é associada ao Jurássico Superior (Titoniano) com base em registros de ostracodes não marinhos (Brito 1987; Caixeta et al. 1994; Guzmán-González et al. 2016; Almeida-Lima et al. 2022).

As características geológicas da área estudada (Figura 1) demonstram uma exposição vertical reduzida, limitando a identificação completa do perfil estratigráfico. O afloramento estudado é pequeno e geologicamente caracterizado pela Formação Aliança indivisa (Guimarães 2002). No topo do afloramento, os fósseis estão associados a arenitos calcíferos,

seixos e intraclastos argilosos (Eltink et al. 2025). Possíveis deposições lacustres para a localidade podem ser reconhecidas pela intercalação de grandes pelitos avermelhados com camadas de arenito. Embora não haja nenhum membro aparente da Formação Aliança na área, a coloração avermelhada das rochas, associada a evidências fósseis de fragmentos de peixes, sugere uma correlação com o Membro Capianga. Entretanto, a presença de arenitos avermelhados, de granulação média, com estrutura maciça ou estratificação plana paralela incipiente, inseridos na base do solo, indica uma aproximação aos depósitos fluviais do Membro Boipeba (Eltink et al. 2025).

O afloramento representa uma nova paleofauna para a margem ocidental da Bacia do Tucano (Eltink et al. 2018). Os fósseis encontrados incluem numerosos dentes isolados de Hybodontiformes, como *Planohybodus* e *Priohybodus* (sendo este último o mais relevante para esta pesquisa), diversas escamas e dentes de *Lepidotes*, placas dentárias de dipnóicos, fragmentos ósseos de *Mawsonia*, dentes e osteodermos de crocodiliformes, fragmentos de tartaruga e coprólitos indet. (Eltink et al. 2018, 2025).

2.2 Análise dos Materiais

Todos os dentes de *P. arambourgi* estão depositados na coleção científica do Laboratório de Paleontologia (acrônimo LAPAL/SBF) da Universidade Federal do Vale do São Francisco (UNIVASF), Senhor do Bonfim, Bahia – Brasil. A coleção reúne mais de 200 dentes de *P. arambourgi*, que variam entre fósseis inteiros e fragmentados. Esses dentes fazem parte do primeiro registro da espécie no Brasil (Eltink et al. 2025).

Os dentes de *P. arambourgi* são caracterizados como homodontes (Duffin 2001; Cappetta 2012; Eltink et al. 2025) e apresentam uma coroa multicúspide composta por uma cúspide central maior, larga, e de formato triangular, e cúspides laterais menores. Essas cúspides acessórias tendem a diminuir gradualmente em tamanho a partir do segundo par. Todas as cúspides possuem bordas serrilhadas (Goodwin et al. 1999; Perea et al. 2001; Duffin 2001; Cuny et al. 2004; Soto et al. 2012). A maior parte dos dentes está ausente de raiz (ver Figura 2). Para informações morfológicas mais detalhadas, consultar Eltink et al. (2025).

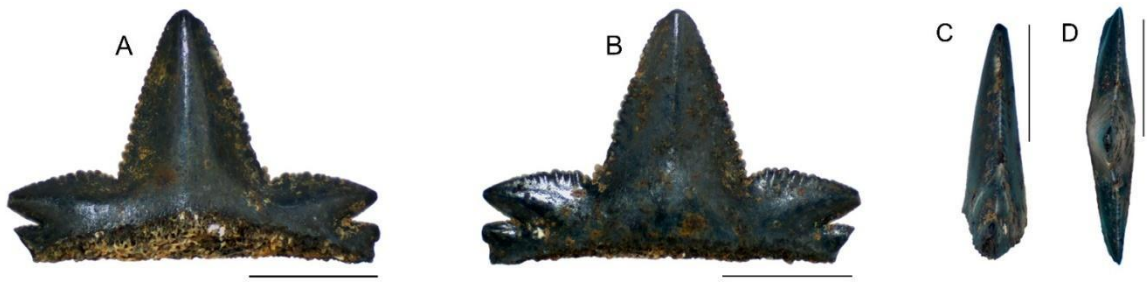


Figura 2. Morfologia geral dos dentes de *Priohybodus arambourgi* da Formação Aliança, Jurássico Superior, Nordeste do Brasil. LAPAL/SBF-2-127 – (A) vista lingual. (B) vista labial. (C) vista lateral. (D) vista oclusal. Escala: 5 mm.

A paleohistologia ainda é amplamente utilizada no campo paleontológico devido à sua viabilidade investigativa em dentes fósseis (Zangerl et al. 1993; Cerda et al. 2020). Para a confecção de lâminas petrográficas, os espécimes foram selecionados abrangendo diferentes partes do dente (ver abaixo). Os materiais foram emblocados em resina epóxi (*Redelease* 2004), combinada com catalisador (*Redelease* 3154) na proporção de 100:50 e seccionados em uma serra equipada com lâmina diamantada. O lado de montagem das secções foi lixado a úmido usando pós abrasivos (carboneto de silício) de granulações variadas, 220, 500 e 1000, sobre uma placa de vidro, até que os blocos ficassem lisos e sem ranhuras. As lâminas foram produzidas usando os métodos sugeridos por Lamm (2013) e Cerda et al. (2020).

Para a identificação microestrutural dentária, as lâminas foram analisadas sob microscopia petrográfica (BEL – modelo 12MP USB2.0). As fotomicrografias foram obtidas sob luz normal dos espécimes LAPAL/SBF 02-017, LAPAL/SBF 02-032, LAPAL/SBF 02-071 (com duas amostras dentárias identificadas, aqui denominadas LAPAL/SBF 02-071-1 e LAPAL/SBF 02-071-2), LAPAL/SBF 02-081 (dividida nas amostras 02-081-1, 02-081-1A e 02-081-1B), LAPAL/SBF 02-131, LAPAL/SBF 02-226B e LAPAL/SBF 02-227A.

A microscopia eletrônica de varredura (MEV) teve como objetivo investigar a composição do enamelóide, bem como a diferenciação dos cristalitos, selecionando os materiais: LAPAL/SBF 02-032, LAPAL/SBF 02-071, LAPAL/SBF 02-081-1, LAPAL/SBF 02-229, LAPAL/SBF 02-238 e LAPAL/SBF 02-239. Para as imagens da análise por microscopia eletrônica de varredura (MEV), utilizou-se um JEOL JSM-6390LV, no Instituto Gonçalo Moniz, Fundação Oswaldo Cruz (Fiocruz), Salvador/BA. As imagens foram obtidas com resolução de 3 nm a 30Kv (alto vácuo) e 4 nm a 30Kv (baixo vácuo).

Existe uma grande complexidade e variação nomenclatural dos tecidos dentários para Chondrichthyes, e algumas estruturas ainda são controversas quanto à terminologia. Isso se deve principalmente à similaridade entre a dentina e o osso, que devem ser frequentemente comparados (Smith e Sansom 2000). A base terminológica das estruturas dentárias utilizada nesta pesquisa seguiu diversos trabalhos, como Radinsky (1961), Zangerl et al. (1993) e Laurini (2010), para definições microestruturais e nomenclaturais, e estudos mais recentes, como Jambura et al. (2018, 2019, 2020). Consideramos também Enault et al. (2015) e Cuny et al. (2018) para a compreensão do enamelóide.

3. Resultados

3.1 Descrição Histológica

Os dentes de *P. arambourgi* revelam duas camadas de dentina: uma osteodentina (dentina trabecular) que compõe grande parte da base da coroa e das cúspides, e uma camada de ortodentina, menos concentrada, que se deposita externamente à osteodentina, na altura das cúspides (Figuras 3 e 4). Essas características dentárias básicas observadas em *P. arambourgi* indicam um histótipo pseudoosteodonte (*sensu* Jambura et al. 2018) e corroboram a observação prévia de Duffin (2001), ao descrever *P. arambourgi* (espécime P65461), na qual foi identificada uma maior concentração de osteodentina na coroa do dente.

Uma fina camada de enamelóide recobre a superfície do dente. O enamelóide se distingue dos demais tecidos por uma aparência homogênea, densa e compacta, com fina espessura e com padrão semitransparente (Figura 3A) (Laurini 2010). Devido à natureza compacta, não há presença de canais vasculares no enamelóide, embora pequenos canais pareçam ser túbulos dentinários (ver análise MEV adiante). A deposição do enamelóide parece ser uniforme, com o ápice das cúspides apresentando um espessamento dessa camada.

Abaixo do enamelóide, encontra-se a primeira camada de dentina, a ortodentina (Figura 3B). Esse tecido é mais espesso que o enamelóide, sendo bastante característico devido à grande concentração de túbulos dentinários, que, distribuídos paralelamente, possuem projeções extensas de fibras, conhecidas como fibras de Tome's (*sensu* Zangerl et al. 1993). As ramificações de fibras se estendem distalmente até próximo ao enamelóide, por vezes aparentando adentrar nessa camada mais externa. Tanto os túbulos dentinários quanto as fibras de Tome's contribuem para a formação da dentina, ampliando os processos odontoblásticos para regiões internas do enamelóide (Zangerl et al. 1993; Hoffman et al. 2016). Além disso, os túbulos são também constituídos por fluidos dentinários e fibras nervosas (Carlson 1990). Essas

características demonstram como essas estruturas desempenham um papel fundamental na funcionalidade e eficácia dos dentes. Nos dentes de Hybodontiformes, uma dentina palial pode estar depositada no limite entre o enamelóide e a dentina (ver Radinsky 1961; Maisey 1987; Bhat et al. 2018). Entretanto, não fica claro para os dentes de *P. arambourgi* a presença ou alguma distinção como tal.

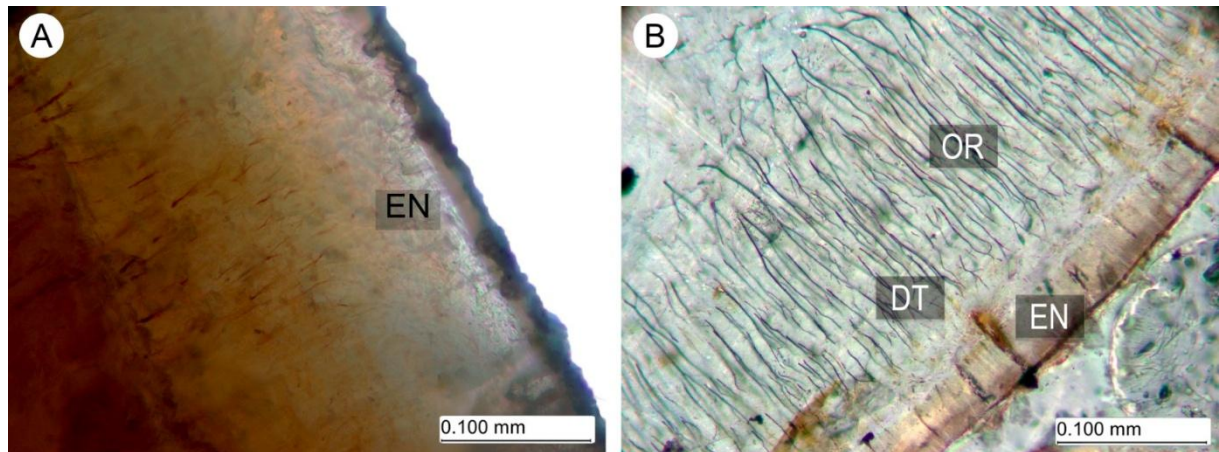


Figura 3. Secções de dentes de *Priohyodus arambourgi* da Formação Aliança. (A) LAPAL/SBF 02-081-1B - enamelóide em secção longitudinal, ampliação de 40x. (B) LAPAL/SBF 02-071-1 - detalhes do enamelóide e da ortodentina em secção longitudinal, ampliação de 40x. Abreviações: DT, túbulos dentinários; EN, enamelóide; OR, ortodentina.

Em *P. arambourgi* o núcleo dentário é composto pela segunda dentina, a osteodentina. Com aspecto poroso, a osteodentina apresenta numerosos canais vasculares dispersos, sem distribuição uniforme ou tamanhos definidos (Figura 4A). Esses canais se estendem da base do dente em direção ao ápice coronal e, por vezes, adentram na ortodentina. Em alguns canais vasculares centrais é possível observar camadas de dentinas circumvasculares, nas quais uma está inserida mais próxima ao canal vascular, com coloração mais escura, e outra mais externa, que se integra ao tecido interdenteonal (Figura 4B). Essa deposição de dentina demonstra que, ao longo do desenvolvimento dentário, houve uma relação na formação da dentina (odontoblastos) e dos canais vasculares, como observado em dentes de *Neopterygii* do gênero *Sargodon* (Andreev 2011).

Externamente aos canais vasculares, observam-se camadas contínuas, bem definidas e organizadas, constituindo os denteons (Figura 4B). Os túbulos dentinários estão dispersos e se estendem por essas camadas. Apesar dos denteons estarem relacionados à ósteons primários encontrados exclusivamente em ossos compactos, na matriz dentária, eles podem ser formados por meio de deposição de dentina, com adições de camadas de colágeno mineralizado (Zangerl

et al. 1993; Pretto et al. 2014; Thangadurai et al. 2021, 2024). Entre cada denteon, é perceptível a deposição de um tecido interdenteon, embora *P. arambourgi* apresente uma baixa concentração devido à aproximação entre cada um dos denteons (Figura 4C). Em alguns peixes, Thangadurai et al. (2021, 2024) relatam que a matriz interdenteon é constituída por fibras de colágeno com diferentes diâmetros, como visto em *Anarhichas lúpus*.

Além disso, no tecido interdenteon, foram observadas algumas ramificações, semelhantes aos filamentos dos túbulos dentinários, distribuídas por todo o tecido da osteodentina, provavelmente sendo projeções desses túbulos (Zangerl et al. 1993). Essas ramificações localizam-se próximas à base do dente e se estendem em direção à ortodentina. Na interface dessa última dentina, o espécime LAPAL/SBF 02-226B apresentou uma grande concentração de diversos denteons (Figura 4D).

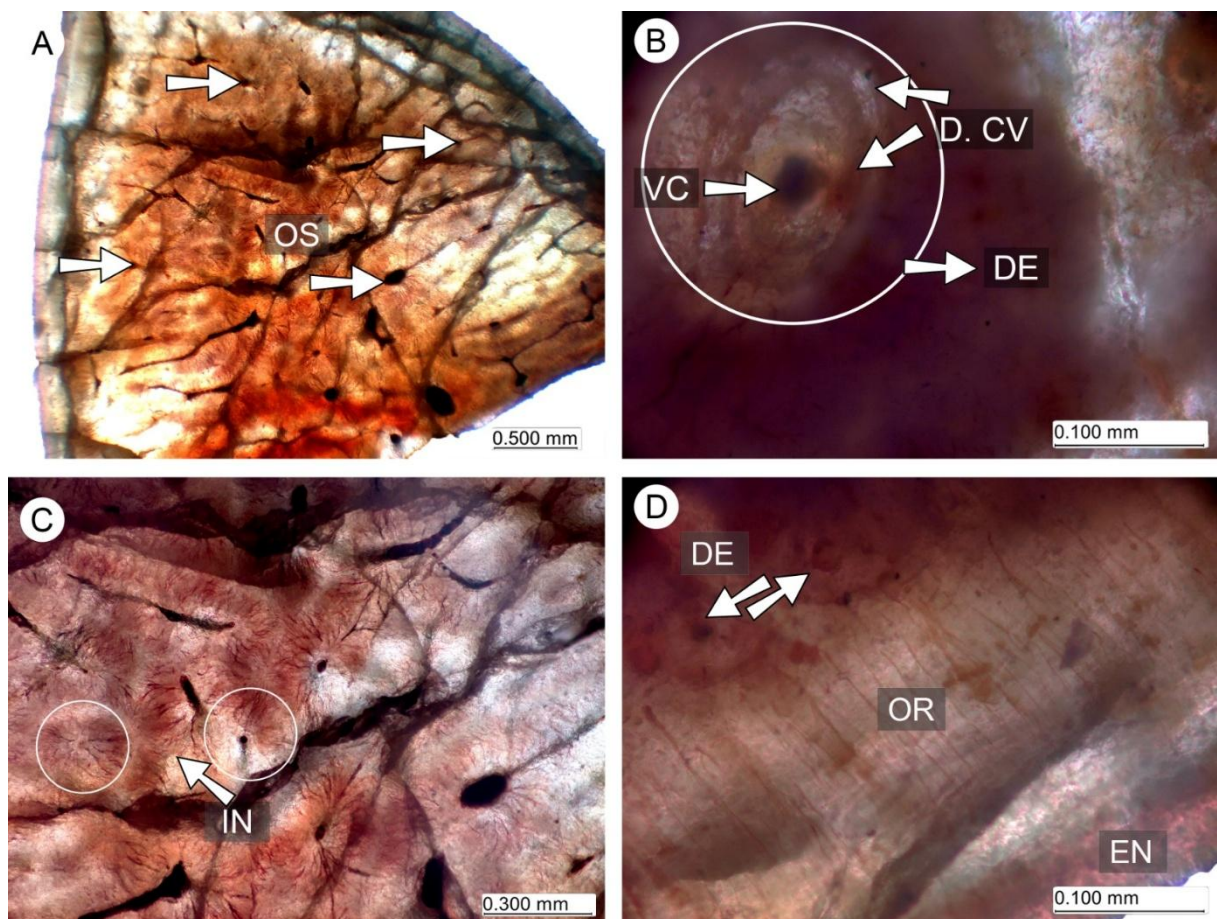


Figura 4. Secções de dentes de *Priohybodus arambourgi* da Formação Aliança. (A) LAPAL/SBF 02-081-1A – as setas indicam os canais vasculares na osteodentina em secção longitudinal, ampliação de 5x. (B) LAPAL/SBF 02-226B – estrutura do denteon (círculo), composta por um canal vascular rodeado por duas dentinas circumvasculares em secção longitudinal, ampliação de 40x. (C) LAPAL/SBF 02-081-1A – deposição de tecido interdenteon (seta) entre os denteons (círculos) em secção longitudinal, ampliação de 10x. (D) LAPAL/SBF 02-226B – denteons próximos da ortodentina em corte longitudinal, ampliação de 40x. Abreviações: D.CV, dentina

circumvascular; DE, denteons; EN, enamelóide; IN, tecido interdenteonal; OR, ortodentina; OS, osteodentina; VC, canal vascular.

Os túbulos dentinários estão distribuídos ao redor dos canais vasculares, formando fibras finas, curtas e retas que atravessavam ambas as dentinas circumvasculares (Figura 5A). Destaca-se que os túbulos dentinários encontrados nesse tecido apresentam uma densidade bem menor quando comparados com aqueles concentrados na ortodentina. Essas últimas características foram descritas para os túbulos dentinários presentes na osteodentina da raiz em *Galeocerdo cuvier* (Moyer e Bemis 2017). Túbulos dentinários próximos aos canais vasculares também foram observados em cortes longitudinais em regiões mais periféricas, formando emaranhados (Figura 5B). Esses túbulos parecem ter uma organização preferencial e atravessam o tecido interdenteonal, que está altamente concentrado na amostra LAPAL/SBF 02-032 como canais anastomosados, apresentando forte semelhança com as ramificações externas dos túbulos dentinários encontradas na raia *Myliobatis* sp., sendo, portanto, uma característica dos elasmobrânquios em geral (ver Zangerl et al. 1993, Fig. 4 B). Abaixo dessa densa rede conectiva, foi possível identificar alguns prováveis pequenos denteons e/ou canais vasculares (Figura 5B). Os dentículos na borda cortante são compostos por dois tecidos, o enamelóide e a ortodentina, e estão presentes ao longo da cúspide central e cúspides laterais na secção de LAPAL/SBF 02-131, apresentando uma variação na espessura do enamelóide, possivelmente resultante de desgaste ante-mortem (Figura 5C) (Eltink et al. 2025). Várias fraturas atravessam as camadas dentárias, possivelmente relacionadas a processos tafonômicos. Ao longo da fossilização, essas fraturas teriam sido preenchidas por algum tipo de mineral circundante, comumente sendo óxidos de ferro ou manganês (Figura 5D) (Bao et al. 1998). Por outro lado, essas fraturas podem estar associadas à preparação do dente e não necessariamente a processos tafonômicos.

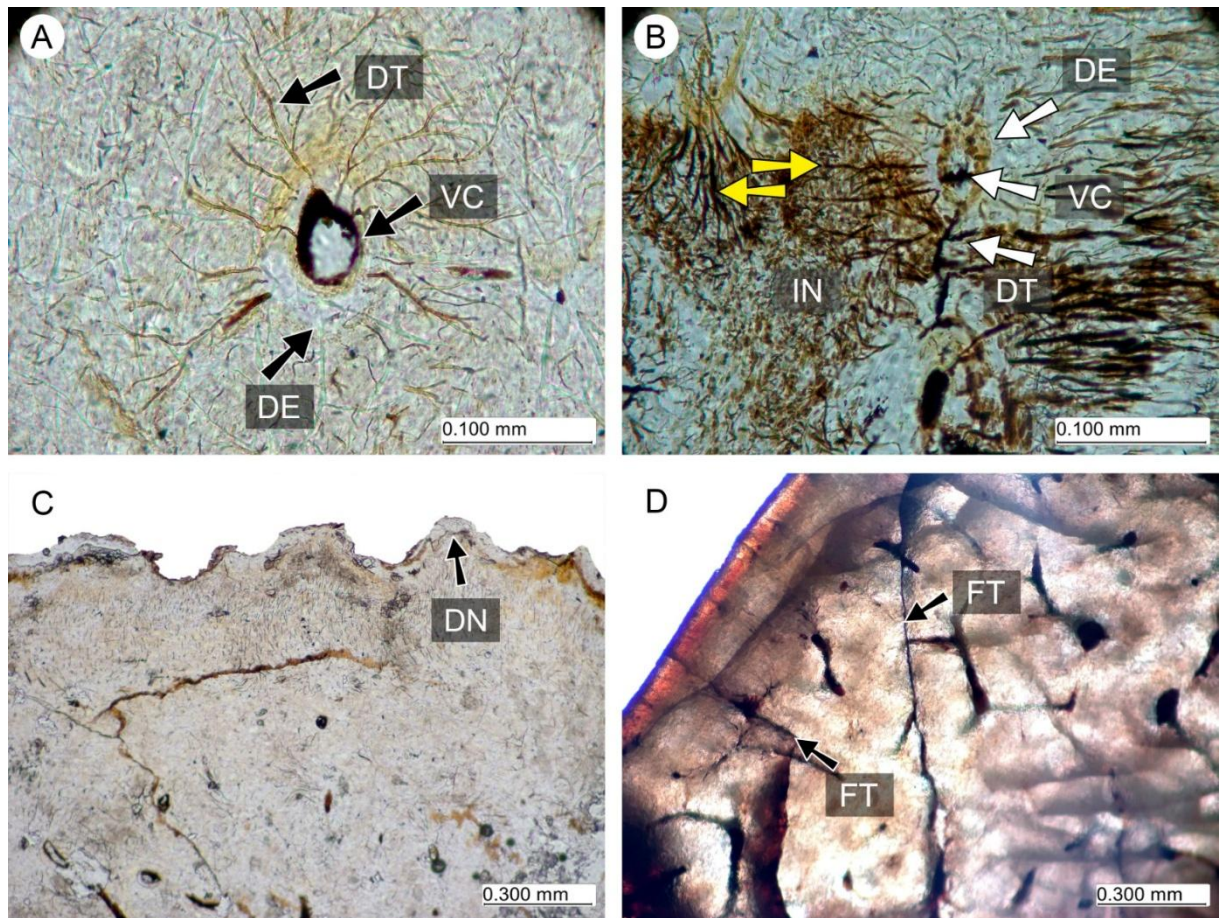


Figura 5. Secções de dentes de *Priohybodus arambourgi* da Formação Aliança. (A) LAPAL/SBF 02-017 - denteon com canal vascular e túbulos dentinários em secção transversal, aumento de 40x. (B) LAPAL/SBF 02-032 – ramificações externas dos túbulos dentinários (setas amarelas) e tecido interdenteonal em secção longitudinal, aumento de 40x. (C) LAPAL/SBF 02-131 - denticulos na borda cortante da cúspide lateral em secção no plano longitudinal do dente, aumento de 10x. (D) LAPAL/SBF 02-227A - fraturas nos tecidos dentários em secção transversal, com aumento de 10x. Abreviações: DE, denteon; DN, denticulos; DT, túbulos dentinários; FT, fraturas; IN, tecido interdenteonal; VC, canal vascular.

3.2 Análise de Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV)

Através da Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV), o padrão pseudoosteodonte é corroborado pela diferenciação entre os três tecidos mineralizados: enamelóide, ortodentina e osteodentina. Estruturalmente, o enamelóide é composto por duas unidades bem definidas. Em áreas próximas à borda de corte, os cristalitos de fluorapatita formam uma estrutura disposta perpendicularmente (Figura 6A). A mesma perpendicularidade foi evidenciada no enamelóide de *P. arambourgi*, encontrado no espécime da Tunísia (Duffin e Cuny, 2008). Entretanto, em outras áreas do dente, como nas regiões medianas e subjacentes, cristalitos individuais finos e alongados são discerníveis em uma disposição aleatória, sem qualquer tipo de orientação definida (Figura 6B). Os cristalitos estão densamente distribuídos, sem espaçamento

significativo entre eles (Figura 6C). Isso sustenta as características de compactidade no enamelóide de *P. arambourgi* (Duffin e Cuny, 2008).

A única estrutura que separa os cristalitos são aberturas remanescentes de canais e/ou fibras colágenas dispersas na superfície do enamelóide, formando uma densa rede ao longo desse tecido (Figura 6B, C). Esses canais são responsáveis pelas deposições odontoblásticas e já foram encontrados anteriormente no enamelóide de outros Hybodontiformes, como *Hybodus nebraskensis*, *Protacrodus serra* e um hibodontiforme não identificado da Pensilvânia, atravessando principalmente a junção dentina-enamelóide, atingindo o enamelóide (Gillis e Donoghue 2007; Hoffman et al. 2016). Isso demonstra que extensões celulares alcançam à camada de enamelóide, estabelecendo uma ligação entre os odontoblastos e os tecidos internos do dente (Ripa et al. 1972; Sasagawa 2002). A evidência de túbulos dentinários no enamelóide, formando uma espécie de porosidade no tecido, está associada à distribuição aleatória dos cristalitos de fluorapatita (Figura 6C, D). Por outro lado, nas regiões onde os túbulos estão ausentes, o enamelóide aparenta ser mais compacto devido à organização perpendicular dos cristalitos, especialmente próximo às serrilhas da borda de corte (Figura 6D).

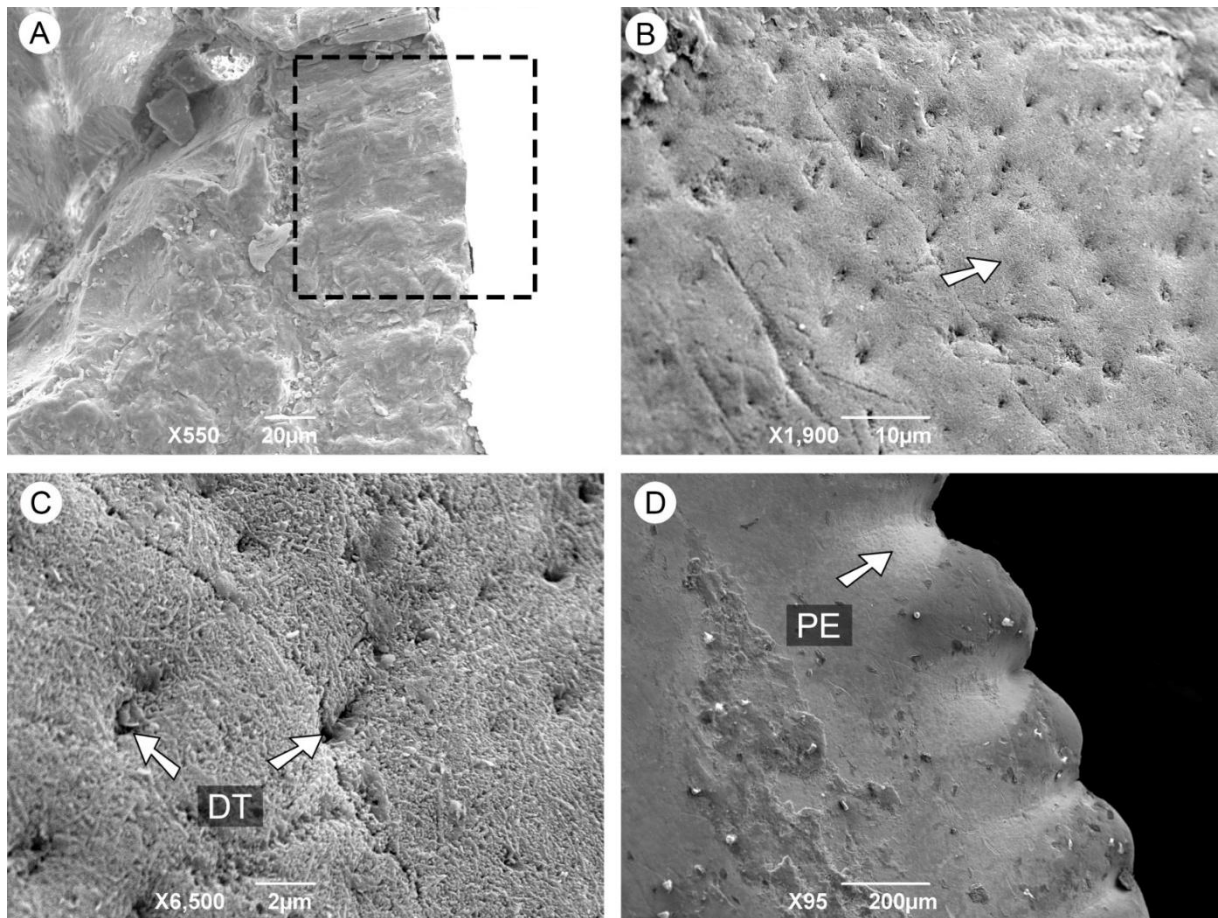


Figura 6. Microscopia eletrônica de varredura (MEV) dos dentes de *Priohybodus arambourgi* da Formação Aliança. (A) LAPAL/SBF 02-081-1 – camada de cristalitos de fluorapatita perpendiculares ao ápice da cúspide do dente (quadrado preto). LAPAL/SBF 02-229 - (B) detalhes da junção de cristalitos individuais de fluorapatita distribuídos aleatoriamente (seta branca). (C) superfície do dente e aberturas dos túbulos dentinários. (D) porosidade no enamelóide entre os denticulos (seta branca) associada a cristalitos distribuídos aleatoriamente (superfície cinza claro) e orientação perpendicular dos cristalitos no ápice das serrilhas de corte (superfície cinza escuro). Abreviações: DT, túbulos dentinários; PE, porosidade no enamelóide.

Os microarranhões estão distribuídos ao longo da superfície do enamelóide, inclusive adensando-se em locais bem próximos as serrilhas de corte (Figura 7A, B). Essas marcas se distinguem claramente de fraturas por serem mais grosseiras, curtas, irregularmente dispersas e com espaçamento reduzido (LAPAL/SBF 02-229 e LAPAL/SBF 02-239), que apresentaram desgaste dentário ante-mortem, sobretudo na região apical da cúspide central, fortalecendo a ideia de que os microarranhões resultaram do tipo de dieta dessa espécie, com estrutura de enamelóide singular (Eltink et al. 2025). Padrões de desgaste e zonas de erosão também são observados no ápice dos dentes de tubarões modernos, como nas camadas de enamelóide do tubarão de Port Jackson (*Heterodontus portusjacksoni*) (Amini et al. 2020; Paredes-Aliaga et al. 2024).

Na ortodentina, extensões de fibras originárias dos túbulos dentinários são paralelas, projetando-se em direção ao enamelóide, com tamanhos variados, confirmando a presença de processos odontoblásticos no enamelóide (Figura 7C). Na osteodentina, os canais vasculares diminuem em quantidade e tamanho à medida que se aproximam da ortodentina. Centralmente, os canais maiores desempenhavam uma importante função ao acomodar e bifurcar os vasos sanguíneos para outros canais menores, nutrindo e mantendo a vitalidade dentária (Moyer et al. 2015). Além disso, pequenos túbulos dentinários ou seus remanescentes foram observados ao redor dos canais vasculares (Figura 7D).

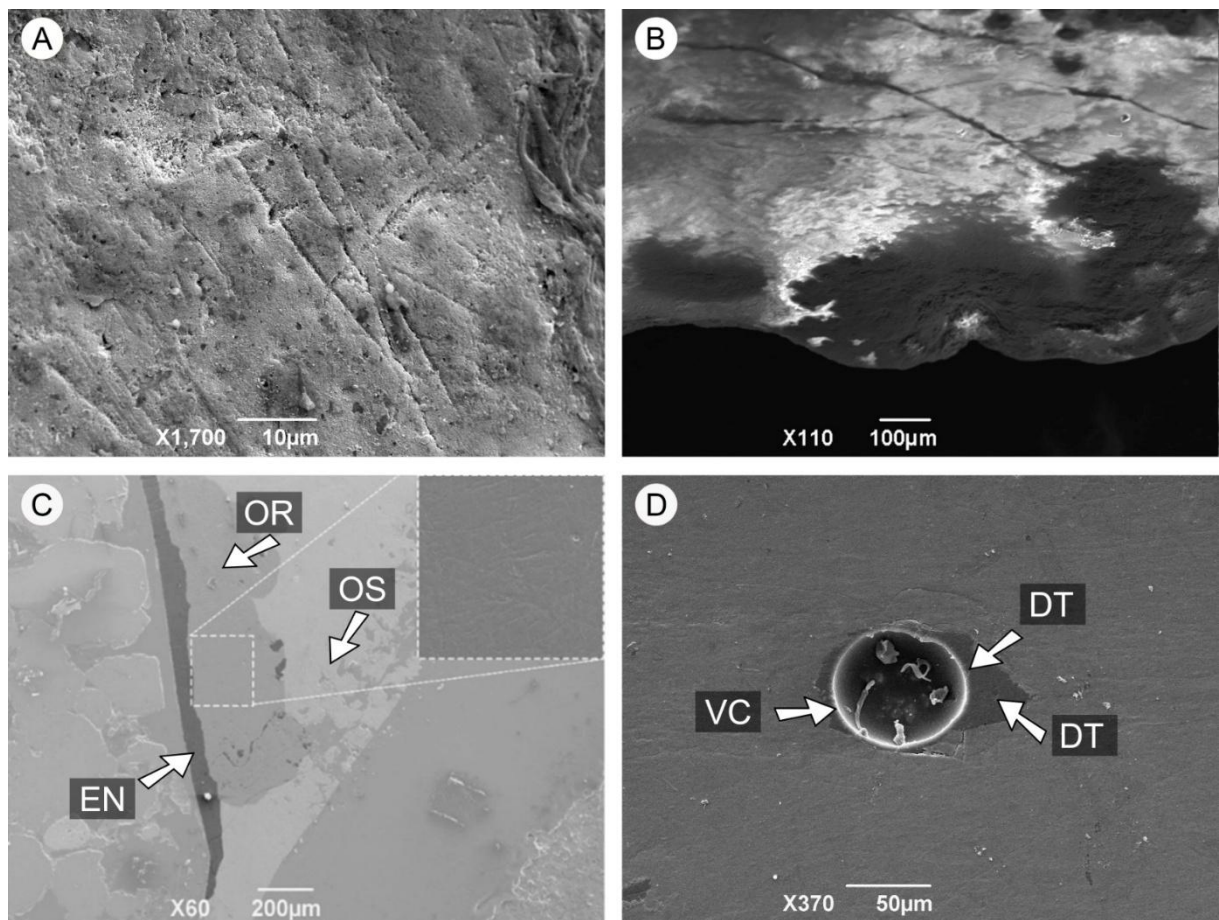


Figura 7. Microscopia eletrônica de varredura (MEV) dos dentes de *Prionhybodius arambourgi* da Formação Aliança. (A) LAPAL/SBF 02-229 - microarranhões na superfície do enamelóide. (B) LAPAL/SBF 02-239 - microarranhões próximos às serrilhas de corte. (C) LAPAL/SBF 02-071-1 – secção longitudinal observado em MEV, mostrando delimitações (variações na tonalidade de cinza) de todos os tecidos do dente com ampliação dos túbulos dentinários na ortodentina (quadrado pontilhado). (D) LAPAL/SBF 02-032 - vista em secção longitudinal em MEV, mostrando canal vascular e túbulos dentinários nas adjacências (setas brancas). Abreviações: DT, túbulos dentinários; EN, enamelóide; OR, ortodentina; OS, osteodentina; VC, canal vascular.

4. Discussão

4.1 Um contexto evolutivo para o padrão dentário de *Priohybodus arambourgi*

As primeiras etapas evolutivas dentro do grupo dos vertebrados primitivos, especialmente os peixes, são marcadas por uma ampla variedade de tecidos dentários (Smith e Sansom 2000; Thangadurai et al. 2024). Nesse sentido, é provável supor que o caminho evolutivo dos Elasmobranchii, inclusive dos Hybodontiformes, tenha seguido uma diversidade histológica dentária semelhante, com divergências aparentes entre as linhagens e respectivas espécies ao longo do tempo (Jambura et al. 2020; Thangadurai et al. 2024).

Para táxons conhecidos das ordens divergentes iniciais, tais como Cladoselachiformes e Symmoriiformes, ambos datados para o Devoniano Superior (Ginter et al. 2010), a microestrutura dentária de *Cladoselache kepleri* (Cladoselachiformes) contém ortodentina no núcleo dentário, enquanto o táxon *Akmonistion zangerli* (Symmoriiformes) apresenta uma deposição da ortodentina no núcleo dentário, porém com osteodentina em baixa concentração (Gillis e Donoghue 2007). Entretanto, os dentes de *Celtiberina maderi* e *Leonodus carlsi*, ambos do Devoniano Inferior, não foram inicialmente descritos com uma presença significativa de ortodentina no núcleo dentário, mas com grandes concentrações de túbulos dentinários entre o enamelóide e a dentina, sugerindo a possível presença dessa forma de dentina (ortodentina). Além disso, apenas *C. maderi* foi descrita com dentina palial ao redor da osteodentina. Em ambas as espécies, a osteodentina está inserida na base do dente (Botella et al. 2009a; Martínez-Pérez et al. 2018). Posteriormente, os dentes de *L. carlsi* foram finalmente identificados com presença de ortodentina, depositada entre o enamelóide e a osteodentina (Botella et al. 2009b, Fig. 5). Essas características demonstram que a alta concentração de túbulos dentinários nessa região pode ser um indicativo desse tecido. Assim, essas evidências dentárias apontam um provável padrão pseudoosteodonte para esses Elasmobranchii mais basais, semelhantes a tubarões.

Os tubarões Xenacanthiformes são predominantemente compostos por ortodentina, que aparece rodeando a cavidade pulpar presente nas cúspides. A osteodentina ocorre em quantidade inferior, normalmente distribuída na base, mas pode alcançar as cúspides (ver Johnson 2003; Pauliv et al. 2014; Singh et al. 2020). Já algumas espécies dos Ctenacanthiformes possuem a osteodentina e a ortodentina distribuídas na coroa, e osteodentina na base do dente (ver Hampe e Long, 1999, Tabela 1; Gillis e Donoghue 2007). Grande parte desses grupos apresentam a fina camada de enamelóide na superfície dentária. Evolutivamente, não está claro o que é primitivo no estado de transformações dos padrões dentários entre essas ordens de

divergência basal. Espécies dos estratos do Devoniano Inferior e Superior apresentam um histótipo dentário que se assemelha ao pseudoosteodonte. No entanto, a partir de comparações histológicas levantadas por Maisey (1987), os tubarões do Paleozoico apresentam caracteres que melhor os aproximam do padrão ortodonte ou tubular “bradiodonte”. De fato, em tubarões, a coroa dentária frequentemente apresenta concentrações ortodônticas, nas quais podem ser observadas linhas de crescimento e túbulos dentinários (Ginter et al. 2010). Essas linhas não foram vistas em *P. arambourgi*.

Os tecidos dentários de *P. arambourgi* foram identificados e classificados como pseudoosteodonte. O padrão primitivo para tubarões Hybodontiformes não inclui osteodentina na coroa. Estudos em dentes de tubarões desse grupo (e em tubarões recentes) demonstram que os padrões histológicos apresentam pouca variação, embora reflitam uma tendência evolutiva, e que as prováveis alterações nesses padrões seriam uma fonte para explicações filogenéticas (Maisey 1987). O histótipo plesiomórfico para o grupo seria o ortodonte, observado em gêneros como *Polyacrodus*, *Lonchidion* e *Palaeobates* (Maisey 1987). Entretanto, *Polyacrodus polycyphus* apresentaria uma concentração de ortodentina maior que as dos demais Hybodontiformes, com deposição de osteodentina também presente, e, portanto, o táxon possui um padrão dentário pseudoosteodonte (Böttcher 2024). *Lonchidion* também apresenta uma grande espessura na ortodentina, semelhante a *Polyacrodus*. Em *Palaeobates*, uma cavidade pulpar está presente, e de suas partes externas irradiam-se diversos túbulos dentinários alongados (Patterson 1966).

Caso o histótipo ortodonte seja o plesiomórfico para os Hybodontiformes, os padrões pseudoosteodonte e osteodonte, seriam, portanto, considerados condições derivadas, como ocorre em *Hybodus*, *Acrodus* e até mesmo em grupos Neoselachii, como os Lamniformes (Radinsky 1961; Maisey 1987; Jambura et al. 2019). Contudo, ainda existe uma grande confusão a respeito da classificação dos padrões histológicos dos Hybodontiformes e suas prováveis implicações taxonômicas. Por exemplo, formas basais como *Protacrodus serra* e *Crassodus reifi*, possuem uma dentição ortodôntica e pseudoosteodonte, respectivamente (Gillis e Donoghue 2007; Maisch e Matzke 2016). Além disso, ainda não é bem compreendido as variações histológicas dentro dos elasmobrânquios coroa, uma vez que os padrões microestruturais dentários não ficam restritos a morfologia ou a linhagens específicas (Jambura et al. 2018). Exemplos de variações histológicas são observadas até mesmo dentro de táxons, como ocorre em *Lissodus angulatus*, que apresentaram dois padrões dentários para esse único táxon, e em *Pristisodus tikiensis*, cujos dentes são compostos por uma camada de enamelóide,

alta concentração de ortodentina, baixa distribuição de osteodentina e, eventualmente, uma pequena cavidade pulpar (Blażejowski 2004; Bhat et al. 2018), indicando uma possível transição entre o padrão ortodonte para pseudoosteodonte.

Para diversos dentes de Hybodontiformes, a predominância de osteodentina levou à classificação do padrão anteriormente denominado osteodonte, inclusive em *P. arambourgi* (Radinsky 1961; Duffin 2001). Porém, parte desses dentes são compostos pelos dois tipos de dentinas (ortodentina e osteodentina) (ver Maisch e Matzke 2016; Jambura et al. 2019; Böttcher 2024 e referências contidas). Portanto, eles são classificados como pseudoosteodonte (*sensu* Jambura et al. 2018). Segundo Böttcher (2024), os padrões dentários ortodonte e pseudoosteodonte (*sensu* Jambura et al. 2018) são os únicos reconhecidos dentro de Hybodontiformes. De maneira geral, autores anteriores parecem reconhecer, juntamente com a osteodentina, alguma estrutura ortodôntica na dentição dos Hybodontiformes, evitando uma distinção clara da ortodentina e o uso do termo “dentina palial” (ver Radinsky 1961; Patterson 1966).

Considerando o processo de desenvolvimento dentário, a dentina palial é uma forma da própria ortodentina, porém, identificada por poucas deposições de túbulos dentinários, diferindo da ortodentina clássica, que é identificada por uma maior concentração desses túbulos (Johnson, 1981). De fato, Ginter et al. (2010) descrevem a dentina palial como uma modificação da ortodentina, presente exclusivamente em regiões mais superficiais do dente, não alcançando ou ultrapassando o enamelóide. Nesse sentido, compreendendo a dentina palial como equivalente à ortodentina, vários gêneros podem ter sido identificados como pseudoosteodonte, entre eles *Asteracanthus*, *Acrodus* e *Heterodontus* (um tubarão moderno Heterodontiforme cujas características se assemelham a de Hybodontiformes) (Radinsky 1961; Maisey 1987 e referências contidas). De fato, *Acrodus* apresenta um padrão histológico semelhante aos dentes pseudoosteodonte de *C. reifi* (Maisch e Matzke 2016). O padrão pseudoosteodonte também é confirmado na espécie *Acrodus gaillardoti* (ver Böttcher 2024, Fig. 1b–c). Além disso, Cuny et al. (2004) caracterizaram *Tribodus tunisiensis* como osteodonte. Os autores não mencionaram mais detalhes sobre os tecidos, mas pode ser ortodentina, ou dentina palial, uma vez que *Tribodus* é supostamente associado filogeneticamente a *Acrodus* e *Asteracanthus* (Coates e Gess 2007). O mesmo histótipo também é encontrado em dentes de *P. polycyphus*, como anteriormente mencionado, e também em *Lissodus minimus* (Böttcher 2024). A dentina palial, como a descrita em *Hybodus* do Jurássico Inferior, contém uma grande quantidade de túbulos dentinários curtos e retos (Radinsky 1961,

plate 3), sendo uma característica típica da ortodentina. Por fim, fica evidente que a maioria dos tubarões Hybodontiformes apresenta um padrão pseudoosteodonte (Böttcher 2024). Em *P. arambourgi*, não foi identificada a presença de dentina palial, apenas uma grande concentração de túbulos dentinários e prolongamentos de fios de fibras oriundos destes túbulos que se estendem nas proximidades do enamelóide, típico da ortodentina comum. Nenhum outro estudo detalhou a histologia para o gênero, corroborando (ou não) a ausência da dentina palial. Aqui, em todas as secções dentárias, as mesmas estruturas estão presentes, sem nenhum tipo de variação microestrutural.

Demonstrando que os histótipos dentários proporcionam um desempenho ecológico eficiente, e não se limitam exclusivamente aos elasmobrânquios, um estudo revelou que o padrão dentário pseudoosteodonte também é encontrado em dentes de outros peixes, tal como *Trichiurus lepturus* (ordem Perciformes, família Trichiuridae), conhecido popularmente como peixe-espada, essa espécie apresenta ampla distribuição espacial (Bittar et al. 2008; De la Cruz-Torres et al. 2014; Tang et al. 2022). Nesta espécie, foi verificado que a ortodentina é caracterizada por uma elevada resistência ao estresse, enquanto a osteodentina desempenha um papel importante na distribuição de energia. Essas características atuam como suporte para altas pressões alimentares (Tang et al. 2022). Em relação ao desenvolvimento e a organização microestrutural dentária, Johnson (1981) sugere que as características histológicas, em parte, podem estar relacionadas com a morfologia externa e possível função dentária (ver Radinsky 1961). Além disso, Johnson (1981) também observou diferenças no padrão de ortodentina em espécies de *Polyacrodus*, podendo também indicar algum tipo de relação com o grau de heterodontia e homodontia dentária. As variações histológicas dentárias aparentemente são encontradas em espécies com graus elevados de heterodontia, como ocorre em *Polyacrodus wichitaensis* (Johnson 1981). Os dentes de *P. arambourgi* apresentariam uma menor alteração histológica por exibirem forte grau de homodontia (Duffin 2001; Cappetta 2012; Eltink et al. 2025).

O padrão pseudoosteodonte é comumente observado na maioria dos tubarões atuais, sendo provavelmente o estado ancestral dos Neoselachii e compartilhado com os Hybodontiformes (Jambura et al. 2020; Li et al. 2022). Os Lamniformes (excluindo *Cetorhinus maximus*), possuem apenas osteodentina no dente, sendo designados como os únicos osteodontes *sensu stricto*. Assim, esse histótipo derivado provavelmente evoluiu apenas em Lamniformes (Moyer et al. 2015; Schnetz et al. 2016; Jambura et al. 2019), e deve ser aplicado exclusivamente para o grupo (Jambura et al. 2018, 2019). Em uma compreensão evolutiva mais

ampla, uma grande concentração de osteodentina também é observada em raias de *Dasyatoidea* que apresentam dentes diminutos (Cappetta 2012), indicando um padrão homoplástico no contexto de *Neoselachii*. É provável supor que o padrão pseudoosteodonte forneceu vantagem adaptativa dentro das ordens, permitindo que a maioria dos tubarões atuais e fósseis apresentassem essa característica, tão amplamente distribuída pela filogenia (Jambura et al. 2019, 2020).

4.2 Enamelóide de *Priohybodus arambourgi*

Durante o Mesozóico, a irradiação dos elasmobrânquios modernos alcançou uma ampla variação de estilos de vida (Reif, 1973). A configuração do enamelóide sofreu profundas modificações durante esse período. Essa alteração, observada em tubarões neoseláquios, se reflete em uma estrutura do enamelóide dentário que proporcionaria maior resistência à flexão e compressão do dente, através da distinção em três camadas específicas: Enamelóide de Camada Brilhante (SLE), Enamelóide de Fibras Paralelas (PBE) e Enamelóide de Fibras Emaranhadas (TBE) (Reif 1973). Essa nova organização microestrutural de cristalitos em três camadas no enamelóide *Neoselachii* representa uma sinapomorfia marcante para o grupo (Enault et al. 2015).

Considerando o enamelóide em três camadas, atualmente foi proposta uma nova terminologia para esses tipos de estruturas, que passa a ser dividido em duas unidades principais: a unidade SCE (Enamelóide de Cristalito Único), anteriormente definido para tubarões não-neoselachii, que inclui a camada SLE, uma vez que ambas não diferem estruturalmente; e a unidade BCE (Enamelóide de Cristalitos Agrupados) que compreende os componentes PBE e TBE respectivamente, sem alterar suas definições. Além disso, um novo componente foi introduzido, o RBE (Enamelóide de Feixes Radiais), no qual os cristalitos estão dispostos de forma perpendicular à superfície dentária (Enault et al. 2015).

Uma comparação da microestrutura do enamelóide de *P. arambourgi* com alguns tubarões não-neoselachii demonstra diferenças significativas. *Chondrichthyes* de divergência inicial, como duas formas basais do Devoniano Inferior da Espanha, *Leonodus carlsi* e *Celtiberina maderi*, apresentaram um enamelóide monocristalino (SCE), sem diferenciação adicional. Em *L. carlsi*, muitos túbulos dentinários alcançam e ultrapassam o enamelóide. Em *C. maderi*, embora os cristalitos individualizados no enamelóide sejam pouco perceptíveis, túbulos dentinários também são observados entre a junção enamelóide/dentina (Botella et al.

2009a). Uma parte significativa dos xenacantídeos não possuem enamelóide, como os gêneros *Diplodoselache*, *Orthacanthus*, *Xenacanthus* e *Plicatodus* (ver Hampe e Long 1999; Gillis e Donoghue 2007), diferindo de outros representantes, tal como *Xenacanthus ragonhai* da Formação Rio do Rasto (Permiano Médio/Superior) que apresenta enamelóide, porém, sem detalhes mais específicos desse tecido (Pauliv et al. 2014).

Evidências dentárias de Ctenacanthiformes, como *Neosaivodus flagstaffensis* do Permiano Médio, demonstram um enamelóide separado em duas unidades, uma superficial composta por cristalitos aleatórios, aparentando o componente SCE (Enamelóide de Cristalito Único), e uma interna, formando feixes mais paralelos, semelhantes ao componente PBE (Enamelóide de Fibras Paralelas) (Guinot et al. 2013). Espécies de Neoselachii do Triássico Médio também apresentam diferenciações estruturais no enamelóide. Em *Mucrovenator minimus* e *Rhomaleodus budurovi*, por exemplo, são identificados apenas o SLE e o componente PBE no interior do tecido, com provável ausência do componente TBE (Cuny et al. 2001; Andreev e Cuny 2012). Em suma, essas observações podem indicar a presença inicial de um enamelóide, seguida de sua perda ou desgaste em espécies e/ou grupos específicos, como em alguns xenacantídeos. Além disso, modificações na organização dos cristalitos são observadas em Ctenacanthiformes, ou ausência de determinados componentes, como ocorre em alguns Neoselachii primitivos. Esses achados demonstram a complexidade do entendimento a respeito da evolução do enamelóide dentro de ordens divergentes iniciais (Enault et al. 2015).

Entre os Hybodontiformes, espécies como *Hybodus nebraskensis* e *Protacrodus serra*, não possuem nenhum tipo de organização dos cristalitos definida, ocorrendo uma extensão de processos odontoblásticos para as adjacências do enamelóide (Gillis e Donoghue 2007). Em *P. arambourgi*, observa-se que os túbulos dentinários ultrapassam os limites de junção dentina/enamelóide (Figura 6B, C), como visto em outros Hybodontiformes, incluindo *Heteroptychodus steinmanni* e *Asteracanthus* sp. (Enault et al. 2015). Essa característica parece ser comum dentro do grupo dos Hybodontiformes e demais tubarões (Kemp 1999).

É evidente que para algumas espécies de ordens extintas, tais como Ctenacanthiforme e Hybodontiformes, o enamelóide não se limita somente a uma unidade SCE (Enault et al. 2015). Especialmente para os Hybodontiformes, a perpendicularidade dos cristalitos em direção à superfície da coroa do dente parece ser uma característica comum. Em algumas situações, há duas unidades discerníveis: uma inserida na área superficial do dente contendo cristalitos dispersos (SCE) e uma interna, onde estes cristalitos estariam dispostos de maneira

perpendicular à superfície dentária, correspondendo ao tipo de componente RBE (Enamelóide de Feixes Radiais) (Enault et al. 2015). Os feixes não formam uma estrutura bem definida dentro do grupo (Enault et al. 2015; Cuny et al. 2018).

Quanto ao tipo de enamelóide, espécies pertencentes a *Acrodus* e *Polyacrodus*, como *Polyacrodus tregoi* e *Omanoselache bucheri* possuem até duas unidades definidas no enamelóide de SCE, a região superficial contém cristalitos mais compactos, enquanto a porção interna é identificada por cristalitos agrupados em feixes perpendiculares (Cuny et al. 2001). Essa organização difere daquela encontrada nos dentes de *P. arambourgi*, cuja microestrutura do enamelóide apresenta cristalitos externos orientados perpendicularmente à superfície, principalmente na altura das bordas cortantes, enquanto as regiões internas estão dispostas de forma aleatória, sem qualquer tipo de agrupamento em feixes. Essa configuração se assemelha à observada em *Thaiodus ruchae* e *Carcharopsis prototypus*, nas quais a disposição do enamelóide, especialmente a compactação dos cristalitos, parece conferir maior resistência ao dente e eficiência alimentar (Duffin e Cuny 2008). Em *P. arambourgi* da Formação Aliança a aleatoriedade na disposição dos cristalitos internos parece se estender até próximo as serrilhas de corte (ver Figura 6C, D). Além disso, os cristalitos individuais de fluorapatita em *P. arambourgi* apresentam um maior comprimento, aproximando-se de 2 μm , quando comparado a *C. prototypus* e *T. ruchae* (ver Duffin e Cuny 2008), o que pode indicar algum tipo de relação adaptativa da espécie.

De acordo com Duffin e Cuny (2008) e Enault et al. (2015) o enamelóide de *P. arambourgi* é constituído apenas por cristalito único (SCE), com modificações significativas nesses cristalitos, como a compactação e perpendicularidade à superfície dentária. Essa configuração do enamelóide pode estar relacionada ao formato e à função desempenhada pelos dentes altos e pontiagudos. Ocasionalmente, *P. arambourgi* apresenta uma redução ou desaparecimento do componente RBE da microestrutura (Cuny et al. 2018). A modificação estrutural no enamelóide dos Hybodontiformes também é observada para dentes grandes e esmagadores, como os de *Asteracanthus* e *Heteroptychodus* que são caracterizados por uma acentuada penetração de túbulos dentinários no enamelóide (Enault et al. 2015; Cuny et al. 2018). Para o enamelóide desses tubarões, a presença dos túbulos dentinários parece influenciar, ou de alguma forma interferir, na organização microestrutural interna dos feixes na unidade BCE, resultando na substituição do componente RBE por feixes emaranhados, formando assim o componente TBE (Cuny et al. 2018). No entanto, os túbulos sozinhos não são responsáveis pela definição desse componente, pois características morfológicas, como o

tamanho do dente, também podem auxiliar na estrutura e organização dos feixes dentro do enamelóide (Cuny et al. 2018).

O enamelóide de *P. arambourgi* é constituído por duas unidades diferenciadas, e não necessariamente apenas por cristalitos aleatórios modificados (SCE). Considerando a ampla distribuição dos túbulos dentinários e a desorganização dos cristalitos observados em *P. arambourgi* (6B, C), sugerimos que a unidade interna de *P. arambourgi* possa corresponder ao componente TBE, semelhante aos dentes anteriormente observados para trituração. Externamente, a espécie pode apresentar um SCE modificado. Portanto, o enamelóide de *P. arambourgi* assemelha-se de alguma forma ao dos Hybodontiformes com hábito alimentar adaptado para triturar a presa, em vez do padrão esperado em dentes de cúspides altas e serrilhados observados em formas com enamelóide mais complexo, como os Lamniformes e os Carcharhiniformes avançados.

4.3 Inferência Alimentar de *Priohyodus arambourgi*

Um grande número de espécies pertencentes ao gênero *Hybodus* apresenta a morfologia geral de seus dentes caracterizada por uma cúspide larga, com formato triangular, pressupondo uma adaptação para rasgar e cortar suas presas (Radinsky 1961). No entanto, *Hybodus* não possuía denticulos nessas bordas de corte. Entre os Hybodontiformes, o aparecimento de serrilhas de corte refere-se ao final do período Jurássico e início do Cretáceo (Cuny et al. 2008). Apenas quatro linhagens adquiriram esse tipo de dentição em um curto intervalo temporal, sendo inclusive morfologicamente bastante variadas. Três dessas linhagens (*Thaiodus*, *Pororhiza* e *Mukdahanodus*), possuem uma dentição serrilhada, mas com perfil morfológico baixo, indicando uma possível dieta voltada a carcaças e animais com carapaças (Cuny et al. 2008, 2009). Por outro lado, *P. arambourgi*, foi o primeiro a apresentar serrilhas, com morfologia de cúspides altas, característica que de alguma forma portaria semelhança com os tubarões modernos (Cuny et al. 2009; Eltink et al. 2025). Essas estruturas morfológicas dos dentes seria uma indicação de dieta composta de presas grandes e macias (Cuny et al. 2008, 2009). As serrilhas de corte e dietas adaptáveis foram discutidas por Duffin (2001). Nos Neoselachii, as serrilhas atuam como um mecanismo eficiente para predação de organismos que possuem tecidos mais vulneráveis, como aqueles constituídos por tecido mole. Assim, não seria possível incluir espécies com escamas corporais mais espessas e robustas, como *Lepidotes* e semionotiformes na dieta de *P. arambourgi* (Duffin 2001; Perea et al. 2001). Em contrapartida, os arranhões e desgastes encontrados nos espécimes (LAPAL/SBF 02-229 e

LAPAL/SBF 02-239) divergem dessa ideia inicial (Figura 6, 7). Embora alterações tafonômicas e preparatórias devem ser consideradas em espécimes fósseis (Paredes-Aliaga et al. 2024), as observações de Eltink et al. (2025) indicaram que variações morfométricas no desgaste dentário da cúspide central de *P. arambourgi* são provavelmente um reflexo de sua preferência alimentar, eventualmente incluindo uma dieta mais rígida.

Dentes de *Planohybodus*, um hibodontiforme, são de certa forma semelhantes aos de *P. arambourgi*, mas com pouca ou nenhuma presença de serrilha de corte (Underwood e Rees 2002; Rees e Underwood 2008). Dentes de *Planohybodus* foram encontrados junto a um molde interno de amonite (*Orthaspidoceras*) (Vullo 2011). Além disso, o único dente de *Planohybodus* preservado no molde estava com danos no ápice coronal. Com base nessa característica, Vullo (2011) sugere que *Planohybodus* pode ter incluído *Orthaspidoceras* em sua dieta, bem como outras espécies de presas mais rígidas (Vullo 2011). Adicionalmente, Paredes-Aliaga et al. (2024) analisaram microdesgastes dentários em tubarões existentes e extintos em diferentes categorias tróficas, sendo elas piscívoros, generalistas e durófagos, constatando que dentes fósseis de *Hybodus plicatilis* se enquadram na categoria de táxons generalistas. Portanto, organismos mais duros poderiam compor a dieta dessa espécie. Nesse sentido, como sugerido por Eltink et al. (2025), outros tipos de dietas para *P. arambourgi* seriam esperados, sendo uma possível espécie mais generalista. Com tamanho corporal inferido entre 1,5 m e 4 m de comprimento, *P. arambourgi* provavelmente era um predador aquático de topo (Perea et al. 2001; Cuny et al. 2004; Eltink et al. 2025). Para a Formação Aliança, foram encontrados escamas e dentes de *Lepidotes* compondo extensamente a diversidade faunística da área de estudo, podendo essa ser uma das presas para a espécie (Eltink et al. 2018).

Os arranhões e desgastes encontrados nos dentes de *P. arambourgi* podem ser explicados pelas forças exercidas durante a predação, gerando danos à microestrutura e à morfologia dentária (Figura 7A, B). Isso pode afetar as partes externas do dente, como o enamelóide, principalmente em espécies que possuem uma dentição mais afiada, o que resulta em desgaste e deterioração dos tecidos dentários (Amini et al. 2020). Esse padrão de desgaste também se aplica a dentição de tubarões modernos (ver Paredes-Aliaga et al. 2024; Amini et al. 2020). Em espécies que se alimentam de presas mais duras, como o tubarão de Port Jackson, dentes em uso ou pós-funcionais apresentam desgastes apicais. Na microestrutura, isso é evidenciado por lascamentos no enamelóide externo, e suaves microtrincas e erosões no enamelóide interno. Essas características menos danosas nos dentes parecem estar relacionadas

à organização dos cristalitos no enamelóide, favorecendo um padrão de desgaste controlado que não compromete significativamente a sua função (Amini et al. 2020).

Em espécies fósseis, Greif et al. (2025) investigaram e concluíram que desgastes no ápice da cúspide de dentes de *Ctenacanthus concinnus* (Ctenacanthiformes) resultam de maiores concentrações de tensões ao perfurar presas mais rígidas. Além disso, danos em dentes de tubarões podem ocorrer localmente, quando a força se concentra em pontos específicos durante movimentos da cabeça, ou de forma mais ampla, atingindo o dente como um todo, quando a força se dissipa ao longo das direções labiais e linguais. Em *C. concinnus* arranhões verticais no ápice coronal sugerem apreensão das presas por dentes superiores. Arranhões horizontais em regiões mais distantes do ápice indicam o consumo de presas maiores, cortadas com auxílio de movimentos laterais da cabeça. Essas características na dentição apontam para uma dieta oportunista, composta por organismos com conchas e ossos (Greif et al. 2025). Com base nesses estudos, fica claro que desgastes dentários, bem como micro ou macroarranhões, podem ser um reflexo da dieta e da força mecânica aplicada para a predação. Nesse sentido, Cuny et al. (2018) destacam que dentes com coroas altas são mais suscetíveis à aplicação de força do que aqueles com coroas mais baixas, o que, consequentemente, implica maiores danos.

Assumindo uma variação na dieta de *P. arambourgi*, que incluía presas com corpos mais duros, capazes de danificar a microestrutura dentária, uma estratégia para minimizar o impacto sofrido pelos dentes seria através de alterações na camada externa, como o enamelóide. Isso reduz a probabilidade de danos dentários internos, decorrente de uma evolução mútua entre predadores e presas (Amini et al. 2020). Surgindo como um aparato que permitia maior força e resistência aos dentes, o aparecimento do enamelóide de três camadas é conhecido exclusivamente para os Neoselachii (Reif 1973). Quando essas três camadas de enamelóide não estão presentes em dentes fósseis serrilhados, os cristalitos inseridos nesse tecido tornam-se aparentemente mais compactos, o que atenderia às necessidades de resistência ao estresse exigido pelas dietas (Duffin e Cuny 2008). Além disso, os cristalitos de fluorapatita passam a se organizar perpendicularmente à superfície do dente, característica presente em diversos gêneros, como *Egertonodus*, *Hybodus*, *Planohybodus*, entre outros (Cuny et al. 2018). *P. arambourgi* compartilha esse agrupamento de cristalitos de fluorapatita, formando estruturas perpendiculares próximas à superfície dentária (ver Figura 6A). No entanto, *P. arambourgi* apresentaria uma estratégia alimentar voltada a presas de corpo mais rígido, mas possuindo atributos dentários mais rudimentares da microestrutura do enamelóide, como provavelmente o SCE, o que leva à presença de extensas áreas de desgaste apical na coroa do dente,

contribuindo para uma perda de enamelóide, e consequente exposição da camada mais interna de dentina, como observado por Eltink et al. (2025).

5. Conclusões

Aprofundando o conhecimento sobre a microanatomia dos dentes de um hibodontiforme, *P. arambourgi*, análises histológicas e de microscopia eletrônica de varredura (MEV) corroboraram um histótipo dentário pseudoosteodonte, em vez do tradicional padrão osteodonte, como anteriormente presumido. O histótipo pseudoosteodonte ocorre em diversas morfologias coronárias de dentes de Hybodontiformes (Böttcher, 2024). Esse histótipo parece estar amplamente distribuído entre as espécies do grupo (Böttcher, 2024), e várias delas, identificadas como possuindo dentina palial seguida por uma osteodentina, também são classificadas como pseudoosteodontes.

O enamelóide parece estar ajustado à morfologia dentária externa da espécie, respondendo de forma eficiente aos tipos de dieta inferida em seu contexto evolutivo. No entanto, as características microestruturais parecem não estar diretamente relacionadas à morfologia externa do dente. A morfologia externa de *P. arambourgi* compartilha características com grupos de tubarões modernos, dentículos e cúspides altas e largas, mas o enamelóide consiste apenas em duas unidades, diferindo do enamelóide de três camadas visto em tubarões Neoselachii. O enamelóide dos tubarões modernos passa a ser mais complexo (unidades SCE e BCE, componentes PBE, TBE e RBE), mas *P. arambourgi* apresenta a unidade externa com cristalitos perpendiculares à superfície dentária, e a unidade interna com cristalitos desorganizados. Essas características se assemelham aos demais tubarões do Paleozoico e Mesozoico, indicando que essa configuração poderia proporcionar algum benefício quanto ao modo de predação dessas espécies, ou simplesmente ser uma característica plesiomórfica presente dentro de uma morfologia de coroa sinapomórfica. Esse último parece destacado em *P. arambourgi* na descrição de extensas áreas com microarranhões no enamelóide, aliadas a amplas áreas de desgaste nas cúspides, demonstrando o impacto de uma provável dieta mais generalista na microestrutura dos dentes. Finalmente, fica evidente que o padrão interno de *P. arambourgi* contrasta com eficiência com o observado nas camadas de enamelóide de Neoselachii, como nos Lamniformes.

Contribuições dos autores

Kelly Roberta da Silva: Investigação; conceituação; redação - rascunho original e edição; metodologia; curadoria dos dados; análise formal. **Valéria Gallo:** Revisão e edição; análise formal, metodologia. **Estevan Eltink:** Investigação; supervisão; redação – rascunho original; metodologia; curadoria dos dados; recursos.

Agradecimentos

KRS agradece à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado da Bahia (FAPESB 0497/2023) pelo apoio científico e financeiro fornecido para o desenvolvimento desta pesquisa. Agradece também à Universidade Federal do Vale do São Francisco (UNIVASF), pelo suporte e infraestrutura disponibilizados, e aos integrantes do laboratório de pesquisa LAPAL/SBF (Maura Vitória da Conceição Silva, Luiz Felipe Vieira da Silva e Maiza Ferreira da Silva) pela ajuda na confecção das lâminas petrográficas. EEN agradece a Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco (FACEPE - APQ-1119-1.07/21). Os autores agradecem ao Professor Doutor Felipe Silva Ferreira, da Universidade Federal do Vale do São Francisco (*Campus Senhor do Bonfim - BA*), e ao Professor Doutor Ulisses Leite Gomes, da Universidade do Estado do Rio de Janeiro, pelo apoio e contribuição durante o desenvolvimento desta pesquisa. O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

Referências

- Almeida-Lima, D. S., E. K. Piovesan, J. Guzmán, D. M. Mendes, and V. H. M. L. Neumann. 2022. “Non-marine Ostracods from the Late Jurassic–Early Cretaceous of Araripe, Jatobá and Tucano Norte Basins, Northeast Brazil Ostracodes non Marins Jurassique Supérieur–Cretace Inferieur des Bassins d’Araripe, Jatobá et Tucano Norte, Nord-est Bresil” *Revue de Micropaléontologie* 74: 100605. <https://doi.org/10.1016/j.revmic.2022.100605>
- Amini, S., H. Razi, R. Seidel, D. Werner, W. T. White, J. C. Weaver, M. N. Dean, and P. Fratzl. 2020. “Shape-preserving Erosion Controlled by the Graded Microarchitecture of Shark Tooth Enameloid.” *Nature Communications* 11, no. 1: 5971. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-19739-0>
- Andreev, P. S. 2011. “Convergence in Dental Histology Between the Late Triassic Semionotiform *Sargodon tomicus* (Neopterygii) and a Late Cretaceous (Turonian) Pycnodontid (Neopterygii: Pycnodontiformes) Species.” *Microscopy Research and Technique* 74, no. 5: 464-479. <https://doi.org/10.1002/jemt.20932>
- Andreev, P. S., and G. Cuny. 2012. “New Triassic Stem Selachimorphs (Chondrichthyes, Elasmobranchii) and Their Bearing on the Evolution of Dental Enameloid in

Neoselachii.” *Journal of Vertebrate Paleontology* 32, no. 2: 255-266.
<https://doi.org/10.1080/02724634.2012.644646>

Bao, H., P. L. Koch, R. P. Hepple 1998. “Hematite and Calcite Coatings on Fossil Vertebrates.” *Journal of Sedimentary Research* 68, no. 5: 727–738b.
<https://doi.org/10.2110/jsr.68.727>

Batista, T. A., V. Gallo, R. A. M. Bantim, M. V. A. Sena, E. B. Santos Filho, F. J. De Lima, A. A. F. Saraiva, J. L. Silva, M. J. F. Lima, and G. R. Oliveira. 2023. “New data about the Shark Fauna of the Brejo Santo Formation, Late Jurassic of the Araripe Basin, Northeastern Brazil.” *Journal of South American Earth Sciences*, 123: 104193.
<https://doi.org/10.1016/j.jsames.2023.104193>

Bazzi, M., N. E. Campione, B. P. Kear, C. Pimiento, and P. E. Ahlberg. 2021. “Feeding Ecology has Shaped the Evolution of Modern Sharks.” *Current Biology* 31, no. 23: 5138-5148. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.09.028>

Berkovitz, B., and R. P. Shellis. 2017. “Chondrichthyes 1: Sharks.” In *The Teeth of Non-Mammalian Vertebrates*, edited by B. Berkovitz and R. P. Shellis, 5-27. London: Academic Press.

Bhat, M. S., S. Ray, and P. M. Datta. 2018. “A New Hybodont Shark (Chondrichthyes, Elasmobranchii) From the Upper Triassic Tiki Formation of India With Remarks on its Dental Histology and Biostratigraphy.” *Journal of Paleontology* 92, no. 2: 221-239.
<https://doi.org/10.1017/jpa.2017.63>

Bittar, V. T., B. D. F. L. Castello, and A. P. M. Di Benedetto. 2008. “Hábito Alimentar do Peixe-Espada Adulto, *Trichiurus lepturus*, na Costa Norte do Rio de Janeiro, Sudeste do Brasil.” *Biotemas* 21, no. 2: 83-90. <https://doi.org/10.5007/2175-7925.2008v21n2p83>

Błażejowski, B. 2004. “Shark Teeth from the Lower Triassic of Spitsbergen and their Histology.” *Polish Polar Research* 25, no. 2: 153-167.

Böttcher, R. 2024. “Root Resorption During Tooth Replacement in Sharks – A Unique Character of the Hybodontiformes (Chondrichthyes, Elasmobranchii)”. *Palaeodiversity* 17, no.1: 121-194. <https://doi.org/10.18476/pale.v17.a6>

Botella, H., J. I. Valenzuela-Ríos, and C. Martínez-Pérez. 2009b. “Tooth Replacement Rates in Early Chondrichthyans: a Qualitative Approach.” *Lethaia* 42, no. 3: 365-376.
<https://doi.org/10.1111/j.1502-3931.2009.00152.x>

Botella, H., P. C. J. Donoghue, and C. Martínez-Pérez. 2009a. “Enameloid Microstructure in the Oldest Known Chondrichthyan Teeth.” *Acta Zoologica* 90: 103-108.
<https://doi.org/10.1111/j.1463-6395.2008.00337.x>

Brito, I. M. 1987. “As Unidades Litoestratigráficas da Passagem Jurássico-Cretáceo no Nordeste do Brasil.” *Revista Brasileira de Geociências* 17, no. 2: 81-85.

Brito, P. M. 1992. “Nouvelles données sur l'Anatomie et la Position Systématique de *Tribodus limae* Brito & Ferreira, 1989 (Chondrichthyes, Elasmobranchii) du Crétacé Inférieur de la Chapada do Araripe (N-E Brésil).” *Géobios* 25, no. 14 143-150.
[https://doi.org/10.1016/S0016-6995\(06\)80323-2](https://doi.org/10.1016/S0016-6995(06)80323-2)

- Brito, P. M., and P. L. N. Ferreira. 1989. "The First Hybodont Shark, *Tribodus limae* ng, n. sp., from the Lower Cretaceous of Chapada do Araripe (North-East Brazil)." *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 61, no. 1: 53-57.
- Caixeta, J. M., G. V. Bueno, L. P. Magnavita, and F. J. Feijó. 1994. "Bacias do Recôncavo, Tucano e Jatobá." *Boletim de Geociências da Petrobras* 8, no. 1: 163- 172.
- Cappetta, H. 2012. "Chondrichthyes. Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii: Teeth." In: *Handbook of Paleoichthyology*, edited by H. P. Schultze, 512. Munich: Verlag Dr. Friedrich Pfeil.
- Carlson, S. J. 1990. "Vertebrate Dental Structures." In *Skeletal Biomineralization: Patterns, Processes and Evolutionary Trends*, edited by J. G. Carter, 235-260. New York: Van Nostrand Reinhold.
- Cerda, I. A., M. E. Pereyra, M. C. Garrone, D. Ponce, T. G. Navarro, R. González, M. Militello, C. A. Luna, and J. M. Jannello. 2020. "A Basic Guide for Sampling and Preparation of Extant and Fossil Bones for Histological Studies." *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* 20, no. 1: 15–28.
- Coates, M. I. and R.W. Gess. 2007. "A New Reconstruction of *Onychoselache traquairi*, Comments on Early Chondrichthyan Pectoral Girdles and Hybodontiform Phylogeny." *Palaeontology* 50, no. 6: 1421-1446. <https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2007.00719.x>
- Cooper, J. A., J. N. Griffin, R. Kindlimann, and C. Pimiento. 2023. "Are Shark Teeth Proxies for Functional Traits? A Framework to Infer Ecology from the Fossil Record." *Journal of Fish Biology* 103, no. 4: 798-814. <https://doi.org/10.1111/jfb.15326>
- Costa, I. P., G. V. Bueno, P. S. Milhomem, H. S. R. L. Silva, and M. D. Kosin. 2007. "Sub-bacia de Tucano Norte e Bacia de Jatobá." *Boletim de Geociências da Petrobras* 15, no. 2: 445-453.
- Cuny, G., O. Rieppel, and P. M. Sander. 2001. "The Shark Fauna from the Middle Triassic (Anisian) of North-Western Nevada." *Zoological Journal of the Linnean Society* 133, no. 3: 285-301. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2001.tb00627.x>
- Cuny, G., M. Ouaja, D. Srafi, L. Schmitz, E. Buffetaut, and M. J. Benton. 2004. "Fossil Sharks from the Early Cretaceous of Tunisia." *Revue de Paléobiologie* 9: 127-142.
- Cuny, G., V. Suteethorn, S. Kamha, and E. Buffetaut. 2008. "Hybodont Sharks from the Lower Cretaceous Khok Kruat Formation of Thailand, and Hybodont Diversity During the Early Cretaceous." *Geological Society, London, Special Publications* 295, no. 1: 93-107. <https://doi.org/10.1144/SP295.7>
- Cuny, G., L. Cavin, and V. Suteethorn. 2009. "A new Hybodont with a Cutting Dentition from the Lower Cretaceous of Thailand." *Cretaceous Research* 30, no. 3: 515-520. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2008.09.003>
- Cuny, G., G. Guinot, and S. Enault. 2018. "Evolution of Dental Tissues and Paleobiology in Selachians." Elsevier: Oxford, UK.

Da Rosa, A. S., and A. J. V. Garcia. 2000. "Palaeobiogeographic Aspects of Northeast Brazilian Basins During the Berriasian Before the Break up of Gondwana." *Cretaceous Research* 21, no. 2-3: 221–239. <https://doi.org/10.1006/cres.2000.0209>

de Araújo, J. T., V. H. L. M. Neumann, G. L. Fambini, and D. E. G. A. Rocha. 2010. "As fases Lacustres Pré-rifte (Formação Aliança) e Rifte (Formação Candeias) da Bacia do Jatobá-PE como Provável Geradores de Hidrocarbonetos." In *Rio Oil & Gas Expo and Conference*, edited by IBP, 1-8. Rio de Janeiro.

De la Cruz-Torres, J., J. A. Martínez-Pérez, J. Franco-López, and A. J. Ramírez-Villalobos. 2014. "Biological and Ecological Aspects of *Trichiurus lepturus* Linnaeus, 1758 (Perciformes: Trichiuridae) in Boca del Rio, Veracruz, Mexico." *American-Eurasian Journal of Agricultural & Environmental Sciences* 14, no. 10: 1058-1066. <https://doi.org/10.5829/idosi.ajeaes.2014.14.10.12416>

Deang, J. F., A. K. Persons, A. L. Oppedal, H. Rhee, R. D. Moser, and M. F. Horstemeyer. 2018. "Structure, Property, and Function of Sheepshead (*Archosargus probatocephalus*) Teeth." *Archives of Oral Biology* 89: 1-8. <https://doi.org/10.1016/j.archoralbio.2018.01.013>

Duffin, C. J. 2001. "The Hybodont Shark, *Priohybodus* d'Erasmus, 1960 (Early Cretaceous, Northern Africa)." *Zoological Journal of the Linnean Society* 133, no. 3: 303-308. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2001.tb00628.x>

Duffin, C. J., and G. Cuny. 2008. "*Carcharopsis prototypus* and the Adaptations of Single Crystallite Enameloid in Cutting Dentitions." *Acta Geologica Polonica* 58, no. 2: 181-184.

Eltink, E., K. R. da Silva, M. A. G. de França, D. M. F. de Moraes, M. Soto, and C. J. Duffin. 2025. "Morphology and Paleoecology of a Hybodontiform with Serrated Teeth, *Priohybodus arambourgi*, from the Late Jurassic of Northeastern Brazil." *The Anatomical Record*, 1–28. <https://doi.org/10.1002/ar.25671>

Eltink, E., M. A. G. de França, F. C. Montefeltro, T. Fachini, S. Onary, I. S. Santos, D. L. Abreu, and M. C. Langer. 2018. "Novos Fósseis de Vertebrados da Formação Aliança (Jurássico Superior) na Porção Sul da Bacia Tucano e o Primeiro Registro de *Priohybodus* no Brasil." In *XI Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados*, 45-45. Teresina. Boletim de Resumos / Paleontologia em Destaque: Boletim Informativo da Sociedade Brasileira de Paleontologia.

Enault, S., G. Guinot, M. B. Koot, and G. Cuny. 2015. "Chondrichthyan Tooth Enameloid: Past, Present, and Future." *Zoological Journal of the Linnean Society* 174, no. 3: 549-570. <https://doi.org/10.1111/zoj.12244>

Enax, J., O. Prymak, D. Raabe, and M. Epple. 2012. "Structure, Composition, and Mechanical Properties of Shark Teeth." *Journal of Structural Biology* 178, no. 3: 290-299. <https://doi.org/10.1016/j.jsb.2012.03.012>

Everhart, M. J. 2011. "Occurrence of the Hybodont Shark Genus *Meristodonoides* (Chondrichthyes; Hybodontiformes) in the Cretaceous of Kansas." *Transactions of the Kansas Academy of Science* 114, no. 1-2: 33-46. <https://doi.org/10.1660/062.114.0103>

Francillon-Vieillot, H., V. de Buffrénil, J. Castanet, J. Géraudie, F. J. Meunier, J. Y. Sire, L. Zylberberg, and A. de Ricqlès. 1990. "Microstructure and Mineralization of Vertebrate Skeletal Tissues." In *Skeletal Biomineralization: Patterns, Processes and Evolutionary*

Trends, edited by J. G. Carter, 471-530. American Geophysical Union. <https://doi.org/10.1029/SC005p0175>

Fraser, G. J., and A. P. Thiery. 2019. "Evolution, Development and Regeneration of Fish Dentitions." In *Evolution and Development of Fishes*, edited by Z. Johanson, C. Underwood, and M. Richer, 160–171. Cambridge University Press.

Frazzetta, T. H. 1988. "The Mechanics of Cutting and the form of Shark Teeth (Chondrichthyes, Elasmobranchii)." *Zoomorphology* 108, no: 2: 93-107. <https://doi.org/10.1007/bf00539785>

Gillis, J. A., and P. C. J. Donoghue. 2007. "The Homology and Phylogeny of Chondrichthyan Tooth Enameloid." *Journal of Morphology* 268, no. 1: 33-49. <https://doi.org/10.1002/jmor.10501>

Ginter, M., O. Hampe, and C. J. Duffin. 2010. "Chondrichthyes: Paleozoic Elasmobranchii: Teeth." In *Handbook of Paleoichthyology*, edited by H. P. Schultze, 168. Munich: Verlag Dr. Friedrich Pfeil.

Goodwin, M. B., W. A. Clemens, J. H. Hutchison, C. B. Wood, M. S. Zavada, A. Kemp, C. J. Duffin, and C. R. Schaff. 1999. "Mesozoic Continental Vertebrates with Associated Palynostratigraphic dates from the Northwestern Ethiopian Plateau." *Journal of Vertebrate Paleontology* 19, no. 4: 728-741. <https://doi.org/10.1080/02724634.1999.10011185>

Gordon, A., N. Destro, and M. Heilbron. 2017. "The Recôncavo-Tucano-Jatobá Rift and Associated Atlantic Continental Margin Basins." In *São Francisco Craton, Eastern Brazil: Tectonic Genealogy of a Miniature Continent*, edited by M. Heilbron et al. 171-185. Springer International Publishing Switzerland. https://doi.org/10.1007/978-3-319-01715-0_9

Greif, M., I. Calandra, S. Lautenschlager, T. M. Kaiser, M. Mezane, and C. Klug. 2025. "Reconstruction of Feeding Behaviour and Diet in Devonian Ctenacanth Chondrichthyans using Dental Microwear Texture and Finite Element Analyses." *Royal Society Open Science* 12, no. 1: 240936. <https://doi.org/10.1098/rsos.240936>

Guimarães, J. T. 2002. "Projeto Bacia do Tucano Sul: Estado da Bahia Escala 1:200.000." In *CPRM – Programa Levantamentos Geológicos Básicos do Brasil*, 1-84.

Guinot, G., S. Adnet, L. Cavin, and H. Cappetta. 2013. "Cretaceous stem Chondrichthyans Survived the End-Permian Mass Extinction." *Nature Communications* 4, no. 1: 2669. <https://doi.org/10.1038/ncomms3669>

Guzmán-González, J., E. K. Piovesan, G. L. Fambrini, and E. V. Oliveira. 2016. "Non-marine Ostracoda from Aliança Formation in the North-Central Portion of the Jatobá Basin, Northeastern Brazil." *Revista Brasileira de Paleontologia* 19, no. 1: 15-24. <https://doi.org/10.4072/rbp.2016.1.02>

Hampe, O., and J. A. Long. 1999. "The Histology of Middle Devonian Chondrichthyan Teeth from Southern Victoria Land, Antarctica." *Records of the Western Australian Museum* 57: 23-36.

Hoffman, B. L., S. A. Hageman, and G. D. Claycomb. 2016. "Scanning Electron Microscope Examination of the Dental Enameloid of the Cretaceous Durophagous Shark *Ptychodus* Supports Neoselachian Classification." *Journal of Paleontology* 90, no. 4: 741-762. <https://doi.org/10.1017/jpa.2016.64>

- Jambura, P. L., C. Pfaff, C. J. Underwood, D. J. Ward, and J. Kriwet. 2018. "Tooth Mineralization and Histology Patterns in Extinct and Extant Snaggletooth Sharks, *Hemipristis* (Carcharhiniformes, Hemigaleidae) — Evolutionary Significance or Ecological Adaptation?" *PLoS One* 13, no. 8: e0200951. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0200951>
- Jambura, P. L., R. Kindlimann, F. López-Romero, G. Marramà, C. Pfaff, S. Stumpf, J. Türtcher, C. J. Underwood, D. J. Ward, and J. Kriwet. 2019. "Micro-computed Tomography Imaging Reveals the Development of a Unique Tooth Mineralization Pattern in Mackerel Sharks (Chondrichthyes; Lamniformes) in Deep Time." *Scientific Reports* 9, no. 1: 9652. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-46081-3>
- Jambura, P. L., J. Türtcher, R. Kindlimann, B. Metscher, C. Pfaff, S. Stumpf, G. W. Weber, and J. Kriwet. 2020. "Evolutionary Trajectories of Tooth Histology Patterns in Modern Sharks (Chondrichthyes, Elasmobranchii)." *Journal of Anatomy* 236, no. 5: 753-771. <https://doi.org/10.1111/joa.13145>
- Johnson, G. D. 2003. "Dentitions of *Barbclabornia* (New Genus, Chondrichthyes: Xenacanthiformes) From the Upper Palaeozoic of North America." *Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin, Geowissenschaftliche Reihe* 6: 125-146. <https://doi.org/10.1002/mmng.20030060106>
- Johnson, G. D. 1981. "Hybodontoides (Chondrichthyes) from the Wichita-albany Group (Early Permian) of Texas." *Journal of Vertebrate Paleontology* 1, no. 1: 1-41. <https://doi.org/10.1080/02724634.1981.10011876>
- Kemp N. E. 1999. "Integumentary System and Teeth." In *Sharks, Skates and Rays: The Biology of Elasmobranch Fishes*, edited by W. Hamlett, 43–68. Baltimore, MD: John Hopkins University Press.
- Klug, S., J. Kriwet, R. Böttcher, G. Schweigert, and G. Dietl. 2009. "Skeletal Anatomy of the Extinct Shark *Paraorthacodus jurensis* (Chondrichthyes; Palaeospinacidae), with Comments on Synechodontiform and Palaeospinacid Monophyly." *Zoological Journal of the Linnean Society* 157: 107-134. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2009.00534.x>
- Klug, S., T. Tütken, O. Wings, H. U. Pfretzschner, and T. Martin. 2010. "A Late Jurassic Freshwater Shark Assemblage (Chondrichthyes, Hybodontiformes) From the Southern Junggar Basin, Xinjiang, Northwest China." *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments* 90: 241-257. <https://doi.org/10.1007/s12549-010-0032-2>
- Lamm, E. T. 2013. "Preparation and Sectioning of Specimens." In *Bone Histology of Fossil Tetrapods: Advancing Methods, Analysis, and Interpretation*, edited by K. Padian, and E. T. Lamm, 55-160. Berkeley: University of California Press.
- Lane, J. A., and J. G. Maisey. 2009. "Pectoral Anatomy of *Tribodus limae* (Elasmobranchii: Hybodontiformes) from the Lower Cretaceous of Northeastern Brazil." *Journal of Vertebrate Paleontology* 29, no. 1: 25-38. <https://doi.org/10.1080/02724634.2009.10010359>
- Lane, J. A., and J. G. Maisey. 2012. "The Visceral Skeleton and Jaw Suspension in the Durophagous Hybodontid Shark *Tribodus limae* from the Lower Cretaceous of Brazil." *Journal of Paleontology* 86, no. 5: 886-905. <https://doi.org/10.1666/11-139.1>

Laurini, C. R. 2010. *Elasmobrânquios fósseis da Serra do Cadeado, Estado do Paraná (Formação Rio do Rasto, Permiano Superior)*. Dissertação (Mestrado em Biologia Comparada). Universidade de São Paulo, São Paulo.

Li, T., L. Yongfeng, L. Ruiqi, Z. Mingyue, and H. Xiaofeng. 2022. "Development and Structural Characteristics of Pseudoosteodentine in the Pacific Cutlassfish, *Trichiurus lepturus*." *Tissue and Cell* 77: 101847. <https://doi.org/10.1016/j.tice.2022.101847>

Maisch, M. W., and A. T. Matzke. 2016. "A New Hybodontid Shark (Chondrichthyes, Hybodontiformes) from the Lower Jurassic Posidonienschiefer Formation of Dotternhausen, SW Germany." *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 280, no. 3: 241-257. <https://doi.org/10.1127/njgpa/2016/0577>

Maisey, J. G. 1983. "Cranial Anatomy of *Hybodus basanus* Egerton from the Lower Cretaceous of England." *American Museum novitates* 2758: 1-64.

Maisey, J. G. 1986. "Anatomical Revision of the Fossil Shark *Hybodus fraasi* (Chondrichthyes, Elasmobranchii)." *American Museum novitates* 2857: 1-16.

Maisey, J. G. 1987. "Cranial Anatomy of the Lower Jurassic Shark *Hybodus reticulatus* (Chondrichthyes, Elasmobranchii), with Comments on Hybodontid Systematics." *American Museum Novitates* 2878: 1-39.

Maisey, J. G. 1989. "*Hamiltonichthys mapesi*, g. & sp. nov. (Chondrichthyes, Elasmobranchii), from the Upper Pennsylvanian of Kansas." *American Museum novitates* 2931: 1-42.

Maisey, J. G., G. J. P. Naylor, and D. J. Ward. 2004. "Mesozoic Elasmobranchs, Neoselachian Phylogeny and the rise of Modern Elasmobranch Diversity." *Mesozoic Fishes* 3: 17-56.

Maisey, J. G. 2011. "The Braincase of the Middle Triassic Shark *Acronemus tuberculatus* (Bassani, 1886)." *Palaeontology* 54, no. 2: 417-428. <https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2011.01035.x>

Martínez-Pérez, C., A. Martín-Lazaro, H. G. Ferrón, M. Kirstein, P. C. J. Donoghue, and H. Botella. 2018. "Vascular Structure of the Earliest Shark Teeth." *Acta Geologica Polonica* 68, no. 3: 457-465. <https://doi.org/10.1515/agp-2018-0017>

Milani, E. J., H. D. Rangel, G. V. Bueno, J. M. Stica, W. R. Winter, J. M. Caixeta, and O. C. P. Neto. 2007. "Bacias Sedimentares Brasileiras - Cartas Estratigráficas." *Boletim de Geociências da Petrobras* 15, no. 2: 183-205.

Moyer, J. K., and W. E. Bemis. 2017. "Shark Teeth as Edged Weapons: Serrated Teeth of Three Species of Selachians." *Zoology* 120: 101-109. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2016.05.007>

Moyer, J. K., M. L. Riccio, and W. E. Bemis. 2015. "Development and Microstructure of Tooth Histotypes in the Blue Shark, *Prionace glauca* (Carcharhiniformes: Carcharhinidae) and the Great White Shark, *Carcharodon carcharias* (Lamniformes: Lamnidae)." *Journal of Morphology* 276, no. 7: 797-817. <https://doi.org/10.1002/jmor.20380>

Nanci, A. 2024. "Structure of the Oral Tissues: An Overview." In *Ten Cate's Oral Histology: Development, Structure, and Function*, edited by A. Nanci, 1-14. Elsevier Health Sciences.

- Paredes-Aliaga, M. V., H. Botella, and A. Romero. 2024. "Testing Dental Microwear as a Proxy for Characterising Trophic Ecology in Fossil Elasmobranchs (Chondrichthyans). *Swiss Journal of Palaeontology* 143, no. 1: 29. <https://doi.org/10.1186/s13358-024-00322-9>
- Patterson, C. 1966. "British Wealden Sharks". *Bulletin of the British Museum (Natural History)* 11, no. 7: 251-350.
- Pauliv, V. E., E. V. Dias, F. A. Sedor, and A. M. Ribeiro. 2014. "A New Xenacanthiformes Shark (Chondrichthyes, Elasmobranchii) from the Late Paleozoic Rio do Rasto Formation (Paraná Basin), Southern Brazil." *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 86, no. 1:135-145. <https://doi.org/10.1590/0001-37652014107612>
- Perea, D., M. Ubilla, A. Rojas, and C. A. Goso. 2001. "The west Gondwanan Occurrence of the Hybodontid Shark *Priohybodus*, and the Late Jurassic–Early Cretaceous age of the Tacuarembó Formation, Uruguay." *Palaeontology* 44, no. 6: 1227-1235. <https://doi.org/10.1111/1475-4983.00222>
- Pretto, F. A., S. F. Cabreira, and C. L. Schultz. 2014. "Tooth Microstructure of the Early Permian Aquatic Predator *Stereosternum tumidum*." *Acta Palaeontologica Polonica* 59, no. 1: 125-133. <http://doi.org/10.4202/app.2011.0121>
- Radinsky, L. 1961. "Tooth Histology as a Taxonomic Criterion for Cartilaginous Fishes." *Journal of Morphology* 109, no. 1: 73-92. <https://doi.org/10.1002/jmor.1051090106>
- Rees, J., and C. J. Underwood. 2002. "The Status of the Shark Genus *Lissodus* Brough, 1935, and the Position of Nominal *Lissodus* Species Within the Hybodontoida (Selachii)." *Journal of Vertebrate Paleontology* 22, no. 3: 471-479. [https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2002\)022\[0471:TSOTSG\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2002)022[0471:TSOTSG]2.0.CO;2)
- Rees, J., and C. J. Underwood. 2008. "Hybodont Sharks of the English Bathonian and Callovian (Middle Jurassic)." *Palaeontology* 51, no. 1: 117-147. <https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2007.00737.x>
- Reif, W. E. 1973. "Morphologie und Ultrastruktur des Hai- "Schmelzes". *Zoologica scripta* 2: 231-250. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.1974.tb00753.x>
- Ripa, L. W., A. J. Gwinnett, C. Guzman, and D. Legler. 1972. "Microstructural and Microradiographic Qualities of Lemon Shark Enameloid." *Archives of Oral Biology* 17, no.1: 165-172. [https://doi.org/10.1016/0003-9969\(72\)90144-6](https://doi.org/10.1016/0003-9969(72)90144-6)
- Sasagawa, I. 2002. "Mineralization Patterns in Elasmobranch Fish." *Microscopy Research and Technique* 59: 396-407. <https://doi.org/10.1002/jemt.10219>
- Schnetz, L., C. Pfaff, and J. Kriwet. 2016. "Tooth Development and Histology Patterns in Lamniform Sharks (Elasmobranchii, Lamniformes) Revisited." *Journal of Morphology* 277: 1584-1598. <https://doi.org/10.1002/jmor.20597>
- Silva, M. C., M. S. S. Carvalho, A. M. F. Barreto, and I. S. Carvalho. 2011. "Paleoictiofauna da Formação Aliança (Jurássico Superior), Bacia de Jatobá, Nordeste do Brasil." In *Paleontologia: Cenários de Vida*, edited by I. S. Carvalho, N. K. Srivastava, O. Strohschoen, C. C. Lana, 595-608. Rio de Janeiro: Interciência.
- Silva, M. V. da C., K. R. da Silva, D. V. de Souza, R. A. P. Oliveira, and E. Eltink. 2024. "Segredos Cristalinos: Caracterização Mineralógica em Dentes de *Priohybodus arambourgi*,

Tubarão Hibodontiforme da Formação Aliança, Bacia do Tucano, Bahia.” In *XXVIII Congresso Brasileiro de Paleontologia*, 59-59. Maceió. Resumos do XXVIII Congresso Brasileiro de Paleontologia / Paleontologia em Destaque: Boletim Informativo da Sociedade Brasileira de Paleontologia.

Singh, N. A., K. M. Sharma, Y. P. Singh, N. P. Singh, and R. Patnaik. 2020. “Enameloid Ultrastructure of some Chondrichthyan Fishes (Hybodontiformes, Xenacanthiformes from the Late Triassic of Tiki Formation, Madhya Pradesh; Carcharhiniformes and Myliobatiformes from Miocene of Kutch and Late Miocene Baripada Beds, Orissa, India): an Interrelationship and Developmental Approach.” *Journal of the Palaeontological Society of India* 65, no. 2: 115-130. <https://doi.org/10.1177/0971102320200201>

Smith, M. M., and I. J. Sansom. 2000. “Evolutionary Origins of Dentine in the Fossil Record of Early Vertebrates: Diversity, Development and Function.” In *Development, Function and Evolution of Teeth*, edited by M. F. Teaford, M. M. Smith, and M. W. J. Ferguson, 65-81. Cambridge University Press.

Soto, M., D. Perea, and P. Toriño. 2012. “New Remains of *Priohybodus arambourgi* (Hybodontiformes: Hybodontidae) from Late Jurassic–? earliest Cretaceous Deposits in Uruguay.” *Cretaceous Research* 35: 118-123. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2011.12.001>

Stumpf, S., F. A. López-Romero, R. Kindlimann, F. Lacombat, B. Pohl, and J. Kriwet. 2021. “A unique Hybodontiform Skeleton Provides Novel Insights into Mesozoic Chondrichthyan Life.” *Papers in Palaeontology* 7, no. 3: 1479-1505. <https://doi.org/10.1002/spp2.1350>

Tang, L., Y. Li, R. Li, X. Tao, and X. Huang. 2022. “Gradient Magnesium Content Affects Nanomechanics via Decreasing the Size and Crystallinity of Nanoparticles of Pseudoosteodentine of the Pacific Cutlassfish, *Trichiurus lepturus* Teeth.” *ACS Omega* 7: 39214-39223. <https://doi.org/10.1021/acsomega.2c04808>

Thangadurai, S., V. Brumfeld, J. Milgram, L. Li, and R. Shahar. 2021. “Osteodentin in the Atlantic wolffish (*Anarhichas lupus*): Dentin or bone?” *Journal of Morphology* 283, no. 2: 219-235. <https://doi.org/10.1002/jmor.21438>

Thangadurai, S., M. Majkut, J. Milgram, P. Zaslansky, R. Shahar, and E. Raguin. 2024. “Focused ion beam-SEM 3D Study of Osteodentin in the Teeth of the Atlantic Wolfish *Anarhichas lupus*.” *Journal of Structural Biology* 216, no. 1: 108062. <https://doi.org/10.1016/j.jsb.2024.108062>

Underwood, C. J., and J. Rees. 2002. “Selachian Faunas from the Earliest Cretaceous Purbeck Group of Dorset, Southern England.” *Special Papers in Palaeontology* 68: 83–101.

Vullo, R. 2011. “Direct Evidence of Hybodont Shark Predation on Late Jurassic Ammonites.” *Naturwissenschaften* 98: 545-549. <https://doi.org/10.1007/s00114-011-0789-9>

Zangerl, R., H. F. Winter, and M. C. Hansen. 1993. “Comparative Microscopic Dental Anatomy in the Petalodontida (Chondrichthyes, Elasmobranchii).” *Fieldiana Geology* 26: 1-43.

CAPÍTULO 2

Evidências paleohistológicas em dentes de hibodontiforme da Formação Rio do Rasto na Serra do Cadeado, Paraná (Permiano Médio/Superior, Bacia do Paraná)

KELLY ROBERTA DA SILVA,^{*,1} e ESTEVAN ELTINK^{1,2}

¹Universidade Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana, Bahia 44036-900, Brasil, kellyroberta755@gmail.com;

² Universidade Federal do Vale do São Francisco, Senhor do Bonfim, Bahia 48970-000, Brasil, estevan.eltink@univasf.edu.br

* Autor Correspondente

RESUMO — Os peixes cartilaginosos (Chondrichthyes) destacam-se pela diversidade na morfologia dentária, que pode estar relacionada à dieta ou ao habitat dessas espécies. Nesse contexto, investigar as características dentárias, tanto morfológicas quanto histológicas em tubarões extintos, como os Hybodontiformes, torna-se apropriado para elucidar questões ecológicas e evolutivas. Este estudo tem como objetivo identificar as microestruturas dentárias de um táxon pertencente à ordem dos Hybodontiformes, proveniente da Formação Rio do Rasto (Permiano Médio/Superior), da Serra do Cadeado, Bacia do Paraná, Brasil. Os resultados mostraram que a espécie possui um histótipo pseudoosteodonte, com forte desgaste no enamelóide das cúspides centrais, que pode estar relacionado ao desgaste funcional dos dentes. O enamelóide da espécie foi reconhecido em duas unidades: uma com cristalitos aleatórios (SCE) e outra com cristalitos perpendiculares a superfície dentária. As características observadas nos tecidos dos dentes, como a espessura e organização da ortodentina e do enamelóide, além da maior concentração de osteodentina no núcleo com canais vasculares mais proeminentes e abundantes, aproximam o táxon de alguns gêneros de Hybodontiformes, tais como *Hybodus*, *Acrodus*, *Crassodus* e *Polyacrodus*. Essa pesquisa se trata de um aprofundamento na descrição histológica para um dos mais antigos Hybodontiformes do Brasil, explorando sua paleobiologia e adicionando novos dados para o registro do grupo no Paleozoico da Bacia do Paraná.

Palavras-chave: Dente, Histótipo, Microestrutura, Paleozoico, Tubarão.

ABSTRACT — Cartilaginous fishes (Chondrichthyes) stand out for their diversity in dental morphology, which may be related to the diet or habitat. In this context, investigating dental characteristics, both morphological and histological, in extinct sharks such as the Hybodontiformes, becomes appropriate to elucidate ecological and evolutionary issues. This study aims to identify the dental microstructures of a taxon belonging to the order Hybodontiformes, from the Rio do Rasto Formation (Middle/Upper Permian), Serra do Cadeado, Paraná Basin, Brazil. The results showed that the species exhibits a pseudoosteodont histotype, with pronounced wear on the enameloid of the central cusps, which may be associated with functional tooth wear. The enameloid of the species was recognized in two units: one with randomly crystallites (SCE), and another with crystallites perpendicular to the tooth surface. The features observed in dental tissues, such as the thickness and organization of the orthodentine and enameloid, as well as the higher concentration of osteodentine in the core with more prominent and abundant vascular canals, bring the taxon closer to some genera of

42 Hybodontiformes, such as *Hybodus*, *Acrodus*, *Crassodus*, and *Polyacrodus*. This research
43 provides an in-depth histological description for one of the oldest Hybodontiformes from
44 Brazil, exploring its paleobiology and adding new data to the record of the group in the
45 Paleozoic of the Paraná Basin.

46 Key-words: Histotype, Microstructure, Paleozoic, Shark, Tooth.

1. INTRODUÇÃO

Entre os maiores marcos da evolução das espécies está a origem dos vertebrados (Donoghue & Keating, 2014) e, dentro desse grupo, o surgimento da mandíbula e dos dentes nos gnátostomados (Gans & Northcutt, 1983). Essa nova característica contribuiu para um modo de vida predatório, influenciando diretamente a estrutura de cadeias alimentares durante o Paleozoico (Mallatt, 2008).

De maneira geral, os dentes dos vertebrados são desenvolvidos a partir de uma lâmina dentária capaz de atender à necessidade de dentição através de uma “pré-fabricação” de dentes substitutos (Reif, 1982). Essa substituição dentária funciona como uma estratégia dos próprios processos da ontogênese para suprir o desgaste nos dentes através de mecanismos relacionados a retenção de dentes mais resistentes e adição e substituição dentária regulada (Smith, 2003). Dentre os vertebrados, os peixes destacam-se como um grupo amplamente diverso. Os Chondrichthyes compõem uma parcela dessa diversidade. Atualmente, estima-se que a classe inclua cerca de 1.220 espécies, das quais aproximadamente 520 são de tubarões (Gadig et al., 2023). As variações morfológicas dentárias em Chondrichthyes estão diretamente relacionadas às diferentes dietas (nichos tróficos) ou ao tipo de ambiente em que essas espécies estão inseridas (habitats) (Fraser & Thiery, 2019).

Dentre os elasmobrânquios, um grupo de grande relevância no registro fóssil são os tubarões Hybodontiformes, considerados grupo irmão de Neoselachii (Coates & Gess, 2007; Maisey et al., 2004; Manzanares et al., 2017). Evidências fossilíferas indicam que os tubarões Hybodontiformes existiram por aproximadamente 350 milhões de anos, distribuindo-se do Neodevoniano (Paleozoico) ao Neocretáceo (Mesozoico) (Everhart, 2011). Devido à raridade de materiais esqueléticos bem preservados, os Hybodontiformes são, ao longo de sua história evolutiva, identificados e descritos principalmente a partir de dentes isolados (Rees & Underwood, 2002), embora, para o Paleozoico a diversidade dessas espécies seja pouco conhecida (Schnetz et al., 2024). Seus restos são frequentemente encontrados em depósitos de água doce, relacionados a lagos e rios (fluvial-lacustre), desde o Paleozoico Superior (Everhart, 2011; Fischer, 2013; Rees, 1998; Rees & Underwood, 2002). Embora ainda não se saiba ao certo quando os Hybodontiformes invadiram tais ambientes de água doce, um estudo sugere que essa transição aconteceu em diferentes momentos no Paleozoico (Wen et al., 2022).

A análise das características dentárias dos grupos de peixes e tubarões, tanto externas quanto internas, é fundamental para a compreensão do desenvolvimento e evolução desses

grupos ao longo do tempo (Herold, 1975). Além disso, fornecem informações relevantes sobre o comportamento e permitem a comparação de estruturas microscópicas entre as diferentes espécies. Campos de pesquisas, como a biologia e a paleontologia, têm dedicado atenção ao estudo dos tecidos dentários em virtude de sua relevância informativa em questões de funcionalidade e filogenia dos organismos (Enault et al., 2015). Peixes cartilaginosos exibem três padrões histológicos para dentes: ortodonte, osteodonte e pseudoosteodonte. Esses histótipos se distinguem principalmente a partir do modo de deposição da dentina no núcleo dentário (ver Jambura et al., 2018, 2019, 2020; Zangerl et al., 1993). Os Hybodontiformes são caracterizados por apresentarem exclusivamente os padrões dentários ortodonte e pseudoosteodonte (ver Böttcher, 2024). Entretanto, mesmo com o aumento no número de estudos sobre a dentição de tubarões, lacunas relacionadas aos aspectos histológicos permanecem, especialmente no que se refere às inferências da dieta, da filogenia das espécies e à função dos diferentes tipos de dentina (Jambura et al., 2018; Thangadurai et al., 2024).

Investigar as características dentárias e os padrões histológicos em tubarões é fundamental para o entendimento de seu contexto ecológico, evolutivo e sistemático, visto que questões sistemáticas também podem ser resolvidas (Cappetta, 2012). Ainda que seja reconhecida a importância dos estudos paleohistológicos em dentes, e mesmo considerando que este último teve uma vasta distribuição geográfica ao longo dos continentes em ambientes deposicionais flúvio-lacustres do Mesozoico (Silva et al., 2011), são poucos os que tratam de espécies fósseis, sobretudo para Hybodontiformes (Bhat et al., 2018a; Li et al., 2023; Stumpf et al., 2021). Nesse contexto, este estudo tem como objetivo descrever e caracterizar a microestrutura de dentes pertencentes a um táxon de Hybodontiformes (ainda em descrição).

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 ÁREA DE ESTUDO E CONTEXTO GEOLÓGICO

Os materiais analisados neste estudo foram coletados na Serra do Cadeado, no norte do Paraná, Brasil (Fig. 1), em rochas datadas para o Permiano Médio/Superior (Formação Rio do Rasto, Bacia do Paraná) (Laurini, 2010).

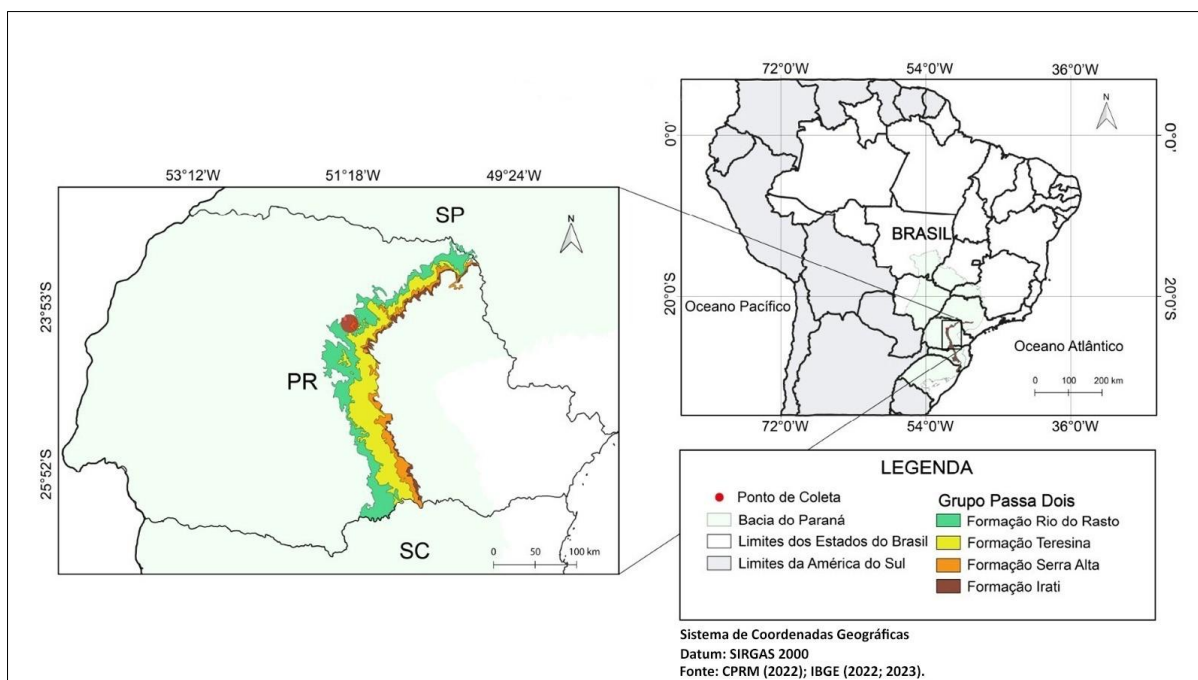


Figura 1. Sítio fossilífero dos dentes do hibodontiforme da Serra do Cadeado (ponto vermelho), na Bacia do Paraná.

A Bacia do Paraná, localizada em determinadas partes centro-orientais dos territórios da América do Sul, concentrando-se entre países como Brasil, Argentina, Paraguai e Uruguai, consiste em uma extensa bacia sedimentar intracratônica e de formato ovalado, que se desenvolveu ainda durante as eras Paleozoica e Mesozoica, cobrindo uma extensa área, que chega a ultrapassar mais que 1.500.000 km², aproximando-se de 1.600.000 km² (de Almeida, 1956; França & Potter, 1988; Milani, 2004; Milani & Ramos, 1998). Por se tratar de uma bacia intracratônica, a Bacia do Paraná concentra-se completamente sobre a placa sul-americana, sem nenhum tipo de relação limitante com as suas margens (Milani, 2004). Para o Brasil, a Bacia do Paraná cobre uma área de aproximadamente 1.000.000 km² (França & Potter, 1988).

As deposições dessa bacia tiveram início ainda durante o Neo-Ordoviciano e se estenderam até o final do Cretáceo, sendo representada por sucessões estratigráficas compostas por rochas sedimentares e magmáticas (Milani, 2004; Milani & Ramos, 1998), que atingem uma espessura de cerca de 7 mil metros (Milani et al., 2007), com predominância de rochas Paleozoicas, seguidas por rochas Mesozoicas (França & Potter, 1988). Os depósitos sedimentares do Paleozoico estão organizados em dois principais ciclos, que divergem a partir de aspectos erosivos: o ciclo siluro-devoniano do Grupo Paraná; e o ciclo permo-carbonífero que compreende os grupos Itararé, Guatá e Passa Dois. Para o Mesozoico, rochas do grupo São Bento representam os sedimentos dessa era geológica (França & Potter, 1988). De maneira

geral, no contexto da América do Sul, a Bacia do Paraná se sobressai entre as demais por preservar extensos registros sedimentares do Gondwana (França & Potter, 1988; Souza & Milani, 2007), e por essa razão, fósseis de vertebrados (como tubarões), invertebrados e plantas fósseis já foram encontrados. A partir do século XX os estudos estratigráficos se intensificam e avançaram significativamente, resultando em novos achados e ampliando o conhecimento fossilífero da bacia (Souza & Milani, 2007).

A Serra do Cadeado possui parte de sua extensão inserida na Bacia do Paraná, no estado do Paraná - sul do Brasil (ver Fig. 1). Para essa localidade, o contexto estratigráfico é representado por rochas de importantes formações geológicas, como as Formações Teresina, Rio do Rasto (Grupo Passa Dois), Pirambóia, Botucatu e Serra Geral (Grupo São Bento) (Riccomini et al, 1984). A Formação Rio do Rasto, de maior relevância para esse estudo, corresponde ao final da porção da supersequência Gondwana I (Holz et al., 2010; Milani & Ramos, 1998). Essa Formação é caracterizada principalmente por deposições continentais ao longo da Bacia do Paraná (Milani & Ramos, 1998). Geologicamente, a Formação Rio do Rasto é dividida em dois membros principais: Serrinha (inferior) e Morro Pelado (superior) (Gordon, 1947). O Membro Serrinha é composto principalmente por arenitos finos, com tonalidades que variam entre cinza ou cinza amarelado, além de pelitos formados por siltitos, que diferem entre arenosos, argilosos ou argilitos (em menor frequência), com cores que podem alterar entre cinza, azulado ou esverdeado (Barberena et al, 1980). Por outro lado, o Membro Morro Pelado é formado por arenitos finos a muito finos, com tonalidade variando entre avermelhada, rosada ou amarelada, e por pelitos compostos predominantemente por siltitos argilosos ou arenosos de diferentes colorações avermelhadas, roxo, esverdeado ou cinza (Barberena et al., 1980).

No que se refere ao paleoambiente, a Formação Rio do Rasto é caracterizada por uma predominância de lagos rasos em constante alterações do nível da água, da extensão ocupada e da salinidade, variações estas resultantes de influências de tempestades e drenagens efêmeras associadas as chuvas torrenciais. Esses corpos d'água desenvolveram-se entre deposições de dunas eólicas, indicado condições climáticas gradualmente mais secas (Rohn, 1994). Com base nessas informações, é provável que a Formação Rio do Rasto tenha comportado água doce em seu ambiente deposicional, o que é evidenciado a partir de inúmeros fósseis de conchostráceos para a formação (Holz et al., 2010). Entre a riqueza fossilífera encontrada na Formação Rio do Rasto, destaca-se também a ocorrência de vegetais (gêneros *Schizoneura*, *Paracalamites*, *Pecopteris* e *Glossopteris*) e de vertebrados, incluindo o dicinodonte *Endothiodon*, e anfíbios temnospôndilos do grupo Rhinesuchidae, além de escamas, fragmentos dentários de tetrápodes,

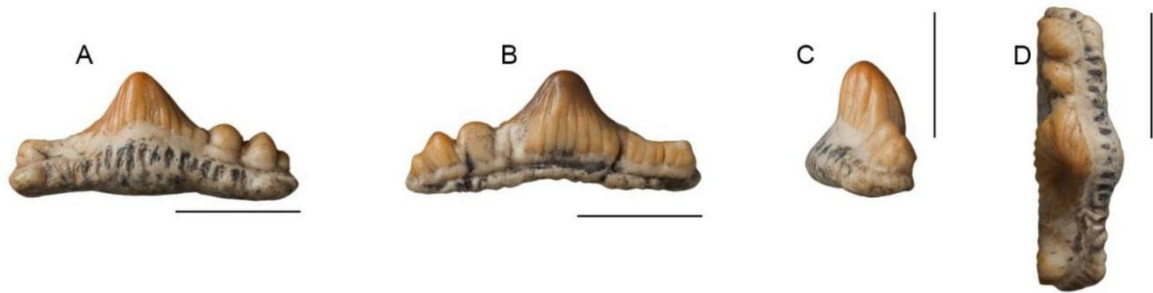
osteíctes e chondrichthyes (Barberena & Daemon, 1974; Barberena & Dias, 1998; Barberena et al., 1980; Cazzulo-Klepzig & Correia, 1981; Eltink, 2009; Langer et al., 2008; Martinelli et al., 2017), sendo esse último, o de maior relevância para esse estudo.

Dentre as localidades, o material fóssil de tubarão foi encontrado associado à localidade denominada Tubarão, provavelmente correspondente a estratos da base do Membro Morro Pelado. Essa área localiza-se próxima à boca Sul de um túnel (coordenadas S 24° 00' 171'' e W 51° 06' 491''), concentrado na Estrada de Ferro Central do Paraná (EFCP), nas imediações do km 500,2. Além dos fósseis de tubarão (dentes e denticulos dérmicos), material representativo da denominação da localidade, foram encontrados também um crânio de temnospôndilo, bem como intercentros e pleurocentros vertebrais (Laurini, 2010).

2.2 MATERIAIS

Os dentes analisados neste estudo pertencem ao táxon Hybodontiformes, mas que ainda não foram descritos formalmente. Os materiais desse estudo foram inicialmente analisados, investigados e descritos por Laurini (2010). Todo o material foi coletado pela equipe do Laboratório de Paleontologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo - USP (FFCLRP-USP), preparado e tombado na coleção LPRP/USP do mesmo laboratório. Atualmente, o material encontra-se emprestado ao Laboratório de Paleontologia da Universidade Federal do Vale do São Francisco (UNIVASF), *Campus* Senhor do Bonfim, Bahia, Brasil, para investigações histológicas adicionais.

Seguindo a descrição morfológica de Laurini (2010), os dentes do hibodontiforme da Serra do Cadeado são caracterizados por um alongamento mesio-distal, com coroas multicúspides, contendo uma cúspide central maior, levemente inclinada na face interna, ladeada por cúspides acessórias menores que diminuem gradualmente. Não foram observadas serrilhas de corte nas bordas das cúspides. Adicionalmente, existe uma ornamentação acentuada nas faces (interna e externa) das cúspides dentárias, caracterizadas por linhas pronunciadas e curvaturas suaves ao longo de toda a altura da cúspide, estendendo-se desde a junção base/coroa até o ápice coronal. A base da raiz do dente tende a ser proporcionalmente mais ampla que a coroa, sendo definida por um desenvolvimento moderado na face interna, resultando em uma pequena expansão nessa região, e uma grande quantidade de perfurações ou forâmens inseridos em ambas as faces (ver Fig. 2). Para detalhes morfológicos mais aprofundados, consultar Laurini (2010).



191

192 **Figura 2.** Morfologia geral dos dentes do hibodontiforme da Serra do Cadeado da Formação Rio do Rasto,
193 Permiano Médio/Superior, Bacia do Paraná, Brasil. LPRP/USP 0022 – (A) vista lingual. (B) vista labial. (C) vista
194 lateral. (D) vista oclusal. Escala: 5 mm. Modificado de Laurini (2010).

195 Parte das lâminas aqui descritas já haviam sido confeccionadas por Laurini (2010).
196 Com base nessas informações, foram analisadas as seguintes lâminas: LPRP/USP 0024,
197 LPRP/USP 0026, LPRP/USP 0031, LPRP/USP 0032. As lâminas LPRP/USP 0026 e
198 LPRP/USP 0031 foram confeccionadas anteriormente, porém apenas a lâmina LPRP/USP 0031
199 foi descrita histologicamente no estudo de Laurini (2010). Adicionalmente, foram
200 confeccionadas duas novas lâminas: uma contendo cúspide central e lateral preservadas
201 (LPRP/USP 0024) e outra com a base da raiz preservada (LPRP/USP 0032). Após a confecção
202 das duas últimas lâminas, todos os materiais foram fotografados. As fotomicrografias foram
203 obtidas com o auxílio de uma câmera BEL (modelo 12MP USB2.0).

204 A base terminológica e comparativa das microestruturas dentárias neste estudo seguiu
205 diversos trabalhos sobre a histologia em dentes de Chondrichthyes, incluindo estudos clássicos,
206 como Johnson (1981), Maisey (1987), Patterson (1966), e Radinsky (1961), além de pesquisas
207 mais atuais, como Böttcher (2024), Jambura et al. (2018, 2019, 2020), Laurini (2010) e Maisch
208 e Matzke (2016). Para o enamelóide, consideramos Cuny et al. (2001), Cuny et al. (2018) e
209 Enault et al. (2015).

210 SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA
211 CHONDRICHTHYES Huxley, 1880
212 ELASMOBRANCHII Bonaparte, 1838
213 HYBODOTIFORMES Maisey, 1987
214 Gen. e sp. indet.

215 Localidade: Serra do Cadeado, Estado do Paraná, Brasil

216 Horizonte: Membro Morro Pelado, Formação Rio do Rasto – Bacia do Paraná, Permiano
 217 Médio/Superior.
 218 Material: LPRP/USP 0024, LPRP/USP 0026, LPRP/USP 0031, LPRP/USP 0032.

219 3. RESULTADOS

220 3.1 DESCRIÇÃO HISTOLÓGICA

221 Os dentes do hibodontiforme da Serra do Cadeado apresentam duas camadas de
 222 dentina bem definidas: uma camada de osteodentina densa, que se estende da base até a altura
 223 das cúspides dentárias, e uma camada de ortodentina, menos espessa, que circunda as cúspides
 224 (Fig. 3A). Na superfície dentária, revestindo a ortodentina encontra-se o enamelóide. Portanto,
 225 os dentes aqui analisados possuem características histológicas típicas do padrão dentário
 226 pseudoosteodonte (*sensu* Jambura et al., 2018).

227 Aparentemente a espécie apresenta perda ou desgaste gradual do enamelóide em
 228 regiões mais afastadas do ápice das cúspides (Fig. 3A, B). Essa diminuição contínua foi
 229 observada em todas as lâminas seccionadas que apresentam cúspides principais ou laterais, e já
 230 havia sido descrito por Laurini (2010) para a morfologia dentária dos espécimes. Dentes
 231 bicúspides de tubarões como *Aztecodus* e *Antarctilamna*, do Devoniano Médio da Antártica,
 232 também revelam a ausência de enamelóide. Por outro lado, dentes de *Portalodus*, pertencentes
 233 ao mesmo período geológico, apresentam enamelóide (Hampe & Long, 1999). Além disso,
 234 dentes diplodontes ainda mais antigos de espécies como *Leonodus carlsi* e *Celtiberina maderi*,
 235 do Devoniano Inferior da Espanha (Botella et al., 2009a; Ginter et al., 2010), e *Protodus* do
 236 Devoniano Inferior do Canadá (Ginter et al., 2010) também possuem enamelóide. Assim, a
 237 ausência de enamelóide em regiões específicas podem indicar uma maior susceptibilidade ao
 238 desgaste desse tecido em dentes de tubarões do Paleozoico ou, eventualmente, pode estar
 239 interligada à notável diversidade nos tecidos dentários dos primeiros tubarões (Cuny et al.,
 240 2018).

241 No hibodontiforme da Serra do Cadeado, o enamelóide apresenta uma fina espessura
 242 e coloração opaca quando observado sob microscopia petrográfica. Esse tecido aparenta ser
 243 denso, homogêneo, bastante compacto e possivelmente sem penetração de canais vasculares
 244 (Fig. 3A, B) (Laurini, 2010). Contudo, em áreas subjacentes, especialmente na interface entre
 245 o enamelóide e a dentina, parece haver inserções de fios de fibras que são irradiadas a partir de
 246 túbulos dentinários (Fig. 3B). Essa penetração dos túbulos dentinários no enamelóide é uma
 247 característica comum no grupo de tubarões, resultante do processo de desenvolvimento da

dentina e do enamelóide (Kemp, 1999). Esse mecanismo foi detalhado num hibodontiforme do Carbonífero, o qual os túbulos dentinários, responsáveis pelos processos odontoblásticos, ultrapassam a dentina e alcançam o enamelóide, ocupando quase toda a extensão do tecido (Hoffman et al., 2016). Para o hibodontiforme da Serra do Cadeado, o processo provavelmente segue um padrão semelhante, no entanto, não foi possível identificar detalhes mais precisos do tecido apenas com o uso de microscopia petrográfica.

A análise de microscopia eletrônica de varredura (MEV) realizada por Laurini (2010), indicou que o enamelóide é composto por cristalito único (Single Crystallite Enameloid - SCE). Em regiões subjacentes, entre o enamelóide e a dentina, Laurini (2010) descreve a presença de canais organizados perpendicularmente (ver Fig. 30b-c, d-g). Esses canais estão relacionados a túbulos dentinários que ultrapassam essa junção. Ademais, nessa local do dente, os cristalitos de fluorapatita ($\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3\text{F}$) tem uma organização perpendicular à superfície dentária, isso é comum em alguns Hybodontiformes como *Acrodus spitzbergensis*, *Acrodus cuneocostatus* (Cuny et al., 2001; Enault et al., 2015). Dessa forma, o enamelóide do hibodontiforme da Serra do Cadeado apresentaria duas unidades: a região superficial, composta por cristalitos individualmente aleatórios, integraria a unidade SCE, enquanto a organização perpendicular dos cristalitos em áreas subjacentes corresponderia ao componente RBE (Radial Bundled Enameloid) da unidade BCE (Bundled Crystalite Enameloides) (Cuny et al., 2018; Enault et al., 2015).

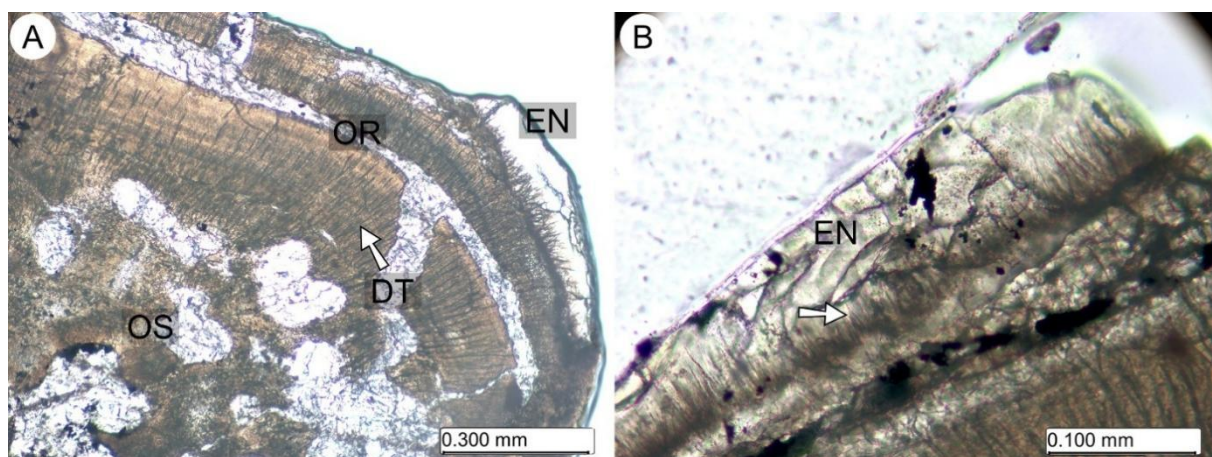


Figura 3. Secções de dentes do hibodontiforme da Serra do Cadeado. Secção longitudinal da cúspide lateral de LPRP/USP 0031 - (A) Visualização da osteodentina, ortodentina e do fragmento de enamelóide, em ampliação de 10x. (B) Detalhe do enamelóide, a seta branca indica inserções de fios de fibras irradiadas de túbulos dentinários adentrando o enamelóide, em ampliação de 40x. Abreviações: DT, túbulos dentinários; EN, enamelóide; OR, ortodentina; OS, osteodentina.

Abaixo da camada superficial do enamelóide encontra-se a ortodentina. No hibodontiforme da Serra do Cadeado esse tecido é bem desenvolvido e espesso quando comparado ao enamelóide, e parece se estender por uma parte significativa da altura das cúspides, sendo caracterizado, sobretudo, pela alta concentração de túbulos dentinários (Fig. 4A). Esses túbulos são filamentosos, dispostos paralelamente e se estendem ao longo de todo o tecido, provavelmente alcançando a base do enamelóide submerso. Além disso, foram observadas linhas de crescimento, conhecidas como linhas de Owen, em diferentes quantidades e espessuras, atravessando os túbulos dentinários e contornando toda a osteodentina (Fig. 4B). Essas linhas consistem em estruturas mineralizadas formadas a partir de frequentes alterações nos processos deposicionais da dentina. Elas se diferem completamente do tecido circundante, são bem acentuadas e facilmente identificáveis (Ginter et al., 2010; Moyer et al., 2015; Moyer & Bemis, 2017). Em dentes não ocorre remoção significativa de cálcio, portanto, os registros nutricionais e metabólicos permanecem preservados ao longo do tempo. Assim, essas marcas são fundamentais para identificar essas alterações fisiológicas no processo de crescimento e calcificação em tecidos dentários (Schour & Hoffman, 1939). De forma semelhante, as linhas na ortodentina do hibodontiforme da Serra do Cadeado podem refletir alguma dessas características, contribuindo para o contexto evolutivo e ecológico da espécie.

Foi observada uma diferenciação nos túbulos dentinários na lâmina LPRP/USP 0031, formando uma organização mais densa e complexa na altura do ápice coronal (Fig. 4C). Laurini (2010) atribuiu a um provável artefato tafonômico ou à presença de dentina reparadora, sendo essa última, a mais provável. A dentina reparadora apresenta diferenças estruturais nos túbulos dentinários, quando presentes, em comparação à dentina original (primária) (Berkovitz & Shellis, 2017). Nenhum arranjo semelhante foi identificado nas demais lâminas deste estudo, sugerindo que se trata, de fato, a esse tipo de dentina.

Além disso, na ortodentina, existem canais vasculares permeando o tecido, embora em tamanhos reduzidos, e uma extensa fratura, possivelmente preenchida por minerais do ambiente circundantes, que penetraram durante o processo de fossilização (Fig. 4D) (Laurini, 2010). Devido ao desgaste na superfície dentária, não fica claro a presença de dentina palial no hibodontiforme da Serra do Cadeado.

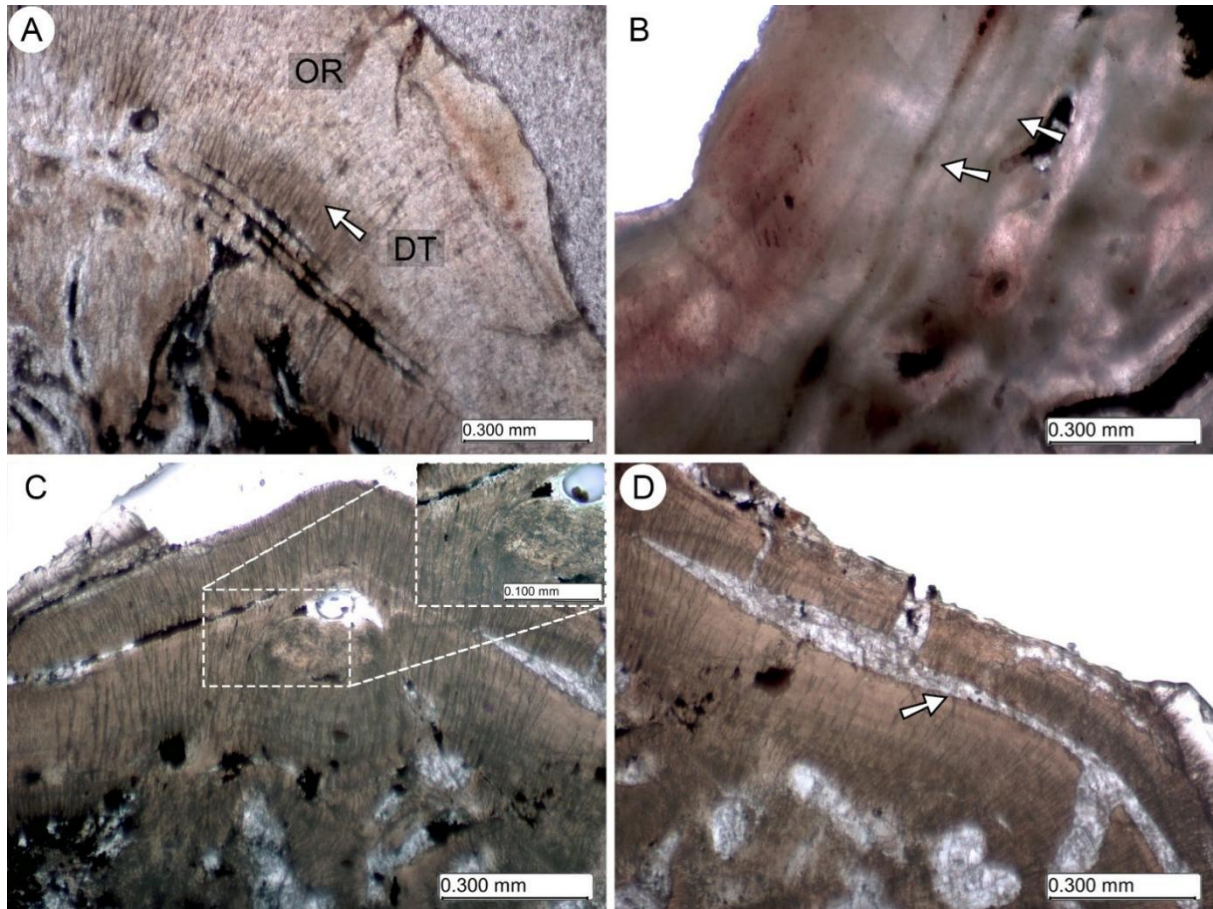


Figura 4. Secções de dentes do hibodontiforme da Serra do Cadeado. (A) Secção longitudinal da cúspide central de LPRP/USP 0024 - visualização ampliada da ortodentina e dos túbulos dentinários (seta branca), em ampliação de 10x. (B) Secção longitudinal de LPRP/USP 0026 - linhas de crescimento (setas brancas) contornando a ortodentina na cúspide principal, em ampliação de 10x. (C) Secção longitudinal da cúspide lateral de LPRP/USP 0031 mostrando a diferenciação de túbulos dentinários na ortodentina, aproximação de uma possível dentina reparadora (quadrado branco pontilhado), em ampliação de 10x e 40x, respectivamente. (D) Secção longitudinal da cúspide lateral de LPRP/USP 0031, demonstrando uma fratura (seta branca), ampliação de 10x. Abreviações: DT, túbulos dentinários; OR, ortodentina.

O núcleo do dente é preenchido pela osteodentina, sendo este, o tecido de maior concentração, depositado tanto na coroa quanto na base/raiz dentária. Essa dentina se assemelha ao osso osteonal devido a deposições de camadas contínuas (denteons), que circundam os vasos sanguíneos, conferindo ao tecido um aspecto poroso e esponjoso, além de apresentar uma alta concentração de colágeno (Cuny et al., 2018; Pretto et al., 2014; Smith & Sansom, 2000). No entanto, a osteodentina não apresenta células ou sistemas lacuno-canaliculares, características típicas de osso (Thangadurai et al., 2021).

Para o hibodontiforme da Serra do Cadeado, a osteodentina apresenta uma grande concentração de canais vasculares que se estendem por todo o tecido. Esses canais não possuem tamanhos e orientações definidas, são bastante proeminentes, alongados e numerosos ao longo do comprimento do núcleo dentário. Por serem extensos, aparentemente unem-se uns aos outros

e parecem diminuir de tamanho e quantidade à medida que se aproximam do ápice coronal (Fig. 5A). Em alguns locais, entre a base e a cúspide é possível observar uma estrutura semelhante a dentina circumvascular rodeando esses canais (Fig. 5B). Não foi observada irradiação de túbulos dentinários nas proximidades dos canais vasculares.

Ainda na osteodentina do hibodontiforme da Serra do Cadeado, os denteons que circundam os canais inseridos no núcleo da coroa não são facilmente visíveis, possivelmente devido à junção desses canais vasculares. Em sua maioria, os denteons possuem formato circular, mas, em alguns locais, são mais alongados. Os denteons se tornam mais evidentes em regiões mais periféricas, estendendo-se em direção às proximidades da ortodentina na cúspide principal (Fig. 5B). Eles percorrem todo o eixo longo do tecido até se aproximarem do ápice da cúspide. Entre cada denteon está presente um tecido interdenteonal (Fig. 5C) (*sensu* Thangadurai et al., 2021, 2024). No núcleo dentário, esse tecido apresenta pouca concentração devido a extensão dos canais vasculares, no entanto, em locais mais periféricos e ao longo da extensão coronal, percebe-se uma maior deposição.

O hibodontiforme da Serra do Cadeado apresenta uma base da raiz proeminente, cuja altura pode ser comparada à da coroa dentária (Laurini, 2010). No espécime LPRP/USP 0032, que contém um fragmento de base da raiz, é possível verificar que o contato entre a base e a coroa forma um sulco estreito. Nele parece não conter deposições ou estruturas distintivas, embora pequenos canais vasculares sejam observados percorrendo essa estrutura em quantidade reduzida (Fig. 5D). A base da raiz do dente é caracterizada por diversas perfurações ou forâmens, normalmente arredondadas e dispostas de forma irregular (Fig. 4D). Abaixo do contato base/corôa essas perfurações são pequenas e mais regulares, enquanto na região central da base radicular tornam-se maiores e sem nenhum tipo de distribuição definida. Finalmente, na margem basal da raiz dentária, retornam a tamanhos reduzidos e mantêm uma regularidade (Fig. 5D) (Laurini, 2010). Essas características histológicas já foram observadas, descritas e discutidas por Laurini (2010).

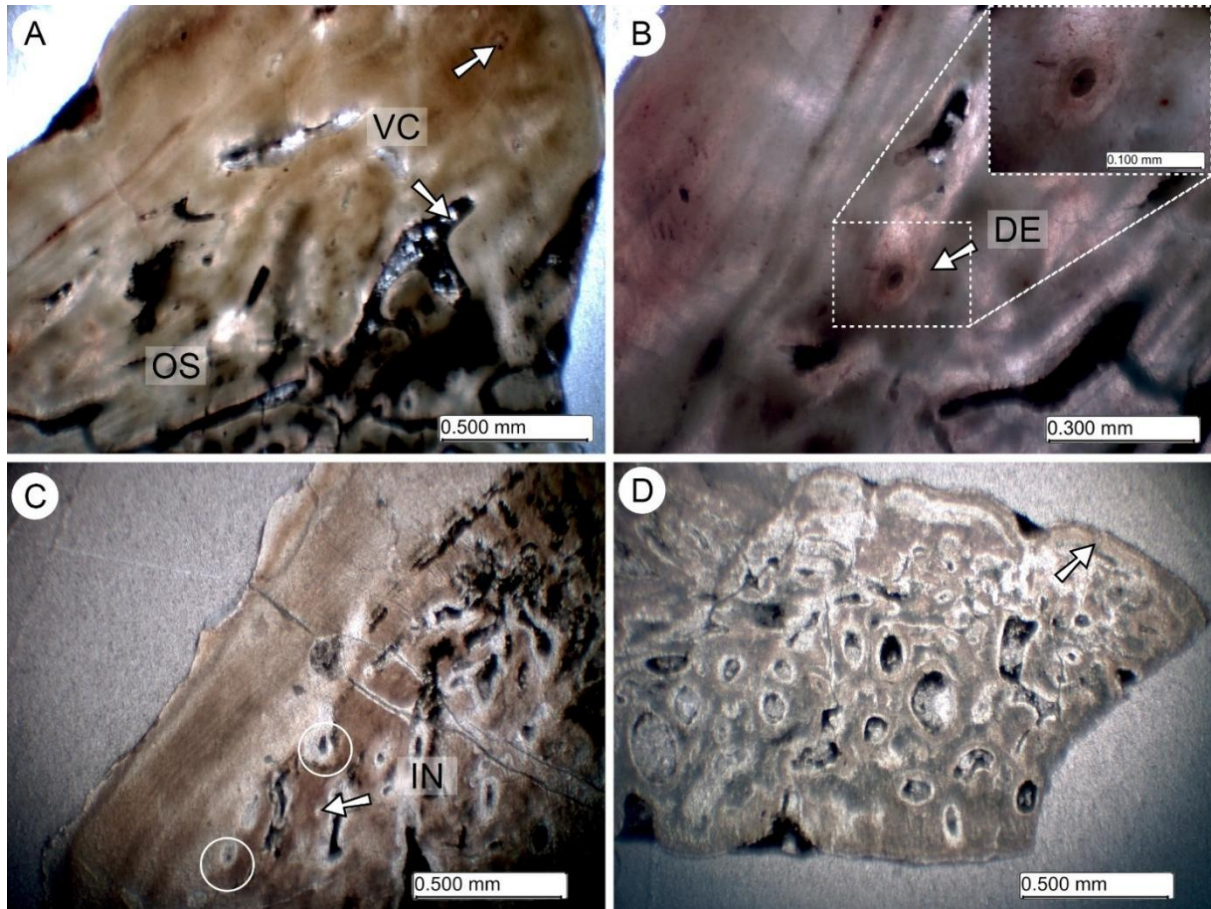


Figura 5. Secções de dentes do hibodontiforme da Serra do Cadeado. Secção longitudinal da cúspide central de LPRP/USP 0026 - (A) Canais vasculares no núcleo da osteodentina, em ampliação de 5x. (B) Estrutura de denteon composta por canal vascular e possível dentina circumvascular, denteon aproximado (quadrado pontilhado), em ampliação de 10x e 40x, respectivamente. (C) Secção longitudinal da cúspide central de LPRP/USP 0024 – tecido interdenteon (seta branca) depositado entre os denteons (círculos brancos), em ampliação de 5x. (D) Secção transversal de LPRP/USP 0032 – base da raiz do dente demonstrando o contato base/corôa (seta branca) e as perfurações, em ampliação de 5x. Abreviações: DE, denteons; IN, tecido interdenteon; OS, osteodentina; VC, canal vascular.

4. DISCUSSÃO

4.1 COMPARAÇÕES HISTOLÓGICAS DE ELASMOBRANCHII

As características levantadas permitiram identificar o padrão dentário do hibodontiforme da Serra do Cadeado como pseudoosteodonte. De acordo com a literatura, a dentina palial é considerada como uma das formas variantes de tecido da ortodentina (Ginter et al., 2010). Portanto, classificamos como possuindo histótipo pseudoosteodonte as ordens e espécies que apresentam osteodentina, ortodentina e/ou dentina palial.

Os dentes de tubarões, considerados mais antigos até o momento, são representados pelas espécies *Leonodus carlsi* e *Celtiberina maderi* provenientes do Devoniano Inferior da Espanha (Botella et al., 2009a; Ginter et al., 2010). Achados ainda mais antigos são limitados, indicando que os primeiros tubarões poderiam ser filtradores micrófagos (Williams, 2001) ou,

eventualmente, apresentavam uma baixa substituição dentária (Botella et al., 2009b). De maneira geral, os dentes de *L. carlsi* e *C. maderi* demonstram um alto desgaste no ápice coronal, indicando que se tratam de dentes funcionais (Botella et al., 2009a). Padrão semelhante é observado no hibodontiforme da Serra do Cadeado (ver Fig. 3A, 4A) e em dentes de *Ctenacanthus concinnus*, do Devoniano Superior do Marrocos (Greif et al., 2025). Assim, os dentes do hibodontiforme da Serra do Cadeado, como também de demais espécies do Paleozoico, podem ser caracterizados por uma substituição lenta e eficiência funcional a longo prazo.

Histologicamente, *L. carlsi* e *C. maderi* possuem características que remetem ao padrão dentário pseudoosteodonte (Botella et al., 2009a; Botella et al., 2009b; Martínez-Pérez et al., 2018). Assim como encontrado no hibodontiforme da Serra do Cadeado, o enamelóide de ambas as espécies é constituído por cristalitos de fluorapatita sem qualquer tipo de organização, típicos do enamelóide de cristalito único (SCE) (Botella et al., 2009a), a única diferença notada é a ausência de perpendicularidade dos cristalitos, como previamente sugerido em locais subjacentes do enamelóide do hibodontiforme da Serra do Cadeado. Não fica clara alguma distinção na ortodentina, apenas características semelhantes a túbulos dentinários percorrem esse tecido, linhas de crescimento não são observadas nessas espécies (ver Botella et al., 2009a). O núcleo dentário de *L. carlsi* e *C. maderi* apresentam diversos canais vasculares em diferentes tamanhos, formando estruturas semelhantes a denteons (Botella et al., 2009a; Botella et al., 2009b; Martínez-Pérez et al., 2018). Aparentemente, as espécies possuem uma maior quantidade de denteons no núcleo dentário quando comparadas ao hibodontiforme da Serra do Cadeado; no entanto, o hibodontiforme da Serra do Cadeado parece apresentar maiores tamanhos de canais vasculares na região.

Para a dentição de alguns gêneros bem conhecidos do Paleozoico, como os *Cladoselache* (Ordem Cladoselachiformes), espécies como *Cladoselache kepleri* contém enamelóide de cristalito único (SCE) não uniforme, e quase ausente entre as cristas dentárias (Gillis & Donoghue, 2007). A ortodentina é constituída por túbulos dentinários que chegam a ultrapassar para o tecido enamelóide, atingindo quase a sua superfície. O núcleo dentário parece conter a presença de uma cavidade pulpar não descrita (Gillis & Donoghue, 2007, fig. 4k). Adicionalmente, *C. kepleri* já havia sido analisado por Dean (1909), sendo caracterizado por uma grande espessura de ortodentina, identificada por túbulos dentinários bastante alongados, muito maiores que aqueles presentes no hibodontiforme da Serra do Cadeado, no mais, não fica evidente linhas de crescimento para a espécie. A região central aparenta uma cavidade reduzida,

preenchida por osteodentina e denteons e/ou canais vasculares pequenos a medianos; enquanto o enamelóide está ausente (ver Dean, 1909, Figura 8).

Assim como *C. kepleri*, dentes da espécie *Akmonistion zangerli* (Ordem Symmoriiformes), contém predominância de ortodentina no núcleo dentário, enquanto a região central é preenchida por osteodentina com pequenos denteons aparentes. O enamelóide, por sua vez, é uniforme e de fina espessura, composto por cristalito único (SCE). Túbulos dentinários também adentram para esse último tecido (Gillis & Donoghue, 2007). Em dentes de *Stethacanthus* sp. (família Symmoriidae) as cúspides são revestidas por uma monocamada de enamelóide, abaixo desse tecido encontra-se a ortodentina em maior espessura, composta por túbulos dentinários e fibras paralelas. O núcleo e a base dentária, por sua vez, são formados por osteodentina (Lund, 1985b, Fig. 10). Dentes de *Stethacanthulus meccaensis* são ortodontes, com cavidade pulpar estreita. A base da cúspide contém osteodentina (dentina trabecular) altamente vascularizada, com um canal vascular principal que bifurca-se para lacunas vasculares e canais secundários (Ivanov et al., 2015). Grandes canais vasculares são observados no núcleo da coroa do hibodontiforme da Serra do Cadeado (ver Fig. 5A) e provavelmente estão relacionados a esse processo funcional do dente.

Os Xenacanthiformes apresentam maiores deposições da ortodentina na coroa dentária, além de presença de cavidade pulpar, indicando um histótipo ortodôntico (ver Bhat et al., 2018b; Hampe & Long, 1999, Tabela 1; Pauliv et al., 2014; Singh et al., 2020). A família Diplodoselachidae é a mais antiga para a ordem (Ginter et al., 2010). Dentro dessa família, *Diplodoselache* é a única espécie comparada por Hampe e Long (1999, Tabela 1) que apresenta uma coroa dentária composta tanto por ortodentina quanto por osteodentina. De fato, a coroa dentária de *Diplodoselache* possui uma cavidade preenchida por osteodentina intrapulpar esponjosa, circundada por ortodentina que contém túbulos dentinários (Ginter et al., 2010). Essas características também são vistas em *Wurdigneria obliterata* (família Xenacanthidae) (Ginter et al., 2010; Richter, 2005). As estruturas internas dessas espécies se assemelham a do hibodontiforme da Serra do Cadeado em alguns aspectos, tais como linhas de crescimento na ortodentina, e deposições de osteodentina (mesmo em pequenas concentrações) com canais vasculares na base dentária. No entanto, o hibodontiforme da Serra do Cadeado não apresenta nenhum vestígio de cavidade pulpar. Acreditamos que para essas espécies mais primitivas (exceto nas espécies *L. carlsi* e *C. maderi*, do Devoniano Inferior), a osteodentina estava começando a 'ocupar' o núcleo dentário, consequentemente reduzindo a cavidade pulpar. Isso explicaria uma maior espessura do tecido ortodentina e a baixa concentração de osteodentina.

Como as demais dentições citadas anteriormente, dentes de *Glikmanius* sp. (Ordem Ctenacanthiforme) do Carbonífero - Permiano, possuem caracteres semelhantes ao hibodontiforme da Serra do Cadeado tais como, uma fina camada de enamelóide, porém depositada de maneira uniforme, seguida por ortodentina identificada por túbulos dentinários longos. As cúspides são preenchidas por osteodentina e a base dentária tende a ser composta por numerosos canais vasculares (Ginter et al., 2005). A espécie *Ctenacanthus* possui dentina palial (ortodentina), com linhas de crescimento incremental onduladas e remanescentes dos processos odontoblásticos. A osteodentina, por sua vez, é caracterizada por uma grande quantidade de denteons (Gillis & Donoghue, 2007). As linhas de crescimento do hibodontiforme da Serra do Cadeado aparentam uma deposição mais retilínea, no entanto, na lâmina LPRP/USP 0026 (ver Fig. 4B), elas aparecem mais onduladas próximo ao tecido osteodentina, a medida em que se aproximam da junção com o primeiro par de cúspides laterais, o que pode ter relação com a secção do dente ou eventual característica própria da ontogenia dentária. Três táxons, *Ctenacanthus*, *Maghriboselache* e *Phoebodus*, provenientes do Devoniano do Marrocos, também são pseudoosteodontes (Greif et al., 2024).

A dentição dos Hybodontiformes primitivos aparentemente se iniciou por uma histologia da coroa composta por dentina palial sobreposta a uma ortodentina circumpulpar avascular, refletindo o padrão ortodonte identificado em alguns gêneros (Maisey, 1987). De modo geral, o grupo apresenta uma variação histológica nas coroas dentárias (Johnson, 1981) e uma base da raiz do tipo ‘anulacorhize’ (*sensu* Casier, 1947; Maisey, 1987), que se mantém conservada no grupo (Johnson, 1981).

Os padrões histológicos da maioria dos Hybodontidae são limitados e pouco conhecidos na literatura (Stumpf et al., 2021). Entre *Hybodus* sp., a histologia de um dente proveniente do Jurássico Inferior da Inglaterra foi investigada por Radinsky (1961). A coroa dentária é constituída por osteodentina composta por denteons, ramificações de canais vasculares e baixa inserção de tecido interdenteonal. Esse tecido é rodeado por uma ortodentina bastante espessa, com numerosos túbulos dentinários irradiados a partir dos canais vasculares da osteodentina (ver Radinsky, 1961). A organização desses túbulos na ortodentina se assemelha a vista no hibodontiforme da Serra do Cadeado, com prolongamentos retos e paralelos entre si. A superfície dentária é preenchida por uma fina deposição de enamelóide compacto (Radinsky, 1961). O enamelóide de *Hybodus nebraskensis* não apresenta diferenças na microestrutura do tecido, sendo predominantemente composto por cristalitos aleatórios (SCE). A junção enamelóide-dentina é bem definida e inserções de túbulos dentinários são

identificados ultrapassando essa interface (Gillis & Donoghue, 2007). O enamelóide de espécies como *Hybodus bugarensis* e *Hybodus plicatilis* também é caracterizado como SCE (Pla et al., 2013).

Adicionalmente, dois dentes do gênero *Hybodus*, provenientes do Triássico Médio, foram investigados micromorfologicamente, demonstrado o padrão pseudoosteodonte, com canais vasculares inseridos no núcleo dentário e na raiz, entretanto, com o enamelóide bem desenvolvido e espesso (Li et al., 2023). De fato, uma das diagnoses do gênero *Hybodus* é uma coroa dentária multicuspidada composta sobretudo de osteodentina (Maisey, 1987), portanto, dentes com histótipo pseudoosteodonte. No entanto, a secção de um dente multicuspidado de *Hybodus youngi*, do Triássico Médio, revelou características de dentes ortodônticos (Li et al., 2023), demonstrando que nem todos os dentes multicuspidados são necessariamente pseudoosteodontes.

A lâmina LPRP/USP 0031 do hibodontiforme da Serra do Cadeado apresenta leve semelhança com secções de dentes de *Crassodus reifi*, do Jurássico Inferior da Alemanha (ver Maisch & Matzke, 2016, Fig.7). A principal diferença consiste na organização estrutural dos tecidos de *C. reifi*, que apresenta uma disposição mais definida. A secção de *C. reifi* revela dentes formados por uma osteodentina com numerosos canais vasculares proeminentes, distribuídos de maneira irregular. A partir do topo desses canais, irradiam-se túbulos dentinários bem organizados que compõem a ortodentina, essa última espessa. A superfície dentária é revestida por um enamelóide de cristalito único (SCE), depositado de maneira uniforme (Maisch & Matzke, 2016). Ainda segundo Maisch e Matzke (2016), essas características dentárias são típicas de hybodontídeo, sendo mais semelhantes às de *Acrodus*. De fato, o padrão histológico pseudoosteodonte parece ser mais frequente em *Hybodus* e *Acrodus* sp. quando comparado a outros hybodontídeos (*sensu* Maisey, 1987). Espécies como *Hybodus hauffianus* e *Hybodus reticulatus* (espécie-tipo do gênero) possuem dentes pseudoosteodontes, assim como o gênero *Egertonodus* (*sensu* Maisey, 1987). No entanto, imagens e detalhes adicionais são escassos para uma comparação aprofundada.

Dentes serrilhados, como os de *Priohybodus arambourgi* e *Thaiodus ruchae*, provenientes do Jurássico Superior e Cretáceo, respectivamente, diferem ainda da microestrutura dentária do hibodontiforme da Serra do Cadeado. Em ambas as espécies com dentição cortante, o enamelóide apresenta cristalitos aleatórios em áreas medianas e subjacentes, e uma organização perpendicular à superfície, típico dessa configuração dentária,

enquanto para o hibodontiforme da Serra do Cadeado, os cristalitos provavelmente aparentam uma estrutura mais comum, similar a de outros hybodontes de divergência mais basal (ver Duffin & Cuny, 2008; Enault et al. 2015). Adicionalmente, quando comparado à *P. arambourgi*, o hibodontiforme da Serra do Cadeado possui ortodentina mais espessa e túbulos dentinários mais largos, enquanto *P. arambourgi* não possui linhas de crescimento e apresenta osteodentina mais acentuada, porém com canais vasculares menores. A base da raiz está ausente em grande parte dos dentes de *P. arambourgi* (ver Eltink et al., 2025; Silva et al. em prep.), diferentemente dos dentes do hibodontiforme da Serra do Cadeado. Ainda para o Cretáceo, a espécie *Tribodus tunisiensis* contém histologia dentária pseudoosteodonte, porém sem organização dos canais vasculares na direção da osteodentina (dentina tubular). Seu enamelóide é de cristalito único e bastante espesso (Cuny et al., 2004).

Dentre as outras famílias de Hybodontiformes, espécies de Acrodontidae podem apresentar variação histológica, exibindo dentes pseudoosteodontes ou com uma grande concentração de ortodentina tubular (Ginter et al., 2010). Johnson (1981) atribuiu três espécies do Permiano Inicial do Texas para o gênero *Acrodus* (?*Acrodus olsoni*, ?*Acrodus sweetlacruzensis*, e ?*Acrodus* sp.). Histologicamente, a coroa dentária dessas três espécies apresenta características predominantes de ortodentina tubular, diferenciando-se significativamente do hibodontiforme da Serra do Cadeado (ver Johnson, 1981, Figuras 146-161). No entanto, ?*Acrodus* sp. exibe uma histologia coronária possivelmente pseudoosteodonte, devido à concentração de uma provável osteodentina nessa região (Hampe et al., 2013). Características semelhantes são observadas em dentes de *Acrodus* sp., proveniente de estratos do Cretáceo Superior (ver Glikman, 1964, Pl. I, fig. 1 e 5). Além disso, dentes de *Acrodus spitzbergensis* possuem osteodentina (Blażejowski, 2004, Fig. 8); e um enamelóide constituído em duas unidades, SCE externo e RBE interno (ver Cuny et al., 2001; Enault et al., 2015), observado também no enamelóide de *Acrodus cuneocostatus* (Cuny et al., 2001). As espécies de *Acrodus* com padrão pseudoosteodonte parecem manter estruturas semelhantes a *Hybodus*, como destacado anteriormente. No entanto, dentes de *Palaeobates* são conhecidos como ortodônticos, como ocorre na espécie *Palaeobates polaris* (Maisey, 1987; Romano & Brinkmann, 2010).

Para espécies da família Polyacrodontidae, o padrão dentário seria o ortodonte, devido à presença de uma cavidade pulpar aberta, cercada por ortodentina (Ginter et al., 2010; Glikman, 1964). Dessa forma, o gênero *Polyacrodus*, assim como suas espécies, também são identificados como ortodontes (Johnson, 1981; Maisey, 1987). No entanto, a histologia para o

gênero aparentemente foi discutida de maneira equivocada (Böttcher, 2024). A espécie tipo do gênero, *Polyacrodus polycyphus*, apresenta um histótipo pseudoosteodonte, porém com uma ortodentina proeminente e ausência de cavidade pulpar aberta (Böttcher, 2024). De fato, há uma diferenciação microestrutural em dentes de *Polyacrodus*, isso acontece devido à grande espessura da ortodentina, o que reduz a visualização da osteodentina para as espécies do gênero (Kriwet et al., 1997). Essas características podem ser melhor observadas em *Polyacrodus brevicostatus* (Cretáceo Inferior) (Patterson, 1966). Os dentes dessa espécie possuem uma coroa dentária com enamelóide aparentemente mais espesso que o do hibodontiforme da Serra do Cadeado. Como visto no hibodontiforme da Serra do Cadeado, os túbulos dentinários de *P. brevicostatus* também se estendem para a região interna do enamelóide. A ortodentina é regular, relativamente espessa e contém inserções de fibras provenientes dos túbulos dentinários, com organização semelhante à do hibodontiforme da Serra do Cadeado. O núcleo dentário é constituído por uma alta concentração de osteodentina, na qual inúmeros canais vasculares mais estreitos percorrem esse tecido. A base da raiz apresenta um aspecto esponjoso, com grandes canais vasculares, de diâmetro superior ao da osteodentina da base da coroa, sendo esses canais abertos e anastomosados (Patterson, 1966, ver Pl. 3, fig. 3).

Dentes de Lonchidiidae, como *Lonchidion*, apresentam uma ampla camada de ortodentina. Isso é observado em *Lonchidion breve*, no qual o núcleo da coroa dentária é composto predominantemente por ortodentina, com numerosos túbulos dentinários irradiando-se das pontas dos canais vasculares localizados no centro da base coronal, enquanto o enamelóide apresenta uma espessura acentuada (Patterson, 1966, Pl. 5, fig. 3). Essas mesmas estruturas são encontradas em *Parvodus heterodon* (Patterson, 1966). Dentes do táxon *Lissodus minimus* também contém uma grande espessura de ortodentina (dentina palial) e uma osteodentina reduzida, correspondendo ao histótipo pseudoosteodonte (Böttcher, 2024). Essas características microestruturais se assemelham às observadas em *Polyacrodus* (Polyacrodontidae); contudo, nesse último, a ortodentina (dentina palial) ocorre em menor espessura (Patterson, 1966). É interessante notar que, embora a ortodentina do hibodontiforme da Serra do Cadeado não seja tão espessa quanto as espécies citadas anteriormente, os túbulos dentinários parecem emergir das pontas dos canais vasculares situados no centro da base da coroa (ver Fig. 4A). Conforme as descrições comparativas, essa característica parece ser comum dentro dos dentes pseudoosteodontes dos Hybodontiformes. Quanto ao enamelóide especificamente, a espécie *Lonchidion derenzii* aparentemente é composta por duas unidades: regiões subjacentes (contato enamelóide dentina) contém cristalitos individualizados e

aleatórios, característicos da unidade SCE; nas demais áreas do enamelóide, os cristalitos aparentam uma organização perpendicular à superfície (Manzanares et al., 2017).

Os histótipos dentro da Família Lonchidiidae são bastante complexos. Dentes de *Lissodus angulatus* exibem dois padrões dentários: ortodonte nos dentes anteriores e pseudoosteodonte nos dentes laterais e posteriores (Blażejowski, 2004). Para o padrão pseudoosteodonte, o enamelóide apresenta uma camada bem espessa, sem a presença evidente de túbulos dentinários na ortodentina. Além disso, os canais vasculares da osteodentina parecem diminuir de tamanho e quantidade à medida que se aproximam do ápice coronal (ver Blażejowski, 2004, fig. 10). Um outro exemplo é a espécie *Pristisodus tikiensis* (gênero *Pristisodus*), cuja histologia dentária demonstra um enamelóide fino, classificado como SCE, com tendência de perpendicularidade dos cristalitos em direção à dentina. A interface enamelóide-dentina é pouco definida, e a ortodentina subjacente é bastante espessa, ocupando parte da coroa dentária. O núcleo da cúspide apresenta uma pequena inserção de osteodentina, com denteons e canais vasculares circundado uma cavidade pulpar (Bhat et al., 2018a; Singh et al., 2020). No entanto, essa cavidade pulpar não foi observada nos espécimes analisados por Singh et al. (2020). Segundo Blażejowski (2004), variações histológicas parecem ser comuns entre as espécies do gênero.

As comparações aqui apresentadas indicam que diversas ordens de Elasmobranchii de posição filogenética basal, e suas respectivas espécies, compartilham estruturas dentárias semelhantes às observadas no hibodontiforme da Serra do Cadeado, sendo as principais diferenças atribuídas à organização e espessura dos tecidos, como a ortodentina. Essa variação microestrutural também é identificada em dentes de tubarões modernos e fósseis (Jambura et al., 2020). Para os Hybodontiformes, o padrão histológico dentário pseudoosteodonte parece ocorrer em grande parte das espécies do grupo (Böttcher, 2024). Espécies de Hybodontiformes, como *Hybodus* sp., *C. reifi*, *P. polycyphus*, *P. brevicostatus*, *L. minimus*, e representantes de espécies de ordens de divergência inicial, como Symmoriiformes e Ctenacanthiformes, apresentam uma ortodentina mais espessa, característica registrada para o hibodontiforme da Serra do Cadeado. No entanto, esse último parece ter um conjunto de características próprias que, em alguns aspectos, o aproxima de certos gêneros, como aqueles que possuem espessura semelhante das dentinas e enamelóide, proeminência dos canais vasculares e irradiação dos túbulos dentinários a partir do topo de alguns desses canais. Por outro lado, outros aspectos afastam similaridades mais específicas, conferindo uma condição mais intermediária para o táxon, possivelmente relacionada à história evolutiva do grupo. Esse conjunto de características

permite associar o hibodontiforme da Serra do Cadeado à família Hybodontidae. Ao mesmo tempo, algumas características microestruturais aproximam o táxon a outras famílias e gêneros, como *Acrodus*, *Crassodus* e *Polyacrodus*, refletindo a singularidade microestrutural do táxon aqui estudado no contexto dos Hybodontiformes.

Para Petterson (1966), características microestruturais, como espessura da dentina palial e a presença ou ausência de osteodentina, não são caracteres confiáveis para a definição de grandes subdivisões taxonômicas, pois essas estruturas sofreram diversas variações ao longo do tempo evolutivo e podem estar relacionadas a adaptações das espécies (Radinsky, 1961). Em contrapartida, Cappetta (2012) considera a paleohistologia como uma fonte viável para investigações filogenéticas. Contudo, para estudos recentes, como o de Jambura et al. (2020), os tubarões modernos parecem ter diversos outros padrões histológicos, além dos três padrões dentários conhecidos (ortodonte, osteodonte e pseudoosteodonte), portanto, são insuficientes para inferências filogenéticas. Isso também se aplica as primeiras espécies de peixes (Thangadurai et al., 2024).

4.2 MICROESTRUTURA NO ENAMELÓIDE EM DENTES DE HYBODONTIFORMES

Há uma grande complexidade para a identificação microestrutural do enamelóide em dentes dos Hybodontiformes. Muitas espécies foram descritas com cristalito único (SCE) (ver Gillis & Donoghue, 2007; Hoffman et al., 2016; Maisch & Matzke, 2016; Pla et al., 2013; Singh et al., 2020). Isso contrasta com o enamelóide dos Neoselachii, cuja microestrutura modificada do tecido passa a ser complexa e dividida em três camadas específicas: Enamelóide de Camada Brilhante (SLE), Enamelóide de Fibras Paralelas (PBE) e Enamelóide de Fibras Emaranhadas (TBE) (Enault et al., 2015; Reif, 1973). Uma nova terminologia para o até então nomeado enamelóide de camada tripla (*sensu* Reif, 1973) foi introduzida por Enault et al. (2015), passando a ser dividido em duas unidades: a unidade SCE, que inclui o SLE; e a unidade BCE (Enamelóide de Cristalitos Agrupados), que integra os componentes PBE, TBE e o novo componente RBE (Enamelóide de Feixes Radiais), identificado por cristalitos perpendiculares à superfície do dente (Enault et al., 2015).

Apesar do enamelóide dos Hybodontiformes ser descrito constantemente como monocristalino, Cuny et al. (2001) identificaram até duas unidades diferenciadas em dentes de *Acrodus spitzbergensis*, *A. cuneocostatus* e *Polyacrodus tregoi*. Isso demonstra que existe uma modificação microestrutural no enamelóide de alguns Hybodontiformes, indicando que não são todos compostos exclusivamente por um enamelóide simples (SCE) (*sensu* Enault et al., 2015).

A interpretação de um enamelóide simples nos Hybodontiformes está associada à sua posição filogenética como grupo-irmão dos Neoselachii. Assim, o enamelóide dos Hybodontiformes teria uma condição mais “primitiva”, enquanto os Neoselachii seriam derivados (Cuny et al., 2018). Cuny et al. (2018) cita que aplicação de ácido na superfície dentária em dentes de Hybodontiformes era realizada com o objetivo de separar rapidamente exemplares que eventualmente possuísem um enamelóide complexo (Neoselachii), sem que fossem considerados maiores investigações evolutivas deste tecido em dentes de Hybodontiformes, o que limitou a identificação dessa segunda unidade. Contudo, as unidades dentro do enamelóide dos Hybodontiformes não são bem definidas, e também são caracterizadas por uma certa homogeneidade e uma organização preferencial perpendicular à superfície dentária (Enault et al., 2015).

De forma geral, o enamelóide do grupo pode ser dividido em até duas unidades: uma externa, composta por cristalitos simples e desorganizados, representando o SCE, visto sobretudo após adição ácida na superfície dentária, e uma interna, com um arranjo vago em feixes curtos perpendiculares à superfície, incluído, portanto, dentro do componente RBE da BCE (Cuny et al., 2018; Enault et al., 2015). Essa divisão pode indicar uma característica plesiomórfica em Hybodontiformes (Cuny et al., 2018). Dessa forma, a presença dessas duas unidades, a externa SCE e a interna RBE, interpretadas para o hibodontiforme da Serra do Cadeado, é compatível ao observado para o grupo. Embora se saiba que muitos Hybodontiformes (ou todos) possuam até duas unidades no enamelóide, são escassos estudos que descrevam e/ou destaquem essas duas unidades de forma detalhada.

5. CONCLUSÃO

Nesse estudo, foi investigada a microestrutura em dentes pertencentes a um hibontiforme do Permiano Médio/Superior, Formação Rio do Rasto, Brasil. Como esperado, os dentes do hibodontiforme da Serra do Cadeado apresentam um padrão dentário pseudoosteodonte, no entanto, o enamelóide é constituído por duas unidades reconhecidas, uma com cristalitos compactos em áreas medianas e superficiais, e outra com perpendicularidade desses cristalitos em locais mais subjacentes, típico do enamelóide dos Hybodontiformes.

O histótipo pseudoosteodonte aparece amplamente distribuído no contexto evolutivo das espécies dos Hybodontiformes, sendo também recorrente em tubarões modernos e considerado uma condição plesiomórfica para o grupo. Através de uma descrição comparativa,

fica evidente uma alteração significativa entre os tecidos dentários de todas as ordens basais, tais como nos Hybodontiformes. Essa variação na espessura da deposição dos tecidos dentários já foi observada e relatada por Jambura et al. (2020) para tubarões modernos e fósseis, demonstrando assim, que é uma característica comum desde as primeiras ordens.

Com base nessa variação, fica perceptível uma similaridade histológica com alguns gêneros de Hybodontiformes, tais como *Hybodus*, *Acrodus*, *Crassodus* e *Polyacrodus*. Ainda são escassos os estudos histológicos dentários com espécies de Hybodontiformes, dificultando comparações aprofundadas. No entanto, observou-se que os dentes do hibodontiforme da Serra do Cadeado possuem uma histologia compatível com grupos de divergência inicial, com maior retenção de ortodentina, conforme evidenciado nas comparações realizadas.

AGRADECIMENTOS

KRS agradece a Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado da Bahia (FAPESB 0497/2023) pelo apoio científico e financeiro fornecido para o desenvolvimento desta pesquisa e à Universidade Federal do Vale do São Francisco (UNIVASF), pelo suporte e infraestrutura disponibilizados. EEN agradece a Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco (FACEPE - APQ-1119-1.07/21). Agradecemos a F. S. Ferreira, da Universidade Federal do Vale do São Francisco (*Campus* Senhor do Bonfim - BA), pelo apoio e contribuição durante o desenvolvimento desta pesquisa. O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

CONTRIBUIÇÕES DOS AUTORES

K. R. S.: Investigação; conceituação; redação - rascunho original e edição; metodologia; curadoria dos dados; análise formal. E. E.: Coleta dos dados; investigação; supervisão; redação - rascunho original; metodologia; curadoria dos dados; recursos.

LITERATURA CITADA

Barberena, M. C.; Correia, N. R. & Aumond, J. (1980). Contribuição à estratigrafia e bioestratigrafia do Grupo Passa Dois na Serra do Cadeado (Nordeste do Paraná, Brasil). *Revista Brasileira de Geociências*, 10(4), 268-275.

- 689 Barberena, M. C., & Daemon, R. F. (1974). A primeira ocorrência de Amphibia
690 (Labirintodontia) na Formação Rio do Rasto. Implicações geocronológicas e
691 estratigráficas. In: Anais do XXVIII Congresso Brasileiro de Geologia. 2: 251-261.
- 692 Barberena, M. C., & Dias, E. V. (1998). On the presence of a short snouted Rhinesuchoid
693 amphibian in the Rio do Rasto Formation (Late Permiano of Paraná Basin, Brazil).
694 Anais da Academia Brasileira de Ciências, 70(1): 465-468.
- 695 Berkovitz, B., & Shellis, P. (2017). Dentine and Dental Pulp. In B. Berkovitz & P. Shellis
696 (Eds.), *The Teeth of Non-Mammalian Vertebrates*, (pp. 291-310). London: Academic
697 Press. <http://dx.doi.org/10.1016/B978-0-12-802850-6.00011-4>
- 698 Bhat, M. S., Ray, S., & Datta, P. M. (2018a). A new hybodont shark (Chondrichthyes,
699 Elasmobranchii) from the Upper Triassic Tiki Formation of India with remarks on its
700 dental histology and biostratigraphy. *Journal of Paleontology*, 92(2), 221-239.
701 <https://doi.org/10.1017/jpa.2017.63>
- 702 Bhat, M. S., Ray, S., & Datta, P. M. (2018b). A new assemblage of freshwater sharks
703 (Chondrichthyes: Elasmobranchii) from the Upper Triassic of India. *Geobios*, 51(4),
704 269-283. <https://doi.org/10.1016/j.geobios.2018.06.004>
- 705 Błażejowski, B. (2004). Shark teeth from the Lower Triassic of Spitsbergen and their
706 histology. *Polish Polar Research*, 25(2), 153-167.
- 707 Böttcher, R. (2024). Root resorption during tooth replacement in sharks – a unique character
708 of the Hybodontiformes (Chondrichthyes, Elasmobranchii). *Palaeodiversity*, 17(1), 121-
709 194. <https://doi.org/10.18476/pale.v17.a6>
- 710 Botella, H., Donoghue, P. C., & Martínez-Pérez, C. (2009a). Enameloid microstructure in the
711 oldest known chondrichthyan teeth. *Acta Zoologica*, 90, 103-108.
712 <https://doi.org/10.1111/j.1463-6395.2008.00337.x>
- 713 Botella, H., Valenzuela-Ríos, J. I., & Martínez-Pérez, C. (2009b). Tooth replacement rates in
714 early chondrichthyans: a qualitative approach. *Lethaia*, 42(3), 365-376.
715 <https://doi.org/10.1111/j.1502-3931.2009.00152.x>
- 716 Cappetta, H. 2012. “Chondrichthyes. Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii: Teeth.” In
717 *Handbook of Paleoichthyology*, edited by H. P. Schultze, 512. Munich: Verlag Dr.
718 Friedrich Pfeil.
- 719 Casier, E. (1947). Constitution et évolution de la Racine Dentaire des Euselachii. III.
720 Evolution des principaux caracteres morphologiques et conclusions. *Bulletin de Musee*
721 *royal d'Histoire naturelle de Belgique*, 23(15), 1-45.

- 722 Cazzulo-Klepzig, M & Reis Correia, N. (1981). Contribuição ao estudo da taoflora permiana
723 do membro Morro Serrinha na Serra do Cadeado, Estado do Paraná, Brasil. In *Anais*
724 *Congresso Latino-Americano de Paleontologia* (pp. 233-247). Porto Alegre.
- 725 Coates, M. I., & Gess, R. W. (2007). A new reconstruction of *Onychoselache traquairi*,
726 comments on early chondrichthyan pectoral girdles and Hybodontiform
727 phylogeny. *Palaeontology*, 50(6), 1421-1446. [https://doi.org/10.1111/j.1475-](https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2007.00719.x)
728 [4983.2007.00719.x](https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2007.00719.x)
- 729 Cuny, G., Guinot, G. & Enault, S. (2018). Evolution of Dental Tissues and Paleobiology in
730 Selachians. Elsevier: Oxford, UK. 1-127.
- 731 Cuny, G., Ouaja, M., Srarfi, D., Schmitz, L., Buffetaut, E., & Benton, M. J. (2004).
732 Fossil sharks from the Early Cretaceous of Tunisia. *Revue de*
733 *Paléobiologie, Genève*, 9, 127-142.
- 734 Cuny, G., Rieppel, O., & Sander, P. M. (2001). The shark fauna from the Middle
735 Triassic (Anisian) of north-western Nevada. *Zoological Journal of the Linnean*
736 *Society*, 133(3), 285-301.
- 737 de Almeida, F. F. M. O Planalto basáltico da Bacia do Paraná (1956). *Boletim Paulista de*
738 *Geografia*, 24, 3-34.
- 739 Dean, B. (1909). Studies on fossil fishes (sharks, chimaeroids and arthrodiros). *Memoirs of*
740 *the American Museum of Natural History* IX, 209–287.
- 741 Donoghue, P. C., & Keating, J. N. (2014). Early vertebrate
742 evolution. *Palaeontology*, 57(5), 879-893. <https://doi.org/10.1111/pala.12125>
- 743 Duffin, C. J., & G. Cuny. (2008). *Carcharopsis prototypus* and the Adaptations of Single
744 Crystallite Enameloid in Cutting Dentitions. *Acta Geologica Polonica*, 58 (2), 181-184.
- 745 Eltink, E. (2009). *Paleontologia da Serra do Cadeado (Formação Rio do Rasto,*
746 *Permiano Superior): levantamento de localidades fossilíferas e fauna de*
747 *vertebrados*. [Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo]. São Paulo.
- 748 Eltink, E., da Silva, K. R., de França, M. A. G., de Moraes, D. M. F., Soto, M. & Duffin, C. J.
749 (2025). Morphology and Paleoecology of a Hybodontiform with Serrated Teeth,
750 *Priohybodus arambourgi*, from the Late Jurassic of Northeastern Brazil. *The*
751 *Anatomical Record*, 1–28. <https://doi.org/10.1002/ar.25671>
- 752 Enault, S., Guinot, G., Koot, M. B., & Cuny, G. (2015). Chondrichthyan tooth enameloid:
753 past, present, and future. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 174(3), 549-570.
754 <https://doi.org/10.1111/zoj.12244>
- 755 Everhart, M. J. (2011). Occurrence of the hybodont shark genus *Meristodonoides*
756 (Chondrichthyes; Hybodontiformes) in the Cretaceous of Kansas. *Transactions of the*
757 *Kansas Academy of Science*, 114(2), 33-46. <https://doi.org/10.1660/062.114.0103>

- Fischer, J. (2013). Palaeoecology and migration behaviour of fossil Late Palaeozoic to Early Mesozoic sharks revealed by stable and radiogenic isotopes. In J. Reitner, Y. Qun, W. Yongdong & M. Reich (Eds.). *Palaeobiology and Geobiology of Fossil Lagerstätten through Earth History* (pp. 49). Universitätsdrucke Göttingen.
- França, A. B., & Potter, P. E. (1988). Estratigrafia, ambiente deposicional e análise de reservatório do Grupo Itararé (Permocarbonífero), Bacia do Paraná (Parte 1). *Boletim de Geociências da Petrobrás*, Rio de Janeiro, 2(2-4), 147-191. Disponível em: <https://bgp.petrobras.com.br/bgp/article/view/524>. Acesso em: 27 de mar. 2025.
- Fraser, G. J. & Thiery, A. P. (2019). Evolution, development and regeneration of fish dentitions. In Z. Johanson, C. Underwood & M. Richer (Eds.). *Evolution and development of fishes* (160–171). Cambridge (Cambridge University Press).
- Gadig, O. B. F., Rosa, R. S., Kotas, J. E., Santos, R. A. & Barreto, R. R. P. (2023). Biologia e modo de vida dos Elasmobrânquios. In J. E. Kotas, E. P. Vizuite, R. A. Santos, M. R. Baggio, P. G. Salge & R. Barreto (Eds.). *PAN Tubarões: Primeiro Ciclo do Plano de Ação Nacional para a Conservação dos Tubarões e Raias Marinhos Ameaçados de Extinção* (pp. 22-43). Brasília (DF): ICMBio/CEPSUL.
- Gans, C., & Northcutt, R. G. (1983). Neural crest and the origin of vertebrates: a new head. *Science* 220, 268-273. <https://doi.org/10.1126/science.220.4594.268>
- Gillis, J. A., & P. C. J. Donoghue. (2007). The Homology and Phylogeny of Chondrichthyan Tooth Enameloid. *Journal of Morphology* 268 (1), 33-49. <https://doi.org/10.1002/jmor.10501>
- Ginter, M., Hampe, O., Duffin, C. J. & Schultze, H. P. (2010). Chondrichthyes: Paleozoic Elasmobranchii: Teeth. In H. P. Schultze (Ed.), *Handbook of Paleichthyology* (p. 168). Munich: Verlag Friedrich Pfeil.
- Ginter, M., Ivanov, A., & Lebedev, O. (2005). The revision of “*Cladodus*” *occidentalis*, a late Paleozoic ctenacanthiform shark. *Acta Palaeontologica Polonica*, 50(3), 623–631.
- Glickman, L. S. (1964). Subclass Elasmobranchii. In Y. A. Orlov (Ed.), *Osnovy paleontologii: Agnatha, Pisces* (pp. 196–237). Moscow: Nauka. [In Russian]
- Gordon, M. Jr. (1947). Classificação das formações gondwânicas do Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul. *Notas Preliminares e Estudos*, Departamento Nacional de Produção Mineral/Divisão de Geologia e Mineralogia, 38, 1–20.
- Greif, M., Botella, H., Scheyer, T. M., & Klug, C. (2024). Evolution and development of early chondrichthyan teeth: Histological observations from three Devonian key taxa from Morocco. In *Conference: Annual Meeting of the Palaeontological Association*. Erlangen.

- Greif, M., Calandra, I., Lautenschlager, S., Kaiser, T. M., Mezane, M., & Klug, C. (2025). Reconstruction of feeding behaviour and diet in Devonian ctenacanth chondrichthyans using dental microwear texture and finite element analyses. *Royal Society Open Science*, 12(1), 240936. <https://doi.org/10.1098/rsos.240936>
- Hampe, O., & Long, J. A. (1999). The Histology of Middle Devonian Chondrichthyan Teeth from Southern Victoria Land, Antarctica. *Records of the Western Australian Museum Supplement* 57, 23-36.
- Hampe, O., Hairapetian, V., Dorka, M., Witzmann, F., Akbari, A. M., & Korn, D. (2013). A first late Permian fish fauna from Baghuk Mountain (Neo-Tethyan shelf, central Iran). *Bulletin of Geosciences*, 88(1), 1-20.
- Herold, R. C. B. (1975). Scanning Electron Microscopy of Enameloid and dentine in fish teeth. *Archives of Oral Biology*, 20(10), 635-640. [https://doi.org/10.1016/0003-9969\(75\)90130-2](https://doi.org/10.1016/0003-9969(75)90130-2)
- Hoffman, B. L., Hageman, S. A., & Claycomb, G. D. (2016). Scanning electron microscope examination of the dental enameloid of the Cretaceous durophagous shark *Ptychodus* supports neoselachian classification. *Journal of Paleontology*, 90(4), 741-762. <https://doi.org/10.1017/jpa.2016.64>
- Holz, M., França, A. B., Souza, P. A., Iannuzzi, R., & Rohn, R. (2010). A stratigraphic chart of the Late Carboniferous/ Permian succession of the eastern border of the Paraná Basin, Brazil, South America. *Journal of South American Earth Sciences*, 29(2), 381-399. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2009.04.004>
- Ivanov, A. O., Nestell, M. K., & Nestell, G. P. (2015). Middle Permian fish microremains from the early Capitanian of the Guadalupe Mountains, West Texas, USA. *Micropaleontology*, 61, 301-312.
- Jambura, P. L., Pfaff, C., Underwood, C. J., Ward, D. J., & Kriwet, J. (2018). Tooth mineralization and histology patterns in extinct and extant snaggletooth sharks, *Hemipristis* (Carcharhiniformes, Hemigaleidae) — Evolutionary significance or ecological adaptation?. *PLoS One*, 13(8), e0200951. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0200951>
- Jambura, P. L., Kindlimann, R., López-Romero, F., Marramà, G., Pfaff, C., Stumpf, S., Türtscher, J., Underwood, C.J., Ward D. J. & Kriwet, J. (2019). Micro-computed tomography imaging reveals the development of a unique tooth mineralization pattern in mackerel sharks (Chondrichthyes; Lamniformes) in deep time. *Scientific Reports*, 9(1), 9652. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-46081-3>
- Jambura, P. L., Türtscher, J., Kindlimann, R., Metscher, B., Pfaff, C., Stumpf, S., Weber G. W. & Kriwet, J. (2020). Evolutionary trajectories of tooth histology patterns in modern sharks (Chondrichthyes, Elasmobranchii). *Journal of Anatomy*, 236(5), 753-771. <https://doi.org/10.1111/joa.13145>

- Johnson, G. D. 1981. Hybodontoides (Chondrichthyes) from the Wichita-albany Group (Early Permian) of Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 1(1), 1-41.
<https://doi.org/10.1080/02724634.1981.10011876>
- Kemp N. E. (1999). Integumentary system and teeth. In: Hamlett, W. (ed.) *Sharks, Skates and Rays. The Biology of Elasmobranch Fishes* (pp. 43–68). Baltimore, MD: John Hopkins University Press.
- Kriwet, J., Rauhut, O. W., & Gloy, U. (1997). Microvertebrate remains (Pisces, Archosauria) from the Middle Jurassic (Bathonian) of southern France. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 206, 1-28.
- Langer, M. C., Eltink, E., Bittencour, J. S., & Rohn, R. (2008). Serra do Cadeado, PR - Uma janela paleobiológica para o Permiano continental Sul-americano. In M. Winge, C. Schobbenhaus, C. R. G. Souza, A. C. S. Fernandes, M. Berbert-Born, & E. T. Queiroz (Eds.), *Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil* (1-17). Brasília: CPRM - Comissão Brasileira de Sítios Geológicos e Paleobiológicos.
- Laurini, C. R. (2010). *Elasmobrânquios fósseis da Serra do Cadeado, Estado do Paraná (Formação Rio do Rasto, Permiano Superior)*. [Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo]. São Paulo. Disponível em:
<http://www.teses.usp.br/teses/disponiveis/59/59139/tde-02102015-113833/>. Acesso em: 03 de jan. 2025.
- Li, J. C., Sun, Z. Y., Cuny, G., Meng, Q. Q., & Jiang, D. Y. (2023). Hybodontiform sharks from Middle Triassic Chang 7 Member of the Ordos Basin, Shaanxi, North China: palaeobiological and palaeoecological significances. *Palaeoworld*, 32(1), 93-103.
<https://doi.org/10.1016/j.palwor.2022.08.001>
- Lund, R. (1985b). Stethacanthid elasmobranch remains from the Bear Gulch Limestone (Namurian E2b) of Montana. *American Museum novitates*, 2828, 1-24.
- Maisch, M. W., & Matzke, A. T. (2016). A new hybodontid shark (Chondrichthyes, Hybodontiformes) from the Lower Jurassic Posidonienschiefer Formation of Dotternhausen, SW Germany. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 280(3), 241-257. <https://doi.org/10.1127/njgpa/2016/0577>
- Maisey, J. G. (1987). Cranial anatomy of the Lower Jurassic Shark *Hybodus reticulatus* (Chondrichthyes, Elasmobranchii), with Comments on Hybodontid Systematics. *American Museum Novitates* 2878, 1-39.
- Maisey, J. G., Naylor, G. J., & Ward, D. J. (2004). Mesozoic Elasmobranchs, Neoselachian phylogeny and the rise of modern Elasmobranch diversity. *Mesozoic fishes*, 3, 17-56.
- Mallatt, J. (2008). The origin of the vertebrate jaw: neoclassical ideas versus newer, development-based ideas. *Zoological science*, 25(10), 990-998.
<https://doi.org/10.2108/zsj.25.990>

- 869 Manzanares, E., Pla, C., Martínez-Pérez, C., Ferrón, H., & Botella, H. (2017). *Lonchidion*
 870 *derenzii*, sp. nov., a new Lonchidiid shark (Chondrichthyes, Hybodontiformes) from the
 871 Upper Triassic of Spain, with remarks on Lonchidiid enameloid. *Journal of Vertebrate*
 872 *Paleontology*, 37(1), e1253585. <https://doi.org/10.1080/02724634.2017.1253585>
- 873 Martinelli, A. G., Francischini, H., Dentzien-Dias, P. C., Soares, M. B., & Schultz, C. L.
 874 (2017). The oldest archosauromorph from South America: postcranial remains from the
 875 Guadalupian (mid-Permian) Rio do Rasto Formation (Paraná basin), southern
 876 Brazil. *Historical Biology*, 29(1), 76-84.
 877 <https://doi.org/10.1080/08912963.2015.1125897>
- 878 Martínez-Pérez, C., Martin-Lazaro, A., Ferron, H. G., Kirstein, M., Donoghue, P. C., &
 879 Botella, H. (2018). Vascular structure of the earliest shark teeth. *Acta Geologica*
 880 *Polonica*, 68(3), 457-465. <https://doi.org/10.1515/agp-2018-0017>
- 881 Milani, E. J. (2004). Comentários sobre a origem e a evolução tectônica da Bacia do
 882 Paraná. In V. Mantesso-Neto, A. Bartorelli, & C. D. R. Carneiro (Eds). *Geologia*
 883 *do continente Sul-Americano: evolução da obra de Fernando Flávio Marques de*
 884 *Almeida* (pp. 265-279). Editora Becca.
- 885 Milani, E. J., & Ramos, V. A. (1998). Orogenias paleozóicas no domínio sul-ocidental do
 886 Gondwana e os ciclos de subsidência da Bacia do Paraná. *Revista Brasileira de*
 887 *Geociências*, 28(4), 473-484.
- 888 Milani, E. J., de Melo, J. H. G., de Souza, P. A., Fernandes, L. A., & França, A. B. (2007).
 889 Bacia do Paraná. *Boletim de Geociências da Petrobras*, 15(2), 265-287. Disponível
 890 em: <https://bgp.petrobras.com.br/bgp/article/view/310>. Acesso em: 27 abr. 2025.
- 891 Moyer, J. K., & Bemis, W. E. (2017). Shark teeth as edged weapons: serrated teeth of three
 892 species of selachians. *Zoology*, 120, 101-109. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2016.05.007>
- 893 Moyer, J. K., Riccio, M. L., & Bemis, W. E. (2015). Development and microstructure of tooth
 894 histotypes in the blue shark, *Prionace glauca* (Carcharhiniformes: Carcharhinidae) and
 895 the great white shark, *Carcharodon carcharias* (Lamniformes: Lamnidae). *Journal of*
 896 *Morphology*, 276 (7), 797-817. <https://doi.org/10.1002/jmor.20380>
- 897 Patterson, C. 1966. British Wealden Sharks. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*
 898 11(7), 251-350.
- 899 Pauliv, V. E., Dias, E. V., Sedor, F. A., & Ribeiro, A. M. (2014). A new Xenacanthiformes
 900 shark (Chondrichthyes, Elasmobranchii) from the Late Paleozoic Rio do Rasto
 901 Formation (Paraná Basin), Southern Brazil. *Anais da Academia Brasileira de*
 902 *Ciências*, 86(1), 135-145. <https://doi.org/10.1590/0001-37652014107612>
- 903 Pla, C., Márquez-Aliaga, A., & Botella, H. (2013). The chondrichthyan fauna from the
 904 Middle Triassic (Ladinian) of the Iberian Range (Spain). *Journal of Vertebrate*
 905 *Paleontology*, 33(4), 770-785. <https://doi.org/10.1080/02724634.2013.748668>

- 906 Pretto, F. A., Cabreira, S. F., & Schultz, C. L. (2014). Tooth microstructure of the Early
907 Permian aquatic predator *Stereosternum tumidum*. *Acta Palaeontologica*
908 *Polonica*, 59(1), 125-133. <http://doi.org/10.4202/app.2011.0121>
- 909 Radinsky, L. (1961). Tooth Histology as a Taxonomic Criterion for Cartilaginous
910 Fishes. *Journal of Morphology*, 109(1), 73-
911 92. <https://doi.org/10.1002/jmor.1051090106>
- 912 Rees, J. (1998). Early Jurassic selachians from the Hasle Formation on Bornholm,
913 Denmark. *Acta Palaeontologica Polonica*, 43(3), 439-452.
- 914 Rees, J., & Underwood, C. J. (2002). The status of the shark genus *Lissodus* Brough, 1935,
915 and the position of nominal *Lissodus* species within the Hybodontidea
916 (Selachii). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22(3), 471-479.
917 [https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2002\)022\[0471:TSOTSG\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2002)022[0471:TSOTSG]2.0.CO;2)
- 918 Reif, W. E. (1973). Morphologie und Ultrastruktur des Hai- "Schmelzes". *Zoologica scripta*,
919 2, 231-250. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.1974.tb00753.x>
- 920 Reif, W. E. (1982). Evolution of dermal skeleton and dentition in vertebrates: the odontode
921 regulation theory. In M. K. Hecht, B. Wallace, & G. T. Prance (Eds.), *Evolutionary*
922 *Biology*, Boston, MA: Springer, (Vol. 15, pp. 287-368). Plenum Press, New York.
923 https://doi.org/10.1007/978-1-4615-6968-8_7
- 924 Riccomini, C., Gimenez Filho, A., & de Almeida, F. F. M. (1984). Considerações sobre a
925 estratigrafia do Permo-Triássico na região da Serra do Cadeado, Paraná. In *Anais do*
926 *XXXIII Congresso Brasileiro de Geologia*, Rio de Janeiro 2, 754-764.
- 927 Richter, M. (2005). A new xenacanthid shark (Chondrichthyes) from the Teresina Formation,
928 Permian of the Paraná Basin, southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 8(2),
929 149-158.
- 930 Rohn, R. (1994). *Evolução ambiental da Bacia do Paraná durante o Neopermiano no leste de*
931 *Santa Catarina e do Paraná*. [Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo]. Instituto
932 de Geociências, São Paulo. [https://teses.usp.br/teses/disponiveis/44/44136/tde-](https://teses.usp.br/teses/disponiveis/44/44136/tde-22062015-145002/pt-br.php)
933 [22062015-145002/pt-br.php](https://teses.usp.br/teses/disponiveis/44/44136/tde-22062015-145002/pt-br.php)
- 934 Romano, C., & Brinkmann, W. (2010). A new specimen of the hybodont shark *Palaeobates*
935 *polaris* with three-dimensionally preserved Meckel's cartilage from the Smithian (Early
936 Triassic) of Spitsbergen. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30(6), 1673-1683.
937 <http://dx.doi.org/10.1080/02724634.2010.521962>
- 938 Schnetz, L., Dunne, E. M., Feichtinger, I., Butler, R. J., Coates, M. I., & Sansom, I. J. (2024).
939 Rise and diversification of chondrichthyans in the Paleozoic. *Paleobiology*, 50(2), 271-
940 284. <https://doi.org/10.1017/pab.2024.1>

- 941 Schour, I., & Hoffman, M. M. (1939). Studies in tooth development. I. The 16 microns
942 calcification rhythm in the enamel and dentin from fish to man. *Journal of Dental*
943 *Research*, 18(1), 91-102. <https://doi.org/10.1177/00220345390180010701>
- 944 Silva, K. R., Gallo, V., & Eltink, E. Histótipo e microestrutura do enamelóide de *Priohyodus*
945 *arambourgi* (Chondrichthyes: Hybodontiformes) do Jurássico Superior do Nordeste do
946 Brasil. (em preparação).
- 947 Silva, M. C., Carvalho, M. S. S. de, Barreto, A. M. F., & Carvalho I. S. (2011).
948 Paleoictiofauna da Formação Aliança (Jurássico Superior), Bacia de Jatobá, Nordeste do
949 Brasil. In I. S. Carvalho, N. Srivastava, O. Strohschoen, & C. C. Lana, (Eds.),
950 *Paleontologia: Cenários de Vida* (pp. 595-608). Rio de Janeiro: Interciência.
- 951 Singh, N. A., Sharma, K. M., Singh, Y. P., Singh, N. P., & Patnaik, R. (2020).
952 Enameloid ultrastructure of some chondrichthyan fishes (Hybodontiformes,
953 Xenacanthiformes from the late Triassic of Tiki Formation, Madhya Pradesh;
954 Carcharhiniformes and Myliobatiformes From Miocene of Kutch and late
955 Miocene Baripada Beds, Orissa, India): an interrelationship and developmental
956 approach. *Journal of the Palaeontological Society of India*, 65(2), 115-130.
957 <https://doi.org/10.1177/0971102320200201>
- 958 Smith, M. M. (2003). Vertebrate dentitions at the origin of jaws: when and how pattern
959 evolved. *Evolution & Development*, 5(4), 394-413.
960 <https://doi.org/10.1046/j.1525-142X.2003.03047.x>
- 961 Smith, M. M., & Sansom, I. J. (2000). Evolutionary origins of dentine in the fossil
962 record of early vertebrates: diversity, development and function. In M. F.
963 Teaford, M. M. Smith, & M. W. J. Ferguson (Eds.), *Development, function and*
964 *evolution of teeth*, Cambridge University Press 65, 65-81.
965 <https://doi.org/10.1017/CBO9780511542626.005>
- 966 Souza, P. A., & Milani, E. J. (2007). O pioneirismo do zoneamento palinoestratigráfico
967 de Daemon e Quadros (1970): um marco no conhecimento estratigráfico da Bacia
968 do Paraná. *Boletim de Geociências da Petrobrás*, 15, 118-130.
- 969 Stumpf, S., López-Romero, F. A., Kindlimann, R., Lacombe, F., Pohl, B., & Kriwet, J.
970 (2021). A unique hybodontiform skeleton provides novel insights into Mesozoic
971 chondrichthyan life. *Papers in Palaeontology*, 7(3), 1479-1505.
972 <https://doi.org/10.1002/spp2.1350>
- 973 Thangadurai, S., Brumfeld, V., Milgram, J., Li, L., & Shahr, R. (2021). Osteodentin in the
974 Atlantic wolffish (*Anarhichas lupus*): Dentin or bone?. *Journal of Morphology*, 283(2),
975 219-235. <https://doi.org/10.1002/jmor.21438>
- 976 Thangadurai, S., Majkut, M., Milgram, J., Zaslansky, P., Shahr, R., & Raguin, E. (2024).
977 Focused ion beam-SEM 3D study of osteodentin in the teeth of the Atlantic wolffish

- 978 *Anarhichas lupus*. *Journal of Structural Biology*, 216(1), 108062.
 979 <https://doi.org/10.1016/j.jsb.2024.108062>
- 980 Wen, W., Kriwet, J., Zhang, Q., Benton, M. J., Duffin, C. J., Huang, J., Zhou, C., Hu, S., &
 981 Ma, Z. (2022). Hybodontiform shark remains (Chondrichthyes, Elasmobranchii) from
 982 the Lower Triassic of Yunnan Province, China, with comments on hybodontiform
 983 diversity across the PTB. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 42(1), e2108712.
 984 <https://doi.org/10.1080/02724634.2022.2108712>
- 985 Williams, M. E. (2001). Tooth retention in cladodont sharks: with a comparison between
 986 primitive grasping and swallowing, and modern cutting and gouging feeding
 987 mechanisms. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 21(2), 214-226.
 988 [https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2001\)021\[0214:TRICSW\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2001)021[0214:TRICSW]2.0.CO;2)
- 989 Zangerl, R., Winter, H. F. & Hansen, M. C. (1993). *Comparative Microscopic Dental*
 990 *Anatomy in the Petalodontida (Chondrichthyes, Elasmobranchii)*. Fieldiana Geology.

ANEXO 1

TOOTH HISTOTYPE AND ENAMELOID MICROSTRUCTURE OF *PRIOHYBODUS ARAMBOURGI* (CHONDRICHTHYES: HYBODONTIFORMES) FROM THE LATE JURASSIC OF NORTHEASTERN BRAZIL

Kelly Roberta da Silva¹, Valéria Gallo², Estevan Eltink^{1,3}

¹Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, Universidade Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana, Bahia, Brazil; ²Laboratório de Sistemática e Biogeografia, Departamento de Zoologia, Instituto de Biologia, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ, Brazil; ³Colegiado de Ecologia, Universidade Federal do Vale do São Francisco, Senhor do Bonfim, Bahia, Brazil.

Correspondence: Kelly Roberta da Silva (kellyroberta755@gmail.com)

Funding: This study was funded by the Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado da Bahia (FAPESB - 0497/2023); Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brazil (CAPES - Código de Financiamento 001); Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia de Pernambuco (FACEPE), Grant/Award Number: APQ-1119-1.07/21.

Abstract

Sharks possess varied diets and different prey capture mechanisms. As a result, the group exhibits a significant diversity in dental morphology, also reflecting the internal structures of the teeth. Internal dental anatomy points to the existence of three histotypes in elasmobranch phylogeny: orthodont, osteodont and pseudoosteodont. *Priohybodus arambourgi*, the oldest known hybodontiform to exhibit fully serrated edges on a multicuspidated tooth crown, sharing strong similarity to the pattern observed in numerous modern sharks, was recently recorded in Upper Jurassic strata of Tucano Basin, Northeastern Brazil. Understanding that histological variations reveals a relevant tool for ecological and evolutionary investigations to extinct Elasmobranchii, this study presents the internal dental pattern of this hybodontiform through paleohistological analyses and scanning electron microscopy (SEM). As a function of derived tooth morphology, it was expected that *P. arambourgi* would share a dental pattern rather similar to some pseudoosteodont Neoselachii, with a pronounced osteodont condition *sensu stricto* and a complex enameloid. However, the results show the presence in *P. arambourgi* of pseudoosteodont dental layers with random crystallites in the enameloid. The slender and faint

enameloid seems to be ineffective to support for such morphology, explaining the presence of extensive micro-scratches on enameloid and singular pattern of tooth wear. This study corroborates that pseudoosteodont pattern remained conservative throughout evolution of Hybodontiformes, even found in derived cutting teeth morphology, also indicating that *P. arambourgi* could have had a more generalist diet.

Key-words: Aliança Formation, Histology, Scanning Electron Microscopy, Shark, Teeth.

1. Introduction

Elasmobranchs have jaws composed of a dental sequence, except for some species that feed by filtration (Berkovitz and Shellis 2017). Like Osteichthyes, Chondrichthyes are characterized by a phenotypic variety, identified mainly in the distinct dental shapes (Fraser and Thiery 2019). In fact, shark teeth exhibit significant morphological diversity (Frazzetta 1988; Sasagawa 2002; Berkovitz and Shellis 2017), which appears to be associated with different lifestyles of the species, varied environment occupation and type of diets (Frazzetta 1988; Fraser and Thiery 2019; Bazzi et al. 2021; Cooper et al. 2023). This variation reflects in mineralized tissues, especially in the internal dental anatomy, as occurs in the enameloid of modern sharks (Reif 1973).

Hybodontiformes arose in the Early Devonian and became extinct at the end of the Cretaceous (Everhart 2011). The group is mainly identified based on isolated teeth, whole or fragmented, usually without roots (Rees and Underwood 2002; Klug et al. 2010; Everhart 2011). Other skeletal remains, such as, neurocranium, postcranium, mandibles, shoulder girdle, dermal denticles, cephalic and dorsal spines, as well as complete or partially preserved specimens, attributed to Hybodontiformes, have also been described in the literature (see Maisey 1983, 1986, 1987, 1989; Brito and Ferreira 1989; Brito 1992; Lane and Maisey 2009, 2012; Stumpf et al. 2021; Batista et al. 2023). The typical dental crown of Hybodontiformes is tall and thin, containing a prominent central cusp and lateral cusps that progressively decrease in size (Ginter et al. 2010). However, many species of the group present morphological differentiation in the dentition, with variations between low and high multicuspid crowns (Maisey 1987; Ginter et al. 2010). Histologically, these dental crowns, as well as those of other Chondrichthyes, are composed of two tissues: enameloid and dentin (Zangerl et al. 1993; Ginter et al. 2010; Enax et al. 2012). Enameloid, as a type of hypermineralized tissue originated from mesenchymal cells, is similar to the enamel of many vertebrates, including mammals, differing only in tooth development (Sasagawa 2002; Deang et al. 2018). Its predominant mineral phase

is fluorapatite ($\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3\text{F}$) (Sasagawa 2002; Enax et al. 2012; Silva et al. 2024). Dentin is distinct, consisting of a more flexible tissue with a lower mineral content, being formed from depositions of odontoblasts (Francillon-Vieillot et al. 1990; Smith and Sansom 2000; Enax et al. 2012). Dentin is the main tissue found in the dental crown of vertebrates, being essential for the support and functional performance of teeth (Nanci 2024).

Among elasmobranchs, dentin tissue can be organized in three different patterns: orthodont, osteodont, and pseudoosteodont (Ginter et al. 2010; Cuny et al. 2018; Jambura et al. 2018). In all histotypes, a layer of enameloid covers the teeth. Species with orthodontic dental pattern have an open pulp cavity surrounded by orthodentin. In species characterized by the osteodont histotype, the dental nucleus tends to be completely filled with osteodentin. In the pseudoosteodont histotype, the tooth crown and base contain a large concentration of osteodentin, but are surrounded by a thinner layer of orthodentin (see Zangerl et al. 1993, Fig. 3 a, b; Jambura et al. 2018, 2019, 2020). These histotypes may have developed from a preferential evolutionary order, indicating that they supposedly originated from the plesiomorphic pseudoosteodont pattern, which later became more complex, eventually shifting to orthodont or osteodont (Li et al. 2022). However, few studies, especially with early-diverging elasmobranchs, try to understand the diversity of types, revealing the dental patterns in fish evolution (Thangadurai et al. 2024). This is particularly relevant for ecological and evolutionary investigation of many extinct groups, such as Hybodontiformes sharks, considered a sister group to Neoselachii (Maisey et al. 2004; Klug et al. 2009, 2010; Maisey 2011).

Hybodontiformes present two dental histotypes, the orthodont and the pseudoosteodont (see Böttcher 2024). The early-diverging dental pattern was probably the orthodont (Maisey 1987), which derives to pseudoosteodontic histotype, present in most species of the group (Böttcher 2024). Several genera of the order remain without in-depth histological investigations (Stumpf et al. 2021). The same applies to the species *Priohybodus arambourgi*. Duffin (2001) identified the dental nucleus of this species as osteodont. Other studies further focused only on the enameloid microstructure (see Duffin and Cuny, 2008; Enault et al. 2015; Cuny et al. 2018). However, the dental histology of *P. arambourgi* still remains little explored.

The lack of detailed information on extinct Hybodontiformes, such as *P. arambourgi*, demonstrates that gaps regarding the function and evolution of dental histological patterns may still be filled, contributing to unveil ecological patterns, such as feeding mechanism, or the phylogenetic history among Elasmobranchii evolution (Jambura et al. 2018; Thangadurai et al.

2024). Although the three dental patterns are known, the literature on dental microstructure in extinct shark orders remains scarce, especially for the Hybodontiformes. A more in-depth investigation of primitive fossil sharks is important to fill the ancestral extension of tooth histotypes in the phylogeny. In this context, the microstructural pattern represented in the teeth of *Priohybodus arambourgi* is revisited in-depth, allowing comparisons between early-divergent sharks and modern Neoselachii. Also, the here presented study brings a microstructural description, being used as a tool for ecological and evolutionary inferences.

2. Material and Methods

2.1 Studied Area and Geological Context

The material was collected in the municipality of Araci, Bahia, Northeastern Brazil. The fossiliferous site is located in the Tucano Sul Basin, in strata of the Aliança Formation (Upper Jurassic) (Figure 1).

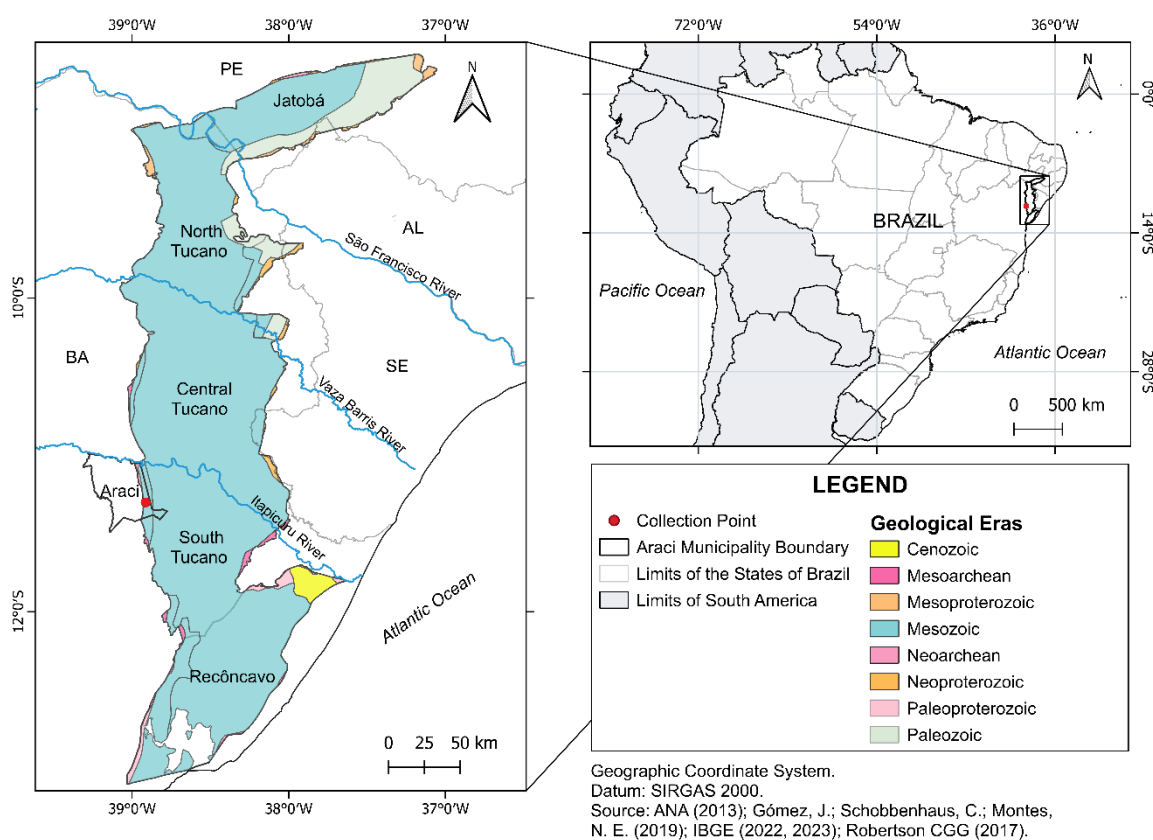


FIGURE 1- Fossiliferous site of *Priohybodus arambourgi* (red dot), in the context of the Tucano Sul Basin.

The Tucano Basin is part of the Recôncavo-Tucano-Jatobá (RTJ) Basins system. The origin of these basins is attributed to the process of South American and African continental separation, which occurred during the Cretaceous, contributing to the opening of the South Atlantic Ocean and the formation of several sedimentary basins along the Brazilian east coast (Guimarães 2002; Costa et al. 2007). These basins include a vast paleodiversity, as they record fossils from different geological eras, and are therefore suitable and fundamental for paleontological studies.

The RTJ developed from an aborted intercontinental rifting, still around the Early Cretaceous, over the cratonic lithosphere of São Francisco (Milani et al. 2007; Gordon et al. 2017). The sedimentary processes that affected this system are separated into four sequences, all of which occurred during the Mesozoic. The pre-rift phase, most relevant for this study, occurred during the Late Jurassic and its sediments are associated with Brotas Group (Guimarães 2002; Milani et al. 2007). With ages defined between the Jurassic and Early Cretaceous, this group is characterized by the composition of alluvial continental systems and lacustrine and fluvio-eolian deposits. This stratigraphic sequence includes Aliança and Sergi formations (Brito 1987; Guimarães 2002; Milani et al. 2007).

The Aliança Formation represents deposits characterized by continental sedimentation of shallow lakes, with a fluvial sedimentary incidence (de Araújo et al. 2010; Silva et al. 2011). The lithology of the Aliança Formation is marked by conglomerates and sandstones, shales with brick-red tones, transitioning to siltstones, with plane-parallel, cross-bedded, and wavy stratifications (Brito 1987; de Araújo et al. 2010). The Aliança Formation is divided into two Members that diverge based on the present lithological features, being them: Boipeba and Capianga. The Boipeba Member presents reddish medium sandstones, interbedding with brown, subrounded, sometimes with cross-stratifications; meanwhile, the Capianga Member presents reddish shales with intercalations of limestone, fine to silty sandstones (Brito 1987; Da Rosa and Garcia 2000; Guimarães 2002). This formation is associated with the Upper Jurassic (Tithonian), based on records of non-marine ostracods (Brito 1987; Caixeta et al. 1994; Guzmán-González et al. 2016; Almeida-Lima et al. 2022).

The geological characteristics of the studied area (Figure 1) demonstrate a reduced vertical exposure, limiting the complete identification of the stratigraphic profile. The studied outcrop is small and geologically characterized by non-divided Aliança Formation (Guimarães 2002). At the top of the outcrop, the fossils are associated with calciferous sandstones, pebbles,

and clay intraclasts (Eltink et al. 2025). Possible lacustrine depositions for the locality can be recognized by the intercalation of large reddish pelites with layers of sandstone. Although there is no apparent member of the Aliança Formation in the area, the reddish color of the rocks, associated with fossil evidence of fish fragments, suggests a correlation to the Capianga Member. However, the presence of medium-grained, reddish sandstones, with a massive structure or incipient flat parallel stratification, inserted at the base of the soil, indicates an approximation to the fluvial deposits of the Boipeba Member (Eltink et al. 2025).

The outcrop represents a new paleofauna for the western margin of the Tucano Basin (Eltink et al. 2018). The fossils found include numerous isolated teeth of Hybodontiformes such as *Planohybodus* and *Priohybodus* (the latter being the most relevant for this research), several *Lepidotes*-like scales and teeth, dipnoic dental plates, bone fragments of *Mawsonia*, teeth and osteoderms of crocodyliforms, turtle fragments and coprolites indet. (Eltink et al. 2018, 2025).

2.2 Material Analyses

All *P. arambourgi* teeth are deposited in the scientific collection of the Paleontology Laboratory (acronym LAPAL/SBF) at the Universidade Federal do Vale do São Francisco (UNIVASF), Senhor do Bonfim, Bahia – Brazil. The collection reaches together more than 200 teeth of *P. arambourgi*, which vary between entire and fragmented fossils. These teeth are part of the first record for the species in Brazil (Eltink et al. 2025).

The teeth of *P. arambourgi* are characterized as homodont (Duffin 2001; Cappetta 2012; Eltink et al. 2025) and have a multicuspid crown, composed of a larger, wide, triangular-shaped central cusp, and smaller lateral cusps. These accessory cusps tend to gradually decrease in size from the second pair onwards. All cusps possess serrated edges (Goodwin et al. 1999; Perea et al. 2001; Duffin 2001; Cuny et al. 2004; Soto et al. 2012). Most teeth do not exhibit roots (see Figure 2). For more detailed morphological information, see Eltink et al. (2025).

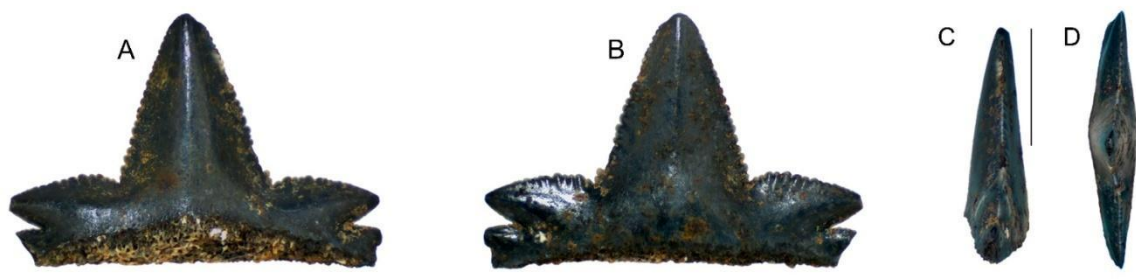


FIGURE 2- General morphology of teeth *Priohybodus arambourgi* of the Aliança Formation, Upper Jurassic, Northeastern Brazil. LAPAL/SBF-2-127 – (A) lingual view. (B) labial view. (C) side view. (D) occlusal view. Scale: 5 mm.

The paleohistology is still widely used in the paleontological field due to its investigative feasibility in fossil teeth (Zangerl et al. 1993; Cerda et al. 2020). For the preparation of petrographic slides, the specimens were selected encompassing different parts of the tooth (see below). The materials were embedded in epoxy resin (Redelease 2004) combined with catalyst (Redelease 3154) in a 100:50 ratio, and sectioned in diamond-tipped blade on a saw. The mounting-side of the sections were wet-ground using abrasive powders (silicon carbide) of varying grain sizes, 220, 500, 1000 and on a glass plate, until the blocks were smooth and without any grooves. The slides were produced using the methods suggested by Lamm (2013) and Cerda et al. (2020).

For the microstructural dental identification, the slides were analyzed under petrographic microscopy (BEL – model 12MP USB2.0). The photomicrography were taken under normal light from specimens LAPAL/SBF 02-017, LAPAL/SBF 02-032, LAPAL/SBF 02-071 (with two identified dental samples, here denominated LAPAL/SBF 02-071-1 and LAPAL/SBF 02-071-2), LAPAL/SBF 02-081 (divided into samples 02-081-1, 02-081-1A, and 02-081-1B), LAPAL/SBF 02-131, LAPAL/SBF 02-226B, and LAPAL/SBF 02-227A.

The scanning electron microscopy (SEM) aimed to investigate the composition of the enameloid, as well as the differentiation of the crystallites, selecting the material: LAPAL/SBF 02-032, LAPAL/SBF 02-071, LAPAL/SBF 02-081-1, LAPAL/SBF 02-229, LAPAL/SBF 02-238, and LAPAL/SBF 02-239. The images of scanning electron microscopy (SEM) analysis used a JEOL JSM-6390LV, at the Instituto Gonçalo Moniz, Fundação Oswaldo Cruz (Fiocruz), Salvador/BA. Images were obtained with a resolution of 3 nm at 30Kv (high vacuum) and 4 nm at 30Kv (low vacuum).

There is great complexity and nomenclatural variation of dental tissues for Chondrichthyes, and some structures are still controversial concerning of terms. This is mainly due the similarity between dentin and bone, which must be frequently compared (Smith and Sansom 2000). The terminological basis of the teeth structures used in this research followed several works such as Radinsky (1961), Zangerl et al. (1993) and Laurini (2010) for microstructural and nomenclatural definitions, as well as more recent studies, such as Jambura et al. (2018, 2019, 2020). We also considered Enault et al. (2015) and Cuny et al. (2018) for understanding the enameloid.

3. Results

3.1 Histological Description

The teeth of *P. arambourgi* reveal two layers of dentin: an osteodentin (trabecular dentin) that composes a large part of the base of the crown and cusps, and a less concentrated layer of orthodentine, which is deposited externally to the osteodentin, at the height of the cusps (Figures 3 and 4). These basic dental characteristics observed in *P. arambourgi* imply a pseudoosteodont histotype (*sensu* Jambura et al. 2018), and corroborate the previously observation of Duffin (2001), when describing *P. arambourgi* (specimen P65461), in which a higher concentration of osteodentin was identified in the tooth crown.

A thin layer of enameloid covers the surface of the tooth. Enameloid is distinguished from other tissues by a homogeneous, dense, and compact appearance, with a thin thickness and a semi-transparent pattern (Figure 3A) (Laurini 2010). Due to its compact nature, there is no presence of vascular channels in enameloid, although tiny channels appear to be dentinal tubules (see SEM analysis ahead). Enameloid deposition seems to be uniform, with the apex of the cusps showing a thickening of this layer.

Below the enameloid, there is the first layer of dentin, orthodentine (Figure 3B). This tissue is thicker than the enameloid, being quite characteristic due to the large concentration of dentinal tubules, which, distributed in parallel, have extensive projections of fibers known as Tome's fibers (*sensu* Zangerl et al. 1993). The ramifications of fibers extend distally to near the enameloid, sometimes appearing to enter this outermost layer. Both dentinal tubules and Tome's fibers contribute to the formation of dentin, extending odontoblastic processes into internal regions of the enameloid (Zangerl et al. 1993; Hoffman et al. 2016). Additionally, the tubules are also composed of dentinal fluids and nerve fibers (Carlson 1990). These characteristics

demonstrate how these structures play a fundamental role in the functionality and effectiveness of teeth. In the teeth of Hybodontiformes, a pallial dentin may be deposited at the limit between the enameloid and dentin (see Radinsky 1961; Maisey 1987; Bhat et al. 2018). However, it is not clear for teeth *P. arambourgi* the presence or some distinction as such.

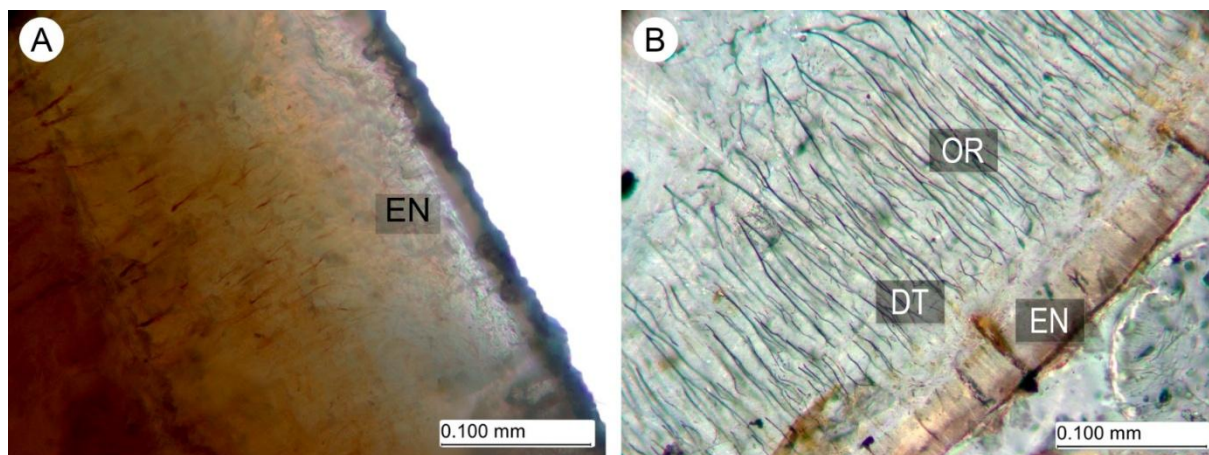


FIGURE 3. Tooth sections of *Priohybodus arambourgi* from the Aliança Formation. (A) LAPAL/SBF 02-081-1B - enameloid in longitudinal section, 40x magnification. (B) LAPAL/SBF 02-071-1 - details of the enameloid and orthodentine in longitudinal section, 40x magnification. Abbreviations: DT, dentinal tubules; EN, enameloid; OR, orthodentine.

In *P. arambourgi* and dental core is composed of the second dentin, the osteodentin. With a porous aspect, the osteodentin bears numerous and dispersed vascular channels, without uniform distribution or defined sizes (Figure 4A). These channels extend from the tooth base toward the coronal apex, and sometimes enter the orthodentine. In some central vascular channels, it is possible to observe layers of circumvascular dentins, in which one is inserted closer to the vascular canal, with a darker coloring, and another more external one, which integrates with the interdenteonal tissue (Figure 4B). Such dentin deposition shows that along tooth development there was a kind of relationship in the formation of dentin (odontoblasts) and vascular channels, as observed in Neopterygii teeth of genus *Sargodon* (Andreev 2011).

Externally to the vascular channels, continuous, well-defined and organized layers are observed, constituting the denteons (Figure 4B). The dentinal tubules are disperse and extend across these layers. Although denteons are related to primary osteons found exclusively in compact bones, in the dental matrix, they can be formed through the deposition of dentin in additions of mineralized collagen layers (Zangerl et al. 1993; Pretto et al. 2014; Thangadurai et al. 2021, 2024). Between each denteon, the deposition of an interdenteonal tissue is noticeable, although *P. arambourgi* has a low concentration due close proximity between each of the denteons (Figure 4C). In some fishes, Thangadurai et al. (2021, 2024) report that interdental

matrix is constituted of collagen fibers with different diameters, such as seen in *Anarhichas lupus*.

Furthermore, the interdenteonal tissue, some ramifications, similar to the filaments of the dentinal tubules, were observed distributed throughout the osteodentin tissue, probably being projections of these tubules (Zangerl et al. 1993). These ramifications are located close to the base of the tooth and extend towards the orthodentine. At the interface of this last dentin, the LAPAL/SBF 02-226B specimen showed a large concentration of several denteons (Figure 4D).

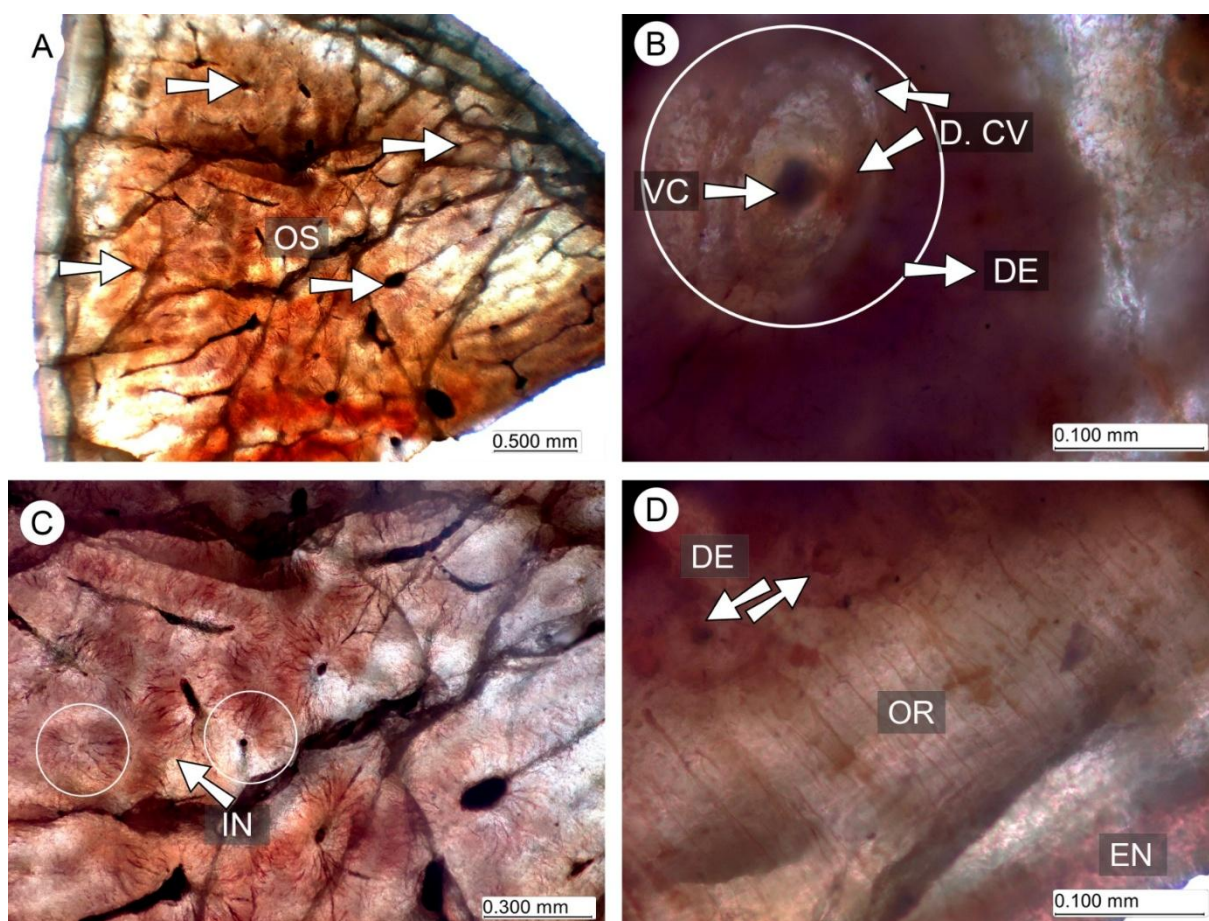


FIGURE 4. Tooth sections of *Priohybodus arambourgi* from the Aliança Formation. (A) LAPAL/SBF 02-081-1A – arrows indicate vascular channels in osteodentin in longitudinal section, 5x magnification. (B) LAPAL/SBF 02-226B – denteon structure (circle), composed of a vascular channel surrounded by two circumvascular dentins in longitudinal section, 40x magnification. (C) LAPAL/SBF 02-081-1A – deposition of interdenteonal tissue (arrow) between denteons (circles) in longitudinal section, 10x magnification. (D) LAPAL/SBF 02-226B – denteons close to orthodentine in longitudinal court, 40x magnification. Abbreviations: D.CV, circumvascular dentin; DE, denteons; EN, enameloid; IN, interdenteonal tissue; OR, orthodentine; OS, osteodentin; VC, vascular channel.

Dentinal tubules are distributed around the vascular canals, forming thin, short and straight fibers that cross both circumvascular dentins (Figure 5A). It is noteworthy that the dentinal tubules found in this tissue have a much lower density when compared to those concentrated in orthodentin. These latter characteristics were described for the dentinal tubules present in the osteodentin of the root in *Galeocerdo cuvier* (Moyer and Bemis 2017). Dentinal tubules close to the vascular channels were also observed in longitudinal sections in more peripheral regions, forming clusters (Figure 5B). These tubules appear to have a preferential organization and cross the interdenteonal tissue, which is highly concentrated in the LAPAL/SBF 02-032 as anastomosed channels, showing a strong resemblance to with the external ramifications of the dentinal tubules found in the ray *Myliobatis* sp., being characteristic to elasmobranchs in general (see Zangerl et al. 1993, Fig. 4 B). Below this dense connective network, it was possible to identify some probable small denteons and/or vascular channels (Figure 5B). The denticles on the cutting edge are composed of two tissues, the enameloid and the orthodentin, and are present along the central cusp and lateral cusps in the section of LAPAL/SBF 02-131, showing a variation in enameloid thickness, possibly resulting from ante-mortem wear (Figure 5C) (Eltink et al. 2025). Several fractures cross the dental layers, possibly related to taphonomic processes. Throughout fossilization, these fractures would have been filled with some type of surrounding mineral, commonly iron or manganese oxides (Figure 5D) (Bao et al. 1998). On the other hand, these fissures may be associated with tooth preparation and not necessarily with taphonomic processes.

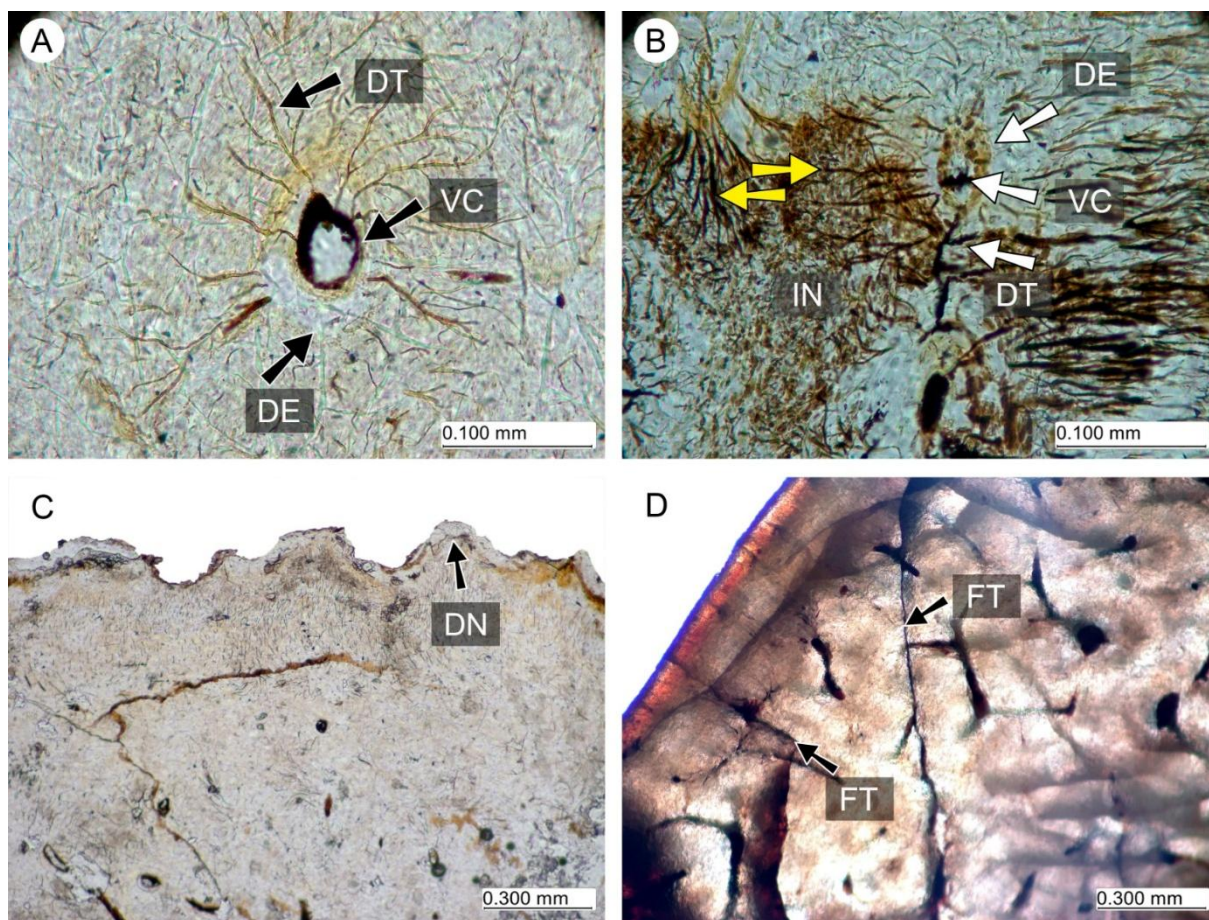


FIGURE 5. Tooth sections of *Priohybodus arambourgi* from the Aliança Formation. (A) LAPAL/SBF 02-017 - denteon with vascular canal and dentinal tubules in transversal section, 40x magnification. (B) LAPAL/SBF 02-032 - external ramifications of the dentinal tubules (yellow arrows) and interdenteonal tissue in longitudinal section, 40x magnification. (C) LAPAL/SBF 02-131 - denticles on the cutting edge of the lateral cusp in section in the longitudinal plane of the tooth, 10x magnification. (D) LAPAL/SBF 02-227A - fractures in dental tissues in transversal section, with 10x magnification. Abbreviations: DE, denteon; DN, denticles; DT, dentinal tubules; FT, fractures; IN, interdenteonal tissue; VC, vascular channel.

3.2 Scanning Electron Microscopy (SEM) Analysis

Through Scanning Electron Microscopy (SEM), the pseudoosteodont pattern is corroborated by differentiating the three mineralized enameloid, orthodentine, and osteodentine. Structurally, the enameloid is composed of two well-defined units. In areas close to the cutting edge, the fluorapatite crystallites form a perpendicularly disposed structure (Figure 6A). The same perpendicularly was evidenced in the enameloid of the *P. arambourgi*, found in the specimen from Tunisia (Duffin and Cuny, 2008). However, in other areas, such as the median and underlying regions of the tooth, thin and elongated individual crystallites are discernible in a random arrangement, without any defined orientation (Figure 6B). The crystallites are densely distributed, without significant spacing between them (Figure 6C). It supports the characteristics of a compactness in the enameloid of *P. arambourgi* (Duffin and Cuny, 2008).

The only structure that separates the crystallites are openings remnants of channels and/or collagen fibers that scattered on the enameloid surface, forming a dense network throughout this tissue (Figure 6B, C). These channels are responsible for odontoblastic depositions and have been previously found in the enameloid of other Hybodontiformes, such as *Hybodus nebraskensis*, *Protacrodus serra*, and an unidentified hybodontiform from Pennsylvania, mainly passing through the dentine-enameloid junction, reaching the enameloid (Gillis and Donoghue 2007; Hoffman et al. 2016). It demonstrates that cellular extensions reach the enameloid layer, establishing a link between the odontoblasts and the internal tissues of the tooth (Ripa et al. 1972; Sasagawa 2002). The evidence of dentinal tubules on the enameloid, forming a kind of porosity in the tissue, is associated with the random distribution fluorapatite crystallites (Figure 6C, D). On the other hand, the regions where the tubules are absent, the enameloid appear more compact due to the perpendicular organization of the crystallites, especially close to the cutting edge serrations (Figure 6D).

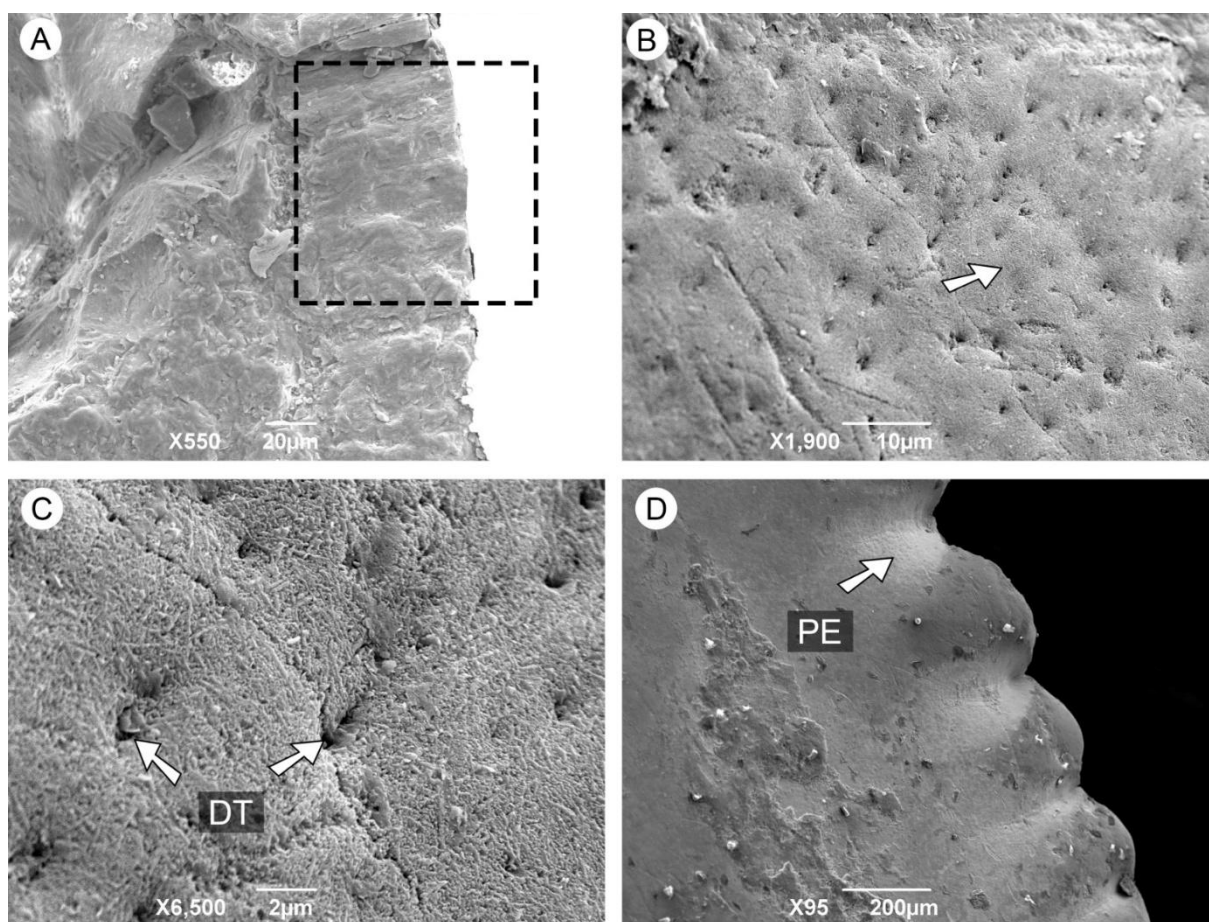


FIGURE 6. Scanning electron microscopy (SEM) of the teeth of *Priohyodus arambourgi* from the Aliança Formation. (A) LAPAL/SBF 02-081-1 – fluorapatite crystallites layer perpendicular to the apex of the tooth cusp (black square). LAPAL/SBF 02-229 - (B) details of the junction of individual fluorapatite crystallites randomly distributed (white arrow). (C) tooth surface and openings of the dentinal tubules. (D) porosity in the enameloid between the denticles (white arrow) associated with randomly distributed crystallites (light gray surface) and

perpendicular orientation of the crystallites at the apex of the cutting serrations (darker gray surface). Abbreviations: DT, dentinal tubules; PE, porosity in the enameloid.

The micro-scratches are distributed on the enameloid surface, becoming denser in regions closer to cutting serrations (Figure 7A, B). These marks are clearly distinguished from fractures by present features of being coarse, short, irregularly dispersed and reduced spaced (LAPAL/SBF 02-229 and LAPAL/SBF 02-239), which showed ante-mortem tooth wear, especially in the apical region of the central cusp, reinforcing the idea that micro-scratches resulted from the type of diet of this species with singular enameloid structure (Eltink et al. 2025). Wear patterns and erosion zones are also observed at the apex of modern shark teeth, such as in the enameloid layers of the Port Jackson shark (*Heterodontus portusjacksoni*) (Amini et al. 2020; Paredes-Aliaga et al. 2024).

In the orthodentin, fiber extensions originating from the dentinal tubules are parallel, projecting toward the enameloid, with varying sizes, confirming the presence of odontoblastic processes in the enameloid (Figure 7C). In the osteodentin, the vascular channels decrease in quantity and size as they approach the orthodentine. Centrally, the larger canals performed an important function by accommodating and bifurcating the blood vessels to other smaller channels, nourishing and maintaining tooth vitality (Moyer et al. 2015). Furthermore, tiny dentinal tubules or their remnants were noticed around the vascular channels (Figure 7D).

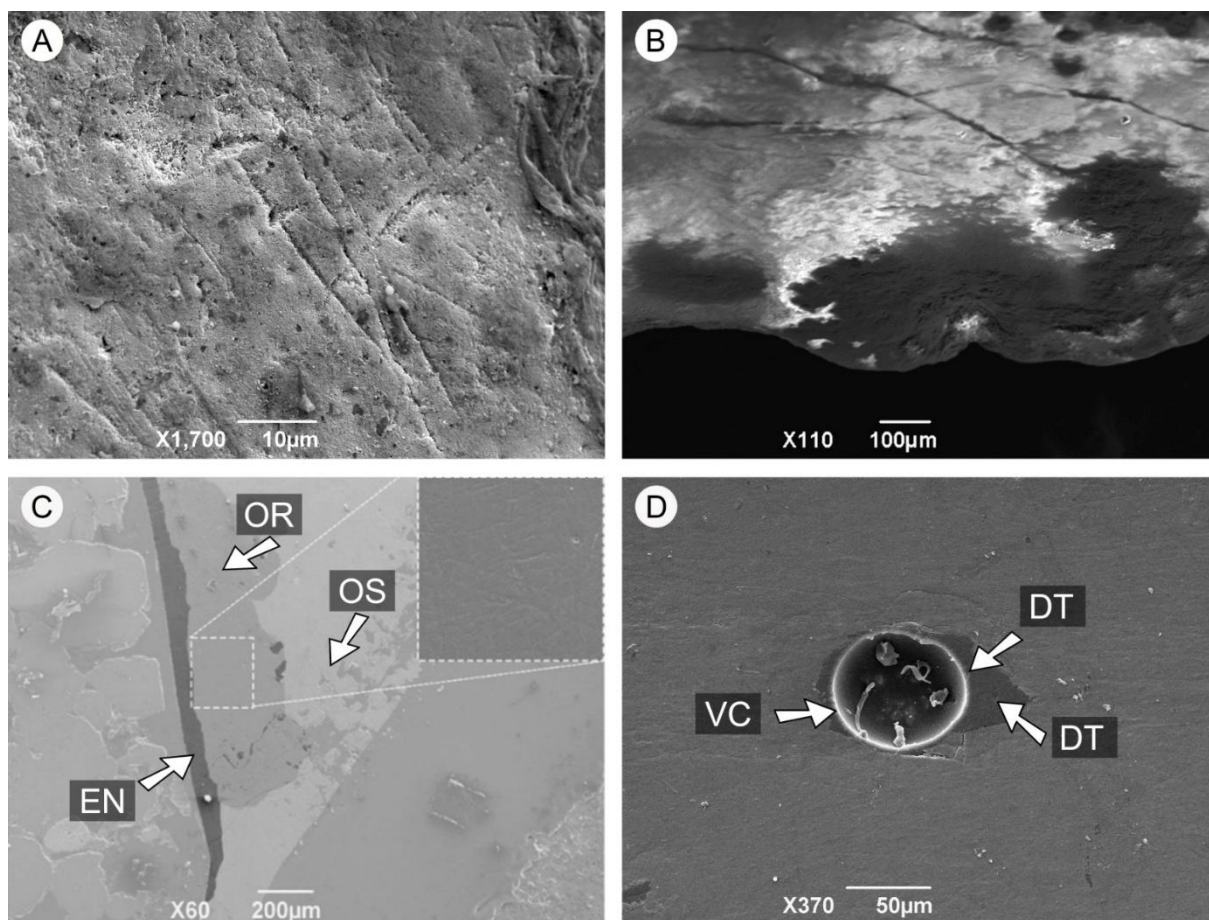


FIGURE 7. Scanning electron microscopy (SEM) of the teeth of *Priohybodus arambourgi* from the Aliança Formation. (A) LAPAL/SBF 02-229 - micro-scratches on the enameloid surface. (B) LAPAL/SBF 02-239 - micro-scratches close to cutting serrations. (C) LAPAL/SBF 02-071-1 – longitudinal section observed in SEM, showing delimitations (variations in gray tone) of all tissues in the tooth with magnification of dentinal tubules in orthodontine (dotted square). (D) LAPAL/SBF 02-032 - longitudinal section view of SEM, showing vascular canal and adjacent dentinal tubules (white arrows). Abbreviations: DT, dentinal tubules; EN, enameloid; OR, orthodontine; OS, osteodontin; VC, vascular channel.

4. Discussion

4.1 An evolutionary context for the dental pattern of *Priohybodus arambourgi*

The first evolutionary stages within the group of primitive vertebrates, especially fish, are marked by a wide variety of dental tissues (Smith and Sansom 2000; Thangadurai et al. 2024). In this sense, it is likely to assume that the evolutionary path of Elasmobranchii, including Hybodontiformes, has followed a similar dental histological variation, with apparent divergences between lineages and respective species over time (Jambura et al. 2020; Thangadurai et al. 2024).

For known taxa of the most early-divergent orders, such as Cladoselachiformes and Symmoriiformes, both dated to the Late Devonian (Ginter et al. 2010), the dental microstructure of *Cladoselache kepleri* (Cladoselachiforms) contains orthodontine in the tooth core, while the

taxon *Akmonistion zangerli* (Symmoriiformes) presents a deposition of orthodentine in the tooth nucleus, but with osteodentin in low concentration (Gillis and Donoghue 2007). However, the teeth of *Celtiberina maderi* and *Leonodus carlsi*, both from the Early Devonian, were not initially described with a significant presence of orthodentine in the dental core, but with large concentrations of dentinal tubules between the enameloid and dentin, suggesting the possible presence of this form of dentin (orthodentine). Furthermore, just *C. maderi* was described with pallial dentin surrounding osteodentin. In both species, osteodentin is inserted at the base of the tooth (Botella et al. 2009a; Martínez-Pérez et al. 2018, Fig. 2, 3). Later, the teeth of *L. carlsi* were finally identified with the presence of orthodentine, deposited between the enameloid and the osteodentine (Botella et al. 2009b, Fig. 5). These characteristics demonstrate that the high concentration of dentinal tubules in this region may be an indicative of this tissue. Thus, this dental evidence points to a likely pseudoosteodont pattern for these more basal shark-like Elasmobranchii.

Xenacanthiformes sharks have a strong presence of orthodontic tissue in the dental microstructure, surrounding the pulp cavity present in the cusps. Osteodentin occurs in lower quantities, normally distributed at the base, but can reach the cusps (see Johnson 2003; Pauliv et al. 2014; Singh et al. 2020). Some species of Ctenacanthiformes have osteodentin and orthodentine distributed in the crown, and osteodentin at the base of the tooth (see Hampe and Long, 1999, Table 1; Gillis and Donoghue 2007). Most of these groups have a thin layer of enameloid on the tooth surface. Evolutionarily, it is not clear what is primitive in the state of transformations of teeth patterns among these orders of basal divergence. Species from the Lower and Upper Devonian strata have a dental histotype that resembles pseudoosteodont. However, based on histological comparisons raised by Maisey (1987), Paleozoic sharks present characters that better approximate the orthodontic or tubular “bradiodon” pattern. In fact, in these sharks, the dental crown often presents a concentration of orthodontic tissue, in which growth lines and dentinal tubules can be observed (Ginter et al. 2010). These lines are not seen in *P. arambourgi*.

The dental tissues of *P. arambourgi* were identified and classified as pseudoosteodont. The primitive pattern for Hybodontiformes sharks does not include osteodentin in the crown. Studies on teeth of sharks of this group (and on recent sharks) demonstrate that the histology patterns have little variation, although reflecting evolutionary trend, and the probable changes would be a source to phylogenetic explanations (Maisey 1987). The plesiomorphic histotype for the group would be orthodont, observed in genera such as *Polyacrodus*, *Lonchidion*, and

Palaeobates (Maisey 1987). However, *Polyacrodus polycyphus* would exhibit a higher concentration of orthodentine, more than other Hybodontiformes, with osteodentine deposition also present, and thus the taxon possess a pseudoosteodont dental pattern (Böttcher 2024). *Lonchidion* also presents a great thickness in the orthodentine, similar to *Polyacrodus*. In *Palaeobates*, a pulp cavity is present, and radiating from its external parts several elongated dentinal tubules (Patterson 1966).

If the orthodontic histotype is the plesiomorphic one for the Hybodontiformes, the pseudoosteodont and osteodont patterns would, therefore, be considered derived conditions, as occurs in *Hybodus*, *Acrodus* and even in Neoselachii groups, such as the Lamniformes (Radinsky 1961; Maisey 1987; Jambura et al. 2019). However, there is still a great confusion regarding the classification of the histological patterns of Hybodontiformes and their probable taxonomic implications. For example, basal forms like *Protacrodus serra* and *Crassodus reifi*, have an orthodontic and pseudoosteodont dentition, respectively (Gillis and Donoghue 2007; Maisch and Matzke 2016). Additionally, the histological variations within crown elasmobranchs are still not well understood, once the dental microstructural patterns are not restricted to morphology or specific lineages (Jambura et al. 2018). Examples of histological variations are observed even within taxa, as in *Lissodus angulatus*, which presents two dental patterns for this single taxon, and in *Pristisodus tikiensis*, whose teeth are composed of a layer of enameloid, a high concentration of orthodentine, a low distribution of osteodentine, and eventually a small pulp cavity (Błażejowski 2004; Bhat et al. 2018), indicating a possible transition from the orthodontic to the pseudoosteodont pattern.

For several teeth of Hybodontiformes, the predominance of osteodentin led to the classification of the previously called osteodont pattern, including *P. arambourgi* (Radinsky 1961; Duffin 2001). However, part of these teeth are composed of both types of dentin (orthodentine and osteodentin) (see Maisch and Matzke 2016; Jambura et al. 2019; Böttcher 2024 and references therein). Therefore, they are classified as pseudoosteodonts (*sensu* Jambura et al. 2018). According to Böttcher (2024), the orthodontic and pseudoosteodontic dental patterns (*sensu* Jambura et al. 2018) are the only ones recognized within Hybodontiformes. In general, previous authors seem to recognize, along with osteodentin, some orthodontic structure in the dentition of Hybodontiformes, avoiding a clear distinction of orthodentine by using the term "pallial dentin" (see Radinsky 1961; Patterson 1966).

Considering the dental development process, pallial dentin is a form of orthodentine itself, being identified by few depositions of dentinal tubules, however, it differs from classical orthodentin, which is identified by a greater concentration of tubules (Johnson, 1981). Indeed, Ginter et al. (2010) describe pallial dentin as a modification of orthodentine, present exclusively in more superficial regions of the tooth, not reaching or surpassing the enameloid. In this sense, comprehending pallial dentin as equivalent to orthodentine, several genera may have identified as pseudoosteodonts, among them *Asteracanthus*, *Acrodus*, *Heterodontus* (a modern Heterodontiform shark whose features resemble those of Hybodontiformes) (Radinsky 1961; Maisey 1987 and references therein). In fact, *Acrodus* presents a histological pattern similar to the pseudoosteodont teeth of *C. reifi* (Maisch and Matzke 2016). The pseudoosteodont pattern is also confirmed in the species *Acrodus gaillardoti* (see Böttcher 2024, Fig. 1b–c). Furthermore, Cuny et al. (2004) characterized *Tribodus tunisiensis* like osteodont. The authors did not mention further details about the tissues, but it might be orthodentine, or pallial dentin, since *Tribodus* is supposedly phylogenetically associated with *Acrodus* and *Asteracanthus* (Coates and Gess 2007). The same histotype is also found in teeth of *P. polycyphus*, as previously mentioned, and also in *Lissodus minimus* (Böttcher 2024). Pallial dentin, as described in *Hybodus* from the Early Jurassic, contains a large quantity of short and straight dentinal tubules (Radinsky 1961, plate 3), being a typical characteristic of orthodentine. Finally, it is evident that the majority of Hybodontiformes sharks have a pseudoosteodont pattern (Böttcher 2024). In *P. arambourgi*, the presence of pallial dentin was not identified, only a large concentration of dentinal tubules and prolongations strands of fibers originating from these tubules that extend close to the enameloid, typical of common orthodentine. No other study has detailed the histology for the genus, corroborating (or not) the absence of the pallial dentin. Here, in all tooth sections the same structures is present without any type of microstructural variation.

Demonstrating that dental histotypes provide an efficient ecological performance, and are not exclusively limited to elasmobranchs, a study revealed that the pseudoosteodont dental pattern is also found in the teeth of other fish, such as *Trichiurus lepturus* (order Perciformes, family Trichiuridae), popularly known as swordfish, this species has a wide spatial distribution (Bittar et al. 2008; De la Cruz-Torres et al. 2014; Tang et al. 2022). In this species, the orthodentine is characterized by elevated resistance to stress, while osteodentine has an important role in distribution of energy. These characteristics would act as support of high feeding pressures (Tang et al. 2022). Regarding the development and dental microstructural

organization, Johnson (1981) suggests that histological characteristics, in part, may be related with external morphology and possible tooth function (see Radinsky 1961). Furthermore, Johnson (1981) also observed differences in the pattern of orthodentine in species of *Polyacrodus*, and may also indicate some type of relationship with the degree of dental heterodonty and homodonty. The dental histological variations are apparently found in species with elevated degrees of heterodonty, as occurs in *Polyacrodus wichitaensis* (Johnson 1981). The teeth of *P. arambourgi* would present less histological alteration as they exhibit a strong degree of homodonty (Duffin 2001; Cappetta 2012; Eltink et al. 2025).

The pseudoosteodont pattern is commonly observed in the most of the modern sharks, being likely the ancestral state of the Neoselachii and shared with Hybodontiformes (Jambura et al. 2020; Li et al. 2022). The Lamniformes (excluding *Cetorhinus maximus*), have only osteodentin in the tooth, being designated as the only osteodonts *sensu stricto*. Thus, this derived histotype must have evolved only in Lamniformes (Moyer et al. 2015; Schnetz et al. 2016; Jambura et al. 2019), and should be applied exclusively to the group (Jambura et al. 2018, 2019). In a broader evolutionary understanding, a large concentration of osteodentine is also observed in Dasyatidae rays that present diminutive teeth (Cappetta 2012), indicating a homoplastic pattern in the context of Neoselachii. It is likely to assume that pseudoosteodont pattern provided adaptive advantage within the orders, allowing most current and fossil sharks to present this trait, so widely distributed across the phylogeny (Jambura et al. 2019, 2020).

4.2 Enameloid of *Prionhybodus arambourgi*

During the Mesozoic, the radiation of modern elasmobranchs reached a largely variation of lifestyles (Reif 1973). The configuration of enameloid underwent profound modifications during this period. A characteristic observed in Neoselachian sharks was a structure of dental enameloid which provided a greater resistance to flexion and compression of the tooth, being distinguished into three specific layers: Shiny Layer Enameloid (SLE), Parallel Bundled Enameloid (PBE), and Tangle Bundled Enameloid (TBE) (Reif 1973). This new microstructural organization of crystallites in three layers in the Neoselachii enameloid represent a marked synapomorphy for the group (Enault et al. 2015).

Considering the enameloid in three layers, a new terminology has currently been proposed for these types of structures, which becomes divided into two main units: the SCE unit (Single Crystallite Enameloid), previously defined for non-neoselachian sharks, which

includes the SLE layer, as both do not differ structurally; and the BCE unit (Bundled Crystallite Enameloid), which comprises the PBE and TBE components respectively, without altering their definitions. Furthermore, a new component has been introduced, the RBE (Radial Bundled Enameloid), in which the crystallites are arranged perpendicularly to the tooth surface (Enault et al. 2015).

A comparison of the enameloid microstructure of *P. arambourgi* with some non-neoselachian sharks demonstrates a significant differences. Early divergent chondrichthyans two basal forms from the Lower Devonian of Spain, *Leonodus carlsi* and *Celtiberina maderi* demonstrated a monolayer enameloid (SCE), with no addition differentiation. In *L. carlsi*, many dentinal tubules reach and surpass the enameloid. In *C. maderi*, although the individual crystallites of enameloid are barely perceptible, dentinal tubules are also observed at the enameloid/dentin junction (Botella et al. 2009a). A significant part of xenacanthids do not have enameloid, like the genera *Diplodoseleche*, *Orthacanthus*, *Xenacanthus*, *Plicatodus* (see Hampe and Long 1999; Gillis and Donoghue 2007), differing from other representatives, such as *Xenacanthus ragonhai* from the Rio do Rasto Formation (Middle/Upper Permian) which presents enameloid, however, without more specific details of this fabric (Pauliv et al. 2014).

Dental evidence of Ctenacanthiformes, such as *Neosaivodus flagstaffensis* from the Middle Permian, demonstrates an enameloid separated into two units, a superficial random crystallites, resembling the SCE (Single Crystallite Enameloid), and internal parallel bundles, similar to the PBE (Parallel Bundled Enameloid) (Guinot et al. 2013). Neoselachii species from the Middle Triassic also exhibit structural differentiation in the enameloid. In *Mucrovenator minimus* and *Rhomaleodus budurovi*, for example, only the SLE and the PBE component are identified within the tissue, with the probable absence of the TBE component (Cuny et al. 2001; Andreev and Cuny 2012). In sum, these observations may indicate the initial presence of an enameloid, followed by its loss or wear in specific species and/or groups, such as some xenacanthids. In addition, changes in the organization of crystallites is observed in Ctenacanthiformes, or the absence of certain components, as occurs in some early Neoselachii. These findings demonstrate the complexity of understanding the evolution of enameloid within early-divergent orders (Enault et al. 2015).

Among the Hybodontiformes, species such as *Hybodus nebraskensis* and *Protacrodus serra*, do not present any type of defined crystallite organization, occurring an extension of odontoblastic processes to the adjacency of the enameloid (Gillis and Donoghue 2007). In *P.*

arambourgi is observed that the dentinal tubules surpass the limits of the dentin/enameloid junction (Figure 6B, C), as seen in other Hybodontiformes, including *Heteroptychodus steinmanni* and *Asteracanthus* sp. (Enault et al. 2015). This characteristic appears to be common within the Hybodontiformes group and other sharks (Kemp 1999).

It is evident that for some species of extinct orders, such as Ctenacanthiformes and Hybodontiformes, the enameloid is not limited only to a SCE unit (Enault et al. 2015). Especially for Hybodontiformes, the perpendicularity of the crystallites towards the surface of the tooth crown seems to be a common character. In some cases, there are two discernible units: one inserted in the surface area of the tooth containing dispersed crystallites (SCE) and one internal, where these crystallites would be arranged perpendicularly to the tooth surface, corresponding a kind of RBE (Radial Bundled Enameloid) component (Enault et al. 2015). The bundles do not form a well-defined structure within the group (Enault et al. 2015; Cuny et al. 2018).

Regarding the type of enameloid, species such as *Polyacrodus tregoi* and *Omanoselache bucheri* possess up to two defined units in the SCE enameloid, the superficial region contains more compact crystallites, while the internal portion is identified by crystallites grouped in perpendicular bundles (Cuny et al. 2001). This organization differs from that of *P. arambourgi*, in which enameloid microstructure presents external crystallites oriented perpendicular to the surface, mainly at the height of the cutting edges, and internal regions are arranged randomly, without any type of grouping in bundles. It resembles *Thaiodus ruchae* and *Carcharopsis prototypus*, in which this configuration of the enameloid, especially the compaction of the crystallites, seems to confer greater resistance of the tooth and efficiency in relation to feeding (Duffin and Cuny 2008). In *P. arambourgi* from the Aliança Formation, the randomness in the arrangement of the internal crystallites appears to extend even close to the cutting serrations (see Figure 6 C, D). Furthermore, the individual fluorapatite crystallites in *P. arambourgi* present a greater length, approaching up to 2 μm , when compared to *C. prototypus* and *T. ruchae* (see Duffin and Cuny 2008), which may indicate some type of adaptive relationship of the species.

According to Duffin and Cuny (2008) and Enault et al. (2015), the enameloid of *P. arambourgi* is constituted only of single crystallite (SCE), with significant modifications in these crystallites, such as the compaction and perpendicularity to the tooth surface. This enameloid configuration may be related to shape and function performed by high and pointed

teeth. Occasionally, *P. arambourgi* have a reduction or disappearance of the RBE component of the microstructure (Cuny et al. 2018). The structural modification in the enameloid of the Hybodontiformes is also observed in large and crushing teeth, such as those of *Asteracanthus* and *Heteroptychodus*, which are characterized by a marked penetration of dentinal tubules into the enameloid (Enault et al. 2015; Cuny et al. 2018). For the enameloid of these sharks, the presence of dentinal tubules appears to influence, or somehow interfere, in the internal microstructural organization of the bundles in the BCE unit, resulting in the replacement of the RBE component by entangled bundles, thus forming the TBE component (Cuny et al. 2018). However, the tubules alone are not responsible for the definition of this component, because morphological characteristics, such as tooth size, can also help the structure and organization of the bundles within the enameloid (Cuny et al. 2018).

The enameloid of *P. arambourgi* is constituted of two differentiated units, and not necessarily just a modified random of single crystallites (SCE). Considering the wide distribution of dentinal tubules and the disorganization of crystallites observed in *P. arambourgi* (Figure 6 B, C), we suggest that the internal unit of *P. arambourgi* may correspond to the TBE component, similar to that previously observed teeth for crushing. Externally, the species may possess a modified SCE. Therefore, the enameloid of *P. arambourgi* somehow resembles that of Hybodontiformes, with adaptive feeding for crushing the prey, instead of expected pattern with high-cusped and serrated teeth observed in forms with complex enameloid, such as the Lamniformes and advanced Carcharhiniformes.

4.3 Feeding Inference of *Priohybodus arambourgi*

A large number of the species belonging to the genus *Hybodus* present the general morphology of the teeth characterized by a broad, triangular cusp, presupposing an adaptation for tearing and cutting their prey (Radinsky 1961). However, *Hybodus* did not possess denticles in these cutting edges. Among the Hybodontiformes, the appearance of cutting serrations refers to the Late Jurassic and Early Cretaceous (Cuny et al. 2008). Only four lineages acquired this type of dentition in a short temporal interval, and they are even morphologically quite varied. Three of these lineages (*Thaiodus*, *Pororhiza* and *Mukdahanodus*) possess serrated teeth, but with low profile dentition, indicating a possible diet oriented towards carcasses and animals with carapaces (Cuny et al. 2008, 2009). On the other hand, *P. arambourgi* was the first to present serrations, with a morphology of high cusps, a character that somehow bears similarity with modern sharks (Cuny et al. 2009; Eltink et al. 2025). These morphological structures of

the teeth would be an indication of diet consisting of large and soft prey (Cuny et al. 2008, 2009). The cutting serrations and adaptable diets has been discussed by Duffin (2001). In Neoselachii, the serrations act as an efficient mechanism for predation of organisms that have more vulnerable tissues, such as those made up of soft tissue. Thus, it would not be possible to include species with thicker and robust body scales, such as *Lepidotes* and semionotiforms, in the diet of *P. arambourgi* (Duffin 2001; Perea et al. 2001). On the other hand, the scratches and wear found on the specimens (LAPAL/SBF 02-229 and LAPAL/SBF 02-239) diverge from this initial idea (Figure 6, 7). Although taphonomic and preparatory alterations must be taken into account in fossil specimens (Paredes Aliaga et al. 2024), the observations of Eltink et al. (2025) indicated that morphometric variations in the dental wear of the central cusp of *P. arambourgi* are likely a reflection of its dietary preference eventually including more rigid diet.

Teeth of *Planohybodus*, a Hybodontiformes, is somehow similar to that of *P. arambourgi*, but with little or no presence of cutting serrations (Underwood and Rees 2002; Rees and Underwood 2008). *Planohybodus* teeth were found together with an internal mold of ammonite (*Orthaspidoceras*) (Vullo 2011). Furthermore, the only *Planohybodus* tooth preserved in the mold had damage to the coronal apex. Based on these features, Vullo (2011) suggests that *Planohybodus* may have included *Orthaspidoceras* in its diet, as well as other more rigid prey species (Vullo 2011). Additionally, Paredes Aliaga et al. (2024) analyzed dental microwear in extant and extinct sharks in different trophic categories, namely piscivores, generalists, and durophages, finding that fossil the teeth of *Hybodus plicatilis* fall into the category of generalist taxa. Therefore, harder organisms could have composed the diet of this species. In this sense, as suggested by Eltink et al. (2025), other types of diets for *P. arambourgi* would be expected as a possible more generalist. With a body size inferred as 1.5m to 4 m in length, *P. arambourgi* was probably a top aquatic predator (Perea et al. 2001; Cuny et al. 2004; Eltink et al. 2025). For the Aliança Formation, scales and teeth of *Lepidotes* were found extensively composing the faunal diversity of the study area, which may be one of the prey for the species (Eltink et al. 2018).

The scratches and wear found in the teeth of *P. arambourgi* can be explained by the forces exerted during predation, generating damage to the microstructure and dental morphology (Figure 7A, B). It may affect the external parts of the tooth, such as the enameloid, especially for a species with sharper teeth, which result in wear and deterioration of dental tissues (Amini et al. 2020). This wear pattern also applies to the dentition of modern sharks (see Paredes Aliaga et al. 2024; Amini et al. 2020). In species that feed on harder prey, such as the

Port Jackson shark, teeth in use or post-functional exhibit apical wear. In the microstructure, this is evidenced by chipping in the outer enameloid and smooth microcracks and erosions in the inner enameloid. These less damaging characteristics of teeth appear to be related to the organization of crystallites in the enameloid, favoring a controlled wear pattern that does not significantly compromise their function (Amini et al. 2020).

In fossil species, Greif et al. (2025) investigated and concluded that wear on the cusp apex of *Ctenacanthus concinnus* (Ctenacanthiformes) teeth results from higher stress concentrations when piercing harder prey. Furthermore, damage to shark teeth can occur locally, when the force is concentrated at specific points during head movements, or more broadly, affecting the tooth as a whole, when the force dissipates along the labial and lingual directions. In *C. concinnus*, vertical scratches on the coronal apex suggest prey capture by upper teeth. Horizontal scratches in regions farther from the apex indicate the consumption of larger prey, cut with the aid of lateral head movements. These characteristics in the dentition point to an opportunistic diet, consisting of organisms with shells and bones (Greif et al. 2025). Based on these studies, it is clear that tooth wear, as well as micro- or macro-scratches, may reflect diet and mechanical force applied during predation. In this sense, Cuny et al. (2018) highlight that teeth with high crowns are more susceptible to force than those with lower crowns, which consequently implies greater damage.

Assuming a variation in the diet of *P. arambourgi*, which included harder body prey, capable of damaging the dental microstructure, a strategy to minimize the suffered impact in the teeth would undergo through changes in the outer layer, such as the enameloid. It reduces the probability of dental damage internally, resulting from a mutual evolution between predators and prey (Amini et al. 2020). Emerging as an apparatus that allowed greater strength and resistance to the teeth, the appearance of three-layered enameloid is known exclusively for the Neoselachii (Reif 1973). When these three layers of enameloid are not present in serrated fossil teeth, the crystallites inserted in this tissue apparently become more compact, which would meet the needs of resistance to stress required by diets (Duffin and Cuny 2008). In addition, fluorapatite crystallites begin to organize perpendicularly to the tooth surface, a characteristic present in several genera, such as *Egertonodus*, *Hybodus*, *Planohybodus*, among others (Cuny et al. 2018). *P. arambourgi* shares this grouping of fluorapatite crystallites forming perpendicular structures close to the tooth surface (see Figure 6A). However, *P. arambourgi* would present a feeding strategy aimed to prey with a more rigid body, having more rudimentary dental attributes of the enameloid microstructure, such as probably the SCE,

which leads to the presence of extensive areas of apical wear in the tooth crown, contributing to a loss of enameloid, and consequent exposure of the innermost dentin layer, as observed by Eltink et al. (2025).

5. Conclusions

Deepening the knowledge about the microanatomy of hybodontiform teeth, *P. arambourgi*, histological analyses and scanning electron microscopy (SEM) corroborated a pseudoosteodont dental histotype, instead of the traditional osteodont pattern, as previously presumed. The pseudoosteodont histotype occurs in several crown morphologies of Hybodontiformes teeth (Böttcher, 2024). This histotype appears to be widely distributed among the species of the group (Böttcher, 2024), and several ones identified as having pallial dentin followed by an osteodentin are also classified as pseudoosteodonts.

The enameloid appears to be adjusted to the external dental morphology of the species, responding in an efficient manner to the types of diet inferred in its evolutionary context. However, the microstructural characteristics do not seem to be extremely related to the external morphology of the tooth. The external morphology of *P. arambourgi* shared characteristics with modern shark groups, denticles and high and wide cusps, but the enameloid consist only of two units, differing from the three-layered enameloid seen in Neoselachi sharks. The enameloid of modern sharks becomes more complex (SCE and BCE units, PBE, TBE and RBE components), but *P. arambourgi* has the outer unit with crystallites perpendicular to the tooth surface, and the inner unit with disorganized crystallites. These characteristics resemble those of other Paleozoic and Mesozoic sharks, indicating that this configuration could provide some benefit regarding the mode of predation of these species, or it could simply be a plesiomorphy characteristic present within a sinapomorphic crown morphology. The latter seems highlighted on *P. arambourgi* in the description of extensive areas with microscratches on the enameloid allied to wide wear areas in the cusps, demonstrating the impact of a probable more generalist diet on the microstructure of teeth. Finally, it is evident that the internal pattern of *P. arambourgi* contrasts in efficiency with that seen in enameloid layers of Neoselachii, such as Lamniformes.

Author contributions

Kelly Roberta da Silva: Investigation; conceptualization; writing - original draft and editing; methodology; data curation; formal analysis. **Valéria Gallo:** Review and editing; formal analysis, methodology. **Estevan Eltink:** Research; supervision; writing - original draft; methodology; data curation; resources.

Acknowledgements

KRS thanks the Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado da Bahia (FAPESB 0497/2023) for the scientific and financial support provided for the development of this research. Also thanks the Universidade Federal do Vale do São Francisco (UNIVASF) for the support and infrastructure made available, and the members of the LAPAL/SBF research laboratory (Maura Vitória da Conceição Silva, Luiz Felipe Vieira da Silva, and Maiza Ferreira da Silva) for their assistance in the preparation of the petrographic slides. EEN thanks the Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco (FACEPE - APQ-1119-1.07/21). The authors thank Professor Doctor Felipe Silva Ferreira from the Universidade Federal do Vale do São Francisco (*Campus* Senhor do Bonfim - BA), and Professor Doctor Ulisses Leite Gomes from the Universidade do Estado do Rio de Janeiro, for his support and contributions during the development of this research. The present work was carried out with the support of the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brazil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

References

- Almeida-Lima, D. S., E. K. Piovesan, J. Guzmán, D. M. Mendes, and V. H. M. L. Neumann. 2022. "Non-marine Ostracods from the Late Jurassic–Early Cretaceous of Araripe, Jatobá and Tucano Norte Basins, Northeast Brazil Ostracodes non Marins Jurassique Supérieur–Cretace Inferieur des Bassins d'Araripe, Jatobá et Tucano Norte, Nord-est Bresil" *Revue de Micropaléontologie* 74: 100605. <https://doi.org/10.1016/j.revmic.2022.100605>
- Amini, S., H. Razi, R. Seidel, D. Werner, W. T. White, J. C. Weaver, M. N. Dean, and P. Fratzl. 2020. "Shape-preserving Erosion Controlled by the Graded Microarchitecture of Shark Tooth Enameloid." *Nature Communications* 11, no. 1: 5971. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-19739-0>
- Andreev, P. S. 2011. "Convergence in Dental Histology Between the Late Triassic Semionotiform *Sargodon tomicus* (Neopterygii) and a Late Cretaceous (Turonian) Pycnodontid (Neopterygii: Pycnodontiformes) Species." *Microscopy Research and Technique* 74, no. 5: 464-479. <https://doi.org/10.1002/jemt.20932>

Andreev, P. S., and G. Cuny. 2012. New Triassic Stem Selachimorphs (Chondrichthyes, Elasmobranchii) and Their Bearing on the Evolution of Dental Enameloid in Neoselachii. *Journal of Vertebrate Paleontology* 32, no. 2: 255-266.
<https://doi.org/10.1080/02724634.2012.644646>

Bao, H., P. L. Koch, R. P. Hepple 1998. "Hematite and Calcite Coatings on Fossil Vertebrates." *Journal of Sedimentary Research* 68, no. 5: 727–738b.
<https://doi.org/10.2110/jsr.68.727>

Batista, T. A., V. Gallo, R. A. M. Bantim, M. V. A. Sena, E. B. Santos Filho, F. J. De Lima, A. A. F. Saraiva, J. L. Silva, M. J. F. Lima, and G. R. Oliveira. 2023. "New data about the Shark Fauna of the Brejo Santo Formation, Late Jurassic of the Araripe Basin, Northeastern Brazil." *Journal of South American Earth Sciences*, 123: 104193.
<https://doi.org/10.1016/j.jsames.2023.104193>

Bazzi, M., N. E. Campione, B. P. Kear, C. Pimiento, and P. E. Ahlberg. 2021. "Feeding Ecology has Shaped the Evolution of Modern Sharks." *Current Biology* 31, no. 23: 5138-5148. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.09.028>

Berkovitz, B., and R. P. Shellis. 2017. "Chondrichthyes 1: Sharks." In *The Teeth of Non-Mammalian Vertebrates*, edited by B. Berkovitz and R. P. Shellis, 5-27. London: Academic Press.

Bhat, M. S., S. Ray, and P. M. Datta. 2018. "A New Hybodont Shark (Chondrichthyes, Elasmobranchii) From the Upper Triassic Tiki Formation of India With Remarks on its Dental Histology and Biostratigraphy." *Journal of Paleontology* 92, no. 2: 221-239.
<https://doi.org/10.1017/jpa.2017.63>

Bittar, V. T., B. D. F. L., Castello, and A. P. M. Di Benedetto. 2008. "Hábito Alimentar do Peixe-Espada Adulto, *Trichiurus lepturus*, na Costa Norte do Rio de Janeiro, Sudeste do Brasil." *Biotemas* 21, no. 2: 83-90. <https://doi.org/10.5007/2175-7925.2008v21n2p83>

Błażejowski, B. 2004. "Shark Teeth from the Lower Triassic of Spitsbergen and their Histology." *Polish Polar Research* 25, no. 2: 153-167.

Böttcher, R. 2024. "Root Resorption During Tooth Replacement in Sharks – A Unique Character of the Hybodontiformes (Chondrichthyes, Elasmobranchii)". *Palaeodiversity* 17, no.1: 121-194. <https://doi.org/10.18476/pale.v17.a6>

Botella, H., J. I. Valenzuela-Ríos, and C. Martínez-Pérez. 2009b. "Tooth Replacement Rates in Early Chondrichthyans: a Qualitative Approach." *Lethaia* 42, no. 3: 365-376.
<https://doi.org/10.1111/j.1502-3931.2009.00152.x>

Botella, H., P. C. J. Donoghue, and C. Martínez-Pérez. 2009a. "Enameloid Microstructure in the Oldest Known Chondrichthyan Teeth." *Acta Zoologica* 90: 103-108.
<https://doi.org/10.1111/j.1463-6395.2008.00337.x>

Brito, I. M. 1987. "As Unidades Litoestratigráficas da Passagem Jurássico-Cretáceo no Nordeste do Brasil." *Revista Brasileira de Geociências* 17, no. 2: 81-85.

Brito, P. M. 1992. "Nouvelles données sur l'Anatomie et la Position Systématique de *Tribodus limae* Brito & Ferreira, 1989 (Chondrichthyes, Elasmobranchii) du Crétacé Inférieur de la Chapada do Araripe (N-E Brésil)." *Géobios* 25, no. 14 143-150.
[https://doi.org/10.1016/S0016-6995\(06\)80323-2](https://doi.org/10.1016/S0016-6995(06)80323-2)

- Brito, P. M., and P. L. N. Ferreira. 1989. "The First Hybodont Shark, *Tribodus limae* ng, n. sp., from the Lower Cretaceous of Chapada do Araripe (North-East Brazil)." *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 61, no. 1: 53-57.
- Caixeta, J. M., G. V. Bueno, L. P. Magnavita, and F. J. Feijó. 1994. "Bacias do Recôncavo, Tucano e Jatobá." *Boletim de Geociências da Petrobras* 8, no. 1: 163- 172.
- Cappetta, H. 2012. "Chondrichthyes. Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii: Teeth." In: *Handbook of Paleoichthyology*, edited by H. P. Schultze, 512. Munich: Verlag Dr. Friedrich Pfeil.
- Carlson, S. J. 1990. "Vertebrate Dental Structures." In *Skeletal Biomineralization: Patterns, Processes and Evolutionary Trends*, edited by J. G. Carter, 235-260. New York: Van Nostrand Reinhold.
- Cerda, I. A., M. E. Pereyra, M. C. Garrone, D. Ponce, T. G. Navarro, R. González, M. Militello, C. A. Luna, and J. M. Jannello. 2020. "A Basic Guide for Sampling and Preparation of Extant and Fossil Bones for Histological Studies." *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* 20, no. 1: 15–28.
- Coates, M. I. and R.W. Gess. 2007. "A New Reconstruction of *Onychoselache traquairi*, Comments on Early Chondrichthyan Pectoral Girdles and Hybodontiform Phylogeny." *Palaeontology* 50, no. 6: 1421-1446. <https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2007.00719.x>
- Cooper, J. A., J. N. Griffin, R. Kindlimann, and C. Pimiento. 2023. "Are Shark Teeth Proxies for Functional Traits? A Framework to Infer Ecology from the Fossil Record." *Journal of Fish Biology* 103, no. 4: 798-814. <https://doi.org/10.1111/jfb.15326>
- Costa, I. P., G. V. Bueno, P. S. Milhomem, H. S. R. L. Silva, and M. D. Kosin. 2007. "Sub-bacia de Tucano Norte e Bacia de Jatobá." *Boletim de Geociências da Petrobras* 15, no. 2: 445-453.
- Cuny, G., O. Rieppel, and P. M. Sander. 2001. "The Shark Fauna from the Middle Triassic (Anisian) of North-Western Nevada." *Zoological Journal of the Linnean Society* 133, no. 3: 285-301. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2001.tb00627.x>
- Cuny, G., M. Ouaja, D. Srarfi, L. Schmitz, E. Buffetaut, and M. J. Benton. 2004. "Fossil Sharks from the Early Cretaceous of Tunisia." *Revue de Paléobiologie* 9: 127-142.
- Cuny, G., V. Suteethorn, S. Kamha, and E. Buffetaut. 2008. "Hybodont Sharks from the Lower Cretaceous Khok Kruat Formation of Thailand, and Hybodont Diversity During the Early Cretaceous." *Geological Society, London, Special Publications* 295, no. 1: 93-107. <https://doi.org/10.1144/SP295.7>
- Cuny, G., L. Cavin, and V. Suteethorn. 2009. "A new Hybodont with a Cutting Dentition from the Lower Cretaceous of Thailand." *Cretaceous Research* 30, no. 3: 515-520. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2008.09.003>
- Cuny, G., G. Guinot, and S. Enault. 2018. "Evolution of Dental Tissues and Paleobiology in Selachians." Elsevier: Oxford, UK.

Da Rosa, A. S., and A. J. V. Garcia. 2000. "Palaeobiogeographic Aspects of Northeast Brazilian Basins During the Berriasian Before the Break up of Gondwana." *Cretaceous Research* 21, no. 2-3: 221–239. <https://doi.org/10.1006/cres.2000.0209>

de Araújo, J. T., V. H. L. M. Neumann, G. L. Fambini, and D. E. G. A. Rocha. 2010. "As fases Lacustres Pré-rifte (Formação Aliança) e Rifte (Formação Candeias) da Bacia do Jatobá-PE como Provável Geradores de Hidrocarbonetos." In *Rio Oil & Gas Expo and Conference*, edited by IBP, 1-8. Rio de Janeiro.

De la Cruz-Torres, J., J. A. Martínez-Pérez, J. Franco-López, and A. J. Ramírez-Villalobos. 2014. "Biological and Ecological Aspects of *Trichiurus lepturus* Linnaeus, 1758 (Perciformes: Trichiuridae) in Boca del Rio, Veracruz, Mexico." *American-Eurasian Journal of Agricultural & Environmental Sciences* 14, no. 10: 1058-1066. <https://doi.org/10.5829/idosi.ajeaes.2014.14.10.12416>

Deang, J. F., A. K. Persons, A. L. Oppedal, H. Rhee, R. D. Moser, and M. F. Horstemeyer. 2018. "Structure, Property, and Function of Sheepshead (*Archosargus probatocephalus*) Teeth." *Archives of Oral Biology* 89: 1-8. <https://doi.org/10.1016/j.archoralbio.2018.01.013>

Duffin, C. J. 2001. "The Hybodont Shark, *Priohybodus* d'Erasmus, 1960 (Early Cretaceous, Northern Africa)." *Zoological Journal of the Linnean Society* 133, no. 3: 303-308. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2001.tb00628.x>

Duffin, C. J., and G. Cuny. 2008. "*Carcharopsis prototypus* and the Adaptations of Single Crystallite Enameloid in Cutting Dentitions." *Acta Geologica Polonica* 58, no. 2: 181-184.

Eltink, E., K. R. da Silva, M. A. G. de França, D. M. F. de Moraes, M. Soto, and C. J. Duffin. 2025. "Morphology and Paleoecology of a Hybodontiform with Serrated Teeth, *Priohybodus arambourgi*, from the Late Jurassic of Northeastern Brazil." *The Anatomical Record*, 1–28. <https://doi.org/10.1002/ar.25671>

Eltink, E., M. A. G. de França, F. C. Montefeltro, T. Fachini, S. Onary, I. S. Santos, D. L. Abreu, and M. C. Langer. 2018. "Novos Fósseis de Vertebrados da Formação Aliança (Jurássico Superior) na Porção Sul da Bacia Tucano e o Primeiro Registro de *Priohybodus* no Brasil." In *XI Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados*, 45-45. Teresina. Boletim de Resumos / Paleontologia em Destaque: Boletim Informativo da Sociedade Brasileira de Paleontologia.

Enault, S., G. Guinot, M. B. Koot, and G. Cuny. 2015. "Chondrichthyan Tooth Enameloid: Past, Present, and Future." *Zoological Journal of the Linnean Society* 174, no. 3: 549-570. <https://doi.org/10.1111/zoj.12244>

Enax, J., O. Prymak, D. Raabe, and M. Epple. 2012. "Structure, Composition, and Mechanical Properties of Shark Teeth." *Journal of Structural Biology* 178, no. 3: 290-299. <https://doi.org/10.1016/j.jsb.2012.03.012>

Everhart, M. J. 2011. "Occurrence of the Hybodont Shark Genus *Meristodonoides* (Chondrichthyes; Hybodontiformes) in the Cretaceous of Kansas." *Transactions of the Kansas Academy of Science* 114, no. 1-2: 33-46. <https://doi.org/10.1660/062.114.0103>

Francillon-Vieillot, H., V. de Buffrénil, J. Castanet, J. Géraudie, F. J. Meunier, J. Y. Sire, L. Zylberberg, and A. de Ricqlès. 1990. "Microstructure and Mineralization of Vertebrate Skeletal Tissues." In *Skeletal Biomineralization: Patterns, Processes and Evolutionary*

Trends, edited by J. G. Carter, 471-530. American Geophysical Union. <https://doi.org/10.1029/SC005p0175>

Fraser, G. J., and A. P. Thiery. 2019. "Evolution, Development and Regeneration of Fish Dentitions." In *Evolution and Development of Fishes*, edited by Z. Johanson, C. Underwood, and M. Richer, 160–171. Cambridge University Press.

Frazzetta, T. H. 1988. "The Mechanics of Cutting and the form of Shark Teeth (Chondrichthyes, Elasmobranchii)." *Zoomorphology* 108, no: 2: 93-107. <https://doi.org/10.1007/bf00539785>

Gillis, J. A., and P. C. J. Donoghue. 2007. "The Homology and Phylogeny of Chondrichthyan Tooth Enameloid." *Journal of Morphology* 268, no. 1: 33-49. <https://doi.org/10.1002/jmor.10501>

Ginter, M., O. Hampe, and C. J. Duffin. 2010. "Chondrichthyes: Paleozoic Elasmobranchii: Teeth." In *Handbook of Paleoichthyology*, edited by H. P. Schultze, 168. Munich: Verlag Dr. Friedrich Pfeil.

Goodwin, M. B., W. A. Clemens, J. H. Hutchison, C. B. Wood, M. S. Zavada, A. Kemp, C. J. Duffin, and C. R. Schaff. 1999. "Mesozoic Continental Vertebrates with Associated Palynostratigraphic dates from the Northwestern Ethiopian Plateau." *Journal of Vertebrate Paleontology* 19, no. 4: 728-741. <https://doi.org/10.1080/02724634.1999.10011185>

Gordon, A., N. Destro, and M. Heilbron. 2017. "The Recôncavo-Tucano-Jatobá Rift and Associated Atlantic Continental Margin Basins." In *São Francisco Craton, Eastern Brazil: Tectonic Genealogy of a Miniature Continent*, edited by M. Heilbron et al. 171-185. Springer International Publishing Switzerland. https://doi.org/10.1007/978-3-319-01715-0_9

Greif, M., I. Calandra, S. Lautenschlager, T. M. Kaiser, M. Mezane, and C. Klug. 2025. "Reconstruction of Feeding Behaviour and Diet in Devonian Ctenacanth Chondrichthyans using Dental Microwear Texture and Finite Element Analyses." *Royal Society Open Science* 12, no. 1: 240936. <https://doi.org/10.1098/rsos.240936>

Guimarães, J. T. 2002. "Projeto Bacia do Tucano Sul: Estado da Bahia Escala 1:200.000." In *CPRM – Programa Levantamentos Geológicos Básicos do Brasil*, 1-84.

Guinot, G., S. Adnet, L. Cavin, and H. Cappetta. 2013. "Cretaceous stem Chondrichthyans Survived the End-Permian Mass Extinction." *Nature Communications* 4, no. 1: 2669. <https://doi.org/10.1038/ncomms3669>

Guzmán-González, J., E. K. Piovesan, G. L. Fambrini, and E. V. Oliveira. 2016. "Non-marine Ostracoda from Aliança Formation in the North-Central Portion of the Jatobá Basin, Northeastern Brazil." *Revista Brasileira de Paleontologia* 19, no. 1: 15-24. <https://doi.org/10.4072/rbp.2016.1.02>

Hampe, O., and J. A. Long. 1999. "The Histology of Middle Devonian Chondrichthyan Teeth from Southern Victoria Land, Antarctica." *Records of the Western Australian Museum* 57: 23-36.

Hoffman, B. L., S. A. Hageman, and G. D. Claycomb. 2016. "Scanning Electron Microscope Examination of the Dental Enameloid of the Cretaceous Durophagous Shark *Ptychodus* Supports Neoselachian Classification." *Journal of Paleontology* 90, no. 4: 741-762. <https://doi.org/10.1017/jpa.2016.64>

- Jambura, P. L., C. Pfaff, C. J. Underwood, D. J. Ward, and J. Kriwet. 2018. "Tooth Mineralization and Histology Patterns in Extinct and Extant Snaggletooth Sharks, *Hemipristis* (Carcharhiniformes, Hemigaleidae) — Evolutionary Significance or Ecological Adaptation?" *PLoS One* 13, no. 8: e0200951. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0200951>
- Jambura, P. L., R. Kindlimann, F. López-Romero, G. Marramà, C. Pfaff, S. Stumpf, J. Türtcher, C. J. Underwood, D. J. Ward, and J. Kriwet. 2019. "Micro-computed Tomography Imaging Reveals the Development of a Unique Tooth Mineralization Pattern in Mackerel Sharks (Chondrichthyes; Lamniformes) in Deep Time." *Scientific Reports* 9, no. 1: 9652. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-46081-3>
- Jambura, P. L., J. Türtcher, R. Kindlimann, B. Metscher, C. Pfaff, S. Stumpf, G. W. Weber, and J. Kriwet. 2020. "Evolutionary Trajectories of Tooth Histology Patterns in Modern Sharks (Chondrichthyes, Elasmobranchii)." *Journal of Anatomy* 236, no. 5: 753-771. <https://doi.org/10.1111/joa.13145>
- Johnson, G. D. 2003. "Dentitions of *Barbclabornia* (New Genus, Chondrichthyes: Xenacanthiformes) From the Upper Palaeozoic of North America." *Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin, Geowissenschaftliche Reihe* 6: 125-146. <https://doi.org/10.1002/mmng.20030060106>
- Johnson, G. D. 1981. "Hybodontoides (Chondrichthyes) from the Wichita-albany Group (Early Permian) of Texas." *Journal of Vertebrate Paleontology* 1, no. 1: 1-41. <https://doi.org/10.1080/02724634.1981.10011876>
- Kemp N. E. 1999. "Integumentary System and Teeth." In *Sharks, Skates and Rays: The Biology of Elasmobranch Fishes*, edited by W. Hamlett, 43–68. Baltimore, MD: John Hopkins University Press.
- Klug, S., J. Kriwet, R. Böttcher, G. Schweigert, and G. Dietl. 2009. "Skeletal Anatomy of the Extinct Shark *Paraorthacodus jurensis* (Chondrichthyes; Palaeospinacidae), with Comments on Synechodontiform and Palaeospinacid Monophyly." *Zoological Journal of the Linnean Society* 157: 107-134. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2009.00534.x>
- Klug, S., T. Tütken, O. Wings, H. U. Pfretzschner, and T. Martin. 2010. "A Late Jurassic Freshwater Shark Assemblage (Chondrichthyes, Hybodontiformes) From the Southern Junggar Basin, Xinjiang, Northwest China." *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments* 90: 241-257. <https://doi.org/10.1007/s12549-010-0032-2>
- Lamm, E. T. 2013. "Preparation and Sectioning of Specimens." In *Bone Histology of Fossil Tetrapods: Advancing Methods, Analysis, and Interpretation*, edited by K. Padian, and E. T. Lamm, 55-160. Berkeley: University of California Press.
- Lane, J. A., and J. G. Maisey. 2009. "Pectoral Anatomy of *Tribodus limae* (Elasmobranchii: Hybodontiformes) from the Lower Cretaceous of Northeastern Brazil." *Journal of Vertebrate Paleontology* 29, no. 1: 25-38. <https://doi.org/10.1080/02724634.2009.10010359>
- Lane, J. A., and J. G. Maisey. 2012. "The Visceral Skeleton and Jaw Suspension in the Durophagous Hybodontid Shark *Tribodus limae* from the Lower Cretaceous of Brazil." *Journal of Paleontology* 86, no. 5: 886-905. <https://doi.org/10.1666/11-139.1>

Laurini, C. R. 2010. *Elasmobrânquios fósseis da Serra do Cadeado, Estado do Paraná (Formação Rio do Rasto, Permiano Superior)*. Dissertação (Mestrado em Biologia Comparada). Universidade de São Paulo, São Paulo.

Li, T., L. Yongfeng, L. Ruiqi, Z. Mingyue, and H. Xiaofeng. 2022. "Development and Structural Characteristics of Pseudoosteodentine in the Pacific Cutlassfish, *Trichiurus lepturus*." *Tissue and Cell* 77: 101847. <https://doi.org/10.1016/j.tice.2022.101847>

Maisch, M. W., and A. T. Matzke. 2016. "A New Hybodontid Shark (Chondrichthyes, Hybodontiformes) from the Lower Jurassic Posidonienschiefer Formation of Dotternhausen, SW Germany." *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 280, no. 3: 241-257. <https://doi.org/10.1127/njgpa/2016/0577>

Maisey, J. G. 1983. "Cranial Anatomy of *Hybodus basanus* Egerton from the Lower Cretaceous of England." *American Museum novitates* 2758: 1-64.

Maisey, J. G. 1986. "Anatomical Revision of the Fossil Shark *Hybodus fraasi* (Chondrichthyes, Elasmobranchii)." *American Museum novitates* 2857: 1-16.

Maisey, J. G. 1987. "Cranial Anatomy of the Lower Jurassic Shark *Hybodus reticulatus* (Chondrichthyes, Elasmobranchii), with Comments on Hybodontid Systematics." *American Museum Novitates* 2878: 1-39.

Maisey, J. G. 1989. "*Hamiltonichthys mapesi*, g. & sp. nov. (Chondrichthyes, Elasmobranchii), from the Upper Pennsylvanian of Kansas." *American Museum novitates* 2931: 1-42.

Maisey, J. G., G. J. P. Naylor, and D. J. Ward. 2004. "Mesozoic Elasmobranchs, Neoselachian Phylogeny and the rise of Modern Elasmobranch Diversity." *Mesozoic Fishes* 3: 17-56.

Maisey, J. G. 2011. "The Braincase of the Middle Triassic Shark *Acronemus tuberculatus* (Bassani 1886)." *Palaeontology* 54, no. 2: 417-428. <https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2011.01035.x>

Martínez-Pérez, C., A. Martín-Lazaro, H. G. Ferrón, M. Kirstein, P. C. J. Donoghue, and H. Botella. 2018. "Vascular Structure of the Earliest Shark Teeth." *Acta Geologica Polonica* 68, no. 3: 457-465. <https://doi.org/10.1515/agp-2018-0017>

Milani, E. J., H. D. Rangel, G. V. Bueno, J. M. Stica, W. R. Winter, J. M. Caixeta, and O. C. P. Neto. 2007. "Bacias Sedimentares Brasileiras - Cartas Estratigráficas." *Boletim de Geociências da Petrobras* 15, no. 2: 183-205.

Moyer, J. K., and W. E. Bemis. 2017. "Shark Teeth as Edged Weapons: Serrated Teeth of Three Species of Selachians." *Zoology* 120: 101-109. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2016.05.007>

Moyer, J. K., M. L. Riccio, and W. E. Bemis. 2015. "Development and Microstructure of Tooth Histotypes in the Blue Shark, *Prionace glauca* (Carcharhiniformes: Carcharhinidae) and the Great White Shark, *Carcharodon carcharias* (Lamniformes: Lamnidae)." *Journal of Morphology* 276, no. 7: 797-817. <https://doi.org/10.1002/jmor.20380>

Nanci, A. 2024. "Structure of the Oral Tissues: An Overview." In *Ten Cate's Oral Histology: Development, Structure, and Function*, edited by A. Nanci, 1-14. Elsevier Health Sciences.

- Paredes-Aliaga, M. V., H. Botella, and A. Romero. 2024. "Testing Dental Microwear as a Proxy for Characterising Trophic Ecology in Fossil Elasmobranchs (Chondrichthyans). *Swiss Journal of Palaeontology* 143, no. 1: 29. <https://doi.org/10.1186/s13358-024-00322-9>
- Patterson, C. 1966. "British Wealden Sharks". *Bulletin of the British Museum (Natural History)* 11, no. 7: 251-350.
- Pauliv, V. E., E. V. Dias, F. A. Sedor, and A. M. Ribeiro. 2014. "A New Xenacanthiformes Shark (Chondrichthyes, Elasmobranchii) from the Late Paleozoic Rio do Rasto Formation (Paraná Basin), Southern Brazil." *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 86, n. 1:135-145. <https://doi.org/10.1590/0001-37652014107612>
- Perea, D., M. Ubilla, A. Rojas, and C. A. Goso. 2001. "The west Gondwanan Occurrence of the Hybodontid Shark *Priohybodus*, and the Late Jurassic–Early Cretaceous age of the Tacuarembó Formation, Uruguay." *Palaeontology* 44, no. 6: 1227-1235. <https://doi.org/10.1111/1475-4983.00222>
- Pretto, F. A., S. F. Cabreira, and C. L. Schultz. 2014. "Tooth Microstructure of the Early Permian Aquatic Predator *Stereosternum tumidum*." *Acta Palaeontologica Polonica* 59, no. 1: 125-133. <http://doi.org/10.4202/app.2011.0121>
- Radinsky, L. 1961. "Tooth Histology as a Taxonomic Criterion for Cartilaginous Fishes." *Journal of Morphology* 109, no. 1: 73-92. <https://doi.org/10.1002/jmor.1051090106>
- Rees, J., and C. J. Underwood. 2002. "The Status of the Shark Genus *Lissodus* Brough, 1935, and the Position of Nominal *Lissodus* Species Within the Hybodontidae (Selachii)." *Journal of Vertebrate Paleontology* 22, no. 3: 471-479. [https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2002\)022\[0471:TSOTSG\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2002)022[0471:TSOTSG]2.0.CO;2)
- Rees, J., and C. J. Underwood. 2008. "Hybodont Sharks of the English Bathonian and Callovian (Middle Jurassic)." *Palaeontology* 51, no. 1: 117-147. <https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2007.00737.x>
- Reif, W. E. 1973. "Morphologie und Ultrastruktur des Hai- "Schmelzes". *Zoologica scripta* 2: 231-250. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.1974.tb00753.x>
- Ripa, L. W., A. J. Gwinnett, C. Guzman, and D. Legler. 1972. "Microstructural and Microradiographic Qualities of Lemon Shark Enameloid." *Archives of Oral Biology* 17, no.1: 165-172. [https://doi.org/10.1016/0003-9969\(72\)90144-6](https://doi.org/10.1016/0003-9969(72)90144-6)
- Sasagawa, I. 2002. "Mineralization Patterns in Elasmobranch Fish." *Microscopy Research and Technique* 59: 396-407. <https://doi.org/10.1002/jemt.10219>
- Schnetz, L., C. Pfaff, and J. Kriwet. 2016. "Tooth Development and Histology Patterns in Lamniform Sharks (Elasmobranchii, Lamniformes) Revisited." *Journal of Morphology* 277: 1584-1598. <https://doi.org/10.1002/jmor.20597>
- Silva, M. C., M. S. S. Carvalho, A. M. F. Barreto, and I. S. Carvalho. 2011. "Paleoictiofauna da Formação Aliança (Jurássico Superior), Bacia de Jatobá, Nordeste do Brasil." In *Paleontologia: Cenários de Vida*, edited by I. S. Carvalho, N. K. Srivastava, O. Strohschoen, C. C. Lana, 595-608. Rio de Janeiro: Interciência.
- Silva, M. V. da C., K. R. da Silva, D. V. de Souza, R. A. P. Oliveira, and E. Eltink. 2024. "Segredos Cristalinos: Caracterização Mineralógica em Dentes de *Priohybodus arambourgi*,

Tubarão Hibodontiforme da Formação Aliança, Bacia do Tucano, Bahia.” In *XXVIII Congresso Brasileiro de Paleontologia*, 59-59. Maceió. Resumos do XXVIII Congresso Brasileiro de Paleontologia / Paleontologia em Destaque: Boletim Informativo da Sociedade Brasileira de Paleontologia.

Singh, N. A., K. M. Sharma, Y. P. Singh, N. P. Singh, and R. Patnaik. 2020. “Enameloid Ultrastructure of some Chondrichthyan Fishes (Hybodontiformes, Xenacanthiformes from the Late Triassic of Tiki Formation, Madhya Pradesh; Carcharhiniformes and Myliobatiformes from Miocene of Kutch and Late Miocene Baripada Beds, Orissa, India): an Interrelationship and Developmental Approach.” *Journal of the Palaeontological Society of India* 65, no. 2: 115-130. <https://doi.org/10.1177/0971102320200201>

Smith, M. M., and I. J. Sansom. 2000. “Evolutionary Origins of Dentine in the Fossil Record of Early Vertebrates: Diversity, Development and Function.” In *Development, Function and Evolution of Teeth*, edited by M. F. Teaford, M. M. Smith, and M. W. J. Ferguson, 65-81. Cambridge University Press.

Soto, M., D. Perea, and P. Toriño. 2012. “New Remains of *Priohybodus arambourgi* (Hybodontiformes: Hybodontidae) from Late Jurassic–? earliest Cretaceous Deposits in Uruguay.” *Cretaceous Research* 35: 118-123. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2011.12.001>

Stumpf, S., F. A. López-Romero, R. Kindlimann, F. Lacombat, B. Pohl, and J. Kriwet. 2021. “A unique Hybodontiform Skeleton Provides Novel Insights into Mesozoic Chondrichthyan Life.” *Papers in Palaeontology* 7, no. 3: 1479-1505. <https://doi.org/10.1002/spp2.1350>

Tang, L., Y. Li, R. Li, X. Tao, and X. Huang. 2022. “Gradient Magnesium Content Affects Nanomechanics via Decreasing the Size and Crystallinity of Nanoparticles of Pseudoosteodentine of the Pacific Cutlassfish, *Trichiurus lepturus* Teeth.” *ACS Omega* 7: 39214-39223. <https://doi.org/10.1021/acsomega.2c04808>

Thangadurai, S., V. Brumfeld, J. Milgram, L. Li, and R. Shahar. 2021. “Osteodentin in the Atlantic wolffish (*Anarhichas lupus*): Dentin or bone?” *Journal of Morphology* 283, no. 2: 219-235. <https://doi.org/10.1002/jmor.21438>

Thangadurai, S., M. Majkut, J. Milgram, P. Zaslansky, R. Shahar, and E. Raguin. 2024. “Focused ion beam-SEM 3D Study of Osteodentin in the Teeth of the Atlantic Wolfish *Anarhichas lupus*.” *Journal of Structural Biology* 216, no. 1: 108062. <https://doi.org/10.1016/j.jsb.2024.108062>

Underwood, C. J., and J. Rees. 2002. “Selachian Faunas from the Earliest Cretaceous Purbeck Group of Dorset, Southern England.” *Special Papers in Palaeontology* 68: 83–101.

Vullo, R. 2011. “Direct Evidence of Hybodont Shark Predation on Late Jurassic Ammonites.” *Naturwissenschaften* 98: 545-549. <https://doi.org/10.1007/s00114-011-0789-9>

Zangerl, R., H. F. Winter, and M. C. Hansen. 1993. “Comparative Microscopic Dental Anatomy in the Petalodontida (Chondrichthyes, Elasmobranchii).” *Fieldiana Geology* 26: 1-43.