

MEMÓRIAS DA ACADEMIA DAS CIÊNCIAS DE LISBOA CLASSE DE CIÊNCIAS

Chondrichthyes do Neogénico de Portugal

AUSENDA CÁCERES BALBINO, PEDRO FIALHO & MIGUEL TELLES ANTUNES



ACADEMIA DAS CIÊNCIAS
DE LISBOA

LISBOA • 2025

Título: Chondrichthyes do Neogénico de Portugal

Edição: Academia das Ciências de Lisboa

Data de edição: 2025

DOI: <https://doi.org/10.58164/hqex-g904>

Chondrichthyes do Neogénico de Portugal

AUSENDA CÁCERES BALBINO^{1,2,3}, PEDRO FIALHO³ & MIGUEL TELLES ANTUNES¹

RESUMO

Portugal possui um registo fóssil notável. Durante décadas, investigadores encontraram milhares de fósseis e identificaram centenas de espécies dos principais grupos taxonómicos. Este trabalho refere-se à literatura científica sobre fósseis de peixes cartilagíneos, colhidos em jazidas fossilíferas do Neogénico português. Foram encontrados dentes, denticulos e espinhos caudais em jazidas do Aquitaniano ao Placenciano (23 Ma a 2.6 Ma). Foram identificadas e estudadas cerca de 105 jazidas no continente e na Ilha de Santa Maria, a maioria das quais desapareceu ou está atualmente inacessível. Até ao momento, deram à estampa noventa e uma espécies de tubarões e raias, onze das quais descritas pela primeira vez em Portugal.

ABSTRACT

Portugal has a rich fossil record. For decades, researchers have found thousands of fossils and identified hundreds of species from major taxonomic groups.

This small note refers to the scientific literature on fossils of cartilaginous fish, collected from fossiliferous deposits of the Neogene Portuguese. Fossils of sharks and rays, teeth, dermal denticles, and caudal spines were discovered in deposits from Aquitanian to Placencian (Neogene). About 105 deposits were identified and studied on the mainland and on the Island of Santa Maria, most of which have disappeared or are currently inaccessible. 91 species of Chondrichthyes, 11 of which were described for the first time in Portugal.

INTRODUÇÃO

Os Chondrichthyes são peixes cartilagíneos que representam um grupo numeroso e diversificado, dividido em duas subclasses: Elasmobranchii (Selachii e Batoidea) e Holocephali (Naylor *et al.*, 2012; Amaral *et al.*, 2018). De acordo com o banco de dados “Shark References”, em março de 2021, havia 4.186 espécies válidas de Chondrichthyes conhecidas pela ciência, 69,8% extintas e 30,2% existentes (Pollerspöck & Straube, 2021). A maioria das formas de peixes cartilagíneos está extinta, apenas 14 ordens ainda estão representadas na biodiversidade

¹ Academia das Ciências de Lisboa

² Departamento de Geociências, Escola de Ciências e Tecnologia, Universidade de Évora

³ GEOBIOTEC, Departamento de Ciências da Terra, NOVA School of Science and Technology

mundial: Carcharhiniformes, Chimaeriformes, Echinorhiniformes, Hexanchiformes, Heterodontiformes, Lamniformes, Myliobatiformes, Orectolobiformes, Pristiophoriformes, Rajiformes, Rhinopristiformes, Squatiniformes, Squaliformes, Torpediniformes (Figura1).

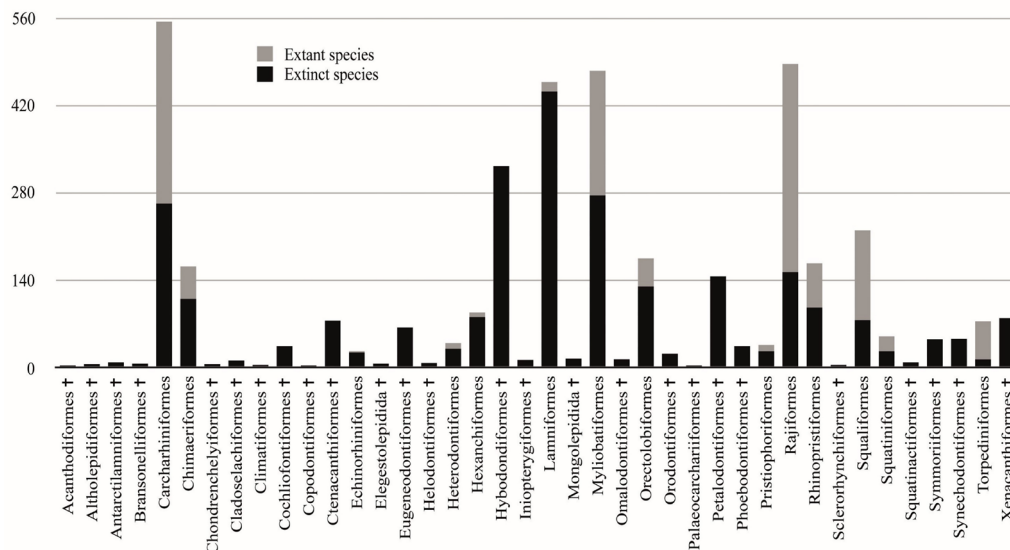


Figura 1. Número de espécies extintas e existentes por ordem de Chondrichthyes, de acordo com o banco de dados "Shark References" (Pollerspöck & Straube, 2021). O símbolo † representa ordens extintas.

Nas jazidas fossilíferas do Neogénico português, desde o Aquitaniano ao Placenciano (23 Ma a 2.6 Ma) foram encontrados dentes, denticulos, e espinhos de peixes cartilagíneos.

As primeiras referências às formas fósseis de Seláceos nos sedimentos portugueses datam de 1885 com o trabalho de Paul Choffat (em Sauvage, 1897–98), e com a menção de peixes fósseis portugueses nas coleções do Museu Britânico por A. S. Woodward (1889).

Poucos estudos se seguiram, mas por volta de 1950 o número total de publicações por década aumentou, acompanhando a evolução da ciência, dos equipamentos e dos métodos. Os trabalhos de Zbyszewski e Moitinho de Almeida (1950), Serralheiro (1954) e Jonet (1964) representaram o ponto de partida para estudos mais amplos. Uma compreensão mais completa da repartição de fósseis de Seláceos no registo geológico português deve-se a M.T. Antunes que introduziu métodos de lavagem e crivagem de sedimento, que permitiram a colheita de pequenos dentes, denticulos e espinhos (Antunes & Jonet, 1970). Os métodos

outrora aplicados são seguidos até hoje. Foram feitas novas colheitas e realizados mais projetos de investigação. Os trabalhos de Antunes et al., 1999a, 1999b; Antunes e Balbino, 2003, 2004, 2006, 2007; Balbino e Antunes, 2006; Balbino e Cappetta, 2000; Fialho, Balbino & Antunes 2019, 2020, entre outros, permitiram o estudo da diversidade das faunas de tubarões e raias no Neogénico de Portugal.

METODOLOGIA

A maior parte da investigação paleoictiológica realizada em Portugal foi conduzida por equipas nacionais, com colaboração internacional, publicada principalmente em inglês, francês, espanhol e português. Os critérios de pesquisa para a realização deste estudo tiveram em conta:

- tipo de publicação: periódico com revisão por pares;
- tipo de dados: informações confiáveis sobre ocorrências e classificação;
- tipo de acesso: publicação acessível.

Através da análise dos dados disponíveis, foi possível registar a diversidade da fauna fóssil de Chondrichthyes em jazidas fossilíferas nas Bacias Sedimentares do Cenozóico português (Figura 2).

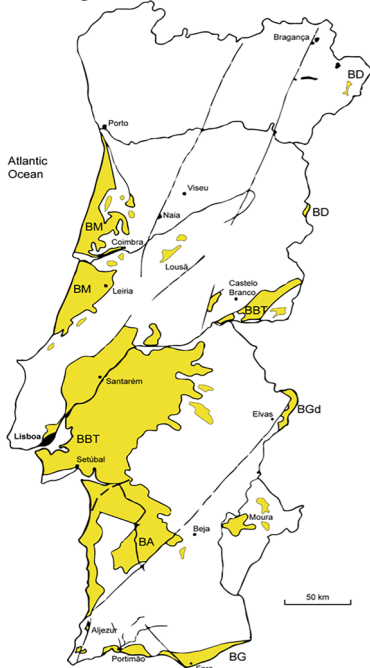


Figura 2. Bacias Sedimentares do Cenozóico de Portugal. (adaptado de Legoinha, 2001).

DIVERSIDADE E ABUNDÂNCIA DE TÁXONS

No total dos documentos analisados foi possível listar a ocorrência de 15.890 fósseis, 91 espécies válidas, 61 géneros e 31 famílias de 12 ordens de Seláceos (Figura 3).

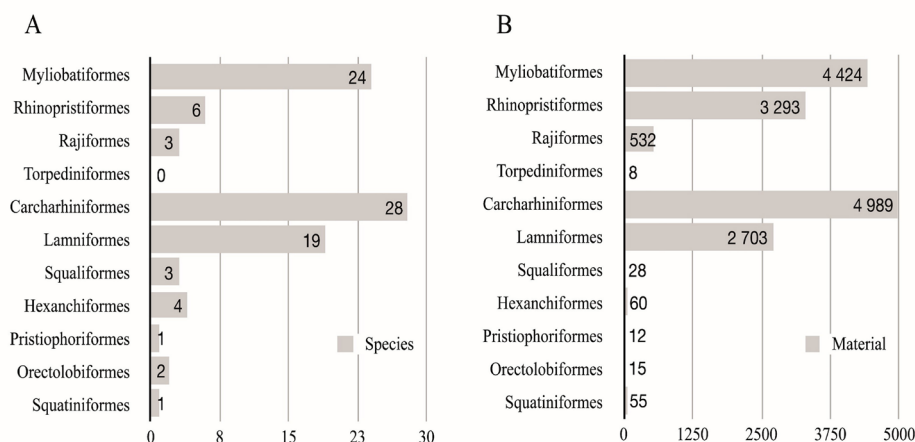


Figura 3. A) n.º de espécies; B) n.º de dentes.

Os Carcharhiniformes, Lamniformes, Squaliformes, Hexanchiformes, Hybodontiformes, Pristiophoriformes, Orectolobiformes, Squatiniformes são as ordens mais diversificadas do Neogénico de Portugal, com 58 espécies registadas. A classe Batoidea é a mais abundante em número de dentes fósseis, estando representadas as ordens de Myliobatiformes, Rhinopristiformes, Rajiformes e Torpediniformes.

Da profícua investigação realizada, alguns autores contribuíram para o conhecimento global dos fósseis de Chondrichthyes com a descoberta de espécies novas. Das 19 espécies originalmente apresentadas, apenas 11 são atualmente válidas: *Pristis atlanticus* Zbyszewski (1947a); *Paragaleus pulchellus* (Jonet, 1966); *Raja olisiponensis* (Jonet, 1968); *Pristis lanceolatus* (Jonet, 1968); *Rhinobatos antunesi* (Jonet, 1968); *Megascyliorhinus miocaenicus* (Antunes & Jonet, 1970); *Squalus almeidae* (Antunes & Jonet, 1970); *Mobula cappelletti* (Jonet, 1976); *Galeorhinus gonalvesi* (Antunes et al., 1999a e 1999b); *Paragaleus antunesi* (Balbino & Cappelletti, 2000); *Aetobatus cappelletti* (Antunes & Balbino, 2006).

O estudo dos Chondrichthyes em Portugal tem-se centrado principalmente no Miocénico das Bacias do Baixo Tejo e Alvalade. Está associado às unidades litoestratigráficas propostas por Cotter (1956), que permanecem válidas e de uso geral. A análise da Figura 4, evidencia a diversidade dos batóides e a sua distribuição por todo o Miocénico.

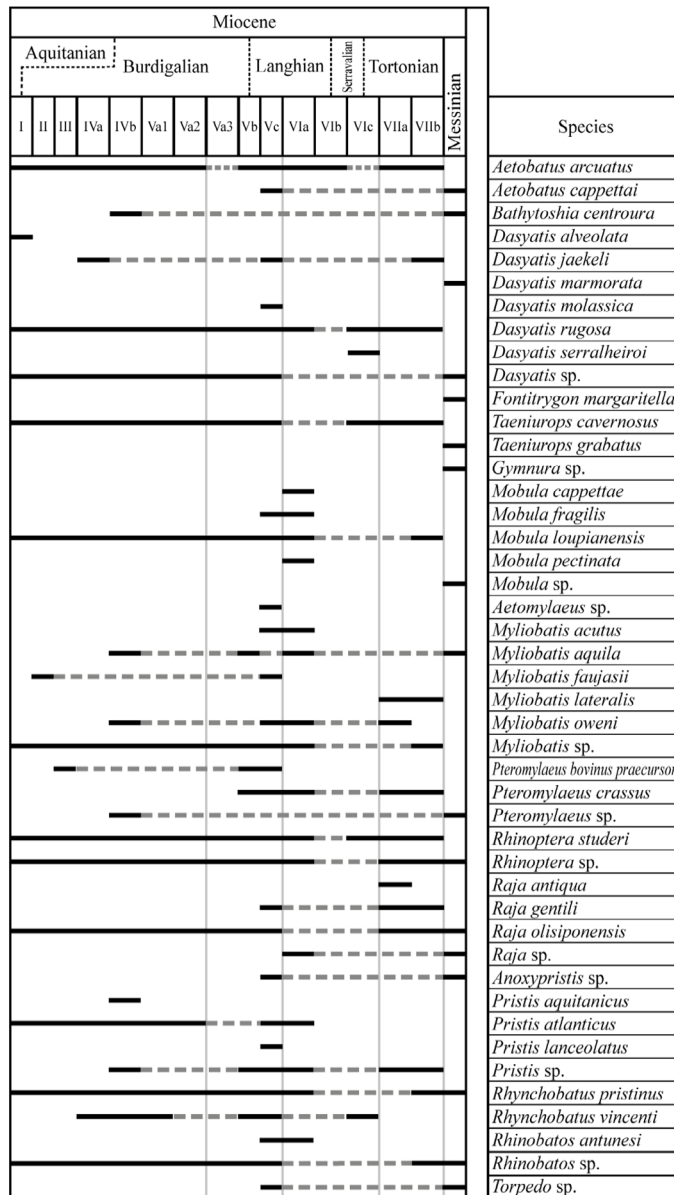


Figura 4. Diversidade dos batóides e a sua distribuição no Miocénico.

No entanto, apenas *Raja olisiponensis Rhynchobatus pristinus* parece manter a sua presença desde o Aquitaniano até ao Messiniano. Observamos, na Figura 5, que também muitas espécies fósseis de tubarões estão presentes em todo o Neogénico.

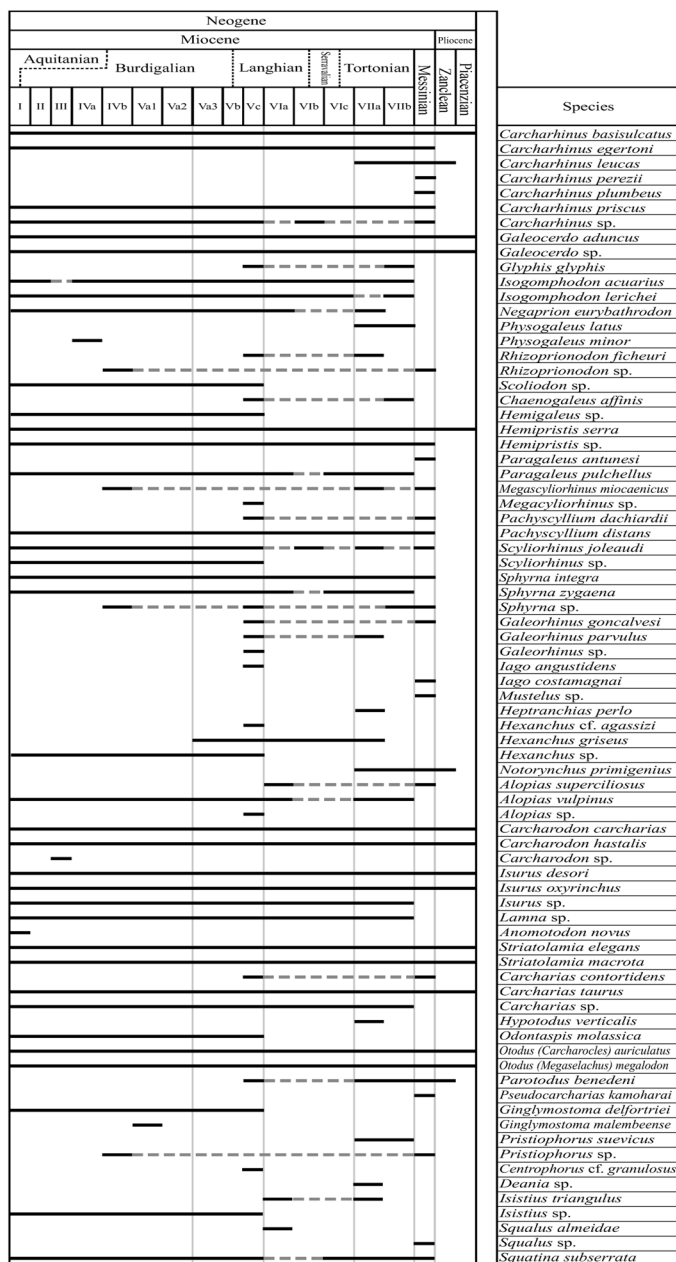


Figura 5. Diversidade de espécies de tubarões no Neogénico.

JAZIDAS FOSSILÍFERAS

Este estudo permitiu identificar a localização geográfica de, aproximadamente, 115 sítios geológicos com material fóssil de Seláceos, no continente e na Ilha de Santa Maria (Açores). Infelizmente, a maioria desses depósitos já não existe, está soterrada. A expansão de zonas residenciais, o Aeroporto de Lisboa, estradas e até a construção da Expo'98, são algumas das razões que levaram ao desaparecimento destes depósitos atualmente retratados apenas na bibliografia. Na Figura 6, é possível observar a distribuição geográfica desses afloramentos neogénicos numa malha de 10x10km². Estão em destaque a diversidade de espécies fósseis de seláceos, a localização das espécies novas, referidas anteriormente, e a abundância de material colhido. Devido aos estudos aprofundados centrados no Mioceno marinho de Lisboa, na Península de Setúbal, e na Bacia de Alvalade, estas foram as regiões com o maior número de jazidas identificadas e exploradas e que deram grande quantidade de fósseis.

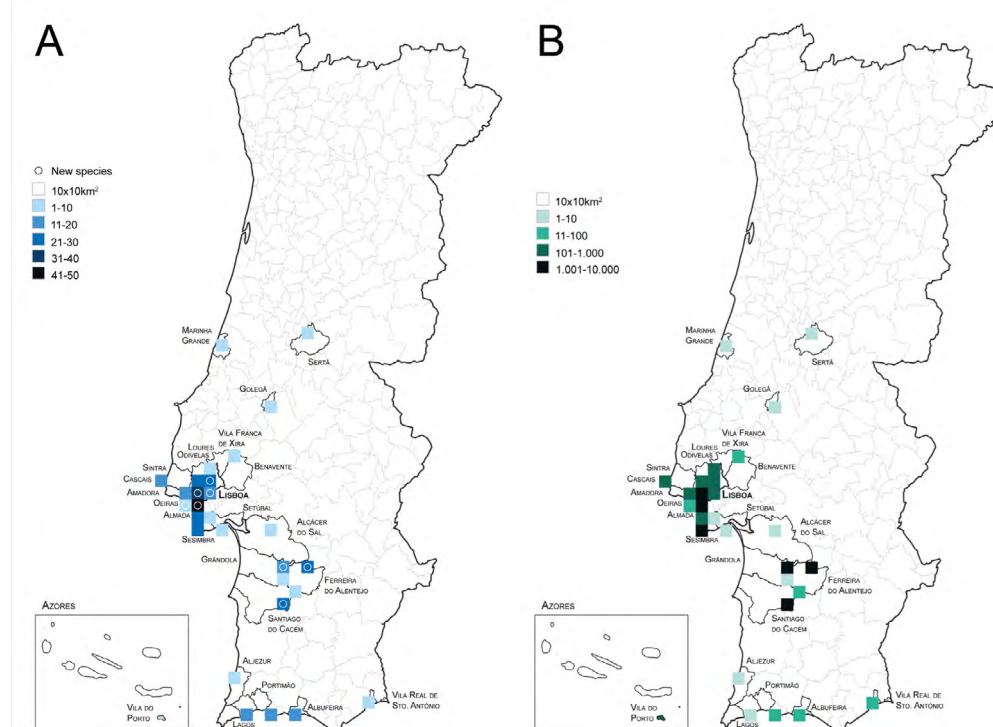


Figura 6. Distribuição geográfica da ocorrência de fósseis de Chondrichthyes, em afloramentos neogénicos. As malhas UTM 10x10 km² foram adaptadas de Loureiro e Sillero (2008). (A) representa o número de espécies encontradas em cada sítio, com destaque das novas espécies. (B) representa o número de fósseis encontrados em cada zona.

Apesar do desaparecimento da maioria desses depósitos do Neogénico ainda é possível revisitar alguns deles por meio do registo fotográfico dos investigadores da época. É o caso dos sítios: Quinta dos Durões [Figura 7 (a-b)], Olival da Susana [Figura 7(c-d)] e Quinta da Noiva (Figura 7e). Estas fotografias foram tiradas pelo Professor Miguel Telles Antunes, entre 1956 e 1961, e fazem parte do seu arquivo pessoal. Aqui é possível observar as condições do terreno no momento da remoção dos sedimentos.



Figura 7. a-b) Quinta dos Durões, Mutela (Almada, 1957), Tortoniano (VII a); c-d) Areeiro do Olival da Susana, Charneca do Lumiar (Lisboa, 1959); e) Quinta da Noiva, Avenida Gago Coutinho (Lisboa, 1960), Burdigaliano (IVb). Fotografias de Miguel Telles Antunes.

CONCLUSÕES

A profícua investigação, não contínua, de 135 anos, sobre os sedimentos marinhos fósseis portugueses apresentada no presente trabalho, evidencia a elevada diversidade de tubarões e raias (extinta e existente) presente no registo geológico do país. O Neogénico tem sido o principal foco de estudo dos investigadores, especialmente em terrenos do Miocénico. Contudo, já foram publicados outros trabalhos do Jurássico português, que permitiram conhecer alguma fauna de seláceos da época dos dinossauros. Através dos estudos realizados até o momento, foi possível detalhar a distribuição cronoestratigráfica das espécies identificadas e a distribuição geográfica dos sítios geológicos estudados, constatando-se a diversidade fóssil de Chondrichthyes no Neogénico de Portugal. Foram encontrados e estudados pelo menos 115 sítios geológicos. Foram registadas 91 espécies válidas, 11 das quais foram descobertas pela primeira vez em Portugal. 61 géneros e 31 famílias atribuídas a Hybodontiformes, Carcharhiniformes, Hexanchiformes, Lamniformes, Orectolobiformes, Squaliformes, Squatiniformes, Pristiophoriformes, Myliobatiformes, Rajiformes, Rhinopristiformes e Torpediniformes. À luz do conhecimento atual, Selachii é o táxon mais diverso. Ao mesmo tempo que Batoidea se destaca como o mais abundante no registo geológico.

De referir que a lista bibliográfica extensa, que se apresenta a seguir, inclui itens não mencionados no texto. Porém, considerando que são referências válidas, com cariz histórico, sobre fósseis de peixes do Neogénico português e que na Comunicação apresentada à Classe de Ciências, em 1 de junho de 2023, foram exibidas fotografias de material de Chondrichthyes de algumas destas referências, entendeu-se que deveriam aqui ser citadas.

COMUNICAÇÃO APRESENTADA À CLASSE DE CIÊNCIAS
NA SESSÃO DE 1 DE JUNHO DE 2023

COMUNICAÇÃO RECEBIDA A 17 DE MAIO DE 2024

BIBLIOGRAFIA

- Amaral, C.R., Pereira, F., Silva, D.A., Amorim, A. & de Carvalho, E.F. (2018). The mitogenomic phylogeny of the Elasmobranchii (Chondrichthyes), *Mitochondrial DNA Part A*, vol. 29, no. 6, pp. 867-878. <https://doi.org/10.1080/24701394.2017.1376052>
- Antunes, M.T. (1967). Um Mesosuquiano do Liásico de Tomar (Portugal): considerações sobre a origem dos crocodilos, *Memórias dos Serviços Geológicos de Portugal*, vol. 13, pp. 1-66.
- Antunes, M.T. (1970). Presence de *Alopias superciliosus* (Lowe) dans les mers du Portugal remarques sur les *Alopias* (Selachii) recents et fossiles, *Arquivos do Museu Bocage*, vol. 2, no. 19, pp. 363-378.
- Antunes, M.T. (1972). Les Squales (Crétacé et Tertiaire): intérêt pour la stratigraphie et sa problématique, *Mémoire du Bureau de Recherche et de Géologie Minière*, vol. 77, pp. 345-355.
- Antunes, M.T. & Balbino, A.C. (2003). Uppermost Miocene Lamniform Selachians (Pisces) from the Alvalade basin (Portugal), *Ciências da Terra*, vol. 15, pp. 141-154.
- Antunes, M.T. & Balbino, A.C. (2004). Os Carcharhiniformes (Chondrichthyes, Neoselachii) da Bacia de Alvalade (Portugal), *Revista Española de Paleontología*, vol. 19, no. 1, pp. 73-92. DOI: [10.7203/sjp.19.1.20523](https://doi.org/10.7203/sjp.19.1.20523)
- Antunes, M.T. & Balbino, A.C. (2006). Latest Miocene Myliobatids (Batoidei, Selachii) from the Alvalade Basin, Portugal, *Cainozoic Research*, vol. 4, no. 1-2, pp. 41-49.
- Antunes, M.T. & Balbino, A.C. (2007). Rajiformes (Neoselachii, Batomorphii) from the Alvalade Basin, Portugal, *Annales de Paléontologie*, vol. 93, no. 1, pp. 107-119. <https://doi.org/10.1016/j.annpal.2007.03.002>
- Antunes, M.T. & Balbino, A.C. (2010a). The great white shark *Carcharodon carcharias* (Linné, 1758) in the Pliocene of Portugal and its Early distribution in western Atlantic, *Revista Española de Paleontología*, vol. 25, no. 1, pp. 1-6. DOI: [10.7203/sjp.25.1.18902](https://doi.org/10.7203/sjp.25.1.18902)
- Antunes, M.T. & Balbino, A. C. (2010b). Fósseis de Portugal, in I.S. Carvalho (ed), *Paleontologia: conceitos e métodos*. Editora Interciência, Rio de Janeiro, pp. 633-657.
- Antunes, M.T., Balbino, A.C. & Cappetta, H. (1999a). Sélaciens du Miocene terminal du Bassin d'Alvalade (Portugal). Essai de synthèse, *Ciências da Terra*, vol. 13, pp. 115-129.
- Antunes, M.T., Balbino, A.C., & Cappetta, H. (1999b). A new shark, *Galeorhinus gonalvesi* nov. sp. (Triakidae, Carcharhiniformes) from the latest Miocene of Portugal, *Tertiary Research*, vol. 19, no. 3-4, pp. 101-106.
- Antunes, M.T. & Jonet, S. (1970). Requins de l'Helvétien supérieur et du Tortonien de Lisbonne, *Revista da Faculdade de Ciências de Lisboa*, vol. 16, no. 1, pp. 119-280.
- Antunes, M.T., Jonet, S. & Nascimento, A. (1981). Vertébrés (crocodiliens, poissons) du Miocène marin de l'Algarve occidentale, *Ciências da Terra*, vol. 6, pp. 938.
- Antunes, M.T., Legoinha, P. & Balbino, A.C. (2015). Megalodon, mako shark and planktonic foraminifera from the continental shelf off Portugal and their age, *Geologica Acta*, vol. 13, no. 3, pp. 181-190. DOI: [10.1344/GeologicaActa2015.13.3.1](https://doi.org/10.1344/GeologicaActa2015.13.3.1)

- Antunes, M.T., Pais, J., Balbino, A., Mein, P. & Aguilar, J.-P. (1999). The Cristo Rei section (Lower Miocene) Distal fluvial environments in a marine series, plants vertebrates and other evidence, age, *Ciências da Terra*, vol. 13, pp. 141-155.
- Ávila, S.P., Ramalho, R. & Vullo, R. (2012). Systematics, palaeoecology and palaeobiogeography of the Neogene fossil sharks from the Azores (Northeast Atlantic), *Annales de Paleontologie*, vol. 98, no. 3, pp. 167-189.
- Azevedo, M.R. (2017). Seláceos do Neogénico da Ilha de Santa Maria (Açores), Msc. Thesis, Universidade de Évora e Universidade Nova de Lisboa.
- Balbino, A.C. (1995). Seláceos (pisces) do Miocénico terminal da Bacia de Alvalade (Portugal). Sistemática, ecologia, paleoambientes, comparação com faunas actuais, PhD. Thesis, Universidade de Évora.
- Balbino, A.C. (1996). Sharks from the Middle and early Upper Miocene from Lisbon, Portugal. *A check-list, Comunicações do Instituto Geológico e Mineiro*, vol. 82, pp. 141-144.
- Balbino, A.C. (2003). Upper Jurassic Hybodontidae (Selachii) from Lourinhã, Portugal, *Ciências da Terra*, vol. 15, pp. 45-52.
- Balbino, A.C. & Antunes, M.T. (2006). Latest Miocene Dasyatidae (Neoselachii, Batomorphii) from the Alvalade Basin, Portugal, *Geobios*, vol. 39, no. 6, pp. 747-755.
<https://doi.org/10.1016/j.geobios.2005.07.002>
- Balbino, A.C. & Cappetta, H. (2000). *Paragaleus antunesi* (Hemigaleidae, Carcharhiniformes) a new shark species from the latest Miocene of Portugal, *Tertiary Research*, vol. 20, no. 1-4, pp. 1-6.
- Bonança, J. (1891). *História da Luzitania e da Iberia desde os tempos primitivos ao estabelecimento definitivo do domínio romano: Parte fundada em documentos até ao presente indecifráveis*, Empresa da Historia da Luzitania e da Iberia, Lisbon, Portugal.
- Cardoso, J.L. & Antunes, M.T. (1995). Dentes de tubarões miocénicos em contextos pré-históricos portugueses, *Estudos Arqueológicos de Oeiras*, vol. 5, pp. 199-211.
- Choffat, P. (1885). *Recueil de monographies stratigraphiques sur le système crétacique du Portugal – première étude – Contrée de Cintra, de Bellas et de Lisbonne*, Section des Travaux Géologiques du Portugal, Lisbon, Portugal.
- Cohen, K.M., Finney, S.C., Gibbard, P.L. & Fan, J.-X. (2013). The ICS International Chronostratigraphic Chart, *Episodes* 36, pp. 199-204.
- Cotter, J.C.B. (1888–92). Notícia de alguns fósseis terciários da ilha de Santa Maria (Arquipélago dos Açores), *Comunicações da Comissão dos Trabalhos Geológicos de Portugal*, vol. 2, pp. 255-287.
- Cotter, J.C.B. (1956). O Miocénico marinho de Lisboa, *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, vol. 36, supl., pp. 1-170.
- Dollfus, G.F., Cotter, J.C.B. & Gomes, J.P. (1903–1904). *Mollusques tertiaires du Portugal. Planches de Céphalopodes, Gastéropodes et Pélécypodes laissées par F. A. Pereira da Costa*, Imprimerie de L'Académie Royale des Sciences, Lisbon.
- Esteves, C.J.P. & da Silva, C.M. (2014). Dentes de seláceos do Miocénico da praia de Carcavelos (Cascais, Portugal): implicações paleoambientais, *Proceedings of IV Congresso Jovens Investigadores em Geociências*, pp. 1-4.

- Fialho, P.R. (2015). Seláceos do Miocénico médio da bacia do baixo Tejo (Brielas, Portugal), Msc. Thesis, Universidade de Évora e Universidade Nova de Lisboa.
- Fialho, P.R., Balbino, A. & Antunes, M.T. (2016). Seláceos do Miocénico médio da Bacia do Baixo Tejo (Brielas, Portugal), *Proceedings of SIMPÓSIO NOVAPALEO*, pp. 47-50.
- Fialho, P., Balbino, A. & Antunes, M.T. (2017). Seláceos do Langhiano de Brielas, Bacia do Baixo Tejo, Portugal, *Proceedings of XXII Bienal de la Real Sociedad Española de Historia Natural: Los mapas de la Natureza*, pp. 228-229.
- Fialho, P., Balbino, A. & Antunes, M.T. (2018a). Chondrichthyes fósseis de Brielas, Bacia do Baixo Tejo, Portugal, *Proceedings of X Congresso Nacional de Geologia*, pp. 201-202.
- Fialho, P., Balbino, A. & Antunes, M.T. (2018b). A Check-list of fossil Chondrichthyes from Brielas (Langhian, Portugal), *Proceedings of Yacimientos Paleontológicos excepcionales en la Península Ibérica, XXXIV Jornadas de Paleontología y IV congreso Ibérico de Paleontología*, pp. 228-229.
- Fialho, P., Balbino, A. & Antunes, M.T. (2019a). Langhian rays (Chondrichthyes, Batomorphii) from Brielas, Lower Tagus Basin, Portugal, *Geologica Acta*, vol. 17, no. 7, pp. 1-16.
DOI: [10.1344/GeologicaActa2019.17.7](https://doi.org/10.1344/GeologicaActa2019.17.7)
- Fialho, P., Balbino, A. & Antunes, M.T. (2019b). Checklist of Chondrichthyes species found in Portugal, *Proceedings of Paleo Fall Meeting*, p.18.
- Fialho, P.R., Balbino, A.C., Legoinha, P. & Antunes, M.T. (2020). Shark fossil diversity (Squalomorphii, Squatinomorphii, and Galeomorphii) from the Langhian of Brielas (Lower Tagus Basin, Portugal), *Geological Journal*, pp. 1-17. DOI: [10.1002/gj.3965](https://doi.org/10.1002/gj.3965)
- Jonet, S. (1964). Notes d'Ichthyologie Miocene, *Boletim do Museu e Laboratório Mineralógico e Geológico da Faculdade de Ciências*, vol. 10, no.1, pp. 29-44.
- Jonet, S. (1966). Notes d'ichthyologie miocène. II. Les Carcharhinidae, *Boletim do Museu e Laboratório Mineralógico e Geológico da Faculdade de Ciências*, vol. 10, no. 2, pp. 65-88.
- Jonet, S. (1968). Notes d'Ichthyologie miocène portugaise. V – Quelques Batoïdes, *Revista da Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa*, vol. 15, no. 2, pp. 233-258.
- Jonet, S. (1976). Notes d'ichthyologie Miocène. VII – La famille des Mobulidae au Portugal, *Boletim da Sociedade Geológica de Portugal*, vol. 20, no. 1-2, pp. 53-64.
- Jonet, S. (1978). Le Tortonien supérieur (TVII-b) des environs de Fonte de Telha (Peninsule de Setubal) et ses faunes, *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, vol. 63, pp. 13-51.
- Jonet, S. (1981). Contribution à l'étude des vertébrés du Crétacé portugais et spécialement du Cénomanién de l'Estramadure, *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, vol. 67, no. 2, pp. 191-300.
- Jonet, S., Kotchetoff, Y. & Kotchetoff, B. (1975). L'helvétien du Penedo et sa Faune Ichthyologique, *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, vol. 59, pp.193-228.
- Loureiro, A. & Sillero, N. (2008). Metodologia. in A. Loureiro, N. Ferrand de Almeida, M.A. Carretero, & O.S. Paulo (eds), *Atlas dos Anfíbios e Répteis de Portugal*. Instituto da Conservação da Natureza e da Biodiversidade, Lisbon, pp. 71-80.

- Naylor, G.J., Caira, J.N., Jensen, K., Rosana, K.A., Straube, N. & Lakner, C. (2012). Elasmobranch phylogeny: a mitochondrial estimate based on 595 species in J.C. Carrier, J.A. Musick & M.R. Heithaus (eds), *The Biology of Sharks and Their Relatives*. CRC Press, Taylor and Francis Group, England, pp. 31-56.
- Pollerspöck, J. & Straube, N. (2021). Shark References', viewed March 2021.
<http://www.shark-references.com>.
- Sauvage, H.E. (1897–1898). Vertèbres fossiles du Portugal, Contributions à l'étude des Poissons et des Reptiles du Jurassique et du Cretacique, *Imprimerie de l'Académie Royale des Sciences*, Lisbon, pp. 1-47.
- Serralheiro, A.M.R. (1954). Contribuição para o conhecimento da fauna ictiológica do Miocénico marinho de Portugal Continental, *Revista da Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa*, C, vol. 4, no. 1, pp. 39-119.
- Soares, M.C. & de Carvalho, M.R. (2013). Mandibular and hyoid muscles of galeomorph sharks (Chondrichthyes: Elasmobranchii), with remarks on their phylogenetic intrarelationships, *Journal of Morphology*, vol. 274, no. 10, pp. 1111-1123. DOI: [10.1002/jmor.20166](https://doi.org/10.1002/jmor.20166)
- Woodward, A.S. (1889). *Catalogue of the Fossil Fishes in British Museum. Part I, containing the Elasmobranchii*. British Museum of Natural History, London.
- Zbyszewski, G. (1947a). Découverte d'un rostre de grand *Pristis* dans l'Helvétien de Lisbonne, *Boletim da Sociedade Geológica de Portugal*, vol. 6, no. 3, pp. 237-242.
- Zbyszewski, G. (1947b). Note sur l'apparition de *Aetobatis arcuatus* dans l'Helvétien Via de Quinta das Varandas (Beato), *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, vol. 28, pp. 141-143.
- Zbyszewski, G. (1947c). Étude géologique de la région d'Almeirim, *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, vol. 28, pp. 217-263.
- Zbyszewski, G. (1949). Les vertébrés du Burdigalien supérieur de Lisbonne, *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, pp. 1-77.
- Zbyszewski, G. (1967). Contributions à l'étude du Miocène de la serra da Arrábida, *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, vol. 51, no. 1, pp. 37-148.
- Zbyszewski, G. & Ferreira, O.V. (1962). La faune Miocène de l'île de Santa Maria (Açores), *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, vol. 46, pp. 247-289.
- Zbyszewski, G. & Moitinho de Almeida, F. (1950). Os Peixes Miocénicos Portugueses, *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, vol. 31, pp. 309-412