

Évolution, diversité et disparité de la lignée des requins tigres *Galeocerdo* dans le temps profond

[Julia Türtscher](#) [Faviel A. López-Romero](#), [Patrick L. Jambura](#), [René Kindlimann](#), [David J. Ward](#) et
[Jürgen Kriwet](#), 24 mars 2021

Abstrait

Les requins ont un enregistrement fossile long et riche qui consiste principalement en des dents isolées en raison du squelette cartilagineux mal minéralisé. Les requins tigres (*Galeocerdo*), qui représentent des prédateurs au sommet dans les océans modernes, ont des archives fossiles connues remontant au début de l'Éocène (environ 56 Ma) et comprennent 22 espèces éteintes et une espèce existante à ce jour. Cependant, de nombreuses espèces fossiles restent douteuses, ce qui entraîne une histoire évolutive encore non résolue du genre requin tigre. Ici, nous présentons une révision des archives fossiles de *Galeocerdo* en examinant la diversité morphologique et la disparité des dents dans le temps profond. Nous utilisons la morphométrie géométrique basée sur les points de repère pour quantifier les formes des dents et les caractères morphologiques qualitatifs pour la discrimination des espèces. En utilisant cette approche combinée sur les dents de requin tigre fossiles et existantes, nos résultats ne soutiennent que six espèces pour représenter des taxons valides. De plus, l'analyse des disparités a révélé que la diversité et la disparité ne sont pas implicitement corrélées et que *Galeocerdo* a conservé une disparité dentaire relativement élevée depuis le Miocène malgré sa diminution de quatre à une espèce. Avec cette étude, nous démontrons que l'approche combinée des techniques morphométriques géométriques quantitatives et des comparaisons morphologiques qualitatives sur des dents de requin isolées fournit un outil utile pour distinguer les espèces ayant des morphologies dentaires très similaires.

introduction

Les requins, les raies et les raies appartiennent aux poissons cartilagineux (Chondrichthyes), formant un groupe monophylétique, le Neoselachii sensu Compagno ([1977](#)) ou Elasmobranchii sensu Maisey ([2012](#)). Jusqu'à présent, plus de 500 espèces de requins ont été décrites, ce qui équivaut à plus de 40% de tous les chondrichthyens existantes connues (Ebert et al. [2013](#); Weigmann [2016](#)). Bien qu'ils soient peu nombreux par rapport aux poissons osseux, les requins représentent un groupe diversifié, occupant de nombreuses niches écologiques et niveaux trophiques différents - des espèces zooplanctivores à des niveaux trophiques bas (par exemple, le requin baleine *Rhincodon typus*), aux consommateurs secondaires (par exemple, le requin nourrice *Ginglymostoma cirratum*) et des consommateurs de troisième ordre (par exemple, le requin blanc *Carcharodon carcharias* et le requin tigre *Galeocerdo cuvier*), qui est similaire aux mammifères marins (Cortès [1999](#)). Ils se produisent dans les deux milieux marins et d'eau douce, allant de la surface à plus de profondeur de 4000 m et sont distribués dans le monde entier, dans les eaux arctiques (jusqu'à 0,6 ° C la température de l'eau) pour les eaux tropicales (Ebert et al. [2013](#)). Par conséquent, ce groupe, qui a survécu à plusieurs événements d'extinction de masse depuis sa première apparition dans les archives fossiles, peut être considéré comme très réussi malgré la diversité taxonomique plutôt faible.

Malgré leur succès évolutif et écologique évident, un nombre croissant d'espèces de requins sont menacées d'extinction en raison de la surpêche, de la dégradation de l'habitat

et du changement climatique. À l'heure actuelle, nous sommes confrontés à un événement d'extinction de masse soutenu par les anthropogènes, très similaire à passés extinctions de masse, avec des taux d'extinction mondiale étant élevée jusqu'à mille fois plus élevée que les anciens événements d'extinction comme le montrent les archives fossiles (Pimm et al. [1995](#); Ceballos et al. [2017](#)). Comparé à la plupart des autres vertébrés, le risque d'extinction des chondrichthyens est nettement plus élevé, les espèces de grande taille et des eaux peu profondes sont particulièrement exposées et, dans l'ensemble, seulement un tiers de toutes les espèces de chondrichthyens peuvent être considérées comme sûres (Dulvy et al. [2014](#); Stein et coll. [2018](#)).

Alors que plusieurs requins emblématiques tels que le requin blanc ont attiré une grande partie de l'intérêt scientifique ces dernières années, le requin tigre et son histoire évolutive sont restés largement ignorés. En raison de leur taille énorme de jusqu'à 5,5 m (Holmes et al. [2012](#)), leur large et mâchoires fortement minéralisées (Moss [1972](#)), et leurs dents spécialisées, les requins tigres sont capables de se nourrir sur une grande variété de produits alimentaires, y compris tortues de mer, oiseaux, mammifères marins et même ordures (Gudger [1949](#); Compagno [1984](#); Randall [1992](#); Kent [2018](#)).

Une connaissance bien fondée des archives fossiles de *Galeocerdo* et de ses espèces nominales est importante pour les analyses de diversité et de disparité à travers le temps géologique afin de mieux comprendre à quel point le requin tigre moderne est vulnérable aux menaces actuelles. Il est cependant entièrement représenté par des dents isolées, car le squelette est majoritairement constitué de cartilage, qui ne se fossilise que dans des conditions très spécifiques, rendant difficile l'identification des taxons fossiles. Les occurrences les plus anciennes de requins tigres ont été signalées dans l'Yprésien, début de l'Éocène (environ 56–47,8 Ma; Cappetta [1981](#), [1987](#)). Au cours des 200 dernières années, plus de 60 *Galeocerdo* fossiles les espèces ont été décrites sur la base de dents isolées et même d'écailles, dont beaucoup ont entre-temps été réaffectées à d'autres genres et espèces. Cela a abouti à 23 espèces valides, dont certaines sont considérées comme douteuses, selon les auteurs (voir Matériel supplémentaire). Sur la base de ces enregistrements, une augmentation de la diversité du Paléogène (Éocène-Oligocène avec 8 espèces) au Néogène-Quaternaire (Miocène-Holocène avec 15 espèces) semble avoir eu lieu, avant que toutes les espèces sauf 1 ne disparaissent de la fin du Miocène jusqu'au Pliocène ([Fig. 1](#)).

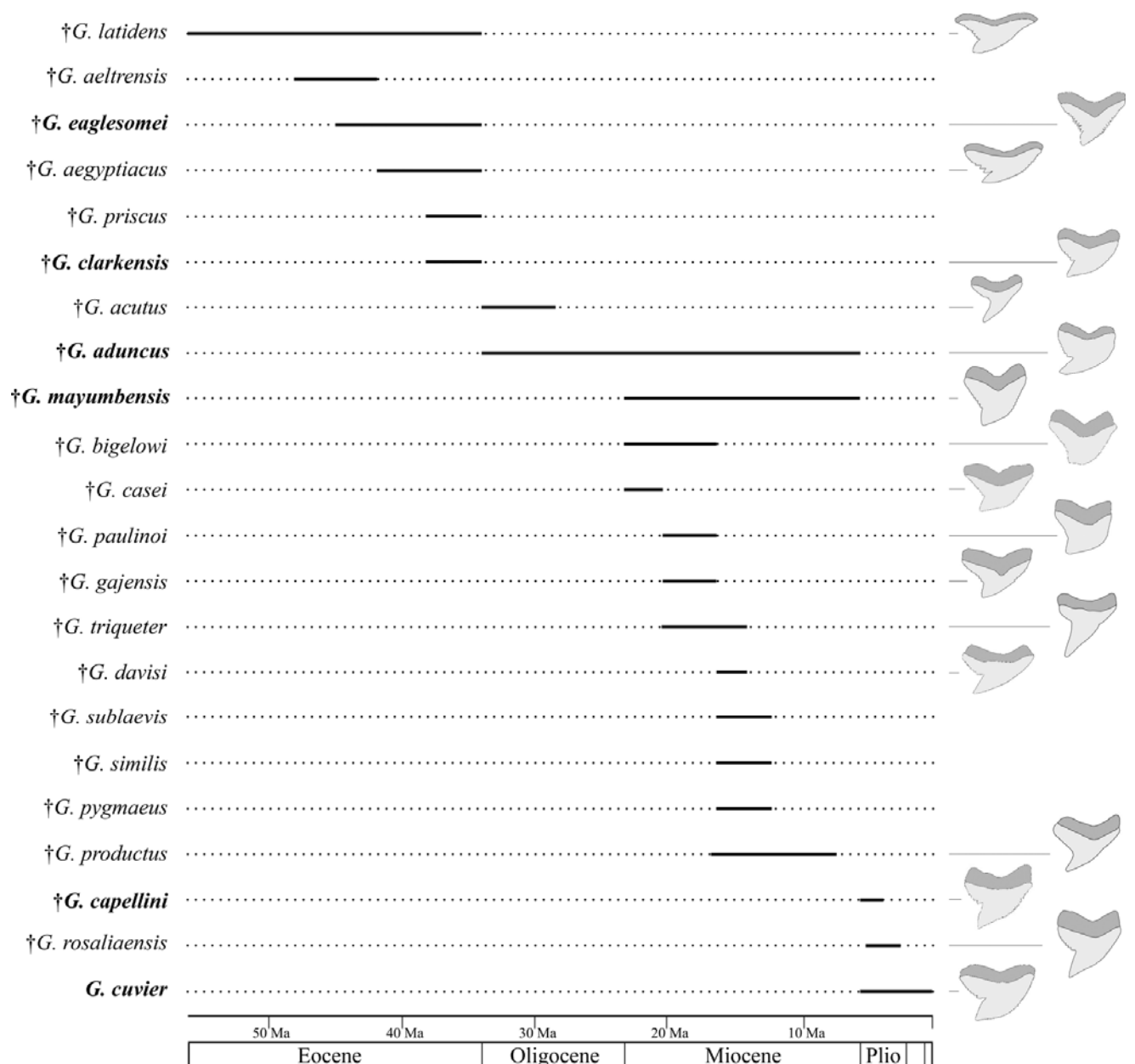


Figure 1. Première et dernière occurrence d'espèces nominales du genre *Galeocerdo* (voir Matériel supplémentaire). † *Galeocerdo subcrenatus* n'est pas répertorié, car aucune formation n'est indiquée dans la description originale (voir Emmons [1858](#)). Les espèces considérées comme valides dans cette étude sont écrites en gras.

La grande similitude morphologique des dents de requin tigre éteintes a conduit à une histoire évolutive mal comprise de ce genre unique, qui est d'une grande importance écologique. Le but de la présente étude est de réviser les archives fossiles du *G. cuvier* existant et des membres éteints de la lignée des requins tigres en appliquant des techniques morphométriques géométriques. En outre, les dents de *Galeocerdo* sont comparées à des genres présentant des dents d'apparence superficielle similaire, c'est-à-dire *Hemipristis* et † *Physogaleus*, pour valider l'applicabilité de cette méthode pour séparer les dents d'apparence similaire de genres différents.

Des variations et des similitudes morphologiques inter / intraspécifiques significatives entre les dents des espèces de requins tigres éteintes et existantes ont été examinées et ont été utilisées en combinaison avec des caractères qualitatifs (morphologiques) pour évaluer et établir la validité des espèces de requins tigres éteintes et pour réviser les archives fossiles des espèces existantes. espèce. De plus, de brèves descriptions morphologiques

des 23 espèces de requins tigres déjà reconnues éteintes et existantes sont fournies (voir Matériel supplémentaire).

Matériel et méthodes

Matériel

Des dents isolées d'espèces de requins éteintes et existantes ainsi que des mâchoires séchées du requin tigre existant *Galeocerdo cuvier* ont été utilisées dans cette étude. Un poignard précédant le nom identifie les espèces éteintes dans le texte ainsi que dans tous les tableaux et figures.

L'échantillon se compose au total de 569 dents de requin, photographiées en vue labiale. Dix-huit illustrations publiées de dents de requin tigre ont été utilisées si le matériel de l'espèce correspondante était insuffisant ou inexistant. La majorité des dents ($n = 450$) appartient aux requins tigres et est représentée par les 16 espèces nominales: † *G. acutus*, † *G. aduncus*, † *G. aegyptiacus*, † *G. bigelowi*, † *G. capellini*, † *G. casei*, † *G. clarkensis*, *G. cuvier*, † *G. davis*, † *G. eaglesomei*, † *G. gajensis*, † *G. latidens*, † *G. mayumbensis*, † *G. paulinoi*, † *G. rosaliaensis* et † *G. triqueter*. Cependant, des dents d'espèces morphologiquement similaires d'*Hemipristis* († *H. curvatus* et † *H. serra*) et † *Physogaleus* († *P. alabamensis* et † *P. contortus*) ont également été incluses. Cinq espèces étaient représentées avec leur holotype († *G. casei*, † *G. davis*, † *G. gajensis*, † *G. paulinoi*, † *P. alabamensis*) et trois avec l'ensemble de la série de types († *G. clarkensis*, † *G. eaglesomei*, † *G. rosaliaensis*). Des informations détaillées sur le matériau (par exemple, la provenance, l'âge géologique) sont présentées dans le tableau supplémentaire 1.

Morphométrie géométrique

La forme des dents des espèces fossiles et existantes de *Galeocerdo* ainsi que *Hemipristis* et † *Physogaleus* a été étudiée avec une morphométrie géométrique 2D basée sur des repères. Trois points de repère homologues ont été numérisés à l'aide du logiciel tpsDIG2 (v.2.31; Rohlf [2017](#)). De plus, 64 semi-repères ont été numérisés entre les repères homologues pour capturer la forme générale de la dent ([Fig. 2](#)).

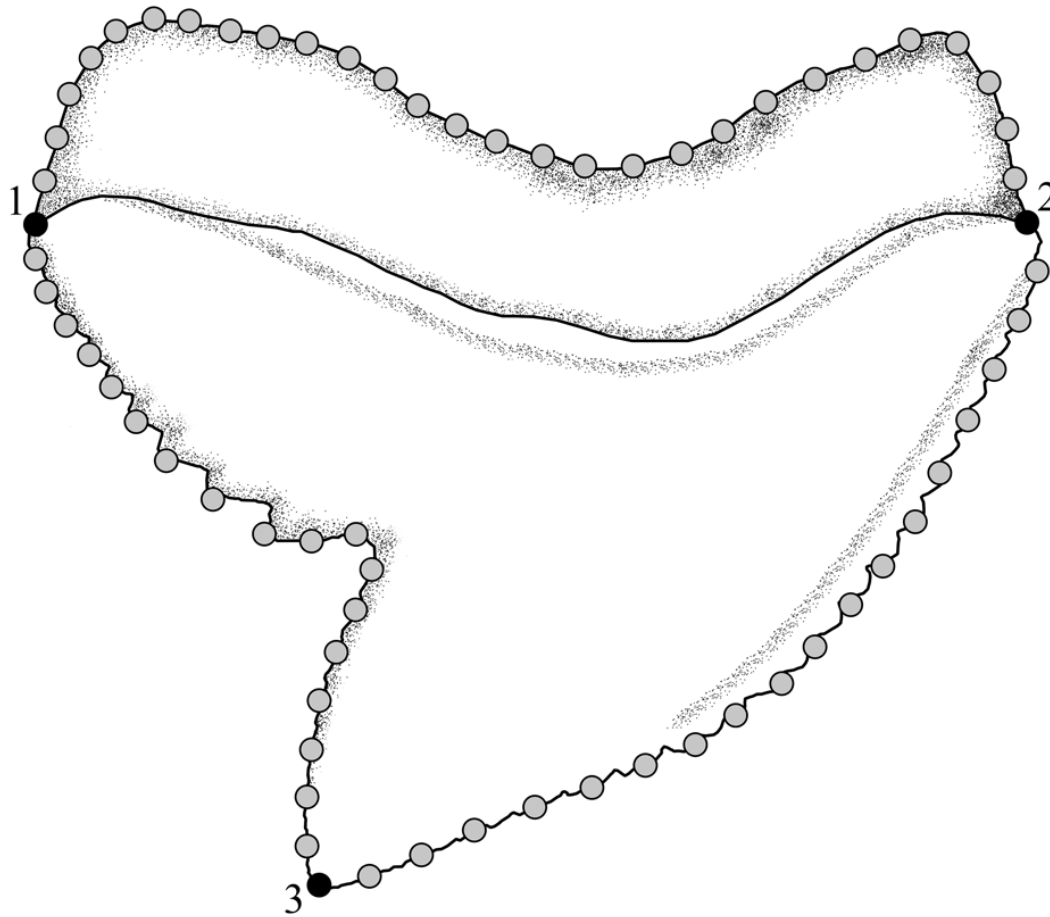


Figure 2. Localisation des repères et des semi-repères pour les analyses morphométriques géométriques. Les repères sont situés sur (1) la base du bord de coupe distal, (2) la base du bord de coupe mésial et (3) l'extrémité de la cuspide. Vingt-huit semilandmarks sont situés le long du contour de la racine entre la base du bord de coupe distal et mésial, 18 sont situés entre la base du bord de coupe mésial, et la pointe de la cuspide et 18 semilandmarks sont situés entre la pointe de la cuspide et la base du tranchant distal

Pour minimiser la variance causée par la taille, l'orientation, l'emplacement et la rotation, une analyse de Procrustes généralisée (GPA) a été effectuée sur les coordonnées des points de repère. Les semi-marques coulissantes ont pu glisser pour minimiser l'énergie de flexion (Gunz et Mitteroecker [2013](#)). Les coordonnées alignées ont ensuite été soumises à une analyse en composantes principales (ACP) pour évaluer la variation de forme des dents. Les différences de forme des dents entre les genres et au sein des espèces de *Galeocerdo* ont été estimées par une analyse permutationnelle de la variance (ANOVA), suivie de comparaisons par paires entre les groupes, avec les fonctions *procD.lm* et *par paires en* considérant les distances entre les moyennes dans les packages R *geomorph* (v. 3.1; Adams et al. [2016](#)) et *RRPP* (Collyer et Adams [2018](#)).

Disparité dans le temps

Pour évaluer comment la disparité morphologique dentaire à travers le temps géologique a changé parmi les espèces de *Galeocerdo*, nous avons attribué des taxons aux classes temporelles Éocène, Oligocène, Miocène, Pliocène et Holocène. Nous avons utilisé la variance Procrustes (Zelditch et al. [2012](#)), appliquée à la fonction *morphol.disparity* dans le package de R *geomorph* (version 3.1; Adams et al. [2016](#)), et effectué des comparaisons par paires post hoc compte tenu de l'écart entre les époques pour estimer différences entre eux.

Réévaluation qualitative des caractères morphologiques

Bien que la morphométrie géométrique soit une méthode utile pour quantifier la forme et la morphologie, certains caractères qualitatifs ne sont pas pris en compte avec cette technique. Chez les dents de requin, ces caractéristiques comprennent la présence de dentelures sur les arêtes de coupe ainsi que leur qualité (par exemple, grossière, composée, mineure), caractères souvent essentiels pour les identifications au niveau de l'espèce. Pour permettre une meilleure détermination possible des dents incluses dans la présente étude, toutes les espèces ont été examinées et décrites, en incorporant les caractères diagnostiques des premières descriptions et de la littérature supplémentaire (voir Matériel supplémentaire). La terminologie dentaire utilisée suit largement Cappetta ([2012](#)).

Résultats

PCA sur l'échantillon entier

Cette analyse contenait un total de 569 spécimens, représentant les trois genres *Galeocerdo* , *Hemipristis* et † *Physogaleus* (voir le tableau supplémentaire 1) et a abouti à 134 axes PC, les quatre premiers expliquant 83,9% de la variation morphologique totale. Tous les axes restants représentent chacun moins de 5% de la variance. PC 1 (52,82%) décrit un changement morphologique de dents larges et compressées labio-linguale avec une racine aplatie et une cuspside fortement distalement inclinée du côté négatif vers des dents hautes ayant une racine en forme de V et des arêtes de coupe distales et mésiales presque verticales et dépourvues de encoche distale distincte du côté positif. Les scores positifs de PC 2 (14,8%) sont liés à des dents très larges et volumineuses avec une racine asymétrique, un tranchant mésial fortement incurvé, une encoche distale profonde et un talon distal convexe. Les scores négatifs indiquent des dents plus minces avec une racine symétrique, un tranchant mésial moins incurvé, une encoche à angle plus obtus, [Fig. 3](#)).

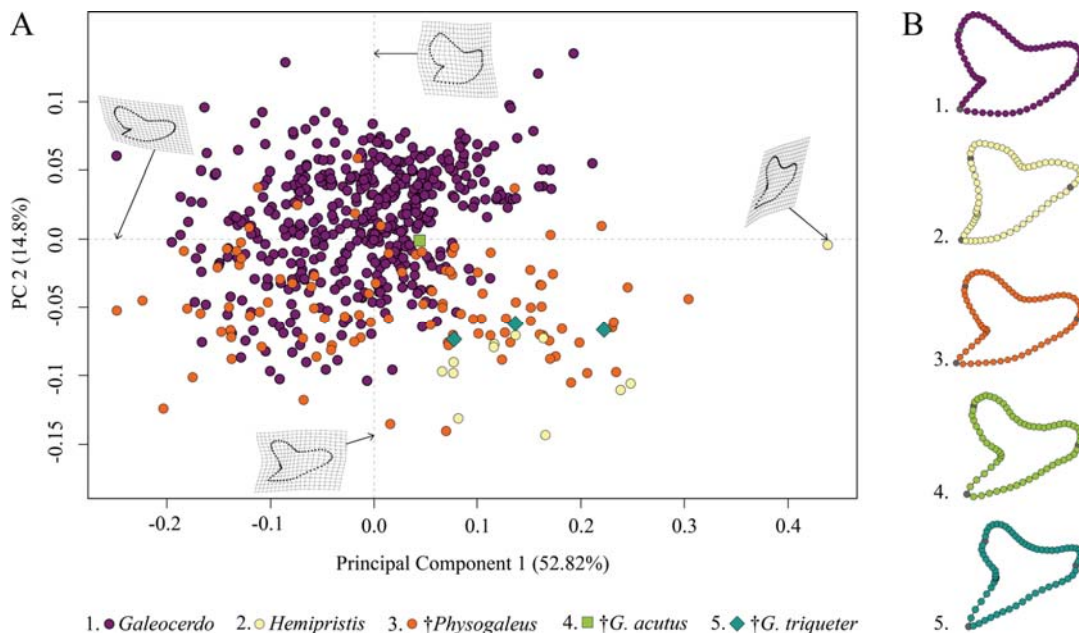


Figure 3. Morphospace de toutes les dents de requin examinées, divisées en trois genres *Galeocerdo* , *Hemipristis* et † *Physogaleus* , avec les deux espèces † *G. acutus* et † *G. triqueter* mises en évidence. A, Nuage de points des deux premiers axes des composantes principales (PC). B, Formes moyennes des dents de tous les groupes examinés.

La morphospace occupée par *Hemipristis* est complètement séparée de *Galeocerdo*, tandis que la morphospace de † *Physogaleus* chevauche à la fois *Galeocerdo* et *Hemipristis*.

Deux espèces douteuses, l'Oligocène † *G. acutus* et le Miocène † *G. triqueter* (représentées par une et trois dents, respectivement), ont été incluses pour déterminer leurs affiliations de genre. Selon nos résultats, † *G. acutus* parcourt la zone de chevauchement de † *Physogaleus* et *Galeocerdo*, tandis que † *G. triqueter* est localisé exclusivement dans la morphospace de † *Physogaleus* (Fig. 3). Les similitudes morphologiques des deux espèces avec † *Physogaleus contortus* comprennent des couronnes dentelées minces et lisses / mineures et des racines volumineuses, ce qui confirme leur attribution au genre † *Physogaleus* (Fig. 3B, Matériel supplémentaire).

L'ANOVA permutacionnelle mise en œuvre (PERMANOVA) révèle des différences de forme significatives entre *Galeocerdo*, *Hemipristis* et † *Physogaleus* (tableau 1). Une comparaison par paires corrobore en outre la séparation des trois genres (tableau 2).

Tableau 1. Résultats de l'analyse permutacionnelle de la variance pour tester les différences de forme des dents entre les groupes examinés. Un astérisque indique une valeur $p < 0,05$. SS, somme des carrés; MS, signifie carrés.

Group	Effect	df	SS	MS	R^2	F	p
Total sample	Genus	2	1.1479	0.57393	0.1237	39.948	0.001*
	Residuals	566	8.1317	0.01437	0.8763		
	Total	568	9.2796				
<i>Galeocerdo</i> only	Epoch	4	0.7280	0.181997	0.1365	17.31	0.001*
	Residuals	438	4.6052	0.010514	0.8635		
	Total	442	5.3332				
<i>Galeocerdo</i> only	Species	6	1.3366	0.222770	0.25062	24.302	0.001*
	Residuals	436	3.9966	0.009167	0.74938		
	Total	442	5.3332				

Tableau 2. Résultats de la comparaison par paires pour tester les différences de forme des dents entre les groupes examinés. La signification est représentée par la valeur p (un astérisque indique une valeur $p < 0,05$). d, distance; UCL, limite supérieure de confiance; Z, score Z.

		d	UCL (95%)	Z	p
Genera	<i>Galeocerdo</i> : <i>Hemipristis</i>	0.22105688	0.06072138	13.18929	0.001*
	<i>Galeocerdo</i> : † <i>Physogaleus</i>	0.08449665	0.02238477	13.76419	0.001*
	<i>Hemipristis</i> : † <i>Physogaleus</i>	0.18821240	0.06107171	11.02890	0.001*
Epochs	Eocene: Oligocene	0.10098920	0.10209586	1.854888	0.055
	Oligocene: Miocene	0.12911354	0.10152548	3.221054	0.007*
	Miocene: Pliocene	0.04564208	0.02440129	5.873084	0.001*
	Pliocene: Holocene	0.02514313	0.02663928	1.632904	0.068
Species	† <i>G. clarkensis</i> : † <i>G. eaglesomei</i>	0.07441448	0.04510858	4.942268	0.001*
	† <i>G. clarkensis</i> : † <i>G. latidens</i>	0.07202117	0.06429810	2.363137	0.023*
	† <i>G. eaglesomei</i> : † <i>G. latidens</i>	0.05405425	0.06630524	1.087175	0.124
	† <i>G. aduncus</i> : † <i>G. rosaliaensis</i>	0.07196333	0.03722257	6.309912	0.001*
	† <i>G. aduncus</i> : <i>G. cuvier</i>	0.04839204	0.02073741	7.789240	0.001*
	† <i>G. aduncus</i> : † <i>G. mayumbensis</i>	0.13711298	0.03392790	14.400205	0.001*
	<i>G. cuvier</i> : † <i>G. rosaliaensis</i>	0.03718237	0.03594076	2.130237	0.042*
	<i>G. cuvier</i> : † <i>G. mayumbensis</i>	0.13906022	0.03221319	15.260713	0.001*
	† <i>G. mayumbensis</i> : † <i>G. rosaliaensis</i>	0.15042923	0.04533909	11.932072	0.001*

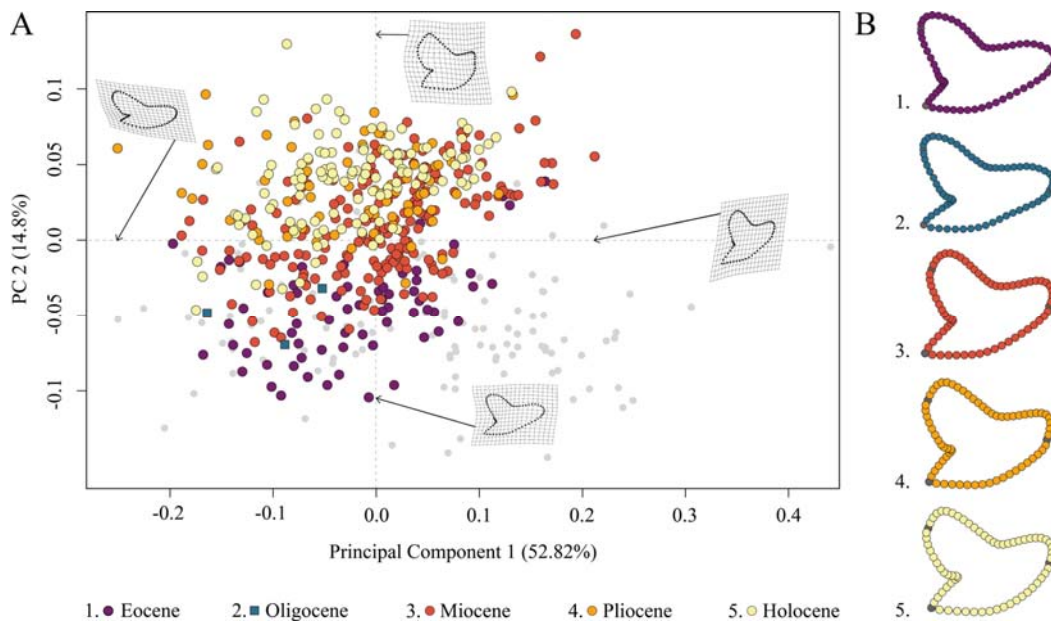
Variation de la forme des espèces de requins tigres

Cette analyse contenait un total de 450 spécimens de *Galeocerdo*, assignés aux espèces nominales † *G. aduncus*, † *G. bigelowi*, † *G. capellini*, † *G. casei*, † *G. clarkensis*, *G.*

cuvier , † *G. davis* , † *G. eaglesomei* , † *G. gajensis* , † *G. latidens* , † *G. mayumbensis* , † *G. paulinoi* et † *G. rosaliaensis* (voir le tableau supplémentaire 1).

La distribution des espèces de *Galeocerdo* dans la morphospace est liée au temps géologique et montre une séparation du Paléogène du Néogène et des espèces plus jeunes le long du PC 2; Les espèces de l'Éocène et de l'Oligocène s'accumulent principalement dans le domaine négatif, et les espèces du Miocène se chevauchent en partie avec les deux mais sont mieux représentées par des valeurs positives de PC 2. Les espèces du Pliocène et de l'Holocène, cependant, se chevauchent fortement et sont presque complètement séparées de l'Éocène et de l'Holocène. Espèces oligocènes ([Fig.4](#)).

Graphique 4.Occupation morphospatiale de toutes les dents de *Galeocerdo* examinées , divisée par époques. A, Nuage de points des deux premiers axes des composantes principales (PC). B, Formes moyennes des dents de tous les groupes examinés



PC 1 décrit la différence entre les dents latérales et antérieures, avec des scores négatifs indiquant des dents larges et comprimées avec une racine aplatie et une cuspidé primaire fortement inclinée distalement. À l'inverse, les scores positifs sont liés à des dents hautes et droites avec une racine en forme de V et large. PC 2 explique le changement

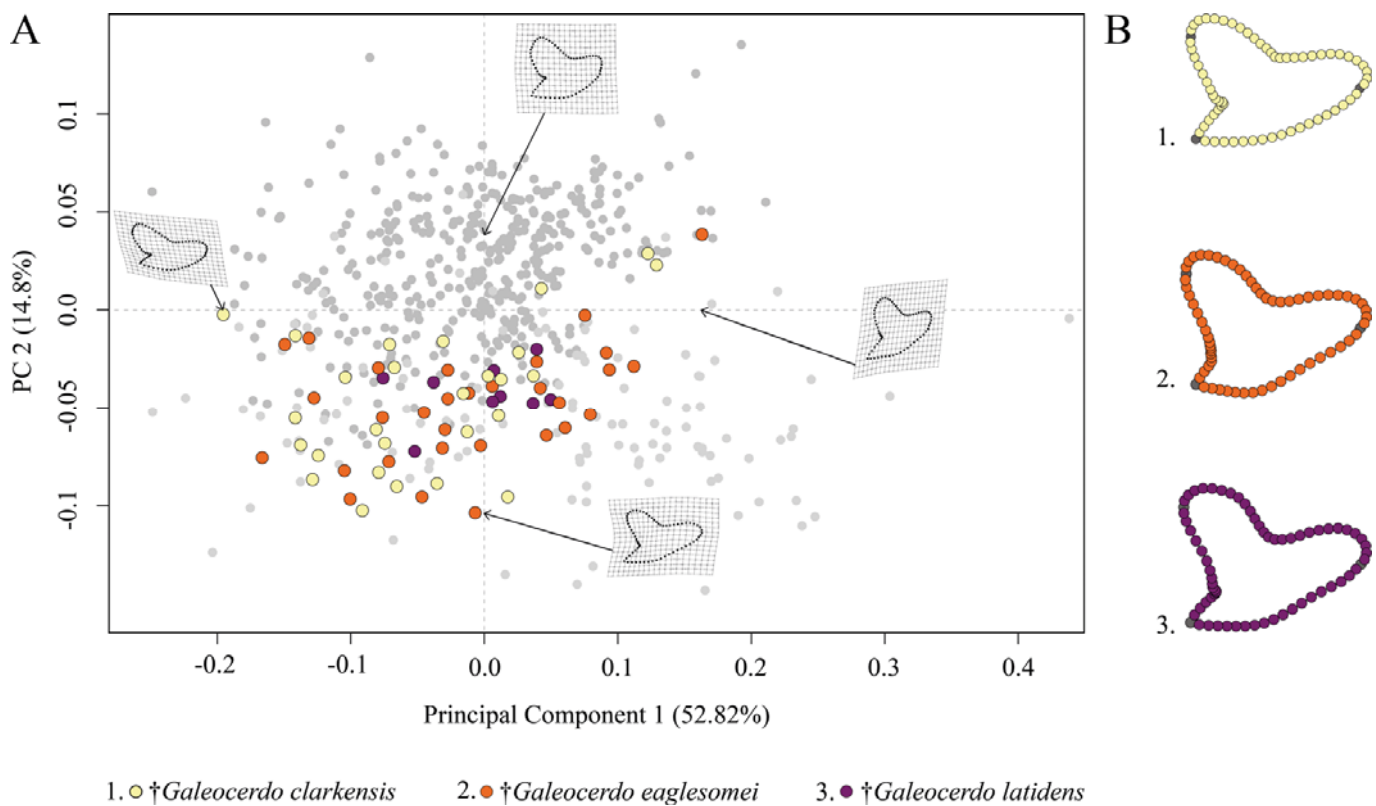
morphologique des dents de l'Éocène à des âges stratigraphiques plus jeunes, avec des valeurs négatives indiquant des dents ayant une racine symétrique, un tranchant mésial légèrement incurvé, une encoche distale à angle obtus et un talon distal droit. Les scores positifs sont liés à des dents larges avec des arêtes de coupe mésiale et distale fortement incurvées, une couronne volumineuse et une encoche distale profonde ([Fig.4](#)).

Le PERMANOVA mis en œuvre suggère que les compositions chronologiques examinées sont significativement différentes ([Tableau 1](#)), à l'exception de l'association Éocène / Oligocène et de l'association Pliocène / Holocène ([Tableau 2](#)). Cependant, seuls trois spécimens de l'Oligocène ont pu être inclus dans cette étude, et par conséquent aucune conclusion statistiquement pertinente ne peut être tirée ici.

Requins tigres du Paléogène

Les espèces paléogènes † *G. clarkensis* , † *G. eaglesomei* et † *G. latidens* occupent principalement la région négative de PC 1 et PC 2, † *G. clarkensis* et † *G. eaglesomei* étant largement distribués dans le domaine partagé et † *G. latidens* s'accumulant au centre ([Fig. 5](#)).

Figure 5. Morphospace de toutes les dents paléogènes *Galeocerdo* examinées . A, Nuage de points des deux premiers axes des composantes principales (PC). B, Formes moyennes des dents de tous les groupes examinés.

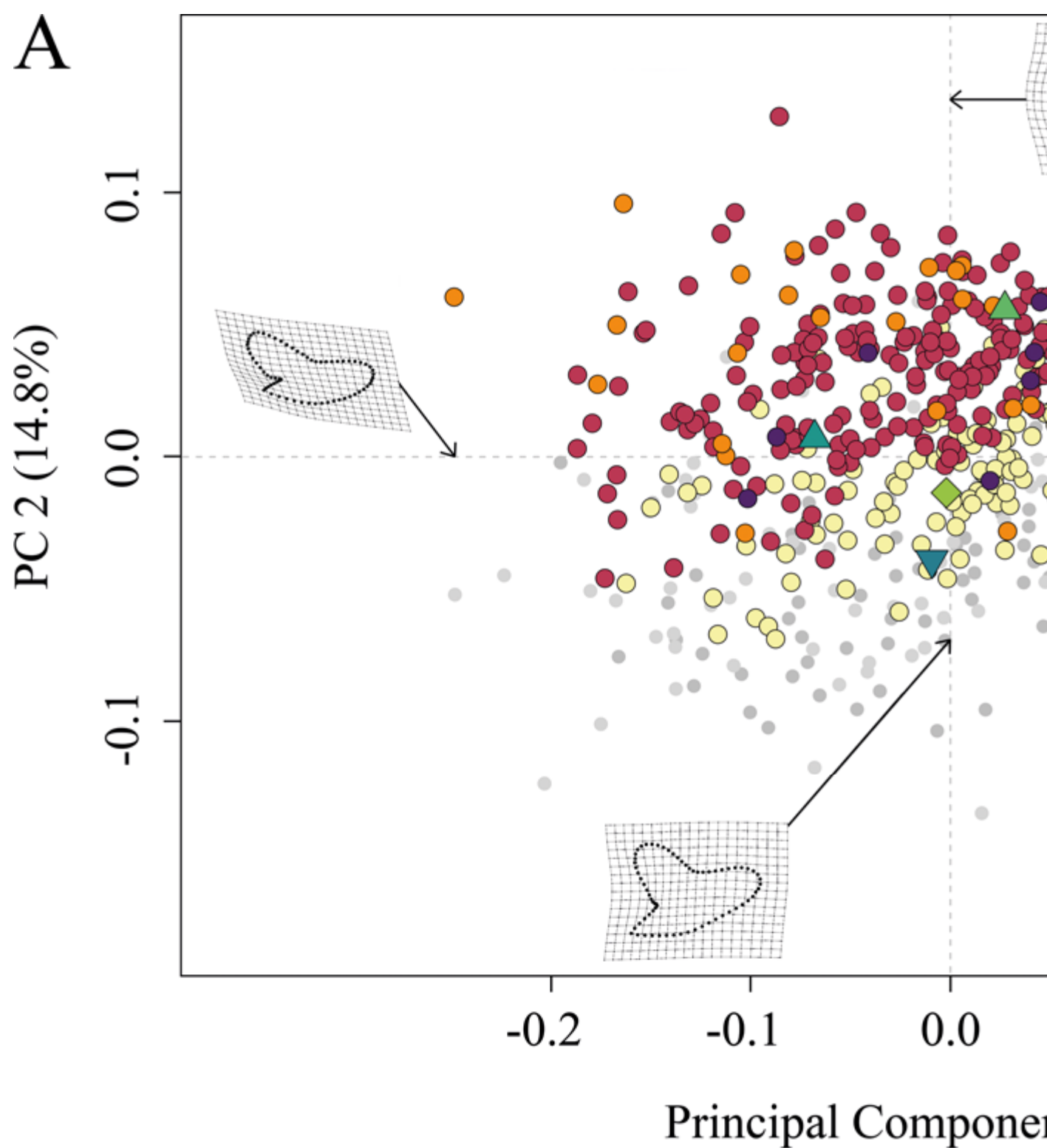


Malgré le chevauchement des espèces dans la morphospace, une PERMANOVA suggère des différences significatives entre elles ([Tableau 1](#)). Cependant, la comparaison par paires entre les espèces révèle un degré élevé de chevauchement entre † *G. eaglesomei* et † *G. latidens* , ce qui n'indique aucune différence significative entre ces deux espèces ([tableau 2](#)).

Requins tigres néogène – quaternaire

L'occupation morphospatiale des espèces Néogène – Quaternaire (Miocène – Holocène) montre une large distribution de *G. cuvier* et † *G. rosaliaensis* , principalement dans le domaine positif de PC 2. † *Galeocерdo aduncus* chevauche partiellement les deux espèces dans la morphospace mais est distribué principalement le long des scores négatifs de PC 2. † *Galeocерdo mayumbensis* est le plus séparé des autres et occupe l'extrémité positive de PC 1. Six espèces douteuses († *G. bigelowi* , † *G. casei* , † *G. capellini* , † *G. davis* , † *G. gajensis* , † *G. paulinoi*) ont également été inclus dans la morphospace pour déterminer leurs affiliations d'espèces. Par conséquent, † *G. capellini* et † *G. gajensis* , qui ne sont représentés que par une dent chacun, tracent dans la morphospace de † *G. aduncus* . La dent unique † *G. davis* est situé dans les morphospaces qui se chevauchent de † *G. aduncus* , *G. cuvier* et † *G. rosaliaensis* . La morphologie dentaire très similaire de † *G. bigelowi* , † *G. casei* et † *G. paulinoi* à celle de † *G. mayumbensis* se reflète dans l'occupation morphospatiale, avec † *G. bigelowi* et † *G. paulinoi* tracé à l'intérieur et † *G. casei* tracé extrêmement près de la morphospace occupée par † *G. mayumbensis* ([Fig. 6](#)).

A

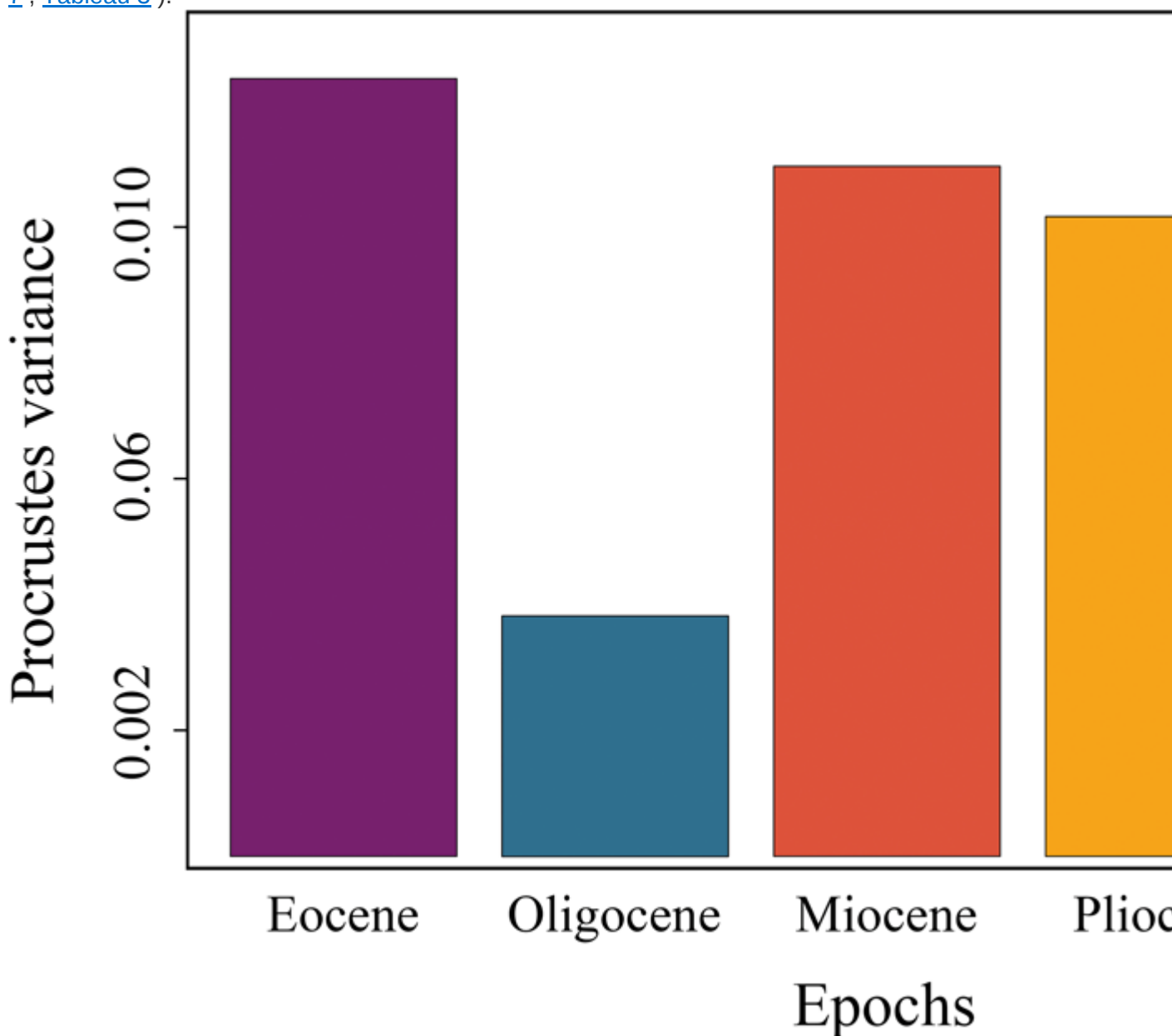
1. ● †*G. aduncus*4. ◆ †*G. casei*7. ▲ †*G. davisii*10. ■ †*G. paulinoi*2. ▲ †*G. biggii*5. ● *G. curvicauda*8. ▼ †*G. gajensis*11. ● †*G. rosalia*

Graphique 6. Morphospace de toutes les dents de *Galeocerdo* néogène – quaternaire examinées . A, Nuage de points des deux premiers axes des composantes principales (PC). La dent unique décrite par dos Reis ([2005](#)) comme *G. cuvier* est mise en évidence par un astérisque. B, Formes moyennes des dents de tous les groupes examinés.

Les résultats du PERMANOVA indiquent une différence significative entre les espèces examinées ([tableau 1](#)). Ceci est en outre corroboré par une comparaison par paires, dans laquelle toutes les espèces sont significativement différentes les unes des autres ([tableau 2](#)).

Disparité dentaire dans le temps

La disparité morphologique dentaire du *Galeocerdo* atteint son maximum à l'Éocène, suivie d'une baisse massive, entraînant le niveau de disparité le plus bas de l'Oligocène. Au cours du Miocène, la disparité augmente à nouveau, mais pas aux niveaux atteints à l'Éocène, et finit par maintenir un niveau élevé à travers le Néogène et le Quaternaire restants ([Fig. 7](#) , [Tableau 3](#)).



Graphique 7. Disparity through time of the dental morphology of *Galeocerdo*.
Table 3. Results of the morphological disparity through time analysis.

Groups	Procrustes variances	
Eocene	0.012359558	
Oligocene	0.003825272	
Miocene	0.010969012	
Pliocene	0.010168379	
Holocene	0.008785643	
	Pairwise distances	<i>p</i>
Eocene : Oligocene	0.008534286	0.074
Oligocene : Miocene	0.007143740	0.120
Miocene : Pliocene	0.0008006327	0.522
Pliocene : Holocene	0.001382737	0.309

Discussion

Morphométrie géométrique

Jusqu'à présent, plus de 60 espèces de requins tigres éteintes basées sur des dents isolées ont été décrites depuis la première description taxonomique des espèces existantes ca. Il y a 200 ans. Après diverses révisions, 23 espèces sont actuellement considérées comme valides, bien que beaucoup restent douteuses. Pour surmonter le problème des caractères morphologiques qualitatifs qui portent souvent le problème des convergences non détectées, nous avons également utilisé ici des analyses morphométriques géométriques quantitatives. Malheureusement, il n'a pas été possible d'obtenir des dents, ou du moins des chiffres utiles, des 23 espèces, car six espèces ont été décrites sans illustration (c.-à-d., † *G. aeltrensis*, † *G. priscus*, † *G. pygmaeus*, † *G. similis*, † *G. subcrenatus* et † *G. sublaevis*), et les chiffres de † *G. productus* n'étaient disponibles qu'en vue linguale et nous avons utilisé uniquement des dents photographiées en vue labiale dans la présente étude pour minimiser les inexactitudes. Néanmoins, nous avons pu analyser les dents de 16 espèces nominales (voir la section «Matériel et méthodes» pour un compte rendu détaillé) et les comparer avec des dents morphologiquement similaires d' *Hemipristis*, † *Physogaleus contortus* et † *P. alabamensis*. Nos résultats montrent clairement que les dents des espèces *Hemipristis*, † *Physogaleus* et *Galeocerdo* sont bien séparées malgré les ressemblances dentaires, en particulier entre *Hemipristis* et † *G. eaglesomei*. Il est en outre évident que deux espèces traditionnellement incluses dans *Galeocerdo*, † *G. acutus* et † *G. triqueter*, doivent être incluses dans † *P. contortus*, même si cela doit être traité avec prudence en raison du faible nombre de spécimens, des caractères qualitatifs (par ex., couronnes dentées minces et lisses / minces dentelées) corroborent encore ce résultat. Malheureusement, aucune dent de † *G. productus* n'était disponible pour l'analyse quantitative. Les caractères décrits par Agassiz ([1856](#)), comme seulement une cuspide légèrement incurvée et de petites dentelures à la base, cependant, sont très similaires aux caractères dentaires de † *P. contortus*. Les illustrations disponibles soutiennent en outre l'hypothèse que † *G. productus* est également un synonyme plus récent de † *P. contortus*.

Requins tigres du Paléogène

Trois espèces n'ont pas été incluses dans cette analyse: une «dent intéressante» de l'Éocène a été décrite comme une nouvelle espèce, † *G. aeltrensis* par Van Beneden ([1873](#) : p. 385), mais sans illustrations ni informations complémentaires. Par conséquent, comme les descriptions des caractères définissant ainsi que les illustrations manquent, nous considérons cette espèce comme un *nomen nudum*. La seconde espèce, † *G. priscus*, est basée uniquement sur des écailles isolées de la fin de l'Éocène (Heckel [1853](#)). Bien que les échelles isolées peuvent porter des signaux paléoécologie, ils ne fournissent que l'information taxonomique très limitée (Ferrón et al. [2014](#)), parce que les différents morphotypes se produisent à travers le corps (par exemple, Ankhelyi et al. [2018](#); Jambura et Kriwet [2020](#)). Faute d'illustration, il n'est pas possible d'attribuer sans ambiguïté les échelles décrites à une espèce, c'est pourquoi nous considérons † *G. priscus* comme un *nomen dubium*.

La troisième espèce, † *G. aegyptiacus*, a été décrite par Stromer ([1905](#)) sur la base de dents précédemment attribuées à † *G. latidens* par Dames ([1883](#)) et Stromer ([1903](#)). Seulement très peu d'enregistrements de † *G. aegyptiacus* sont connus (par exemple, Stromer [1905](#), Underwood et al. [2011](#) ; Malyshkina et al. [2013](#)), et même ceux-ci sont considérés comme douteux (voir Underwood et al. [2011](#) ; Sweydan et al. [2019](#)). Cependant, tous les spécimens présentent une cuspide avec un bord de coupe distal lisse et un bord de coupe mésial qui est dentelé le long des deux tiers inférieurs mais lisse le long du tiers supérieur, un caractère généralement observé dans le genre de type requin tigre † *Physogaleus* (Ebersole et al. [2019](#)). Récemment, Ebersole et al. ([2019](#)) érigé † *P. alabamensis* comb. nov. et inclus des dents anciennement décrites comme *Galeocerdo*, avec les mêmes caractéristiques dentaires (par exemple, bord de coupe mésial dentelé sur la base et lisse vers l'apex, bord de coupe distal lisse, cuspide élané et orienté distalement, dentelures grossières sur le talon distal diminuant en taille à la base) comme on le voit dans les quelques dents enregistrées de † *G. aegyptiacus*; par conséquent, nous proposons de combiner les deux espèces.

Nous avons analysé les dents des espèces paléogènes restantes † *G. clarkensis*, † *G. eaglesomei* et du putatif non valide † *G. latidens*. La description originale de † *G. eaglesomei* est basée sur l'hypothèse de Darteville et Casier ([1943](#)) que les dents représentées comme † *G. latidens* par White ([1926](#)) présentent des différences distinctes par rapport à l'holotype de † *G. latidens* tel que décrit par Agassiz ([1843](#)). Néanmoins, Ebersole et al. ([2019](#)) synonyme † *G. latidens* avec † *G. eaglesomei*, faisant valoir que les deux constituent la même espèce, affichant un certain degré d'hétérodontie monognathique (c'est-à-dire des différences morphologiques entre les dents antérieures et latérales), comme également observé chez l'espèce existante, *G. cuvier*. Même si † *G. latidens* a été décrit avant † *G. eaglesomei*, Ebersole et al. ([2019](#)) ont décidé d'utiliser le nom † *G. eaglesomei* après avoir fusionné les deux espèces, car la localité et l'horizon de l'holotype † *G. latidens* sont inconnus et, par conséquent, il a été considéré comme un *nomen dubium*. Nos résultats soutiennent clairement la fusion de † *G. eaglesomei* et † *G. latidens*, car nous n'avons pas pu détecter

de différences significatives entre les deux espèces, ce qui est encore corroboré par une comparaison qualitative des morphologies dentaires.

Il est cependant à noter que † *G. latidens* semble représenter un taxon de corbeille à papier pour les dents de l'Éocène au fil du temps; Les dents initialement décrites comme † *G. latidens* ont été attribuées à d'autres espèces de *Galeocerdo* ainsi qu'à d'autres genres, y compris *Carcharhinus* et † *Physogaleus* (voir, par exemple, Stromer [1905](#); White [1955](#); Ebersole et al. [2019](#)). Il ne peut donc être exclu que «† *G. latidens*» comprenne plus d'espèces éventuellement non reconnues.

† *Galeocerdo clarkensis* est une espèce de requin tigre de l'Éocène dont les dents diffèrent de celles de † *G. eaglesomei* par divers aspects: le tranchant mésial est uniformément convexe plutôt que sigmoïdal (typique des dents antérieures de † *G. eaglesomei*), les dentelures sont composées (présence de dentelures secondaires sur serrae) au lieu d'être simple (Ebersole et al. [2019](#)) et l'encoche distale est nettement plus développée. Cette discrimination est également bien étayée par nos résultats, où † *G. clarkensis* est bien différencié de † *G. eaglesomei* selon la comparaison par paires, soulignant la validité des deux espèces.

Requins tigres néogène – quaternaire

La période Néogène-Quaternaire (du Miocène à l'Holocène) était initialement caractérisée par une grande diversité d'espèces de requins tigres. De toutes les espèces, trois n'ont pu être incluses dans l'analyse: † *G. similis*, † *G. sublaevis* et † *G. pygmaeus* du Miocène n'ont été mentionnés que mais ni décrits ni illustrés (voir Münster [1842](#)), ce qui rend ces espèces *nomina nuda*. De plus, nos résultats indiquent que † *G. triqueter* est un synonyme plus récent de † *P. contortus* basé sur des morphologies dentaires similaires et la même occupation morphospatiale (voir «PCA sur l'ensemble de l'échantillon»).

Dans l'analyse des espèces de requins tigres néogène – quaternaire restantes, la morphospace la plus séparée et distincte est celle occupée par † *G. mayumbensis*.

Les espèces Miocène de *G. bigelowi*, † *G. paulinoi* et † *G. casei* déjà été considérés comme synonyme de † *G. mayumbensis* en raison des similitudes morphologiques qualitatives (Andrianavalona et al. [2015](#); Carrillo-Briceño et al. [2019](#)). Dans notre étude, † *G. bigelowi* et † *G. paulinoi* sont tous deux représentés par une dent chacun, et † *G. casei* par seulement deux dents. Par conséquent, nous n'avons pas été en mesure de fournir un soutien statistique solide pour cette mission; cependant, les trois espèces partagent clairement la même morphospace avec † *G. mayumbensis*. Les couronnes dentaires volumineuses, les arêtes de coupe mésiales fortement incurvées et l'âge miocène des trois espèces soutiennent en outre leur synonymie avec † *G. mayumbensis*.

Dans la présente étude, l'espèce pliocène † *G. capellini* n'est représentée que par une seule dent, et par conséquent, nous ne pouvons pas fournir de résultats statistiquement informatifs concernant cette espèce. Les dents de † *G. capellini* sont caractérisées par une grande taille et une dentelure secondaire distincte (Lawley [1876](#)). Purdy et coll. ([2001](#)) ont suggéré de fusionner † *G. rosaliaensis* avec † *G. capellini* en raison de leur morphologie similaire. Ici, les

dents examinées des deux espèces placent dans le même morphospace, soutenant cette fusion. Cependant, ils se chevauchent aussi largement avec le *G. cuvier* existant et avec † *G. aduncus*, qui s'est produit jusqu'à la fin du Miocène, peut-être au début du Pliocène. Une attribution des deux espèces à † *G. aduncus* peut être exclue, car les dents de † *G. capellini* et † *G. rosaliaensis* possèdent une dentelure secondaire distincte (comme également observée chez *G. cuvier*) qui les sépare de la dentelée simple † *G. aduncus*. Une attribution de † *G. capellini* et † *G. rosaliaensis* à *G. cuvier* a déjà été discutée: Lawley (1876) et Applegate (1978) ont tous deux souligné la similitude des dents de † *G. capellini* et † *G. rosaliaensis*, respectivement, à *G. cuvier* existant, et Cigala-Fulgosi et Mori (1979) ont finalement transféré † *G. capellini* à *G. cuvier*. Cependant, Purdy et al. (2001) ont proposé qu'une décision finale doit attendre une étude sur la variation dentaire de *G. cuvier*. Dans la présente étude, les morphospaces de † *G. rosaliaensis* et *G. cuvier* se chevauchent fortement, mais néanmoins, les deux groupes sont statistiquement différents. Nous suivons donc Purdy et al. (2001) en considérant † *G. rosaliaensis* un synonyme plus récent de † *G. capellini* et en le gardant séparé du requin tigre existant *G. cuvier*. Cependant, nous demandons instamment qu'un réexamen détaillé des holo- et des syntypes de † *G. capellini* soit entrepris pour clarifier les caractères diagnostiques de cette espèce, car ceux décrits par Lawley (1876) et Applegate (1978) ne sont pas exclusifs à † *G. capellini*. Lors de la photographie des spécimens décrits par Applegate (1978) pour cette étude, l'un des auteurs (FAL-R.) a remarqué une racine extrêmement épaisse par rapport à celles du *G. cuvier* existant, ce qui pourrait représenter un caractère utile dans la discrimination des espèces, en attendant études futures.

En raison de la similitude morphologique, Purdy et al. (2001) ont suggéré que les dents de † *G. aduncus* représentent les dents juvéniles du *G. cuvier* existant. Traditionnellement, † *G. aduncus* est séparé de *G. cuvier* en fonction de la taille ainsi que de l'absence de dentelures secondaires sur le tranchant mésial (Stoutamire 1975; Applegate 1978; Cigala-Fulgosi et Mori 1979; Kent 2018). La présente analyse morphométrique géométrique montre un fort chevauchement de † *G. aduncus* et *G. cuvier* dents, en particulier le long du premier axe PC, qui décrit l'hétérodonomie monognathique. Cependant, les deux espèces sont perceptiblement plus séparées le long de la PC 2 (décrivant les différences de forme du lobe racinaire et la largeur de la couronne) et sont clairement des espèces différentes selon l'ANOVA. Ces résultats, en plus de l'absence d'un tranchant mésial secondairement dentelé, démontrent clairement que † *G. aduncus* doit être considéré comme une espèce valide.

Une dentelure secondaire fait également défaut dans les dents de † *G. davisii* et † *G. gajensis*, et de plus, les deux espèces se placent dans les trois morphospaces qui se chevauchent de † *G. aduncus*, *G. cuvier* et † *G. rosaliaensis*. Bien que les deux taxons soient représentés par une seule dent chacun, ce qui complique l'interprétation des résultats, car aucune clarté statistique n'est présente, la morphologie dentaire similaire et la dentelure simple indiquent clairement que † *G. davisii* et † *G. gajensis* doivent être considérés comme synonymes avec † *G. aduncus*.

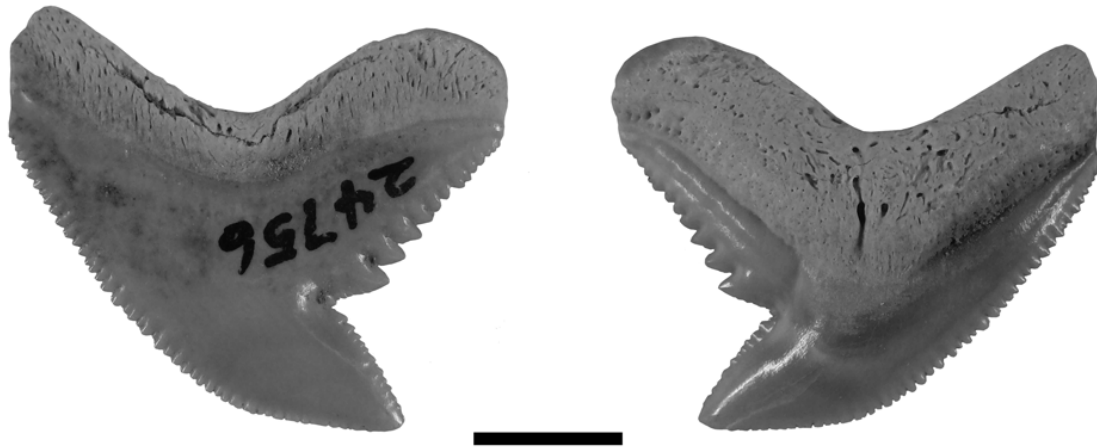
Une hétérodontrie dignathique distincte (c'est-à-dire des différences morphologiques entre les dents de la mâchoire supérieure et inférieure) est connue de plusieurs requins carcharhiniformes (Compagno [1988](#)), le requin tigre existant *G. cuvier* étant très exceptionnel, car les dents des deux mâchoires sont très similaires dans apparence. L'absence de dentition articulée de toute espèce de requin tigre fossile complique la question de savoir si l'espèce *Galeocerdo* éteinte possédait déjà une dentition monognathique ou non. Notamment, la dentition de † *G. aduncus* a été au centre de discussions intensives sur d'éventuelles hétérodontries pendant longtemps, et différents auteurs ont émis diverses hypothèses, y compris qu'une hétérodontrie dignathique bien développée s'est produite chez † *G. aduncus*, avec des dents de type † *P. contortus* dans la mâchoire inférieure et des dents typiques en forme de crête de coq dans la mâchoire supérieure (Applegate [1978](#), [1992](#)), ou que † *G. aduncus* présente une hétérodontrie gynandrique, seuls les mâles ayant des couronnes dentaires minces (Ward et Bonavia [2001](#)). Ward et Bonavia ([2001](#)) ont donc supposé que les dents de † *P. contortus* représentaient les dents du mâle † *G. aduncus* et ont fusionné les deux espèces dans † *P. aduncus* .

La principale raison du rejet de l'hypothèse d'une hétérodontrie dignathique distincte avec des dents de type † *G. aduncus* dans la mâchoire supérieure et des dents de type † *P. contortus* dans la mâchoire inférieure de † *G. aduncus* est le fait qu'il existe des localités où seulement des dents présentant l'une de ces deux morphologies apparaissent (Kent [2018](#)). Cependant, une possible gynandric hétérodontrie, indiquerait une forte ségrégation par sexe dans les localités respectives (Reinecke et al. [2011](#)). Chez le requin tigre existant, la séparation sexuelle n'est connue que de façon saisonnière sur certains sites, par exemple à Tiger Beach dans l'ouest de l'Atlantique central (Bahamas), où la plupart des requins femelles de différents stades de vie résident pour atteindre la maturité avec moins de harcèlement sexuel masculin et utiliser l'environnement chaud pour réduire les périodes de gestation (Lea et al. [2015](#) ; Sulikowski et al. [2016](#)).

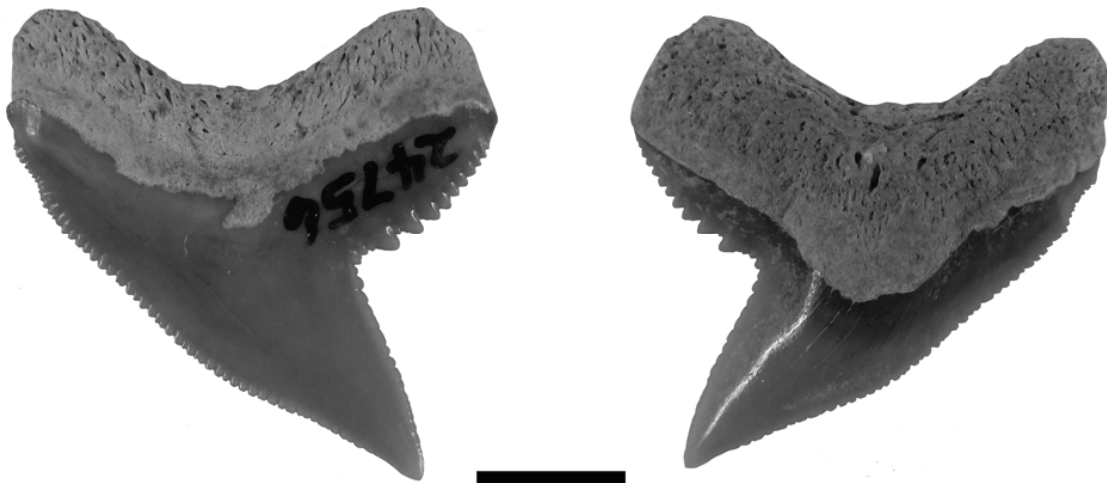
Kent ([2018](#)) a soutenu l'hypothèse de † *G. aduncus* et † *P. contortus* étant des espèces distinctes, mais a néanmoins supposé une certaine hétérodontrie chez † *G. aduncus* . Il a décrit trois types de morphologies dentaires pour les deux espèces, comprenant une morphologie large et étroite chez † *G. aduncus* et des dents avec la morphologie typique † *P. contortus* . L'ensemble de données de † *G. aduncus* dans la présente étude contenait des dents de morphologies larges et étroites, toutes deux regroupées. Cependant, les deux types de dents ensemble ont montré des différences distinctes représentant les dents sans ambiguïté † *P. contortus* ([figure 8.](#)). Ceci démontre la présence d'une dentition hétérodontrie chez † *G. aduncus* , avec des dents larges et étroites, qui sont néanmoins clairement différentes de † *P. contortus* , et donc la validité des deux taxons. Bien qu'une certaine hétérodontrie, soit dignathique soit gynandrique, existe apparemment chez † *G. aduncus* , elle n'est pas dans la mesure précédemment proposée (c'est-à-dire, y compris les dents de type † *P. contortus*). La présence de morphologies dentaires larges et étroites chez † *G. aduncus* est en outre un caractère qui différencie ses dents de celles de *G. cuvier* et peut donc être utilisée pour distinguer les deux espèces.

Figure 8. Dents fossiles isolées de † *G. aduncus* et † *P. contortus* en positions labiale et linguale. A, Morphologie des dents larges de † *G. aduncus*. B, morphologie des dents étroites de † *G. aduncus*. C, morphologie dentaire typique de † *P. contortus*. Barres d'échelle, 5 mm.

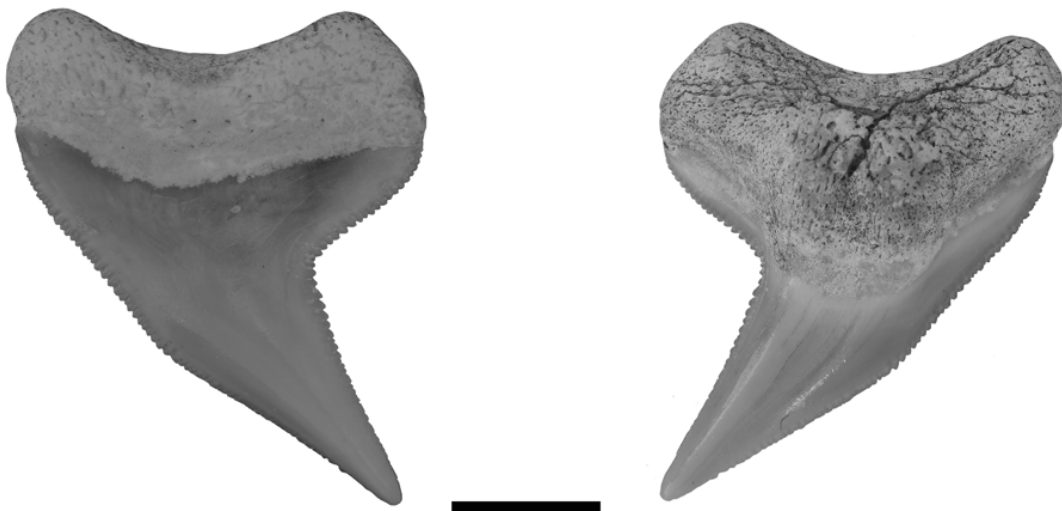
A



B

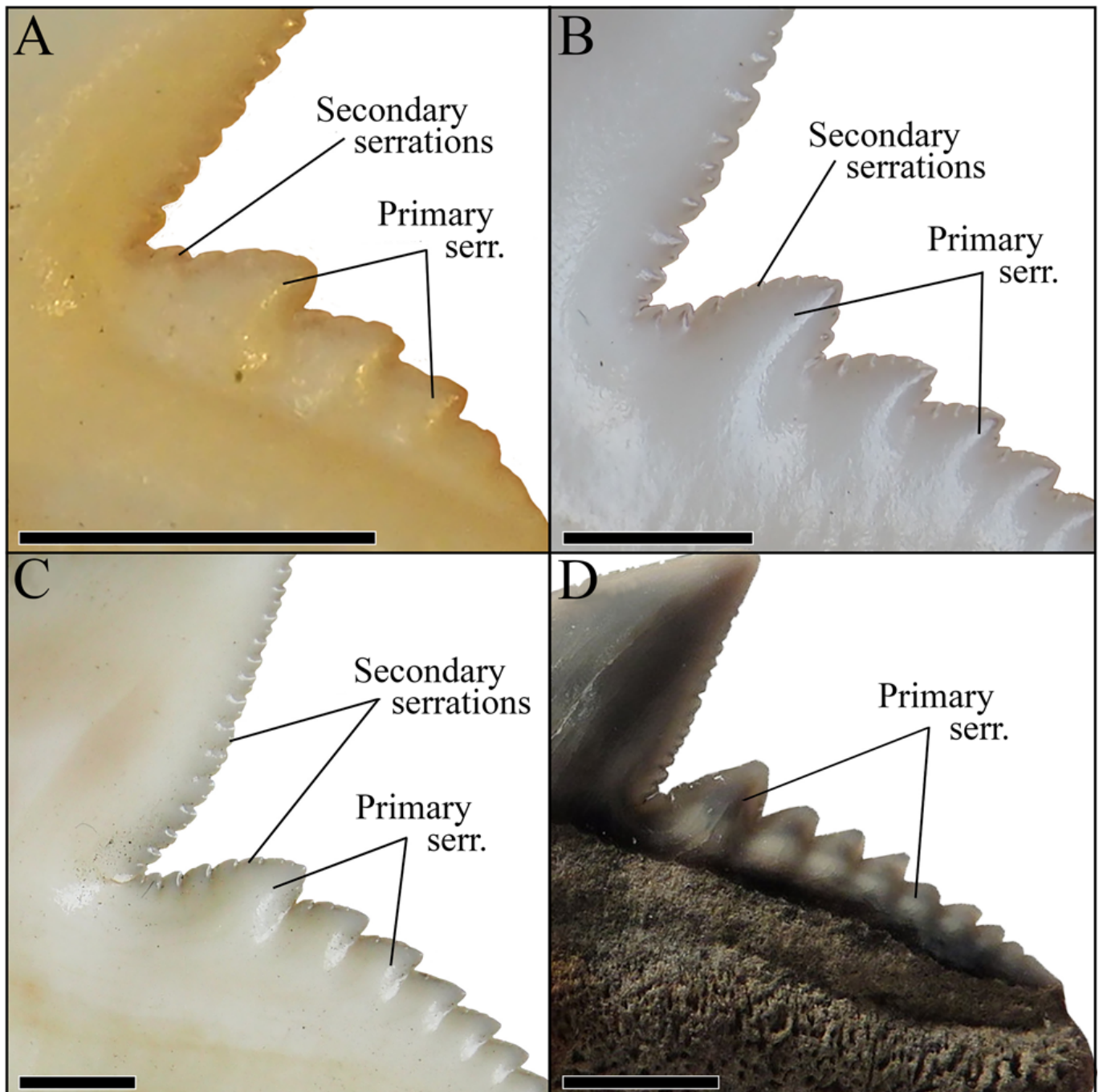


C



En règle générale, on suppose que le seul requin tigre *G. cuvier* existant a évolué à la fin du Miocène / au début du Pliocène. Cependant, dos Reis (2005), Pimiento et al. (2013) et Patnaik et al. (2014) ont indiqué la présence de *G. cuvier* au début du Miocène. La dent décrite par dos Reis (2005) appartient clairement à † *G. mayumbensis*, comme le démontrent nos analyses ici (Fig. 6), également indiqué par Carrillo-Briceño et al. (2019). Les dents décrites par Pimiento et al. (2013) et Patnaik et al. (2014) comme *G. cuvier* n'ont pas été inclus dans cette étude, mais il a déjà été démontré qu'ils appartenaient à † *G. mayumbensis* par Carrillo-Briceño et al. (2019), une interprétation avec laquelle nous sommes d'accord. Jusqu'à présent, aucun enregistrement non ambigu de *G. cuvier* du début du Miocène n'a été signalé. Cependant, 37 dents des dépôts du Miocène moyen de Floride, aux États-Unis (tableau supplémentaire 2), sont identifiées sans ambiguïté comme celles de *G. cuvier* ici, sur la base de caractères diagnostiques distincts pour les dents de *G. cuvier*, comme la présence de dentelures secondaires (Fig. 9). Ces enregistrements prolongent l'origine des espèces existantes de la fin du Miocène / début du Pliocène (environ 5,3 Ma) jusqu'au Miocène moyen (environ 13,8 Ma).

Graphique 9. Agrandissement des arêtes de coupe distales et des talons distaux des dents de trois échantillons différents de *G. cuvier* et d'un échantillon † de *G. aduncus*, identifiant les dentelures primaires et secondaires. A, dent antérieure d'un spécimen juvénile de *G. cuvier*. B, dent antérieure d'un spécimen subadulte de *G. cuvier*. C, dent latérale d'un spécimen adulte de *G. cuvier*. D, dent latérale isolée de † *G. aduncus*. Barres d'échelle, 2 mm.



Modèles de disparité dans le temps

Lorsque le nombre d'espèces de requins tigres observées dans cette étude est comparé à la disparité dentaire du *Galeocerdo* au fil du temps, la caractéristique la plus remarquable est le développement contrasté des deux. Bien que seuls deux taxons validés de requins tigres soient présents tout au long de l'Éocène († *G. clarkensis* et † *G. eaglesomei*), la disparité de la morphologie dentaire a atteint son plus haut niveau pendant cette période. À l'inverse, quatre espèces sont présentes dans l'ensemble du Néogène au Quaternaire († *G. aduncus*, † *G. capellini*, *G. cuvier*, † *G. mayumbensis*), mais la disparité dentaire était plus

faible qu'à l'Éocène. Une autre caractéristique frappante est la disparité extrêmement élevée entre le Miocène moyen et aujourd'hui, bien que la diversité des espèces ait encore diminué pour atteindre une seule espèce existante. Cependant, les modèles avec la plus grande disparité atteinte au début de l'évolution ont également été observés pour plusieurs autres clades (par exemple, Erwin [2007](#) ; Hughes et al. [2013](#)).

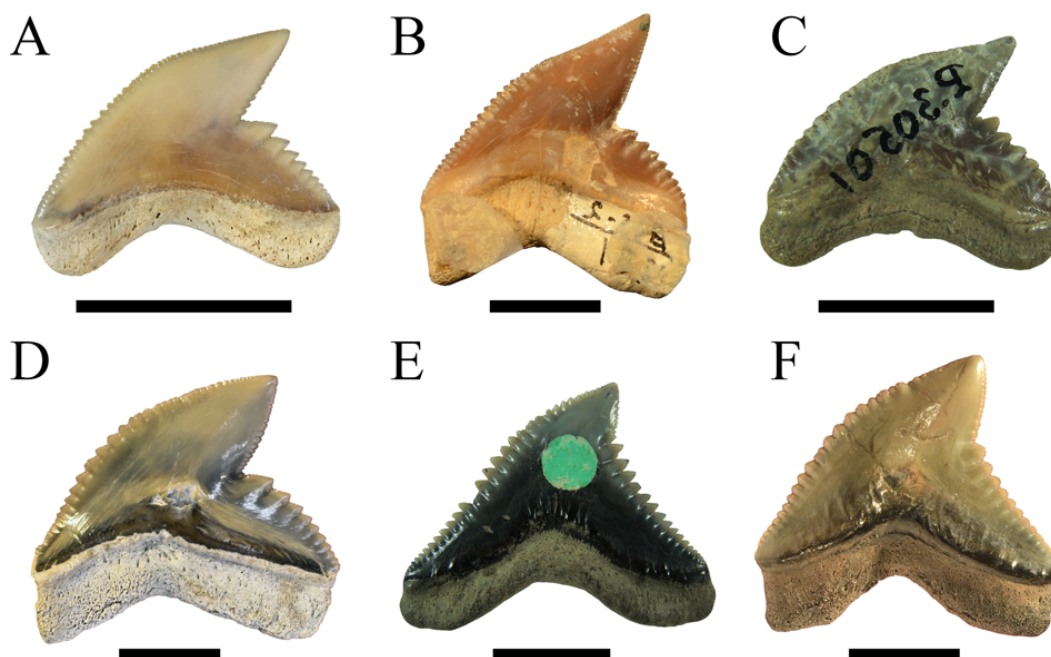
Contrairement à † *G. eaglesomei* , † *G. clarkensis* a déjà développé la dentition typique en forme de crête de coq, ressemblant à celle du *G. cuvier* existant . Par conséquent, les dents de † *G. eaglesomei* , caractérisées par l'échancrure distale faiblement développée qui le distinguent de toutes les autres espèces de requins tigres, sont particulièrement responsables de la forte disparité dans l'Éocène. La transition Eocène / Oligocène est une période d'extinction substantielle et le changement écologique global due à la diminution de température de la mer et de formation de la feuille de glace sur l' Antarctique (par exemple, Coxall et Pearson [2007](#) ; Goldner et al. [2014](#)). Pendant ce temps, la disparité dentaire des requins tigres a chuté à son niveau le plus bas, en accord avec l'extinction de † *G. clarkensis* et † *G. eaglesomei* et l'origine de † *G. aduncus*. Cependant, le faible nombre de spécimens d'Oligocène inclus dans cette étude ($n = 3$) ne permet pas de conclusions statistiquement significatives, et la possibilité d'une plus grande disparité dentaire des requins tigres ne peut être exclue. Tout au long du Néogène et du Quaternaire, la diversité des requins tigres est passée à quatre espèces († *G. aduncus* , † *G. capellini* , *G. cuvier* , † *G. mayumbensis*). † *G. aduncus* et † *G. mayumbensis* disparu à la fin du Miocène / début du Pliocène, et † *G. capellini* n'est jusqu'à présent connu que dans les dépôts du Pliocène, ce qui n'a donné qu'une seule espèce existante, *G. cuvier* . Au lieu de chuter considérablement avec la diversité taxonomique, la disparité dentaire n'a diminué que peu et est restée à un niveau élevé depuis le Miocène moyen jusqu'à aujourd'hui, un schéma attribué aux morphologies dentaires très similaires des espèces néogène-quaternaire, en particulier de † *G. aduncus* , † *G. capellini* et *G. cuvier* . Une tendance similaire a été observée à travers l'extinction de masse du Crétacé / Paléogène: bien que 84% de toutes les espèces de requins aient été perdues au cours de cet événement (Kriwet et Benton [2004](#)), La disparité dentaire des requins lamniform et carcharhiniform est resté presque statique (Bazzi et al. [2018](#)).

Conclusions

Nous démontrons ici que la haute diversité taxonomique présumée des requins tigres éteints, comparée à une seule espèce existante, était bien inférieure à ce que l'on suppose généralement. En appliquant des analyses multivariées, nous avons réussi à distinguer six espèces de requins tigres de l'Éocène à l'Holocène au lieu de 23 ([Fig. 1](#) , [10](#)). Ces espèces comprennent l'Eocène † *G. clarkensis* et † *G. eaglesomei* , l'Oligocène jusqu'au Miocène tardif † *G. aduncus* , le Miocène † *G. mayumbensis* , le Pliocène † *G. capellini* et le requin tigre existant *G. cuvier* , avec une extension de gamme vers le Miocène moyen. Nos résultats corroborent que l'approche combinée des techniques morphométriques géométriques quantitatives et des comparaisons morphologiques qualitatives est appropriée pour identifier les taxons connus uniquement par des dents isolées et pour

différencier les dents d'espèces éteintes et existantes malgré de fortes ressemblances morphologiques. Les nouvelles analyses montrent par ailleurs que la baisse de la diversité et la disparité ne sont pas implicitement corrélées, ce que révèle la forte disparité dentaire de *Galeocerdo* depuis le Miocène malgré la diminution de quatre à une seule espèce. D'autres études sur la disparité dentaire chez les requins dans les temps profonds sont obligatoires pour améliorer notre compréhension des modèles d'extinction et du lien inhérent entre la diversité taxonomique et la disparité morphologique dans ce groupe de prédateurs marins apex.

Graphique 10. Dents fossiles isolées des six espèces de requins tigres valides. A, † *Galeocerdo aduncus* . B, † *Galeocerdo capellini* . C, † Holotype de *Galeocerdo clarkensis* . D, *Galeocerdo cuvier* , E, † Holotype de *Galeocerdo eaglesomei* . F, † *Galeocerdo mayumbensis* . Barres d'échelle, 10 mm.



Remerciements

Nous remercions les personnes suivantes pour leur aide à l'accès et pour l'octroi des autorisations nécessaires pour étudier le matériel de leurs collections: E. Bernard (Natural History Museum de Londres), U. Göhlich (Natural History Museum de Vienne), B. MacFadden (Florida Museum of Natural History), A. Millhouse (Smithsonian National Museum of Natural History), T. Mörs (Swedish Museum of Natural History), J. Alvarado-Ortega et VA Romero Mayén (Colección Nacional de Paleontología, Universidad Nacional Autónoma de México). Nous tenons également à remercier CJ Underwood et un critique anonyme pour leurs commentaires constructifs sur une version antérieure de l'article et N. Froebisch pour les commentaires éditoriaux. Cette étude a été financée par une subvention du Fonds autrichien pour la science (FWF): 33820 P à JK

Déclaration de disponibilité des données

Données disponibles dans le référentiel numérique Dryad: <https://doi.org/10.506/ryad.rv15dv47c>.

Matériel supplémentaire: Descriptions morphologiques des 23 espèces de requins tigres déjà reconnues éteintes et existantes.

Tableau supplémentaire 1: Résumé de toutes les dents de requin examinées de l'étude morphométrique géométrique.

Tableau supplémentaire 2: Liste de toutes les dents de *G. cuvier* du Miocène moyen examinées.

Les références

- Adams, DC, Collyer, M., Kaliontzopoulou, A. et Sherratt, E.. 2016. geomorph: logiciel d'analyses morphométriques géométriques. <https://cran.r-project.org/web/packages/geomorph/index.html>, consulté le 14 juillet 2020. [Google Scholar](#)
- Agassiz, L. 1833–1843. *Recherches sur les poissons fossiles*, Vol. 3. Imprimerie de Petitpierre, Neuchâtel. [CrossRef Google Scholar](#)
- Agassiz, L. 1856. Avis sur les poissons fossiles trouvés en Californie par WP Blake. *American Journal of Science and Arts, série 2* 21 : 272 - 275. [Google Scholar](#)
- Andrianavalona, TH, Ramihangihajason, TN, Rasoamiamanana, A., Ward, DJ, Ali, JR et Samonds, KE. 2015. Requin du Miocène et faune batoïde de Nosy Makamby (Bassin de Mahajanga, nord-ouest de Madagascar). *PLoS ONE* 10 : e0129444. [CrossRef Google Scholar](#)
- Ankhelyi, MV, Wainwright, DK et Lauder, GV. 2018. Diversité de la structure de la denticule cutanée chez le requin: rugosité de la surface de la peau et morphologie tridimensionnelle. *Journal of Morphology* 279 : 1132 - 1154. [CrossRef Google Scholar PubMed](#)
- Applegate, SP 1978. Etudes phylétiques. Partie 1, requins tigres. *Revista Mexicana de ciencias geológicas* 2 : 55 - 64. [Google Scholar](#)
- Applegate, S. P. 1992. Le cas pour hétérodontie dignathic dans des échantillons fossiles du genre de requin de tigre *Galeocерdo* particulièrement ceux appartenant à *G. lignée aduncus*. *Abstract. Journal of Vertebrate Paleontology* 12 : 16A - 17A. [Google Scholar](#)
- Bazzi, M., Kear, BP, Blom, H., Ahlberg, PE et Campione, NE. 2018. Disparité dentaire statique et renouvellement morphologique chez le requin au cours de l'extinction de masse à la fin du Crétacé. *Current Biology* 28 : 2607 - 2615. [CrossRef Google Scholar PubMed](#)
- Cappetta, H. 1981. Ajouts à la faune de sélaciens fossiles du Maroc. 1: Sur la présence des genres *Heptranchias*, *Alopias* et *Odontorhynchus* dans l'Yprésien des Ouled Abdoun. *Géobios* 14 : 563 - 575. [CrossRef Google Scholar](#)
- Cappetta, H. 1987. Chondrichthyes II: Elasmobranchii mésozoïque et cénozoïque. Pp. 1 - 193 dans Schultze, HP, éd. *Manuel de paléozoologie*, Vol. 3B. Gustav Fischer, Stuttgart. [Google Scholar](#)
- Cappetta, H. 2012. Chondrichthyes: Elasmobranchii mésozoïque et cénozoïque: dents. Pp. 1 - 512 dans Schultze, HP, éd. *Manuel de paléozoologie*, Vol. 3E. Verlag F. Pfeil, Munich. [Google Scholar](#)
- Carrillo-Briceño, JD, Luz, Z., Hendy, A., Kocsis, L., Aguilera, OA et Vennemann, TW. 2019. Elasmobranchs néogènes des Caraïbes: diversité, paléoécologie et signification paléoenvironnementale de l'assemblage du bassin de Cocinetas (péninsule de Guajira, Colombie). *Biogeosciences* 16 : 33 - 56. [CrossRef Google Scholar](#)
- Ceballos, G., Ehrlich, PR et Dirzo, R.. 2017. Annihilation biologique via la sixième extinction de masse en cours signalée par des pertes et des déclinés de populations de vertébrés. *Actes de la National Academy of Sciences USA* 114 : E6089 - E6096. [CrossRef Google Scholar PubMed](#)
- Cigala-Fulgosi, F., et Mori, D.. 1979. Osservazioni tassonomiche sul genere *Galeocерdo* (Selachii, Carcharhinidae) con particolare riferimento a *Galeocерdo cuvieri* (Péron & Lesueur) nel Pliocene del Mediterraneo. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana* 18 : 117 - 132. [Google Scholar](#)
- Collyer, ML et Adams, DC. 2018. RRPP: un package R pour l'ajustement de modèles linéaires à des données de grande dimension en utilisant la randomisation résiduelle. *Méthodes en écologie et évolution* 9 : 1772 - 1779. [CrossRef Google Scholar](#)
- Compagno, LJV 1977. Relations phylétiques des requins vivants et des raies. *Zoologiste américain* 17 : 303 - 322. [CrossRef Google Scholar](#)

Compagno, LJV 1984 . Catalogue d'espèces de la FAO. Vol. 4, requins du monde. Partie 2, Carcharhiniformes. Synopsis FAO des pêches n ° 125: 251–633. [Google Scholar](#)

Compagno, LJV 1988 . *Requins de l'ordre des Carcharhiniformes* . Princeton University Press , Princeton, NJ [Google Scholar](#)

Cortès , E . 1999 . Compositions alimentaires normalisées et niveaux trophiques des requins . *ICES Journal of Marine Science* 56 : 707 - 717 . [CrossRef Google Scholar](#)

Coxall , HK et Pearson , PN . 2007 . La transition Eocène-Oligocène . Pp. 351 - 387 dans Williams , M. , Haywood , AM , Gregory , FJ et Schmidt , DN , éd. *Perspectives temporelles profondes sur le changement climatique: marier le signal des modèles informatiques et des proxys biologiques* . Publications spéciales de la Micropalaeontological Society. Geological Society , Londres . [CrossRefGoogle Scholar](#)

Dames , WB 1883 . Über eine tertiäre Wirbelthierfauna von der westlichen Insel des Birket-el-Qurun im Fajum (Aegypten). Sitzungsberichte der Königlich Preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin, 129–153. [Google Scholar](#)

Dartevelle , E. et Casier , E . 1943 . Les Poissons Fossiles du Bas-Congo et des régions voisines . *Annales du Musée du Congo Belge, série A (Minéralogie Géologie, Paléontologie)* 3 : 1 - 200 . [Google Scholar](#)

dos Reis , MAF 2005 . Faune chondrichtyenne de la Formation de Pirabas, Miocène du nord du Brésil, avec des commentaires sur la paléobiogéographie . *Anuário do Instituto de geociências* 28 : 31 - 58 . [Google Scholar](#)

Dulvy , NK , Fowler , SL , Musick , JA , Cavanagh , RD , Kyne , PM , Harrison , LR , Carlson , JK , Davidson , LNK , Fordham , SV , Francis , MP , et al. 2014 . Risque d'extinction et conservation des requins et des raies du monde . *eLife* 3 : e00590 . [CrossRef Google Scholar PubMed](#)

Ebersole , JA , Cicimurri , DJ et Stringer , GL . 2019 . Taxonomie et biostratigraphie des élasmodontes et des poissons osseux (Chondrichthyes et Osteichthyes) de l'Éocène inférieur à moyen (Yprésien à bartonien) Claiborne Group en Alabama, États-Unis, y compris une analyse des otolithes . *Journal européen de taxonomie* 585 : 1 - 274 . [Google Scholar](#)

Ebert , DA , Fowler , S. , et Compagno , LJV . 2013 . *Requins du monde* . Wild Nature , Plymouth, Royaume-Uni [Google Scholar](#)

Emmons , E. 1858 . Rapport de la Commission géologique de la Caroline du Nord. Agriculture des pays de l'Est; ainsi que des descriptions des fossiles des Marl Beds. HD Turner, Raleigh, NC [Google Scholar](#)

Erwin , D. H . 2007 . Disparité: modèle morphologique et contexte de développement . *Paléontologie* 50 : 57 - 73 . [CrossRef Google Scholar](#)

Ferrón , H. , Pla , C. , Martínez-Pérez , C. , Escudero-Mozo , MJ , et Botella , H . 2014 . Analyse morphométrique discriminante d'échelles chondrichtyennes isolées pour des inférences paléoécologiques: le Trias moyen de la chaîne ibérique (Espagne) comme cas d'étude . *Journal de géologie ibérique* 40 : 87 - 97 . [CrossRef Google Scholar](#)

Goldner , A. , Herold , N. , et Huber , M . 2014 . La glaciation antarctique a provoqué des modifications de la circulation océanique à la transition Éocène-Oligocène . *Nature* 511 : 574 - 577 . [CrossRef Google Scholar PubMed](#)

Gudger , EW 1949 . Notes d'histoire naturelle sur les requins tigres, *Galeocerdo tigrinus* , capturés à Key West, en Floride, en mettant l'accent sur la nourriture et les habitudes alimentaires . *Copeia* 1 : 39 - 47 . [CrossRef Google Scholar](#)

Gunz , P. et Mitteroecker , P . 2013 . Semilandmarks: une méthode pour quantifier les courbes et les surfaces . *Hystrix, le Journal italien de mammalogie* 24 : 103 - 109 . [Google Scholar](#)

Heckel , J . 1853 . Über fossile Fische aus dem Chiavon und das geologische Alter der sie enthaltenden Schichten . *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse* 11 : 322 - 334 . [Google Scholar](#)

Holmes , BJ , Sumpton , WD , Mayer , DG , Tibbetts , IR , Neil , DT et Bennett , MB . 2012 . Tendence à la baisse des taux de capture annuels du requin tigre (*Galeocerdo cuvier*) dans le Queensland, Australie . *Recherche halieutique* 129 : 38 - 45 . [CrossRef Google Scholar](#)

Hughes , M. , Gerber , S. , et Wills , MA . 2013 . Les clades atteignent la plus grande disparité morphologique au début de leur évolution . *Actes de la National Academy of Sciences USA* 110 : 13875 - 13879 . [CrossRef Google Scholar PubMed](#)

Jambura , PL et Kriwet , J . 2020 . Les restes articulés du requin éteint *Ptychodus* (Elasmobranchii, Ptychodontidae) du Crétacé supérieur d'Espagne donnent un aperçu du gigantisme, du taux de croissance et du cycle biologique des requins ptychodontidés . *PLoS ONE* 15 : e0231544 . [CrossRef Google Scholar PubMed](#)

Kent , BW 2018 . Les poissons cartilagineux (chimères, requins et raies) de Calvert Cliffs, Maryland, USA. Dans SJ Godfrey, éd. La géologie et la paléontologie des vertébrés de Calvert Cliffs, Maryland, États-Unis. Contributions du Smithsonian à la paléobiologie 100: 45–157. [Google Scholar](#)

Kriwet , J. , et Benton , MJ . 2004 . Diversité néosélachienne (Chondrichthyes, Elasmobranchii) à travers la limite Crétacé – Tertiaire . *Paléogéographie, paléoclimatologie, paléoécologie* 214 : 181 - 194 . [CrossRef Google Scholar](#)

Lawley, R. 1876 . *Nuovi studi sopra ai pesci ed altri vertebrati fossili delle colline toscane* . Tipografia dell'arte della Stampa , Florence . [Google Scholar](#)

Lea, JSE, Wetherbee, BM, Queiroz, N., Burnie, N., Aming, C., Sousa, LL, Mucientes, GR, Humphries, NE, Harvey, GM, Sims, DW et Shivji, MS . 2015 . Migrations répétées et lointaines d'un prédateur philopatrique ciblant des écosystèmes très contrastés . *Rapports scientifiques* 5 : 11202 . [CrossRef Google Scholar PubMed](#)

Maisey, J. G . 2012 . Qu'est-ce qu'un «élasmobranche»? L'impact de la paléontologie dans la compréhension de la phylogénie et de l'évolution des élasmobranches . *Journal of Fish Biology* 80 : 918 - 951 . [CrossRef Google Scholar PubMed](#)

Malyshkina, TP, Gonzáles-Barba, G., et Bannikov, AF . 2013 . Registres de dents d'élasmobranches dans le Bartonien du nord du Caucase (Russie) et de Crimée (Ukraine) . *Journal paléontologique* 47 : 98 - 103 . [CrossRef Google Scholar](#)

Moss, S. A . 1972 . Le mécanisme d'alimentation des requins de la famille des Carcharhinidae . *Journal of Zoology* 167 : 423 - 436 . [CrossRef Google Scholar](#)

Münster, GG 1842 . Beschreibung einiger fossilen Fischzähne aus dem Tertiär-Becken von Wien . *Beiträge zur Petrefacten-Kunde* 5 : 65 - 69 . [Google Scholar](#)

Patnaik, R., Sharma, KM, Mohan, L., Williams, BA, Kay, R. et Chatrath, P .. 2014 . Restes de vertébrés supplémentaires du début du Miocène de Kutch, Gujarat . *Publication spéciale de la Paleontological Society of India* 5 : 335 - 351 . [Google Scholar](#)

Pimiento, C., Gonzales-Barba, G., Hendy, AJW, Jaramillo, C., MacFadden, BJ, Montes, C., Suarez, SC, et Shippritt, M .. 2013 . Chondrichtyens du début du Miocène de la Formation de Culebra, Panama: une fenêtre sur la faune des vertébrés marins avant la fermeture de la Voie maritime d'Amérique centrale . *Journal of South American Earth Sciences* 42 : 159- 170 . [CrossRef Google Scholar](#)

Pimm, SL, Russell, GJ, Gittleman, JL et Brooks, TM . 1995 . L'avenir de la biodiversité . *Science* 269 : 347 - 350 . [CrossRef Google Scholar PubMed](#)

Purdy, RW, Schneider, VP, Applegate, SP, McLellan, JH, Meyer, RL et Slaughter, BH . 2001 . Les requins néogènes, les raies et les poissons osseux de Lee Creek Mine, Aurora, Caroline du Nord . *Contributions du Smithsonian à la paléobiologie* 90 : 71 - 202 . [Google Scholar](#)

Randall, JE 1992 . Examen de la biologie du requin tigre (*Galeocerdo cuvier*) . *Recherche marine et eau douce* 43 : 21 - 31 . [CrossRef Google Scholar](#)

Reinecke, T., Louwye, S., Havekost, U., et Moths, H .. 2011 . La faune d'élasmobranches de la fin du Burdigalien, Miocène, à Werder-Uesen, Basse-Saxe, Allemagne, et sa relation avec les faunes du début du Miocène sur l'Atlantique Nord, la Paratéthys centrale et la Méditerranée . *Palaeontos* 20 : 1 - 170 . [Google Scholar](#)

Rohlf, FJ 2017 . *tpsDig2, version 2.31* . Département d'écologie et d'évolution, Université d'État de New York, Stony Brook . [Google Scholar](#)

Stein, RW, Mull, CG, Kuhn, TS, Aschliman, NC, Davidson, LNK, Joy, JB, Smith, GJ, Dulvy, NK et Mooers, AO . 2018 . Priorités mondiales pour la conservation de l'histoire évolutive des requins, des raies et des chimères . *Écologie de la nature et évolution* 2 : 288 -298 . [CrossRef Google Scholar PubMed](#)

Stoutamire, S. 1975 . *Une nouvelle faune vertébrée du Miocène moyen de la Floride Panhandle* . M.Sc. thèse. Université Texas Tech, Lubbock. [Google Scholar](#)

Stromer, E . 1903 . Haifischzähne aus dem unteren Mokattam bei Wasta en Egypten . *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie* 1 : 29 - 41 . [Google Scholar](#)

Stromer, E . 1905 . Die Fischreste des mittleren und oberen Eocäns von Ägypten. I. Teil: Selachii, B. Squaloidei, und II. Teil: Teleostomi, A. Ganoidei . *Beiträge zur Paläontologie und Geologie Österreich – Ungarns* 18 : 163 - 185 . [Google Scholar](#)

Sulikowski, JA, Wheeler, CR, Gallagher, AJ, Prohaska, BK, Langan, JA et Hammerschlag, N .. 2016 . Saisonnière et variation étape de la vie de l'écologie de la reproduction d'un prédateur de sommet de marine, le requin tigre *Galeocerdo cuvier* , à un endroit protégé à prédominance féminine . *Biologie aquatique* 24 : 175 - 184 . [CrossRef Google Scholar](#)

Sweydan, S., Merzeraud, G., Essid, EM, Marzougui, W., Temani, R., Ammar, HK, Marivaux, L., Vianey-Liaud, M., Tabuce, R., et Adnet, S. . 2019 . Une faune d'élasmobranches retravaillée de Tunisie donnant un aperçu des faunes Téthiennes de l'Éocène-Oligocène . *Journal of African Earth Sciences* 149 : 194 - 206 . [CrossRef Google Scholar](#)

Underwood, CJ, Ward, DJ, King, C., Antar, SM, Zalmout, IS et Gingerich, PD . 2011 . Faunes de requins et de raies au milieu et à la fin de l'Éocène de la région de Fayoum, Égypte . *Actes de l'Association des géologues* 122 : 47 - 66 . [CrossRef Google Scholar](#)

Van Beneden, PJ 1873 . Paléontologie des vertébrés . Pp. 353 - 388 dans Van Bemmelen, ME, éd. *Patria Belgica, Encyclopédie nationale ou exposé méthodique de toutes les connaissances relatives à la Belgique ancienne et moderne, physique, sociale et intellectuelle* . 1. Bruylant-Christophe et Cie, Bruxelles . [Google Scholar](#)

Ward, DJ et Bonavia, CG . 2001 . Ajouts et examen de la faune des requins et des raies du Miocène de Malte . *Naturaliste de la Méditerranée centrale* 3 : 131 - 146 . [Google Scholar](#)

Weigmann , S . 2016 . Liste de contrôle annotée des requins vivants, des batoïdes et des chimères (Chondrichthyes) du monde, avec un accent sur la diversité biogéographique . *Journal of Fish Biology* 88 : 837 - 1037 . [CrossRef Google Scholar PubMed](#)

Blanc , El 1926 . Poissons de l'Éocène du Nigéria . *Bulletin de la Commission géologique du Nigéria* 10 : 1 - 82 . [Google Scholar](#)

Blanc , E. I . 1955 . Notes sur les requins tertiaires africains . *Bulletin de la Commission géologique du Nigéria* 5 : 319 - 325 . [Google Scholar](#)

Zelditch , ML , Swiderski , DL et Sheets , HD . 2012 . *Morphométrie géométrique pour les biologistes: une introduction* . Academic Press , Londres . [Google Scholar](#)