



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA CATARINA  
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

Mateus Rachewsky de Alencar

**Relação entre a organização encefálica e o hábito de vida treze espécies de  
elasmobrânquios do Atlântico Sudoeste**

Florianópolis

2024

Mateus Rachewsky de Alencar

**Relação entre a organização encefálica e o hábito de vida de treze espécies de  
elasmobrânquios do Atlântico Sudoeste**

Dissertação submetida ao Programa de Pós graduação em  
Ecologia da Universidade Federal de Santa Catarina para a  
obtenção do título de Mestre em Ecologia.  
Orientador: Prof<sup>o</sup> Dr. Renato Hajenius Aché de Freitas

Florianópolis

2024

Alencar, Mateus Rachewsky de

Relação entre a organização encefálica e o hábito de vida de treze espécies de elasmobrânquios do Atlântico Sudoeste / Mateus Rachewsky de Alencar ; orientador, Renato Hajenius Aché de Freitas, 2024.

51 p.

Dissertação (mestrado profissional) - Universidade Federal de Santa Catarina, Centro de Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Florianópolis, 2024.

Inclui referências.

1. Ecologia. 2. Tubarões. 3. Raias. 4. Neuroecologia. 5. Sistema nervoso. I. Freitas, Renato Hajenius Aché de. II. Universidade Federal de Santa Catarina. Programa de Pós-Graduação em Ecologia. III. Título.

Mateus Rachewsky de Alencar

**Relação entre a organização encefálica e o hábito de vida de treze espécies de  
elasmobrânquios do Atlântico Sudoeste**

O presente trabalho em nível de Mestrado foi avaliado e aprovado, 04 de junho de 2024, pela  
banca examinadora composta pelos seguintes membros:

Prof. Guilherme Renzo Rocha Brito, Dr.  
Universidade Federal de Santa Catarina

Natascha Wosnick, Dra.  
Universidade Federal do Paraná - UFPR

Certificamos que esta é a versão original e final do trabalho de conclusão que foi julgado  
adequado para obtenção do título de mestre em Ecologia.

---

Coordenação do Programa de Pós-Graduação

---

Prof. Dr. Renato Hajenius Aché de Freitas, Dr.(a)  
Orientador(a)

Florianópolis, 2024

## AGRADECIMENTOS

Quero começar agradecendo meu pai e minha mãe por todo o amor, apoio e compreensão durante essa jornada inteira. Houveram altos e baixos e vocês sempre estiveram (e estarão) comigo!

Agradeço imensamente ao meu orientador Renato por ter me dado a oportunidade de fazer esse trabalho e também me acompanhou em todas as etapas, mudanças e editais, sempre apoiando e acalmando minhas ansiedades com calma. Ao prof Luis, Dani e Luiza por terem me guiado e auxiliado nos inúmeros testes e gráficos no R. Aos vários colegas de laboratório (e de fora também!) que toparam passar manhãs e tardes no meu “açougue”, abrindo cabeças e saindo de lá com aquele cheirinho agradável de peixe. À Sofia, que fez dessa experiência um novo trabalho, dando continuidade a essa linha de pesquisa tão ignorada.

Agradeço à Karla e Mitie do Multiusuário por sempre cederem o espaço do laboratório com um sorriso, por todas as risadas, companhia e por toda a calma, direcionamento e incentivo nos momentos de surto e desespero (especialmente naquele fatídico dia).

Agradeço a todas as amigas que me acompanharam até agora. À Débora, minha companheira de apartamento por ser essa pessoa doce e gentil que me ajudou a superar diversas crises. Por todos os momentos compartilhados, almoços com reboco de batata, maratonas de anime e motinhos de panteiga. Ao Pedro que se tornou uma parte tão presente na minha vida nesses últimos anos. Obrigado por todas as noites pós-vôlei fofocando, digo... conversando horas a fio, pelos roles e (claro) pelo vôlei de qualidade duvidosa. Sabes que jogando comigo, você sempre terá um teto, amigo! Ao Renato que, mesmo distante se fez muito presente nos altos e nos baixos também. Obrigado pelas incontáveis horas jogando, rindo e pelas conversas, conselhos e desabafos! A todos os amigos que fiz nos mais diversos vôleis pela cidade. Quem me conhece, sabe que esse esporte foi uma das minhas principais terapias e, com as pessoas certas, é sempre muito mais prazeroso. Estar com vocês é bom demais e me faz sentir que tenho uma família em cada quadra!

Por fim, agradeço a UNIEDU pela concessão da bolsa de Mestrado, que viabilizou minha pesquisa.

Já dizia o Tio Iroh: “Não tem nada errado em deixar as pessoas que te amam te ajudarem.” Eu jamais teria chego até aqui sozinho. Para todas as pessoas que fizeram parte da minha vida de alguma maneira durante esse processo, meus mais sinceros agradecimentos. Muito obrigado!!

## RESUMO

Tendo em vista que elasmobrânquios são animais de alta importância ecológica, apresentando encéfalos com inovações e padrões mantidos pela maioria dos vertebrados, entender como tal encéfalo se organiza representa um passo importante para compreender como esses animais se comportam e lidam com os mais diversos desafios impostos a eles. Os encéfalos de treze espécies de elasmobrânquios, sendo quatro espécies já trabalhadas em literatura, juntamente com nove espécies nunca estudadas neste âmbito, foram analisados, buscando estabelecer conexões entre sua organização e os hábitos de vida de cada espécie. Para a comparação, o volume relativo de cada região encefálica foi averiguado e as espécies foram divididas em três hábitos: demersal, pelágico e batipelágico. Aproximadamente 27% das espécies tiveram encéfalos semelhantes entre si e se observou a formação de dois grandes grupos. Além disso, as distribuições volumétricas nos encéfalos das espécies apresentando os três diferentes hábitos apresentaram-se diferentes entre si, indicando que o ambiente exerce certa influência na organização encefálica. Nota-se que a organização encefálica varia entre as espécies e que, de maneira geral, espécies com hábitos semelhantes foram agrupadas, independentemente de relações filogenéticas. Isso é reforçado especialmente pelo posicionamento de *Squatina guggenheim* e *Isurus oxyrinchus* no dendrograma. *S. guggenheim*, o único tubarão demersal deste trabalho, ficou próximo de todas as outras raias demersais, enquanto *I. oxyrinchus* foi a única espécie a ficar afastada tanto de outras espécies de mesmo hábito quanto de outras espécies de tubarões analisadas, provavelmente devido ao tamanho de seu telencéfalo, que foi semelhante ao de diversas outras raias demersais. Neste trabalho, os maiores telencéfalos foram registrados em espécies pelágicas e batipelágicas, o que vai de encontro com o que já é conhecido em literatura. Apesar de não ter sido realizada uma análise funcional, o presente trabalho corrobora, de maneira geral, com a hipótese levantada aqui e em outros estudos de que os encéfalos dos elasmobrânquios podem ter evoluído em resposta aos hábitos específicos de cada espécie, em vez de serem determinadas estritamente pela sua linhagem evolutiva. Tendo em vista que apenas 16% das espécies descritas de elasmobrânquios possuem investigações sobre a sua neurobiologia, além do fato de ser o primeiro trabalho da área no Atlântico Sudoeste, nota-se ainda um grande déficit de informações na área. Assim, sugere-se a ampliação desses tipos de estudos, pois podem auxiliar no entendimento de aspectos ecológicos desses animais.

**Palavras chave:** Tubarões; Raias; Sistema nervoso; Neuroecologia.

## ABSTRACT

Considering elasmobranchs are animals of high ecological importance, showing encephalic innovations and patterns kept by most vertebrates, understanding how said encephalon organizes represents an important step towards understanding how these animals behave and deal with the challenges imposed to them. The encephalons of thirteen elasmobranch species, being four species already investigated in literature, along with those of nine species never studied in this scope, were analyzed, seeking to establish connections between their brain organization and the life habits of each species. To compare them, the relative volume of each encephalic region was accessed and the species were divided between three habits: demersal, pelagic and bathypelagic. Volumetric distribution in the brains of the species present in the three habitats differed from each other, corroborating the hypothesis raised by other authors that the environment exerts certain influence on brain organization. Furthermore, approximately 27% of the species had similar brains, and the formation of two major groups among the analyzed species was observed. Noticeably, brain organization varies among species and, generally, species with similar habits were grouped together, regardless of phylogenetic relationships. This is reinforced especially by the placement of *Squatina guggenheim* and *Isurus oxyrinchus* in the dendrogram. *S. guggenheim*, the only demersal shark in this study, was closer to all other demersal ray species, while *I. oxyrinchus* was the only species to remain distinct from other species of the same habitat, as well as from other analyzed shark species, likely due to the size of its telencephalon, which was similar to that of several other demersal rays. In this study, the largest telencephalons were recorded in pelagic and bathypelagic species, which matches what has been found in previous literature. Although no functional analyses were conducted, the present study generally corroborates with the hypothesis put forth here and in other studies that the brains of elasmobranchs may have evolved in response to the specific habits of each species, rather than being strictly determined by their evolutionary lineage. Considering that only 16% of described elasmobranch species have some sort of investigations into their neurobiology, in addition to this being the first work of its kind in the Southwest Atlantic, there is still a significant deficit of information in the field. Therefore, it is suggested the expansion of these types of study, as they can aid in the understanding of ecological aspects of these animals.

**Keywords:** Sharks; Rays; Nervous system; Neuroecology.

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Vista dorsal e lateral de encéfalos de *Carcharhinus leucas* (A-D) e *Orectolobus ornatus* (E-H), ilustrando as cinco regiões encefálicas. Encéfalos não estão em escala. Adaptado de YOPAK et al., 2007.....1  
5
- Figura 2. Encéfalo de *Pseudobatos horkelii* A. Inteiro B. Dissecado. Tel = Telencéfalo; Mes = Mesencéfalo; Die = Diencéfalo; Cer = Cerebelo; Med = Medula oblongata.....21
- Figura 3. Média do volume relativo de cada região encefálica para as 13 espécies. Letras diferentes indicam diferença significativa (Friedman e Durbin-Conover) entre as proporções de volume de cada região encefálica para cada espécie, separadamente. Para abreviação das espécies, vide Tabela 2.....25
- Figura 4. Dendrograma com barras demonstrando a proximidade entre as 13 espécies. Heatmap resultante da matriz de correlação da PERMANOVA Par-a-Par entre as 13 espécies. Barras no dendrograma indicam espécies com encéfalos similares e colchetes unem espécies distantes no dendrograma que também apresentaram similaridades. Valores positivos no Heatmap indicam semelhança na PERMANOVA, enquanto valores negativos indicam diferença. Para abreviação das espécies, vide Tabela 2.....26

## **LISTA DE TABELAS**

Tabela 1. Lista de hábitos de vida de elasmobrânquios de acordo com a FishBase.....	
.....	23
Tabela 2. Abreviação, classificação, número de indivíduos e hábito de vida das espécies analisadas.....	24
Tabela 3. PERMANOVA entre os diferentes hábitos de vida analisados.....	
.....	24

## SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	12
2. OBJETIVOS.....	17
2.1 GERAL.....	17
2.2 ESPECÍFICOS.....	17
3.METODOLOGIA.....	17
3.1 ESPÉCIMES.....	17
3.2 PREPARO DO MATERIAL.....	18
3.3 ORGANIZAÇÃO ENCEFÁLICA.....	19
3.4 ANÁLISE ESTATÍSTICA.....	20
3.5 RELAÇÃO ENTRE OS DADOS DAS PARTES ENCEFÁLICAS E A ECOLOGIA.....	20
4. RESULTADOS.....	22
5. DISCUSSÃO.....	25
6. CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	34
REFERÊNCIAS.....	35
ANEXO 1- DADOS DOS INDIVÍDUOS ANALIZADOS.....	42
ANEXO 2 – ENCÉFALOS DISSECADOS.....	49

## 1. INTRODUÇÃO

A classe Chondrichthyes é composta por aproximadamente 1360 espécies viventes, representando uma linhagem de divergência antiga na árvore evolucionária dos vertebrados (EBERT *et al.*, 2021; LAST, 2007; 2016). São observadas duas subclasses: Holocephalii (57 espécies), representada pelas quimeras e Elasmobranchii, representada pelos tubarões e raias (GADIG; ROSA, 2023). Dentro de elasmobrânquios, são englobadas duas superordens: Batoidea (raias), com 669 espécies válidas, e Selachii (tubarões modernos), com 537 espécies válidas (GADIG; ROSA, 2023; EBERT *et al.*, 2021; LAST, 2016). Por ser um grupo muito biodiverso, os elasmobrânquios apresentam uma grande gama de habitats, contemplando desde ambientes completamente pelágicos até ambientes bentônicos (CAILLIET, 2005; MUSICK, 2004), bem como ocupam diferentes posições na cadeia trófica. Tubarões de maior porte, como os tubarões-martelo, *Sphyrna* sp., são considerados predadores de topo, ao passo que alguns de menor porte, como *Squatina guggenheim* e *Rhizoprionodon lalandii* são mesopredadores (BORNATOWSKI, 2014).

Em cascatas tróficas, os efeitos *bottom-up* e *top-down*, quando ocorrem de maneira natural, desempenham papéis cruciais na manutenção dos ecossistemas (MORAN, 1996). Porém, a retirada gradual ou abrupta de um predador do ambiente pode causar impactos significativos na teia alimentar. A hipótese da liberação de mesopredadores sugere que a remoção de um predador de topo resulta em um aumento substancial na população de mesopredadores, ao passo que a população de suas presas diminui (SOULÉ, 1988). A taxa com que determinada espécie consegue repor indivíduos de sua população está diretamente ligada à sua capacidade de resistir ou se recuperar de tal impacto (LOWERRE-BARBIERI *et al.*, 2017).

Elasmobrânquios estão entre os animais com as taxas máximas de crescimento populacional intrínseco mais baixas e com longos períodos de duplicação populacional, que

podem se estender por mais de 30 anos (FINUCCI, 2024). Devido a essas características biológicas, os elasmobrânquios são um dos grupos mais ameaçados mundialmente e, de acordo com a Lista Vermelha de Espécies Ameaçadas (IUCN, 2024), aproximadamente 35% de suas espécies apresentam algum grau de risco de extinção. A principal ameaça para o grupo é a sobrepesca, seja como fauna acompanhante ou como alvo (STEVENS *et al.*, 2000; VÖGLER *et al.*, 2003), pois as populações são incapazes de repor seus indivíduos na mesma taxa em que eles são eliminados, podendo levar até décadas para uma recuperação populacional satisfatória (STEVENS *et al.*, 2000). Concomitante a isso, há uma falta de controle na comercialização destes animais e escassez de políticas de conservação dos mesmos (BORNATOWSKI, 2014).

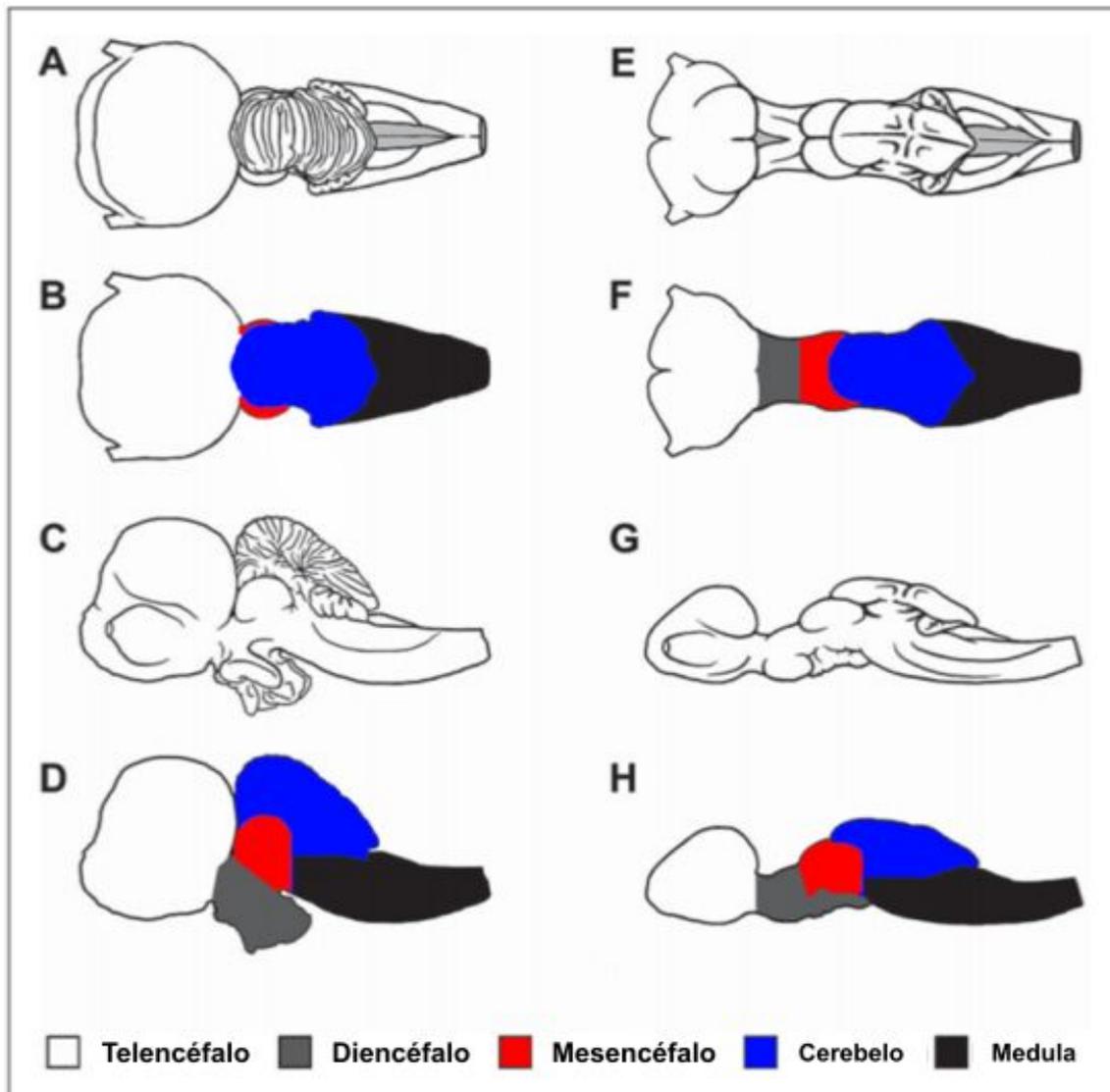
Reduzir as taxas de defaunação requer a implementação de políticas de conservação baseadas em dados científicos atuais sobre a taxonomia, ecologia e estado de conservação das espécies. Porém, o entendimento que se tem da biologia básica de muitas espécies é inadequado (SANDOVAL-CASTILLO, 2019). Além disso, as informações existentes, na maioria das vezes, são taxonomicamente (DONALDSON *et al.*, 2016) e geograficamente (MEIJAARD *et al.*, 2015) enviesadas. Além disso, apesar de diversos elasmobrânquios terem certa importância econômica (MYRICK, 2014), a maioria das espécies ainda foi pouco estudada (ALENCAR, 2021; DOMINGUES *et al.*, 2018; SANDOVAL-CASTILLO, 2019). Tendo isso em mente, encontrar outros meios de investigar a ecologia desses animais pode ser de grande ajuda para cobrir as lacunas que existem nessa área.

Já foram encontradas evidências de que diversos fatores ecológicos, como dieta, habitat e comportamentos sociais, estão relacionados com padrões de organização encefálica (NORTHCUTT, 1977, 1989; YOPAK, 2012; YOPAK *et al.*, 2007) e que variações no encéfalo, na maioria das vezes, não podem ser explicadas por relações filogenéticas. Tais variações, denominadas de cerebrótipo (CLARK *et al.*, 2001; IWANIUK; HURD, 2005), de

maneira geral refletem similaridades ecológicas, onde padrões de organização encefálica semelhantes são encontrados em animais com estilos de vida parecidos em termos de, por exemplo, estratégia de caça, padrão de movimentação, estratégias reprodutivas, etc. Isso é verdadeiro para diversos grupos, como peixes teleósteos (KOTRSCHAL; PALZENBERGER, 1992; HUBER *et al.*, 1997; KOTRSCHAL *et al.*, 1998), aves (IWANIUK; HURD, 2005), mamíferos (CLARK *et al.*, 2001; DE WINTER; OXNARD, 2001) e elasmobrânquios (YOPAK *et al.*, 2007).

Os condrictes foram os primeiros animais a apresentarem um cerebelo verdadeiro, caracterizando o arquétipo cerebral homólogo de vertebrados (tripartite) (STRIEDTER, 2005), sendo rostrocaudalmente constituído de prosencéfalo (telencéfalo e diencéfalo), mesencéfalo e rombencéfalo (cerebelo e medula oblongata) (YOPAK, 2012), conforme demonstrado na Figura 1. Por ocuparem uma grande gama de nichos aquáticos (MUSICK *et al.*, 2004), os elasmobrânquios apresentam variações encefálicas consideráveis (NORTHCUTT 1977, 1978; YOPAK *et al.*, 2007; YOPAK, 2008; LISNEY *et al.* 2008) e, também, estreitas relações entre tamanho cerebral e encefalização com o tamanho corporal, principalmente se comparados a outros vertebrados ectotérmicos (BAUCHOT *et al.*, 1976). As funções das diferentes regiões encefálicas em elasmobrânquios ainda vêm sendo discutidas na literatura recente (ALENCAR, 2021).

**Figura 1.** Vista dorsal e lateral de encéfalos de *Carcharhinus leucas* (A-D) e *Orectolobus ornatus* (E-H), ilustrando as cinco regiões encefálicas. Encéfalos não estão em escala. Adaptado de YOPAK *et al.*, 2007.



O cerebelo é uma região com funções ainda a serem debatidas (MONTGOMERY *et al.*, 2012; BAUMANN *et al.* 2014), porém evidências apontam para funções de modulação de atividades motoras, correção de erros na movimentação e rastreamento/monitoramento de presas (YOPAK, 2012). O mesencéfalo, por sua vez, é uma região que está associada principalmente ao processamento de informações visuais e também está envolvido na integração de estímulos eletro e mecanosensoriais (YOPAK, 2012, 2022). Vale ressaltar que o mesencéfalo é, muitas vezes tratado como “*brain-stem*” ou “tronco encefálico”, divisão que

inclui a medula oblongata e o mesencéfalo. O bulbo olfatório é o responsável por captar informações químicas na água, caracterizando o olfato dos elasmobrânquios (YOPAK, 2014). Antigamente, acreditava-se que o telencéfalo era inteiramente dominado por estímulos olfatórios (KAPPERS, 1906; JOHNSTON, 1911; BÄCKSTRÖM, 1924). Atualmente, já foi demonstrado que essa área funciona de maneira similar ao de outros vertebrados (NORTHCUTT, 1989) e que apenas uma porção recebe projeções olfatórias secundárias (SMEETS, 1998; HOFMANN; NORTHCUTT, 2008). Artigos já evidenciaram que o telencéfalo contribui de forma significativa para o processamento e modulação de outros sentidos além do olfato, assim como funções cognitivas mais elaboradas (EBBESSON, 1972; SMEETS, 1998; HOFMANN; NORTHCUTT, 2008). Pouco se sabe sobre as funções específicas do diencéfalo (YOPAK, 2012), mas ele apresenta as mesmas divisões dos outros vertebrados: epitélamo, tálamo e hipotálamo, então se acredita que suas funções também sejam similares (NORTHCUTT, 1989).

Mesmo sendo um grupo chave na evolução do cérebro de vertebrados (YOPAK *et al.*, 2010), ainda existem poucos dados quanto ao tamanho relativo das diferentes áreas do encéfalo desses animais em relação às outras classes de vertebrados, como peixes teleósteos (YOPAK *et al.*, 2007) e estudos com a proposta de averiguar tais diferenças no tamanho relativo de cada região são escassos sendo que poucos relacionam dados morfológicos com dados funcionais, como a ecologia dos animais (ALENCAR, 2021). Fazer essa associação pode se mostrar um meio eficaz de prever a ecologia das espécies de elasmobrânquios, mesmo sem ter acesso ao animal em seu habitat natural.

Sendo assim, a hipótese do presente trabalho é que espécies com hábitos de vida semelhantes apresentam cerebrótipos semelhantes. Então, ao observar o cérebro, também

pode ser possível ter uma ideia da ecologia de determinada espécie, mesmo sem acesso ao animal vivo em seu habitat.

## 2. OBJETIVOS

### 2.1 Geral

Avaliar se o hábito de vida de espécies de elasmobrânquios está relacionado com suas características encefálicas, comparando diferentes espécies.

### 2.2 Específicos

- Dimensionar o volume (dados anatômicos) das diferentes regiões encefálicas (telencéfalo, mesencéfalo, diencéfalo, cerebelo e medula) de espécies de elasmobrânquios e compará-las entre si.
- Correlacionar os dados anatômicos com a função neurológica de cada região, bem como com o hábito de vida de cada espécie.

## 3. METODOLOGIA

### 3.1 Espécimes

Foram analisados indivíduos de treze espécies, sendo cinco tubarões (*Isurus oxyrinchus*, *Prionace glauca*, *Sphyrna lewinii*, *Sphyrna zygaena* e *Squatina guggenheim*) e oito raias (*Atlantoraja castelnaui*, *Dasyatis hypostigma*, *Gymnura altavela*, *Myliobatis goodei*, *Pseudobatos horkelii*, *Rhinoptera bonasus*, *Sympterygia acuta* e *Sympterygia bonapartii*) (Tabela 2). Os indivíduos analisados foram obtidos como fauna acompanhante da pesca artesanal<sup>1</sup> de duas comunidades na Ilha de Florianópolis, sendo uma localizada na praia

---

<sup>1</sup> Licença SISBio: 74162

dos Ingleses e a outra na praia do Pântano do Sul, sendo congelados dentro de algumas horas após o desembarque. As coletas foram efetuadas com aviso prévio dos pescadores e ocorreram entre os anos de 2019 e 2023. Alguns exemplares de *I. oxyrinchus* (n = 15), *P. glauca* (n = 9) e *S. guggenheim* (n = 2) foram doados pelo Laboratório de Dinâmica Populacional Pesqueira do Instituto de Oceanografia da Universidade Federal do Rio Grande (FURG). Os indivíduos foram identificados até o nível de espécie a partir de literatura especializada (BORNATOWSKI; ABILHOA, 2012; GOMES *et al.*, 2019).

### **3.2 Preparo do material**

Os espécimes adquiridos foram congelados o mais rápido possível após a obtenção. Para a fixação dos tecidos, as cabeças foram descongeladas e os encéfalos foram completamente removidos, sendo separados da medula espinhal caudal até a porção caudal da fossa rombóide na região do primeiro nervo espinhal cervical completo, seguindo as instruções de Northcutt, 1977, e submersos em uma solução de Álcool, Formaldeído e Ácido Acético (AFA), onde permaneceram por uma semana, conforme descrito por Demski e Northcutt (1996).

Após esse período, os encéfalos foram retirados da solução AFA e armazenados em álcool 97%. O material foi medido, com auxílio de um paquímetro digital, com precisão de uma casa decimal, e pesado em uma balança de precisão, levando em conta duas casas decimais. Possíveis alterações nessas medidas ocasionadas pelo processo de fixação não foram levadas em conta na elaboração do trabalho.

### **3.3 Organização encefálica**

Após a pesagem total do encéfalo, as diferentes regiões encefálicas (telencéfalo, diencéfalo, mesencéfalo, cerebelo e medula) foram separadas com um bisturi, de acordo com

a descrição de Northcutt (1977). O limite caudal do telencéfalo foi determinado como um plano que se estende da fronteira caudal do quiasma óptico. O limite caudal do diencéfalo foi determinado com um plano que se estende do polo rostral do *tectum* óptico até o polo caudal do infundíbulo. Os nervos ópticos não foram incluídos na pesagem do diencéfalo, sendo seccionados dentro de 2mm do quiasma. Para o cerebelo, foi considerado todo o tecido situado dorsalmente a uma transecção rostro-caudal logo abaixo do lábio ventral da aurícula cerebelar. O limite caudal da medula, como dito antes, foi delimitado na altura do primeiro nervo espinhal cervical completo (Figura 2). Todos os nervos cranianos foram seccionados na base do cérebro, não sendo contabilizados na pesagem.

**Figura 2.** Encéfalo de *Pseudobatos horkelii* A. Inteiro B. Dissecado. Tel = Telencéfalo; Mes = Mesencéfalo; Die = Diencéfalo; Cer = Cerebelo; Med = Medula oblongata



Tendo individualizado cada região, as mesmas foram medidas e pesadas, obtendo assim, a proporção que elas representam do peso total. O volume foi estimado como descrito por Lisney (2007), e esse resultado foi comparado com o volume total do encéfalo, estimando o volume relativo que cada região representa (Anexo 1).

### 3.4 Análise estatística

Inicialmente, foi realizado o teste de Friedman (FRIEDMAN, 1937), comparando o volume relativo de cada região encefálica de cada espécie. Para averiguar onde haviam diferenças/semelhanças, foi aplicado o pós-teste de Durbin-Conover (PARK, 1975; JOHN; BEST, 1999). Valores menores que 0,05 foram considerados estatisticamente significativos.

Foram realizadas duas Análises de Variância Permutacional Multivariada Par-a-Par (Paired PERMANOVA) (ANDERSON, 2001) para a comparação do encéfalo como um todo entre as diferentes espécies e os diferentes hábitos. Valores menores que 0,05 foram considerados estatisticamente significativos. Para melhor visualização dos resultados, uma matriz de correlação com os valores obtidos foi desenvolvida. Todos os testes foram feitos no programa R (R Core Team, 2024).

### 3.5 Relação entre os dados das porções encefálicas e a ecologia

As funções das regiões encefálicas foram determinadas a partir de literatura (*e.g.* NORTHCUTT, 1977; YOPAK, 2010, 2012), bem como os hábitos de vida de cada animal. Os dados das diferentes espécies obtidos anteriormente em literatura, foram comparados com os obtidos neste trabalho, buscando estabelecer uma conexão entre a ecologia dos animais e o volume relativo de cada região. Isso também foi feito entre as diferentes espécies, procurando agrupar aquelas com aspectos ecológicos semelhantes, avaliando se seus encéfalos também são semelhantes. Para tal agrupamento, os hábitos de vida foram obtidos principalmente por meio da plataforma FishBase.

**Tabela 1.** Lista de hábitos de vida de elasmobrânquios de acordo com a FishBase.

Hábito	Definição
--------	-----------

Associado a recife	Que vive e se alimenta em ou perto de recifes de coral.
Batidemersal	Que tem capacidade de natação livre, mas vive e se alimenta no fundo do mar, em profundidades abaixo dos 200 m.
Batipelágico	Que vive e se alimenta na coluna d'água entre 200m e 7000m de profundidade.
Bentopelágico	Que vive e se alimenta tanto no fundo quanto na coluna d'água.
Demersal	Que tem capacidade de natação livre, mas vive e se alimenta no fundo do mar.
Pelágico	Que vive e se alimenta na coluna d'água entre 0m e 200m de profundidade.

#### 4. RESULTADOS

Foram analisados 158 indivíduos, distribuídos entre as doze espécies. Entre eles, três dos seis hábitos descritos pela plataforma FishBase foram observados: Batipelágico (BP), Demersal (DM) e Pelágico (PL) (Tabela 2).

**Tabela 2.** Abreviação, classificação, número de indivíduos e hábito de vida das espécies analisadas

Abreviação	Ordem	Família	Gênero	Espécie	n	Hábito
a_cas	Rajiformes	Arhynchobatidae	<i>Atlantoraja</i>	<i>castelnaui</i>	10	DM
s_acu			<i>Sympterygia</i>	<i>acuta</i>	8	DM
s_bon			<i>Sympterygia</i>	<i>bonapartii</i>	12	DM
d_hyp	Myliobatiformes	Dasyatidae	<i>Dasyatis</i>	<i>hypostigma</i>	26	BP
g_alt		Gymnuridae	<i>Gymnura</i>	<i>altavela</i>	13	DM
m_goo		Myliobatidae	<i>Myliobatis</i>	<i>goodei</i>	10	BP
r_bon		Rhinopterae	<i>Rhinoptera</i>	<i>bonasus</i>	8	BP
p_hor	Rhinoprístiformes	Rhinobatidae	<i>Pseudobatos</i>	<i>horkelii</i>	20	DM
s_gug	Squatiniiformes	Squatinae	<i>Squatina</i>	<i>guggenheim</i>	9	DM
i_oxy	Lamniformes	Lamnidae	<i>Isurus</i>	<i>oxyrinchus</i>	17	PL
p_gla	Carcharhiniiformes	Carcharhinidae	<i>Prionace</i>	<i>glauca</i>	10	PL
s_lew		Sphyrnidae	<i>Sphyrna</i>	<i>lewinii</i>	11	PL
s_zyg			<i>Sphyrna</i>	<i>zygaena</i>	5	PL

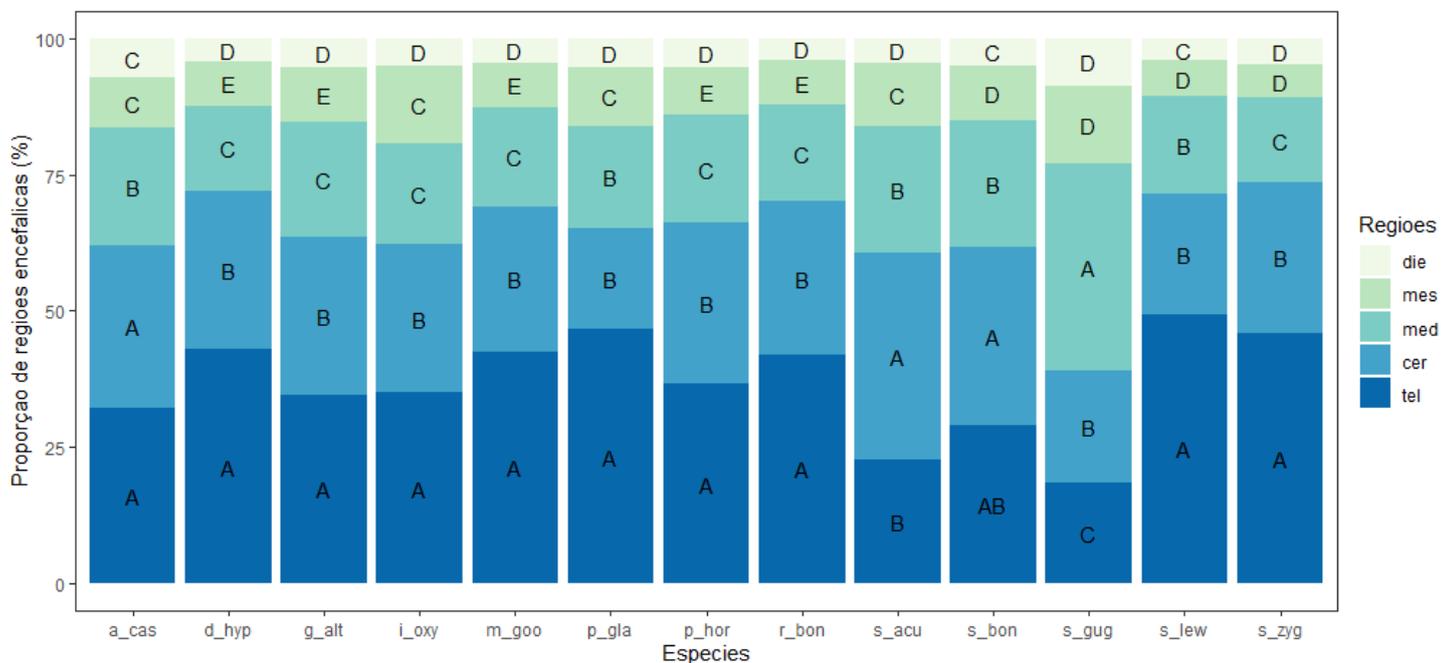
As comparações par-a-par da PERMANOVA apontaram que os encéfalos encontrados nos três hábitos diferem entre si (Pr = 0,001).

**Tabela 3.** PERMANOVA entre os diferentes hábitos de vida analisados

Hábitos	Pr (>F)
Batipelágico X Demersal	0,001
Batipelágico X Pelágico	0,001
Demersal X Pelágico	0,001

Notou-se que o telencéfalo foi a região com maior volume relativo em 10 espécies, sendo que em *Sphyrna lewinii*, ele ocupou 49,4% do volume encefálico total, seguido por *P. glauca* (46,6%) e *S. zygaena* (45,9%). Em *S. acuta* e *S. bonapartii*, a região predominante foi o cerebelo (35,73% e 30,49% respectivamente) e em *S. guggenheim*, a região com maior volume relativo foi a medula oblongata (39,21%) (Figura 3).

**Figura 3.** Média do volume relativo de cada região encefálica para as 13 espécies. Letras diferentes indicam diferença significativa (Friedman e Durbin-Conover) entre as proporções de volume de cada região encefálica para cada espécie, separadamente. Para abreviação das espécies, *vide* Tabela 2.

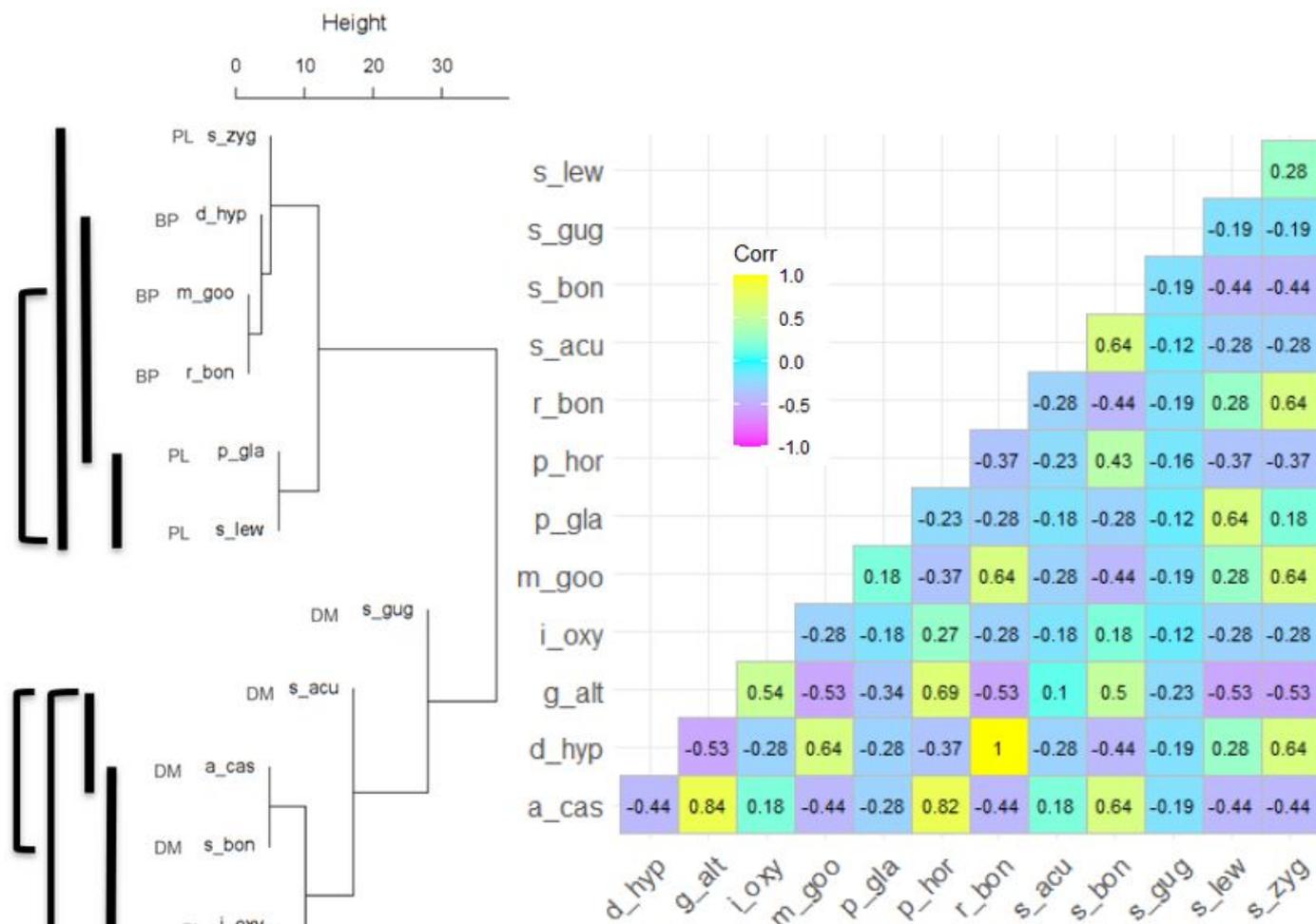


Das comparações par-a-par entre as espécies, aproximadamente 27% das observações foram estatisticamente semelhantes entre si (Figura 4). Os encéfalos de *S. guggenheim* não apresentaram semelhanças com os de nenhuma outra espécie, ao passo que *A. castelnaui*, *S. bonapartii*, *G. altavela*, *S. lewinii* e *S. zygaena* foram semelhantes a outras cinco espécies: *A. castelnaui*, *S. acuta*, *S. bonapartii*, *I. oxyrinchus*, *G. altavela* e *P. horkelii*; e *D. hypostigma*, *M. goodei*, *P. glauca*, *R. bonasus*, *S. lewinii* e *S. zygaena* respectivamente. *I. oxyrinchus*

apresentou semelhanças a quatro outras espécies, sendo todas raias (*A. castelnaui*, *S. bonapartii*, *G. altavela* e *P. horkelii*).

A partir de uma análise de agrupamento hierárquico, um dendrograma foi desenvolvido (Figura 4) com base apenas na dissimilaridade entre os encéfalos, sem levar em consideração proximidades filogenéticas. Percebe-se a formação de dois grandes grupos, onde, com exceção de *I. oxyrinchus*, as espécies batipelágicas e pelágicas formam um grupo, enquanto as demersais (com a adição de *I. oxyrinchus*) formam o outro. *A. castelnaui* e *G. altavela*, *D. hypostigma* e *R. bonasus*, *M. goodei* e *R. bonasus*/*D. hypostigma* e *G. altavela* e *P. horkelii* foram os pares com maiores níveis de semelhança.

**Figura 4.** Dendrograma com barras demonstrando a proximidade entre as 13 espécies. *Heatmap* resultante da matriz de correlação da PERMANOVA Par-a-Par entre as 13 espécies. Barras no dendrograma indicam espécies com encéfalos similares e colchetes unem espécies distantes no dendrograma que também apresentaram similaridades. Valores positivos no *Heatmap* indicam semelhança na PERMANOVA, enquanto valores negativos indicam diferença. Para abreviação das espécies, *vide* Tabela 2.



## 5. DISCUSSÃO

Neste trabalho, novos dados obtidos para os encéfalos de *I. oxyrinchus*, *P. glauca* e duas espécies do gênero *Sphyrna*, já estudadas em trabalhos prévios (NORTHCUTT, 1977, 1989; YOPAK *et al.*, 2007, 2016), foram comparados com os de nove espécies nunca antes estudadas na neurobiologia, sendo oito espécies de raias e uma de tubarão. Notou-se que a

organização encefálica varia entre as espécies e que, de maneira geral, espécies com hábitos de vida semelhantes, mesmo que distantes filogeneticamente, foram agrupadas. Além disso, a proporção de cada região encefálica nas espécies reflete, em boa parte, o esperado para seus respectivos hábitos.

Em estudos como este, em que a comparação é baseada no tamanho relativo, é importante considerar duas suposições fundamentais, como pontuado por Yopak *et al.* (2007): (1) existe uma correlação entre diferentes regiões cerebrais e suas funções/comportamentos associados, e (2) embora tais correlações possam existir, elas não implicam necessariamente em causalidade, sendo mais provavelmente o resultado de uma interação complexa entre adaptação, filogenia e alometria (HARVEY; KREBS, 1990; KOTRSCHAL; PALZENBERGER, 1992; BARTON; HARVEY, 2000). Este trabalho não se propôs a ser uma análise funcional, mas sim uma tentativa de identificar padrões ecológicos com base em dados cerebrais.

Pôde-se notar que houveram diferenças entre os encéfalos das diferentes espécies para os três hábitos de vida, conforme previamente observado por (YOPAK; MONTGOMERY, 2008; LISNEY, 2008) e o dendrograma apontou dois grandes grupos. *S. guggenheim*, *S. acuta*, *A. castelnaui*, *S. bonapartii*, *I. oxyrinchus*, *G. altavela* e *P. horkelii* apresentaram os menores telencéfalos neste trabalho e foram agrupadas entre si. Todas essas espécies, com exceção de *I. oxyrinchus* (única espécie pelágica do grupo) são de hábito demersal, apontando que pode haver sim um padrão na organização encefálica desses animais relacionado a esse tipo de hábitat, especialmente tendo em vista que *S. guggenheim* é um tubarão, enquanto as demais espécies do grupo são raias.

As raias *S. acuta*, *A. castelnaui*, *S. bonapartii*, *G. altavela* e *P. horkelii* habitam de regiões costeiras rasas à plataforma continental, em profundidades de 0 a 190 m (LAST *et al.*, 2016), caracterizando um ambiente de baixa complexidade e sem barreiras. Por habitarem

áreas ainda presentes na zona fótica, pode-se associar o tamanho relativo considerável do mesencéfalo com uma possível importância da visão, seja ela na caça ou para observar a aproximação de predadores, tendo em mente que essas espécies são mesopredadores (BARBINI; LUCIFORA, 2011, 2015; LAST *et al.*, 2016; LEMOS *et al.*, 2024). Lisney *et al.* (2008) constatam que, em raias, o hábito e o estilo de vida desses animais estão muito próximos das relações filogenéticas que as espécies apresentam e sugere que, embora algumas tendências filogenéticas sejam evidentes ao se analisar os encéfalos dos elasmobrânquios, esses padrões são melhor compreendidos pelo estilo de vida das espécies.

*Isurus oxyrinchus* ficou distante das outras espécies pelágicas/batipelágicas, porém, mais importante que isso, ficou também mais distante dos outros tubarões que dependem do movimento contínuo para garantir que a água flua sobre suas brânquias para respirar (ventiladores RAM) (WHITE *et al.*, 2022), sendo eles: *Prionace glauca*, *Sphyrna lewini* e *S. zygaena*. *I. oxyrinchus* apresenta a particularidade de ter sido a única espécie deste trabalho a ser uma espécie com endotermia regional. Tubarões da família Lamnidae apresentam vasos sanguíneos dispostos de maneira a funcionarem como trocadores de calor contracorrente (*retia mirabilia*), sendo associados à uma musculatura aeróbica (“vermelha”) distribuída por toda a extensão de seus corpos (CAREY *et al.*, 1981; BERNAL *et al.*, 2001). Com isso, calor gerado durante a natação é retido e utilizado para aquecer diversas outras partes do corpo. Graças a tal mecanismo, órgãos vitais, como olhos e cérebro, são mantidos em temperaturas mais elevadas, mesmo com baixas temperaturas na água, permitindo uma maior taxa metabólica (BERNAL *et al.*, 2001; DICKSON; GRAHAM, 2004). É possível que, por apresentar um metabolismo mais acelerado (consequência da maior temperatura) (WEGNER *et al.*, 2011), o cérebro de *I. oxyrinchus* tenha se desenvolvido de maneira distinta aos outros tubarões de ventilação RAM. Porém, até o momento, não se tem estudos que apresentem

possíveis correlações entre endotermia e neurobiologia, portanto, sugere-se aqui a ampliação desse tema para tais espécies.

Das espécies estudadas neste trabalho, a única que apresenta uma estratégia alimentar de emboscada é *S. guggenheim* (VÖGLER *et al.*, 2003), o que pode explicar o motivo pelo qual a espécie não só ficou mais distante das outras em seu grupo, como foi estatisticamente diferente de todas as outras espécies estudadas aqui. O padrão encefálico encontrado para *S. guggenheim* aqui também é visto em tubarões e quimeras de profundidade, onde o telencéfalo é reduzido, o cerebelo é liso e a medula é aumentada. Em *Etmopterus baxteri* e *Centroselachus crepidater*, esse aumento da medula foi atribuído aos núcleos que recebem informações dos neuromastos mecanorreceptivos e das ampolas de Lorenzini (YOPAK; MONTGOMERY, 2008; MONTGOMERY *et al.*, 2012). A estratégia de caça adotada por *S. guggenheim* depende principalmente de estímulos das modalidades acima citadas, o que pode explicar o fato de que essa espécie foi a que apresentou o maior volume relativo da medula oblongata. Além disso, *S. guggenheim* e *I. oxyrinchus* apresentaram os maiores mesencéfalos deste estudo, com seu tamanho relativo ao redor dos 14%. O mesencéfalo pode ser dividido em duas partes: *tectum* e *tegmento* (HOFMANN, 1999). Em elasmobrânquios, o *tectum* é associado principalmente à visão, pois recebe a maioria dos aferentes das células ganglionares retiniais (GRAEBER; EBBESSON, 1972). Além disso, ele recebe estímulos de todas as outras regiões (HOFMANN; NORTH CUT, 2008; 2012), indicando que esta região está envolvida no processamento de informações multi-sensoriais (SMEETS, 1998). Elasmobrânquios pelágicos (como *I. oxyrinchus*) tendem a ter mesencéfalos bem desenvolvidos, característica essa atribuída a predação associada à visão (YOPAK *et al.*, 2007; YOPAK, 2012; LISNEY *et al.*, 2008). Já o *tegmento* é muito menos estudado (YOPAK, 2022). Se sabe que ele está intimamente conectado com o *tectum* e provavelmente relacionado com algum nível de processamento visual (EBBESSON; CAMPBELL, 1973).

Também recebe fibras secundárias das modalidades de audição, eletorrecepção e mecanorrecepção, aparentemente sendo um importante núcleo secundário para esses tipos de informações sensoriais (BULLOCK *et al.*, 1982; BOORD; NORTHCUTT, 1982). O caso de *S. guggenheim* é curioso, pois, como visto acima, essa espécie não depende de visão para a obtenção de alimento e, apesar de não ter sido aprofundado neste trabalho, foi possível observar que o *tectum* dessa espécie não é particularmente desenvolvido. Então, como visto pelos autores acima citados, é possível que esta região esteja atuando como um núcleo secundário de processamento de informações sensoriais que não sejam necessariamente a visão, já que a medula oblongata exerce o papel de núcleo primário nessa espécie. Também é possível que haja funcionalidades do mesencéfalo de relevante importância para essa espécie que ainda não foram evidenciadas, particularmente do tegmento.

Tendo sido agrupadas no dendrograma, as três espécies de raias batipelágicas deste trabalho possuem especializações dentárias capazes de esmagar exoesqueletos de moluscos e crustáceos, o que permite uma dieta durofágica (*e.g.* GRAY *et al.*, 1997; SUMMERS, 2000). *R. bonasus* é uma espécie generalista que pode se alimentar de presas duras ou moles dependendo da disponibilidade no ambiente (COLLINS, 2007). Já *D. hypostigma* se alimenta principalmente de animais bentônicos moles ou menos duros (LEMOS, 2024). Lemos (2024) também constatam que há uma variação nos itens alimentares mais importantes dessa espécie, sendo que na região de Florianópolis, sua presa principal são os poliquetas, seguidos de camarões da família Penaidae, enquanto em um estudo efetuado na Argentina, indivíduos menores dessa espécie apresentaram predominância de Amphipoda, enquanto os maiores mostraram Polychaeta como item alimentar mais importante (RUOCCO; LUCIFORA, 2016). Além disso, apesar da plataforma Fishbase classificar seu hábito como batipelágico, em observações não publicadas do Laboratório de Biologia de Teleósteos e Elasmobrânquios (UFSC), foi constatado que essa espécie passa muito tempo associada ao fundo na região de

Florianópolis, especialmente na Reserva Biológica Marinha do Arvoredo, o que pode justificar o tamanho relativo pequeno do mesencéfalo. A raia *D. hypostigma* aparenta ser uma mesopredadora que não depende de visão para se alimentar, tendo em mente que boa parte de suas presas estão enterradas no substrato (RUOCCO; LUCIFORA, 2016; LEMOS, 2024).

Até recentemente acreditava-se que *Myliobatis goodei* era uma espécie com um grande nicho trófico e alta distribuição, porém foi constatado que, na verdade, se tratavam de duas espécies com clara segregação trófica, onde *M. ridens* vinha sendo erroneamente identificada como *M. goodei* (RUOCCO; LUCIFORA, 2016). A dieta de *M. goodei* consiste majoritariamente de presas moles, enquanto *M. ridens* é uma espécie majoritariamente durofágica (RUOCCO; LUCIFORA, 2016). Assim, tal como *D. hypostigma*, o tamanho relativo do mesencéfalo de *M. goodei* pode estar relacionado a esse hábito alimentar. Tendo em vista que *M. goodei* e *M. ridens* foram confundidas por tanto tempo e apenas recentemente começou-se a fazer a classificação correta, fazer uma comparação entre os encéfalos de ambas as espécies pode ser interessante para averiguar se existem diferenças significativas no desenvolvimento encefálico em virtude da dieta diferente entre elas.

Além disso, percebe-se um padrão no desenvolvimento encefálico entre essas três espécies de raias, caracterizado por um telencéfalo predominante, um cerebelo em torno de 30% do volume encefálico total e um mesencéfalo em torno de 8,5%. Telencéfalos relativamente maiores também já foram registrados em espécies de Carcharhinidae, Dasyatidae e Myliobatidae (LISNEY *et al.*, 2008; ARI, 2011). Tal aumento é associado a espécies que habitam habitats complexos ou que apresentam comportamentos sociais multifacetados, tendo em vista que o telencéfalo é um grande centro de integração de informações sensoriais (KOTRSCHAL *et al.*, 1998; STRIEDTER, 2005; YOPAK, 2012). Concomitante a esse aumento telencefálico, geralmente está acompanhado o aumento do cerebelo em tamanho ou em grau de foliação (LISNEY *et al.*, 2008; YOPAK, 2008, 2012).

*R. bonasus* apresenta uma especialização na forma de um par de nadadeiras cefálicas acima da boca, que a auxiliam na obtenção e manuseio do alimento (SASKO *et al.*, 2006; KOLMANN *et al.*, 2015). Tal comportamento exige um controle fino de atividade motora e intensa integração com movimentos das brânquias e da boca (SASKO *et al.*, 2006), o que pode explicar o telencéfalo bem desenvolvido e o cerebelo bem foliado apresentado por essa espécie.

Dentre as espécies analisadas, o maior telencéfalo relativo foi encontrado em *Sphyrna lewini*, seguido por *P. glauca* e *S. zygaena*. Sphyrnídeos tendem a apresentar telencéfalos bem desenvolvidos, como previamente observado por Yopak (2007), Bauchot *et al.* (1977) e Northcutt (1977). Para este trabalho, infelizmente não foi possível obter a massa dos animais, porém altas relações entre a massa corporal e a massa encefálica de elasmobrânquios já vêm sendo associadas com alta complexidade do habitat (YOPAK, 2007) e foi relatado que Carcharhiniformes, especialmente carcharhinídeos e sphyrnídeos apresentam os maiores encéfalos, sugerindo que um encéfalo maior possa ser necessário para aprender a complexa organização espacial de habitats pelágicos ou associados a recifes de coral, bem como de seus habitantes. Relações entre tamanho relativo do encéfalo e complexidade de habitat já foram observadas em peixes teleósteos (BAUCHOT *et al.*, 1977, 1989) e em mamíferos (BUDEAU; VERTS, 1986). Porém, Kotrschal (1998) sugere que tais aumentos no tamanho encefálico, especialmente do telencéfalo podem não estar necessariamente atrelados a complexidade do habitat, mas sim pelo fato de comportamentos sociais mais complexos aparecem com mais prevalência em espécies que vivem em ambientes mais complexos, e Striedter (2005) já correlacionou isso em mamíferos e em aves. Alguns carcharhinídeos e sphyrnídeos são considerados animais sociais (SPRINGER, 1967; KLIMLEY, 1985; JACOBY *et al.*, 2012) e, frequentemente, formam grandes grupos, podendo apresentar comportamentos sociais e reprodutivos complexos, como dominância hierárquica. Tal

comportamento foi registrado até mesmo em cativeiro em *Sphyrna tiburo* por Myrberg e Gruber (1974).

Vale ressaltar também que o presente trabalho não buscou estabelecer os níveis de foliação cerebelar nos animais analisados. Yopak (2007) observou que os maiores níveis de foliação aparecem em tubarões pelágicos galeomorfos e Lamniformes do gênero *Alopias*, porém outros Lamniformes e Carcharhiniformes associados a recifes ou ambientes complexos também mostram altos níveis de foliação, enquanto galeomorfos e squalomorfos que tendem a ocupar ambientes demersais ou batiais apresentam um cerebelo mais liso. Lisney (2008) constatou que esse padrão, de maneira geral, se repete para as raias estudadas em seu trabalho, onde os maiores níveis de foliação aparecem nas raias mais ágeis e que nadam na coluna d'água, especialmente as espécies das famílias Myliobatidae e Dasyatidae, enquanto espécies associadas com maior proximidade ao substrato, como as Rajiformes e Torpediniformes, apresentam um corpo cerebelar liso. Por mais que não tenha sido o objetivo deste trabalho, o padrão encontrado por esses autores, de maneira geral, se repete aqui, havendo claras diferenças nos níveis de foliação entre os grupos. Níveis de foliação maiores implicam em uma maior área disponível para o processamento de informações (YOPAK 2022). Visto que essa região é amplamente associada com locomoção e controle fino de movimentos, o nível de foliação parece estar diretamente ligado com a complexidade de tarefas motoras que uma espécie pode executar, seja a dimensionalidade do habitat, a agilidade na captura de presas ou a velocidade de natação (LISNEY *et al.*, 2008; NORTHCUTT, 1978; YOPAK *et al.*, 2007; 2022).

Das 1206 espécies de elasmobrânquios existentes no mundo (EBERT *et al.*, 2021; LAST, 2007; 2016), apenas 16% possuem dados sobre neurobiologia (LISNEY 2008, YOPAK 2012; 2016). O Brasil, mesmo possuindo aproximadamente 155 espécies (CHELOTTI, 2020), cerca de 13% do total, não possui nenhum trabalho publicado que

observe a neurobiologia de elasmobrânquios. Até o momento este parece ser o primeiro trabalho publicado com dados coletados no Brasil na área de neurobiologia, sendo também a primeira análise encefálica de 6 espécies que ocorrem exclusivamente no Atlântico Sudoeste (*S. guggenheim*, *A. castelnaui*, *D. hypostigma*, *P. horkelii*, *S. acuta* e *S. bonapartii*). Tendo isso em mente, torna-se ainda mais evidente o déficit de informações espécie-específicas, especialmente em território brasileiro, observado por Alencar (2021).

Outro aspecto importante sobre o encéfalo é o número de neurônios. Herculano-Houzel (2011a) constata que, em mamíferos, diferentes grupos apresentam diferentes relações de dimensionamento neuronal, onde um telencéfalo de mesmo volume pode ter um número de neurônios diferente. Os neurônios são responsáveis por extrair informações importantes dos estímulos sensoriais do organismo e traduzi-las em ação (KOCH; SEGEV, 2000). Um número maior de neurônios pode implicar diretamente na complexidade das respostas que determinada espécie pode apresentar frente às mais diversas situações (HERCULANO-HOUZEL, 2017). Tal contagem de neurônios já foi feita para diversas espécies de mamíferos (SARKO *et al.*, 2009; HERCULANO-HOUZEL *et al.*, 2011b, 2014a, 2014b; KAZU *et al.*, 2014; NEVES *et al.*, 2014; RIBEIRO *et al.*, 2014; JARDIM-MESSEDER *et al.*, 2017), aves (OLKOWICZ *et al.*, 2016), *Crocodylus niloticus* (NGWENYA *et al.*, 2016) e *Poecilia reticulata* (MARHOUNOVÁ *et al.*, 2019). Em elasmobrânquios, acredita-se que o único trabalho que utilizou a contagem de neurônios foi o realizado por Aicardi *et al.* (2020), onde os pesquisadores quantificaram a quantidade neuronal do bulbo olfatório de *Scyliorhinus canicula* e *Galeus melastomus*. Até o momento, não há uma quantificação neuronal do encéfalo como um todo, bem como das outras regiões encefálicas (com exceção do bulbo olfatório acima mencionado). Acredita-se que tal informação possa trazer novas percepções sobre a organização encefálica de elasmobrânquios. Além disso, por eles terem sido o primeiro grupo a apresentar o arquétipo

cerebral mantido na evolução de vertebrados (STRIEDTER, 2005), poderia ser interessante averiguar se alguma das relações de dimensionamento neuronal foi mantida ou como elas se alteraram no curso da evolução de vertebrados.

## 6. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Apesar de não ter sido realizada uma análise funcional, o presente trabalho corrobora, de maneira geral, com a hipótese levantada aqui e em outros estudos de que os encéfalos dos elasmobrânquios podem ter evoluído em resposta aos hábitos de vida específicos de cada espécie, em vez de serem determinadas estritamente pela sua linhagem evolutiva. Padrões encontrados por outros autores para outras espécies com hábitos de vida semelhantes aos das espécies aqui estudadas também foram observados neste trabalho.

Por mais que tais padrões na organização encefálica sejam cada vez mais evidentes, ainda existem algumas exceções, como por exemplo em espécies do gênero *Alopias*. Ampliar o conhecimento de neurobiologia para uma maior quantidade de espécies pode ser uma maneira eficaz de prever alguns aspectos de sua ecologia. Apesar disso, apenas 16% das espécies descritas de elasmobrânquios possuem algum tipo de trabalho de neurobiologia, e, mesmo o Brasil sendo uma região com uma grande variedade de espécies, este é o primeiro trabalho na área no Atlântico Sudoeste, tornando evidente um grande déficit de informações espécie-específicas na área.

Assim, sugere-se a ampliação desse tipo de estudo, bem como a aplicação de novas metodologias para o grupo, como a contagem de neurônios, que pode trazer novos *insights* em como o encéfalo de elasmobrânquios pode ter evoluído e como se organiza.

## REFERÊNCIAS

- AICARDI, S. *et al.* Quantification of neurons in the olfactory bulb of the catsharks *Scyliorhinus canicula* (Linnaeus, 1758) and *Galeus melastomus* (Rafinesque, 1810). **Zoology**, v. 141, p. 125796, 2020.
- ALENCAR, M. R. Mergulhando em águas pouco conhecidas: uma revisão bibliográfica no estado da arte da neurobiologia de elasmobrânquios. **Trabalho Conclusão do Curso - Ciências Biológicas**, Universidade Federal de Santa Catarina. 2021.
- ANDERSON, M. J. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. **Austral Ecology**, v. 26, p. 32–46, 2001.
- ARI, C. Encephalization and Brain Organization of Mobulid Rays (Myliobatiformes, Elasmobranchii) with Ecological Perspectives. **The Open Anatomy Journal**, v. 3, n. 1, p. 1–13, 2011.
- BÄCKSTRÖM, K. Contributions to the forebrain morphology in selachians. **Acta Zoologica**, v. 5, n. 1-2, p. 123-240, 1924.
- BARBINI, S. A.; LUCIFORA, L. O. Feeding habits of a large endangered skate from the south-west Atlantic: the spotback skate, *Atlantoraja castelnaui*. **Marine and Freshwater Research**, v. 63, n. 2, p. 180, 2011.
- BARBINI, S. A.; LUCIFORA, L. O. Big fish (and a smallish skate) eat small fish: diet variation and trophic level of *Sympterygia acuta*, a medium-sized skate high in the food web. **Marine Ecology**, v. 2, n. 37, p. 283–293, 2015.
- BARTON, R. A.; HARVEY, P. H. Mosaic evolution of brain structure in mammals. **Nature**, v. 405, n. 6790, p. 1055–1058, 2000.
- BAUCHOT, R.; PLATEL, R.; RIDET, J. Brain-body weight relationships in selachii. **Copeia**, 1976.
- BAUCHOT, R. *et al.* The brains of Hawaiian tropical fishes: brain size and evolution. **Copeia**, p. 42–46, 1977.
- BAUCHOT, R.; RIDET, J.-M. M.; BAUCHOT, M. L. The brain organization of butterfly fishes. In: **Environmental Biology of Fishes**. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. p. 205–219, 1989.
- BAUMANN, O. *et al.* Consensus Paper: The Role of the Cerebellum in Perceptual Processes. **The Cerebellum**, v. 14, n. 2, p. 197–220, 2014.
- BERNAL, D. *et al.* Review: Analysis of the evolutionary convergence for high performance swimming in lamnid sharks and tunas. **Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology**, v. 129, n. 2-3, p. 695–726, 2001.

- BOORD, R. L.; NORTH CUTT, R. G. Ascending lateral line pathways to the midbrain of the clearnose skate, *Raja eglanteria*. **The Journal of Comparative Neurology**, v. 207, n. 3, p. 274–282, 1982.
- BORNATOWSKI, H.; ABILHOA, V. Tubarões e raias capturados pela pesca artesanal no Paraná: guia de identificação. **Hori Consultoria Ambiental**, Curitiba, 2012.
- BORNATOWSKI, H.; BRAGA, R. R.; VITULE, J. R. S. Threats to sharks in a developing country: The need for effective and simple conservation measures. **Natureza & Conservação**, v. 12.1, p.11-18, 2014.
- BUDEAU, D. A.; VERTS, B. J. Relative Brain Size and Structural Complexity of Habitats of Chipmunks. **Journal of Mammalogy**, v. 67, n. 3, p. 579–581, 1986.
- BULLOCK, T. H.; NORTH CUTT, R. G.; BODZNICK, D. A. Evolution of electroreception. **Trends in Neurosciences**, v. 5, p. 50–53, 1982.
- CAILLIET, G. M. *et al.* Ecology and Life History Characteristics of Chondrichthyan Fish. In: **Sharks, Rays and Chimaeras: The Status of the Chondrichthyan Fishes**. Status Survey. IUCN, p. 12-16, 2005.
- CAREY, F. G.; TEAL, J. M.; KANWISHER, J. W. The Visceral Temperatures of Mackerel Sharks (Lamnidae). **Physiological Zoology**, v. 54, n. 3, p. 334–344, 1981.
- CHELOTTI, L. DE D.; SANTOS, P. R. S. DOS. Biodiversity and conservation of marine elasmobranchs in the extreme south of the Brazil, Southwestern Atlantic. **Regional Studies in Marine Science**, v. 38, p. 101371, 2020.
- CLARK, D. A.; MITRA, P. P.; WANG, S. S. H. Scalable architecture in mammalian brains. **Nature**, v. 411, n. 6834, p. 189–193, 2001.
- COLLINS, A. B. *et al.* Hard prey specialists or opportunistic generalists? An examination of the diet of the cownose ray, *Rhinoptera bonasus*. **Marine and Freshwater Research**, v. 58, n. 1, p. 135, 2007.
- COMPAGNO, L. J. V. FAO species catalogue Vol.4. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Part 2. Carcharhiniformes. **FAO Fisheries Synopsis**, v. 4, n. 125, parte 2, p. 538-554, 1984.
- DE WINTER, W.; OXNARD, C. E. Evolutionary radiations and convergences in the structural organization of mammalian brains. **Nature**, v. 409, n. 6821, p. 710-714, 2001.
- DEMSKI, L. S.; NORTH CUTT, R. G. The brain and cranial nerves of the white shark: An evolutionary perspective. In: Great white sharks: The biology of *Carcharodon carcharias*. **Academic Press INC**, p 121-130, 1996.
- DIEMER, K. M.; MANN, B. Q.; HUSSEY, N. E. Distribution and movement of scalloped hammerhead *Sphyrna lewini* and smooth hammerhead *Sphyrna zygaena* sharks along the east coast of southern Africa. **African Journal of Marine Science**, v. 33, n. 2, p. 229–238, 2011.
- DICKSON, K. A.; GRAHAM, J. B. Evolution and Consequences of Endothermy in Fishes. **Physiological and Biochemical Zoology**, v. 77, n. 6, p. 998–1018, 2004.

DOMINGUES, R. R.; HILSDORF, A. W. S.; GADIG, O. B. F. The importance of considering genetic diversity in shark and ray conservation policies. **Conservation Genetics**, v. 19, p. 501–525, 2018

DONALDSON, M. R. *et al.* Taxonomic bias and international biodiversity conservation research. **FACETS**. Canadian Science Publishing, p. 105-113, 2016

EBBESSON, S. O. New insights into the organization of the shark brain. **Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology**, v. 42, n. 1, p. 121-129, 1972.

EBBESSON, S. O. E.; CAMPBELL, C. B. G. On the organization of cerebellar efferent pathways in the nurse shark (*Ginglymostoma cirratum*). **The Journal of Comparative Neurology**, v. 152, n. 3, p. 233–254, 1973.

EBERT, D. A.; DANDO, M.; FOWLER, S. Sharks of the World. **Princeton University Press**, 2021.

FINUCCI, B. *et al.* Fishing for oil and meat drives irreversible defaunation of deepwater sharks and rays. **Science**, v. 383, n. 6687, p. 1135–1141, 2024.

FISHBASE. **World Wide Web electronic publication**. Disponível em <[www.fishbase.org](http://www.fishbase.org)>. Acesso em Jan 2024.

FRIEDMAN, M. The Use of Ranks to Avoid the Assumption of Normality Implicit in the Analysis of Variance. **Journal of the American Statistical Association**, v. 32, n. 200, p. 675–701, 1937.

GADIG, O. B. F.; ROSA, R. S. Diversidade de peixes cartilagosos do Brasil. In: **PAN Tubarões: Primeiro Ciclo do Plano de Ação Nacional para a Conservação dos Tubarões e Raias Marinhos Ameaçados de Extinção**. p 44-85, 2023.

GOMES, U. L. *et al.* Guia para identificação dos tubarões, raias e quimeras do Rio de Janeiro (Chondrichthyes: Elasmobranchii e Holocephali). **Revista Nordestina de Biologia**, v. 27, n. 1, p. 171-368, 2019.

GRAEBER, R. CURTIS.; EBBESSON, S. O. E. Visual discrimination learning in normal and tectal-ablated nurse sharks (*Ginglymostoma cirratum*). **Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology**, v. 42, n. 1, p. 131–139, 1972.

GRAY, A., MULLIGAN, T.; HANNAH, R. Food habits, occurrence, and population structure of the bat ray, *Myliobatis californica*, in Humboldt Bay, California. **Environmental Biology of Fishes**, v. 49, n 2, p. 227-238, 1997.

HAIMOVICI, M. Present state and perspectives for the southern Brazil shelf demersal fisheries. **Fisheries Management and Ecology**, v. 5, p. 277-289, 1998

HARVEY, P.; KREBS, J. R. Comparing brains. **Science**, v. 249, n. 4965, p. 140–146, 1990.

HERCULANO-HOUZEL, S. Not All Brains Are Made the Same: New Views on Brain Scaling in Evolution. **Brain, Behavior and Evolution**, v. 78, n. 1, p. 22–36, 2011a.

HERCULANO-HOUZEL, S. *et al.* Updated neuronal scaling rules for the brains of Glires (rodents/lagomorphs). **Brain, Behavior and Evolution**, v. 78, p. 302–314, 2011b.

HERCULANO-HOUZEL, S. *et al.* The elephant brain in numbers. **Frontiers in Neuroanatomy**, v. 8, n. 46, 2014a.

HERCULANO-HOUZEL, S.; MANGER, P. R.; KAAS, J. H. Brain scaling in mammalian evolution as a consequence of concerted and mosaic changes in numbers of neurons and average neuronal cell size. **Frontiers in Neuroanatomy**, v. 8, 2014b.

HERCULANO-HOUZEL, S. A vantagem humana: Como nosso cérebro se tornou superpoderoso. **Companhia Das Letras**, 2017.

HOFMANN, M. H. Nervous system. In: **Sharks, Skates, and Rays: The Biology of Elasmobranch Fishes**. Johns Hopkins University Press. p. 273–299, 1999.

HOFMANN, M. H.; NORTHCUTT, R. G. Organization of Major Telencephalic Pathways in an Elasmobranch, the Thornback Ray *Platyrhinoidis triseriata*. **Brain, Behavior and Evolution**, v. 72, p. 307–325, 2008.

HOFMANN, M. H.; NORTHCUTT, R. G. Forebrain Organization in Elasmobranchs. **Brain, Behavior and Evolution**, v. 80, p. 142–151, 2012.

HUBER, R. *et al.* Microhabitat use, trophic patterns, and the evolution of brain structure in African cichlids. **Brain, Behavior and Evolution**, v. 50, n. 3, p. 167–182, 1997.

IUCN. **The IUCN Red List of Threatened Species**. Acesso em Fev 2024. Disponível em <<https://www.iucnredlist.org>>.

IWANIUK, A. N.; HURD, P. L. The evolution of cerebrotypes in birds. **Brain, Behavior and Evolution**, v. 65, n. 4, p. 215–230, 2005.

JACOBY, D. M. P.; CROFT, D. P.; SIMS, D. W. Social behaviour in sharks and rays: analysis, patterns and implications for conservation. **Fish and Fisheries**, v. 13, n. 4, p. 399–417, 2011.

JARDIM-MESSEDER, D. *et al.* Dogs Have the Most Neurons, Though Not the Largest Brain: Trade-Off between Body Mass and Number of Neurons in the Cerebral Cortex of Large Carnivoran Species. **Frontiers in Neuroanatomy**, v. 11, 2017.

JOHN, C. W. R.; BEST, D. J. Nonparametric tests for data in randomised blocks with Ordered alternatives. **Journal of Applied Mathematics & Decision Sciences**, v. 3, n. 2, p. 143–153, 1999.

JOHNSTON, J. B. The telencephalon of selachians. **Journal of Comparative Neurology**, v. 21, n. 1, p. 1–113, 1911.

KAPPERS, Cornelius U. A. The Structure of the Telostean and Selachian Brain. **Journal of Comparative Neurology and Psychology**, v. 16, 1906.

KAZU, R. S. *et al.* Cellular scaling rules for the brain of Artiodactyla include a highly folded cortex with few neurons. **Frontiers in Neuroanatomy**, v. 8, 2014.

KLIMLEY, A. P. Schooling in *Sphyrna lewini*, a Species with Low Risk of Predation: a Non-egalitarian State. **Journal of Comparative Ethology**, v. 70, n. 4, p. 297–319, 1985.

- KOCH, C.; SEGEV, I. The role of single neurons in information processing. **Nature Neuroscience**, v. 3, n. S11, p. 1171–1177, 2000.
- KOLMANN, M. A. *et al.* Feeding biomechanics of the cownose ray, *Rhinoptera bonasus*, over ontogeny. **Journal of Anatomy**, v. 227, n. 3, p. 341–351, 2015.
- KOTRSCHAL, K.; PALZENBERGER, M. Neuroecology of cyprinids: comparative, quantitative histology reveals diverse brain patterns. **Environmental Biology of Fishes**, v. 33, n. 1-2, p. 135–152, 1992.
- KOTRSCHAL, K.; VAN STAADEN, M. J.; HUBER, R. Fish brains: evolution and environmental relationships. **Reviews in Fish Biology and Fisheries**, v. 8, n. 4, p. 373–408, 1998.
- LAST, P. R. The state of chondrichthyan taxonomy and systematics. **Marine and Freshwater Research**, v. 58, p. 7-9, 2007.
- LAST, P. R. *et al.* Rays of the World. **CSIRO Publishing**, p. 18-36, 2016.
- LEMOS L. L.; BORNATOWSKI, H.; FREITAS, R. H. A. Dietary and niche analyses of four sympatric batoid species of the subtropical South Atlantic Ocean. **Hydrobiologia**, 2024.
- LISNEY, T. J. *et al.* Variation in Brain Organization and Cerebellar Foliation in Chondrichthyans: Batoids. **Brain, Behavior and Evolution**, v. 72, n. 4, p. 262–282, 2008.
- LOWERRE-BARBIERI, S. *et al.* Reproductive resilience: a paradigm shift in understanding spawner-recruit systems in exploited marine fish. **Fish and Fisheries**, v. 18, n. 2, p. 285–312, 2017.
- MARHOUNOVÁ, L. *et al.* Artificial selection on brain size leads to matching changes in overall number of neurons. **Evolution**, v. 73, n. 9, p. 2003–2012, 2019.
- MEIJAARD, E.; CARDILLO, M.; MEIJAARD, E. M., POSSINGHAM, H. P. Geographic bias in citation rates of conservation research. **Conservation Biology** 29, 920–925.2015
- MONTGOMERY, J. C.; BODZNICK, D.; YOPAK, K. E. The Cerebellum and Cerebellum-Like Structures of Cartilaginous Fishes. **Brain, Behavior and Evolution**, v. 80, p. 152–165, 2012.
- MORAN, M. D.; ROONEY, T. P. Top-down cascade from a bitrophic predator in an old-field community. **Ecology**, v. 77.7, p. 2219–2227, 1996.
- MUSICK, J. A.; HARBIN, M. M.; COMPAGNO, L. J. V. Historical zoogeography of the Selachii. In: **Biology of Sharks and Their Relatives**. CRC press, p. 33–78, 2004
- MYRBERG, A. A.; GRUBER, S. H. The Behavior of the Bonnethead Shark, *Sphyrna tiburo*. **Copeia**, v. 1974, n. 2, p. 358, 1974.
- MYRICK, J. G.; EVANS, S. D. Do PSAs take a bite out of shark week? The effects of juxtaposing environmental messages with violent images of shark attacks. **Science Communication**, v. 36, n. 5, p. 544–569, 2014
- NEVES, K. *et al.* Cellular scaling rules for the brain of afrotherians. **Frontiers in Neuroanatomy**, v. 8, 2014.

- NGWENYA, A. *et al.* Continued Growth of the Central Nervous System without Mandatory Addition of Neurons in the Nile Crocodile (*Crocodylus niloticus*). **Brain, Behavior and Evolution**, v. 87, n. 1, p. 19–38, 2016.
- NORTHCUTT, R. G. Elasmobranch central nervous system organization and its possible evolutionary significance. **Integrative and Comparative Biology**, 1977.
- NORTHCUTT, R. G. Brain organization in the cartilaginous fishes. **Sensory Biology of Sharks, Skates, and Rays**, p. 507–528, 1978.
- NORTHCUTT, R. G. Brain variation and phylogenetic trends in elasmobranch fishes. **Journal of Experimental Zoology**, v. 252, p. 83-100, 1989.
- OLKOWICZ, S. *et al.* Birds have primate-like numbers of neurons in the forebrain. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 113, n. 26, p. 7255–7260, 2016.
- PARK, S.-B. On the Small-Sample Power of Durbin'shTest. **Journal of the American Statistical Association**, v. 70, n. 349, p. 60–63, mar. 1975.
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. ViennaR Foundation for Statistical Computing, 2023.
- RIBEIRO, P. F. M. *et al.* Greater addition of neurons to the olfactory bulb than to the cerebral cortex of eulipotyphlans but not rodents, afrotherians or primates. **Frontiers in Neuroanatomy**, v. 8, 2014.
- RUOCCO, N. L.; LUCIFORA, L. O. Ecological singularity of temperate mesopredatory myliobatoid rays (Chondrichthyes: Myliobatiformes). **Marine and Freshwater Research**, v. 68, n. 6, p. 1098, 2016.
- SANDOVAL-CASTILLO, J. Conservation genetics of elasmobranchs of the Mexican Pacific Coast, trends and perspectives. **Advances in Marine Biology**, v 83, p. 115-157, 2019.
- SARKO, D. *et al.* Cellular scaling rules of insectivore brains. **Frontiers in Neuroanatomy**, v. 3, 2009.
- SASKO, D. E. *et al.* Prey capture behavior and kinematics of the Atlantic cownose ray, *Rhinoptera bonasus*. **Zoology**, v. 109, n. 3, p. 171–181, 2006.
- SMEETS, J. Cartilaginous Fishes. In: The Central Nervous System of Vertebrates. **Springer**. p. 551–654, 1998.
- SOULÉ, M. E.; BOLGER, D. T.; ALBERTS, A. C. Reconstructed dynamics of rapid extinctions of chaparral-requiring birds in urban habitat islands. **Conservation Biology**, v. 2.1, p. 75-92, 1988.
- SPRINGER, S. Social organization of shark populations. In: Sharks, Skates and Rays. **Johns Hopkins University Press**, p. 149–174, 1967.
- STEVENS, J. D. *et al.* The effects of fishing on sharks, rays, and chimaeras (Chondrichthyans), and the implications for marine ecosystems. **ICES Journal of Marine Science**, v. 57, p. 476–494, 2000.
- STRIEDTER, G. F. Principles of brain evolution. **Sinauer Associates**, 2005.

- STRIEDTER, G. F.; NORTH CUTT, R. G. Head size constrains forebrain development and evolution in ray-finned fishes. **Evolution Development**, v. 8, n. 2, p. 215–222, 2006.
- SUMMERS, A. P. Stiffening the stingray skeleton - an investigation of durophagy in myliobatid stingrays (Chondrichthyes, Batoidea, Myliobatidae). **Journal of Morphology**. v. 43, n 2, p. 113-26, 2000
- VÖGLER, R.; MILESSI, A. C.; QUIÑONES, R. A. Trophic ecology of *Squatina guggenheim* on the continental shelf off Uruguay and northern Argentina. *Journal of Fish Biology*, v. 62, n. 6, p. 1254–1267, 2003.
- WHITE, W. T.; O'NEILL, H. L.; NAYLOR, G. J. P. Taxonomy and Diversity of Extant Elasmobranchs. In: *Biology of Sharks and Their Relatives*. **CRC press**, p. 31-59, 2022.
- WEGNER, N. C. *et al.* Oxygen utilization and the branchial pressure gradient during ram ventilation of the shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*: is lamnid shark-tuna convergence constrained by elasmobranch gill morphology? **Journal of Experimental Biology**, v. 215, n. 1, p. 22–28, 7, 2011.
- YOPAK, K. E. *et al.* Variation in Brain Organization and Cerebellar Foliation in Chondrichthyans: Sharks and Holocephalans. **Brain, Behavior and Evolution**, v. 69, n. 4, p. 280–300, 2007.
- YOPAK, K. E.; MONTGOMERY, J. C. Brain Organization and Specialization in Deep-Sea Chondrichthyans. **Brain, Behavior and Evolution**, v. 71, n. 4, p. 287–304, 2008.
- YOPAK, K. E. *et al.* A conserved pattern of brain scaling from sharks to primates. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 107, p 12946–12951, 2010.
- YOPAK, K. E. Neuroecology of cartilaginous fishes: the functional implications of brain scaling. **Journal of Fish Biology**, v. 80, n. 5, p. 1968–2023, 2012.
- YOPAK, K. E.; LISNEY, T. J.; COLLIN, S. P. Not all sharks are “swimming noses”: variation in olfactory bulb size in cartilaginous fishes. **Brain Structure and Function**, v. 220, n. 2, p. 1127-1143, 2014.
- YOPAK, K. E.; GALINSKY, V. L.; BERQUIST, R. M.; FRANK, L. R. Quantitative Classification of Cerebellar Foliation in Cartilaginous Fishes (Class: Chondrichthyes) Using Three-Dimensional Shape Analysis and Its Implications for Evolutionary Biology. **Brain, Behavior and Evolution**, v. 87, p. 252–264, 2016.
- YOPAK, K. E. Advances in Chondrichthyan Neurobiology. In: *Biology of Sharks and Their Relatives*. **CRC press**, p. 105-141, 2022.

**ANEXO 1-** Dados dos indivíduos analisados. TL = Telencéfalo; MÊS = Mesencéfalo; DIE = Diencéfalo; CE = Cerebelo; MED = Medula; Alt = Altura; Comp = Comprimento; Larg = Largura. Valores em centímetros.

Espécie	TL Alt	TL Comp	TL Larg	MES Alt	MES Comp	MES Larg	DI Alt	DI Comp	DI Larg	CE Altura	CE Comp	CE Larg	MED Alt	MED Comp	MED Larg
<i>A. castelnaui</i> 1	9,5	11	19,5	6	8,5	10	4	8	8,5	7,5	17	12	6	17	10,5
<i>A. castelnaui</i> 2	7	9,5	16,5	5	6,5	9	4,5	7,5	7,5	7,5	14,5	10,5	4,5	17	9,5
<i>A. castelnaui</i> 3	7	9,5	16,5	4	7	9,5	4	9	9,5	5	12,5	11	1,5	14,5	10
<i>A. castelnaui</i> 4	6,5	8,5	16	4	5,5	9	4	9	8,5	6	12	12	5,5	13,5	11
<i>A. castelnaui</i> 5	7	9	18	5	7	10	5	9,5	8	8,5	16,5	11,5	5,5	16	10
<i>A. castelnaui</i> 6	10	8,5	19,5	6	7,5	10,5	4	9,5	8,5	7,5	16,5	17	5,5	17,5	13
<i>A. castelnaui</i> 7	10	8	18	6	8	11	9	5,5	9	6,5	12	16	5,5	18,5	14
<i>A. castelnaui</i> 8	10,5	6,5	16,5	6	6	9,5	8	3	7	15	6	13	5	13	14
<i>A. castelnaui</i> 9	10	8	18,5	5,5	9	8,5	7	3	7,5	13,5	7	12	6	13	10,5
<i>A. castelnaui</i> 10	8	9,5	16	5,5	7,5	9,5	3,5	8,5	7,5	6	14,5	12	5,5	15	12
<i>D. hypostigma</i> 1	13,5	16	24	7,5	8	14	5	9	10	8,5	25	12	7,5	20	11
<i>D. hypostigma</i> 2	13	16	25	8	7,5	13	5	10	11	9	24	12	8	20	12
<i>D. hypostigma</i> 3	12	16,5	24	8	8	14	6	10	10	9	24	12	8	22	13
<i>D. hypostigma</i> 4	12	15	23	8	8,5	13	4	9	9,5	9	25	12	6	20	13
<i>D. hypostigma</i> 5	14	16	26	8	9	13	5	9	10	7	30	14	8	24	12
<i>D. hypostigma</i> 6	13,5	18	26	7	10	12	5	9	11	10	26	12	9	20	11
Espécie	TL	TL	TL	MES	MES	MES	DI	DI	DI	CE	CE	CE	MED	MED	MED

	Alt	Comp	Larg	Alt	Comp	Larg	Alt	Comp	Larg	Altura	Comp	Larg	Alt	Comp	Larg
<i>D. hypostigma</i> 7	14	17,5	25	10	9	13	6	11	12	10	30	15	8	23,5	13
<i>D. hypostigma</i> 8	11	15	23,5	9	8	10	4	12	10	10	20	10,5	7	16	9
<i>D. hypostigma</i> 9	12	18	24	8	9	12	4	11	10	13	27,5	13	7,5	17	10
<i>D. hypostigma</i> 10	11	17	25	9	10	11	3,5	12	10	11	18	10	10	14	11
<i>D. hypostigma</i> 11	12	17	20	6	10	12	3,5	11	10	10	27	11	6	20	11
<i>D. hypostigma</i> 12	12	23	21	8,5	14	11	3	11	11	14,5	16,5	28	9	12,5	23,5
<i>D. hypostigma</i> 13	9,5	12,5	22	8,5	9	14	4,5	13	9,5	11,5	27	14	9,5	22,5	10
<i>D. hypostigma</i> 14	13	17	24	8,5	8	12	4	10	10	12	23	11,5	7,5	18,5	9
<i>D. hypostigma</i> 15	11,5	16	23	8	7,5	11	4	10	9,5	11	24,5	12	8,5	18,5	9,5
<i>D. hypostigma</i> 16	9,5	18	25	7,5	9	10,5	4	9	10,5	11	24,5	10,5	6,5	17	8,5
<i>D. hypostigma</i> 17	10,5	15	26,5	7	9,5	13	3,5	10	12	9	21,5	11,5	7,5	22	13
<i>D. hypostigma</i> 18	11,5	16	25,5	9,5	9,5	13,5	3,5	9,5	12	10,5	22,5	12,5	7	19	11,5
<i>D. hypostigma</i> 19	12	16	25	8,5	11,5	12	4	10	11	12,5	28,5	10	9	21	10,5
<i>D. hypostigma</i> 20	11,5	16	20,5	7,5	9,5	13	4	9,5	10	10,5	24,5	12	7	19	11
<i>D. hypostigma</i> 21	10,5	14,5	23	7	8	10,5	4	7	10	10	23	10,5	4,5	19,5	10
<i>D. hypostigma</i> 22	10,5	14	22	7	8	10,5	4	8	10	10,5	21,5	9,5	7	20	8,5
<i>D. hypostigma</i> 23	11	15,5	21	7	8,5	12	4	10	9,5	8,5	21,5	11	8	22	10
<i>D. hypostigma</i> 24	10,5	14	20	7	7,5	12	4	6,5	9,5	9	22	10	7	18,5	10
<i>D. hypostigma</i> 25	10	16	23	8	8	11,5	4	10,5	10	12,5	25,5	10	6	22,5	8
<i>D. hypostigma</i> 26	12	15,5	23,5	8	8,5	12	4,5	9,5	10	14	24,5	11	7	19,5	11
<i>G. altavela</i> 1	11	19	31	10	10	15	6	10	12	10	34	16	11	22	14
Espécie	TL	TL	TL	MES	MES	MES	DI	DI	DI	CE	CE	CE	MED	MED	MED

	Alt	Comp	Larg	Alt	Comp	Larg	Alt	Comp	Larg	Altura	Comp	Larg	Alt	Comp	Larg
<i>G. altavela 2</i>	12	14	25	9	10	16	4	11	11	10	22	16,5	6	23	18,5
<i>G. altavela 3</i>	12	16	27	8	10	14	3	10	13	9	25	18	7	25	20
<i>G. altavela 4</i>	11	13	23	8	10	14	5	7	12	10	22	20	7	27,5	14
<i>G. altavela 5</i>	11	13	22	8	9	14	5	11	11	10	18	14	8	21	14
<i>G. altavela 6</i>	10	12	23	7	10	13	4	15	11	11	19,5	14	7	24	15
<i>G. altavela 7</i>	14	20	28	8	9	13,5	5	12	11	13	23	13	7	18	11
<i>G. altavela 8</i>	6,5	14,5	9	6	9,5	10	3	9	8,5	7	14,5	12,5	4,5	16,5	10
<i>G. altavela 9</i>	9,5	11,5	21	7,5	9,5	13	13,5	9,5	10	7,5	20	15	7	18	14
<i>G. altavela 10</i>	9	12	18	7	8,5	13	3	9	9,5	5,5	19,5	13,5	5,5	21	12,5
<i>G. altavela 11</i>	13,5	16	21,5	7,5	9,5	13	3,5	10	11,5	9	24	13,5	7,5	17,5	13
<i>G. altavela 12</i>	11	13	24	7,5	7,5	12	3	11	10,5	9	20,5	12,5	7,5	18	14,5
<i>I. oxyrinchus 1</i>	16	17	17	12	13	15	7	10	9,5	17	19	11,5	6	21	10,5
<i>I. oxyrinchus 2</i>	16	21	17,5	10	14	12,5	9,5	12	11	19	22	14	7	27	13
<i>I. oxyrinchus 3</i>	16,5	21	16	12	14	15	8,5	12	10,5	17,5	22	12,5	8	30	14,5
<i>I. oxyrinchus 4</i>	17	18	17	10	12	13,5	6,5	11	8	19	19	13	8,5	29	16
<i>I. oxyrinchus 5</i>	17	22	19	13,5	15,5	17	6	10	9,5	21	22	14,5	6	24	12
<i>I. oxyrinchus 6</i>	12	12	15,5	8	9	5	5	7	7,5	12,5	15,5	12	8	21	13
<i>I. oxyrinchus 7</i>	13	13	15,5	8	5	10	5	9,5	8	11	15	10	6,5	24	11,5
<i>I. oxyrinchus 8</i>	14,5	19,5	20	11	13,5	15	6,5	11	8,5	15	20	13	6	33	15,5
<i>I. oxyrinchus 9</i>	14	16	16	10	15	15	8	13	11	15	20	13,5	6	26	14
<i>I. oxyrinchus 10</i>	15	19	18	10	13	12,5	6	11	7,5	13	19	11	8	27	14,5
<i>I. oxyrinchus 11</i>	21	16	18	11	16	14	8,5	10	8	16,5	22	13	7,5	28	15,5
<i>I. oxyrinchus 12</i>	11	20	15	13	15	12	6	12	9	14	22	10	8	24	12
<i>I. oxyrinchus 13</i>	20	17	18	11	14	17	8	13	11	17	23	13	8	30	14

Espécie	TL Alt	TL Comp	TL Larg	MES Alt	MES Comp	MES Larg	DI Alt	DI Comp	DI Larg	CE Altura	CE Comp	CE Larg	MED Alt	MED Comp	MED Larg
<i>I. oxyrinchus</i> 14	21	17	17	13	16	16	6	11	10	15	21	12	8	30	9
<i>I. oxyrinchus</i> 15	21	16	18	12	14	16	8	10	8	12	20	12	7	23	15
<i>I. oxyrinchus</i> 16	13	13	11,5	12	14	16	7	12	10	14	21	13	6	27	15
<i>I. oxyrinchus</i> 17	16	21	18,5	9	9	9,5	5	10	8	12	17	9,5	6	20	10
<i>M. goodei</i> 1	12	17	25	8	6,5	13	4	9	11	8	22	11	8	17	12
<i>M. goodei</i> 2	15	19	27	9	9	16	6	11	12	11	34	15	9,5	24	18
<i>M. goodei</i> 3	13	16	23	7	7	12	5	8	11	7	22,5	11	7,5	18	12,5
<i>M. goodei</i> 4	15	18	26	9	9	14	6	11	15	19	31	10	13,5	20	15,5
<i>M. goodei</i> 5	17	22	26	9	15	17	3	14	14,5	15	30,5	13	10	14	13,5
<i>M. goodei</i> 6	12	17	23	7	10,5	15	6	10	15	9	25	14,5	10	19	12
<i>M. goodei</i> 7	13	16,5	22	8	10	12	5,5	11	11	11	26	12	7	18	12
<i>M. goodei</i> 8	13	16	24,5	8,5	9,5	14,5	2	10	12	11	25	12,5	6,5	21,5	14
<i>M. goodei</i> 9	11,5	15,5	22	7,5	8	11,5	3,5	8,5	12	11	11	21	8	21	11,5
<i>M. goodei</i> 10	10,5	13	23	8	8,5	14,5	3	11	11,5	8,5	19	14,5	7,5	22	15,5
<i>P. glauca</i> 1	18	19	21,5	10,5	12	13	5,5	12,5	8,5	15	16	12	9	21	10
<i>P. glauca</i> 2	18	24	23	10,5	12	12,5	6,5	13,5	9,5	13	17	13,5	9	27	15
<i>P. glauca</i> 3	17	23	19,5	10,5	11	12	7	13,5	9	16,5	17,5	13	9	25	13,5
<i>P. glauca</i> 4	19	24	20	11	12	12	6	12	10	14,5	19	14,5	12	28	17,5
<i>P. glauca</i> 5	19	24	21	12,5	14	16	6,5	14,5	13	13	17,5	13	10,5	28	17
<i>P. glauca</i> 6	16	22	18	10,5	13	13,5	8,5	13	12,5	13	15	11	8	26	14
<i>P. glauca</i> 7	16,5	22	19,5	10	13	14	8	9,5	8	15,5	19	14	9,5	24	12
<i>P. glauca</i> 8	17	21	20	10	12	13	5	13	10	13	14,5	11,5	7	25	12,5
<i>P. glauca</i> 9	18	22	22	10	14	15	7	13	11	10	25	14	6	26	13
<i>P. glauca</i> 10	18	16	19	10	11	15	6	13	10	10	17	14	8	26	15
<i>P. horkelii</i> 1	11	11	21	6	9	11	5	6	10	7	21	13	6	19	13
<i>P. horkelii</i> 2	10	12	21	7	9	11	3	10	11	8	23	12	6	18	13
<i>P. horkelii</i> 3	11	13	21	6	8	10	6	9	10	7	23	11	7	20	12

Espécie	TL Alt	TL Comp	TL Larg	MES Alt	MES Comp	MES Larg	DI Alt	DI Comp	DI Larg	CE Altura	CE Comp	CE Larg	MED Alt	MED Comp	MED Larg
<i>P. horkelii 4</i>	12	12	21	6	11	11	4	10	10	8	24	13	5	17	14
<i>P. horkelii 5</i>	13	11	23	7	10	11	5	11	11	9	23	12	7	19	13
<i>P. horkelii 6</i>	11	11	23	6	9	10	4	6	10	7	24	12	6	18	12
<i>P. horkelii 7</i>	11	10	24	8	9	10	4	9	10	9	23	13	5	21	11
<i>P. horkelii 8</i>	11	11	23	6	11	11	4	11	11	8	23	12	7	22	12
<i>P. horkelii 9</i>	12	11	24,5	8	10	12	5	12	11	10	23	12	5	23	12
<i>P. horkelii 10</i>	10	12	24	6	9	11	5	7	12	12	25	14	5	20	14
<i>P. horkelii 11</i>	9	13	24	6	11	10	7	8	11	12	21	9	8	21	11
<i>P. horkelii 12</i>	10	13	24	6	12	10	4	8	10	10	21	10	7	17	14
<i>P. horkelii 13</i>	11	14	26	7	10	12	4	9	11	10	23	12	6	19	15
<i>P. horkelii 14</i>	10	12	24,5	5	12	12	4,5	10	10	8,5	24	12	6	22	11
<i>P. horkelii 15</i>	9	11	20	5,5	10	10	4	10	10	9	21	13	5	16,5	12,5
<i>P. horkelii 16</i>	10	9	23,5	5,5	10	12	4	7	10	8	22	10	6	19	12
<i>P. horkelii 17</i>	10	14	29	6	10	13	4	9	12	8	21	14	6	20	15
<i>P. horkelii 18</i>	11	13	25	7	10	11,5	4,5	11	11	8	23	11	5	19	14
<i>P. horkelii 19</i>	8	9	19	8,5	6	9	4	7	9	8	20	10	6	18	12,5
<i>P. horkelii 20</i>	8,5	10	19	5	8	10	3	6	9	7	19	7	7	18	11
<i>R. bonasus 1</i>	31	22	26	12	12	20	5	17	17	16,5	39	20	12	24	20
<i>R. bonasus 2</i>	28	23	25	12,5	12	19	5	16	15	16	36,5	19	10	28	18
<i>R. bonasus 3</i>	29	26	24	12	12	19	5	13	15	14	35,5	20	11	28	21
<i>R. bonasus 4</i>	19	28	27	12	16	21	7	19	16	15	37	22	15	26	23
<i>R. bonasus 5</i>	21	28	30	12	15	19	6	17	15	16	34	19	15	25	22
<i>R. bonasus 6</i>	31	22	23	11	15	17	6	19	14	15	37	15	15	26	18
<i>R. bonasus 7</i>	30	23	18	11	13	18	5	17	14	15	32	15	13	24	18
<i>R. bonasus 8</i>	20	26	20,5	11,5	13	19	6	14,5	16	16	34,5	18	12	16,5	23,5
<i>S. acuta 1</i>	5	7	11	4	5	7,5	1,5	4,5	5,5	6,5	9,5	9,5	2,5	8,5	6,5
<i>S. acuta 2</i>	4,5	4,5	10,5	4	5,5	6	1,5	4,5	5	6	8	10	3,5	9,5	8,5
<i>S. acuta 3</i>	5	5,5	12	6	7	7	2,5	6,5	7	6,5	9,5	13	4	12,5	8,5
Espécie	TL	TL	TL	MES	MES	MES	DI	DI	DI	CE	CE	CE	MED	MED	MED

	Alt	Comp	Larg	Alt	Comp	Larg	Alt	Comp	Larg	Altura	Comp	Larg	Alt	Comp	Larg
<i>S. acuta 4</i>	4,5	7	11,5	3,5	5,5	8	2	5	7	6	9,5	11,5	2,5	8,5	8
<i>S. acuta 5</i>	4,5	6	12	4	6	8	3	6	6	6	11	10	4	16	8
<i>S. acuta 6</i>	7	9	14,5	5,5	6	10	3	6,5	8	6,5	11,5	13,5	5,5	14	12,5
<i>S. acuta 7</i>	8	11	14,5	6	7	11	4	7	8	7,5	13,5	15	5,5	16,5	13
<i>S. acuta 8</i>	5	6	11	4	7	8	2	6	6	5	9	11	4	15	10
<i>S. bonapartii 1</i>	6,5	7,5	14	4	7	8	3,5	5	6	7	11	10,5	4	10	8
<i>S. bonapartii 2</i>	7	9	15	6	6,5	10	3	6	7,5	11	12	15	4	14	10
<i>S. bonapartii 3</i>	8	9	15	6	7	10	3	7	8	8	13	14	5,5	15	12
<i>S. bonapartii 4</i>	6	8	14	4	6	8	3	6	7	6	11	14	3	18	9
<i>S. bonapartii 5</i>	7	9,5	16	4,5	7	10	4	6	8	7,5	13	15	4,5	15	12
<i>S. bonapartii 6</i>	6	8,5	14	5	5	8	3	6	6,5	7	10	8,5	5	16,5	9,5
<i>S. bonapartii 7</i>	6	7	12	4	5	7,5	3	4,5	5,5	3,5	10	9,5	3,5	16	6,5
<i>S. bonapartii 8</i>	5,5	5,5	11	4,5	6	7,5	2	4,5	6,5	7	9,5	10	4	12	10
<i>S. bonapartii 9</i>	5,5	7,5	12,5	6	5	7,5	2,5	4,5	7	5,5	9,5	10	3,5	12,5	10
<i>S. bonapartii 10</i>	6,5	7,5	11,5	3,5	5,5	8	2,5	5	8	3,5	6,5	10	3,5	6,5	8,5
<i>S. bonapartii 11</i>	6	7	13	4	4,5	8,5	3,5	5	7,5	5	11,5	9	4	14	10
<i>S. bonapartii 12</i>	5	8	12	4	7	8	3	4	7	7	10	9	4,5	13,5	9
<i>S. guggenheim 1</i>	6	6,5	10	6,5	5,5	7	6	7	6,5	7,5	8,5	8,5	5	15	11
<i>S. guggenheim 2</i>	5,5	6	8,5	6	6,5	7	4	5,5	6	7,5	6	8	5,5	14	9
<i>S. guggenheim 3</i>	4,5	6	7,5	5,5	6,5	5,5	2	8,5	4	6,5	6	7,5	3,5	17	8
<i>S. guggenheim 4</i>	7	8,5	14	7	8,5	9	5	9,5	7,5	8,5	8	8,5	6	20	12,5
<i>S. guggenheim 5</i>	6	7	8,5	6	7	7,5	4	7,5	7	8	6,5	7	5	15,5	10
<i>S.</i>	6	6,5	8	5,5	7,5	7	5	7,5	6,5	7	7	8	6	18,5	9,5

<i>guggenheim 6</i>																
<i>S.</i>	5	5,5	6,5	4,5	5	6	3	4,5	5,5	6	5	6	3	12,5	7	
<i>guggenheim 7</i>																
Espécie	<b>TL Alt</b>	<b>TL Comp</b>	<b>TL Larg</b>	<b>MES Alt</b>	<b>MES Comp</b>	<b>MES Larg</b>	<b>DI Alt</b>	<b>DI Comp</b>	<b>DI Larg</b>	<b>CE Altura</b>	<b>CE Comp</b>	<b>CE Larg</b>	<b>MED Alt</b>	<b>MED Comp</b>	<b>MED Larg</b>	
<i>S.</i>	6	5,5	8	6	5	6,5	3,5	6	4,5	7	6,5	7,5	4,5	14	7,5	
<i>guggenheim 8</i>																
<i>S.</i>	6,5	8	12,5	6	7	7,5	4	8,5	6,5	8	8,5	7,5	5	19	11,5	
<i>guggenheim 9</i>																
<i>S. lewinii 1</i>	20,5	19	30	8,5	10	18	4,5	11	14	16,5	23	22	9	29	18	
<i>S. lewinii 2</i>	16	15	24,5	8,5	8	14	4	11	12,5	10,5	18,5	12	9	20	13	
<i>S. lewinii 3</i>	16	15,5	25	8,5	7	15	2	11	12,5	8,5	16	18,5	9	20	14	
<i>S. lewinii 4</i>	12,5	19	24,5	5,5	6,5	12	3	7	11	10	13	14	7	18,5	11,5	
<i>S. lewinii 5</i>	16,5	17	25	7	8	13,5	3	10,5	11	11	18,5	14,5	9	19,5	12	
<i>S. lewinii 6</i>	11,5	14	18,5	8	7	14	5,5	8,5	12	9	19	17	8	18	16	
<i>S. lewinii 7</i>	15	13,5	22,5	6	7	13	5	10	10	11,5	15	13,5	9	19	10,5	
<i>S. lewinii 8</i>	11,5	15,5	22	6,5	6	12	3,5	7	11	7	15	16	9	21,5	11,5	
<i>S. lewinii 9</i>	11	17,5	23,5	7	7	13	6	6	12	6,5	16,5	12	8	13	13,5	
<i>S. lewinii 10</i>	15,5	22	26	7	11	16,5	5,5	15	13	12	19,5	19	9	20	17	
<i>S. lewinii 11</i>	19	19,5	25,5	7	10	16	3,5	16	15,5	9,5	15,5	18	16	7	9,5	
<i>S. zygaena 1</i>	20	20,5	31,5	9	9	17,5	6	17,5	14	15	21,5	24	9	19	12	
<i>S. zygaena 2</i>	13,5	22	28	9,5	8	14,5	4,5	11	15,5	12	22,5	15	10	21	15,5	
<i>S. zygaena 3</i>	15,5	14,5	23	7,5	6,5	14	3,5	9,5	11,5	9,5	16,5	16	8	17,5	12,5	
<i>S. zygaena 4</i>	15	14	23	5,5	7	14	4,5	15	13,5	11,5	18,5	19	7,5	19,5	14,5	
<i>S. zygaena 5</i>	15	13	25	7,5	8,5	14	3	10	12	13,5	16,5	14,5	8	17,5	13	

**ANEXO 2** – Encéfalos dissecados. Tel = Telencéfalo; Mes = Mesencéfalo; Die = Diencefalo; Cer = Cerebelo; Med = Medula oblongata. **A.** *Atlantoraja castelnaui*; **B.** *D. hypostigma*; **C.** *G. altavela*; **D.** *I. oxyrinchus*; **E.** *M. goodei*; **F.** *P. glauca*; **G.** *P. horkelii*; **H.** *R. bonasus*; **I.** *S. acuta*; **J.** *S. bonapartii*; **K.** *S. lewinii*; **L.** *S. Guggenheim*.

