

JADE MEDEIROS DE FRANÇA CARDOSO

**ESTUDO COMPARATIVO DO NEUROCRÂNIO DE DUAS ESPÉCIES DA
FAMÍLIA SQUALIDAE: *Cirrhigaleus asper* (Merret, 1973) E *Squalus acanthias*
Linnaeus, 1758 (ELASMOBRANCHII: SQUALIFORMES) - MONOGRAFIA**

UNIVERSIDADE FEDERAL DA PARAÍBA
CENTRO DE CIÊNCIAS EXATAS E DA NATUREZA
CURSO DE BACHARELADO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

João Pessoa

2021

JADE MEDEIROS DE FRANÇA CARDOSO

**ESTUDO COMPARATIVO DO NEUROCRÂNIO DE DUAS ESPÉCIES DA
FAMÍLIA SQUALIDAE: *Cirrhigaleus asper* (Merret, 1973) E *Squalus acanthias*
Linnaeus, 1758 (ELASMOBRANCHII: SQUALIFORMES) - MONOGRAFIA**

Monografia apresentada ao Curso de
Ciências Biológicas (Trabalho Acadêmico
de Conclusão de Curso), como requisito
parcial à obtenção do grau de Bacharel em
Ciências Biológicas pela Universidade
Federal da Paraíba.

Orientador: Prof. Dr. João Paulo Capretz
Batista da Silva

João Pessoa

2021

Catálogo na publicação
Seção de Catalogação e Classificação

C268e Cardoso, Jade Medeiros de Franca.

Estudo comparativo do neurocrânio de duas espécies da família Squalidae : *Cirrhigaleus asper* (Merret, 1973) e *Squalus acanthias* Linnaeus, 1758 (Elasmobranchii: Squaliformes) / Jade Medeiros de Franca Cardoso. - João Pessoa, 2021.

41 p. : il.

Orientação: João Paulo Capretz Batista da Silva.
TCC (Graduação/Bacharelado em Ciências Biológicas)
- UFPB/CCEN.

1. Tubarão. 2. Anatomia comparada - Família Squalidae. 3. Squaliformes. I. Silva, João Paulo Capretz Batista da. II. Título.

UFPB/CCEN

CDU 597.31(043.2)

JADE MEDEIROS DE FRANÇA CARDOSO

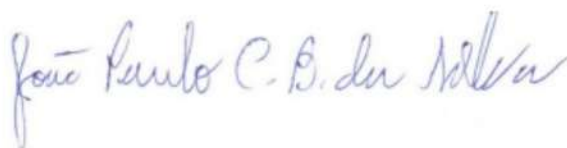
**ESTUDO COMPARATIVO DO NEUROCRÂNIO DE DUAS ESPÉCIES DA
FAMÍLIA SQUALIDAE: *Cirrhigaleus asper* (Merret, 1973) E *Squalus acanthias*
Linnaeus, 1758 (ELASMOBRANCHII: SQUALIFORMES) - MONOGRAFIA**

Monografia apresentada ao Curso de Ciências
Biológicas, como requisito parcial à obtenção do grau de
Bacharel (Licenciado) em Ciências Biológicas da
Universidade Federal da Paraíba.

Data: 03/12/2021

Resultado: APROVADO

BANCA EXAMINADORA:



Prof. Dr. João Paulo Capretz Batista da Silva, UFPB



Profa. Dra. Manoela Maria Marinho, UFPB



Dr. Diego Francisco Biston Vaz, MCZ, Harvard University

AGRADECIMENTOS

Por mais clichê que isso possa parecer, eu gostaria de agradecer primeiramente a minha família por, em nenhum momento, questionar ou desmerecer a escolha de curso que eu fiz. Presenciei muitos pais de amigos meus repreendendo suas escolhas, julgando e até mesmo os proibindo de seguir a carreira dos seus sonhos por uma questão ínfima de status. Mamãe, Papai, Vovó, Vovô e Vovó Zezeu, obrigada por acreditarem em mim e me deixarem livre para tomar minhas próprias decisões e por todo o suporte que me deram ao longo do curso, que eu sei que sempre vou ter. Agradeço até aos mais distantes (difícil numa família tão unida): tios, primos e tios-avós, em especial a Tia Lane, Tia Gisele, Ícaro, Igor, Bê, Lele, Cairo e Ina, que sempre demonstraram um orgulho absurdo por eu seguir o meu sonho e falar com brilho nos olhos que eu “estudo tubarões e salvo tartaruguinhas”. Isso sempre foi muito importante pra mim.

Ao meu primeiro orientador, Ricardo, por não se assustar quando uma menina estranha de cabelo verde no primeiro dia de aula pediu estágio porque gostava de tubarões. Ricardo e todos do laboratório de Ictiologia da UFPB me acolheram como se eu já fizesse parte da família e sempre se dispuseram a ajudar em tudo que precisei. A Júlio(1), por ter sido parte fundamental do meu aprendizado inicial no mundo da pesquisa, por fazer papel tanto de orientador quanto de amigo, quando necessário. A Capretz, por ter me ensinado tanto em tão pouco tempo e por ter me apresentado a uma linha de pesquisa que hoje eu olho e sei que é nela que quero seguir. Não consigo me imaginar tendo um orientador melhor. Agradeço ao Dr. Gavin Naylor por ter me concedido acesso às suas imagens de CT-Scan, fundamentais para que eu pudesse realizar um dos meus projetos de pesquisa, como também ao prof. Diego Vaz, por toda a ajuda nesse trabalho.

A Marcus, meu parceirinho fiel! Obrigada, amigo, por realmente estar do meu lado durante todo esse processo; por dividir os estresses, os desesperos, as raivas, e também toda a parte boa que essa jornada nos trouxe. Sei que fiz um amigo para a vida toda e sou extremamente grata por isso. Agradeço a todos que passaram pela minha vida em algum momento do curso. A Pedro, Amanda, Júlio (2), Gabriel e Thialisom, por deixarem os dias mais leves com as conversas, fofocas e distrações. A Danilo, por nossa parceria só ter aumentado entre anos de ensino médio, faculdade, laboratório, ONG e transporte escolar. As intrigas eram verdadeiras, mas sei que a amizade também é. A Henrique, por ter

surgido em um momento crucial da minha vida acadêmica e ter sido meu suporte dentre tantas inseguranças e incertezas, ouvido meus desabafos e principalmente, sempre se manter presente. Você foi fundamental para que eu pudesse chegar até o fim, assim como todos do Sequelados: A Biagomes, Larissa, Vini, Ruan e Gabi, obrigada.

Agradeço a todos os meus amigos de fora da universidade pelo amor e apoio que sempre demonstraram da melhor maneira possível. Em especial a minha irmã de vida, pelo entusiasmo e pela torcida pelo sucesso da minha vida acadêmica, mesmo que nunca tenha entendido nenhuma das minhas pesquisas. Obrigada, soso!

Por fim, agradeço a UFPB por ter sido meu lar durante esses quatro anos de graduação. Eu reclamei, xinguei e falei mal de todas as formas possíveis, mas quem me conhece sabe que eu sempre fui apaixonada pela instituição. Amava reclamar de acordar cedo, ter raiva dos professores, andar no sol quente ou na chuva pra mudar de bloco, sair no meio da aula pra lanchar na geografia, almoçar na casinha do cachorro, dormir na biblioteca, jogar uno no corredor do DSE, comprar pirulito entre cada aula, chupar picolé toda quinta com a galera do p1, esperar o transporte de 18:30 no CCJ, encontrar Jota no meio do CCS, Vic no CCEN e Sofia no CCTA, ir de ônibus em mangabeira com Marcus, Júlio e Pedro e todas as outras coisinhas que fizeram parte da minha rotina. Serei eternamente grata por tudo.

RESUMO

O neurocrânio dos tubarões representa uma valiosa fonte de informações filogenéticas devido a sua plasticidade morfológica. Por este motivo, uma análise anatômica aprofundada do neurocrânio de dois representantes da família Squalidae (Elasmobranchii: Squaliformes), *Cirrhigaleus asper* e *Squalus acanthias*, foi realizada com o objetivo de levantar caracteres morfológicos que pudessem ser empregados em análises filogenéticas futuras, auxiliando no entendimento das interrelações desse grupo, que apresenta diversas controvérsias. A partir da análise de neurocrânios depositados na coleção ictiológica da UFPB e de imagens enviadas por um colaborador, foi possível realizar uma descrição comparativa detalhada. Uma terceira espécie dentro de Squaliformes, pertencente à família Centrophoridae (*Centrophorus granulosus*) foi empregada como grupo externo. Vinte homologias primárias puderam ser testadas e confirmadas como apomorfias: oito delas como sinapomorfias suportando a monofilia da família Squalidae e sete foram recuperadas como autapomorfias de *Cirrhigaleus*. Esse resultado preliminar suporta o posicionamento das espécies *S. acanthias* e *C. asper* em gêneros distintos e vai contra o posicionamento de *C. asper* no gênero *Squalus*, como sugerido por estudos moleculares recentes. O presente estudo também contribui de maneira inicial com a resolução do problema levantado por Viana (2016) de que é necessária a proposição de uma análise filogenética robusta empregando uma série de caracteres morfológicos que auxiliem na resolução das relações internas de Squalidae. Futuramente, espera-se expandir o número de caracteres do neurocrânio e dos táxons terminais analisados de maneira a propor uma filogenia mais abrangente para membros da família Squalidae assim como para outros táxons em Squaliformes.

Palavras-chave: Tubarão, anatomia comparada, squaliformes, esqueleto

ABSTRACT

The neurocranium of sharks represents a valuable source of phylogenetic information due to its morphological plasticity. For this reason, an in-depth anatomical analysis of the neurocranium of two representatives of the family Squalidae (Elasmobranchii: Squaliformes), *Cirrhigaleus asper* and *Squalus acanthias*, was carried out with the aim of raising morphological characters that could be used in future phylogenetic analyses, helping to understand the interrelations of this group, which presents several controversies. From the analysis of the neurocrania deposited in the UFPB's ichthyological collection and images sent by a collaborator, it was possible to conduct a detailed comparative description of these structures. A third species within Squaliformes (*Centrophorus granulosus*) was used as an outgroup. Twenty primary homologies could be tested and confirmed as apomorphies: eight of them as synapomorphies supporting the monophyly of the family Squalidae and seven were recovered as autapomorphies for *Cirrhigaleus*. This preliminary result supports the placement of the species *S. acanthias* and *C. asper* into distinct genera and goes against the placement of *C. asper* in the genus *Squalus*, as suggested by recent molecular studies. The present study also contributes initially to solving the problem raised by Viana (2016) that it is necessary to propose a robust phylogenetic analysis using a series of morphological characters that may help solve the internal relationships of Squalidae. In the future, it is expected to expand the number of characters of the neurocranium and of the terminal taxa analyzed in order to propose a more comprehensive phylogeny for members of the family Squalidae as well as for other taxa in Squaliformes.

KEY WORDS: Shark, comparative anatomy, squaliforms, skeleton

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 – Regiões do Neurocrânio de acordo com GEGENBAUR (1865)	
.....	pág 35
Figura 2 – Neurocrânio de <i>Cirrhigaleus asper</i> (UFPB 11863). Vista dorsal.....	pág 35
Figura 3 – Neurocrânio de <i>Cirrhigaleus asper</i> (UFPB 11865). Vista ventral.....	pág 36
Figura 4 – Neurocrânio de <i>Cirrhigaleus asper</i> (UFPB 11865). Vista lateral.....	pág 36
Figura 5 – Neurocrânio de <i>Cirrhigaleus asper</i> (UFPB 11862). Vista posterior.....	pág 37
Figura 6 – Neurocrânio de <i>Squalus acanthias</i> (MCZ 172751). Vista dorsal.....	pág 37
Figura 7 – Neurocrânio de <i>Squalus acanthias</i> (MCZ 172751). Vista ventral.....	pág 38
Figura 8 – Neurocrânio de <i>Squalus acanthias</i> (MCZ 172751). Vista lateral.....	pág 38
Figura 9 – Neurocrânio de <i>Squalus acanthias</i> ((MCZ 172751). Vista posterior.....	pág 39
Figura 10 – Neurocrânio de <i>Centrophorus granulosus</i> (BMNH 1906). Vista dorsa.....	pág 39
Figura 11 – Neurocrânio de <i>Centrophorus granulosus</i> (BMNH 1906). Vista ventra.....	pág 40
Figura 12 – Neurocrânio de <i>Centrophorus granulosus</i> (BMNH 1906). Vista lateral.....	pág 40
Figura 13 – Árvore mais parcimoniosa de relações de parentesco entre três espécies de Squaliformes (L= 21, IC= 1.0).....	pág

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Matriz dos caracteres levantados.....	pág 41
--	--------

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

ABN: Abertura Nasal

AB: Ângulo Basal

ANTO: Processo Pré-Orbital

ARL: Apêndice Rostral Lateral

CN: Cápsula Nasal

CO: Cápsula Ótica

COC: Cótilo Occipital

CON: Côndilo Occipital

CRO: Crista Occipital

ESAF: Forame para a Artéria Espiracular Eferente

FA: Fontanela Anterior

FAO: Forame para a Artéria Orbital

FCI: Forame para a Carótida Interna

FE: Forame Endolinfático

FEP: Forame Epifisial

FH: Forame Hiomandibular

FM: Forame Magno

FN: Fenestra Nasal

FO: Forame Orbital para o Canal Orbitonasal

FP: Fossa Parietal

FPE: Forame Perilinfático

FPO: Fenestra Pós-Ótica

FR: Fenestra Rostral

OR: Órbita

PA: Parede Antorbital

PAL: Forame Palatino

PB: Placa Basal

PBT: Processo Basitrabecular

PET: Processo Etmoidal

PIT: Forame para a Veia Pituitária

PO: Pedículo Óptico

POR: Parede Orbital

POST: Processo Pós-Orbital

PPO: Processo Pós-Ótico

PRCF: Cavidade Pré-Cerebral

PROF: Ramo Profundo do Nervo Trigêmeo

PV: Processo Vestibular

R: Rostro

RC: Carina Rostral

RF: Fenestra Rostral

ROS: Ramo Oftálmico Superficial do Nervo Facial

SEP: Processos Supra-etmoidais

SUP: Crista Supra-orbital

TC: Teto Craniano

II: Forame para o Nervo Óptico

III: Forame para o Nervo Oculomotor

IV: Forame para o Nervo Troclear

V: Forame para o Nervo Facial

VI: Forame para o Nervo Abducente

VII: Forame para o Nervo Trigêmeo

IX: Forame para o Nervo Glossofaríngeo

X: Forame para o Nervo Vago

SUMÁRIO

1. FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA.....	13
2. REFERÊNCIAS.....	16
3. ESTUDO COMPARATIVO DO NEUROCRÂNIO DE DUAS ESPÉCIES DA FAMÍLIA SQUALIDAE: <i>Cirrhigaleus asper</i> (Merret, 1973) E <i>Squalus acanthias</i> Linnaeus, 1758 (ELASMOBRANCHII: SQUALIFORMES).....	18
3.1 INTRODUÇÃO.....	18
3.2 OBJETIVOS.....	19
3.3 MATERIAIS E MÉTODOS.....	19
3.3.1 Material Analisado.....	18
3.3.2 Métodos.....	18
3.4 RESULTADOS E DISCUSSÃO	19
3.4.1 Descrição Anatômica	21
3.4.1.1 Neurocrânio	21
3.4.1.1.1 Rostro.....	21
3.4.1.1.2 Cápsulas Nasais.....	21
3.4.1.1.3 Teto Craniano.....	22
3.4.1.1.4 Placa Basal	22
3.4.1.1.5 Região Orbital.....	23
3.4.1.1.6 Cápsulas Óticas.....	24
3.4.1.1.7. Região Occipital.....	24
3.4.2 Descrição dos Caracteres.....	25
3.4.3 Análise Filogenética.....	29
3.5	
BIBLIOGRAFIA.....	32
4. CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	41

1. FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

A classe Chondrichthyes consiste em um grupo de peixes vertebrados de esqueleto cartilaginoso e calcificação pericondral prismática que inclui duas sub-classes viventes: os Elasmobranchii, representados pelos tubarões e raias e os Holocephali, representados pelas quimeras. Adicionalmente, inúmeros grupos extintos sugerem que a origem da classe se deu a mais de 400 milhões de anos (COMPAGNO, 1988, 1999; ROSA; MORO; SOARES, 2015). Os Elasmobranchii são um grupo monofilético, e no que se refere aos tubarões, são divididos em duas superordens: os Squalomorphi e os Galeomorphi, enquanto o grande grupo das raias está alocado na superordem Batoidea. De acordo com a hipótese molecular, os tubarões (Squalomorphi + Galeomorphi) são um grupo monofilético. Na proposta morfológica, não. Isso porque a hipótese morfológica sugere que as raias são derivadas de um grupo de tubarões, enquanto que a hipótese molecular sugere que tubarões e raias formam grupos irmãos.

Os Galeomorphi são representados pelos tubarões mais conhecidos pelo público em geral, como o tubarão-branco, o tubarão-tigre e o tubarão-baleia. Já a superordem Squalomorphi é composta por tubarões que chamam menos a atenção da mídia e do público leigo. Ela é dividida em cinco ordens: Squatiniformes, com os cações-anjo; Hexanchiformes, com os tubarões de seis e sete guelras e os tubarões-cobra; Pristiophoriformes, com os tubarões-serra, Echinorhiniformes, com representantes que possuem escamas placóides hipertrofiadas; e os Squaliformes, que são geralmente reconhecidos por conter espinhos precedendo as suas nadadeiras dorsais e popularmente chamados de “tubarões-cachorro”.

A ordem Squaliformes é a mais diversa dentro da superordem Squalomorphi, contendo 143 espécies (ESCHMEYER; FRICKIE; FONG, 2021). A ordem inclui as seis seguintes famílias: a família Dalatiidae, que inclui o tubarão-charuto, um ectoparasita bastante conhecido por alimentar-se de pedaços quase perfeitamente esféricos da epiderme e da musculatura subjacente de grandes mamíferos, como baleias, ou até de tubarões maiores; a família Etmopteridae, que apresenta representantes bastante curiosos como os tubarões-lanterna, que possuem bioluminescência; a família Centrophoridae que inclui tubarões de profundidade e que geralmente possuem o focinho bem pontudo e desenvolvido; a família Somniosidae, conhecida por alguns exemplares do gênero *Somniosus* que possuem grande longevidade e atingem mais de 300 anos; a família Oxynotidae, com os icônicos

tubarões-porco, e por fim, como foco do nosso estudo, temos a família Squalidae, com os cações-bagre.

Como citado anteriormente, os tubarões da família Squalidae possuem um espinho antecedendo pelo menos uma das suas nadadeiras dorsais que pode ainda conter veneno (HADDAD JR.; GADIG, 2005). Além disso, possuem corpo fusiforme, ausência de nadadeira anal e sua pele é geralmente áspera ao toque (BIGELOW; SCHROEDER, 1948). Estão bem distribuídos globalmente, desde regiões tropicais e temperadas até regiões polares, tanto em águas rasas como em grandes profundidades, e também podem estar presentes em regiões estuarinas. Possuem reprodução ovovivípara e uma gestação longa (ex: *Squalus acanthias*: 20-24 meses) (EBERT; FOWLER; COMPAGNO, 2013) e uma ninhada que pode chegar a até 30 filhotes (FROESE; PAULY, 2009).

A família Squalidae é composta por dois gêneros: *Squalus* e *Cirrhigaleus*. A monofilia dos gêneros é controversa e estudos moleculares recentes (NAYLOR *et al.*, 2012) têm apontado que só é possível reconhecer *Squalus* como um gênero monofilético com a inclusão do gênero *Cirrhigaleus*. NAYLOR *et al.* (2012) ainda sugerem que “se a estreita relação entre *Cirrhigaleus* e as duas espécies aparentadas de *Squalus* (*S. acanthias* e *S. scuklei*) for confirmada com mais dados, deve-se considerar a expansão do gênero *Squalus* para incluir as três espécies conhecidas de *Cirrhigaleus*”. Entretanto, existem caracteres referentes à morfologia externa que suportam o reconhecimento de ambos os gêneros como distintos (VIANA, 2016). Um exemplo está no tamanho das nadadeiras dorsais: essas são equivalentes em *Cirrhigaleus*, enquanto que em *Squalus* a primeira dorsal é visivelmente maior que a segunda (COMPAGNO, 1999). Adicionalmente, *Cirrhigaleus* apresenta barbilhões nasais extremamente alongados, ausentes em *Squalus* (WHITE; LAST; STEVENS, 2007).

Squalus corresponde ao gênero mais diverso da família, com 37 espécies válidas enquanto o gênero *Cirrhigaleus* possui apenas três: *C. barbifer* TANAKA, 1912; *C. asper* (MERRETT, 1973) e *C. australis* WHITE, LAST & STEVENS, 2007 (ESCHMEYER; FRICKIE; FONG, 2021; FROESE; PAULY, 2009). Por conta dessa diferença de diversidade, as espécies de *Squalus* são frequentemente bem mais estudadas que as de *Cirrhigaleus*, com uma discrepância muito grande no número de informações disponíveis. Isso se intensifica quando falamos de análises da anatomia esquelética do grupo, que salvo raros estudos recentes (DA SILVA; VAZ, 2021), são quase inexistentes. Por este motivo, faz-se necessária uma investigação aprofundada das estruturas anatômicas de *Cirrhigaleus*, incluindo nesse

caso a morfologia do neurocrânio, a fim de levantar caracteres que possam ser úteis para a resolução de questões sistemáticas do grupo.

2. REFERÊNCIAS

BIGELOW, H. B.; SCHROEDER, W. C. Sharks. In: Fishes of the western North Atlantic. [s.l.] J. Tee-Van, 1948. p. 1–576.

COMPAGNO, L. J. V. Sharks of the order Carcharhiniformes. Princeton, N.J: Princeton University Press, 1988.

COMPAGNO, L. J. V. Checklist of living elasmobranchs. In: Sharks, skates, and rays: the biology of elasmobranch fishes. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 1999. p. 471–498.

DA SILVA, J. P. C.B.; VAZ, D. F. B. A redescription of the appendicular skeleton of *Squalus acanthias* (Elasmobranchii: Squaliformes: Squalidae). *Acta Zoologica*, p. azo.12394, 24 jun. 2021.

EBERT, D. A.; FOWLER, S. L.; COMPAGNO, L. J. V. Sharks of the World: a Fully Illustrated Guide. Plymouth: Wild Nature Press, 2013.

ESCHMEYER, W. N.; FRICKIE, R.; FONG, J. D. CAS - Eschmeyer's Catalog of Fishes - Genera/Species by Family/Subfamily. Disponível em: <<https://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/SpeciesByFamily.asp>>. Acesso em: 10 nov. 2021.

FROESE, ED.R.; PAULY, D. Squalidae. Disponível em: <<https://www.fishbase.in/Summary/FamilySummary.php?Family=Squalidae>>. Acesso em: 15 nov. 2021.

HADDAD JR., V.; GADIG, O. B. F. The spiny dogfish ('cação-bagre'): description of an envenoming in a fisherman, with taxonomic and toxinologic comments on the *Squalus* gender. *Toxicon*, v. 46, n. 1, p. 108–110, jul. 2005.

NAYLOR, G. J. P. et al. Elasmobranch Phylogeny: A mitochondrial estimate based on 595 species. In: CARRIER, J. C.; MUSICK, J. A.; HEITHAUS, M. E. (Eds.). . Biology of sharks and their relatives. Marine biology. 2nd ed ed. Boca Raton: Taylor & Francis Group, 2012. p. 31–56.

ROSA, R. S.; MORO, G.; SOARES, M. C. Chondrichthyes - Diversidade Ameaçada. In: *Biologia e ecologia dos vertebrados*. Rio de Janeiro, RJ: Gen Roca, 2015.

VIANA, S. F. Revisão taxonômica e morfológica da família Squalidae Blainville, 1816 (Elasmobranchii: Chondrichthyes: Squaliformes). São Paulo, SP: Universidade de São

Paulo, 2016.

WHITE, W. T.; LAST, P. R.; STEVENS, J. D. *Cirrhigaleus australis* n. sp., a new Mandarin dogfish (Squaliformes: Squalidae) from the south-west Pacific. *Zootaxa*, v. 1560, n. 1, p. 19–30, 27 ago. 2007.

3. ARTIGO CIENTÍFICO

ESTUDO COMPARATIVO DO NEUROCRÂNIO DE DUAS ESPÉCIES DA FAMÍLIA SQUALIDAE: *Cirrhigaleus asper* (Merret, 1973) E *Squalus acanthias* Linnaeus, 1758 (ELASMOBRANCHII: SQUALIFORMES)

Jade Medeiros¹, João Paulo Capretz Batista da Silva¹

¹Laboratório de Ictiologia, Departamento de Sistemática e Ecologia, Universidade Federal da Paraíba, João Pessoa, Brasil.

3.1 INTRODUÇÃO

O neurocrânio dos tubarões é formado por uma estrutura única, sem suturas, constituída inteiramente de cartilagem e com deposição pericondral prismática de cálcio. Essa estrutura corresponde ao principal componente do esqueleto que suporta a cabeça destes animais e protege o cérebro e os outros órgãos sensoriais (COMPAGNO, 1988, 1999). Apesar de parecer uma estrutura relativamente simples, o neurocrânio possui uma variedade morfológica considerável dentre os Chondrichthyes, podendo diferir bastante nos tamanhos e formatos dos processos, posição das aberturas e forames para vasos, músculos e nervos, tanto entre espécies não aparentadas quanto em espécies proximamente relacionadas. Por este motivo, o neurocrânio se mostra como uma fonte valiosa de informações morfológicas que podem ser importantes para aferir relações filogenéticas.

Apesar do neurocrânio de representantes da superordem Squalomorphi terem recebido certa atenção ao longo dos anos, com descrições até mesmo detalhadas de representantes de suas ordens (DENTON *et al.*, 2018; SHIRAI, 1992, 1996; VAZ; DE CARVALHO, 2013; VAZ, 2015), o neurocrânio de *Squalus acanthias* ainda tem sido empregado como um modelo para os elasmobrânquios de maneira geral e é ainda o mais explorado dentro da ordem Squaliformes. Isso se deve provavelmente ao fato da espécie ser cosmopolita, resultando na sua maior abundância e facilidade de acesso (GILBERT, 1972; MARINELLI; STRENGER, 1959; WELLS, 1917). Mais recentemente, outras espécies do gênero *Squalus* têm sido exploradas morfolologicamente (VIANA; LISHER; DE CARVALHO, 2018; VIANA, 2016; VIANA; CARVALHO; GOMES, 2016), mas sem incorporar de maneira satisfatória a

anatomia esquelética de seus representantes, incluindo por exemplo o neurocrânio. Estes trabalhos têm focado mais na morfologia externa do gênero.

Além da carência de informações acerca do neurocrânio de outras espécies de *Squalus*, seu gênero irmão, *Cirrhigaleus*, é ainda menos explorado anatomicamente, sendo que trabalhos relacionados a sua anatomia interna ainda são incipientes (DA SILVA; VAZ, 2021). Por exemplo, o gênero *Cirrhigaleus* ainda carece de um estudo detalhado da anatomia de seu neurocrânio, sendo que nenhum trabalho dessa natureza foi publicado até o momento. Dessa maneira, o presente estudo visa descrever de maneira detalhada o neurocrânio de *Cirrhigaleus asper* e compará-lo com a anatomia do neurocrânio da espécie *Squalus acanthias*, explorando de maneira extensiva sua morfologia (e.g., rostró, teto craniano, placa basal, processos pré- e pós-orbital, parede orbital) e as aberturas para vasos e nervos. Esse estudo fornecerá subsídios para estudos filogenéticos futuros envolvendo não apenas a família Squalidae, mas a ordem Squaliformes como um todo a partir da proposição de caracteres relacionados a anatomia ao neurocrânio.

3.2 OBJETIVOS

- (1) Descrição detalhada e comparação esquelética do neurocrânio entre duas espécies da família Squalidae: *Cirrhigaleus asper* e *Squalus acanthias*.
- (2) Levantamento de caracteres esqueléticos do neurocrânio que auxiliem na resolução de problemas filogenéticos entre representantes da família Squalidae.

3.3 MATERIAIS E MÉTODOS

3.3.1 Material examinado

Cirrhigaleus asper: UFPB 11862 (macho, neurocrânio apenas, 9,4cm); *Cirrhigaleus asper*: UFPB 11863 (fêmea, neurocrânio apenas, 11,2cm); *Cirrhigaleus asper*: UFPB 11865 (fêmea, neurocrânio apenas, 10cm); *Squalus acanthias*: MCZ 172751 (fêmea, aproximadamente 500 mm CT, esqueleto apenas); *Centrophorus granulosus*: BMNH 1906.11.12.8 (juvenil, esqueleto apenas).

3.3.2 Métodos

O neurocrânio de *Cirrhigaleus asper* foi descrito a partir de três espécimes que estão depositados na coleção associada ao Laboratório de Ictiologia da Universidade Federal da

Paraíba (LABICT - UFPB), e com números de tombo UFPB 11862, UFPB 11863 e UFPB 11865. O comprimento dos neurocrânios foi medido desde o rostró até a região occipital. Estavam preservados em álcool 70% e em bom estado. Dois deles (UFPB 11863 e UFPB 11865) ainda estavam conectados à coluna vertebral, impossibilitando a vista posterior. Para isso, foi realizada a remoção da coluna utilizando-se pinça, um bisturi e lâmina cirúrgica. A coleta de dados ocorreu durante todo o ano de 2021, tanto virtualmente como por visitas ao laboratório. Adicionalmente, foram analisadas imagens do crânio de um exemplar de *Squalus acanthias* (MCZ 172751) e um exemplar de *Centrophorus granulosus* (BMNH 1906.11.12.8) cedidas pelo Dr. Diego Vaz, da Universidade de Harvard. A nomenclatura utilizada foi a proposta nos trabalhos de (COMPAGNO, 1988; EL-TOUBI, 1949; GILBERT, 1973; MAISEY, 2004, 2007; VIANA; CARVALHO; GOMES, 2016; WELLS, 1917) com adaptações quando necessárias.

Trabalhos mais antigos referentes à descrições anatômicas do neurocrânio de tubarões seguiam majoritariamente a divisão proposta por GEGENBAUR (1865, 1872) onde foram propostas quatro regiões principais: (1) região etmoidal, incluindo o rostró e as cápsulas nasais; (2) região orbital, incluindo além da órbita, o teto craniano e a placa basal entre elas; (3) região ótica, incluindo as cápsulas óticas como também o teto craniano e a placa basal entre elas; e (4) região occipital, com toda a parte posterior do neurocrânio. COMPAGNO (1988) emprega um sistema de divisão mais específico, contendo sete áreas estruturais, que será seguido no presente estudo. São elas: (1) rostró; (2) cápsulas nasais; (3) teto craniano; (4) placa basal; (5) região orbital; (6) cápsulas óticas e (7) região occipital (fig. 1).

A morfologia do neurocrânio das duas espécies foi documentada detalhadamente através de fotografias e editadas com o auxílio do software de edição gráfica Adobe Photoshop CS. A análise esquelética do neurocrânio compreendeu uma análise da anatomia e disposição de processos, ranhuras, e aberturas para vasos sanguíneos, nervos e órgãos sensoriais. Além disso, caracteres foram propostos com base na variação observada. Foi construída uma matriz utilizando-se um editor de texto, que foi posteriormente analisada no software WINCLADA v. 3.02 (NIXON, 1999) utilizando a espécie *Centrophorus granulosus* como grupo externo. A árvore com os caracteres morfológicos sobrepostos foi obtida pelo mesmo software WINCLADA v. 3.02 (NIXON, 1999).. O número de passos da árvore, assim

como seus índices de consistência e retenção também foram obtidos com o software. Além disso, os caracteres foram otimizados seguindo a reconstrução por ACCTRAN.

3.4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.4.1 Descrição Anatômica

3.4.1.1 Neurocrânio

3.4.1.1.1 Rostro (figs. 2, 3, 6, 7, 10, 11)

O rostro (R), como nos outros elasmobrânquios que o possuem, fica posicionado na porção mais anterior do neurocrânio e suporta o focinho dos tubarões. Em Squaliformes, o rostro é composto por uma estrutura única, que se apresenta bastante alongada em *S. acanthias* quando comparado com o comprimento anteroposterior das suas cápsulas nasais, enquanto que em *Cirrhigaleus asper* ela é encurtada em relação à mesma estrutura. O rostro ainda possui cartilagem bastante delgada em todos os espécimes analisados e bordas arredondadas circundando a cavidade (ou fontanela) pré-cerebral (PRCF). Ventralmente se visualiza uma quilha ou carina rostral (RC) dando suporte à região medial do rostro. Esta estrutura é delgada, dorsalmente projetada e a cartilagem que a compõe é mais resistente que a do rostro em si. Em sua base estão presentes um par de fenestras rostrais (RF) ovais e alongadas.

3.4.1.1.2 Cápsulas Nasais (figs. 2, 3, 6, 7, 10, 11)

Posterolateralmente ao rostro estão presentes as duas cápsulas nasais (CN) em formato levemente trapezoidal e ventralmente suas aberturas nasais (ABN), por onde é possível visualizar em vista lateral as respectivas fenestras nasais (FN), em ambas as espécies. O comprimento anteroposterior das cápsulas nasais é maior em relação ao rostro em *Cirrhigaleus asper*, enquanto que em *Squalus acanthias* o comprimento do rostro ultrapassa o das cápsulas nasais. Neste espécime, a cápsula nasal esquerda estava danificada. A parede

posterior de cada cápsula é contínua com a órbita por meio de uma crista chamada processo pré-orbital (ANTO) e forma consequentemente as paredes antorbitais (PA).

Em vista dorsal, as cápsulas nasais possuem uma cartilagem ainda mais fragilizada nos arredores do rosto, apresentando falhas que assemelham-se a forames. Isso provavelmente ocorre devido a menor mineralização dessas regiões. MAISEY (2004) reporta uma situação semelhante para a espécie *Notorynchus cepedianus*, onde o método de reconstrução de imagem utilizado (CT Scan) requer que a cartilagem esteja bem mineralizada para que a imagem apareça corretamente. Em cada extremidade das cápsulas nasais em vista dorsal se encontram os forames para o ramo profundo do nervo trigêmeo (PROF), ao lado do primeiro forame para o ramo oftálmico superficial do nervo facial (ROS).

3.4.1.1.3 Teto Craniano (figs. 2, 6, 10)

Em ambas as espécies o teto craniano (TC) possui formato levemente convexo em vista lateral. Dorsalmente, é delimitado anteriormente pela fontanela anterior (FA), logo após a cavidade pré-cerebral, e se estende até a porção posterior do crânio, na região ótica. Em *C. asper*, a fontanela anterior possui formato de meia lua e de ambas as suas extremidades projetam-se um par de processos supra-etmoidais (SEP). Em *S. acanthias*, a fontanela anterior é mais reta em sua borda posterior e os SEP se localizam em sua região mediana, estando bastante aproximados. Posteriormente à fontanela anterior está presente o forame epifisial (FEP) nas duas espécies. Ao longo dos limites laterais do teto craniano, nas cristas supraorbitais (SUP), encontram-se uma série de aberturas para os ramos oftálmicos superficiais do nervo facial (ROS), que diferem de tamanho, sendo os dois primeiros o triplo do tamanho dos subsequentes.

3.4.1.1.4 Placa Basal (figs. 3, 7, 11)

A placa basal (PB) é a superfície plana em vista ventral, iniciando-se anteriormente entre as cápsulas nasais e se estendendo até a região occipital. Imediatamente após a abertura das cápsulas nasais a placa basal é nitidamente estreita e se alarga à medida que se estende posteriormente, após os processos basitrabeculares (PBT), em direção à região ótica do neurocrânio. Entretanto, em *C. asper*, a placa basal é mais alongada tanto verticalmente

quanto horizontalmente quando comparada a condição em *S. acanthias*. Os processos basitrabeculares formam, em vista lateral, o ângulo basal (AB). Em *C. asper*, dois pares de forames são claramente visíveis nesta região: os forames para a carótida interna (FCI), no centro, e em suas extremidades, um pouco abaixo, os dois forames para artéria orbital (FAO). Em *S. acanthias*, o forame para a carótida interna é único, enquanto que as aberturas para a artéria orbital se mantêm pareadas.

3.4.1.1.5 Região Orbital (figs. 4, 8, 12)

Corresponde a parede orbital (POR), que acomoda o globo ocular, e é visível em vista lateral. Anteriormente é delimitada pelo processo pré-orbital, que é formado pela projeção ânterolateral da parede dorsal da cápsula nasal, e pela parede antorbital, onde se encontra o forame orbital para o canal orbitonasal, e se estende ventralmente formado o processo etmoidal (PET); posteriormente, a região orbital é delimitada pelo processo pós-orbital (POST), que é aproximadamente triangular e levemente curvado ventralmente em vista lateral, e se projeta da porção mais posterior da crista supraorbital.

Na região mediana da parede orbital, é possível visualizar o amplo forame para o nervo óptico (II) na região anteroventral, que se destaca por ser o maior dentre as aberturas presentes. Em *Cirrhitigaleus asper*, além dele, na região posterior da órbita, estão presentes: o pedículo óptico (PO), que se projeta da parede orbital e corresponde a uma cartilagem delicada e cilíndrica; o forame para o nervo oculomotor (III), posicionado logo atrás do pedículo óptico; o forame para o nervo troclear (IV), que é ligeiramente ventral às aberturas do ROS na crista supraorbital e também é anterodorsal em relação ao pedículo óptico; o forame para a artéria pseudobranquial eferente (ESAF) que é anteroventral em relação ao pedículo óptico; o forame para o nervo abducente (VI) que é posteroventral ao pedículo óptico; posterodorsal a este se encontra a fissura orbital: uma abertura de tamanho equivalente ao forame óptico por onde passam os nervos facial e trigêmeo (V+VII); o forame para a veia pituitária (PIT) e o forame palatino (PAL) são posteroventrais em relação à fissura orbital. Posterodorsalmente a esses últimos se encontra o forame hiomandibular (FH). Ramos do nervo facial (VII) passam pelas aberturas dos forames palatino e hiomandibular. O forame para a artéria espiracular eferente, o forame para o nervo abducente e o forame para a veia pituitária possuem tamanho equivalente a aproximadamente $\frac{1}{6}$ do tamanho do forame para o

nervo óptico. O forame palatino é ligeiramente maior que os três previamente citados, enquanto que o forame hiomandibular possui $\frac{1}{3}$ do tamanho da fissura orbital; os forames para os nervos oculomotor e troclear são os menores presentes na órbita, com metade do tamanho do ESAF.

Em *Squalus acanthias* a disposição dos forames, no geral, se mantém. Entretanto, é possível perceber algumas diferenças: a posição do forame para a artéria espiracular eferente, que é dorsal ao processo basitrabecular, enquanto que em *C. asper* ele é posterodorsal a esse processo; o forame abducente é ligeiramente dorsal em relação ao ESAF, sendo que em *C. asper* ele é ligeiramente ventral; o forame óptico tem aproximadamente três vezes o tamanho do abducente em *Squalus acanthias* enquanto que em *C. asper* essa razão chega a aproximadamente seis vezes.

3.4.1.1.6 Cápsulas Óticas (figs. 2, 6, 10)

As cápsulas óticas (CO) contém os ouvidos internos. Elas compõem a maior parte da região posterior do neurocrânio e se situam nas laterais da fossa parietal (FP). Também é nessa região que estão presentes os canais semicirculares. A fossa parietal é bastante profunda em ambas as espécies e dentro dela é possível identificar um par de forames endolinfáticos (FE) pequenos e logo posterior a eles, um par de forames perilinfáticos (FPE), contendo o triplo do tamanho dos FE. Também é possível visualizar de onde os processos pós-orbitais se projetam, delimitando a porção anterior das cápsulas óticas.

3.4.1.1.7 Região Occipital (figs. 5, 9)

É a região mais posterior do neurocrânio e visível principalmente em vista caudal. Assim, é possível visualizar o amplo forame magno (FM), no centro. Imediatamente abaixo do FM se encontra o cótilo occipital (COC) (=fôvea basioccipital de SHIRAI, 1992), que corresponde a meio centro vertebral incorporado na região occipital, na porção médio-ventral da placa basal (=basicrânio). Laterais ao COC se encontram dois côndilos occipitais (CON) proeminentes e em formato triangular, mais facilmente identificados em vista ventral. Lateralmente a cada um deles estão posicionados os forames para o nervo vago (X), enquanto

que os forames para o nervo glossofaríngeo (IX) estão localizados em cada extremidade ventrolateral da região occipital.

3.4.2 Descrição dos Caracteres

Segue abaixo a descrição dos caracteres morfológicos levantados a partir da anatomia comparativa do neurocrânio de *Cirrhigaleus asper* (figs. 2-5) e *Squalus acanthias* (figs. 6-9) de modo a estabelecer as relações de parentesco entre as espécies analisadas. A espécie *Centrophorus granulosus* (figs. 10-12) foi empregada como grupo externo. Os caracteres e seus respectivos estados também estão representados nas figuras de *Centrophorus granulosus*.

1- Comprimento do rostro: (0) curto; (1) longo.

Em *Squalus acanthias* e *Centrophorus granulosus* o comprimento do rostro ultrapassa o comprimento anteroposterior da cápsula nasal (1). Em *Cirrhigaleus asper* o comprimento do rostro é menor que o comprimento anteroposterior da cápsula nasal (0).

2- Forame para a carótida interna: (0) único; (1) duplo.

Squalus acanthias apresenta apenas um único forame para a artéria carótida interna, localizado logo após o processo basitrabecular (0). As espécies *Cirrhigaleus asper* e *Centrophorus granulosus* apresentam aberturas pareadas para a saída dessa artéria (1).

3- Projeção posterolateral triangular na margem posterior do processo pós orbital: (0) ausente; (1) presente.

O processo pós-orbital de *Cirrhigaleus asper* apresenta uma projeção triangular posterolateral na sua margem posterior (1). Em *Squalus acanthias* e em *Centrophorus granulosus* (grupo externo) uma projeção equivalente está ausente (0).

4- Extensão lateral do processo pós-orbital: (0) mais curto que extensão lateral do processo pré-orbital; (1) equivalente a extensão lateral do processo pré-orbital; (2) mais longo que extensão lateral do processo pré-orbital.

A extensão lateral do processo pós-orbital, no grupo externo (*Centrophorus granulosus*) é visivelmente menor que a extensão lateral do processo pré-orbital (0). Em *Squalus acanthias*, os comprimentos são equivalentes (1), enquanto que em *Cirrhigaleus asper* a extensão lateral do processo pós-orbital ultrapassa a extensão lateral do processo pré-orbital (2).

5- Processos supra-etmoidais: (0) ausentes; (1) presentes.

Os processos supra-etmoidais estão presentes tanto em *Squalus acanthias* quanto em *Cirrhigaleus asper* (1). No grupo externo (*Centrophorus granulosus*), estruturas equivalentes estão ausentes (0).

6- Processos supra-etmoidais: (0) aproximados e ultrapassando levemente a amplitude do forame epifisial; (1) espaçados e ultrapassando consideravelmente a amplitude do forame epifisial.

Em *Squalus acanthias*, os processos supra-etmoidais são bem aproximados, ultrapassando levemente a amplitude do forame epifisial (0). Entretanto, em *C. asper*, essas estruturas se apresentam bem afastadas entre si e ultrapassam esta amplitude (1). Este caráter não se aplica a *Centrophorus granulosus* (grupo externo).

7- Margem posterior do processo etmoidal em vista ventral: (0) convexo; (1) retilíneo.

A margem posterior do processo etmoidal é levemente convexa nas espécies *Squalus acanthias* e *Centrophorus granulosus* (0). Em *Cirrhigaleus asper*, a margem posterior do processo etmoidal é reta (1).

8- Comprimento da placa basal: (0) equivalente ao comprimento da região etmoidal; (1) mais

curta que o comprimento da região etmoidal.

A placa basal apresenta comprimento equivalente ao da região etmoidal na espécie *Cirrhigaleus asper* (0). Em *Squalus acanthias* e no grupo externo (*Centrophorus granulosus*), essa estrutura se apresenta mais curta que o comprimento da região etmoidal (1).

9- Margem externa da parede antorbital em vista ventral: (0) equivalente a extensão lateral do processo pré-orbital; (1) mais longa que a extensão lateral do processo pré-orbital.

A margem externa da parede antorbital é equivalente a extensão lateral do processo pré-orbital em vista ventral nas espécies *Cirrhigaleus asper* e *Squalus acanthias* (0). No grupo externo (*Centrophorus granulosus*), a extensão lateral do processo pré-orbital é menor que a da parede antorbital (1).

10- Morfologia da margem externa da parede antorbital: (0) triangular; (1) arredondada.

A margem externa da parede antorbital é arredondada em *Squalus acanthias* e *Cirrhigaleus asper* (1), sendo que essa estrutura apresenta formato triangular no grupo externo (*Centrophorus granulosus*) (0).

11- Processo vestibular (PV): (0) ausente; (1) presente.

O processo vestibular corresponde a uma projeção triangular lateral que está na metade da distância entre os processos pós-orbital e pós-ótico e presente no grupo externo (*Centrophorus granulosus*) (1). Um processo equivalente está ausente nas duas espécies de Squalidae (0).

12- Sulco na margem posterior do processo basitrabecular: (0) ausente; (1) presente.

Um sulco evidente na margem posterior do processo basitrabecular está presente em *Squalus acanthias* (1). As espécies *Cirrhigaleus asper* e *Centrophorus granulosus* são desprovidas de um sulco ou reentrância equivalente (0).

13- Extensão anteroposterior do processo pré-orbital: (0) 1.5 vezes a extensão anteroposterior do processo pós-orbital; (1) 3 vezes a extensão anteroposterior do processo pós-orbital.

A base do processo pós-orbital corresponde a uma vez e meia a extensão anteroposterior do processo pré-orbital em *Squalus acanthias* e em *Cirrhigaleus asper* (0). No grupo externo (*Centrophorus granulosus*), essa diferença corresponde a três vezes a extensão anteroposterior do processo pré-orbital (1).

14- Fenestra pós-ótica: (0) ausente; (1) presente

Em *Cirrhigaleus asper* e *Squalus acanthias* o processo pós-ótico é provido de uma fenestra (1). Uma fenestra equivalente está ausente no processo pós-ótico de *Centrophorus granulosus* (grupo externo) (0).

15- Posição do forame para a artéria espiracular eferente (ESAF): (0) dorsal ao processo basitrabecular; (1) posterodorsal ao processo basitrabecular;

O forame para a artéria espiracular eferente (ou artéria pseudobranquial) está localizado dorsalmente ao processo basitrabecular em *Squalus acanthias* e *Centrophorus granulosus* (0). Em *Cirrhigaleus asper* o ESAF é posterodorsal em relação ao processo basitrabecular (1).

16- Posição do forame para o nervo óptico (II) em relação a parede antorbital: (0) afastado; (1) próximo.

No grupo externo (*Centrophorus granulosus*) o forame para o nervo óptico (II) encontra-se afastado da parede antorbital, com distância que corresponde a cerca de 4 vezes a sua amplitude (0). Em *S. acanthias* e *Cirrhigaleus asper* o II é próximo a parede orbital, com distância que equivale a cerca de duas vezes a sua abertura (1).

17- Largura da crista supraorbital: (0) metade da largura do teto craniano; (1) $\frac{1}{4}$ da largura do

teto craniano.

A crista supraorbital corresponde a metade da largura do teto craniano na espécie *Centrophorus granulosus* (grupo externo) (0). Em *Squalus acanthias* e *Cirrhigaleus asper* essa estrutura corresponde a $\frac{1}{4}$ da largura do TC (1).

18- Orientação do processo pós-ótico (0) lateral; (1) posterolateral.

O processo pós-ótico é orientado lateralmente em *Centrophorus granulosus* (grupo externo) (0). Em *Squalus acanthias* e *Cirrhigaleus asper* esse processo é orientado posterolateralmente (1).

19- Fenestras rostrais: (0) ausentes; (1) presentes.

Um par de fenestras na base do rostro (também conhecidas como fenestras sub-nasais) estão presentes em *S. acanthias* e *Cirrhigaleus asper* (1). Fenestras equivalentes estão ausentes em *Centrophorus granulosus* (grupo externo) (0).

20- Apêndices rostrais laterais: (0) ausentes; (1) presentes.

Apêndices rostrais laterais estão presentes na extremidade anterior do rostro de *Centrophorus granulosus* (grupo externo) (1). Em *Squalus acanthias* e *Cirrhigaleus asper* processos equivalentes estão ausentes (0).

3.4.3 Análise Filogenética (Figura 13)

A anatomia do neurocrânio de *Cirrhigaleus asper* foi descrita no presente estudo em detalhe pela primeira vez e comparada à espécie *Squalus acanthias*, já explorada em uma série de estudos morfológicos prévios (WELLS, 1917; GILBERT, 1973; VIANA *et al.*, 2016). A partir dessa análise, 20 homologias primárias foram propostas e posteriormente avaliadas em um teste de congruência (PINNA, 1991). Consequentemente, a matriz com três táxons

terminais (empregando *Centrophorus granulosus* como grupo-externo) e 20 caracteres do neurocrânio gerou uma única árvore mais parcimoniosa com 21 passos e índice de consistência de 1.0 (IC=1) (tabela 1). A árvore resultante indica que as duas espécies de Squalidae são sustentadas por oito sinapomorfias. Esses caracteres são: a extensão lateral do processo pós-orbital (caracteres 4:1 e 4:2); a presença de processos supra-etmoidais na fontanela anterior (caráter 5:1); a morfologia da margem externa da parede antorbital (caráter 10:1); a presença de uma fenestra no processo pós-ótico (caráter 14:1); a posição do forame para o nervo óptico (II) (caráter 16:1); a largura da crista supraorbital (caráter 17:1); a orientação do processo pós-ótico (caráter 18:1) e a presença de fenestras rostrais ou subnasais (caráter 19:1). Existem uma série de trabalhos de cunho filogenético que sustentam a monofilia de Squalidae, tanto morfológicos (SHIRAI, 1996; CARVALHO, 1996) quanto moleculares (NAYLOR *et al.*, 2012; VÉLEZ-ZUAZO; AGNARSSON, 2011). Entretanto, os estudos morfológicos de SHIRAI (1996) e CARVALHO (1996) empregaram poucos caracteres para sustentar a monofilia de Squalidae (quatro e dois caracteres, respectivamente), sendo que nenhum deles está relacionado à anatomia do neurocrânio. A única exceção inclui o estudo monográfico de SHIRAI (1992) que apontou a presença de processos supra-etmoidais como sinapomórfico para Squalidae. Assim, os caracteres levantados no presente estudo podem ser empregados e testados em análises filogenéticas futuras como potenciais sinapomorfias para Squalidae incluindo uma diversidade bem mais significativa dessa família, assim como de Squaliformes como um todo.

Enquanto a monofilia da família Squalidae parece estar bem resolvida, as interrelações de seus membros ainda são controversas. Por exemplo, o gênero *Squalus* foi recentemente proposto como parafilético, com o posicionamento de representantes de *Cirrhigaleus* num clado incluindo as espécies *Squalus acanthias* e *Squalus sucklei* (NAYLOR *et al.*, 2012). Nesse contexto e por existirem semelhanças morfológicas entre espécies de *Cirrhigaleus* e espécies de *Squalus*, autores prévios (MERRETT, 1973) chegaram a incluir a espécie *C. asper* como um representante do gênero *Squalus*. Entretanto, essa espécie foi posteriormente realocada para o gênero *Cirrhigaleus* por COMPAGNO (1999).

Ainda nesse contexto e ao analisar trabalhos morfológicos que exploraram a anatomia de outras espécies dentro do gênero *Squalus* (VIANA; LISHER; DE CARVALHO, 2018; VIANA; CARVALHO; GOMES, 2016), se torna claro que tal proximidade entre representantes de *Cirrhigaleus* e *Squalus* não tem sentido anatômico. Sendo assim, a relação

entre *S. acanthias* e *C. asper* ainda é incipiente e necessita de estudos adicionais para ser confirmada. No presente estudo, sete autapomorfias cranianas foram identificadas para *C. asper* e vão de acordo com os argumentos de BIGELOW; SCHROEDER (1948, 1957) e GARRICK; PAUL (1971) ao reconhecer *Cirrhigaleus* como um gênero válido e distinto de *Squalus*. Estas incluem: o comprimento do rostro (caráter 1:0); a presença de uma projeção posterolateral triangular na margem posterior do processo pós orbital (caráter 3:1); a extensão lateral do processo pós-orbital (caráter 4:2); processos supra-etmoidais espaçados (caráter 6:1); margem posterior do processo etmoidal retilínea em vista ventral (caráter 7:1); placa basal com comprimento equivalente ao da região etmoidal (caráter 8:0) e ESAF posicionado posterodorsalmente em relação ao processo basitrabecular (caráter 15:1).

VIANA (2016) afirma que o monofiletismo da maioria das espécies dentro de *Squalus* e *Cirrhigaleus* são suportadas apenas por caracteres moleculares, a exemplo dos trabalhos de EBERT; FOWLER; DANDO (2021), LAST *et al.* (2006) e WHITE; IGLÉSIAS (2011). Isso reforça a importância de estudos anatômicos aprofundados de modo a propor novos caracteres morfológicos com significado filogenético, como é o caso de *Cirrhigaleus asper*, pobre em dados anatômicos, assim como de suas espécies congêneres (*C. australis* e *C. barbifer*). Ainda, estudos morfológicos prévios demonstraram brevemente variações morfológicas externas dentro desse gênero (WHITE; LAST; STEVENS, 2007), o que exemplifica o potencial de caracteres ainda não explorados.

Finalmente, VIANA (2016) contesta a inserção do gênero *Cirrhigaleus* dentro da família Squalidae, visto que algumas características morfológicas, tanto externas como internas, demonstram similaridade com outros grupos de Squaliformes. Além disso, estudos recentes explorando a anatomia do neurocrânio de forma comparativa em outros representantes de Squaliformes (e.g., *Mollisquama* em DENTON *et al.*, 2018) tem investigado de forma insuficiente a anatomia craniana de membros de Squalidae e interpretado de forma equivocada a presença de estruturas já confirmadas em estudos morfológicos clássicos prévios (WELLS, 1917; MARINELLI; STRENGER, 1959; GILBERT, 1973). Um exemplo se refere ao forame para o ramo profundo do nervo trigêmeo (PROF), interpretado como ausente em *Squalus* por DENTON *et al.* (2018). Isso reforça a relevância de estudos morfológicos que examinem complexos anatômicos em detalhe, como é o caso do neurocrânio. Da mesma maneira, estudos mais abrangentes incluindo mais representantes do gêneros *Cirrhigaleus* e *Squalus* são necessários para entender melhor o

significado dos caracteres morfológicos levantados aqui para o neurocrânio e se eles sustentam a monofilia destes gêneros, bem como o posicionamento de *Cirrhigaleus* em Squalidae.

3.5 BIBLIOGRAFIA

BIGELOW, H. B.; SCHROEDER, W. C. Sharks. In: Fishes of the western North Atlantic. [s.l.] J. Tee-Van, 1948. p. 1–576.

BIGELOW, H. B.; SCHROEDER, W. C. A study of the sharks of the suborder Squaloidea. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College in Cambridge, v. 117, p. 1–150, 1957.

COMPAGNO, L. J. V. Sharks of the order Carcharhiniformes. Princeton, N.J: Princeton University Press, 1988.

COMPAGNO, L. J. V. Checklist of living elasmobranchs. In: Sharks, skates, and rays: the biology of elasmobranch fishes. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 1999. p. 471–498.

DA SILVA, J. P. C. B.; VAZ, D. F. B. A redescription of the appendicular skeleton of *Squalus acanthias* (Elasmobranchii: Squaliformes: Squalidae). Acta Zoologica, p. azo.12394, 24 jun. 2021.

DE F. L. VIANA, S. T.; LISHER, M. W.; DE CARVALHO, M. R. Two new species of short-snouted dogfish sharks of the genus *Squalus* Linnaeus, 1758, from southern Africa (Chondrichthyes: Squaliformes: Squalidae). Marine Biodiversity, v. 48, n. 4, p. 1787–1814, dez. 2018.

DENTON, J. S. S. et al. Cranial morphology in *Mollisquama* sp. (Squaliformes; Dalatiidae) and patterns of cranial evolution in dalatiid sharks. Journal of Anatomy, v. 233, n. 1, p. 15–32, jul. 2018.

EBERT, D. A.; FOWLER, S.; DANDO, M. Sharks of the world: a complete guide. Princeton: Princeton University Press, 2021.

EL-TOUBI, M. R. The development of the chondrocranium of the spiny dogfish, *Acanthias vulgaris* (*Squalus acanthias*). Part I. Neurocranium, mandibular and hyoid arches. Journal of Morphology, v. 84, n. 2, p. 227–279, mar. 1949.

GARRICK, J. A. F.; PAUL, L. J. *Cirrhigaleu barbifer* (FAM. SQUALIDAE), a little known Japanese shark from New Zealand waters. In: Zoology Publications from Victoria

University of Wellington. [s.l.: s.n.].

GEGENBAUR, C. Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Germany: Leipzig, Engelmann, 1865. v. 2

GEGENBAUR, C. Untersuchungen zur vergleichenden anatomie der wirbelthiere: hft. Das kopfskelet der selachier, ein beitrage zur erkenntniss der genese des kopfskeletes der wirbelthiere. [s.l.] W. Engelmann, 1872. v. 3

GILBERT, S. G. Pictorial anatomy of the dogfish. 10. pr ed. Seattle: Univ. of Washington Press, 1973.

LAST, P. R. *et al.* Descriptions of new dogfishes of the genus “*Squalus*” (Squaloidea: Squalidae). Hobart, Tas.: CSIRO Marine and Atmospheric Research, 2006.

MAISEY, J. G. Morphology of the Braincase in the Broadnose Sevengill Shark *Notorynchus* (Elasmobranchii, Hexanchiformes), Based on CT Scanning. American Museum Novitates, v. 3429, p. 1–52, fev. 2004.

MAISEY, J. G. The braincase in Paleozoic Symmoriiform and Cladoselachian sharks. Bulletin of the American Museum of Natural History, v. 307, p. 1–122, out. 2007.

MARINELLI, W.; STRENGER, A. Vergleichende Anatomie und Morphologie der Wirbeltiere III Lieferung (*Squalus acanthias*). Vienna: Franz Deuticke, 1959.

MERRET, N. R. A new shark of the genus *Squalus* (Squalidae: Squaloidea) from the equatorial western Indian Ocean; with notes on *Squalus blainvillei*. Journal of Zoology. v. 171. London, 1973. p. 93-110.

NIXON, K.C. WinClada ver. 1.0000 Published by the author, Ithaca, NY, USA, 1999.

NAYLOR, G. J. P. *et al.* Elasmobranch Phylogeny: A mitochondrial estimate based on 595 species. In: CARRIER, J. C.; MUSICK, J. A.; HEITHAUS, M. E. (Eds.). . Biology of sharks and their relatives. Marine biology. 2nd ed ed. Boca Raton: Taylor & Francis Group, 2012. p. 31–56.

SHIRAI, S. Squalan phylogeny: a new framework of “squaloid” sharks and related taxa. Sapporo: Hokkaido University Press, 1992.

SHIRAI, S. Phylogenetic Interrelationships of Neoselachians (Chondrichthyes: Euselachii). In: STIASNY, M. L. J.; PARENTI, L. R.; JOHNSON, G. D. (Eds.). Interrelationships of fishes. San Diego: Academic Press, 1996. p. 9–34.

VAZ, D. F. B.; DE CARVALHO, M. R. Morphological and taxonomic revision of

species of *Squatina* from the Southwestern Atlantic Ocean (Chondrichthyes: Squatiniformes: Squatinidae). Zootaxa, v. 3695, n. 1, p. 1, 9 ago. 2013.

VAZ, D. F. B. Revisão taxonômica e morfológica do gênero *Centroscymnus* Barboza du Bocage & Britto-Capello, 1864, com comentários no arranjo genérico da família Somniosidae (Chondrichthyes: Squaliformes). Dissertação (Mestrado em Zoologia) - Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2015.

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

VIANA, S. F. Revisão taxonômica e morfológica da família Squalidae Blainville, 1816 (Elasmobranchii: Chondrichthyes: Squaliformes). São Paulo, SP: Universidade de São Paulo, 2016.

VIANA, S. F.; CARVALHO, M. R. DE; GOMES, U. L. Taxonomy and morphology of species of the genus *Squalus* Linnaeus, 1758 from the southwestern Atlantic Ocean (Chondrichthyes: Squaliformes: Squalidae. [s.l: s.n.].

WELLS, G. A. The skull of *Acanthias vulgaris*. Journal of Morphology, v. 28, n. 2, p. 417–443, mar. 1917.

WHITE, W. T.; IGLÉSIAS, S. P. *Squalus formosus*, a new species of spurdog shark (Squaliformes: Squalidae), from the western North Pacific Ocean. Journal of Fish Biology, v. 79, n. 4, p. 954–968, out. 2011.

WHITE, W. T.; LAST, P. R.; STEVENS, J. D. *Cirrhigaleus australis* n. sp., a new Mandarin dogfish (Squaliformes: Squalidae) from the south-west Pacific. Zootaxa, v. 1560, n. 1, p. 19–30, 27 ago. 2007.

Figuras e Legendas

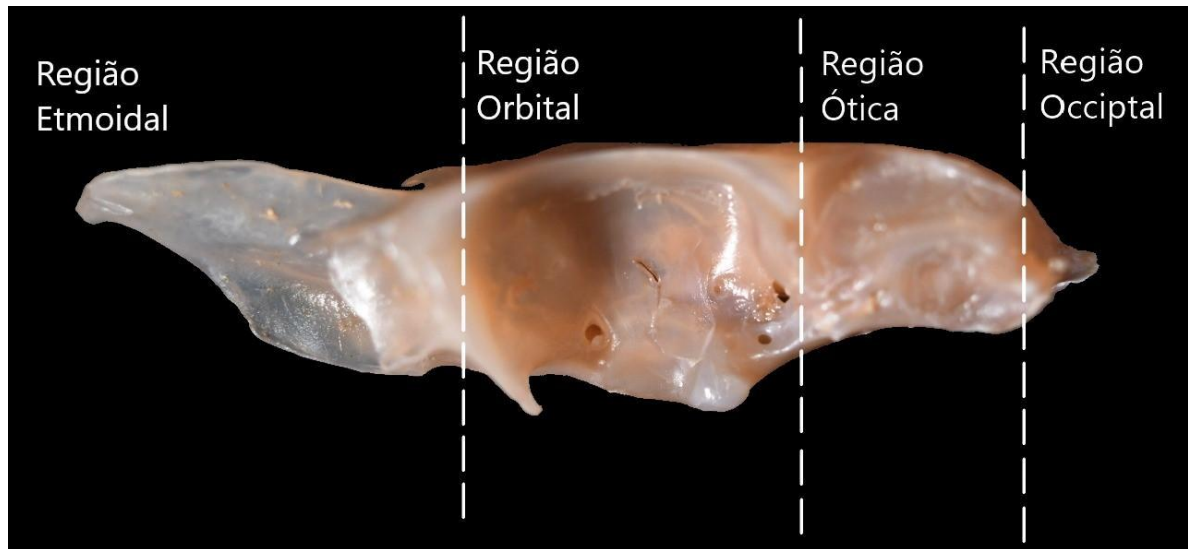


Figura 1. Regiões do Neurocrânio de acordo com GEGENBAUR (1865).
Barra de escala = 20mm.

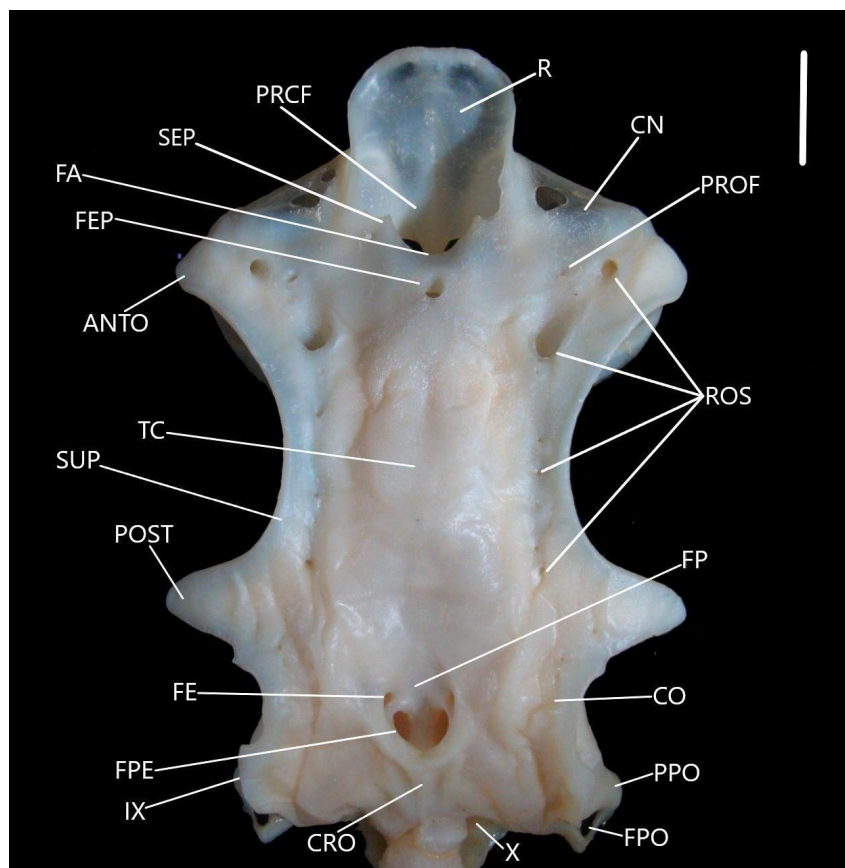


Figura 2. Neurocrânio de *Cirrhigaleus asper* (UFPB 11863). Vista dorsal.
Barra de escala = 20mm.

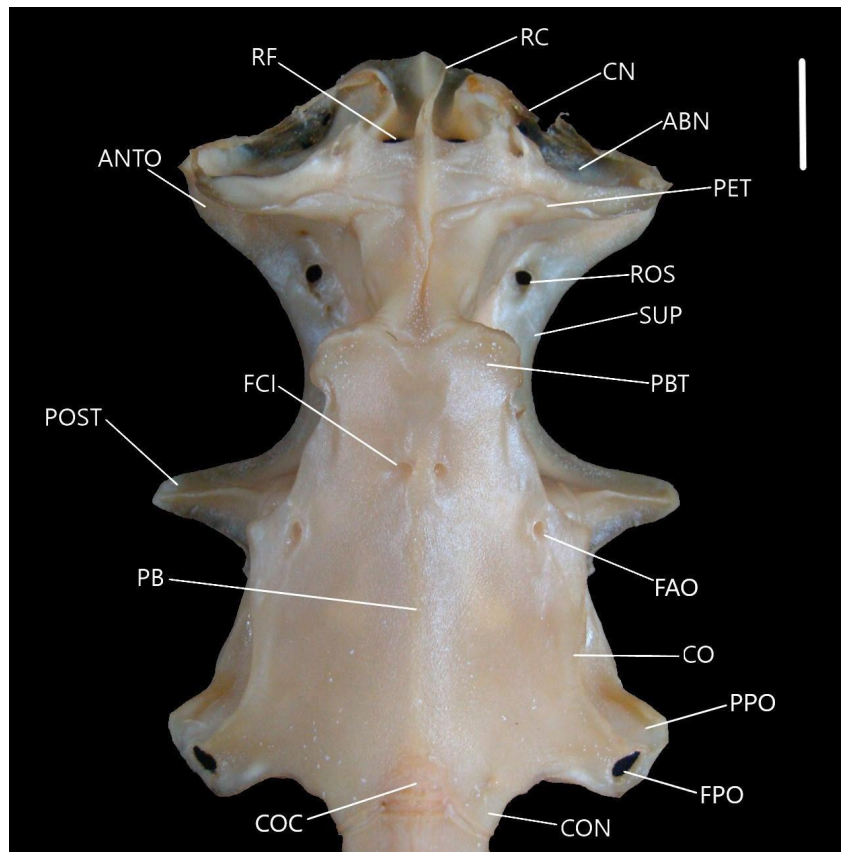


Figura 3. Neurocrânio de *C. asper* (UFPB 11865). Vista ventral.
Barra de escala = 20mm.

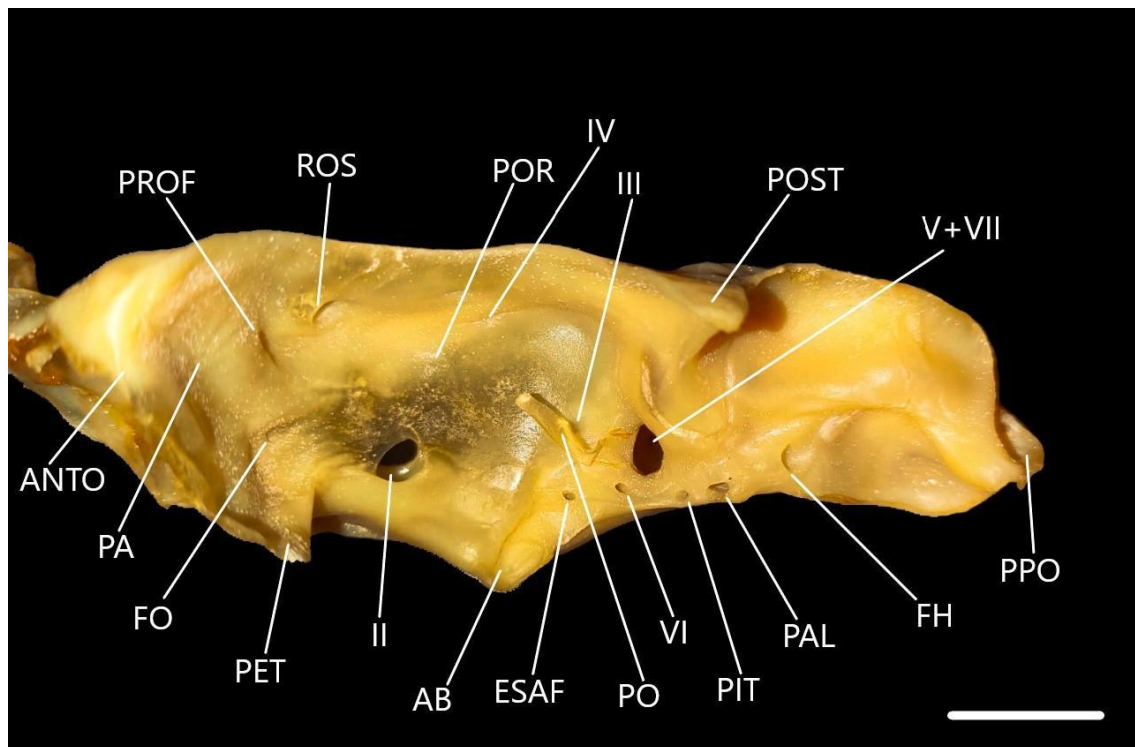


Figura 4. Neurocrânio de *C. asper* (UFPB 11865). Vista lateral.
Barra de escala = 20mm.

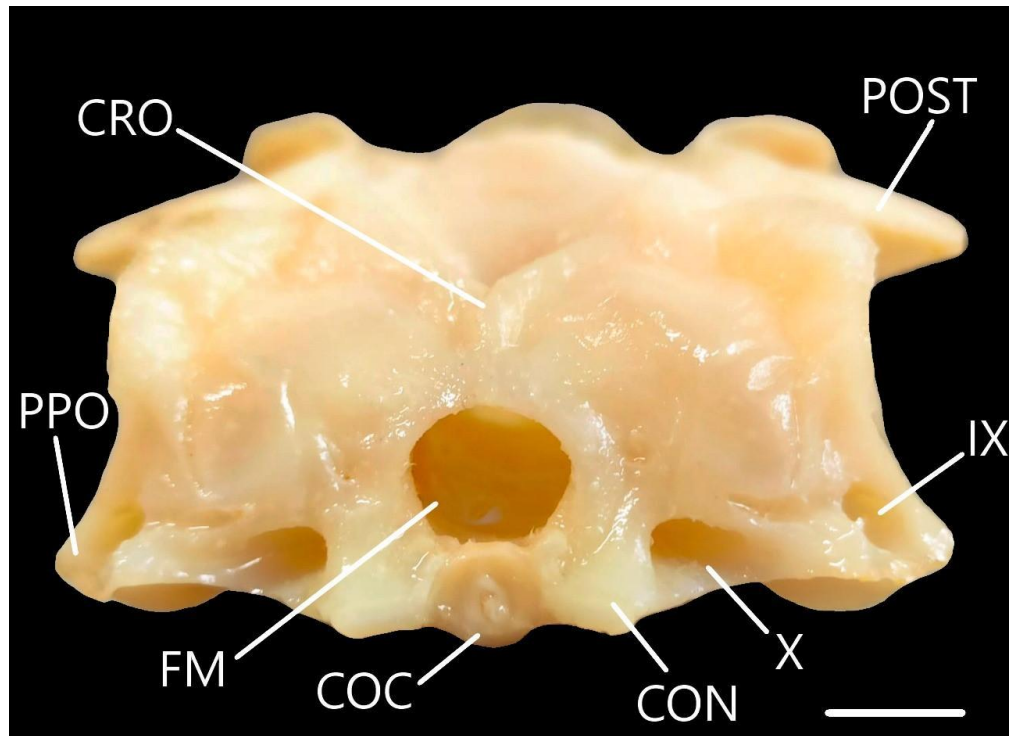


Figura 5. Neurocrânio de *C. asper* (UFPB 11862). Vista posterior.
Barra de escala = 20mm.

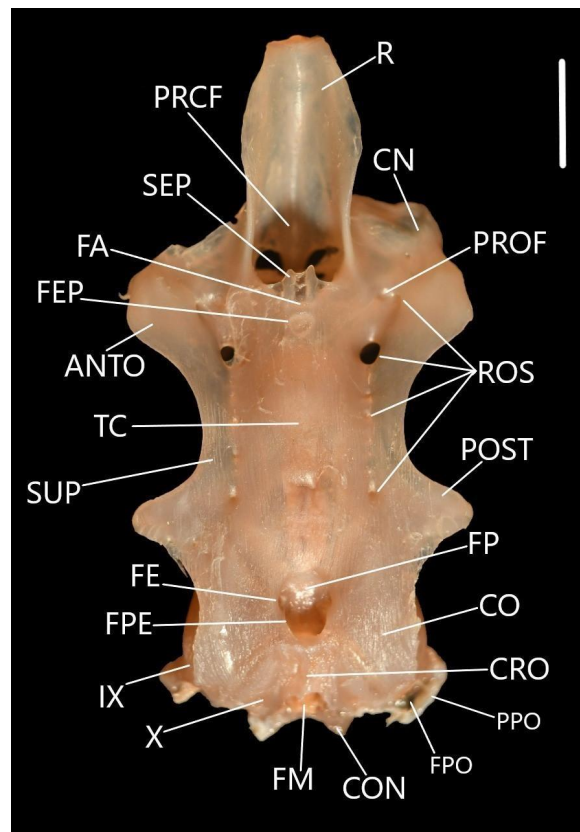


Figura 6. Neurocrânio de *Squalus acanthias* (MCZ 172751). Vista dorsal.
Barra de escala = 20mm.

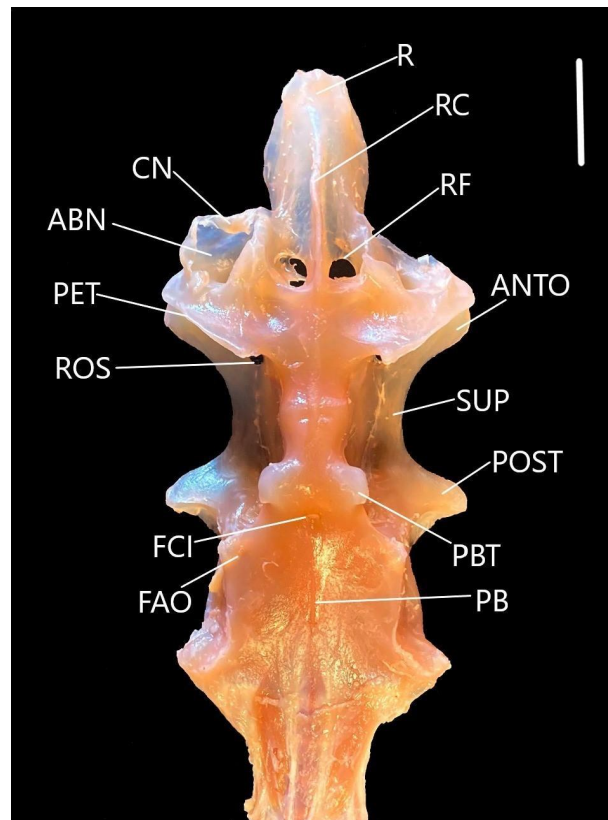


Figura 7. Neurocrânio de *Squalus acanthias* (MCZ 172751). Vista ventral.
Barra de escala = 20mm.

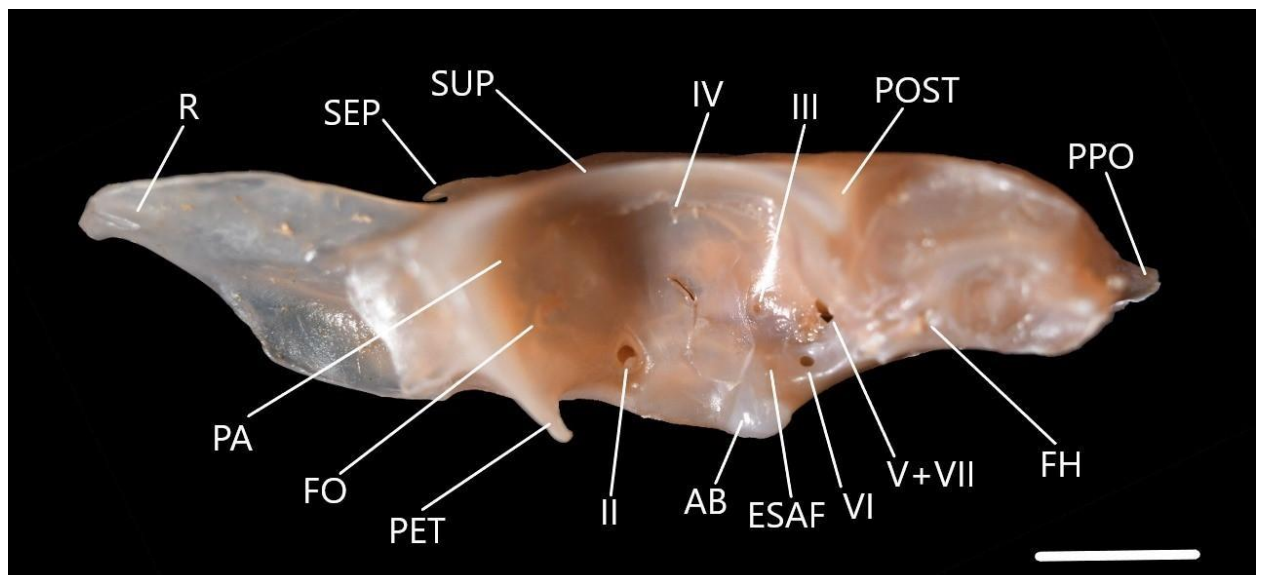


Figura 8. Neurocrânio de *Squalus acanthias* (MCZ 172751). Vista lateral.
Barra de escala = 20mm.

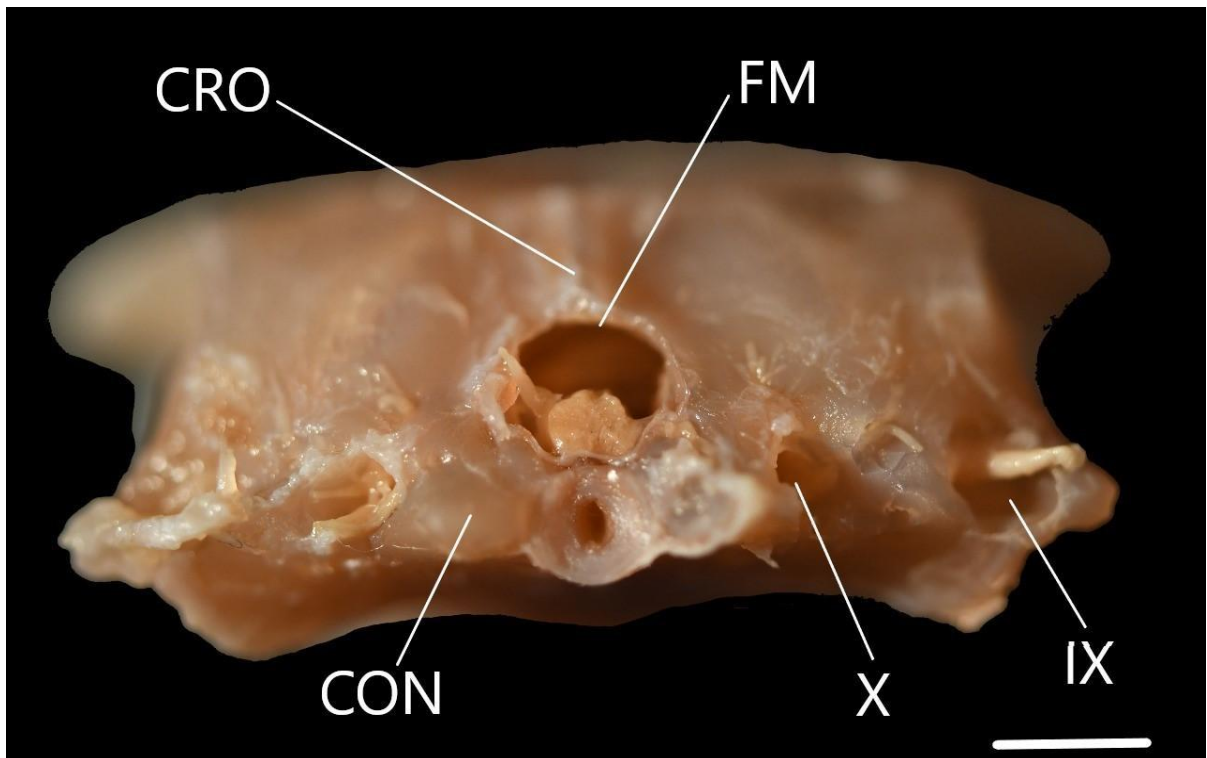


Figura 9. Neurocrânio de *Squalus acanthias* (MCZ 172751). Vista posterior.
Barra de escala = 20mm.

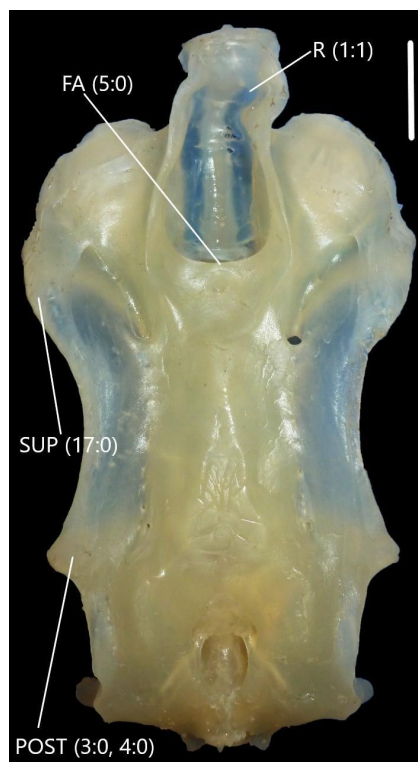


Figura 10. Neurocrânio de *Centrophorus granulosus* (BMNH 1906.11.12.8). Vista dorsal.
Barra de escala = 20mm.

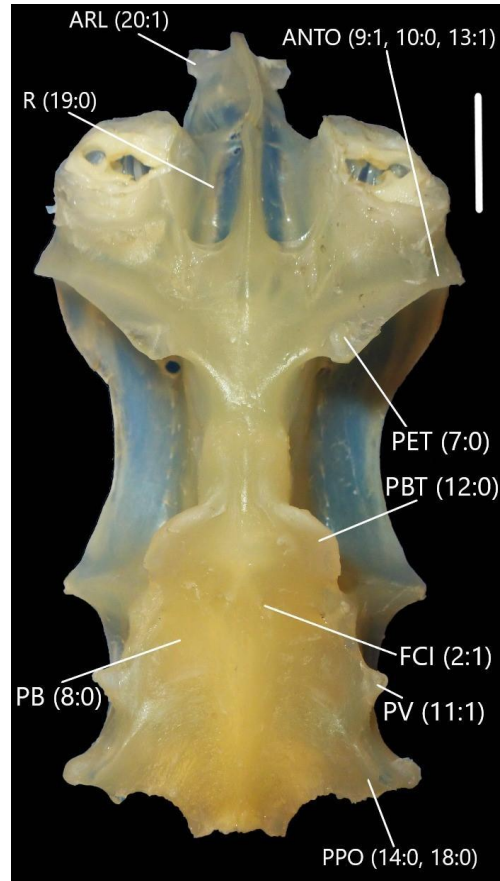


Figura 11. Neurocrânio de *Centrophorus granulosus* (BMNH 1906.11.12.8). Vista ventral.
Barra de escala = 20mm.

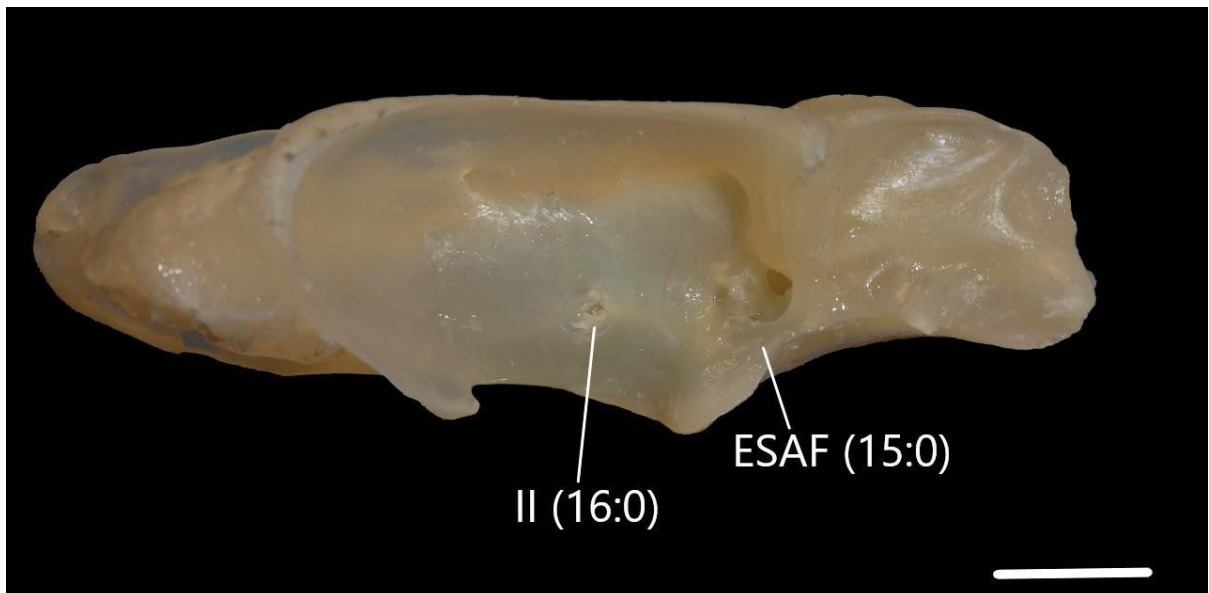


Figura 12. Neurocrânio de *Centrophorus granulosus* (BMNH 1906.11.12.8). Vista lateral.
Barra de escala = 20mm.

