



HENRIQUE DE BRITO MAFALDO

**ANATOMIA COMPARADA DO NEUROCRÂNIO EM *SQUATINA***

UNIVERSIDADE FEDERAL DA PARAÍBA

CENTRO DE CIÊNCIAS EXATAS E DA NATUREZA

CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS - BACHARELADO

João Pessoa

2024

HENRIQUE DE BRITO MAFALDO

# **ANATOMIA COMPARADA DO NEUROCRÂNIO EM *SQUATINA***

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

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

João Pessoa, 2024

**Catálogo na publicação**  
**Seção de Catalogação e Classificação**

M187a Mafaldo, Henrique de Brito.

Anatomia comparada do neurocrânio em Squatina /  
Henrique de Brito Mafaldo. - João Pessoa, 2024.  
71 p. : il.

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

1. Filogenia. 2. Morfologia. 3. Cação-anjo. I.  
Silva, João Paulo Capretz Batista da. II. Título.

UFPB/CCEN

CDU 57(043.2)

HENRIQUE DE BRITO MAFALDO

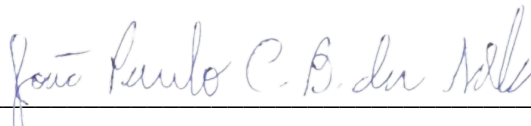
**ANATOMIA COMPARADA DO NEUROCRÂNIO EM *SQUATINA***

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

Data: 07/05/2024

Resultado: Aprovado

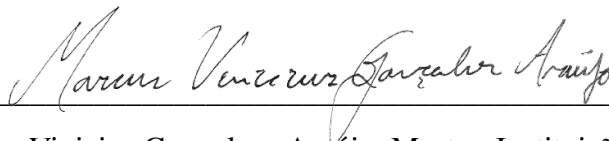
**BANCA EXAMINADORA**



João Paulo Capretz Batista da Silva, Doutor, UFPB



Jade Medeiros de França Cardoso, Mestre, UFPB



Marcus Vinicius Gonçalves Araújo, Mestre, Instituição

Nome do Suplente, Título, Instituição

*Dedico esse trabalho à minha irmã, Beatriz e meus pais.*

## AGRADECIMENTOS

Esses agradecimentos vão ser muito grandes, primeiramente para esse trabalho parecer maior do que realmente é, e em segundo lugar porque realmente sou grato à muitas pessoas. Agradeço primeiramente à minha família. Às minhas avós Rita e Marisa por todo carinho e amor incondicional. Ao meu pai, Ricardo, por sempre me incentivar e confiar em mim em todas as decisões que tomei em minha vida. À minha irmã preferida, Luma Maria, por todo o carinho. À minha segunda irmã preferida (de duas), Beatriz. Ela não fez muita coisa mas ficava feio agradecer todo mundo menos ela. Ao meu padrasto, Edson, por sempre ressaltar (muitas vezes de forma muito irritante) o valor da educação. À Neide, Val e Dani, por serem minha segunda família. E finalmente à minha mãe, meu porto-seguro e aquela que não tenho palavras pra descrever o quanto me ajuda e inspira todos os dias.

Agradeço aos meus amigos de graduação por todas as risadas, ajudas em trabalhos e festas. Aqueles que entraram comigo em 2019: Larissa, Vinicius (O primeiro de seu nome), Gabi Miranda, Breno, Bianka, Andrelly, Emilly, Rani, Gabi Miranda e Zé. E aqueles que me acolheram quando não existiam mais turmas no pós-pandemia: Luiz Felipe, Raquel, Pedro, Vinicius (O segundo de seu nome), Clarice, Mila, Luanny, Clara, Winicius (O terceiro de seu nome), Vitória, Fábio e Lisandra. Agradeço também ao grupo N.A por sempre prover: Raissa, Malu, Mari, Nath e Vitor. Um agradecimento especial à Victória (Derrota) Aguiar e Bia Gomes, que fazem um esforço sobre-humano pra me aguentar o tempo todo.

Aos meus amigos da vida por todo suporte emocional, risadas, datas comemorativas e baleados. Um salve para o grupo/seita “amiguxuxus”, que conta com minha maior prova de amor até então: citar esse nome ridículo em um TCC. Agradecimentos especiais a Gabi Perrusi, Arthur, Jvr226, Matheus, Miguel, Canta, Milena, Elisa, Adal, Renato, Adam, Clarinha, Mika, Raio, Biga, Bruna e Lele pelos anos de amizade. À Dene, pela década de amizade e por constantemente me lembrar de escrever esse trabalho. Às minhas melhores amigas Sofia e Dudinha por todo suporte, caronas e risadas. À Gabriel pelas quase duas décadas de amizade e pela ajuda na elaboração das ilustrações desse trabalho. Agradeço também aos meus outros amigos que não fazem parte da seita: Docinhos, Lucas, Ricardo, Catarina, Renale, Duda Rato, Sara, Big, Lucas, Dimas, André e Carlos. Agradeço aos meus amigos da ONG Guajirú: João Marcelo, Fátima, Gianne. Agradeço especialmente à Juliana e Danielle por todos os ensinamentos e por me inspirarem a cursar biologia.

Aos meus colegas da ictiologia por toda ajuda e risadas durante esses anos de graduação. Agradeço a Diego e Frederik por disponibilizarem o material que possibilitou esse

trabalho e Gavin Naylor por conceder acesso à sessão de anatomia comparada do *Chondrichthyan Tree of Life*. Agradeço Gabriel, André, Manu e meus primos piabólogos e especialmente aos elasmogólogos que frequentam a sala de João Paulo: Valeska, Lud, Gabi, Laura e Danilo. Agradeço especialmente a Jade e Marcus, por toda ajuda e por estarem lá comigo desde o começo, admiro vocês imensamente. Por fim agradeço ao meu orientador, “João Pedro Carpetes Batista B. da Silas” (João Paulo), pelos 5 anos de ensinamentos, risadas, conselhos e puxões de orelha. Agradeço especialmente pelas reuniões durante a pandemia, confraternizações no Bar do Baiano e por aquele skate que você me deu quando eu fui assaltado (o rolamento tá meio ruim então venho por meio desta pedir outro). Sou muito grato por ter você como orientador e amigo, esse trabalho não poderia ter sido feito sem você!

Gostaria de agradecer também à Jesus Cristo, Jimi Hendrix, ao Botafogo Futebol Clube, à banda americana de new wave Talking Heads, ao Pérsia Esfiha Diferente, à torta de frango da geografia, à cachaça gregório, ao ônibus da prefeitura de Cabedelo, ao Chevrolet Celta 2014 cujo nome não pode ser citado nesse texto, ao oitavo álbum da banda Beatles “Sgt. Peppers Lonely Hearts Club Band”, à Lenon (lateral-direito do Botafogo), à conveniência do outro lado da rua do Recanto, ao Bar do Baiano, ao presidente Lula, aos meus amigos do grupo Briga de Galo - PB, ao remédio anti-alérgico histamin e ao Primavera Sound 2022.

*“The less we say about it the better*

*Make it up as we go along*

*Feet on the ground, head in the sky*

*It's okay, I know nothing's wrong, nothing*

*Hi yo, I got plenty of time”*

This Must Be The Place - Talking Heads (1983)

## RESUMO

Os Squatiniformes são tubarões dorso-ventralmente achatados, bentônicos e predadores de emboscada. Um debate secular existe acerca do posicionamento filogenético dos Squatiniformes em relação aos outros elasmobrânquios, com estudos morfológicos e moleculares extremamente divergentes. Análises filogenéticas morfológicas posicionam os Squatiniformes como grupo irmão dos Pristiophoriformes + Batoidea. Análises filogenéticas moleculares posicionam os Squatiniformes como grupo irmão dos Pristiophoriformes. Ademais, as inter-relações entre os Squatiniformes viventes é totalmente baseada em estudos moleculares que apresentam divergências. O presente estudo investigou a morfologia do neurocrânio de representantes de *Squatina* de forma comparativa e descreveu o encéfalo de *Squatina guggenheim*. Apesar de relativamente bem documentado, o neurocrânio dos elasmobrânquios ainda possui variação morfológica não explorada por estudos anatômicos anteriores. A variação observada entre os neurocrânios de *Squatina* foi transformada em caracteres morfológicos, que foram submetidos a uma análise de máxima parcimônia. A análise resultou em uma árvore mais parcimoniosa, que foi discutida em comparação com filogenias moleculares.

**Palavras-chave:** Filogenia; morfologia; cação-anjo.

## ABSTRACT

The Squatiniformes are dorso-ventrally flattened, benthic sharks, and ambush predators. A longstanding debate exists regarding the phylogenetic placement of Squatiniformes relative to other elasmobranchs, with morphological and molecular studies showing extreme divergence. Morphological phylogenetic analyses place Squatiniformes as the sister group to Pristiophoriformes + Batoidea. Molecular phylogenetic analyses position Squatiniformes as the sister group to Pristiophoriformes. Furthermore, the interrelationships among living Squatiniformes are entirely based on molecular studies that exhibit discrepancies. This study conducted a comparative morphological investigation of the neurocranium and brain in *Squatina* and described the brain of *Squatina guggenheim*. Despite being relatively well-documented, the neurocranium of elasmobranchs still exhibits morphological variation not explored by previous anatomical studies. The observed variation among *Squatina* neurocrania was translated into morphological characters, which were subjected to maximum parsimony analysis. The analysis resulted in one more parsimonious tree, which was discussed in comparison with molecular phylogenies.

**Keywords:** Phylogeny; morphology; angelshark.

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1** - Cladograma ilustrando os clados biogeográficos recuperados por filogenias moleculares. Europeu/Asiático/Norte-Africano em azul (1); Sul-Africano em amarelo (2); Australiano em verde (3); Americano em vermelho (4).....52
- Figura 2** - Neurocrânio de *Squatina guggenheim* **MZUSP 110869** (macho, 597 mm CT) em vistas (A) dorsal e (B) ventral.....53
- Figura 3** - Neurocrânio de *Squatina guggenheim* **MZUSP 110869** (macho, 597 mm CT) em vistas laterais, focando na região orbital (A) e focando na região ótica (B).....54
- Figura 4** - Neurocrânio de *Squatina guggenheim* **MZUSP 110869** (macho, 597 mm CT) em cortes sagital (A) e parassagital (A).....55
- Figura 5** - Neurocrânio de *Squatina guggenheim* **MZUSP 110869** (macho, 597 mm CT) em vista posterior.....56
- Figura 6** - Neurocrânios de *Squatina argentina* **UERJ 795** (neurocrânio apenas) (A), *Squatina japonica* **ERB 1192** (fêmea, 399 mm, CT) (B), *Squatina squatina* **ERB 1029** (macho, 1395 mm, CT) (C) e *Squatina nebulosa* **AMNH 258172** (fêmea, 420 mm, CT) (D) em vista dorsal.....57
- Figura 7** - Neurocrânios de *Squatina australis* **ERB 0514** (macho, 865 mm, CT) (A), *Squatina dumeril* **ERB 1026** (fêmea, 715 mm, CT) (B), *Squatina occulta* **NUPEC 2912** (neurocrânio apenas) (C) e *Squatina africana* **ERB 0971** (macho, 820 mm, CT) (D) em vista dorsal.....58
- Figura 8** - Neurocrânios de *Squatina argentina* **UERJ 795** (A), *Squatina japonica* **ERB 1192** (fêmea, 399 mm, CT) (B), *Squatina nebulosa* **AMNH 258172** (fêmea, 420 mm, CT) (C) e *Squatina squatina* **ERB 1029** (macho, 1395 mm, CT) (D) em vista ventral.....59
- Figura 9** - Neurocrânios de *Squatina australis* **ERB 0514** (macho, 865 mm, CT) (A), *Squatina dumeril* **ERB 1026** (fêmea, 715 mm, CT) (B), *Squatina occulta* **NUPEC 2912** (C) e *Squatina africana* **ERB 0971** (macho, 820 mm, CT) (D) em vista ventral.....60
- Figura 10** - Neurocrânios de *Squatina argentina* **UERJ 795** (A), *Squatina japonica* **ERB 1192** (fêmea, 399 mm, CT) (B), *Squatina squatina* **ERB 1029** (macho, 1395 mm, CT) (C) e *Squatina nebulosa* **AMNH 258172** (fêmea, 420 mm, CT) (D) em vista lateral.....61
- Figura 11** - Neurocrânios de *Squatina australis* **ERB 0514** (macho, 865 mm, CT) (A), *Squatina dumeril* **ERB 1026** (fêmea, 715 mm, CT) (B) e *Squatina africana* **ERB 0971** (macho, 820 mm, CT) (C) em vista lateral.....62

<b>Figura 12</b> - Neurocrânios de <i>Squatina argentina</i> UERJ 795 (neurocrânio apenas) (A), <i>Squatina japonica</i> ERB 1192 (fêmea, 399 mm, CT) (B), <i>Squatina squatina</i> ERB 1029 (macho, 1395 mm, CT) (C) e <i>Squatina nebulosa</i> AMNH 258172 (fêmea, 420 mm, CT) (D) em vista posterior.....	63
<b>Figura 13</b> - Neurocrânios de <i>Squatina australis</i> ERB 0514 (macho, 865 mm, CT) (A), <i>Squatina dumeril</i> ERB 1026 (fêmea, 715 mm, CT) (B) e <i>Squatina africana</i> ERB 0971 (macho, 820 mm, CT) (C) em vista posterior.....	64
<b>Figura 14</b> - Neurocrânio de <i>Pristiophorus nudippinis</i> (CT, <i>Chondrichthyan tree of life</i> ) em vistas ventral (A), dorsal (B) e posterior (C).....	65
<b>Figura 15</b> - Neurocrânio de <i>Pristiophorus nudippinis</i> (CT, <i>Chondrichthyan tree of life</i> ) em vistas laterais (A) e (B). Neurocrânio de <i>Pristiophorus nudippinis</i> (CT, <i>Chondrichthyan tree of life</i> ) com rostro em vista dorsal (C).....	66
<b>Figura 16</b> - Cladograma mais parcimonioso das inter-relações dos Squatinidae vivos baseados em caracteres morfológicos do neurocrânio (CI = 0.66; RI = 0.61 ).....	67
<b>Figura 17</b> - Esquema comparativo confrontando os clados biogeográficos recuperados por filogenias moleculares no cladograma morfológico. Clado Sul-Africano em amarelo; clado Europeu/Asiático/Norte-Africano em azul; clado Australiano em verde; clado americano em vermelho.....	68
<b>Figura 18</b> - Regiões do encéfalo de <i>Squatina guggenheim</i> (baseado em cabeças dissecadas) divididas por cores.....	69
<b>Figura 19</b> - Ilustração do encéfalo e nervos cranianos de <i>Squatina guggenheim</i> (baseado em cabeças dissecadas).....	70

## LISTA DE TABELAS

<b>Tabela 1</b> - Matriz de caracteres morfológicos.....	71
--	----

## LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

- ce:** crista esfenopterótica
- cj:** canal jugular
- cl:** comissura lateral
- coc:** côndilo occipital
- cn:** cápsula nasal
- coe:** canal ótico externo
- fca:** forame da artéria carótida interna
- fab:** forame da artéria pseudobranquial eferente
- fco:** forame do canal pré-orbital
- fel:** forame endolinfático
- fh:** faceta hiomandibular
- fm:** forame magno
- fpe:** forame profundo externo
- fpl:** forame perilinfático
- fpp:** forame posterior à fontanela pineal
- fvp:** forame da veia posterior
- f.I:** forame do trato olfatório
- f.II:** forame do trato óptico
- f.III:** forame do nervo oculomotor
- f.IV:** forame do nervo troclear
- f.V:** forame do nervo trigêmeo
- f.VI:** forame do nervo abducente
- f.VII:** forame do nervo facial
- f.VIII:** forame do nervo auditivo
- f.IX:** forame do nervo glossofaríngeo
- f.X:** forame do nervo vago
- hoc:** hemicentro occipital
- mvh:** margem ventral da junção hióide
- pb:** placa basal
- pbt:** processo basitrabecular
- ppo:** processo pré-orbital
- ppd:** processo pós-orbital dorsal

**ppv:** processo pós-orbital ventral

**pr:** projeções rostrais

**so:** sulco orbital

**tc:** teto craniano

**I:** trato olfatório

**II:** trato óptico

**III:** nervo oculomotor

**IV:** nervo troclear

**V:** nervo trigêmeo

**VI:** nervo abducente

**VII:** nervo facial

**VIII:** nervo auditivo

**IX:** nervo glossofaríngeo

**X:** nervo vago

## SUMÁRIO

1. REFERENCIAL TEÓRICO.....	17
2. REFERÊNCIAS.....	19
3. INTRODUÇÃO.....	21
4. OBJETIVOS.....	23
5. MATERIAIS E MÉTODOS.....	24
5.1 Material.....	24
5.2 Análise anatômica.....	24
5.3 Análise filogenética.....	25
6. RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	26
6.1 Descrição comparativa do neurocrânio em <i>Squatina</i> .....	26
6.1.1 Região Rostral.....	26
6.1.2 Teto Craniano.....	26
6.1.3 Região Orbital.....	27
6.1.4 Placa Basal.....	28
6.1.5 Cápsulas Óticas.....	29
6.1.6 Região Occipital.....	30
6.2 Descrição do encéfalo e nervos cranianos de <i>Squatina guggenheim</i> .....	30
6.3 Estudos prévios do neurocrânio em <i>Squatina</i> .....	31
6.4 Morfologia do neurocrânio em <i>Squatina</i> .....	32
6.5 Morfologia do encéfalo em <i>Squatina guggenheim</i> .....	33
6.6 Descrição dos caracteres.....	34
6.7 Análise filogenética.....	40
6.8 Considerações comparativas.....	43
CONCLUSÃO.....	44
REFERÊNCIAS.....	45
APÊNDICES.....	52

## 1. REFERENCIAL TEÓRICO

A definição e monofilia dos elasmobrânquios é formalmente debatida há mais de um século, e historicamente o grupo já incluiu diversas linhagens diferentes, mas sem uma diagnose adequada (Maisey, 2012). No entendimento atual, os elasmobrânquios são definidos como sinônimos do grupo “neoselachii” de Compagno (1973), contendo os tubarões e raias viventes e seus parentes fósseis mais próximos (Compagno, 1973; Underwood, 2006; Maisey, 2012). Esse grupo é recuperado como monofilético em filogenias morfológicas (Shirai, 1992; Shirai, 1996; Carvalho, 1996; Maisey, 2004) e moleculares (Douady *et al.*, 2003; Naylor *et al.*, 2005; Naylor *et al.*, 2012) e é sustentado por diversas sinapomorfias, como a fontanela pré-cerebral, fossa parietal, posição posterior da articulação hiomandibular (Maisey, 2004), orientação lateral do processo pós-orbital (Villalobos-Segura *et al.* 2022) e presença de uma superfície articular para a primeira radial nas nadadeiras pélvicas (Silva & Vaz, 2023).

Apesar do consenso sobre a monofilia dos elasmobrânquios existem discordâncias acerca da monofilia e inter-relações das superordens e ordens do grupo. Compagno (1973), em um extenso trabalho comparativo dividiu os elasmobrânquios em 12 ordens e agrupou-as em 4 superordens: a superordem Galeomorphii, incluindo os Lamniformes, Carcharhiniformes, Heterodontiformes e Orectolobiformes; a superordem Squalomorphii, incluindo os Squaliformes, Hexanchiformes e Pristiophoriformes; a superordem Batoidea, incluindo os Torpediniformes, Myliobatiformes, Rajiformes e Pristiformes; e a superordem Squatinomorphii, incluindo unicamente os Squatiniformes. Já a relação entre as superordens foi mantida como uma politomia.

Maisey (1984) propôs o agrupamento dos Squatiniformes junto aos tubarões Squalomorphii em um grupo nomeado “orbitostílico”, baseado principalmente na presença de um processo orbital no palatoquadrado. Análises filogenéticas baseadas em caracteres morfológicos (Shirai, 1992; Shirai, 1996; Carvalho, 1996) sugeriram o parafiletismo da superordem Squalomorphii sem a inclusão das raias, e propuseram a superordem Hypnosqualea, representada pelos Squatiniformes como grupo irmão dos Pristiophoriformes + Batoidea. Essa relação de parentesco foi baseada em alguns caracteres da miologia e dos esqueletos apendicular e axial, como por exemplo a ausência de uma fôvea bacioccipital, a redução do hemicentro occipital e a presença de um côndilo separado no escápulo-coracóide para articulação do propterígeo (Shirai, 1992).

Análises filogenéticas baseadas em diferentes marcadores moleculares rejeitam o posicionamento de Batoidea dentro da superordem Squalomorphii (Dun & Morrissey, 1995; Kitamura *et al.*, 1996; Arnason *et al.*, 2001; Douady *et al.*, 2003; Human *et al.*, 2005; Winchell *et al.*, 2004; Naylor *et al.*, 2005; Naylor *et al.* 2012). Aliados às evidências moleculares, trabalhos morfológicos mais recentes focados em complexos anatômicos, vêm reinterpretando a distribuição de alguns caracteres anteriormente utilizados como suporte para a superordem Hypnosqualea. A fôvea basioccipital foi identificada em algumas espécies de *Squatina*, e de forma mais evidente em fetos e representantes fósseis de Squatiniformes. Um hemicentro occipital relativamente desenvolvido foi identificado em *Pseudorhina*, sugerindo uma redução da estrutura exclusivamente em *Squatina* e não nos Squatiniformes. Por fim, um entalhe presente na região da placa basal de raias (i.e “faceta articular mediana” de El-Toubi & Hamdy, 1959) é hipotetizado como homólogo à fôvea basioccipital dos tubarões, sugerindo que a condição de ausência da fôvea basioccipital em Pristiophoriformes seja uma autapomorfia do grupo (Claeson & Higer, 2011; Maisey *et al.*, 2020).

As regiões articulares do esqueleto apendicular foram também exploradas e documentadas em uma variedade muito maior de caracteres do que previamente se pensava. Por exemplo, *Squatina* apresenta dois côndilos de articulação na barra coracóide, uma condição compartilhada com alguns Orectolobiformes, como *Ginglymostoma* e *Stegostoma*. *Pristiophorus*, a maioria dos Hexanchiformes e os Carcharhiniformes apresentam três regiões de articulação peitoral, e as raias três ou mais (Silva & Carvalho, 2015). Além disso, a presença de um processo triangular posterior na barra coracóide para ancoragem do músculo depressor pectoralis II parece apresentar um sinal filogenético mais parcimonioso quando traçado em filogenias moleculares (e.g Naylor *et al.*, 2012) do que em filogenias morfológicas (e.g Shirai, 1996), sendo apontado como uma possível sinapomorfia para os Squalomorphii.

## 2. REFERÊNCIAS

ARNASON, U.; GULLBERG, A.; JANKE, A. Molecular phylogenetics of gnathostomous (jawed) fishes: old bones, new cartilage. **Zoologica Scripta**, v. 30, n. 4, p. 249-255, 2001.

DE CARVALHO, M. R. Higher-level elasmobranch phylogeny, basal squalians, and paraphyly. **Interrelationships of fishes**, v. 3. New York: Academic Press. p. 593-660, 1996.

CLAESON, K. M.; HILGER, A. Morphology of the anterior vertebral region in elasmobranchs: special focus, Squatiniformes. **Fossil Record**, v. 14, n. 2, p. 129-140, 2011.

COMPAGNO, L. J. V. Interrelationships of living elasmobranchii. **Interrelationships of Fishes**. New York: Academic Press. p. 15-61, 1973.

COMPAGNO, L. J. V. Phyletic relationships of living sharks and rays. **American zoologist**, v. 17, n. 2, p. 303-322, 1977.

COMPAGNO, Leonard JV. FAO species catalogue. Vol. 4. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Part 1. Hexanchiformes to Lamniformes. 1984.

COMPAGNO, L. J. V. Sharks of the Order Carcharhiniformes, 1 st Reprint (2003). 1988.

COMPAGNO, L. J. V. Systematics and body form. **Sharks, skates, and rays: the biology of elasmobranch fishes**, p. 1-42, 1999.

DOUADY, C. J. *et al.* Molecular phylogenetic evidence refuting the hypothesis of Batoidea (rays and skates) as derived sharks. **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 26, n. 2, p. 215-221, 2003.

DUNN, K. A.; MORRISSEY, J. F. Molecular phylogeny of elasmobranchs. **Copeia**, p. 526-531, 1995.

KITAMURA, T. et al. Molecular phylogeny of the sharks and rays of superorder Squalea based on mitochondrial cytochrome b gene. **Fisheries science**, v. 62, n. 3, p. 340-343, 1996.

MAISEY, J. G. Chondrichthyan phylogeny: a look at the evidence. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 4, n. 3, p. 359-371, 1984.

MAISEY, John G.; NAYLOR, Gavin JP; WARD, D. J. Mesozoic elasmobranchs, neoselachian phylogeny and the rise of modern elasmobranch diversity. **Mesozoic fishes**, v. 3, p. 17-56, 2004.

NAYLOR, G. J. P. *et al.* Phylogenetic relationships among the major lineages of modern elasmobranchs. **Reproductive biology and phylogeny**, v.3. New Hampshire: Science Publishers. p. 1-25, 2005.

NAYLOR, G. J. P. *et al.* Elasmobranch phylogeny: a mitochondrial estimate based on 595 species. **Biology of sharks and their relatives**, v. 2. Boca Raton: Taylor & Francis Group. p. 31-56, 2012.

SHIRAI, S. Phylogenetic relationships of the angel sharks, with comments on elasmobranch phylogeny (Chondrichthyes, Squatinidae). **Copeia**, p. 505-518, 1992.

SHIRAI, S. Phylogenetic interrelationships of neoselachians (Chondrichthyes: Euselachii). **Interrelationships of fishes**, v. 2, p. 9-34, 1996..

DA SILVA, J. P. C. B; VAZ, D. F. B. Morphology and phylogenetic significance of the pelvic articular region in elasmobranchs (Chondrichthyes). **Cladistics**, v. 39, n. 3, p. 155-197, 2023.

UNDERWOOD, C. J. Diversification of the Neoselachii (Chondrichthyes) during the Jurassic and Cretaceous. **Paleobiology**, v. 32, n. 2, p. 215-235, 2006.

VILLALOBOS-SEGURA, E. et al. The phylogeny of rays and skates (Chondrichthyes: Elasmobranchii) based on morphological characters revisited. **Diversity**, v. 14, n. 6, p. 456, 2022.

### 3. INTRODUÇÃO

A família Squatinidae contém todos os cações-anjo vivos e seus representantes fósseis mais próximos (Compagno, 1973; Maisey *et al.*, 2020). Todos os cações-anjo vivos pertencem ao gênero *Squatina*, que contém 24 espécies (Weigmann *et al.*, 2023; Fricke & Eschmeyer, 2024). Esses tubarões são caracterizados por possuírem uma boca terminal, nadadeira caudal epicerca, corpo dorsoventralmente achatado e espiráculos e nadadeiras dorsais bem desenvolvidos (Compagno, 1988). São tubarões de hábito demersal e predadores de emboscada, vivendo associados a substratos arenosos geralmente próximos às recifes de corais, bancos de areia e florestas de kelp (Fouts & Nelson, 1999; Feder *et al.*, 1974). Apresentam uma distribuição cosmopolita, ocorrendo globalmente em oceanos tropicais e subtropicais (Ebert *et al.*, 2013) e habitando áreas costeiras e de plataforma continental, variando de profundidades de 10 a 600 metros (Capapé *et al.* 1990; Compagno, 1988; Vaz & Carvalho, 2018).

Os fósseis mais antigos de Squatiniformes datam do período Jurássico (Maisey *et al.*, 2020; Carvalho, 2008). Por se tratarem de uma linhagem relativamente antiga, esses tubarões apresentam uma série de características exclusivas que tornam o entendimento de sua posição filogenética em relação aos outros elasmobrânquios uma tarefa desafiadora. Relações de parentesco entre os Squatiniformes e diversos grupos de raias e tubarões já foram sugeridas, como com os Orectolobiformes (Holmgren, 1941), Pristiophoriformes + Batoidea (Hasse, 1879), Squaliformes + Batoidea (Iselstöger, 1937), Hexanchiformes + Pristiophoriformes + Squaliformes (Maisey, 1980; 1984) e até mesmo o posicionamento em uma superordem exclusiva, os Squatinomorphii (Compagno, 1973).

Análises filogenéticas morfológicas e moleculares também discordam acerca das relações de parentesco do grupo. Em análises morfológicas (Shirai, 1992; Shirai, 1996; Carvalho, 1996) os Squatiniformes são posicionados no clado “Hypnosqualea” como grupo irmão do clado Pristiophoriformes + Batoidea. Em análises moleculares (Douady *et al.*, 2003; Naylor *et al.*, 2005; Naylor *et al.*, 2012) os Squatiniformes são posicionados como grupo irmão dos Pristiophoriformes. Uma relação de parentesco entre os Echinorhiniformes e Pristiophoriformes + Squatiniformes também foi sugerida por estudos moleculares (Maisey *et al.*, 2004; Naylor *et al.*, 2012). No entanto, esse clado apresenta baixos valores de suporte e carece de evidências morfológicas.

As inter-relações entre as espécies do gênero *Squatina* também carecem de estudos morfológicos. A filogenia do gênero foi explorada em dois estudos utilizando marcadores

moleculares mitocondriais: COI (Stelbrink *et al.*, 2010; Weigmann *et al.*, 2023) e NADH2 (Weigmann *et al.*, 2023). Apesar das duas filogenias apresentarem certa congruência topológica, recuperando clados com forte associação biogeográfica (**Fig. 1**) (Sul-Africano; Australiano; Americano; Europeu/Asiático/Norte-Africano de Stelbrink *et al.*, 2010), existem discordâncias acerca das inter-relações dos clados entre as duas filogenias. Para a filogenia baseada em sequências de COI, o clado Europeu/Asiático/Norte-Africano ocupa uma posição basal na filogenia, enquanto o clado Americano é recuperado como grupo irmão dos clados Sul-Africano + Australiano. Para a filogenia baseada em sequências de NADH2 existe uma dicotomia consistindo de um clado Europeu/Asiático/Norte-Africano + Sul-Africano e um clado Americano + Australiano. A congruência entre as duas topologias pode ainda ser fruto da utilização de marcadores mitocondriais, que não são independentes (Weigmann *et al.*, 2023).

Dessa maneira, estudos anatômicos aprofundados de representantes da ordem Squatiniformes se fazem necessários, de forma a contribuir para a elucidação de debates sistemáticos dentro e fora do grupo. Investigações minuciosas de complexos anatômicos são importantes para o entendimento mais abrangente acerca da variação morfológica de diversas estruturas, e têm sido uma importante ferramenta na resolução de conflitos filogenéticos entre os elasmobrânquios (Claeson & Hilger, 2011; Soares & Carvalho, 2013; Silva & Carvalho, 2015; Silva & Datovo, 2020; Silva & Vaz, 2023). Dentre os complexos anatômicos, o neurocrânio é uma estrutura de particular interesse. Nos elasmobrânquios essa estrutura não apresenta suturas, e é constituído por cartilagem hialina recoberta de uma camada de prismas mineralizados interconectados por uma matriz proteica (Compagno 1988; Maisey, 2004; Omelon *et al.*, 2014). Essa estrutura apresenta um alto grau de variação morfológica entre os elasmobrânquios (Maisey, 2004), o que a torna uma valiosa fonte de informação filogenética.

Dentre os Squatinidae, o neurocrânio é relativamente bem documentado, com estudos descritivos detalhados para algumas espécies (Carvalho *et al.*, 2010; Vaz & Carvalho, 2013). Entretanto, esses estudos possuem um enfoque majoritariamente taxonômico e não discutem a variação em um contexto filogenético de forma aprofundada. Dessa forma, o presente estudo visa descrever o neurocrânio de representantes da família Squatinidae de maneira comparativa e discutir seu significado filogenético. A variação morfológica encontrada entre os neurocrânios de *Squatina* foi transformada em conjecturas de homologia primária e submetida a uma análise filogenética. O encéfalo de *Squatina guggenheim* também foi descrito e discutido em um contexto filogenético.

#### 4. OBJETIVOS

- Descrever de forma comparativa a morfologia do neurocrânio de representantes de *Squatina*.
- Propor caracteres morfológicos a partir da variação observada e realizar uma análise filogenética.
- Descrever o encéfalo de *Squatina guggenheim*.

## 5. MATERIAIS E MÉTODOS

### 5.1 Material

A amostragem incluiu pelo menos um representante do gênero *Squatina* de cada clado biogeográfico proposto por estudos prévios (Stelbrink *et al.*, 2010; Weigmann *et al.*, 2023).

Os espécimes utilizados neste estudo estão depositados nas seguintes instituições: American Museum of Natural History, Nova York (AMNH); Núcleo de Pesquisas e Estudos de Chondrichthyes, Santos (NUPEC); Elasmobranch Research Belgium, Bélgica (ERB); Departamento de Biologia, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro (UERJ); Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo (MZUSP). Segue abaixo o material analisado:

**Pristiophoridae:** *Pristiophorus nudippinis* **ERB 1058** (fêmea, 830 mm CT). **Squatinidae:** *Squatina africana* **ERB 0971** (macho, 820 mm CT); *Squatina argentina* **UERJ 795** (sem dados de sexo e tamanho, fotografia); *Squatina australis* **ERB 0514** (macho, 865 mm CT); *Squatina dumeril* **ERB 1026** (fêmea 715 mm, CT); *Squatina guggenheim* **ERB 0881** (fêmea, 820 mm, CT); *Squatina guggenheim* **MZUSP 110869** (macho, 597 mm CT); *Squatina japonica* **ERB 1192** (fêmea, 399 mm CT); *Squatina nebulosa* **AMNH 258172** (fêmea, 420 mm CT); *Squatina occulta* **NUPEC 2912** (sem dados de sexo e tamanho, fotografia); *Squatina squatina* **ERB 1029** (macho, 1395 mm CT).

### 5.2 Análise anatômica

O neurocrânio de *Squatina guggenheim* (MZUSP 110869, macho juvenil, 597 mm CT) estava preservado em etanol 70% e foi submetido a técnica de tomografia computadorizada (CT scan) e escaneado no Micro-CT SkyScan 1176 do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo (IB-USP), utilizando 3936 projeções de tensão de fonte de 48 kV e fonte de corrente de 521 uA. As séries de imagens resultantes foram importadas para o software Amira (v. 5.3.3.0) para reconstruções tridimensionais. Três outras cabeças de *S. guggenheim* preservadas em etanol 70% foram submetidas a técnicas clássicas de dissecação, expondo as musculatura facial, neurocrânio e o sistema nervoso central com ênfase nos caminhos dos nervos cranianos. As dissecações se deram com auxílio de instrumentos cirúrgicos como bisturís, pinças e tesouras.

O material comparativo das demais espécies consistiu de fotografias e dados de *CT Scan* cedidos pelos colaboradores Diego Vaz (University of Guam), Frederik Mollen

(Elasmobranch Research Belgium), John Maisey (American Museum of Natural History) e Gavin Naylor (University of Florida). Também foi realizada consulta à estudos morfológicos prévios e seus materiais suplementares (Hoffman, 1912; Carvalho *et al.*, 2010; Vaz & Carvalho, 2013; Mollen *et al.*, 2016; Maisey *et al.*, 2020) e acervos de morfologia digital, como o Chondrichthyan Tree of Life (Crawford, 2014). A morfologia de *Squatina leae* é baseada nas fotografias e descrição presentes em Weigmann *et al.* (2023). A morfologia da região occipital e lateral do neurocrânio de *Squatina occulta* é baseada em ilustrações presentes em Vaz & Carvalho (2013).

As estruturas foram documentadas através de fotografias e ilustrações. A nomenclatura das regiões cranianas segue Compagno (1988) Carvalho (2010) e Vaz & Carvalho (2013), que dividem o neurocrânio em região rostral, cápsulas nasais, região orbital, teto craniano, cápsulas óticas e região occipital. A nomenclatura utilizada para as estruturas esqueléticas dos neurocrânios segue Compagno (1988, 1999), Gilbert (1973), Vaz & Carvalho (2013), e Weigmann *et al.* (2023) com modificações. A nomenclatura das regiões do encéfalo e nervos cranianos segue Gilbert (1973) e Vaz & Carvalho (2013).

### 5.3 Análise filogenética

A partir da descrição comparativa entre as espécies de Squatinidae foram propostos caracteres morfológicos (**Tabela 1**) seguindo o princípio das variáveis independentes (Serenó, 2007; Brazeau, 2011). Os caracteres multiestado foram considerados ordenados quando uma morfocлина evidente foi identificada (Goloboff *et al.*, 2008). A polarização dos caracteres seguiu o método do grupo externo (Maddison *et al.*, 1984). O grupo externo escolhido para a análise filogenética foi *Pristiophorus nudipinnis*, devido ao seu parentesco próximo aos Squatiniformes de acordo com análises filogenéticas morfológicas e moleculares (Shirai, 1996; Carvalho, 1996; Naylor *et al.*, 2005; Naylor *et al.*, 2012; Silva & Vaz, 2023).

A análise filogenética foi realizada através do critério da máxima parcimônia utilizando o programa de inferência filogenética TNT v.1.6 (Goloboff & Morales, 2023). A busca tradicional foi realizada com as especificações: 10000 árvores na memória, *random seed* 0, 1000 réplicas, 10 árvores salvas por réplica. Caracteres multiestado foram tratados como ordenados utilizando o comando '*ccode +*'. O comprimento da árvore e índices de retenção e consistência foram calculados utilizando o mesmo programa utilizando o arquivo de script *Stats.run*. Imagens das árvores mais parcimoniosas com os caracteres otimizados foram obtidas a partir do software WINCLADA v.1.0 (Nixon, 2002).

## 6. RESULTADOS E DISCUSSÃO

### 6.1 Descrição comparativa do neurocrânio em *Squatina*

#### 6.1.1 Região Rostral (figs. 2, 6, 7, 15)

Região rostral consideravelmente reduzida. Projeções rostrais (**pr**) localizadas na porção mais anterior do neurocrânio, entre as cápsulas nasais (**cn**). Projeções rostrais triangulares e levemente arredondadas anteriormente, divididas por uma depressão ligeiramente semicircular em formato de “U” (*Squatina squatina*, *Squatina japonica*, *Squatina australis*) ou “V” (*Squatina guggenheim*, *Squatina argentina*, *Squatina occulta*, *Squatina nebulosa*, *Squatina dumeril*, *Squatina africana* e *Squatina leae*). Fontanela anterior (**fa**) localizada posteriormente às projeções rostrais, consistindo de uma grande cavidade mais larga do que comprida e recoberta por um tecido membranoso. Em *S. guggenheim*, *S. australis*, *S. squatina*, *S. occulta* e *S. dumeril* a margem posterior da fontanela anterior possui formato arredondado. Em *S. africana*, *S. leae*, *S. japonica* e *S. nebulosa* a margem posterior possui formato aproximadamente trapezoidal. Em *S. argentina* a margem posterior possui formato de “V”. Essa característica exhibe algum grau de variação intraespecífica, com alguns espécimes de *S. guggenheim* analisados em Vaz & Carvalho (2013) apresentando a margem posterior da fontanela anterior em formato trapezoidal. Margem posterior da fontanela anterior apresentando um pequeno recorte na região mediana em *S. australis* e *S. nebulosa*.

#### 6.1.2 Teto Craniano (figs. 2, 6, 7, 14)

Teto craniano recobrimdo a cavidade cerebral dorsalmente e delimitado anteriormente pela margem posterior da fontanela anterior e posteriormente pela margem anterior da fossa endolinfática. Teto craniano ligeiramente côncavo em vista lateral, diminuindo de altura em direção à porção posterior do neurocrânio. Fontanela pineal (**fp**) presente na porção mediana do teto craniano, consistindo de uma abertura oval e de desenvolvimento variado entre as espécies estudadas. A fontanela pineal parece variar ontogeneticamente nos cações-anjo do Atlântico Sul, (*S. guggenheim*, *S. occulta* e *S. argentina*), como reportado por Vaz & Carvalho (2013), com indivíduos juvenis apresentando uma abertura alargada e por vezes recoberta por uma camada de tecido conjuntivo, e indivíduos adultos apresentando a fontanela totalmente fechada por cartilagem mineralizada. Segundo Carvalho *et al.* (2010) e Carvalho (2008) a variação no desenvolvimento da fontanela pineal ocorre intraespecificamente e não está relacionada com o desenvolvimento. Nos indivíduos analisados nesse estudo a fontanela

pineal estava presente em *S. squatina*, *S. japonica*, *S. nebulosa*, *S. dumeril* e *S. argentina* e ausente em *S. guggenheim*, *S. africana*, *S. leae*, *S. occulta* e *S. australis*. Presença de um forame situado posteriormente à fontanela pineal (**fpp**) no teto craniano em *S. dumeril*, *S. nebulosa*, *S. japonica* e *S. squatina* (Molin, 1980). Forame posterior à fontanela pineal extremamente reduzido em *S. dumeril*, visivelmente menor que a fontanela pineal. Em *S. nebulosa* e *S. japonica* o forame tem cerca de  $\frac{1}{3}$  do tamanho da fontanela pineal.

### 6.1.3 Região Orbital (figs. 2, 3, 6, 7, 10, 11, 14, 15)

A região orbital acomoda o globo ocular e localiza-se lateralmente ao teto craniano em vista dorsal e à placa basal em vista ventral. É delimitada ântero-dorsalmente pelo processo pré-orbital (**ppo**) e póstero-dorsalmente pelo processo pós-orbital dorsal (**ppd**).

Processo pré-orbital (**ppo**) aproximadamente triangular, estendendo-se lateralmente até o limite lateral do processo pós-orbital dorsal (**ppd**) em *S. leae*, *S. africana*, *S. squatina*, *S. occulta* e *S. nebulosa*, ou ligeiramente mais curto que o processo pós-orbital dorsal em *S. guggenheim*, *S. australis*, *S. japonica*, *S. dumeril* e *S. argentina*. Processo pré-orbital demarcado ântero-dorsalmente pela região posterior das cápsulas nasais e postero-dorsalmente pelo forame do canal pré-orbital (**fco**). Forame do canal etmoidal circular e pequeno, cerca de metade do tamanho dos forames endolinfáticos, localizado posteriormente às cápsulas nasais na porção mais anterior da região orbital. Crista supraorbital (**cso**) delimitando a parede orbital dorsalmente, e apresentando diferentes graus de desenvolvimento. Em *S. nebulosa* e *S. argentina* a crista é menos pronunciada, formando um ângulo raso. Em *S. occulta*, *S. guggenheim*, *S. leae*, *S. africana*, *S. dumeril*, *S. japonica* e *S. squatina* a crista é mais pronunciada, formando um ângulo obtuso. Em *S. australis* a crista forma um ângulo aproximadamente reto. Sulco para passagem do tronco oftálmico superficial do nervo facial (**f.V**) localizado na porção anterior da crista supraorbital, lateralmente à fontanela anterior. Forame profundo externo (**fpe**), para passagem do nervo oftálmico profundo, situado anteriormente no sulco. O forame do canal etmoidal e o forame profundo externo não são visíveis nas imagens de *CT scan* devido à pobre mineralização da região. Forame do canal pré-orbital para a passagem do ramo principal do nervo oftálmico superficial localizado na região posterior do sulco, perfurando a crista supraorbital. Forame do canal pré-orbital relativamente grande e de formato oval. Sete pequenos forames para a passagem de ramos acessórios do tronco oftálmico superficial do nervo facial (**VIIoft**) presentes posteriormente ao forame do canal pré-orbital. Sulco orbital (**so**) localizado posteriormente à crista supraorbital, onde se aloja o processo orbital do palatoquadrado. Nos Squatinidae o

processo orbital é notoriamente pronunciado e visível em vista dorsal. O processo pós-orbital dorsal está localizado na porção posterior da região orbital. Processo pós-orbital orientado ântero-lateralmente, ligeiramente cilíndrico em sua base, alargando-se em sua porção distal. Porção distal do processo pós-orbital ligeiramente triangular. Margem voltada para a crista supraorbital, na porção distal do processo pós-orbital, em formato arredondado em *S. africana*, *S. leae* e *S. australis*, *S. squatina*, *S. argentina* e triangular em *S. guggenheim*, *S. dumeril*, *S. occulta*, *S. nebulosa*. Em *S. africana* e *S. leae* a margem ântero distal do processo pós-orbital é ligeiramente côncava. Em *S. africana* e *S. australis* a porção distal do processo pós-orbital alcança a borda supraorbital. A mesma condição é observada em um espécime de *S. africana* analisado e também em *S. squatina* segundo ilustração presente em Molin (1980). Ainda não se sabe se essa condição reflete variação intraespecífica ou variação durante o desenvolvimento. Parede orbital ligeiramente côncava, dorsalmente limitada pela crista supraorbital e ventralmente pelo processo basitrabecular (**pbt**). Forame do nervo óptico (**f.II**) grande, cerca de 3 vezes o tamanho do forame da artéria pseudobranquial (**fab**) e circular, localizado dorso medialmente na parede orbital, ventralmente à borda supraorbital. Forame do nervo oculomotor (**f.III**) arredondado e pequeno, cerca de  $\frac{1}{8}$  do tamanho do forame do nervo óptico e localizado medialmente na parede orbital. Forame do nervo troclear (**f.IV**) redondo e pequeno, de tamanho similar ao forame do nervo oculomotor e localizado na porção dorsal da parede orbital, adjacente ao sulco orbital. Forame da artéria pseudobranquial eferente (**fab**) redondo e cerca de 2 a 3 vezes maior que o forame do nervo troclear, localizado na porção ventro-mediana da parede orbital. Presença e posição dos forames da parede orbital altamente conservados entre as espécies estudadas.

#### 6.1.4 Placa Basal (figs. 2, 8, 9, 14)

A placa basal envolve a cavidade cerebral ventralmente. É delimitada anteriormente pela junção com a região rostral (aproximadamente na altura do processo pré-orbital) e posteriormente pelos côndilos occipitais.

Processo basitrabecular extremamente desenvolvido, localizado ântero-lateralmente na placa basal. Projeções laterais do processo basitrabecular ligeiramente triangulares em *S. occulta*, *S. japonica*, *S. leae*, *S. africana* e *S. dumeril*, e arredondadas em *S. guggenheim*, *S. argentina*, *S. australis*, *S. squatina* e *S. nebulosa*. Apenas um forame para passagem da artéria carótida interna (**fca**) localizado na porção ântero-mediana da placa basal, pequeno e de formato circular. Processo pós-orbital ventral (**ppv**) (processo pós-orbital inferior de Carvalho, 2010 e Vaz & Carvalho, 2013) de formato aproximadamente cilíndrico e de orientação

ligeiramente anterior, situado posteriormente ao processo basitrabecular. Forame da artéria orbital (**fao**) presente na porção proximal do processo pós-orbital ventral, com cerca de  $\frac{1}{4}$  do tamanho do forame da artéria carótida e de formato circular. Em *S. argentina* o forame da artéria orbital está posicionado póstero-lateralmente no processo pós-orbital ventral, e possui formato de fenda. Processo pterótico (**pp**) presente na porção mais posterior da placa basal, consistindo de uma expansão lateral aproximadamente triangular e pouco pronunciada. Margem ventral da junção hióide situada posteriormente ao processo pterótico. Em vista ventral, a margem ventral da junção hióide é aproximadamente trapezoidal e apresenta uma ligeira concavidade na região distal.

### 6.1.5 Cápsulas Óticas (figs. 2, 6, 7, 15)

A região ótica é delimitada anterolateralmente pela margem posterior da comissura lateral (**cl**), e dorsalmente pela margem dorsal da crista esfenopterótica (**ce**). A fossa endolinfática (fossa parietal de Vaz & Carvalho, 2013) é arredondada e rasa, localizada na porção dorsal da região ótica. Forames endolinfáticos (**fel**) e forames perilinfáticos (**fpl**) contidos dentro da fossa endolinfática. Forames endolinfáticos arredondados, relativamente menores e posicionados anteriormente. Forames perilinfáticos ovais, relativamente maiores, posicionados posteriormente e mais próximos entre si. Forames endolinfáticos e perilinfáticos acomodam os ramos da veia supratemporal (Marples, 1936) e os dutos endolinfáticos e perilinfáticos, respectivamente. Cristas esfenopteróticas (**ce**) situadas na porção dorsal das cápsulas óticas, posteriormente ao processo pós-orbital superior. Cristas esfenopteróticas mais desenvolvidas em *S. leae*, *S. africana*, *S. japonica* e *S. australis*, alcançando a altura do processo pós-orbital dorsal em vista lateral. Comissura lateral (**cl**) larga, orientada obliquamente na porção mais anterior da parede ótica. Comissura lateral unindo o processo pós-orbital superior ao processo pós-orbital ventral. Canal jugular (**cj**) perfurando a base da comissura lateral, por onde passa o tronco hiomandibular do nervo facial. Abertura posterior do canal jugular de formato oval. Canal ótico externo (**coe**) relativamente pronunciado, dividindo a parede ótica lateralmente. Faceta hiomandibular (**fh**) côncava para articulação com a hiomandíbula, posicionada ventralmente ao canal ótico externo. Forame do nervo glossofaríngeo (**f.IX**) proeminente e tubiforme, apresentando um processo lateral orientado dorsalmente. Pequeno forame circular localizado na base da estrutura tubiforme para a passagem de ramos da artéria branquial superficial (Marples, 1936).

### 6.1.6 Região Occipital (figs. 12, 13, 14)

Região occipital situada na porção posterior do neurocrânio, oposta à região rostral. Região occipital mais larga do que alta e dorsalmente côncava. Forame magno (**fm**) grande e oval, localizado no centro da região occipital. Forame da veia posterior (**fvp**) elíptico, localizado lateralmente e com cerca de  $\frac{1}{8}$  da abertura do forame magno. Concavidade presente na parede occipital situada dorsalmente ao forame da veia posterior. Forame do nervo vago (**f.X**) adjacente ao forame da veia posterior, de tamanho similar e formato elíptico. Hemicentro occipital (**hoc**) redondo, situado dorsalmente ao forame magno e comparativamente reduzido em relação a outros elasmobrânquios (Shirai, 1992). Côndilos occipitais (**coc**) posicionados lateralmente ao hemicentro occipital. Côndilos occipitais dorsalmente côncavos e alongados, alcançando o forame do nervo vago ventralmente. Côndilos occipitais mais largos do que abertura do forame magno em *S. guggenheim*, *S. occulta*, *S. australis*, *S. argentina*, *S. dumeril*, *S. nebulosa* e *S. squatina*.

## 6.2 Descrição do encéfalo e nervos cranianos de *Squatina guggenheim* (figs. 18, 19)

Telencéfalo bilobado com uma discreta concavidade anterior, situado na altura das órbitas. Trato olfatório (**I**) relativamente desenvolvido, originando-se da porção anterior do telencéfalo e alcançando os bulbos olfatórios através do forame para o nervo olfatório. Bulbo olfatório semiesférico, conectado à porção posterior das cápsulas nasais. Diencefalo em vista dorsal quase totalmente recoberto pelo telencéfalo e mesencefalo. *Tela choroidea* consistindo de uma concavidade discreta na porção ântero dorsal do mesencefalo. Diencefalo ventralmente projetado. Saco vascular situado na porção ântero ventral do diencefalo. Diencefalo ovóide com distinção discreta entre os dois lobos. Infundíbulo arredondado, posicionado posteriormente e apresentando cerca de metade do comprimento do saco vascular. Hipófise ligeiramente circular e irregular, localizada medialmente ao saco vascular e infundíbulo. Trato óptico (**II**) robusto, originando-se do quiasma óptico na porção ântero ventral do diencefalo e alcançando a retina através do forame óptico. Mesencefalo grande e situado pósterodorsalmente ao diencefalo. Lobos ópticos expostos dorsalmente, arredondados e grandes, de tamanho similar ao telencéfalo. Nervo oculomotor (**III**) pouco desenvolvido, originando-se do tegumento na porção ventral do mesencefalo e projetando-se externamente ao neurocrânio através de um pequeno forame na região medial da parede orbital. Nervo oculomotor ramificando-se e inervando os músculos extraoculares reto superior, reto medial, reto inferior e oblíquo inferior. Nervo troclear (**IV**) mais delicado que o oculomotor, originando-se da porção dorsolateral do mesencefalo. O nervo troclear estende-se através do pequeno forame localizado na porção dorsal da parede orbital e inerva o músculo oblíquo

superior. Metencéfalo situado dorso-posteriormente ao mesencéfalo, recobrando-o parcialmente. Cerebelo dorsalmente projetado, apresentando divisão dos lobos apenas na porção posterior e pouquíssima foliação. *Medulla oblongata* muito desenvolvida, com aproximadamente metade do comprimento total do encéfalo e mais larga do que as outras regiões. Nervo trigêmeo (V) de espessura similar ao do trato olfatório (I), originando-se da porção ventrolateral da *medulla oblongata*. O nervo trigêmeo inerva os músculos do arco mandibular, adutor mandibular, elevador do palatoquadrado (função motora) e a epiderme da cabeça (função sensorial) através do grande forame situado na porção pósterio ventral da parede orbital. Nervo abducente (VI) de espessura similar ao nervo troclear, originando-se da porção ventral da *medulla oblongata*. O nervo abducente inerva o músculo reto lateral e se estende através do forame localizado na região dorsal da parede orbital, látero-ventralmente ao forame do nervo trigêmeo. Nervo facial (VII) originando-se adjacente ao nervo trigêmeo na porção ventrolateral da *medulla oblongata*. O nervo facial inerva os músculos do arco hióide, espiracular, inter-hióide, os constritores hióides dorsal e ventral (função motora) e os canais da linha lateral e ampolas de lorenzini da cabeça (função sensorial). Nervo auditivo (VIII) originando-se adjacente ao nervo facial e inervando as áreas sensoriais do labirinto membranoso no ouvido interno. Nervo glossofaríngeo (IX) situado na porção ântero-ventral da metade da *medulla oblongata*, inervando os músculos constritores dorsais e ventrais do primeiro arco branquial. Nervo vago (X) originando-se da porção mais posterior da *medulla oblongata*, contendo um ramo mais espesso e diversos ramos delgados. Nervo vago inervando a musculatura dos arcos branquiais (função motora) e porção posterior da linha lateral e boca (função sensorial).

### **6.3 Estudos prévios do neurocrânio em *Squatina***

As imagens de tomografia e os neurocrânios dissecados manualmente não apresentaram diferenças significativas, demonstrando que ambos os métodos são confiáveis e importantes para acessar características anatômicas do esqueleto. As imagens de tomografia possibilitaram representações mais claras e tridimensionais das estruturas, bem como a possibilidade de realizar cortes precisos sem danificar a caixa craniana. No entanto, as imagens de tomografia falham em representar regiões de mineralização incipiente, como as cápsulas nasais, o pedículo óptico e a porção distal das cristas esfenopteróticas. Essas estruturas, em conjunto com a musculatura e o sistema nervoso, podem ser visualizadas utilizando técnicas clássicas de dissecação.

A anatomia neurocraniana observada no presente estudo está de acordo com as imagens providas em estudos descritivos anteriores (Iselstöger, 1937; Holmgren, 1942; Molin, 1980; Compagno, 1988; Shirai, 1992; Carvalho, 2010; Vaz & Carvalho, 2013, Mollen *et al.*, 2016, Weigmann *et al.*, 2023). Entretanto algumas inconsistências são observadas em relação à identificação de certas estruturas. Iselstoger (1937), Compagno (1988), Mollen (2016) e Carvalho *et al.* (2010), identificaram o processo basitrabecular dos Squatinidae como a crista suborbital. O processo basitrabecular dos Squatinidae compartilha diversas semelhanças com a crista suborbital presente nos tubarões Galeomorphii, no entanto, como discutido por Shirai (1992) essas semelhanças se dão devido à anteriorização da placa basal nos Squatinidae e à expansão lateral do processo basitrabecular. As ilustrações presentes em Capapé & Roux (1980) apresentam uma condição totalmente diferente do presente estudo em relação à topologia de diversas regiões do neurocrânio, além da localização e tamanho de forames e fontanelas e do formato e localização de processos.

#### 6.4 Morfologia do neurocrânio em Squatinidae

O neurocrânio dos Squatinidae apresenta algumas características em comum com os de outros Squalomorphii (*Pristiophorus nudipinnis* Hoffman, 1914; *Chlamydoselachus* Allis, 1923; *Notorhynchus cepedianus* Maisey, 2004; *Squalus acanthias*, *Cirrhigaleus asper*, *Centrophorus granulosus* Medeiros, 2021; *Echinorhinus cookei* Varoujean, 1972) como a presença de um processo basitrabecular, articulação orbital com o palatoquadrado e ausência de uma crista subocular (Shirai, 1996; Carvalho; 1996). No entanto, apresenta também diversas características exclusivas. Nos Squatinidae a extremidade distal do processo orbital do palatoquadrado é visível dorsalmente e está acomodada no sulco que perfura a crista supraorbital. Uma condição similar parece ocorrer de maneira homoplástica no neurocrânio dos Somniosidae, onde o processo orbital do palatoquadrado está associado a uma fenestra pós-orbital (Carvalho, 1996; Vaz, 2015).

O forame para passagem do nervo glossofaríngeo está posicionado totalmente dorsal em relação ao forame para passagem do nervo vago nos *Squatina*, na mesma altura ou ultrapassando a margem dorsal do forame magno. Em outros Squalomorphii o forame para o nervo glossofaríngeo está posicionado dorsolateralmente (*Pristiophorus nudipinnis*, *Notorhynchus cepedianus*), lateralmente (*Cirrhigaleus asper*) ou ventrolateralmente (*Squalus acanthias*, *Chlamydoselachus* e somniosídeos) em relação ao forame para o nervo vago, mas nunca ultrapassando a margem dorsal do forame magno.

O processo pós-orbital ventral em *Squatina* é bem desenvolvido e perfurado pela forame da artéria orbital. Essa condição também é observada nos Somniosidae e Centrophoridae (Vaz, 2015). Em *Squalus acanthias* e *Cirrhigaleus asper* um pequeno processo posterior ao processo basitrabecular está presente na placa basal. Esse processo também possui associação com o forame para artéria orbital, mas não foi identificado ou teve sua homologia discutida em trabalhos prévios (Gilbert, 1973; Medeiros, 2021; Viana & Soares, 2023). Na ilustração do neurocrânio de *Echinorhinus cookei* presente em Varoujean (1972) um processo pós-orbital ventral associado a um forame da artéria orbital parece estar presente, no entanto também não foi identificado. Nas imagens do neurocrânio de *Pristiophorus nudipinnis* em Hoffman (1914), Mollen (2016) e no presente estudo existe um pequeno processo posterior ao processo basitrabecular na placa basal. Em nenhuma das imagens utilizadas é possível visualizar a presença de um forame da artéria orbital perfurando esse processo, portanto é mais difícil de estabelecer a homologia dessa estrutura.

O processo pterótico em *Squatina* compartilha semelhança morfológica e topológica com o processo vestibular de *Notorhynchus cepedianus* (Maisey, 2004), *Hexanchus* (Shirai, 1992), *Heptranchias* (Gegenbaur, 1872) e *Chlamydoselachus* (Allis, 1923). O processo pterótico também está presente em Centrophoridae, Somniosidae (Vaz, 2015) e *Echinorhinus cookei* (Varoujean, 1972). No entanto, como discutido por Maisey (2004) a ocorrência e morfologia desse processo é altamente variada e merece aprofundamento maior para estabelecimento de sua homologia.

### **6.5 Morfologia do encéfalo em *Squatina guggenheim***

O encéfalo de *Squatina guggenheim* apresenta o padrão morfológico encontrado na maioria dos Squalomorphii. Um cérebro com pouca foliação, corpo cerebelar pouco diferenciado, telencéfalo reduzido e teto óptico exposto (Northcutt, 1977; 1978). Segundo Northcutt (1989) os Squalomorphii possuem uma razão entre tamanho encefálico e massa corporal de duas a oito vezes menor do que em tubarões Galeomorphii. Utilizando quimeras (Holocephali) como grupo externo em uma análise ele concluiu que um tamanho encefálico mais reduzido seria a condição generalizada para os elasmobrânquios, enquanto que um aumento da massa encefálica teria ocorrido independentemente nos tubarões Galeomorphii e nas raias Myliobatiformes. A análise de Bauchot (1976) posicionou *Squatina squatina* em uma posição de intermediária para baixa no índice de cefalização, sem prover informações sobre sua organização encefálica.

Apesar do padrão filogenético observado nos elasmobrânquios, existe também uma forte correlação entre tamanho e organização encefálica com os aspectos ecológicos das espécies (Yopak *et al.*, 2007). Yopak *et al.* (2007) observou que tubarões que compartilham certos habitats compartilham também uma morfologia encefálica similar, independente das suas relações de parentesco. A observação preliminar do encéfalo de *Squatina guggenheim* parece também concordar com a hipótese ecológica, dada sua semelhança visual com o encéfalo de outras espécies demersais bentônicas como *Orectolobus ornatus* e *Brachaelurus waddi*, apesar de seu relativo distanciamento filogenético. No entanto, pesagem e análises estatísticas devem ser efetuadas para discutir efetivamente o significado do tamanho e organização encefálica nos Squatiniformes sob um aspecto ecológico.

## 6.6 Descrição dos caracteres (figs. 2-15)

### Região Rostral

#### 1. Depressão rostral: (0) ausente, (1) presente.

Em *Pristiophorus nudipinnis* (grupo externo) o rostro é formado por uma única projeção alongada em formato de serra (0). Em *Squatina* o rostro consiste de projeções rostrais pareadas divididas por uma depressão rostral. (1)

#### 2. Depressão rostral, morfologia: (0) em formato de “V”; (1) em formato de “U”.

Em *Pristiophorus nudipinnis* (grupo externo) esse caráter é inaplicável. Em *Squatina squatina*, *Squatina japonica*, *Squatina australis* a depressão rostral possui formato de “V” (0). Em *Squatina guggenheim*, *Squatina argentina*, *Squatina occulta*, *Squatina nebulosa*, *Squatina dumeril*, *Squatina africana* e *Squatina leae* a depressão rostral possui formato de “U” (1).

#### 3. Recorte na margem posterior da fontanela anterior: (0) ausente; (1) presente.

Em *Pristiophorus nudipinnis* (grupo externo), *Squatina squatina*, *Squatina guggenheim*, *Squatina occulta*, *Squatina argentina*, *Squatina japonica*, *Squatina africana* e *Squatina leae* a margem posterior da fontanela anterior não apresenta recorte (0). Em *Squatina australis* e *Squatina nebulosa* a margem posterior da fontanela anterior apresenta um recorte (1).

#### 4. Margem posterior da fontanela anterior, morfologia: (0) em formato de “V”; (1) arredondada; (2) trapezoidal.

Em *Pristiophorus nudipinnis* (grupo externo) e *Squatina argentina* a margem posterior da fontanela anterior possui formato de “V” (0). Em *Squatina guggenheim*, *Squatina australis*, *Squatina squatina*, *Squatina occulta* e *Squatina dumeril* a margem posterior da fontanela anterior possui formato arredondado (1). Em *Squatina africana*, *Squatina leae*, *Squatina japonica* e *Squatina nebulosa* a margem posterior da fontanela anterior possui formato trapezoidal (2). Segundo Vaz & Carvalho (2013) alguns representantes de *Squatina guggenheim* apresentam a margem posterior da fontanela anterior em formato trapezoidal. Esse caráter pode variar intraespecificamente e deve ser melhor considerado a partir de um maior número amostral.

## **Teto Craniano**

### **5. Fontanela pineal: (0) ausente; (1) presente.**

Em *Pristiophorus nudipinnis* (grupo externo), *Squatina guggenheim*, *Squatina africana*, *Squatina leae*, *Squatina occulta* e *Squatina australis* o teto craniano não apresenta uma fontanela pineal (0). Em *Squatina squatina*, *Squatina japonica*, *Squatina nebulosa*, *Squatina dumeril* e *Squatina argentina* a fontanela pineal está presente na porção mediana ou ântero-mediana do teto craniano (1).

### **6. Sulco dorsal para alojamento do processo orbital do palatoquadrado: (0) ausente; (1) presente.**

Em *Pristiophorus nudipinnis* (grupo externo) o processo orbital do palatoquadrado não fica alojado em um sulco dorsal no teto craniano (0). Em *Squatina* o processo orbital do palatoquadrado fica alojado em sulco dorsal orientado póstero-dorsalmente no teto craniano (1).

### **7. Forame posterior à fontanela pineal: (0) ausente; (1) presente.**

Em *Pristiophorus nudipinnis* (grupo externo), *Squatina guggenheim*, *Squatina occulta*, *Squatina argentina*, *Squatina australis*, *Squatina africana* e *Squatina leae* o forame posterior à fontanela pineal não está presente (0). Em *Squatina japonica*, *Squatina nebulosa*, *Squatina dumeril* e *Squatina squatina* existe um forame localizado posteriormente à fontanela pineal (1).

## Região Orbital

- 8. Processo pós-orbital dorsal, comprimento: (0) apresentando metade do comprimento do processo pré-orbital; (1) apresentando comprimento similar ao processo pré-orbital; (2) ultrapassando o comprimento do processo pré-orbital. [multiestado ordenado].**

Em *Pristiophorus nudipinnis* (grupo externo) os processos pós-orbitais dorsais alcançam metade do comprimento dos processos pré-orbitais (0). Em *Squatina leae*, *Squatina africana*, *Squatina squatina*, *Squatina occulta* e *Squatina nebulosa* o processo pós-orbital dorsal alcança o comprimento do processo pré-orbital (1). Em *Squatina guggenheim*, *Squatina australis*, *Squatina japonica*, *Squatina dumeril* e *Squatina argentina* o processo pós-orbital ultrapassa o comprimento do processo pré-orbital (2).

- 9. Processo pós-orbital dorsal, orientação: (0) orientado lateralmente; (1) orientado ântero-lateralmente.**

Em *Pristiophorus nudipinnis* (grupo externo) os processos pós-orbitais dorsais são orientados lateralmente (0). Em *Squatina* os processos pós-orbitais dorsais são orientados ântero-lateralmente (1) (Maisey *et al.* 2020).

- 10. Processo pós-orbital dorsal, morfologia: (0) largura uniforme; (1) alargando em sua porção distal.**

Em *Pristiophorus nudipinnis* (grupo externo) o processo pós-orbital não se alarga distalmente (0). Em *Squatina* o processo pós-orbital dorsal possui um alargamento em sua porção distal (1).

- 11. Margem disto-medial do processo pós-orbital dorsal, morfologia: (0) arredondado; (1) triangular**

Em *Pristiophorus nudipinnis* (grupo externo) esse caráter é inaplicável. Em *Squatina africana*, *Squatina leae* e *Squatina australis*, *Squatina squatina*, *Squatina argentina* e *Squatina japonica* a margem possui formato arredondado (0). Em *Squatina guggenheim*, *Squatina dumeril*, *Squatina occulta* e *Squatina nebulosa* a margem possui formato triangular (1).

**12. Margem distal do processo pós-orbital dorsal, morfologia: (0) retilínea; (1) côncava**

Em *Pristiophorus nudipinnis* (grupo externo), *Squatina guggenheim*, *Squatina dumeril*, *Squatina occulta*, *Squatina nebulosa*, *Squatina australis*, *Squatina squatina*, *Squatina argentina* e *Squatina japonica* a margem distal do processo pós-orbital dorsal é retilínea (0). Em *Squatina africana*, *Squatina leae* a margem distal do processo pós-orbital é côncava (1).

**13. Processo pós-orbital dorsal, extensão: (0) não alcançando a crista supraorbital; (1) alcançando a crista supraorbital.**

Em *Pristiophorus nudipinnis* (grupo externo), *Squatina guggenheim*, *Squatina dumeril*, *Squatina occulta*, *Squatina nebulosa*, *Squatina australis*, *Squatina squatina*, *Squatina argentina* e *Squatina japonica* e *Squatina leae* o processo pós-orbital não alcança a crista supraorbital (0). Em *Squatina australis* e *Squatina africana* o processo pós-orbital dorsal alcança a crista supraorbital. Essa condição também é observada em *Squatina squatina* (Molin, 1980) (1). O exemplar de *Squatina africana* em Weigmann *et al.* (2023) não apresenta essa condição. Esse caráter, portanto, parece apresentar variação intraespecífica e precisa ser melhor explorado.

**14. Forame para passagem do nervo óptico (II), posição: (0) ventral em relação ao forame para passagem do nervo oculomotor (III); (1) dorsal em relação ao forame para passagem do nervo oculomotor.**

Em *Pristiophorus nudipinnis* (grupo externo) o forame para passagem do nervo óptico está localizado ventralmente na parede óptica em relação ao forame para passagem do nervo oculomotor (0). Em *Squatina* o forame para passagem do nervo óptico está localizado dorsalmente em relação ao forame para passagem do nervo oculomotor (1).

**15. Forame para artéria orbital: (0) ausente; (1) presente.**

Em *Pristiophorus nudipinnis* (grupo externo) o processo pós-orbital ventral não é perfurado por um forame para passagem da artéria orbital (0). Em *Squatina* o forame para artéria orbital perfura o processo pós-orbital ventral (1).

**16. Crista supraorbital, curvatura: (0) formando um ângulo de aproximadamente 180 graus em relação ao teto craniano; (1) formando um ângulo de aproximadamente 120 graus em relação ao teto craniano; (2) formando um**

**ângulo de aproximadamente 90 graus em relação ao teto craniano. [multiestado ordenado].**

Em *Pristiophorus nudipinnis* (grupo externo), *Squatina nebulosa* e *Squatina argentina* a crista supraorbital forma um ângulo de 180 graus em relação ao teto craniano (0). Em *Squatina occulta*, *Squatina guggenheim*, *Squatina leae*, *Squatina africana*, *Squatina dumeril*, *Squatina japonica* e *Squatina squatina* a crista supraorbital forma uma curvatura de aproximadamente 120 graus em relação ao teto craniano (1). Em *Squatina australis* a crista supraorbital forma uma curvatura de aproximadamente 90 graus em relação ao teto craniano (2).

## Região Ótica

**17. Crista esfenopterótica: (0) ausente; (1) presente.**

Em *Pristiophorus nudipinnis* (grupo externo) as cápsulas óticas não apresentam uma crista esfenopterótica em sua porção dorsal (0). Nas espécies de *Squatina* uma crista esfenopterótica está presente posteriormente aos processos pós-orbitais dorsais (1).

**18. Crista esfenopterótica em relação ao processo pós orbital, altura: (0) abaixo do limite dorsal do processo pós-orbital dorsal; (1) da mesma altura que o processo pós-orbital dorsal.**

Em *Pristiophorus nudipinnis* (grupo externo) esse caráter é inaplicável. Em *Squatina guggenheim*, *Squatina argentina* e *Squatina occulta*, *Squatina nebulosa* e *Squatina dumeril* a crista esfenopterótica está abaixo do limite dorsal do processo pós-orbital dorsal (0). Em *Squatina leae*, *Squatina africana*, *Squatina japonica* e *Squatina australis* a crista esfenopterótica alcança a mesma altura do processo pós-orbital (1).

## Placa Basal

**19. Processo basitrabecular, largura: (0) não ultrapassando os limites laterais do teto craniano; (1) ultrapassando os limites laterais do teto craniano.**

Em *Pristiophorus nudipinnis* (grupo externo) o processo basitrabecular é reduzido e não ultrapassa os limites laterais do teto craniano, não sendo visível em vista dorsal (0). Em *Squatina* o processo basitrabecular é alargado e ultrapassa os limites laterais do teto craniano, sendo visível em vista dorsal (1).

**20. Projeções laterais do processo basitrabecular, morfologia: (0) aproximadamente triangulares; (1) arredondadas.**

Em *Pristiophorus nudipinnis* (grupo externo), *Squatina occulta*, *Squatina japonica*, *Squatina leae*, *Squatina africana*, *Squatina africana* e *Squatina dumeril* as projeções laterais do processo basitrabecular possuem um formato aproximadamente triangular (0). Em *Squatina guggenheim*, *Squatina argentina*, *Squatina australis*, *Squatina squatina* e *Squatina nebulosa* as projeções laterais do processo basitrabecular possuem formato arredondado (1).

**Região Occipital**

**21. Forame magno, morfologia: (0) formato circular, (1) formato oval.**

Em *Pristiophorus nudipinnis* (grupo externo) o forame magno apresenta formato circular (0). Em *Squatina* o forame magno apresenta formato oval (1) (Mollen *et al.*, 2016)

**22. Cêndilos occipitais, posição: (0) laterais em relação ao forame magno, (1) ventrolaterais em relação ao forame magno.**

Em *Pristiophorus nudipinnis* (grupo externo) os cêndilos occipitais são laterais em relação ao forame magno (0). Nos *Squatina* os cêndilos occipitais são ventrolaterais em relação ao forame magno (1).

**23. Cêndilos occipitais, orientação: (0) verticais em relação ao forame magno, (1) horizontais em relação ao forame magno.**

Em *Pristiophorus nudipinnis* (grupo externo) os cêndilos occipitais estão posicionados verticalmente em relação ao forame magno (0). Nos *Squatina* os cêndilos occipitais estão posicionados horizontalmente em relação ao forame magno (1).

**24. Hemicentro occipital: (0) ausente; (1) presente.**

Em *Pristiophorus nudipinnis* (grupo externo) o hemicentro occipital está ausente (0). Nas espécies de *Squatina* existe um hemicentro occipital localizado ventralmente ao forame magno (1) (Shirai, 1992; Claeson & Higer; 2011).

**25. Fôvea basioccipital: (0) ausente; (1) presente.**

Em *Pristiophorus nudipinnis* (grupo externo) a fôvea basioccipital está ausente (0). Em *Squatina* a fôvea basioccipital está presente (1). (Shirai, 1992; Claeson & Higer; 2011).

**26. Côndilos occipitais, largura: (0) equivalente a abertura do forame magno; (1) mais largos que a abertura do forame magno.**

Em *Pristiophorus nudipinnis* (grupo externo), *Squatina leae*, *Squatina africana* e *Squatina japonica* os côndilos occipitais possuem largura equivalente a abertura do forame magno (0). Em *Squatina guggenheim*, *Squatina occulta*, *Squatina australis*, *Squatina argentina*, *Squatina dumeril*, *Squatina nebulosa* e *Squatina squatina* os côndilos occipitais são mais largos do que o forame magno (1).

**27. Forame para passagem do nervo vago, posição: (0) ventrolateral em relação ao forame para passagem do nervo glossofaríngeo; (1) ventral em relação ao forame para passagem do nervo glossofaríngeo.**

Em *Pristiophorus nudipinnis* (grupo externo) o forame para passagem do nervo glossofaríngeo está situado ventrolateralmente em relação ao forame para passagem do nervo vago (0). Nos *Squatina* o forame para passagem do nervo glossofaríngeo está situado dorsalmente em relação ao forame para passagem do nervo vago (1).

### **6.7 Análise filogenética (fig. 16)**

Vinte e sete conjecturas primárias de homologia foram propostas e analisadas a partir de um teste de congruência (Pinna, 1991). Dois dos caracteres multiestado foram tratados como ordenados (caracteres 8 e 16). A análise filogenética encontrou uma única árvore mais parcimoniosa com 45 passos, índice de consistência 0.66 e índice de retenção 0.61. Diferentes tipos de otimização (ACCTRAN e DELTRAN) não influenciaram na reconstrução dos caracteres.

A árvore resultante indica a monofilia de Squatinidae, que é sustentada por 17 sinapomorfias: presença de uma depressão rostral (Caráter 1:1); margem posterior da fontanela anterior arredondada (Caráter 4:1); presença de um sulco dorsal do teto craniano (Caráter 6:1); forame para passagem do nervo vago situado ventrolateralmente em relação ao forame para passagem do nervo glossofaríngeo (Caráter 27:1); processo pós-orbital dorsal apresentando o mesmo comprimento do processo pré-orbital (Caráter 8:1); processo pós-orbital orientado ântero-lateralmente (Caráter 9:1); porção distal do processo pós-orbital dorsal alargado (Caráter 10:1); forame para passagem do nervo óptico situado dorsalmente em relação ao forame para passagem do nervo oculomotor (Caráter 14:1); presença de um forame para artéria orbital (Caráter 15:1); crista supraorbital formando um ângulo de 120 graus em

relação ao teto craniano (Caráter 16:1); presença de uma crista esfenopterótica (Caráter 17:1); processo basitrabecular ultrapassando os limites laterais do teto craniano (Caráter 19:1); forame magno apresentando formato oval (Caráter 21:1); côndilos occipitais ventrolaterais em relação ao forame magno (Caráter 22:1); côndilos occipitais orientados horizontalmente em relação ao forame magno (Caráter 23:1); hemicentro occipital presente (Caráter 24:1) e a presença da fôvea basioccipital (Caráter 25:1).

A monofilia dos Squatiniformes é bem estabelecida em estudos morfológicos e moleculares (Compagno, 1973; Compagno, 1977; Maisey, 1980; Shirai, 1992; Shirai, 1996; Carvalho, 1996; Carvalho & Maisey, 1996; Douady *et al.*, 2003; Naylor *et al.*, 2005; Naylor *et al.*, 2012). Estudos cladísticos morfológicos, no entanto, apontam poucas apomorfias que definem o grupo. Shirai (1996) não inclui apomorfias em sua análise e Carvalho (1996) cita apenas a presença de um sulco naso-oral e a perda da válvula espiracular, ambas com ocorrência homoplástica. Estudos paleontológicos discordam acerca da definição do grupo-coroa da família Squatinidae. Para Guinot *et al.* (2012) *Cretascyllium* consiste de subgênero de *Squatina* posicionado dentro do grupo-coroa. Para Maisey *et al.* (2020), *Cretascyllium* faz parte do grupo-tronco de Squatinidae e como parte de uma sucessão de táxons juntamente com outros representantes de Squatiniformes, como *Cretasquatina* e *Pseudorhina*. As dezessete sinapomorfias recuperadas no presente estudo podem ser testadas em análises filogenéticas futuras empregando uma diversidade maior de táxons terminais para avaliar sua distribuição e significado filogenético, além de ajudar a solucionar o debate acerca da monofilia de Squatinidae incluindo seus representantes fósseis.

Um clado contendo *Squatina leae* e *Squatina africana* foi recuperado (clado A). Esse clado é sustentado por 3 sinapomorfias, sendo duas homoplásticas: margem posterior da fontanela anterior de formato trapezoidal (Caráter 4:2), forame posterior à fontanela pineal ausente (Caráter 7:0) e margem distal alargada do processo pós-orbital côncavo (Caráter 12:1). Esse clado também foi recuperado por análises filogenéticas moleculares (Weigmann *et al.*, 2023), correspondendo ao clado sul-africano de Stelbrink *et al.* (2010). No entanto, *Squatina leae* ocorre na costa Indiana (Weigmann *et al.*, 2023) sugerindo uma maior área de ocorrência para esse clado que deve ser considerada em estudos biogeográficos futuros.

As outras 8 espécies de *Squatina* formam um grupo monofilético (clado B) irmão ao clado A. O clado B é sustentado por duas sinapomorfias: presença de uma fontanela pineal (Caráter 5:1) e processo pós-orbital dorsal mais longo do que o processo pré-orbital (Caráter 8:2). *Squatina japonica* foi posicionada externamente ao clado contendo as outras 7 espécies de *Squatina* no clado C, e possui uma única autapomorfia com ocorrências homoplásticas no

clado A (Caráter 4:2) e em *Squatina nebulosa*. O clado C é sustentado por apenas uma sinapomorfia: côndilos occipitais mais largos que abertura do forame magno (Caráter 26:1). Dentro do clado C, *Squatina squatina* e *Squatina australis* foram recuperados como um grupo monofilético (clado D) sustentado por 2 sinapomorfias de ocorrência homoplástica: processo pós-orbital alcançando a crista supraorbital (Caráter 13:1) e projeções laterais do processo basitrabecular arredondadas (Caráter 20:1). *Squatina squatina* possui uma autapomorfia homoplástica: processo pós-orbital dorsal apresentando o mesmo comprimento do processo pré-orbital (Caráter 8:1). *Squatina australis* possui 4 autapomorfias, sendo 3 de ocorrência homoplástica: presença de um recorte na margem posterior da fontanela anterior (Caráter 3:1); fontanela pineal ausente (Caráter 5:0); forame posterior à fontanela pineal ausente (Caráter 7:0) e crista supraorbital formando um ângulo de 90 graus em relação ao teto craniano (Caráter 16:2).

O clado E consiste de todos os cações-anjo de distribuição americana e *Squatina nebulosa*, posicionados como grupo irmão do clado D. O clado E é sustentado por duas sinapomorfias: margem disto-medial do processo pós-orbital dorsal apresentando formato triangular (Caráter 11:1) e crista esfenopterótica abaixo do limite dorsal do processo pós-orbital (Caráter 18:0). Dentro do clado E, *Squatina dumeril* está posicionada externamente ao grupo contendo todos os cações-anjo sul-americanos e *Squatina nebulosa* (clado F). Uma topologia similar foi recuperada por *Stelbrink et al.* (2010), onde *Squatina dumeril* está posicionada externamente ao clado contendo *Squatina guggenheim* e *Squatina occulta*. O clado F é sustentado por duas sinapomorfias, sendo uma de ocorrência homoplástica: depressão rostral em formato de “V” (Caráter 2:1) e forame posterior à fontanela pineal ausente (Caráter 7:0).

Dentro do clado F, a *Squatina occulta* ocupa uma posição mais basal, e é definida por uma autapomorfia homoplástica: processo pós-orbital dorsal apresentando mesmo comprimento do processo pré-orbital (Caráter 8:1). O clado G consiste de *Squatina guggenheim* como grupo irmão de *Squatina argentina* + *Squatina nebulosa*. Esse clado é sustentado por uma sinapomorfia homoplástica: projeções laterais do processo basitrabecular arredondadas (Caráter 20:1). *Squatina guggenheim* possui uma autapomorfia que apresenta uma ocorrência homoplástica: fontanela pineal ausente (Caráter 5:0). O clado H consiste de *S. nebulosa* e *S. argentina* e é sustentado por uma sinapomorfia homoplástica: crista supraorbital formando um ângulo de 180 graus em relação ao teto craniano. *Squatina argentina* possui duas autapomorfias homoplásticas: margem posterior da fontanela anterior em formato de “V” (Caráter 4:0) e margem disto-medial do processo pós-orbital com formato arredondado

(Caráter 11:0). *Squatina nebulosa* possui 4 autapomorfias homoplásticas: presença de um recorte na margem posterior da fontanela anterior (Caráter 3:1); margem posterior da fontanela anterior de formato trapezoidal (Caráter 4:2); forame posterior à fontanela pineal presente (Caráter 7:1) e processo pós-orbital dorsal apresentando mesmo comprimento do processo pré-orbital (Caráter 8:1).

### 6.8 Considerações comparativas

López-Romero *et al.* (2020) demonstraram que o morfoespaço dos neurocrânios de *Squatina* apresenta uma variação muito conservadora, com bastante sobreposição. Mas um padrão biogeográfico também pode ser observado. O presente estudo encontrou resultados similares, com um número relativamente baixo de sinapomorfias sustentando os clados propostos e um número relativamente alto de homoplasias devido à morfologia conservadora do neurocrânio em *Squatina*. López-Romero *et al.* (2020) apontam o hábito de alimentação extremamente especializado do grupo como um dos principais fatores limitando maiores disparidades morfológicas, uma vez que o nicho ecológico ocupado por todas as espécies do gênero é muito similar.

Dos clados com forte associação biogeográfica demonstrados por filogenias moleculares (Stelbrink *et al.*, 2010; Weigmann *et al.*, 2023) apenas o clado Sul-Africano foi recuperado como monofilético no presente estudo (**Fig. 17**). O clado Europeu/Asiático/Norte-Africano representado por *Squatina squatina*, *Squatina nebulosa* e *Squatina japonica* foi recuperado como polifilético. Esse clado também apresentou valores de suporte relativamente baixos na análise concatenada com sequências de RNA ribossomal em Stelbrink *et al.* (2010). O clado americano foi recuperado como parafilético com o posicionamento de *Squatina nebulosa* como grupo irmão de *Squatina argentina*. Por fim, a monofilia do clado australiano não pôde ser testada devido a utilização de apenas um representante no presente estudo (*Squatina australis*). *Squatina australis*, no entanto, apresentou um número relativamente alto de autapomorfias, que talvez possam ser recuperadas como sinapomorfias para o clado australiano em um estudo mais abrangente. *Squatina nebulosa* também apresentou um número relativamente alto de autapomorfias, todas elas homoplásticas. Isso pode sugerir mudanças em seu posicionamento em uma análise empregando um número maior de táxons terminais.

## CONCLUSÃO

- Apesar de relativamente bem documentado, o neurocrânio dos Squatiniformes e dos Squalomorphii como um todo apresentam variações em suas estruturas que podem ser melhor exploradas em um contexto filogenético, como o processo pós-orbital ventral e o processo pterótico.
- Estudos tratando da morfologia do encéfalo dos elasmobrânquios ainda são incipientes e discutem o seu significado filogenético de maneira superficial. Para os Squatiniformes o padrão de organização considerando o tamanho relativo de diferentes áreas do encéfalo e a correlação com aspectos ecológicos da espécie sugerem, por exemplo, que a mesma tem um comportamento de predação por emboscada.
- Apesar de relativamente conservador em sua morfologia, diversos caracteres podem ser levantados a partir do estudo do neurocrânio nos Squatinidae. No caso dos Squatiniformes, 27 caracteres do neurocrânio foram propostos, sendo 17 sinapomórficos para o grupo.
- A realização de um estudo comparativo morfológico mais abrangente entre os Squatinidae, empregando uma variedade maior de táxons terminais e caracteres, é importante para um melhor entendimento das inter-relações desse grupo.

## REFERÊNCIAS

ALLIS, E. P. The cranial anatomy of *Chlamydoselachus anguineus*. Royal Swedish Academy of Sciences, 1923.

CAPAPÉ, C.; ROUX, C. "ETUDE ANATOMIQUE DU NEUROCRANE, DE LA CEINTURE PELVIENNE ET DES PTERYGIOPODES DES SQUATINIDAE (PISCES, PLEUROTREMATA) DES COTES TUNISIENNES." 1980.

CLAESON, K. M.; HILGER, A. Morphology of the anterior vertebral region in elasmobranchs: special focus, Squatiniformes. **Fossil Record**, v. 14, n. 2, p. 129-140, 2011.

COMPAGNO, L. J. V. Interrelationships of living elasmobranchii. Interrelationships of Fishes. New York: Academic Press. p. 15-61, 1973.

COMPAGNO, L. J. V. Phyletic relationships of living sharks and rays. **American zoologist**, v. 17, n. 2, p. 303-322, 1977.

COMPAGNO, Leonard JV. FAO species catalogue. Vol. 4. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Part 1. Hexanchiformes to Lamniformes. 1984.

COMPAGNO, L. J. V. Sharks of the Order Carcharhiniformes, 1 st Reprint (2003). 1988.

COMPAGNO, L. J. V. Systematics and body form. **Sharks, skates, and rays: the biology of elasmobranch fishes**, p. 1-42, 1999.

DA SILVA, J. P. C. B.; DE CARVALHO, M. R. Morphology and phylogenetic significance of the pectoral articular region in elasmobranchs (Chondrichthyes). **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 175, n. 3, p. 525-568, 2015.

DA SILVA, J. P. C. B.; DATOVO, A. The coracoid bar and its phylogenetic importance for elasmobranchs (Chondrichthyes). **Zoologischer Anzeiger**, v. 287, p. 167-177, 2020

DA SILVA, J. P. C. B.; VAZ, D. F. B. Morphology and phylogenetic significance of the pelvic articular region in elasmobranchs (Chondrichthyes). **Cladistics**, v. 39, n. 3, p. 155-197, 2023.

DE CARVALHO, M. R. Higher-level elasmobranch phylogeny, basal squaleans, and paraphyly. **Interrelationships of fishes**, v. 3. New York: Academic Press. p. 593-660, 1996.

DE CARVALHO, M. R.; MAISEY, J. G. Phylogenetic relationships of the late jurassic shark *Protospinax Woodward 1919* (Chondrichthyes: Elasmobranchii). **Mesozoic fishes—systematics and paleoecology**, p. 9-46, 1996.

DE CARVALHO, M.D., KRIWET, J. and THIES, D. A systematic and anatomical revision of Late Jurassic angelsharks (Chondrichthyes: Squatinidae). **Mesozoic fishes**, 4, pp.469-502. 2008.

DE CARVALHO, M. R.; FARO, C.; GOMES, U. L. Comparative neurocranial morphology of angelsharks from the south-western Atlantic Ocean (Chondrichthyes, Elasmobranchii, Squatinidae): implications for taxonomy and phylogeny. **Acta Zoologica**, v. 93, n. 2, p. 171-183, 2012.

DOUADY, C. J. *et al.* Molecular phylogenetic evidence refuting the hypothesis of Batoidea (rays and skates) as derived sharks. **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 26, n. 2, p. 215-221, 2003.

DUNN, K. A.; MORRISSEY, J. F. Molecular phylogeny of elasmobranchs. **Copeia**, p. 526-531, 1995.

EBERT, D. A. *et al.* Introduction to the systematics and biodiversity of sharks, rays, and chimaeras (Chondrichthyes) of Taiwan. **Zootaxa**, v. 3752, n. 1, p. 5-19, 2013.

EL-TOUBI, M. R.; HAMDY, A. R. Studies on the head skeleton of *Rhinobatus halavi*, *Rhynchobatus djiddensis* and *Trygon kuhlii*. **Publications of the Marine Biological Station, Al-Ghardaqa, Red Sea**, v. 10, p. 3-40, 1959.

FOUTS, W. R.; NELSON, D. R. Prey capture by the Pacific angel shark, *Squatina californica*: visually mediated strikes and ambush-site characteristics. **Copeia**, p. 304-312, 1999.

FRICKE, R.; ESCHMEYER, W. N.; VAN DER LAAN, R. Catalog of fishes: genera, species, references. Data de acesso: 24 de Março de 2024.

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

GILBERT, S. G. **Pictorial anatomy of the dogfish**. Seattle: University of Washington Press, 1973.

GOLOBOFF, P. A.; FARRIS, James S.; NIXON, Kevin C. TNT, a free program for phylogenetic analysis. **Cladistics**, v. 24, n. 5, p. 774-786, 2008.

GOLOBOFF, P. A.; MORALES, M. E. TNT version 1.6, with a graphical interface for MacOS and Linux, including new routines in parallel. **Cladistics**, v. 39, n. 2, p. 144-153, 2023.

GUINOT, Guillaume et al. Squatiniformes (Chondrichthyes, Neoselachii) from the Late Cretaceous of southern England and northern France with redescription of the holotype of *Squatina cranei* Woodward, 1888. **Palaeontology**, v. 55, n. 3, p. 529-551, 2012.

HAMDY, A. R. Dorsal fontanelles in selachian neurocrania. **Nature**, v. 185, p. 939-939, 1960.

HASSE, J. C. F. Das natürliche System der Elasmobranchier auf Grundlage des Baues und der Entwicklung ihrer Wirbelsäule. Gustav Fischer, Jena, Germany. 1879.

HOFFMANN, L. Zur Kenntnis des Neurocraniums der Pristiden und Pristiophoridae. **Zool. Jahrb., Anat.** 33:239-360. 1913.

HOLMGREN, N. Studies on the head in fishes embryological, morphological, and phylogenetical researches: part II: comparative anatomy of the adult selachian skull, with remarks on the dorsal fins in sharks. **Acta Zoologica**, v. 22, n. 1-3, p. 1-100, 1941.

ISELSTÖGER, H. Das Neurocranium von *Rhina squatina* und einige Bemerkungen über ihre systematische Stellung. **Zool. Jahrbücher: Abt. für Anat. und Ontog.** Tiere 62:349-394. 1937

LÓPEZ-ROMERO, F. A. et al. Evolutionary trends of the conserved neurocranium shape in angel sharks (Squatiniiformes, Elasmobranchii). **Scientific Reports**, v. 10, n. 1, p. 12582, 2020.

MADDISON, W. P.; DONOGHUE, M. J.; MADDISON, David R. Outgroup analysis and parsimony. **Systematic biology**, v. 33, n. 1, p. 83-103, 1984.

MAISEY, J. G. An evaluation of jaw suspension in sharks. **American Museum Novitates**, n. 2706. 1980.

MAISEY, J. G. Chondrichthyan phylogeny: a look at the evidence. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 4, n. 3, p. 359-371, 1984.

MAISEY, J. G. Morphology of the braincase in the broadnose sevengill shark *Notorynchus* (Elasmobranchii, Hexanchiformes), based on CT scanning. **American Museum Novitates**, v. 2004, n. 3429, p. 1-52, 2004.

MAISEY, John G.; NAYLOR, Gavin JP; WARD, D. J. Mesozoic elasmobranchs, neoselachian phylogeny and the rise of modern elasmobranch diversity. **Mesozoic fishes**, v. 3, p. 17-56, 2004.

MAISEY, J. G. What is an 'elasmobranch'? The impact of palaeontology in understanding elasmobranch phylogeny and evolution. **Journal of Fish Biology**, 80(5), p. 918-951. 2012

MAISEY, J. G.; EHRET, D. J.; DENTON, J. S. S. A new genus of Late Cretaceous angel shark (Elasmobranchii; Squatinidae), with comments on squatinid phylogeny. **American Museum Novitates**, n. 3954, p. 1-29, 2020.

MARPLES, B. J. The blood vascular system of the Elasmobranch fish *Squatina squatina* (Linné). **Transactions of Royal Society of Edinburgh**, v.58, p.817–840. 1936

CARDOSO, J. M. F. 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. 2021

MOLIN, R. "Sullo scheletro degli Squali." Instituto Veneto di Scienze, *lettere ed Arti* v. 8, p.1-93. 1860

MOLLEN, F. H.; VAN BAKEL, B. W. M.; JAGT, J. W. M. A partial braincase and other skeletal remains of Oligocene angel sharks (Chondrichthyes, Squatiniformes) from northwest Belgium, with comments on squatinoid taxonomy. **Contributions to Zoology**, v. 85, n. 2, p. 147-171, 2016.

MOLLEN, F. H. et al. Comparative morphology of rostral cartilages in extant mackerel sharks (Chondrichthyes, Lamniformes, Lamnidae) using CT scanning. **Zootaxa**, v. 3340, n. 1, p. 29-43, 2012.

NAYLOR, G. J. P. *et al.* Phylogenetic relationships among the major lineages of modern elasmobranchs. **Reproductive biology and phylogeny**, v.3. New Hampshire: Science Publishers. p. 1-25, 2005.

NAYLOR, G. J. P. *et al.* Elasmobranch phylogeny: a mitochondrial estimate based on 595 species. **Biology of sharks and their relatives**, v. 2. Boca Raton: Taylor & Francis Group. p. 31-56, 2012.

NELSON, D. R. Ultrasonic telemetry of shark behavior. **The Journal of the Acoustical Society of America**, v. 59, n. 4, p. 1004-1007, 1976.

NIXON, K. C. WinClada, version 1.00.08. Ithaca, New York. 2002

NORTHCUTT, R. G. Elasmobranch central nervous system organization and its possible evolutionary significance. **American Zoologist**, v. 17, n. 2, p. 411-429, 1977.

NORTHCUTT, R. G. Elasmobranch brain organization. **Sensory Biology of Sharks, Skates and Rays**, 1978.

NORTHCUTT, R. G. Brain variation and phylogenetic trends in elasmobranch fishes. **Journal of Experimental Zoology**, v. 252, n. S2, p. 83-100, 1989.

OMELON, S. et al. Colocation and role of polyphosphates and alkaline phosphatase in apatite biomineralization of elasmobranch tesserae. **Acta biomaterialia**, v. 10, n. 9, p. 3899-3910, 2014.

SHIRAI, S. Phylogenetic relationships of the angel sharks, with comments on elasmobranch phylogeny (Chondrichthyes, Squatinidae). **Copeia**, p. 505-518, 1992.

SHIRAI, S. Phylogenetic interrelationships of neoselachians (Chondrichthyes: Euselachii). **Interrelationships of fishes**, v. 2, p. 9-34, 1996.

SOARES, M.C.; DE CARVALHO, M. R. Comparative myology of the mandibular and hyoid arches of sharks of the order Hexanchiformes and their bearing on its monophyly and phylogenetic relationships (Chondrichthyes: Elasmobranchii). **Journal of Morphology**, v. 274, n. 2, p. 203-214, 2013.

STELBRINK, B. et al. Molecular systematics and global phylogeography of angel sharks (genus *Squatina*). **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 54, n. 2, p. 395-404, 2010.

VAROUJEAN, D. H. Systematics of the genus *Echinorhinus* Blainville, based on a study of the prickly shark *Echinorhinus cookei* Pietschmann. 1972. Tese de Doutorado. Fresno State College.

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. 1-81, 2013.

VAZ, D. F. B.; DE CARVALHO, M. R. New Species of *Squatina* (Squatiniformes: Squatinidae) from Brazil, with comments on the taxonomy of angel sharks from the Central and Northwestern Atlantic. **Copeia**, v. 106, n. 1, p. 144-160, 2018.

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

VIANA, S.; SOARES, K. D. A. Untangling the systematic dilemma behind the roughskin spurdog *Cirrhigaleus asper* (Merrett, 1973)(Chondrichthyes: Squaliformes), with phylogeny of Squalidae and a key to *Cirrhigaleus* species. **Plos one**, v. 18, n. 3, p. e0282597, 2023.

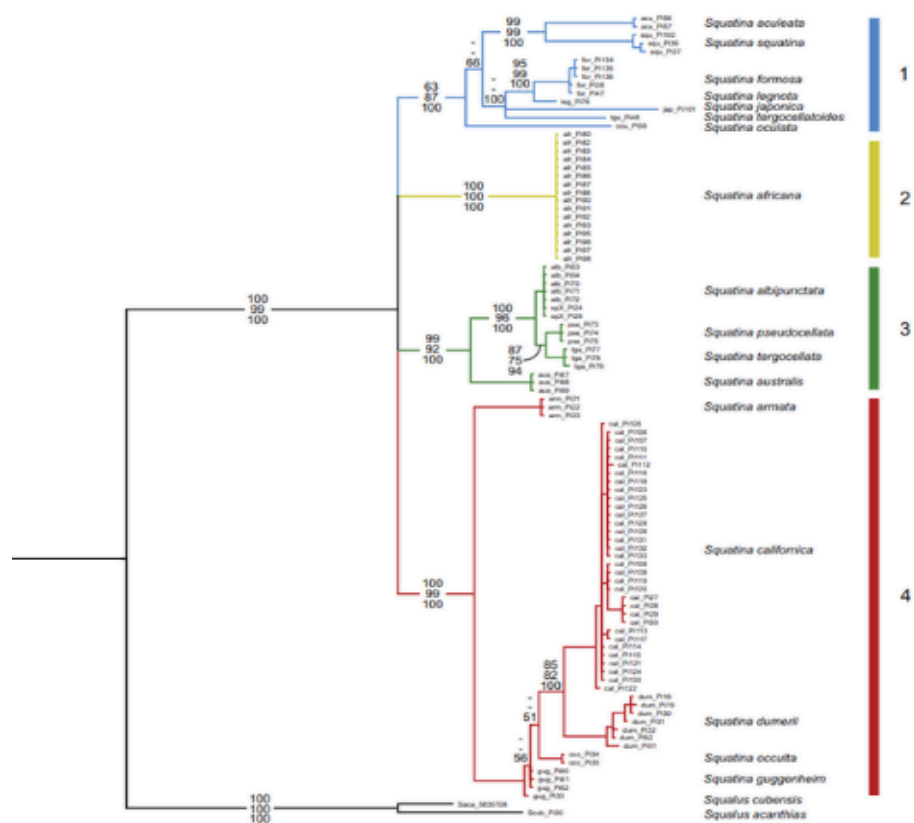
VOOREN, C. M.; DA SILVA, K. G. On the taxonomy of the Angel sharks from Southern Brazil, with the description of *Squatina occulta* sp. n. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 51, n. 3, p. 589-602, 1991.

WEIGMANN, S. et al. Revision of the Western Indian Ocean Angel Sharks, Genus *Squatina* (Squatiniformes, Squatinidae), with Description of a New Species and Redescription of the African Angel Shark *Squatina africana* Regan, 1908. **Biology**, v. 12, n. 7, p. 975, 2023.

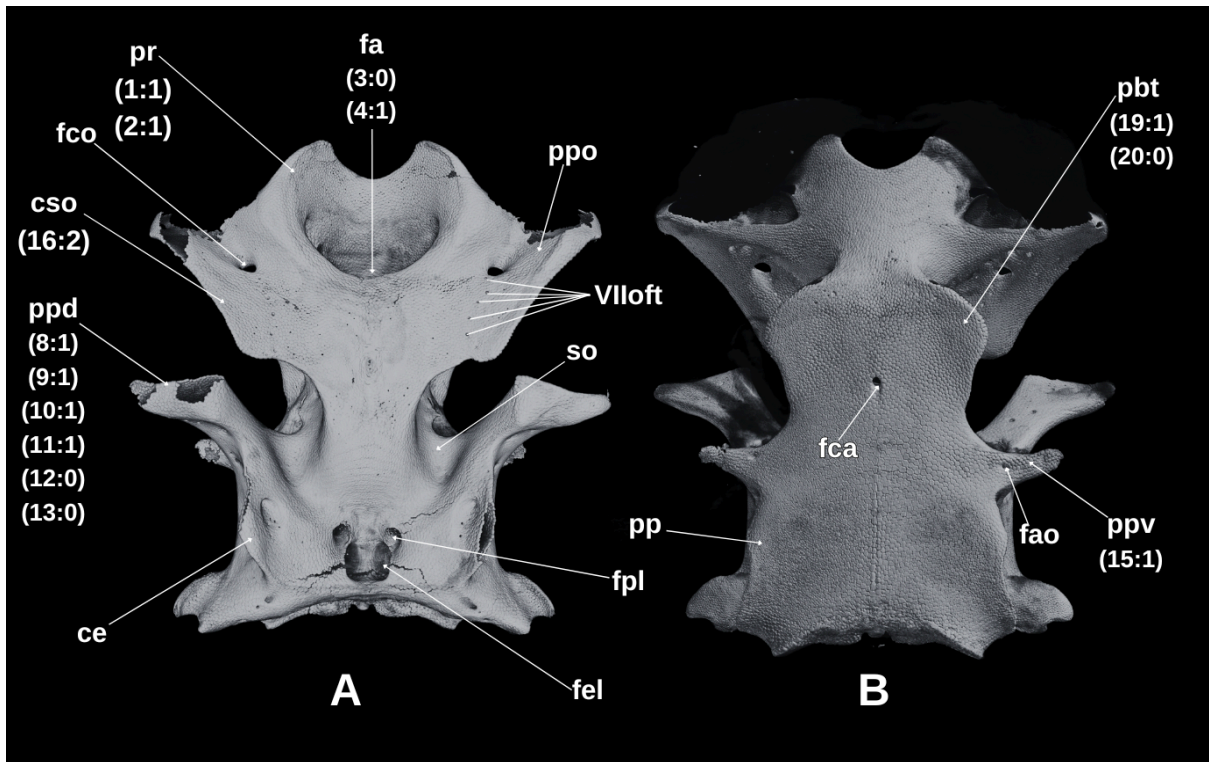
YOPAK, K. E. et al. Variation in brain organization and cerebellar foliation in chondrichthyans: sharks and holocephalans. **Brain, behavior and evolution**, v. 69, n. 4, p. 280-300, 2007.

BAUCHOT, Roland; PLATEL, Roland; RIDET, Jean-Marc. Brain-body weight relationships in Selachii. *Copeia*, p. 305-310, 1976.

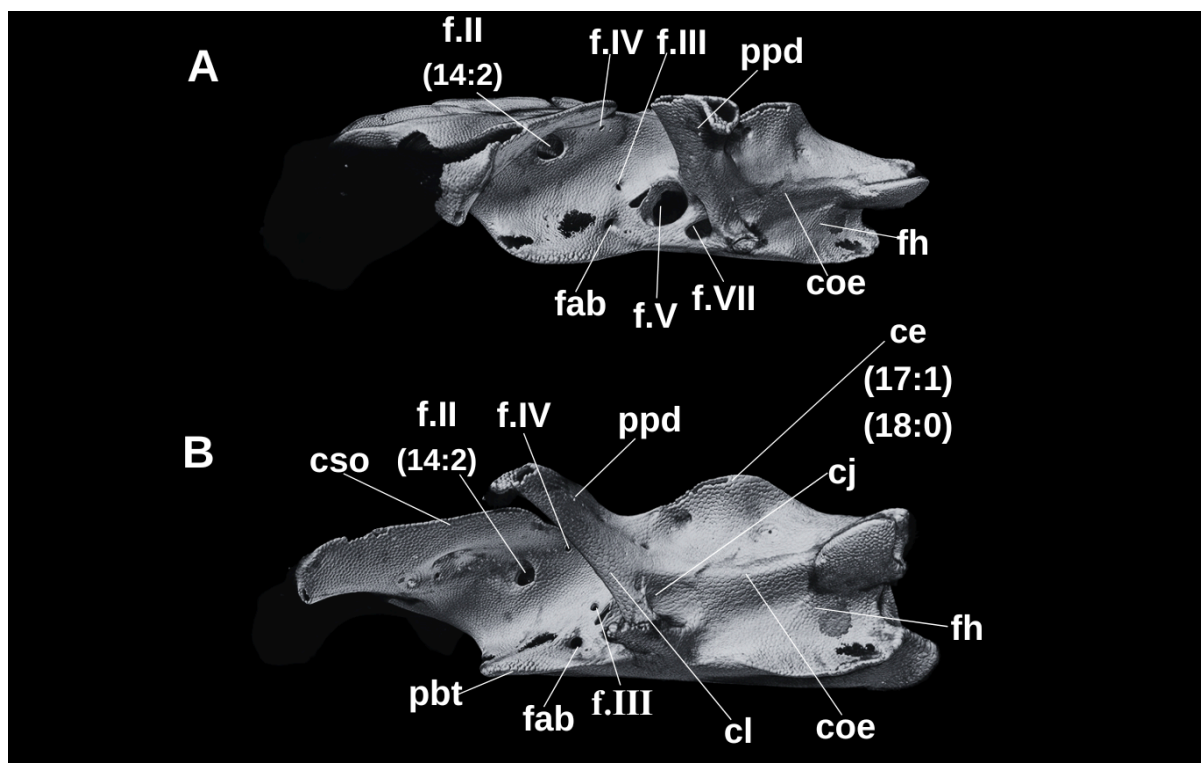
## APÊNDICES



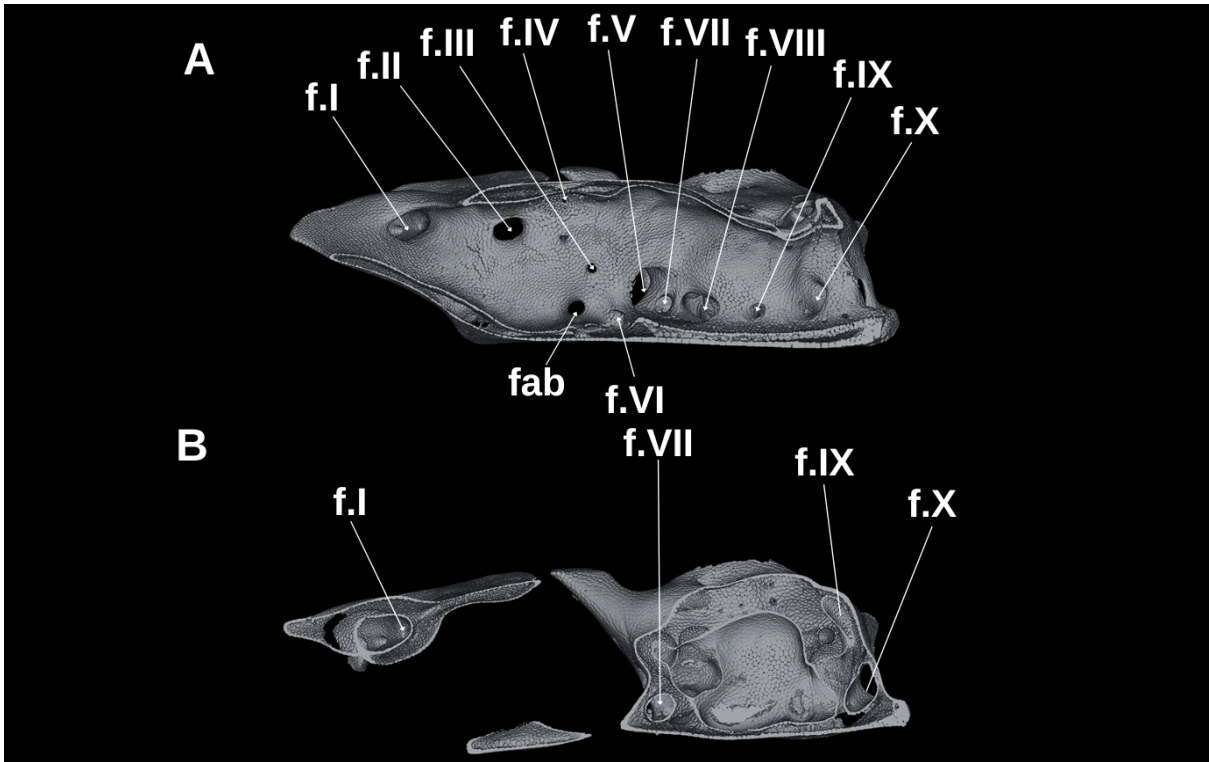
**Figura 1** - Cladograma ilustrando os clados biogeográficos recuperados por filogenias moleculares. Europeu/Asiático/Norte-Africano em azul (1); Sul-Africano em amarelo (2); Australiano em verde (3); Americano em vermelho (4). Fonte: Stelbrink *et al.* (2010).



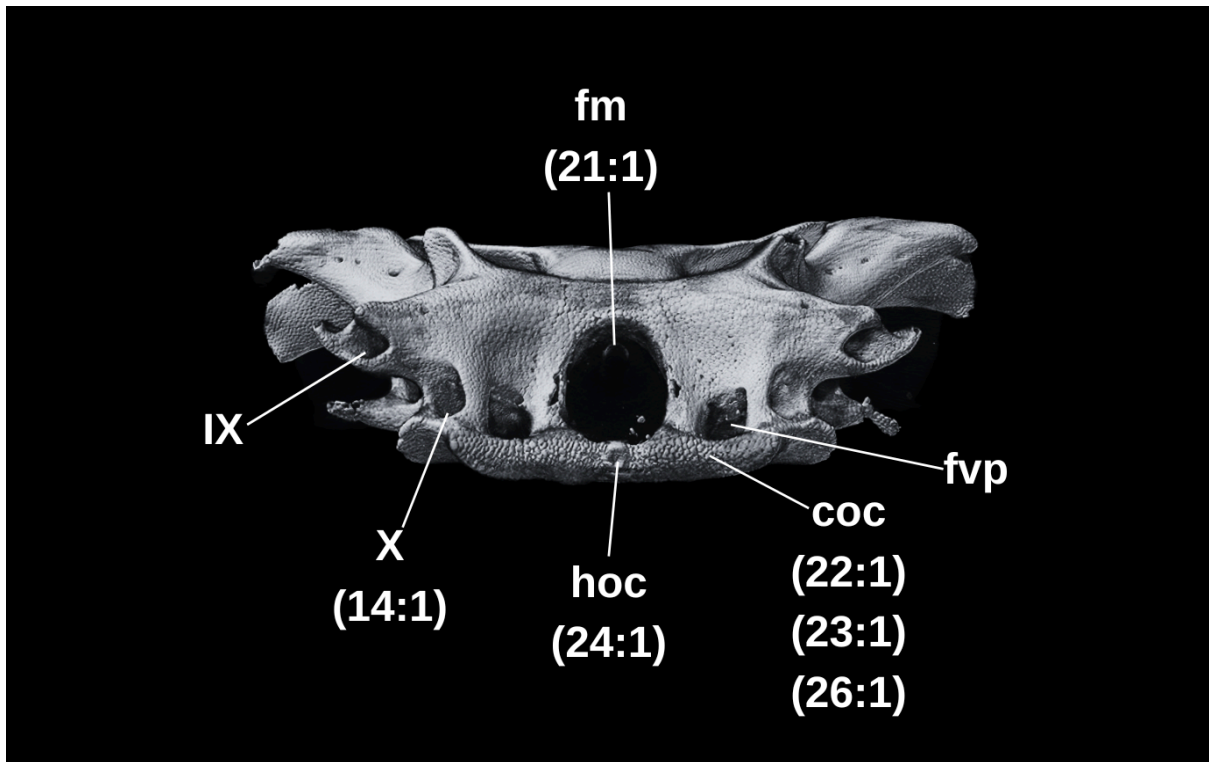
**Figura 2** - Neurocrânio de *Squatina guggenheim* MZUSP 110869 (macho, 597 mm CT) em vistas (A) dorsal e (B) ventral.



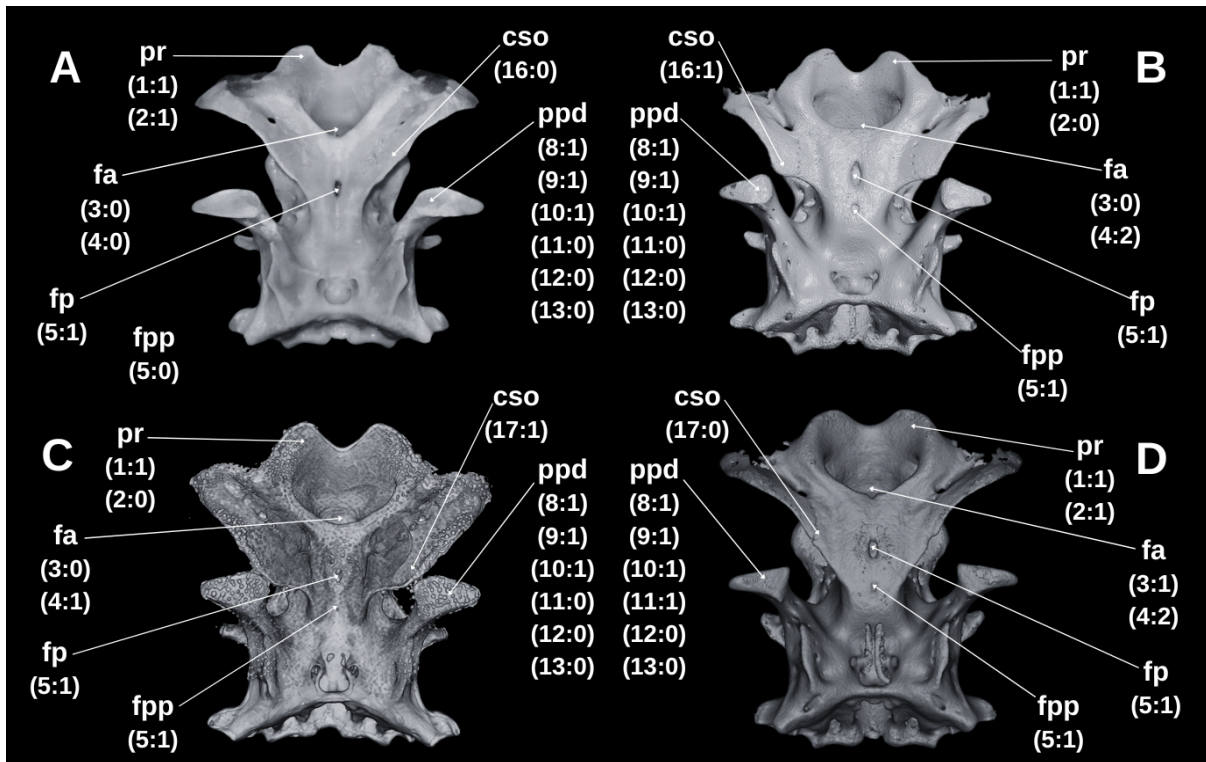
**Figura 3** - Neurocrânio de *Squatina guggenheim* MZUSP 110869 (macho, 597 mm CT) em vistas laterais, focando na região orbital (A) e focando na região ótica (B).



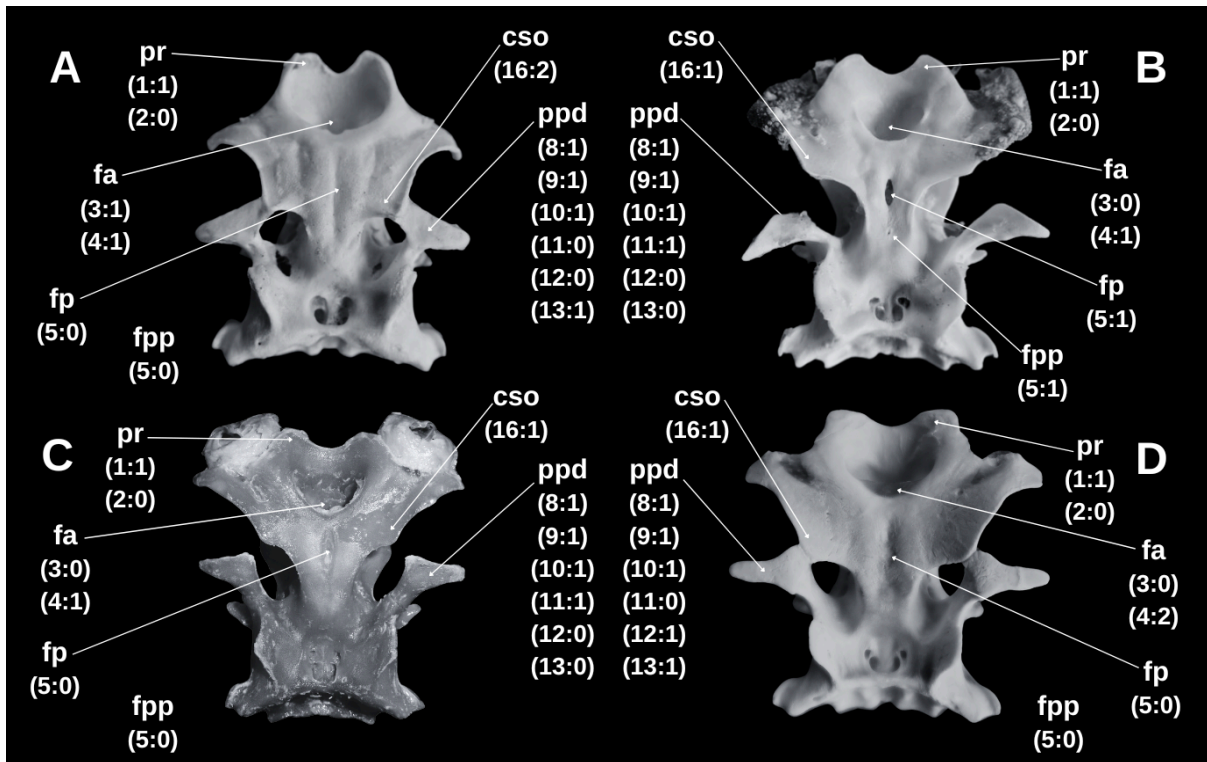
**Figura 4** - Neurocrânio de *Squatina guggenheim* MZUSP 110869 (macho, 597 mm CT) em cortes sagital (A) e parassagital (B).



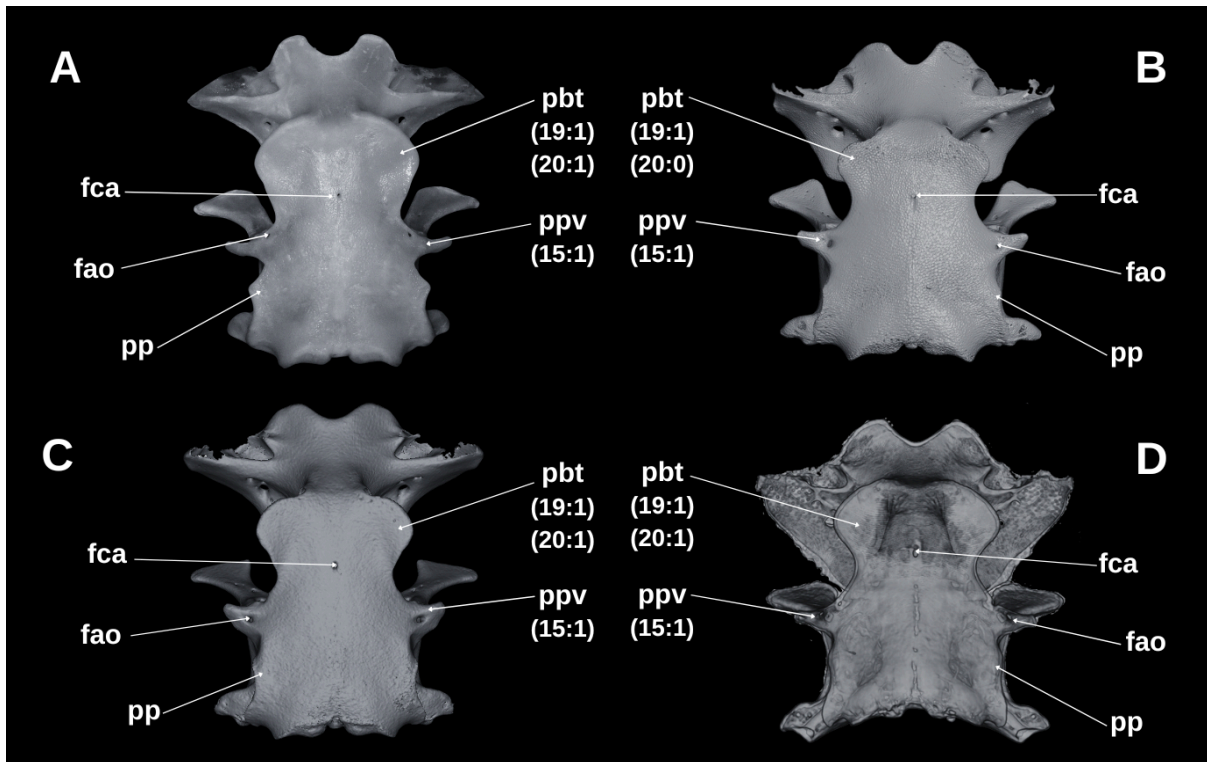
**Figura 5** - Neurocrânio de *Squatina guggenheim* MZUSP 110869 (macho, 597 mm CT) em vista posterior.



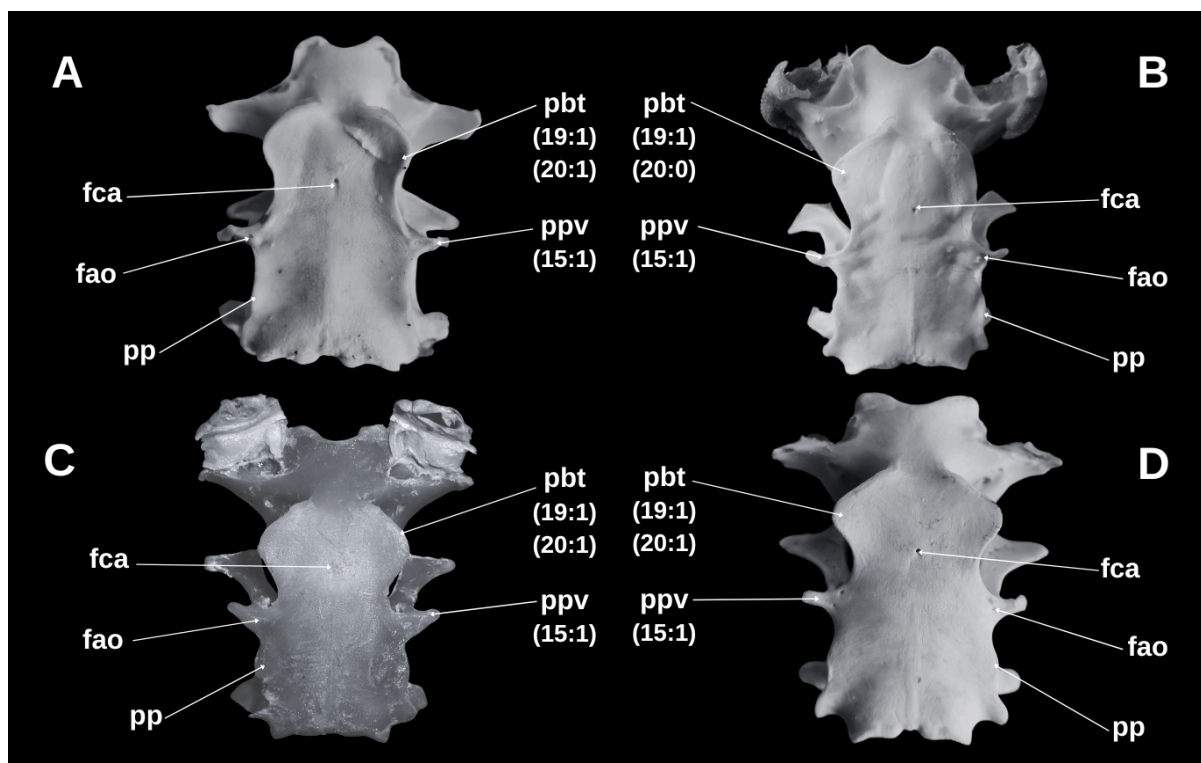
**Figura 6** - Neurocrânios de *Squatina argentina* UERJ 795 (neurocrânio apenas) (A), *Squatina japonica* ERB 1192 (fêmea, 399 mm CT) (B), *Squatina squatina* ERB 1029 (macho, 1395 mm CT) (C) e *Squatina nebulosa* AMNH 258172 (fêmea, 420 mm CT) (D) em vista dorsal.



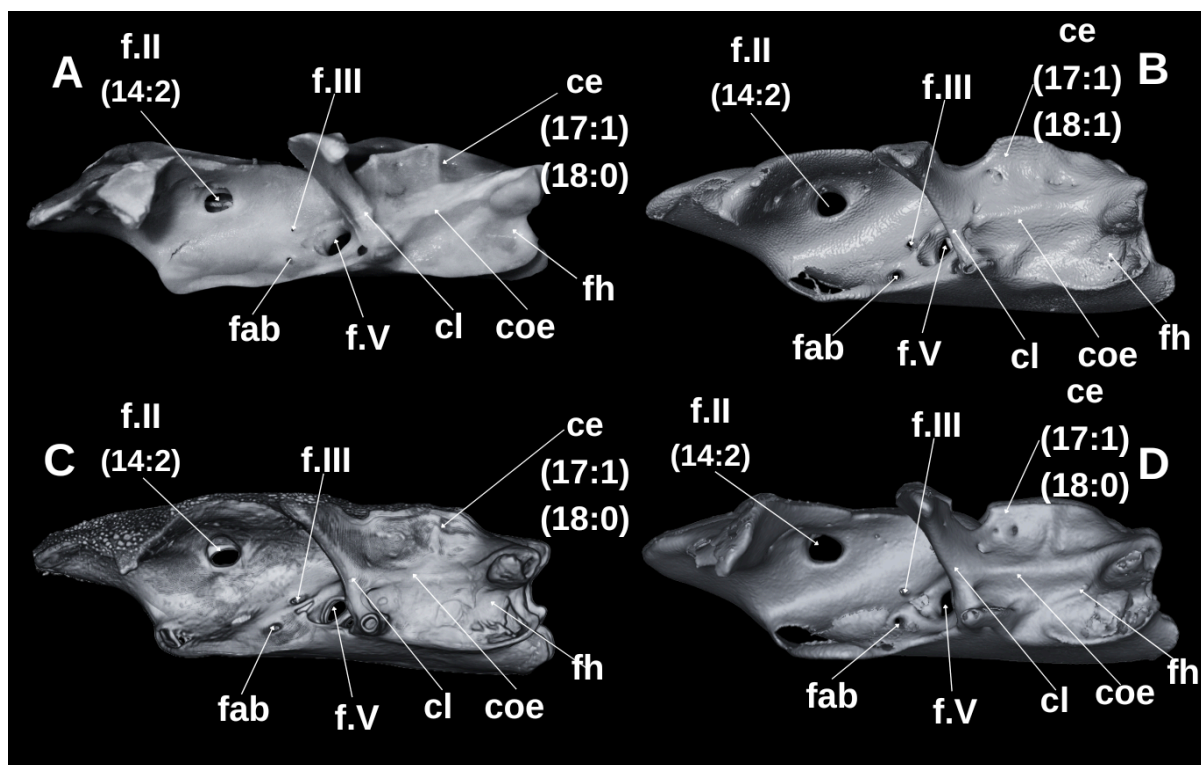
**Figura 7** - Neurocrânios de *Squatina australis* ERB 0514 (macho, 865 mm CT) (A), *Squatina dumeril* ERB 1026 (fêmea, 715 mm CT) (B), *Squatina occulta* NUPEC 2912 (neurocrânio apenas) (C) e *Squatina africana* ERB 0971 (macho, 820 mm CT) (D) em vista dorsal.



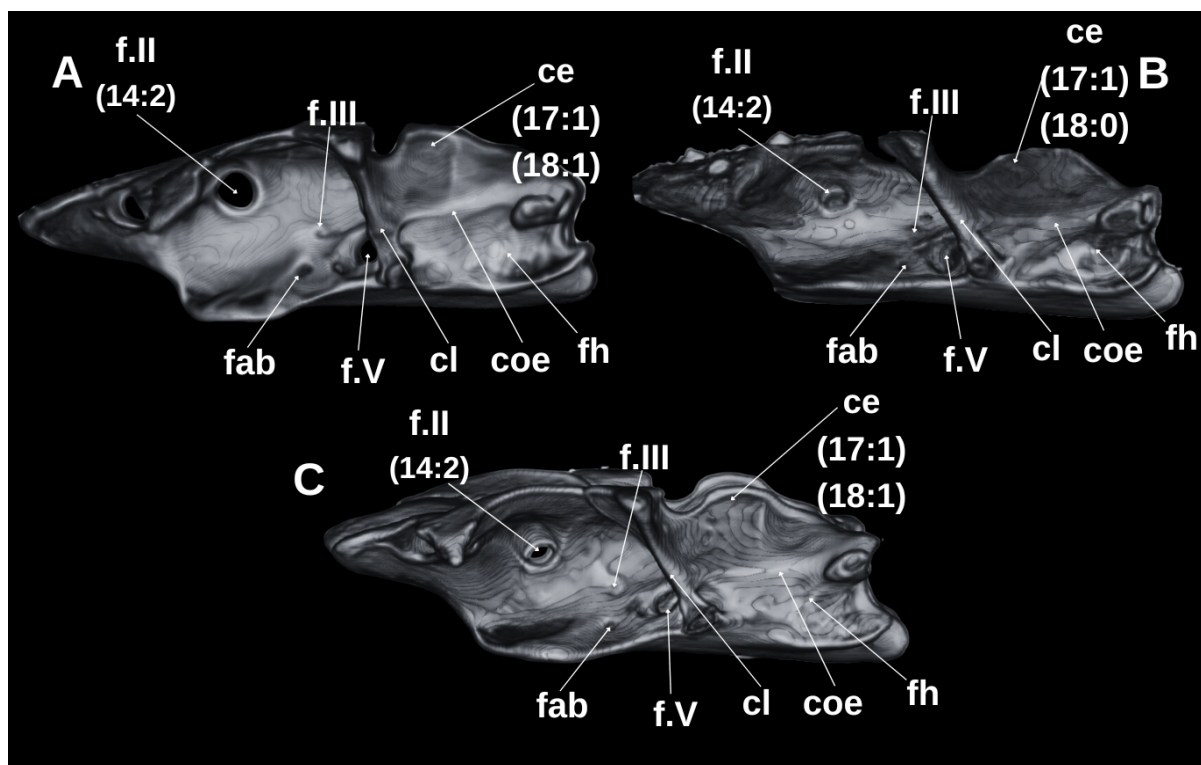
**Figura 8** - Neurocrânios de *Squatina argentina* UERJ 795 (neurocrânio apenas) (A), *Squatina japonica* ERB 1192 (fêmea, 399 mm CT) (B), *Squatina nebulosa* AMNH 258172 (fêmea, 420 mm CT) (C) e *Squatina squatina* ERB 1029 (macho, 1395 mm CT) (D) em vista ventral.



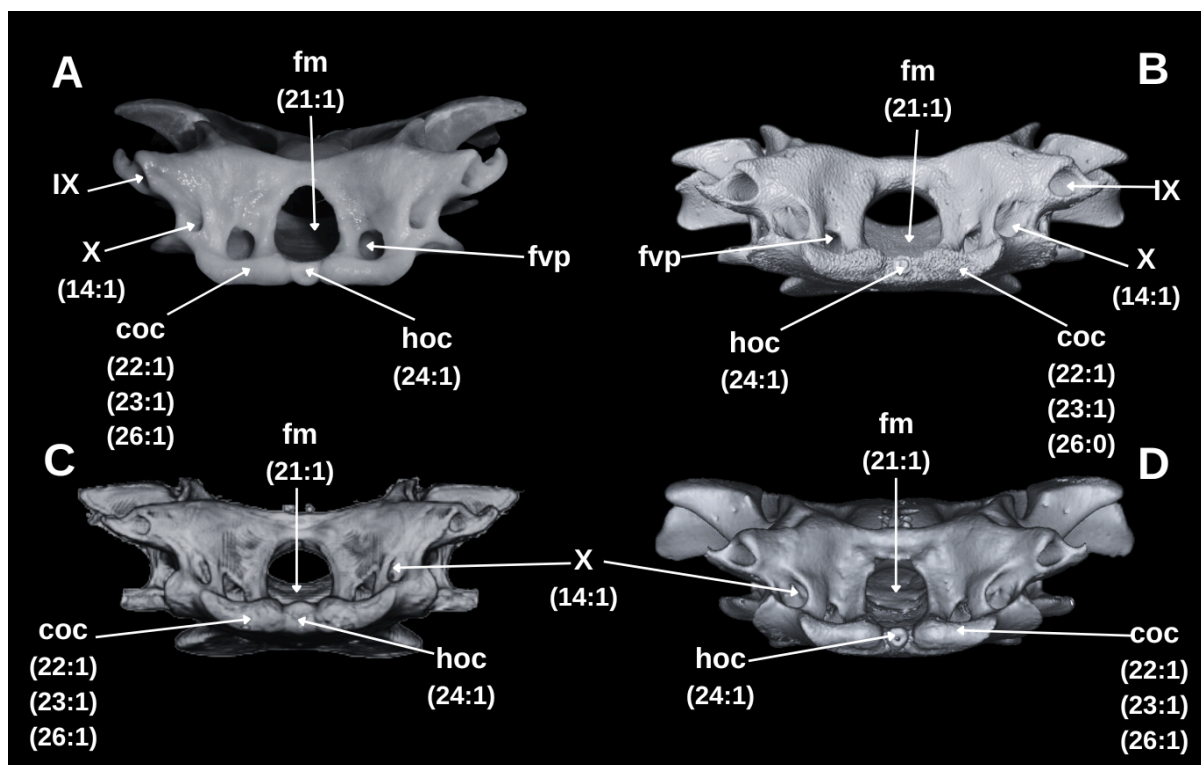
**Figura 9** - Neurocrânios de *Squatina australis* **ERB 0514** (macho, 865 mm CT) (A), *Squatina dumeril* **ERB 1026** (fêmea, 715 mm CT) (B), *Squatina occulta* **NUPEC 2912** (sexo, comprimento) (C) e *Squatina africana* **ERB 0971** (macho, 820 mm CT) (D) em vista ventral.



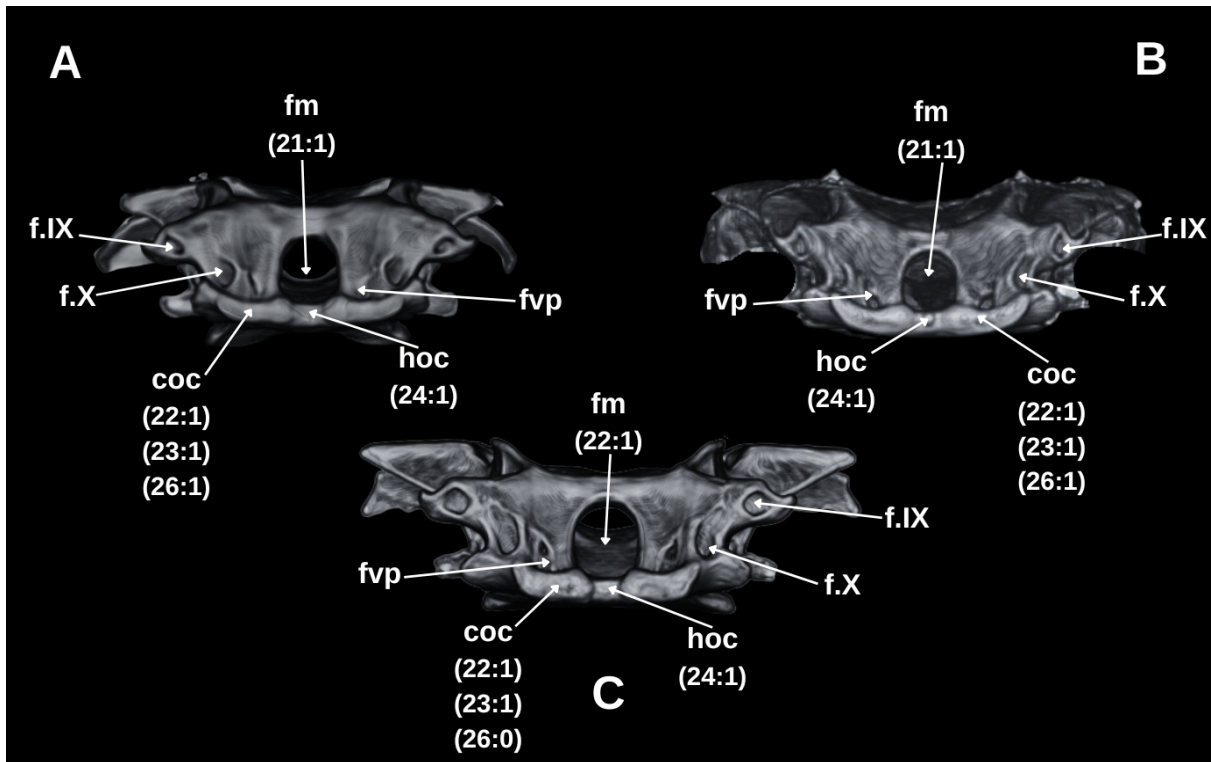
**Figura 10** - Neurocrânios de *Squatina argentina* UERJ 795 (neurocrânio apenas) (A), *Squatina japonica* ERB 1192 (fêmea, 399 mm CT) (B), *Squatina squatina* ERB 1029 (macho, 1395 mm CT) (C) e *Squatina nebulosa* AMNH 258172 (fêmea, 420 mm CT) (D) em vista lateral.



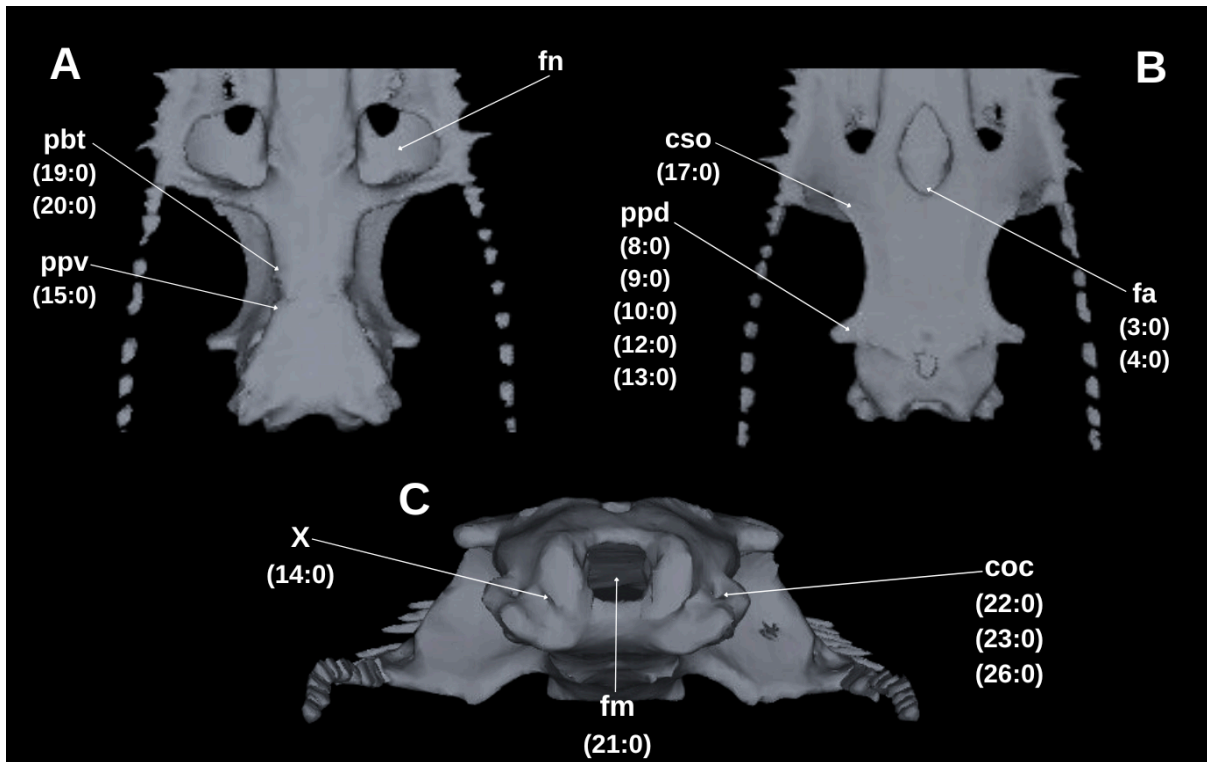
**Figura 11** - Neurocrânios de *Squatina australis* **ERB 0514** (macho, 865 mm CT) (A), *Squatina dumeril* **ERB 1026** (fêmea, 715 mm CT) (B) e *Squatina africana* **ERB 0971** (macho, 820 mm CT) (C) em vista lateral.



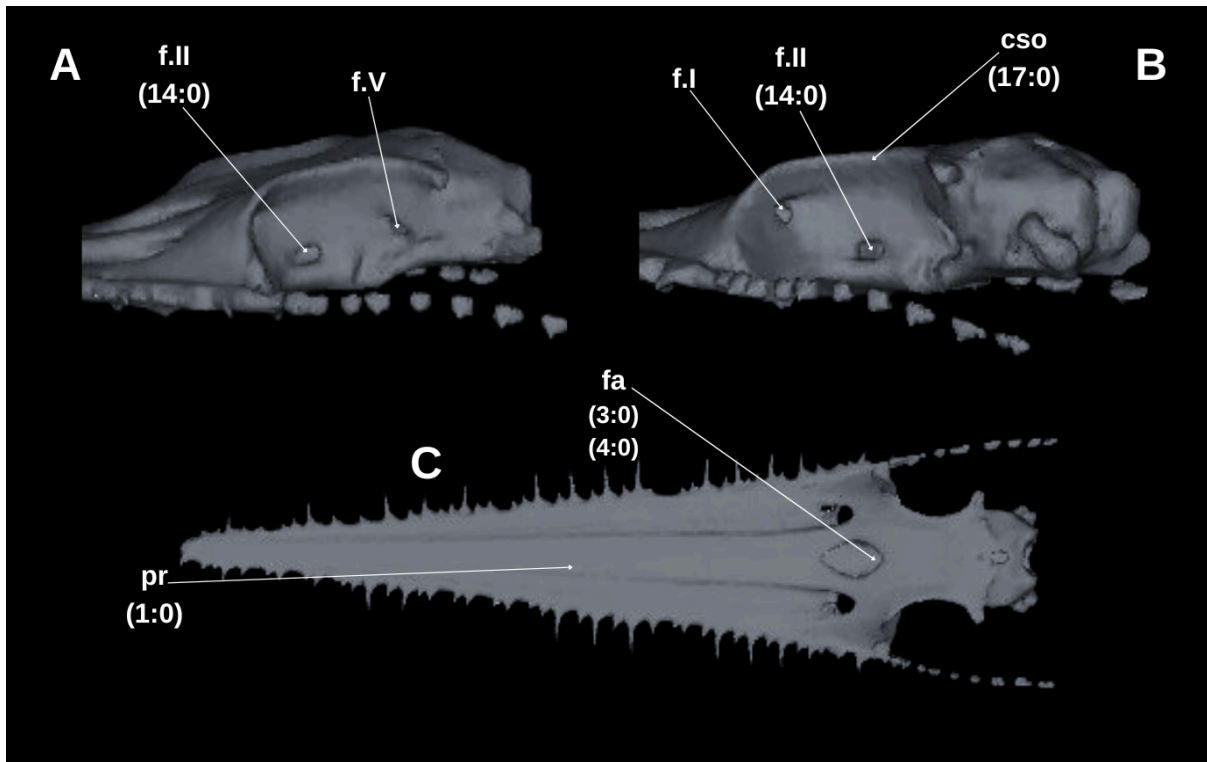
**Figura 12** - Neurocrânios de *Squatina argentina* UERJ 795 (neurocrânio apenas) (A), *Squatina japonica* ERB 1192 (fêmea, 399 mm CT) (B), *Squatina squatina* ERB 1029 (macho, 1395 mm CT) (C) e *Squatina nebulosa* AMNH 258172 (fêmea, 420 mm CT) (D) em vista posterior.



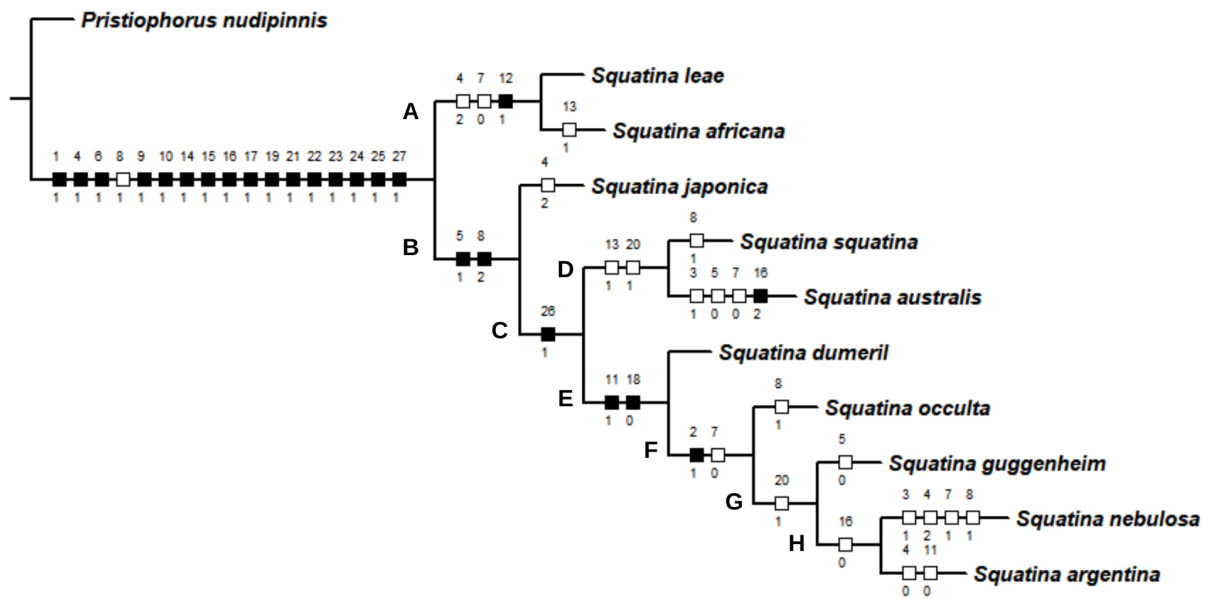
**Figura 13** - Neurocrânios de *Squatina australis* **ERB 0514** (macho, 865 mm CT) (A), *Squatina dumeril* **ERB 1026** (fêmea, 715 mm CT) (B) e *Squatina africana* **ERB 0971** (macho, 820 mm CT) (C) em vista posterior.



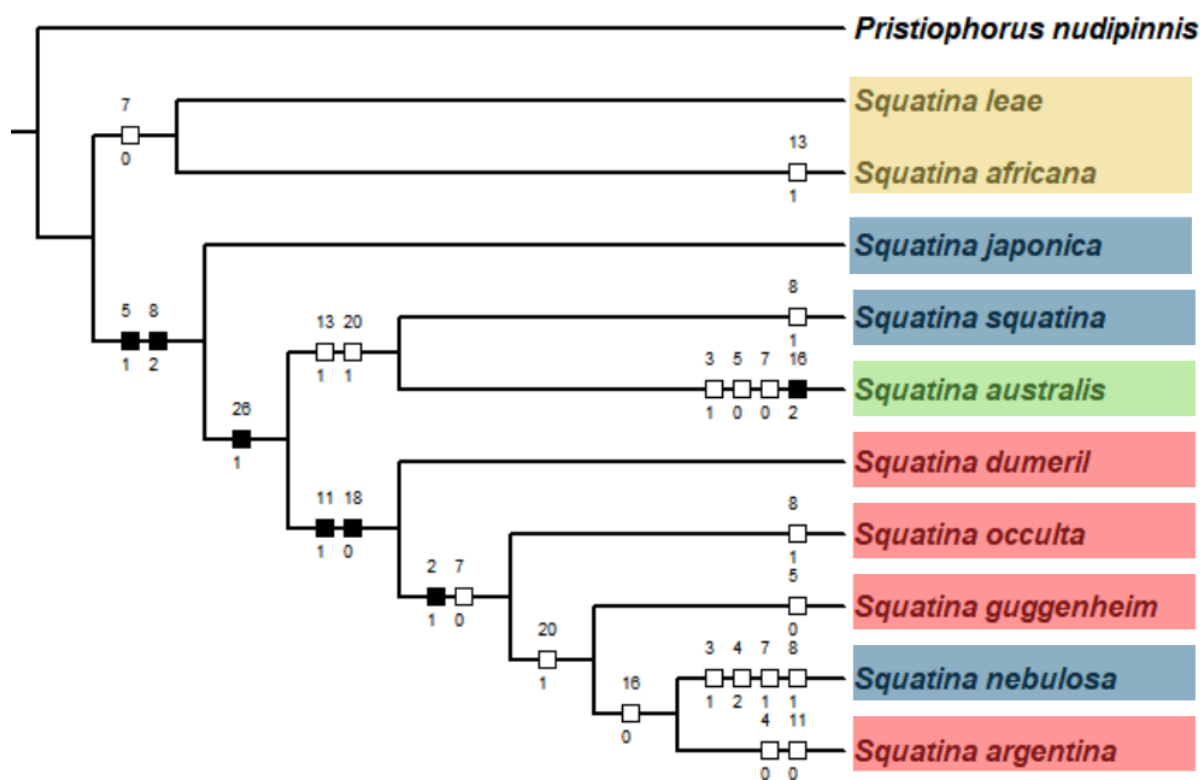
**Figura 14** - Neurocrânio de *Pristiophorus nudippinis* (CT, *Chondrichthyan tree of life*) em vistas ventral (A), dorsal (B) e posterior (C).



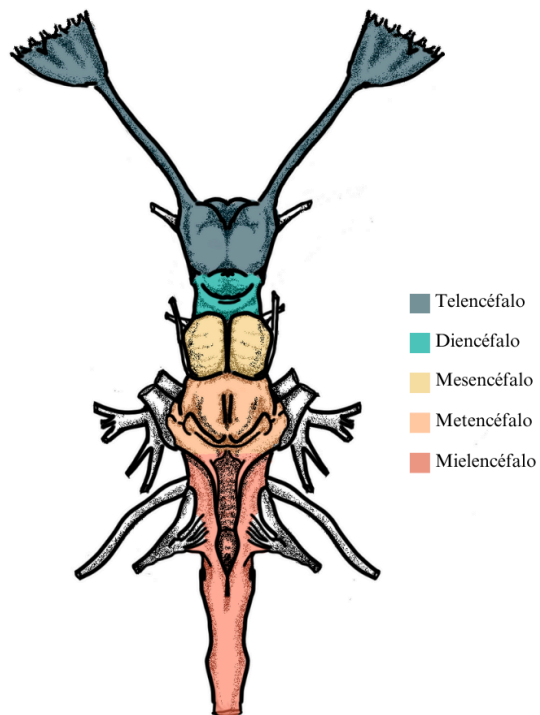
**Figura 15** - Neurocrânio de *Pristiophorus nudippinis* (CT, *Chondrichthyan tree of life*) em vistas laterais (A) e (B). Neurocrânio de *Pristiophorus nudippinis* (CT, *Chondrichthyan tree of life*) com rostro em vista dorsal (C).



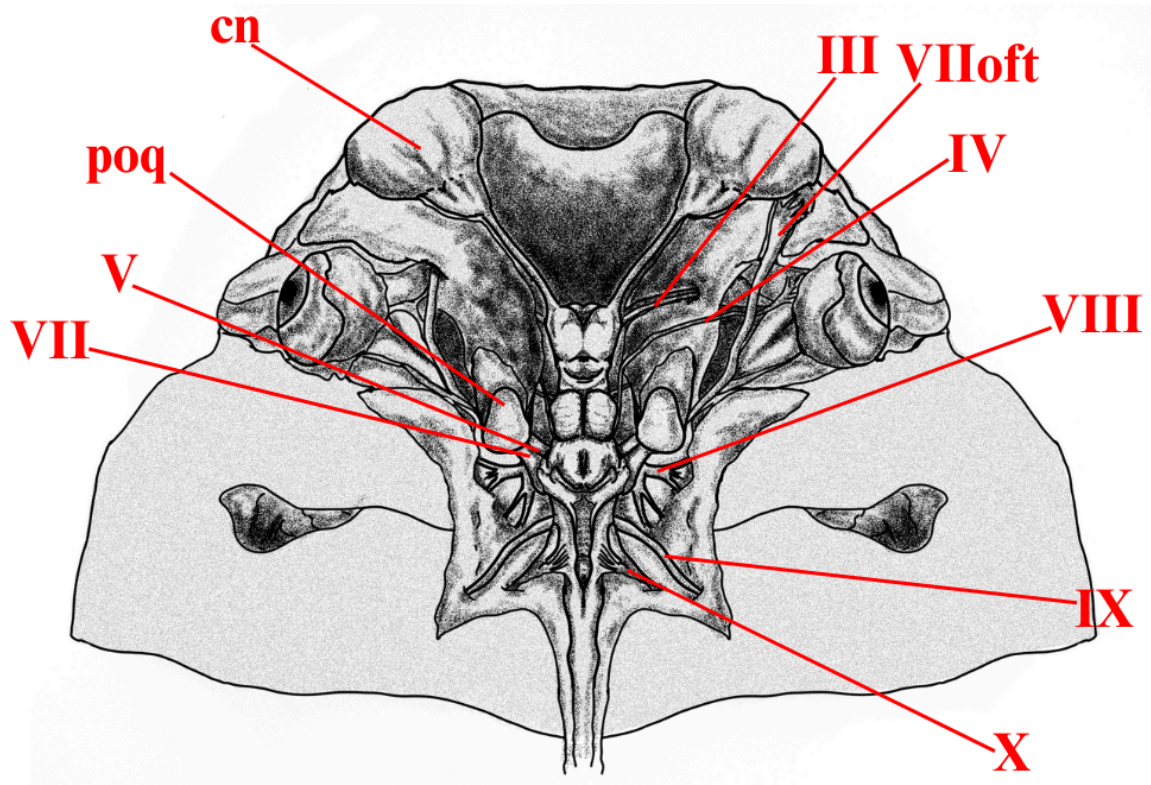
**Figura 16** - Cladograma mais parcimonioso das inter-relações dos Squatinidae vivos baseados em caracteres morfológicos do neurocrânio (CI = 0.66; RI = 0.61).



**Figura 17** - Esquema comparativo confrontando os clados biogeográficos recuperados por filogenias moleculares no cladograma morfológico. Clado Sul-Africano em amarelo; clado Europeu/Asiático/Norte-Africano em azul; clado Australiano em verde; clado americano em vermelho.



**Figura 18** - Regiões do encéfalo de *Squatina guggenheim* (baseado em cabeças dissecadas) divididas por cores.



**Figura 19** - Ilustração do encéfalo e nervos cranianos de *Squatina guggenheim* (baseado em cabeças dissecadas).

Espécies	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	
<i>Pristiophorus nudipinnis</i>	0	-	0	0	0	0	1	0	0	0	-	-	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Squatina squatina</i>	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Squatina nebulosa</i>	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Squatina japonica</i>	1	0	0	2	1	1	1	2	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1
<i>Squatina guggenheim</i>	1	1	0	1	0	1	0	2	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Squatina occulta</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Squatina argentina</i>	1	1	0	0	1	1	0	2	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Squatina dumeril</i>	1	0	0	1	1	1	1	2	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Squatina leae</i>	1	0	0	2	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1
<i>Squatina africana</i>	1	0	0	2	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1
<i>Squatina australis</i>	1	0	1	1	0	1	0	2	1	1	0	0	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

**Tabela 1** - Matriz de caracteres morfológicos.