ALINE NAYARA POSCAI

**Estudo comparativo da morfologia dos nervos da linha lateral e
ampolas de Lorenzini de *Rhizoprionodon lalandii* (Müller & Henle
1839) (tubarão-frango) e *Prionace glauca* (Linnaeus, 1758) (tubarão-
azul) (Elasmobranchii: Carcharhinidae)**

São Paulo

2016

ALINE NAYARA POSCAI

Estudo comparativo da morfologia dos nervos da linha lateral e ampolas de Lorenzini de *Rhizoprionodon lalandii* (Müller & Henle 1839) (tubarão-frango) e *Prionace glauca* (Linnaeus, 1758) (tubarão-azul) (Elasmobranchii: Carcharhinidae)

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Anatomia dos Animais Domésticos e Silvestres da Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia da Universidade de São Paulo para a obtenção do título de Mestre em Ciências

Departamento:

Cirurgia

Área de concentração:

Anatomia dos Animais Domésticos e Silvestres

Orientador:

Prof. Dr. José Roberto Kfoury Junior

Co-orientador:

Prof. Dr. André Luis da Silva Casas

São Paulo

2016

Autorizo a reprodução parcial ou total desta obra, para fins acadêmicos, desde que citada a fonte.

DADOS INTERNACIONAIS DE CATALOGAÇÃO NA PUBLICAÇÃO

(Biblioteca Virginie Buff D'Ápice da Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia da Universidade de São Paulo)

T.3410
FMVZ

Poscai, Aline Nayara

Estudo comparativo da morfologia dos nervos da linha lateral e ampolas de Lorenzini de *Rhizoprionodon lalandii* (Müller & Henle 1839) (tubarão-frango) e *Prionace glauca* (Linnaeus, 1758) (tubarão-azul) (Elasmobranchii: Carcharhinidae) / Aline Nayara Poscai. -- 2016.
70 f. : il.

Dissertação (Mestrado) - Universidade de São Paulo. Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia. Departamento de Cirurgia, São Paulo, 2016.

Programa de Pós-Graduação: Anatomia dos Animais Domésticos e Silvestres.

Área de concentração: Anatomia dos Animais Domésticos e Silvestres.

Orientador: Prof. Dr. José Roberto Kfoury Junior.

Co-orientador: Prof. Dr. André Luis da Silva Casas.

1. Carcharhiniformes. 2. Mecanossensorial. 3. Eletrossensorial. 4. Denticulos dérmicos. 5. Microscopia. I. Título.

CERTIFICADO

Certificamos que a proposta intitulada "Estudo comparativo da morfologia dos nervos da linha lateral e ampolas de Lorenzini de *Rhizoprionodon lalandii* (Müller & Henle 1839) (tubarão-frango) e *Prionace glauca* (Linnaeus, 1758) (tubarão-azul) (Elasmobranchii: Carcharhinidae)", protocolada sob o CEUA nº 2932310815, sob a responsabilidade de **José Roberto Kfoury Júnior e equipe; Aline Nayara Poscai; André Luis da Silva Casas** - que envolve a produção, manutenção e/ou utilização de animais pertencentes ao filo Chordata, subfilo Vertebrata (exceto o homem), para fins de pesquisa científica ou ensino - está de acordo com os preceitos da Lei 11.794 de 8 de outubro de 2008, com o Decreto 6.899 de 15 de julho de 2009, bem como com as normas editadas pelo Conselho Nacional de Controle da Experimentação Animal (CONCEA), e foi **aprovada** pela Comissão de Ética no Uso de Animais da Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia da Universidade de São Paulo (CEUA/FMVZ) na reunião de 13/04/2016.

We certify that the proposal "Comparative study of the morphology of the nerves of the lateral line and ampullae of Lorenzini of *Rhizoprionodon lalandii* (Müller & Henle 1839) (Brazilian Sharpnose shark) and *Prionace glauca* (Linnaeus, 1758) (Blue shark) (Elasmobranchii: Carcharhinidae)", utilizing 14 Brazilian wild species (males and females), protocol number CEUA 2932310815, under the responsibility of **José Roberto Kfoury Júnior and team; Aline Nayara Poscai; André Luis da Silva Casas** - which involves the production, maintenance and/or use of animals belonging to the phylum Chordata, subphylum Vertebrata (except human beings), for scientific research purposes or teaching - is in accordance with Law 11.794 of October 8, 2008, Decree 6899 of July 15, 2009, as well as with the rules issued by the National Council for Control of Animal Experimentation (CONCEA), and was **approved** by the Ethic Committee on Animal Use of the School of Veterinary Medicine and Animal Science (University of São Paulo) (CEUA/FMVZ) in the meeting of 04/13/2016.

Finalidade da Proposta: **Pesquisa**

Vigência da Proposta: de **02/2015** a **02/2017**

Área: **Anatomia dos Animais Domésticos E Silvestres**

Origem: **Animais provenientes de doação espontânea**

Espécie: **Espécies silvestres brasileiras**

sexo: **Machos e Fêmeas**

idade: **3 a 48 meses**

N: **7**

Linhagem: **Prionace glauca**

Peso: **30 a 5000 g**

Origem: **Animais provenientes de doação espontânea**

Espécie: **Espécies silvestres brasileiras**

sexo: **Machos e Fêmeas**

idade: **1 a 2 anos**

N: **7**

Linhagem: **Rhizoprionodon lalandii**

Peso: **1 a 3 kg**

Registro IBAMA/Sisbio/Etc:

Método de Captura: Os exemplares de tubarão-azul (*Prionace glauca*) foram doados ao Departamento de Cirurgia, ao professor Dr. José Roberto Kfoury Júnior anteriormente. O método de captura foi rede de espinhel de pesca de grande porte, no litoral de Santa Catarina. Para os exemplares de tubarão-frango (*Rhizoprionodon lalandii*), os peixes foram doados por pescadores artesanais de pesca de espinhel de pequeno porte, na cidade do Guarujá, SP, para a aluna executante do projeto, Aline Nayara Poscai. A autorização do SISBIO está em nome da executante desse projeto (Aline Nayara Poscai), com o código 48348-6.

Resumo: O presente projeto visa estudar a inserção e distribuição dos nervos sensoriais de dois sistemas presentes nos tubarões, o mecanorreceptor da linha lateral e o eletrossensorial das ampolas de Lorenzini. Comparando entre duas espécies, sendo uma oceânica (*Prionace glauca*) e outra costeira (*Rhizoprionodon lalandii*) a morfologia desses nervos.

Local do experimento: Departamento de Cirurgia, Setor Anatomia.

São Paulo, 26 de outubro de 2016

FACULDADE DE MEDICINA VETERINÁRIA E ZOOTECNIA

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

Comissão de Ética no Uso de Animais

Profa. Dra. Denise Tabacchi Fantoni
Presidente da Comissão de Ética no Uso de Animais
Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia da Universidade
de São Paulo

Roseli da Costa Gomes
Secretaria Executiva da Comissão de Ética no Uso de Animais
Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia da Universidade
de São Paulo

FOLHA DE AVALIAÇÃO

Autor: POSCAI, Aline Nayara

Título: **Estudo comparativo da morfologia dos nervos da linha lateral e ampolas de Lorenzini de *Rhizoprionodon lalandii* (Müller & Henle 1839) (tubarão-frango) e *Prionace glauca* (Linnaeus, 1758) (tubarão-azul) (Elasmobranchii: Carcharhinidae)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Anatomia dos Animais Domésticos e Silvestres da Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia da Universidade de São Paulo para obtenção do título de Mestre em Ciências

Data: ____/____/____

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. _____

Instituição: _____ Julgamento: _____

Prof. Dr. _____

Instituição: _____ Julgamento: _____

Prof. Dr. _____

Instituição: _____ Julgamento: _____

DEDICATÓRIA

À minha família e ao meu amor e melhor amigo no mundo, Fabio Hildebrand.

AGRADECIMENTOS

Agradeço à Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia da Universidade de São Paulo pela infraestrutura e oportunidade de realização do meu mestrado.

À CAPES pela concessão da bolsa de mestrado.

Ao meu orientador Prof. Dr. José Roberto Kfoury Junior pela oportunidade de entrar para a equipe do laboratório e plena confiança em minhas ideias e objetivos. Muito obrigada, professor querido!

Ao Prof. Dr. André Casas, que logo de cara mudou tudo e virou meu co-orientador, professor e muito além disso, se tornou um grande amigo, muito obrigada, sem você nada disso teria acontecido!

Ao meu marido Fabio Hildebrand, por toda paciência, força e amor nesse tempo, desde antes da graduação até agora, e por principalmente, me apoiar independente da ideia e circunstância. Só estou onde estou por causa de você, te amo!

Aos meus pais, João Poscai e Lilian Vieira, ao meu padrasto Anselmo Rienzo, à minha cunhada Andrea Spacek, que sempre me apoiaram em todas as minhas escolhas. E em especial, agradecer à minha irmã, Fabíola Poscai que é a minha maior incentivadora e a pessoa que me dá forças para me superar e ser melhor a cada dia, ao meu cunhado amado Achilles Alves e aos meus sobrinhos Lucas e Mateus. E ao meu irmão Italo Poscai, que sempre me apoiou e me ajudou com os seus poderes de edição, muito obrigada!

Aos meus sogros amados, Sandra Hildebrand e Fábio Hildebrand, e minha quase irmã, Flávia Hildebrand que sempre me incentivam e dão o maior apoio em todos os momentos, vocês são minha segunda família.

Aos pescadores do Perequê, por toda a paciência, colaboração comigo e demais pesquisadores. Muito obrigada, sem a ajuda de vocês nada teria acontecido.

Aos pescadores de Itajaí (SC), por cederem todo o material para o pessoal do laboratório trabalhar.

Aos meus amigos do laboratório LTIAM (USP), Pedro Bianchi Karsten, Renata Santos, Tulio Yoshinaga, Carla Soares, Flavia Ponce, Nathalia Paulino e Eduardo Malavasi, que sempre me ajudaram em todos os momentos. Sem vocês teria sido impossível.

Aos demais colegas do departamento, em especial para a Dailiany Orechio, Sarah Menezes e Rafaela Coeti.

À Prof. Patricia Romagnolli, por me ajudar inúmeras vezes, me estimulando a crescer como pesquisadora e por todo o ensinamento e carinho.

Aos meus dois queridos amigos, Franceliusa Delys e Paulo Ramos, por todo apoio e cafés que compartilhamos.

À professora Dra. Patricia Castelucci, que abriu as portas do laboratório de Neurogastroenterologia (ICB-USP) e aceitou o desafio de trabalhar com peixes, especialmente por ter me acompanhado lado a lado na bancada do laboratório. E à todas as meninas do laboratório, Cristina Eusébio, Roberta Figueroa e Thaira Alves.

À Ana Paula, que toda dia abria um sorriso de bom dia e também por cuidar tão bem do laboratório e do departamento.

Indio e André que sempre me ajudaram com qualquer problema que surgia, muito obrigada.

Ao CADI (Centro Avançado de Diagnóstico por Imagem – FMVZ-USP), pelo apoio.

Ao pessoal dos outros laboratórios do departamento, obrigada por tudo, sempre. Em especial agradecer ao Diogo Palermo (LAMIH) que me ajudou demais nesse tempo e todos os alunos de lá também, Juliana Ferrão e Renan Olio.

Ao Ronaldo, Rose Eli Rici e demais funcionários do departamento.

À Jaqueline Martins e à Rose, obrigada por segurar e resolver quaisquer pepino dos alunos, vocês são demais!

Ao Prof. Dr. Adriano Polican Ciena da UNESP de Rio Claro que participou da minha banca de qualificação, me deu dicas preciosas e me ajudou com tudo que precisei, um muito obrigada a você e ao Luis Roberto.

Aos queridos IC's: Felipe Cuzziol, Rafael Mironiuc, Cícero Costa, Nathalia Angelis e Fernanda Bastianello por toda a parceria em laboratório.

À minha super colaboradora e amiga Bianca Rangel, não tenho palavras para expressar o quanto você me ajudou, todos os textos, artigos, enfim, tudo mesmo, muito obrigada minha amiga linda!

Ao meu amigo, Alexandre Rodrigues, muito obrigada pela super ajuda com os pescadores e nas coletas!

Ao Dr. Rodrigo Barreto, meu querido amigo, obrigada pelo apoio!

Ao Thierry Salmon e Eduardo Malavasi, que me deram material e me ensinaram os princípios da rotina de histologia, sou muito grata.

Aos meus amigos do Instituto de Biociências (IB-USP) por compartilharem o espaço do laboratório de Ictiologia comigo e com o Prof. André Casas sempre que precisávamos, e em especial à Prof. Dr. Mônica de Toledo Piza Ragazzo que é uma inspiração profissional.

Aos meus amigos fora da ciência que estão comigo para o que der e vier, obrigada, sem vocês não teria conseguido.

Aos meus queridos da Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE), graduandos, mestres, doutores e professores, obrigada!

À Dra. Silvia Napoleão, minha amiga que sempre acreditou no meu potencial e me ajudou em tudo que podia.

Ao pessoal do Museu de Zoologia da USP (MZUSP) e ao pessoal do Museu Nacional/UFRJ pelo apoio e boa vontade todas as vezes que solicitei algum material.

Para todos os graduandos, pós-graduandos, professores da minha Universidade (UNISANTA), em especial aos professores Dr. João Miragaia Schmiegelow, Jorge Santos, enfim, todos os mestres!

Aos professores do Instituto de Pesca, Prof Alberto Ferreira de Amorim e Prof. Evandro Severino que passaram pelo meu caminho e me ajudaram a ver o quanto a ciência é maravilhosa!

RESUMO

POSCAI, A. N. **Estudo comparativo da morfologia dos nervos da linha lateral e ampolas de Lorenzini de *Rhizoprionodon lalandii* (Müller & Henle 1839) (tubarão-frango) e *Prionace glauca* (Linnaeus, 1758) (tubarão-azul) (Elasmobranchii: Carcharhinidae).** [Comparative study of the lateral line and ampullae of Lorenzini nerves morphology of *Rhizoprionodon lalandii* (Müller & Henle 1839) (Brazilian Sharpnose Shark) and *Prionace glauca* (Linnaeus, 1758) (Blue Shark) (Elasmobranchii: Carcharhinidae)]. 2016. 70 f. Dissertação (Mestrado em Ciências) – Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2016.

A classe Chondrichthyes é representada por animais de esqueleto cartilaginoso e calcificação prismática. Eles são divididos em duas subclasses, Elasmobranchii (tubarões e raias) e Holocephali (quimeras), que têm uma história evolutiva de mais de 400 milhões de anos. Devido à grande adaptabilidade destes animais em diferentes habitats, eles desenvolveram sofisticadas habilidades sensoriais, como os sistemas mecanorreceptor da linha lateral e eletrossensorial. A maior ordem de tubarões, a Carcharhiniformes tem a maioria dos representantes ocorrendo no Brasil. Entre eles, destacamos o tubarão-azul (*Prionace glauca*), pelágico oceânico, espécie de grande porte e cosmopolita, e um pequeno tubarão pelágico costeiro, o tubarão-frango (*Rhizoprionodon lalandii*), representantes dessa ordem com grande importância econômica pela sua pesca. Dada a diversidade morfológica e funcional dos sistemas sensoriais, em resposta a variações ecológicas e filogenéticas, o objetivo deste estudo foi descrever as estruturas morfológicas da linha lateral e das ampolas de Lorenzini, os dentículos dérmicos e os nervos associados à elas, em *P. glauca* e *R. lalandii*, utilizando documentação textual e fotográfica de estruturas macroscópicas, e métodos de microscopia, como microscopias de luz, eletrônica e imunofluorescência. Histologicamente, o neuromasto, principal unidade celular da linha lateral mostrou-se semelhante em ambas as espécies, e em *P. glauca*, esta célula foi encontrada desde o período intra-uterino. Em *P. glauca*, foi relatado um novo tipo de canal sensorial associado à linha lateral. A ampola de Lorenzini de *R. lalandii* revelou-se mais organizada do que em *P. glauca*, devido à quantidade e estruturação dos alvéolos. Os dentículos dérmicos de *R. lalandii* são mais especializados em várias regiões, particularmente as que envolvem os poros sensoriais. Em relação às características microscópicas dos nervos, eles se

assemelham estruturalmente aos dos vertebrados superiores. Para a imunofluorescência, a colocalização foi realizada por tripla marcação dos núcleos dos nervos (DAPI), com receptor de membrana (P2X7), fibras inibidoras (NOS) e células gliais (GFAP), nos nervos da linha lateral e oftálmico superficial. Em ambas as espécies, a distribuição dos nervos foi uniforme. Em suma, as características estudadas em *P. glauca* são muito semelhantes às encontradas em *R. lalandii*, no entanto, devido ao hábito da vida oceânica, outras estratégias sensoriais seriam mais relevantes para a sua sobrevivência neste ambiente. As características microscópicas de *R. lalandii* demonstraram a relação adaptativa com a ecologia da espécie. Seu estilo de vida costeiro demonstrou maior especialização em certos sistemas sensoriais, contribuindo para melhor adaptação em determinados ambientes, uma vez que a morfologia e a organização dos sistemas sensoriais estão diretamente ligadas ao estilo de vida dos indivíduos.

Palavras-chave: Carcharhiniformes. Mecanossensorial. Eletrossensorial. Dentículos dérmicos. Microscopia.

ABSTRACT

POSCAI, A. N. **Comparative study of the lateral line and ampullae of Lorenzini nerves morphology of *Rhizoprionodon lalandii* (Müller & Henle 1839) (Brazilian Sharpnose Shark) and *Prionace glauca* (Linnaeus, 1758) (Blue Shark) (Elasmobranchii: Carcharhinidae).** [Estudo comparativo da morfologia dos nervos da linha lateral e ampolas de Lorenzini de *Rhizoprionodon lalandii* (Müller & Henle 1839) (tubarão-frango) e *Prionace glauca* (Linnaeus, 1758) (tubarão-azul) (Elasmobranchii: Carcharhinidae)]. 2016. 70 f. Dissertação (Mestrado em Ciências) – Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2016.

The class of Chondrichthyes is represented by animals with cartilaginous skeleton with prismatic calcification. They are divided into two subclasses, Elasmobranchii (sharks, skates and rays) and Holocephali (chimaeras), which have an evolutionary history of more than 400 million years. Due to their great adaptability in different habitats, they have developed sophisticated sensorial abilities, such as mechanosensory lateral line and electrosensory systems. The largest order of sharks, the Carcharhiniformes has most of the representatives in Brazil. Among them, we highlight the blue shark (*Prionace glauca*), oceanic pelagic, large and cosmopolitan specie, and a small coastal pelagic shark, the sharpnose shark (*Rhizoprionodon lalandii*), species with economical importance. Given the morphological and functional diversity of sensory systems, in response to ecological and phylogenetic variations, the aims of this study is to describe the morphological structures of the lateral line and ampullae of Lorenzini, the dermal denticles and nerves associated with them, in *P. glauca* and *R. lalandii*, using textual and photographic documentation of macroscopic structures, and microscopic methods, such as light and electronic microscopies and immunofluorescence. Histologically, the neuromast, main cell unit of lateral line system was similar in both species, and in *P. glauca*, this cell was found since the intrauterine period. In *P. glauca*, a new type of sensorial canal associated with the lateral line was reported. The ampullae of Lorenzini of *R. lalandii* proved to be more organized than in *P. glauca*, because of the amount and structure of the alveoli. The dermal denticles in *R. lalandii* were more specialized in various regions, particularly those involving sensory pores. Regarding the microscopic characteristics of the nerves, they resemble structurally to the superior vertebrates. For immunofluorescence, the colocalization was performed by

triple labeling the nuclei (DAPI) of the nerves, with a membrane receptor (P2X7), inhibitory fibers (NOS) and glial cells (GFAP) in lateral line and superficial ophthalmic nerves. In both species, the distribution of nerves was uniform. In short, the characteristics studied in *P. glauca* are very similar to those found in *R. lalandii*, however, due to the habit of oceanic life, other sensory strategies are most relevant to their survival in this environment. Microscopic features of *R. lalandii* demonstrated the adaptive relationship with the ecology of the species. Its coastal way of life showed greater specialization in certain sensory and attachments systems, contributing to better adapt in certain environments, since the morphology and organization of sensory systems are directly linked to the lifestyle of individuals.

Keywords: Carcharhiniformes. Mechanosensory. Electrosensory. Dermal denticles. Microscopy.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 - Neuromastos livres em tubarão <i>Asymbolus analis</i> , em vista lateral e ventral	24
Figura 2 - Desenho esquemático das ampolas de Lorenzini na superfície dorsal cefálica. A distribuição das aberturas dos poros estão ilustradas no lado direito e as ampolas no lado esquerdo.....	26
Figura 3 - Desenho esquemático do encéfalo de tubarão. Vista ventral (a) e vista dorsal (b), com as regiões do encéfalo marcadas pela cor.....	27
Figura 4 - Foto indicando as regiões amostradas em <i>R. lalandii</i> (CT= 52,5 cm)	34
Figura 5 - Dissecção da região cefálica e lateral do tronco em <i>P. glauca</i> e <i>R. lalandii</i>	39
Figura 6 - ML, coloração H-E (neuromasto e canais da linha lateral).....	40
Figura 7 - ML, coloração H-E (ampolas de Lorenzini e canal sensorial).....	42
Figura 8 - MEV da região dorsolateral de <i>P. glauca</i> e <i>R. lalandii</i>	44
Figura 9 - MEV da regiões supratemporal e bucal de <i>P. glauca</i> e <i>R. lalandii</i>	45
Figura 10 - MEV da regiões oftálmica superficial e mandibular de <i>P. glauca</i> e <i>R. lalandii</i>	47
Figura 11 - ML, coloração Azul de tolúidina e MEV de nervos de <i>R. lalandii</i>	49
Figura 12 - Método de tripla marcação com imunofluorescência. (A) nervo da linha lateral de <i>R. lalandii</i> (B) nervo oftálmico superficial de <i>P. glauca</i>	50

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Comprimento total das espécies e arte de pesca utilizado para captura	38
---	----

LISTA DE QUADROS

Quadro 1 - Características dos anticorpos primários	36
Quadro 2 - Características dos anticorpos secundários	37

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	18
2	OBJETIVOS	20
2.1	Objetivos específicos.....	20
3	REVISÃO DE LITERATURA.....	21
3.1	Gênero Rhizoprionodon.....	21
3.2	Prionace glauca (tubarão-azul).....	22
3.3	Sistema mecanossensorial da linha lateral	23
3.4	Sistema eletrossensorial das ampolas de Lorenzini	25
3.5	Sistema nervoso central e periférico.....	27
4	MATERIAIS E MÉTODOS.....	33
4.1	Microscopia de luz	33
4.2	Microscopia Eletrônica de Varredura.....	34
4.3	Microscopia Eletrônica de Transmissão.....	35
4.4	Técnica de fixação e congelamento	35
4.5	Método de tripla marcação por imunofluorescência.....	36
5	RESULTADOS	38
6	DISCUSSÃO	51
6.1	Linha lateral.....	51
6.2	Ampolas de Lorenzini.....	53
6.3	Dentículos dérmicos	54
6.4	Inervação.....	56
7	CONCLUSÕES	59
	REFERÊNCIAS	60

1 INTRODUÇÃO

A classe Chondrichthyes é representada por animais de esqueleto cartilaginoso com calcificação prismática (NELSON; GRANDE; WILSON, 2016). São divididos em duas subclasses, Elasmobranchii (tubarões e raias) e Holocephali (quimeras), que apresentam uma história evolutiva de mais de 400 milhões de anos (HOFFMANN, 1999; GROGAN; LUND, 2004).

Devido à grande adaptabilidade desses animais em diversos habitats, eles desenvolveram sistemas sensoriais sofisticados, como os sistemas mecanossensorial, eletrossensorial, olfatório, gustativo e visual (HUETER et al., 2004; COLLIN, 2010; COLLIN, 2012).

A linha lateral é um sistema sensorial acoplado ao ouvido interno, sensível a estímulos mecânicos gerados por outros animais e movimentos de massas de água (MONTGOMERY; SKIPWORTH, 1997; HUETER et al., 2004). Estruturalmente, são poros envoltos por dentículos dérmicos, que levam à canais que direcionam a água para o interior da cavidade do poro até sua unidade funcional, o neuromasto (MARUSKA, 2001; HUETER et al., 2004; PEACH; MARSHALL, 2009).

Assim como a linha lateral, o sistema eletrossensorial encontra-se disposto em poros na epiderme (HUETER et al., 2004). Sua unidade funcional são as ampolas de Lorenzini, estruturas intraepiteliais, situadas na região cefálica dos elasmobrânquios, desempenhando papel fundamental nas atividades biológicas, pela captação de estímulos elétricos, principalmente na detecção de presas e predadores (KALMJJN, 1972; ANDRES; VON DURING, 1988; HUETER et al., 2004; KEMPSTER; MACCARTHY; COLLIN, 2012), além de atuar em respostas comportamentais, como navegação e comunicação (COOMBS; FINNERAN; CONLEY, 2001).

Ambos sistemas evoluíram para operar com eficiência nas condições ambientais de um habitat específico, tornando-se altamente especializados ao longo do tempo, moldados pela evolução aos ambientes de cada espécie (COLLIN, 2012; KEMPSTER; MACCARTHY; COLLIN, 2012).

Entre os exemplares estudados, o tubarão oceânico pelágico *Prionace glauca* (Linnaeus, 1758) popularmente conhecido como tubarão-azul, destaca-se pela sua distribuição ampla em oceanos temperados e tropicais, habitando a zona pelágica

até 150 m de profundidade (COMPAGNO, 1984). É uma espécie de grande porte e pode alcançar até 4 m de comprimento (COMPAGNO, 1984; GOMES et al., 2010), difere em aspectos morfológicos e ecológicos de *Rhizoprionodon lalandii* (Müller e Henle, 1839), espécie de tubarão de pequeno porte, que atinge até 77 cm, tendo todo seu ciclo de vida associado à plataforma continental, onde habita águas rasas, comum na América do sul, desde a costa leste americana do Panamá até Santa Catarina (FIGUEIREDO; MENEZES, 1977; COMPAGNO, 1984), também examinado no presente estudo.

Diante da diversidade morfológica e funcional dos sistemas sensoriais, em resposta à variações ecológicas e filogenéticas, o objetivo desse estudo é a descrição das estruturas morfológicas dos sistemas sensoriais da linha lateral e ampolas de Lorenzini, dos dentículos dérmicos e nervos associados à elas, dos tubarões *P. glauca* e *R. lalandii*, usando a documentação textual e fotográfica de estruturas macroscópicas e métodos de microscopias eletrônicas e de luz e marcação por imunofluorescência.

2 OBJETIVOS

Esse estudo tem como objetivo comparar a morfologia dos nervos dos sistemas da linha lateral e ampolas de Lorenzini e a morfologia das estruturas sensoriais desses sistemas dos tubarões *Prionace glauca* e *Rhizoprionodon lalandii*.

2.1 Objetivos específicos

Documentar pelas descrições textuais e fotografias a inervação da linha lateral e das ampolas de Lorenzini.

Encontrar e discutir as possíveis diferenças anatômicas na inervação da linha lateral e das ampolas de Lorenzini entre as espécies examinadas.

Analisar microscopicamente e ultraestruturalmente a morfologia das estruturas sensoriais dos sistemas mecanorreceptor e eletrossensorial, e o arranjo das estruturas nervosas correlacionadas com as inserções dérmicas dos sistemas sensoriais.

Discutir as possíveis variações na anatomia e morfologia dos sistemas sensoriais estudados e inervação entre as duas espécies com sua ecologia.

3 REVISÃO DE LITERATURA

3.1 Gênero *Rhizoprionodon*

O gênero *Rhizoprionodon* pertencente à ordem Carcharhiniformes, compreende sete espécies costeiras, distribuídas globalmente em oceanos tropicais e subtropicais (COMPAGNO, 1984). Duas espécies estão presentes no litoral brasileiro, *R. lalandii* (Müller e Henle, 1839) e *R. porosus* (POEY, 1861). O primeiro habita a plataforma continental desde a superfície até 70 metros de profundidade, e o segundo 90 metros, com alguns registros de 500 metros de profundidade (GADIG, 2001). *R. lalandii* é um tubarão de pequeno porte, alcançando tamanho máximo de 77 cm, atingindo sua maturidade sexual até 50 cm de comprimento total (COMPAGNO, 1984). É uma espécie vivípara placentária, com prole variando de um a cinco embriões por gestação (GADIG 1994; LESSA, 1998; MOTTA, 2001).

A distribuição geográfica de *R. lalandii* e *R. porosus* está restrita a costa atlântica das Américas Central e Sul (COMPAGNO et al., 2005; GOMES et al., 2010). A espécie *R. terraenovae*, ocorre desde o oeste do Atlântico Norte ao Atlântico sul (COMPAGNO, 1984). Segundo Gadig (2001), possivelmente habita as águas brasileiras na região norte e nordeste.

Devido à abundância dessas espécies ao longo da costa, são facilmente capturadas pela pesca artesanal de pequeno à médio porte (MOTTA et al., 2005), sendo um recurso importante para a pesca artesanal no Brasil (LESSA, 1988; MOTTA et al., 2005). De todos os tubarões desembarcados na costa brasileira, cerca de 60% pertencem ao gênero *Rhizoprionodon* (MOTTA et al., 2005), resultando na vulnerabilidade da espécie pela forte pressão do setor pesqueiro (ROSA et al., 2004). Na classificação da lista vermelha da IUCN (*International Union for Conservation of Nature*), *R. lalandii* encontra-se com dados deficientes, devido à falta de informações, principalmente sobre sua biologia (IUCN, 2006).

A maioria das pesquisas no Brasil foram focadas nas espécies *R. lalandii* e *R. porosus*, principalmente em idade e crescimento (LESSA; SANTANA; ALMEIDA, 2009), genética (MENDONÇA et al., 2009; PINHAL et al., 2009), distribuição geográfica (MOTTA et al., 2009), biologia reprodutiva (MENNI; LESSA, 1998;

MACHADO; DA SILVA; DE CASTRO, 2000; MATTOS et al., 2001; MOTTA et al., 2007) e morfologia (CUNHA; GOMES, 1994; LIMA et al., 1997; MELLO, 2011; CIENA et al., 2016).

3.2 *Prionace glauca* (tubarão-azul)

O tubarão-azul (*Prionace glauca*) é uma espécie da ordem de tubarões Carcharhiniformes, com pelo menos 284 espécies (COMPAGNO, 1999; NELSON; GRANDE; WILSON, 2016), é cosmopolita e pelágico, ocorrendo em todos os oceanos (COMPAGNO, 1984), alcança desde a superfície até 150 m de profundidade (COMPAGNO, 1984; GADIG, 2001). No Brasil ocorre em toda a costa na região oceânica, é uma espécie considerada de nicho epipelágico (GADIG, 2001). São tubarões de grande porte, podendo alcançar pouco mais 3 metros de comprimento e pesar mais de 200 kg (BIGELOW; SCHROEDER, 1948; COMPAGNO, 1984).

É uma espécie-chave em ecossistemas pelágicos, com alta adaptabilidade às condições do ambiente oceânico (LESSA; SANTANA; HAZIN, 2004; LITVINOV, 2006), altamente migratório, com padrões de movimentos complexos relacionados à predação, alimentação e à temperatura das massas de água (COMPAGNO, 2001; CARLSON; GOLDMAN; LOWE, 2004).

Sua reprodução é vivípara, podendo ter uma gestação com durabilidade de até 12 meses. O número de embriões varia de 4 a 135 por fêmea (PRATT, 1979; COMPAGNO, 1984).

Estudos realizados na América do Norte, sugerem longevidade máxima entre 16 e 17 anos (CASTRO, 2011), no Pacífico estima-se 10 anos de idade por indivíduo (CAILLIET; BEDFORD, 1983).

Apesar de ser abundante e com alto índice de captura pesqueira, sua carne é de baixa qualidade no mercado. Isso resulta em uma problemática para a espécie, pois suas nadadeiras são retiradas por apresentarem grande valor comercial e o restante das carçacas são descartados no oceano, sem aproveitamento de sua carne (COMPAGNO, 2001; CASTRO, 2011), levando ao declínio populacional da espécie, que em 2011 alcançou a taxa mais elevada de captura direcionada no ano

em comparação com dados coletados desde a década de 70, no Atlântico Sul (BARRETO et al., 2015). Apesar disso, *P. glauca* ainda figura como uma espécie quase ameaçada de extinção segundo a IUCN (*International Union for Conservation of Nature*).

3.3 Sistema mecanossensorial da linha lateral

O sistema mecanossensorial da linha lateral começou a ser estudado em 1852, por Jacobson, que descreveu uma função sensorial ao sistema da linha lateral e aos órgãos ampulares de *Squalus acanthias* (Chondrichthyes: Squalidae). Ambos apresentavam algum tipo de secreção (METCALF, 1915).

Hofer (1908) estudou a função da linha lateral observando o movimento das nadadeiras de *Esox lucius* (Osteichthyes: Esocidae) quando seu tronco e cabeça foram expostos à movimentos sutis de água. Ele cauterizou os canais sensoriais da região cefálica, uma vez que essa espécie não possui linha lateral do tronco; e como resultado observou que tanto os canais quanto os neuromastos superficiais são sensíveis às correntes de água.

Os resultados de Hofer (1908) foram confirmados e repetidos diversas vezes com outras espécies, incluindo elasmobrânquios, como *Mustelus canis* (Chondrichthyes: Triakidae), peixes ósseos do gênero *Phoxinus* (Actinopterygii: Cyprinidae) (DIJKGRAAF, 1952), *Sciaena umbra* (Actinopterygii: Sciaenidae) e anfíbios como o *Xenopus laevis* (Amphibia: Pipidae) (DIJKGRAAF, 1947).

A unidade funcional do sistema da linha lateral é o neuromasto, esses órgãos sensoriais são classificados de acordo com sua morfologia e localização: neuromastos na superfície da pele (neuromastos livres ou *pit organs*); canais com poros e sem poros; órgão espiracular e vesículas de Savi, esse último presente em algumas espécies de raias como Dasyatidae (CHU; WEN, 1979; MARUSKA, 2001; HUETER et al., 2008).

Em tubarões, os neuromastos superficiais estão presentes nas partes laterais e dorsolaterais do corpo e nadadeira caudal (neuromastos dorsolaterais), posterior à boca (linha mandibular), entre as nadadeiras peitorais (linha umbilical), e um par

anterior a cada poro endolinfático (BUDKER, 1958; PEACH; MARSHALL, 2000; HUETER et al., 2008).

Figura 1 - Neuromastos livres em tubarão *Asymbolus analis*, em vista lateral e ventral

Fonte: (PEACH, 2003).

Legenda: d, dorsolateral; m, mandibular; s, espiracular; st, supratemporal; u, umbilical.

Estão localizados entre as bases dos denticulos dérmicos apresentando uma variação numérica (DANIEL, 1934; HUETER et al., 2008). E fazem manutenção das células que se encontram acima da base da membrana epidérmica, variando entre 70 – 700 μm (DANIEL, 1934; HAMLETT, 1999). Os canais estão em contato com o ambiente externo através de poros na derme (HAMLETT, 1999; GELMAN, 2007; DE IULLIS; PULERÀ, 2006). Órgãos espiraculares são bilaterais, associados à fenda branquial e consistem em um tubo ou bolsa forrada com neuromastos sensoriais e coberto por uma cúpula, sua função não é clara (BARRY; BENNETT, 1989; HUETER et al., 2008).

Canais com poros são bem posicionados e indicam serem eficazes para detectar movimentos de água gerados por presas, predadores e interações sociais (KROESE; SCHELLART, 1992; MONTGOMERY; COOMBS; HALSTED, 1995; HUETER et al., 2008). Os canais sem poros são isolados do meio externo, podem funcionar como receptores táteis que codificam a velocidade dos movimentos causados pelo contato com fatores externos ou interações sociais (MARUSKA, 2001; HUETER et al., 2008).

A variação dessas estruturas e sua distribuição no corpo do animal determinam parâmetros funcionais, como a resposta ao estímulo e a área de campo receptivo (DENTON; GRAY, 1983; MÜNZ, 1989; HUETER et al., 2008).

3.4 Sistema eletrossensorial das ampolas de Lorenzini

O sistema eletrossensorial das ampolas de Lorenzini foi estudado primeiramente por Stephan Lorenzini em 1678. Em 1852, tanto Leydig quanto Miller, publicaram trabalhos sobre a anatomia dos celacantos (Osteichthyes: Sarcopterygii), em que atribuíam atividade secretora às ampolas de Lorenzini, porém desconheciam sua função (METCALF, 1915).

De acordo com Kalmijn (1971), a suspeita de uma função sensorial desse sistema em elasmobrânquios começou em 1935, quando Dijkgraaf e Kalmijn (1962) estudaram o tubarão *Scyliorhinus canicula* (Chondrichthyes: Scyliorhinidae), notando uma sensibilidade a um fio de aço enferrujado, chegando a conclusão de que o estímulo era causado por correntes elétricas.

Assim nos tubarões, o sistema eletrossensorial consiste em órgãos subcutâneos conhecidos como ampolas de Lorenzini, composto por uma rede complexa de fibras nervosas, canais e poros externos, que variam em tamanho, forma e composição em relação às necessidades de cada espécie (MURRAY, 1960; KAJIURA, 2001; JORDAN; KAJIURA; GORDON, 2009; KAJIURA; CORNETT; YOPAK, 2010; WUERINGER et al., 2011; COLLIN, 2012).

Esses órgãos consistem em vesículas sensoriais que se comunicam com a água por um canal gelatinoso que conduz a uma abertura da derme (LISSMAN, 1958; KALMIJN, 1971). Essa substância em gel contém propriedades elétricas similares as da água do mar (WALTMAN, 1965; BROWN, 2002).

As ampolas são pequenas e localizam-se na parte dorsal e ventral do rosto do animal (MURRAY, 1974; FISHELSON; BARANES; 1998), estão ligadas ao ambiente por canais estreitos terminados em poros (WUERINGER et al., 2011; MODRELL; BAKER, 2012). São organizadas em grupos, e geralmente restritas à cabeça (SCHELLART; WUBBELS, 1997). O comprimento dos canais ampulares variam de 3 a 20 cm e o diâmetro do poro 0,1 cm em espécies marinhas (BROWN, 2002).

Figura 2 - Desenho esquemático das ampolas de Lorenzini na superfície dorsal cefálica. A distribuição das aberturas dos poros estão ilustradas no lado direito e as ampolas no lado esquerdo

Fonte: (METCALF, 1915)

Esse sistema desempenha um papel fundamental nas atividades biológicas de peixes e anfíbios, na detecção de presas, alimentação, comportamento e comunicação (KALMIJN, 1972; BULLOCK; HOPKINS 1982; ANDRES; VON DURING, 1988), e à respostas a estímulos elétricos e mecânicos (MURRAY, 1957; 1960; BULLOCK; KARAMÜRSEL; HOFFMANN, 1993). Além disso, atuam em conjunto com interações comportamentais como navegação, detecção e comunicação (COOMBS; FINNERAN; CONLEY, 2001).

Os órgãos ampulares compartilham propriedades funcionais e estruturais com órgãos do sistema mecanorreceptor da linha lateral, como receptores celulares que se estendem até um lúmen cheio de fluido e redes nervosas conectadas a esses sistemas pelo tronco encefálico (NORTHCUTT, 1992).

A distribuição e densidade desses órgãos estão ligadas diretamente à ecologia e filogenia de cada espécie (WUERINGER et al., 2011; COLLIN, 2012).

3.5 Sistema nervoso central e periférico

O sistema nervoso central (SNC) em peixes é composto pelo encéfalo e medula oblonga. O sistema nervoso periférico é composto por nervos e gânglios e o controle visceral é feito pelo sistema nervoso autônomo (BONE; MOORE, 2008). A função do SNC é receber e interpretar as informações recebidas do meio ambiente, sendo a informação transmitida via aferente, pelos tratos sensoriais dos nervos periféricos para o sistema nervoso central, ou ainda via eferente, onde impulsos nervosos são transmitidos do SNC para os órgãos efetores (HARDER, 1975).

O encéfalo é subdividido em cinco regiões: telencéfalo, diencéfalo, mesencéfalo, metencéfalo e mielencéfalo (EDDY; OLIVER; TURNER, 1947; GANS; PARSONS, 1964; DE IULLIS; PULERÀ, 2006; GENTEN; TERWINGHE; DANGUY, 2009).

Figura 3 - Desenho esquemático do encéfalo de tubarão. Vista ventral (a) e vista dorsal (b), com as regiões do encéfalo marcadas pela cor

Fonte: (IULLIS; PULERA, 2008).

O telencéfalo compreende o trato olfativo e os hemisférios cerebrais, esse conjunto constitui o cérebro (GANS; PARSONS, 1964; DE IULLIS; PULERÀ, 2006; GENTEN; TERWINGHE; DANGUY 2009).

Tubarões Galeomorphii e espécies de raias desenvolveram grandes telencéfalos e cerebelos em relação ao peso cerebral comparados à aves e mamíferos (NORTHCUTT, 1978; HOFFMANN, 1999). Os encéfalos mais complexos são encontrados em *Mobula japonica* e em tubarões-martelo (*Sphyrna* spp) (HOFFMANN, 1999).

Segundo Hoffmann (1999), o prosencéfalo é dividido em telencéfalo e diencéfalo. A região pré-ótica constitui o telencéfalo e o hipotálamo compõe o diencéfalo.

No diencéfalo localiza-se o teto do epitálamo, as laterais dos tálamo e hipotálamo (GANS; PARSONS, 1964), e a cavidade que contém o plexo coróide, junto com o terceiro ventrículo e os ventrículos laterais direito e esquerdo (GANS; PARSONS, 1964; HARDER, 1975; DE IULLIS; PULERÀ, 2006; GENTEN; TERWINGHE; DANGUY, 2009).

No mesencéfalo estão presentes os lobos ópticos e o cerebelo (EDDY; OLIVER; TURNER, 1947; GANS; PARSONS, 1964). O metencéfalo compreende as aurículas do cerebelo e o cerebelo e por fim, o mielencéfalo compreende a medula oblonga (EDDY; OLIVER; TURNER, 1947; GANS; PARSONS, 1964), onde localizam-se abaixo da tela coroídea, o quarto ventrículo, a cavidade da medula, e por fim, as colunas somáticas motoras, somáticas sensoriais, viscerais motoras e viscerais sensoriais (DE IULLIS; PULERÀ, 2006).

A origem do órgão olfativo, ouvido interno e o sistema da linha lateral ocorreu no ectoderma durante a fase embrionária, por células denominadas placóides craniais. Além disso, essas células podem formar neurônios somatossensoriais, gânglios trigeminais e neurônios viscerais (BAKER; BRONNER-FRASER, 2001; O'NEILL; MCCOLE; BAKER, 2007).

Os peixes possuem o *torus semicircularis* (TS), principal constituinte do sistema oitavolateral na porção caudal do tronco encefálico. É parte do sistema mecanossensorial, que compreende a audição, equilíbrio e a linha lateral, conectado à muitas outras áreas cerebrais, que envolvem todo o processo auditivo e sensitivo das células ciliadas (NORTHCUTT, 1977; GENTEN; TERWINGHE; DANGUY, 2009).

O cerebelo está diretamente ligado à integração de estímulos motoro-sensitivos, recebendo informações dos sistemas visual e oitavolateral (HARDER, 1975; NEW; FEWKES; KHAN, 2001; LISNEY, 2006).

Os tubarões possuem onze pares de nervos cranianos, sendo respectivamente os nervos terminal (n0), olfatório (I), óptico (II), oculomotor (III), troclear (IV), trigêmeo (V), abducente (VI), facial (VII), vestibulococlear (VIII), glossofaríngeo (IX) e o vago (X) (EDDY; OLIVER; TURNER, 1947; GANS; PARSONS, 1964; HARDER, 1975; NORTHCUTT, 1978; DE IULLIS; PULERÀ, 2006; BONE; MOORE, 2008; GENTEN; TERWINGHE; DANGUY, 2009).

O nervo terminal ou nervo cranial zero (n0), foi descrito pela primeira vez em *Galeorhinus galeus* (Chondrichthyes: Triakidae) como um "nervo supranumerário" pertencente ao sistema olfativo Fritsch (1878)¹ apud Demski et al. (1987, p. 15). Esse nervo passa lateralmente ao trato olfatório (EDDY; OLIVER; TURNER, 1947; DEMSKI et al., 1987; DE IULLIS; PULERÀ, 2006).

O nervo olfatório (I) passa lateralmente ao bulbo olfatório, e assim como o nervo óptico, podem ser designados como tratos, pois fazem conexões diferentes entre o telencéfalo e o órgão olfatório em peixes (HARDER, 1975; HOFFMANN, 1999; ; DE IULLIS; PULERÀ, 2006).

O nervo óptico (II) é sensorial, emerge pela superfície ventral do diencefalo e inerva o globo ocular. O oculomotor (III) é um nervo motor, na órbita, ele se divide em quatro ramos que inervam os músculos reto superior e inferior e músculo oblíquo inferior. O efetor do músculo oblíquo superior é o troclear (IV), também motor (EDDY; OLIVER; TURNER, 1947; HARDER, 1975; HOFFMANN, 1999).

O nervo trigêmeo (V) é um nervo misto, tanto sensorial quanto motor. Ele se divide em quatro ramos: o ramo oftálmico superficial, que passa na região dorsal da órbita e entra no forâmen oftálmico do condrocânio, passando pela órbita e inervando a região dorsal do rostro (EDDY; OLIVER; TURNER, 1947; GANS; PARSONS, 1964; CASAS et al., 2005). O nervo oftálmico profundo, pequeno nervo localizado no ramo orbital na região ventral, emerge do nervo oftálmico superficial e do infraorbital (EDDY; OLIVER; TURNER, 1947; GANS; PARSONS, 1964). E o último ramo, o infraorbital é composto por ramos do maxilar (ramo do nervo trigêmeo) e bucal (ramo do nervo facial) (EDDY; OLIVER; TURNER, 1947; GANS; PARSONS, 1964). O ramo mandibular do nervo trigêmeo passa ventralmente à musculatura da epiderme e da maxila (EDDY; OLIVER; TURNER, 1947; GANS;

¹FRITSCH, G. **Untersuchungen über den feineren Bau des Fischgehirns mit besonderer Berücksichtigung der Homologien bei anderen urbelthierklassen**. Berlin: Verlag Gutt mansche 1878. p. 1-94.

PARSONS, 1964).

O nervo abducente (VI) inerva o músculo reto lateral sendo um nervo exclusivamente motor. O nervo facial (VII) tem origem aparente ventralmente às aurículas do cerebelo, e posteriormente à origem aparente do trigêmeo e se divide em outros três ramos: o oftálmico superficial, o nervo bucal, unido com o ramo maxilar do trigêmeo, e o nervo hiomandibular (GANS; PARSONS, 1964; CASAS et al., 2005), em tubarões com espiráculo ele encontra-se posterior, próximo ao gânglio geniculado. Esse nervo emerge posteriormente para prover os músculos dos arcos hioídes e da linha lateral (EDDY; OLIVER; TURNER, 1947).

O nervo vestibulococlear (VIII) é um nervo sensorial. Ele deixa o encéfalo junto com os nervos trigêmeo e facial e inerva a orelha (EDDY; OLIVER; TURNER, 1947; HARDER, 1975). O nervo glossofaríngeo (IX) é um nervo que surge da medula oblonga, e quando atinge o gânglio petrosal se divide em dois ramos, um que inerva a primeira fenda branquial e outro que vai para a cavidade orofaríngea, é um nervo misto (EDDY; OLIVER; TURNER, 1947; GANS; PARSONS, 1964; DE IULLIS; PULERÀ, 2006).

O nervo vago (X) é o último nervo que tem origem aparente na medula oblonga, e inerva a segunda, terceira, quarta e quinta fendas branquiais e o seu ramo visceral inerva o coração, estômago e outros órgãos viscerais. O outro ramo inerva o sistema da linha lateral (EDDY; OLIVER; TURNER, 1947; GANS; PARSONS, 1964; DE IULLIS; PULERÀ, 2006).

Harder (1975) considerou o nervo da linha lateral como um nervo a parte em peixes, e durante a ontogenia, esse nervo pode aparecer em vertebrados superiores. Apesar de não possuir número, o nervo da linha lateral conecta o sistema mecanossensorial ao sistema nervoso central.

Outros autores consideram que o nervo da linha lateral é dividido em duas porções, a pré-ótica e pós-ótica, as quais designaram origens aparentes dessas porções, respectivamente, pelo gânglio trigeminal e gânglio vagal (DE IULLIUS; PULERÀ, 2006). Sua inervação surge entre as raízes dos nervos trigêmeo e facial, originando-se a partir da porção anterior da medula oblonga posteriormente às aurículas do cerebelo. Os nervos pré-óticos da linha lateral incluem o nervo ântero-dorsal da linha lateral (ADLLN), ântero-ventral da linha lateral (AVLLN) e o nervo ótico da linha lateral (OLLN) (DE IULLIS; PULERÀ, 2006). Os três nervos pós-óticos

da linha lateral são o médio da linha lateral (MLLN), o supratemporal da linha lateral (STLLN) e o posterior da linha lateral (PLLN) (DE IULLIS; PULERÀ, 2006).

O neuromasto é innervado por fibras aferentes. Os canais, os neuromastos livres e os receptores ampulares localizados na cabeça do tubarão, são innervados pelo nervo anterior da linha lateral; os canais e os neuromastos livres do corpo e da cauda estão localizados em frente ao poro endolinfático, são innervados pelo nervo posterior. Os nervos anterior e posterior da linha lateral são considerados ramos dos nervos craniais VII e X (de origem branquiomérica). O nervo anterior da linha lateral consiste em ramos dos nervos bucal e oftálmico superficial, enquanto o nervo posterior da linha lateral está intimamente associado ao gânglio vagal, ele passa anteriormente a raiz vagal e entra na medula como uma única raiz (BOORD; CAMPBELL, 1977).

Mirjany e Faber (2011), descreveram a innervação da linha lateral de *Carassius auratus* (Osteichthyes: Cyprinidae), onde os neuromastos da região cefálica são innervados pelo nervo anterior da linha lateral (NALL) e os neuromastos do tronco pelo nervo posterior da linha lateral (NPLL).

Em elasmobrânquios, as ampolas de Lorenzini estão agrupadas em relação à innervação (BODZNICK; BOORD, 1986), unicamente por fibras aferentes provenientes do nervo trigêmeo. Na região dorsal cefálica do rostro, as ampolas são innervadas pelo ramo oftálmico superficial e ventralmente pelo ramo maxilar do trigêmeo (BOORD; CAMPBELL, 1977).

O epitélio sensorial é innervado por um pequeno fascículo de fibras nervosas que se conectam por um *centrum cap*, onde tornam-se amielinizados e espalham-se sobre cada alvéolo (WALTMAN, 1965). As células ciliadas dos receptores agem como detectores de voltagem e liberam os neurotransmissores aos neurônios aferentes primários, codificando a amplitude do estímulo e a frequência da informação a ser enviada ao cérebro (TRICAS, 2001).

Estudos sobre a innervação da ampolas de Lorenzini foram realizados com algumas espécies de elasmobrânquios, incluindo o gênero *Torpedo* (PLATT et al., 1974).

Estudos sobre a morfologia do encéfalo de elasmobrânquios foram realizados por Kappers, Huber e Crosby (1936); Northcutt (1977); Smeets et al. (1983); Ito, Yoshimoto e Somiya (1999) e Yopak et al. (2007). Pesquisas relacionadas ao tamanho das áreas encefálicas de tubarões indicaram uma correlação evolutiva

entre o aumento dimensional do cérebro e aspectos comportamentais, habitat e filogenia (LISNEY; COLLIN, 2006; LISNEY et al., 2007; YOPAK et al., 2007; YOPAK; FRANK, 2009), resultando em adaptações morfológicas das áreas sensoriais (HEILIGENBERG 1987; KOTRSCHAL; VAN STAADEN; HUBER, 1998; KAJIURA; CORNETT; YOPAK, 2010).

Estudos com peixes ósseos e sua correlação entre o tamanho, organização do cérebro e ecologia foram também realizados (BAUCHOT et al., 1977; ITO; YOSHIMOTO; SOMIYA, 2008).

4 MATERIAIS E MÉTODOS

Para obtenção dos exemplares de *Prionace glauca*, a captura foi realizada por redes de espinhel em Itajaí, Santa Catarina (Kowalsky Com. e Ind. de Pescados Ltda), totalizando sete embriões (CT = 5 – 44 cm) e duas cabeças de juvenis (sem comprimento total), no período de junho à dezembro de 2014. Esse material foi doado ao Departamento de Cirurgia da Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia da Universidade de São Paulo.

Os espécimes de *Rhizoprionodon lalandii* foram obtidos da pesca de pequeno porte na cidade de Guarujá, São Paulo, durante o período de janeiro à dezembro de 2015, totalizando sete espécimes (CT= 43 – 70 cm). A coleta desses animais tem a aprovação do Comitê de Ética (FMVZ-USP) sob o n. 2932310815 e pelo Ministério do Meio Ambiente (Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade), n. 48348-7.

Todos os animais foram fixados em solução aquosa de formaldeído 10% e posteriormente mantidos em álcool 70°GL.

4.1 Microscopia de luz

Para melhor observação de órgãos intraepiteliais da linha lateral, foram coletados pequenos fragmentos da epiderme da região rostrolateral e dorsolateral dos animais. Para exame das ampolas de Lorenzini, o grupo oftálmico superficial localizado no rosto dos exemplares foi acessado.

Todas as amostras foram armazenadas em álcool 70° GL *overnight*, desidratadas em uma série crescente de álcoois (80° a 100° GL) e diafanizadas em xilol. Posteriormente, foram inclusas em parafina histológica. Os blocos foram cortados em micrótomo (Leica, German) com espessura de 5 (micrômetros). As lâminas foram coradas com Hematoxilina-Eosina e fotografadas em microscópio Olympus DP71.

4.2 Microscopia Eletrônica de Varredura

Para melhor visualização microscópica das características morfológicas dos denticulos dérmicos e linha lateral foram coletadas amostras da epiderme onde os poros estão concentrados nas regiões dorsolateral, supratemporal, bucal e mandibular. Para as ampolas de Lorenzini, tecidos da região oftálmica superficial foram coletados.

A região dorsolateral compreende a lateral do corpo do animal. Amostras dessa região ventralmente à primeira nadadeira dorsal, de *P. glauca* e *R. lalandii* foram coletados.

O grupo supratemporal situa-se na região dorsal cefálica. A região bucal exterior localiza-se na face lateral da cabeça, caudal ao olho. O grupo mandibular pode ser acessado na face ventral da cabeça ao redor das comissuras labiais e o grupo oftálmico superficial está localizado na região dorsal da cabeça. Seguindo a metodologia de Peach e Marshall (2009) e Rivera-Vicente, Sewell e Tricas (2011).

Figura 4 - Foto indicando as regiões amostradas em *R. lalandii* (CT= 52,5 cm)

Fonte: (POSCAI, 2016).

Legenda: (A) vista lateral. (B) vista ventral. Legendas: região oftálmica superficial (os); região supratemporal (st); região bucal (b); região dorsolateral (d); região mandibular (m).

Todas as amostras foram fixadas em álcool 70° GL *overnight*, e posteriormente desidratadas em séries crescentes de álcoois e mantidos em estufa por um período de 24 h. Posteriormente as amostras foram coladas em *stubs* e metalizadas em ouro no equipamento EMITECH K550, sendo analisadas e fotografadas em microscópio eletrônico de varredura LEO 435 VP do Departamento de Cirurgia do Setor de Anatomia dos Animais Domésticos e Silvestres (FMVZ-USP).

4.3 Microscopia Eletrônica de Transmissão

Com o objetivo de caracterizar de forma ultra-estrutural as regiões estudadas, foi realizada a análise por microscopia eletrônica de transmissão.

Quatro exemplares de *R. lalandii* e quatro exemplares de *P. glauca* foram dissecados a fresco para a coleta dos nervos oftálmico superficial e nervos anterior e posterior da linha lateral. Seguindo a metodologia de De Iullis e Pulerà (2006).

Todas as amostras foram fixadas em glutaraldeído 2,5% em tampão fosfato de sódio 0,2 M e pH 7.4, e mantidas sob refrigeração durante todo o período de coleta. Posteriormente, o material foi pós-fixado em tetróxido de ósmio 1% por 1 hora. Após novas lavagens em tampão fosfato, os fragmentos foram desidratados em álcool etílico a 50°, 70°, 90° e 100° GL e imersos duas vezes em óxido de propileno, com duração de 15 minutos cada imersão. Em seguida, as amostras foram embebidas em resina, na proporção de 1:1 de óxido de propileno e resina Spurr (Electron Microscopy Sciences) e foram misturadas por 16 h.

Após esse período, foi substituída por resina pura por 1 h em estufa a 37° C e em seguida foi realizada a inclusão em molde de borracha que ficou 5 dias na estufa a 60° C. Após esse período, o bloco de resina foi trimado e cortes semifinos foram realizados em ultramicrotomo (Leica Ultracut UCT, Leica Microscopes), com faca de vidro. Os cortes foram montados em lâminas de vidro e corados com azul de toluidina a 1% para visualização em microscópio de luz. Uma nova trimagem foi realizada para cortes ultrafinos com 60 nm de espessura, feitos com faca de diamante. Os cortes foram armazenados em telas de cobre, com 200 meshe, em seguida, foi realizado o contraste com solução de acetato de uranila saturada e citrato de chumbo. Os cortes foram analisados em Microscópio 42 Eletrônico de Transmissão Morgagni 268D (Fey Company) do Departamento de Cirurgia do Setor de Anatomia dos Animais Domésticos e Silvestres (FMVZ-USP).

4.4 Técnica de fixação e congelamento

Para essa técnica, os nervos foram perfundidos, com fixador paraformaldeído a 4% em 0,1 M tampão fosfato de sódio (PBS), pH 7,3. Após a perfusão, os nervos

foram imersos em solução fixadora de paraformaldeído a 4% a 4° C por 24 h. Posteriormente, os nervos permaneceram imersos em solução crioprotetora de sacarose a 30% em 0,1 M PBS a 4° C durante 24 h. Após esse período, os nervos foram embebidos em Tissue-37 Tek OCT compound (Sakura Finetek), e congelados em nitrogênio. Depois de congelados, foram armazenados em freezer a -80° C, cortados transversalmente em criostato em secções de 10 µm e colocados em lâminas gelatinizadas que foram armazenadas em freezer a -40° C.

4.5 Método de tripla marcação por imunofluorescência

Com o objetivo de caracterizar os tipos celulares presentes nas regiões estudadas foram realizadas triplas marcações com anticorpos relacionados à receptores e estruturas nervosas. As lâminas com cortes dos nervos foram descongelados por cerca de 1 hora a temperatura ambiente e pré-incubados em 10% de Solução de Soro Normal de Cavalo em 1,5% de Triton-X (Sigma) em PBS durante 45 minutos em temperatura ambiente. Em seguida, foram incubados em anticorpos primários (Quadro 1) por 24 h a 4° C.

Quadro 1 - Características dos anticorpos primários

Anticorpo	Fabricante	Código	Diluição
Carneiro anti-NOS	Chemicon	AB1529	1:1000
Coelho anti-P2X7	Chemicon	AB5246	1:200
Coelho anti-GFAP	DAKO	Z0334	1:400

A obtenção das triplas marcações foi feita através do uso de combinações dos anticorpos primários. Após a incubação com os anticorpos primários, os tecidos foram lavados com PBS por 3 vezes, com duração de 10 minutos cada e em seguida, incubados em anticorpos secundários (Quadro 2) durante 1 hora em temperatura ambiente. Após esse tempo, os cortes foram novamente lavados com PBS por 3 vezes, com duração de 10 minutos cada lavagem. Em seguida, os cortes foram incubados em 2,6-diamino-2-fenilindol dicloridrato (DAPI) (Sigma), na concentração de 7 µg/mL, para marcação nuclear, durante 3 minutos. Durante toda

a realização da técnica, os cortes foram mantidos em caixa escura. Após os 3 minutos, os cortes foram lavados com PBS, por 3 vezes de 5 minutos. Os cortes foram montados com Glicerol tamponado com 0,5 M de tampão carbonato de cálcio, pH 8,6 (CASTELUCCI et al., 2002). As análises foram realizadas em Microscópio Nikon 80i do Laboratório de Neurogastroenterologia do Departamento de Anatomia (ICB/USP) e Microscópio de Luz Confocal a Laser FV 1000 Olympus, através do software Olympus FluoView versão 3.1, do Departamento de Cirurgia, Setor de Anatomia de Animais Domésticos e Silvestres (FMVZ-USP).

Quadro 2 - Características dos anticorpos secundários

Anticorpo	Fabricante	Diluição
Burro anti-coelho IgC Alexa Fluor® 488	Molecular Probes	1:500
Burro anti-carneiro IgC Alexa Fluor® 594	Molecular Probes	1:100

5 RESULTADOS

Para amostrar a quantidade de espécies capturadas, comprimento total e a arte de pesca utilizada, a tabela 1 pode ser observada.

P. glauca foi capturado em Itajaí – Santa Catarina, pela pesca industrial de grande escala, por rede de espinhel. Enquanto os exemplares de *R. lalandii* foram capturados pela pesca de pequeno porte artesanal na cidade de Guarujá-SP.

Tabela 1 - Comprimento total das espécies e arte de pesca utilizado para captura

Espécies	Comprimento total	Arte de pesca
<i>Prionace glauca</i>	4,6 cm	Espinhel
	5,2 cm	
	7,8 cm	
	10,8 cm	
	28 cm	
	42 cm	
	44 cm	

<i>Rhizoprionodon lalandii</i>	----	Emalhe
	31,7 cm	
	37,8 cm	
	41,3 cm	
	48,5 cm	
	48,7 cm	
	52,5 cm	
	65 cm	

Legenda: Dados das espécies, comprimento total e tipo de arte de pesca utilizado na captura.

O exame macroscópico dos exemplares de *P. glauca* e *R. lalandii* foi realizada para avaliar a distribuição e organização dos nervos abordados nesse estudo.

Em embrião a termo de *P. glauca* (CT= 42 cm), os nervos oftálmico superficial, com sua origem aparente na medula oblonga ventralmente às aurículas do cerebelo, passa lateralmente à órbita e inerva a porção rostral cefálica. E o nervo da linha lateral (NLL) pode ser observado, sua origem aparente está localizada no encéfalo, próximo ao nervo vago.

O telencéfalo, os lobos ópticos e o cerebelo foram revelados para melhor visualização da inserção dos nervos cranianos e outras estruturas.

Os músculos intrínsecos dos olhos foram dissecados, como os músculos oblíquo dorsal e reto dorsal (Figura 5A).

Em exemplar dissecado de *R. lalandii* (CT= 52,5 cm), as ampolas de Lorenzini foram acessadas na região dorsal cefálica, elas apresentam poros na derme que levam à uma rede de canais complexos, interligados entre si, envoltos por uma substância gelatinosa. O nervo oftálmico superficial foi observado com a mesma distribuição em *P. glauca*, innervando toda a região dorsal cefálica, onde localizam-se as ampolas de Lorenzini.

A origem aparente do nervo da linha lateral encontra-se na origem do nervo vago no encéfalo e ele passa anteriormente as fendas branquiais, e inerva o tronco até a nadadeira caudal. O neuromasto é innervado pelo nervo da linha lateral.

Os músculos intrínsecos dos olhos que fazem sinotopia com o ramo oftálmico superficial e profundo do trigêmeo, terminais das ampolas de Lorenzini são: músculo oblíquo dorsal, reto dorsal e reto lateral (ou reto externo) (Figura 5B).

Figura 5 - Dissecção da região cefálica e lateral do tronco em *P. glauca* e *R. lalandii*

Fonte: (POSCAI, 2016).

Legenda: (A) embrião a termo (CT= 42 cm) de *P. glauca*, com a exposição dos nervos abordados: nervo oftálmico superficial e nervo posterior da linha lateral com a porção pós-ótica, exposição do encéfalo e músculos extraoculares. (B) adulto de *R. lalandii* (CT= 52,5 cm), dissecção dos nervos oftálmico superficial, nervo posterior da linha lateral, com porção pós-ótica e nervo vago. O encéfalo foi exposto para melhor compreensão da inserção de alguns nervos. A musculatura intrínseca dos olhos foi revelada. Legendas: Nervo oftálmico superficial (nOS); músculo oblíquo dorsal (mOD); músculo reto dorsal (mRD); nervo posterior da linha lateral (npLL); ampolas de Lorenzini (aL); músculo reto lateral (mRL) e nervo vago (X).

Em embrião de *P. glauca* (CT= 22 cm), o neuromasto, principal constituinte do sistema da linha lateral foi observado em microscopia de luz. Secções

transversais revelaram amplos neuromastos na região dorsolateral, envoltos por tecido conjuntivo (Figura 6A).

Na região rostral do mesmo embrião, neuromastos distintos foram encontrados, este com a parede espessa e na porção distal a base, apresentou um túbulo, estrutura que termina no canal e em poros na epiderme, envolto por tecido conjuntivo (Figura 6B).

Um canal sensorial foi observado, sinuoso, com parede composta por células receptoras, envoltos por lúmen e tecido conjuntivo (Figura 6C).

Em *R. lalandii*, o neuromasto foi observado na região dorsolateral do tronco e é composto por células receptoras em sua parede e está localizado próximo à musculatura estriada esquelética (Figura 6D).

Figura 6 - ML, coloração H-E (neuromasto e canais da linha lateral)

Fonte: (POSCAI, 2016).

Legenda: (A) neuromasto de embrião (CT= 22 cm) de *P. glauca*, envolto por tecido conjuntivo. (B) Neuromasto do mesmo exemplar de *P. glauca*, com túbulo na porção distal do neuromasto, envoltos por tecido conjuntivo. (C) Canal sensorial em *P. glauca*, com lúmen entre o canal e a camada de tecido conjuntivo. (D) Neuromasto na região dorsolateral de *R. lalandii*, abaixo a presença de musculatura estriada esquelética. Legendas: Neuromasto (n); túbulo (t); tecido conjuntivo (tc); canal (c); músculo estriado esquelético (mE).

As ampolas de Lorenzini foram observadas em embrião de *P. glauca* (CT= 22 cm), em cortes transversais na epiderme na região oftálmica superficial. As ampolas reúnem-se em *clusters*, contendo até seis alvéolos ampulares e canal sensitivo (Figura 7A). Em secção transversal, essas estruturas apresentaram lúmen central e até oito alvéolos, do tipo macro multi-alveoladas (Figura 7B). Um canal pôde ser observado, com camada espessa de células epiteliais dorsal a sua invaginação, envoltos por tecido conjuntivo (Figura 7C). A parede das ampolas é formada por epitélio receptor com células ovóides e a base da ampola por células de suporte (Figura 7D).

As ampolas de Lorenzini de *R. lalandii* foram acessadas na região rostral do no grupo oftálmico superficial, apresentando até seis alvéolos e são do tipo macro ampolas multi-alveoladas. Um alvéolo em desenvolvimento foi observado (Figura 7E). *Clusters* dessas estruturas foram evidenciados na mesma região, essas apresentando até nove alvéolos nos órgãos ampulares e lúmen central (Figura 7F).

Figura 7 - ML, coloração H-E (ampolas de Lorenzini e canal sensorial)

Fonte: (POSCAI, 2016).

Legenda: (A-B) *Clusters* das ampolas de Lorenzini em *P. glauca* (CT= 22 cm), com os seus alvéolos e lúmen central envoltos por tecido conjuntivo. (C) Canal sensorial de *P. glauca*, parede de células receptoras levam até um canal envoltos por tecido conjuntivo. (D) parede dos alvéolos da ampola de Lorenzini em *P. glauca*, com epitélio receptor. (E-F) ampolas de Lorenzini em *R. lalandii*, reunidas em clústers ampulares. Legendas: Ampola de Lorenzini (aL); lúmen (L); alvéolos (alv); tecido conjuntivo (tc); canal (c) epitélio receptor (er).

Em microscopia eletrônica de varredura (MEV) em embrião de *P. glauca* (CT = 4,6 cm), nesse estágio de desenvolvimento, as brânquias encontram-se fora da cavidade orobrânquial (Figura 8A). A região dorsolateral possui os chamados *pit*

organs, órgãos da linha lateral com secreção associada a essas estruturas (Figura 8B). Os neuromastos livres possuem formato irregular e são mais numerosos nessa região, e as ampolas de Lorenzini são arredondadas e apresentaram menor densidade (Figura 8C).

Na região dorsolateral em adulto de *P. glauca*, os dentículos dérmicos são densos e não possuem espaçamento entre eles. É possível observar que o direcionamento dos dentículos é alterado quando estão associados aos poros da linha lateral (Figura 8D). Os dentículos possuem até 4 cristas e são monocuspidados e, aparentemente estão em processo de descamação epitelial (Figura 8E). Na figura 8F é possível observar um dentículo com até três camadas de tecido dérmico.

Em adultos de *R. lalandii* (CT= 52,5 cm) na região dorsolateral é possível observar uma fileira de poros da linha lateral. Os dentículos são tricuspidados, apresentam até 4 cristas e possuem algum espaçamento entre eles. Nas regiões próximas aos poros sensoriais, alguns dentículos não possuem cúspides (Figura 8G-H).

Figura 8 - MEV da região dorsolateral de *P. glauca* e *R. lalandii*

Fonte: (POSCAI, 2016).

Legenda: (A-C) Embrião de *P. glauca* com 4,6 cm de comprimento total. (D-F) Juvenil de *P. glauca* com denticulos dérmicos e poros da linha lateral. (G e H) Adulto de *R. lalandii*, denticulos dérmicos envolvendo os poros sensoriais. Legendas: Linha lateral (LL); brânquias (bq); neuromasto superficial (ns); poro da ampola de Lorenzini (paL); denticulo dérmico (dd); poro da linha lateral (pLL); primeira camada dérmica (1); segunda camada dérmica (2); terceira camada dérmica (3); denticulo dérmico modificado (estrela em coloração escura); denticulos dérmicos com modificações na crista (estrela em coloração avermelhada).

Em MEV da região supratemporal de *P. glauca*, foi revelada a epiderme recoberta por dentículos dérmicos tricuspídeos com até 5 cristas. Possui poros da linha lateral por toda a região e algumas porções sem dentículos dérmicos (Figura 9A).

Na mesma região, em *R. lalandii*, os dentículos dérmicos estão justapostos, sem espaçamento entre eles, monocuspídeos, com demarcações longitudinais, e a presença de poro da ampola de Lorenzini com formato arredondado (Figura 9B).

Na região bucal em *P. glauca*, os dentículos dérmicos são ovais, e possuem duas cristas, as ornamentações hexagonais recobrem todo o dentículo. No poro da linha lateral, uma estrutura membranosa foi observada (Figura 9C). Na região bucal de *R. lalandii*, os dentículos são unidos, sem espaçamento entre eles com poros das ampolas de Lorenzini aparentes (Figura 9D).

Figura 9 - MEV da regiões supratemporal e bucal de *P. glauca* e *R. lalandii*

Fonte: (POSCAI, 2016).

Legenda: (A) Região supratemporal de *P. glauca* juvenil, com a presença de poros sensoriais na epiderme envoltos por dentículos dérmicos. (B) Região supratemporal de *R. lalandii*, com dentículos justapostos e poro da ampola de Lorenzini. (C) Região bucal de *P. glauca*, com poro do tipo membranoso da linha lateral. (D) Região bucal de *R. lalandii*, com poros das ampolas de Lorenzini. Legendas: Poro da linha lateral (pLL); dentículo dérmico (dd); poro da ampola de Lorenzini (paL); canal membranoso (Cm).

Na região oftálmica superficial de *P. glauca*, os dentículos possuem formato arredondado, com demarcações longitudinais apenas na região posterior. A presença de um poro da ampola de Lorenzini foi observada (Figura 10A). Em *R. lalandii*, na mesma região, os poros das ampolas são visíveis, os dentículos são justapostos e possuem demarcações longitudinais (Figura 10B).

Na região mandibular de *P. glauca*, um poro da ampola de Lorenzini foi observado, envolto por dentículos dérmicos de formatos variados, com demarcações longitudinais em toda a sua estrutura (Figura 10C). Em outra imagem, da mesma região e espécime, um poro da linha lateral com estrutura membranosa foi observado, os dentículos são lisos e unidos, com formatos variados (Figura 10D).

Em *R. lalandii*, a região mandibular possui dentículos sobrepostos entre si, tricuspidados, sem espaçamento entre eles e com a presença de poros sensoriais (Figura 10E). Na mesma região e espécime, uma fileira de poros da linha lateral pôde ser observada (Figura 10F).

Figura 10 - MEV da regiões oftálmica superficial e mandibular de *P. glauca* e *R. lalandii*

Fonte: (POSCAI, 2016).

Legenda: (A) Região oftálmica superficial de *P. glauca*, com dentículos arredondados e poro da ampola de Lorenzini. (B) Região oftálmica superficial de *R. lalandii*, com dentículos justapostos e poros das ampolas presentes. (C) Região mandibular de *P. glauca*, com poro da ampola de Lorenzini. (D) Região mandibular de *P. glauca*, com poro da linha lateral e a presença de estrutura membranosa. (E) Região mandibular de *R. lalandii*, com dentículos tricuspídeos e sobrepostos. (F) Região mandibular de *R. lalandii*, com fileira de poros da linha lateral. Legendas: Poro da ampola (paL); dentículo dérmico (dd); canal membranoso (Cm); poro da linha lateral (pLL).

Em análises utilizando as microscopias de luz e eletrônica dos nervos de *R. lalandii* (CT= 31,7 – 60 cm), no nervo oftálmico superficial em ML, observou-se os feixes nervosos, que possuem uma camada intermediária, o perineuro. E cada fibra

nervosa é revestida por endoneuro (Figura 11A). Em MET, o nervo é mielinizado e contém em seu interior axoplasma e mitocôndrias (Figura 11B).

Em ML do nervo anterior da linha lateral, toda fibra nervosa é revestida por uma camada mais externa, o epineuro (Figura 11C). Em MET, o mesmo nervo é mielínico e contém colágeno na região externa à fibra, e na região interna, encontra-se o axônio (Figura 11D).

No nervo posterior da linha lateral, em ML, as três camadas de revestimento estão bem delimitadas, a primeira camada, mais externa, o epineuro envolve toda a fibra nervosa, a segunda camada intermediária, o perineuro, envolve os feixes nervosos e a camada interna, o endoneuro, envolve cada fibra (Figura 11E). Em MET, observa-se a bainha de mielina, o colágeno e o axônio em seu interior (Figura 11F).

Figura 11 - ML, coloração Azul de toluidina e MEV de nervos de *R. lalandii*

Fonte: (POSCAI, 2016).

Legenda: (A) ML do nervo oftálmico superficial, com feixes nervosos revestidos por endoneuro e perineuro. (B) MET do nervo oftálmico superficial. Fibra nervosa revestida por bainha de mielina e em seu interior contém mitocôndrias dentro do axoplasma. (C) ML do nervo pré-ótico da linha lateral, com epineuro visível (D) MET do nervo pré-ótico da linha lateral, neurônio mielinizado e o axônio, presença de fibras colágenas e axônio. (E) ML do nervo pós-ótico da linha lateral, com a presença das três camadas revestimento toda a fibra nervosa. (F) MET do nervo pós-ótico da linha lateral, com axônio e neurônio mielinizado. Legendas: perineuro (prn); endoneuro (end); célula de Schwann (cS); bainha de mielina (bm); axônio (ax).

Nos resultados de imunofluorescência do nervo posterior da linha lateral em *R. lalandii* (indivíduo juvenil) foi realizada a tripla marcação por DAPI (coloração azul), evidenciando os núcleos nervosos, GFAP (cor verde, marcador de células gliais) e NOS (cor vermelha, marcador da enzima óxido nítrico sintase). Nessa marcação, as células gliais não foram reativas, porém, as fibras positivas ao NOS e os núcleos nervosos foram mais visíveis. Na figura 12A observa-se a colocalização dos marcadores NOS e DAPI evidenciadas pelas setas.

No nervo oftálmico superficial em exemplar juvenil de *P. glauca*, a marcação do núcleo ao redor das fibras nervosas foi evidenciada com DAPI (coloração azul), os receptores de membrana foram marcados pelo receptor P2X7 (coloração verde) e as fibras nervosas foram marcadas pelo NOS (coloração vermelha). Um vaso sanguíneo foi observado, fazendo parte da estruturação do tecido nervoso. A colocalização das células foi sinalizada pelas setas, evidenciando onde houve marcação pelos anticorpos (Figura 12B).

Figura 12 - Método de tripla marcação com imunofluorescência. (A) nervo da linha lateral de *R. lalandii* (B) nervo oftálmico superficial de *P. glauca*

Fonte: (POSCAI, 2016).

Legenda: (A) Nervo posterior da linha lateral de *R. lalandii*. Marcação por DAPI (núcleos nervosos), GFAP (não houve marcação) e NOS (fibras imunorreativas ao óxido nítrico sintase). (B) nervo oftálmico superficial de *P. glauca*. Tripla marcação por DAPI (núcleos nervosos), P2X7 (receptor) e NOS (fibras positivas ao óxido nítrico sintase). Legendas: setas indicam as colocalizações das marcações; asterisco indica um vaso sanguíneo.

6 DISCUSSÃO

Nesse estudo foi possível identificar as principais estruturas dos sistemas mecanorreceptores e eletroreceptores das espécies examinadas como os neuromastos superficiais na epiderme, as células da linha lateral no tecido intraepitelial, os poros da linha lateral, ampolas de Lorenzini, canais e seus poros na epiderme, e por fim, os nervos da linha lateral e o ramo oftálmico superficial do trigêmeo foram estudados em estágios embrionário e juvenil de *P. glauca* e em juvenis e adultos de *R. lalandii*. Permitindo comparar suas estruturas e funções, possibilitando a realização de inferências sobre como as espécies estudadas interpretam seu ambiente e as pressões seletivas que contribuíram para tais características, durante a evolução e diversificação destes tubarões.

6.1 Linha lateral

A visualização de órgãos da linha lateral, foi observada em embriões de *P. glauca*, que possuem neuromastos livres dispostos em fileira na região dorsolateral. O neuromasto intraepitelial está presente desde a vida intrauterina de *P. glauca*. Estudos de desenvolvimento mostram que os órgãos da linha lateral e o labirinto membranoso da orelha interna surgem do mesmo espessamento ectodérmico no embrião (BULLOCK, 1982), estando esse sistema relacionado ao início de seu desenvolvimento com estruturas auditivas do sistema nervoso.

Nesse estudo foi possível constatar que embriões das espécies examinadas desenvolvem habilidades sensoriais ainda durante o período intrauterino, permitindo que nasçam com sensores como os neuromastos e ampolas ativos para receberem algumas informações sensoriais necessárias, que contribuam para sua sobrevivência, tal como a de orientação para navegação para ambientes de berçário e com águas mais quentes. Estudos relacionados à dinâmica de movimento indicam que logo após o parto, *P. glauca* migra para áreas mais quentes (NAKANO, 1994). As áreas de berçário dos filhotes, como o sub-limite Ártico, é um dos locais com maior índice de biomassa de presas para os tubarões juvenis (NAKANO;

NAGASAWA, 1996). Fêmeas grávidas e recém-nascidos dessa espécie também migram para regiões como o Atlântico Oriental e Atlântico Norte, onde uma grande população com fins reprodutivos foi observada (CASEY, 1985).

Em adulto de *P. glauca*, na região mandibular foi observada a possível presença de um poro com estrutura membranosa. Os canais com poros membranosos da linha lateral foram relatados em espécies de peixes ósseos da subordem Notothenioidei na região mandibular, devido à redução na ossificação dessa espécie (MONTGOMERY; COOMBS; JANSEN, 1994), e em canais ventrais de raias, possivelmente para diminuir a entrada de detritos no interior dos canais sensitivos (CHU; WEN, 1979). Sugere-se que a presença dessa estrutura auxilie na propagação do som dentro desses canais, proporcionando uma ressonância de baixa frequência, por ter relação com o sistema acústicolateral. Canais que apresentam membranas podem contribuir para a identificação de outras espécies no ambiente aquático. No entanto, mais investigações desta membrana nesta e em outras espécies, utilizando outras ferramentas de análise são necessárias para comprovar essa hipótese.

No estudo de neuromastos livres dorsolaterais de *Heterodontus portusjacksoni* (Chondrichthyes: Heterodontidae), observou-se que os mesmos tinham importância sensorial para a reotaxia (PEACH, 2001). No presente estudo verificou-se que os neuromastos livres das regiões dorsolateral e mandibular de *R. lalandii* e *P. glauca* estão dispostos e organizados em fileiras. Geralmente, a estruturação desses poros possuem um eixo específico para melhorar a sensibilidade à estímulos mecânicos, assim, tem sido sugerido que a integração das aberturas dessas estruturas organizadas possa ser necessário para detectar a direção atual da navegação e posicionamento do corpo do animal na coluna d'água (BLECKMANN; BULLOCK, 1989; MONTGOMERY et al., 2000).

A disposição e estruturação dos neuromastos livres em ambas as espécies estudadas, apresentou um padrão morfológico em regiões como a dorsolateral e mandibular, sendo que os neuromastos da linha lateral estão presentes desde a vida intrauterina dos tubarões, como constatado em *P. glauca*.

6.2 Ampolas de Lorenzini

Nos tubarões examinados, as ampolas de Lorenzini foram classificadas de acordo com o estudo de Andres e Von Doring (1988), que identificaram três tipos de ampolas em Chondrichthyes, que distinguem-se pelo diâmetro e número de alvéolos: macro-ampola, micro-ampola e mini-ampola. Nas espécies analisadas nesse estudo, essas estruturas são do tipo macro-ampolas multi-alveoladas. Raschi (1984), estudou 40 espécies de raias em relação à topografia, distribuição e densidade das ampolas, relacionando com o tipo de predação de cada espécie. Comparando a região ventral cefálica, espécies que se alimentavam de animais bentônicos possuíam maior diâmetro do poro, enquanto espécies predatórias possuíam poros menores. As macro-ampolas possuem poros de maior diâmetro na epiderme, canais grandes que terminam em *clusters* alveolares em seu interior, assim como observado em espécies de hábito pelágico, tal como descrito por Andres e Von Doring (1988).

As ampolas possuem canal com a presença de muco gelatinoso, que leva aos clústers alveolares. Os órgãos ampulares compartilham propriedades funcionais e estruturais com órgãos do sistema mecanossensorial, como receptores celulares que se estendem até um lúmen repleto de fluido e redes nervosas conectadas a esses sistemas pelo tronco encefálico (NORTHCUTT, 1992).

O maior número alveolar encontrado nas ampolas de Lorenzini foi em *R. lalandii*, com até 9 alvéolos e *P. glauca* com até 8 alvéolos. *R. lalandii* apresentou ampolas com formato arredondado, aparentemente mais estruturada, enquanto *P. glauca* apresentou ampolas com formatos variados, porém a estruturação ampular mostrou-se semelhante em ambas espécies. O número de alvéolos pode influenciar na resposta desse sistema em relação às estímulos externos, segundo Theis, Collin e Hart (2011), o aumento no número alveolar pode proporcionar maior área de superfície total do epitélio sensitivo, o que significa um número maior de células receptoras e aumento da sensibilidade da ampola.

As características sensoriais estão diretamente ligadas aos hábitos das espécies (KAJIURA, 2001). *R. lalandii* possui ampolas mais estruturadas e com maior número de alvéolos, isso se reflete ao seu hábito de caça e de vida, uma vez que vive em ambientes costeiros em águas relativamente rasas, associado ao

substrato marinho (GOMES et al., 2010). Nesse ambiente há forte influência do ambiente terrestre, causando alterações no mar devido à fatores como o vento, perturbação de sedimentos causado por ondas, escoamento terrestre e floração de algas, resultando em visibilidade reduzida (KAJIURA, 2001).

Espécies costeiras de tubarões em sua maioria da ordem Carcharhiniformes, como o *R. lalandii* possuem um dos maiores índices de poros eletrossensoriais, distribuídos uniformemente tanto na região dorsal quanto ventral cefálica. Isso permitiria ao tubarão maior precisão na localização de presas, mesmo em águas turvas (KAJIURA, 2001).

O hábito de forrageamento está relacionado ao sucesso e adaptações eletroreceptivas, segundo estudo de Raschi (1986) e Raschi e Adams (1988), espécies com hábitos bentônicos tem maior número de alvéolos do que os que vivem em águas mais rasas, mais superficiais.

P. glauca é uma espécie oceânica (COMPAGNO, 1984; GOMES et al., 2010). Em relação à distribuição de poros, espécies pelágicas oceânicas possuem a segunda menor taxa de poros, ficando atrás de espécies de águas profundas (KAJIURA, 2001). *P. glauca* representa um bom exemplo de adaptação para o ambiente pelágico oceânico, pois possui características eletrossensoriais diferentes, como menos poros do que quase qualquer outro membro da ordem Carcharhiniformes analisados nesse estudo de Kajiura (2001), porém, tem uma grande distribuição de poros na região ventral.

A diferenciação no número alveolar e estruturação da ampola em *R. lalandii* demonstra maior especialização nesse sistema, quando comparada a *P. glauca*.

6.3 Dentículos dérmicos

Em alguns estudos relacionados à escamação e padrão morfológico dos dentículos dérmicos e poros sensoriais, as escamas placóides diferenciam-se em algumas regiões onde os poros estão aderidos, isso foi descrito e observado em outros elasmobrânquios, como *Somniosus rostratus* e *Carcharhinus obscurus*, onde dentículos forneceria uma canalização do fluxo de água, também em torno de

órgãos sensoriais presentes na pele, como os poros da linha lateral (REIF, 1985; RASHI; TABIT, 1992).

As características dos dentículos dérmicos que circundam os poros sensoriais, nas duas espécies examinadas no presente estudo apresentaram orientações divergentes. Na região mandibular de *R. lalandii*, os dentículos que circundam os poros sensoriais das ampolas de Lorenzini e linha lateral mostraram-se mais robustos, com amplas cristas, cúspides afiadas e sem espaçamento entre eles, em relação às estruturas observadas nos dentículos de *P. glauca*. *R. lalandii* é costeiro, vive na zona pelágica e eventualmente pode apresentar hábitos demersais. Sugere-se que esse aparato nos dentículos dérmicos na região mandibular deve-se ao hábito de forrageamento, conferindo maior proteção às ampolas de Lorenzini e canais da linha lateral. Os dentículos dérmicos tendem a serem mais densos e com maior área de superfície, conferindo maior proteção aos sistemas sensoriais (RASCHI; TABIT, 1992).

P. glauca não apresentou cúspides afiadas na região mandibular, devido aos seus hábitos de vida pelágico oceânico, sem contato com o substrato marinho, os dentículos que circundam os poros são menos especializados. A diferenciação dos dentículos dérmicos está diretamente ligada à ecologia das espécies, comprovando que dependendo do habitat e do substrato marinho, os dentículos podem apresentar diferentes morfologias (RASCHI; TABIT, 1992; MARSHALL, 2011), sendo alterados de acordo com o ambiente que o animal vive (NELSON, 2006; COLLIN, 2012).

Alterações na morfologia dos dentículos dérmicos foram observadas próximos aos neuromastos livres de *R. lalandii*, onde a maioria dessas estruturas apresentou até cinco cúspides, com exceção de alguns dentículos localizados próximos aos poros da linha lateral, onde não apresentavam nenhuma cúspide. Nos dentículos dérmicos que circundam os poros da linha lateral, quando ocorrem mudanças na turbulência do nível da água sobre esses canais, a sensibilidade do sistema é afetada, e algumas interpretações de determinadas funções podem ser modificadas, como o desvio de obstáculos, reotaxia, rastreamento de presa e captura (GARDINER, 2014). Portanto, a estruturação dos dentículos dérmicos irá influenciar a sua função (MARSHALL, 2011).

Em indivíduo juvenil de *P. glauca*, os dentículos dérmicos da região dorsolateral foram observados com tripla camada de epitélio, aparentemente em desenvolvimento. Segundo Meyer e Seegers (2012), os dentículos formam-se na

derme e aumentam de tamanho de acordo com a superfície corporal e crescem durante a vida do animal. As escalas possuem crescimento contínuo, com substituição ocorrendo em camadas heterogêneas, resultando em diferentes estágios de crescimento dos dentículos.

Os dentículos dérmicos de *R. lalandii* apresentaram maiores modificações estruturais do que os encontrados em *P. glauca*. O hábito de vida costeiro evidencia maiores especializações nessas estruturas que circundam os poros sensoriais das ampolas de Lorenzini e linha lateral.

6.4 Inervação

Nesse estudo, o nervo da linha lateral foi observado possuindo duas origens no encéfalo, a primeira, próximo à origem do nervo trigêmeo, e a segunda porção, próxima ao nervo vago.

O nervo anterior da linha lateral (NALL) têm sua origem próxima ao nervo trigêmeo (V) e ao facial (VII), e se estende até a região cefálica, onde inerva os neuromastos superficiais e intraepiteliais.

O nervo posterior da linha lateral (NPLL), tem sua origem no encéfalo próximo ao nervo vago (X), onde passa dorsalmente às fendas branquiais e inerva o tronco até a nadadeira caudal, também participando da inervação dos neuromastos dorsolaterais.

A metodologia seguida nesse estudo foi de acordo com o estudo de De Iullis e Pulerà (2006). Esses autores consideram o nervo da linha lateral dividido em duas porções, a pré-ótica e pós-ótica, as quais designam as origens aparentes dessas porções, respectivamente, pelo gânglio trigeminal e gânglio vagal.

Segundo estudo de Harder (1975), o nervo da linha lateral possui divisões como o nervo lateral anterior e está localizado anteriormente ao nervo vestibulococlear e inerva a maioria dos órgãos da linha lateral na região cefálica. Ele emerge juntamente com o nervo facial e pode ser associado a ele. Posterior ao nervo vestibulococlear, o nervo lateral posterior emerge do mielencéfalo. Corre junto com o nervo vago. Essa porção inerva a porção occipital e o tronco. (HARDER,1975).

Macroscopicamente, o nervo trigêmeo que emerge da porção anterior da medula oblonga, se divide em ramos próximos à órbita, um deles, o nervo oftálmico superficial, é um nervo que se localiza medialmente ao globo ocular, passando pelo forâmen oftálmico do condrocrânio (EDDY; OLIVER; TURNER, 1947). Ele inerva a porção rostral das ampolas de Lorenzini e também órgãos da linha lateral (EDDY; OLIVER; TURNER, 1947; BOORD; CAMPBELL, 1977).

Segundo Boord e Campbell (1977), o nervo anterior da linha lateral consiste em ramos dos nervos bucal e oftálmico superficial, enquanto o nervo posterior da linha lateral está intimamente associado ao gânglio vagal.

A distribuição dos nervos não teve variação significativa em *P. glauca* e *R. lalandii*. Em ambos os casos, se assemelha à reportada por Gans e Parsons (1964), que dissecaram os nervos cranianos e a distribuição dos mesmos em *Squalus acanthias* (Chondrichthyes: Squalidae), e De Iullis e Pulerà (2006).

Os sistemas mecanorreceptor e eletrossensorial possivelmente dividem funções e estruturas, pois os canais da linha lateral e das ampolas de Lorenzini estão intimamente interligados, principalmente na região cefálica.

E Northchutt (1992), afirma que os órgãos ampulares compartilham propriedades funcionais e estruturais com órgãos do sistema mecanorreceptor da linha lateral, como receptores celulares que se estendem até um lúmen cheio de fluido e redes nervosas conectadas a esses sistemas pelo tronco encefálico.

No sistema nervoso periférico, as fibras agrupam-se em feixes nervosos, os nervos. O tecido de sustentação dos nervos é constituído por uma camada fibrosa mais externa de tecido conjuntivo, o epineuro, que reveste o nervo (GENTEN; TERWINGHE; DANGUY, 2008; JUNQUEIRA; CARNEIRO, 2013). Cada um desses feixes é revestido por uma bainha, o perineuro. Dentro dessa bainha, encontram-se os axônios, cada um envolvido por células de Schwann, chamado de endoneuro (GENTEN; TERWINGHE; DANGUY, 2008; JUNQUEIRA; CARNEIRO, 2013). O nervo é suportado por vasos sanguíneos intrafascicular e interfascicular (GENTEN; TERWINGHE; DANGUY, 2008).

Em nervos periféricos cada axônio é envolvido por uma bainha de mielina (fibras mielinizadas) formadas pelas células de Schwann ou ainda podem ser cercadas pelo citoplasma das células de Schwann (GENTEN; TERWINGHE; DANGUY, 2008).

Os resultados de imunofluorescência demonstraram que a enzima NOS e o receptor P2X7 marcaram os feixes nervosos do nervo oftálmico superficial, cuja classificação é de origem sensorial. O receptor P2X7 é um dos receptores purinérgicos ionotrópicos da família P2X1 ao P2X7 que é ativado pelo ATP (BURSTOCK; KENNEDY, 1985; ABRACHIO et al., 2009; BURNSTOCK, 2016). Nas extremidades das fibras nervosas, existem dois tipos de terminações, a motora (efetores) e as sensitivas, que contém receptores, que são o caso de nervos sensitivos (PRADA, 2014).

De acordo com Reece (2009), existem dois tipos de neurotransmissores no sistema nervoso central, os excitatórios e os inibitórios. No primeiro caso, os neurotransmissores conhecidos são a acetilcolina e norepinefrina que atuam com mecanismos de excitabilidade na membrana celular, e os neurotransmissores inibitórios, ao menos dois são conhecidos, o ácido gama-aminobutírico e a glicina. Esse mecanismo inibitório ocorre com a diminuição da permeabilidade da membrana. A presença dessas células nos nervos oftálmicos superficiais, sugere que esse mecanismo ocorra de forma similar nos tubarões estudados.

A presença de vasos sanguíneos nos nervos estudados sugere um suporte nutricional ao tecido nervoso. Segundo Prada (2014), esse tecido é altamente vascularizado, e essa vascularização é importante para a manutenção das células.

As características microscópicas dos nervos oftálmico superficial e os nervos anterior e posterior da linha lateral assemelham-se aos encontrados em peixes ósseos (MORISSON, 2007) e vertebrados superiores (JUNQUEIRA; CARNEIRO, 2013).

7 CONCLUSÕES

As características microscópicas das ampolas de Lorenzini e dentículos dérmicos que circundam os poros sensoriais são mais especializados em *R. lalandii*.

A principal unidade celular da linha lateral assemelham-se em ambas as espécies, porém, em *P. glauca*, o neuromasto foi encontrado desde o período intra-uterino.

Em *P. glauca*, um possível novo canal associado ao sistema mecanossensorial foi encontrado, o canal membranoso.

A inervação da linha lateral e ampolas de Lorenzini é semelhante em ambas as espécies. Microscopicamente, os nervos se assemelham às características reportadas à mamíferos.

As imunomarcações com os anticorpos DAPI, P2X7 e NOS, marcaram respectivamente, núcleos nervosos, receptores de membrana e fibras inibitórias no nervo oftálmico superficial de *P. glauca*, e os anticorpos DAPI e NOS foram marcados no nervo posterior da linha lateral em *R. lalandii*, e mostraram serem semelhantes aos encontrados em vertebrados superiores.

REFERÊNCIAS

- ABBACCHIO, M. P.; BURNSTOCK, G.; VERKHRATSKY, A., ZIMMERMANN, H. Purinergic signalling in the nervous system: an overview. **Trends Neurosciences**, v. 32, p. 19-29, 2009.
- ANDRES, K. H.; VON DÜRING, M. Comparative anatomy of vertebrate electroreceptors. **Progress in Brain Research**, v. 74, p. 113-131, 1988.
- BAKER, C. V. H.; BRONNER-FRASER, M. Vertebrate cranial placodes I. Embryonic induction. **Developmental Biology**, v. 232, n. 1, p. 1-61, 2001.
- BARRETO, R.; FERRETI, F.; FLEMMING, J. M.; AMORIM, A.; ANDRADE, H.; WORM, B.; LESSA, R. Trends in the exploitation of South Atlantic shark populations. **Conservation Biology**, v. 30, n. 4, p. 792-804, 2016.
- BARRY, M. A.; BENNETT, M. V. L. Specialized lateral line receptor systems in elasmobranchs: the spiracular organs and vesicles of Savi. In: COOMBS, S.; GÖRNER, P.; MÜNZ, H. (Ed.). **The mechanosensory lateral line**. New York: Springer-Verlag, 1989. p. 591-606.
- BAUCHOT, R.; BAUCHOT, M. L.; PLATEL, R.; RIDET, J. M. Brains of Hawaiian tropical fishes; brain size and evolution. **Copeia**, v. 197, n. 1, p. 42-46, 1977.
- BIGELOW, H. B.; SCHROEDER, W. C. **Fishes of the western north atlantic**. New Have: [s.n.], 1948. pt. 1.
- BLECKMANN, H.; BULLOCK, T. H. The mechanosensory lateral line. In: COOMBS, S.; GÖRNER, P.; MÜNZ, P. **Central nervous physiology of the lateral line, with special reference to cartilaginous fishes**. New York: Springer, 1989. p. 387-408.
- BODZNICK, D.; BOORD, R. L. Electoreception in Chondrichthyes: central anatomy and physiology. **Electoreception**, v. 8, p. 225-256, 1986.
- BONE, Q.; MOORE, R. **Biology of fishes**. 3. ed. South Carolina: Taylor & Francis, 2008.
- BOORD, R. L.; CAMPBELL, C. B. G. Structural and functional organization of the lateral line system of sharks. **American Zoologist**, v. 17, n. 2, p. 431-441, 1977.
- BROWN, B. R. Modeling an electrosensory landscape behavioral and morphological optimization in elasmobranch prey capture. **Journal of Experimental Biology**, v. 205, n. 7, p. 999-1007, 2002.
- BULLOCK, T. H. Electoreception. **Annual Review of Neuroscience**, v. 5, n. 1, p. 121-170, 1982.
- BULLOCK, T. H.; KARAMÜRSEL, S.; HOFMANN, M. H. Interval-specific event related potentials to omitted stimuli in the electrosensory pathway in elasmobranchs:

an elementary form of expectation. **Journal of Comparative Physiology A**, v. 172, n. 4, p. 501-510, 1993.

BURNSTOCK G., KENNEDY, C. Is there a basis for distinguishing two types of P2 purinoceptor? **General Pharmacology**, v. 16, p. 433-440, 1985.

BURNSTOCK, G. An introduction to the roles of purinergic signalling in neurodegeneration, neuroprotection and neuroregeneration. **Neuropharmacology**, v. 104, p. 4–17, 2016.

CAILLIET, G. M.; BEDFORD, D. W. The biology of three pelagic sharks from California waters, and their emerging fisheries: a review. **California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations**, v. 24, p. 57-69, 1983.

CARLSON, J. K.; GOLDMAN, K. J.; LOWE, C. G. Biology of sharks and their Relatives: metabolism, energetic demand, and endothermy. In: CARRIER, J.; MUSICK, J.; HEITHAUS, M. **Biology of sharks and their relatives**. Washington: CRC Press, 2004. p. 203-224.

CASEY, J. G. Transatlantic migrations of the blue shark: A case history of cooperative shark tagging. In: WORLD ANGLING CONFERENCE, CAP D'AGDE, 1., 1985, Dania Beach, FL. **Proceedings...** 1985. p. 253–267.

CASTELUCCI, P.; ROBBINS, H. L.; POOLE, D. P.; FURNESS, J. B. The distribution of purine P2X(2) receptors in guinea-pig enteric nervous system. **Histochemistry and Cell Biology**, v. 117, n. 5, p. 415-22, 2002.

CASTRO, J. I. **The Sharks of North America**. USA: Oxford University Press, 2011.

CHU, Y. T.; WEN, M. C. **Monograph of fishes of China (No. 2)**: a study of the lateral-line canals system and that of Lorenzini ampullae and tubules of elasmobranchiate fishes of China. Shanghai: Science and Technology Press, 1979.

CIENA, A. P.; RANGEL, B. S.; BRUNO, C. E. M.; MIGLINO, M. A.; AMORIM, A. F.; RICI, R. E. G.; WATANABE, I. Morphological aspects of oral denticles in the sharpnose shark *rhizoprionodon lalandii* (Müller and Henle, 1839) (Elasmobranchii, Carcharhinidae). **Anatomia, Histologia, Embryologia**, v. 45, n. 2, p. 109-114, 2016.

COLLIN, S. P. Electroreception in vertebrates and invertebrates. In: **ENCYCLOPEDIA of animal behavior**. Oxford: Academic Press, 2010. v. 1, p. 611–620.

COLLIN, S. P. The neuroecology of cartilaginous fishes: sensory strategies for survival. **Brain, Behavior and Evolution**, Australia, v. 80, n. 2, p. 80-96, 2012.

COMPAGNO, J. V. L. **FAO Species catalogue**. California: San Francisco State University, 1984. v. 4.

COMPAGNO, L. J. V. **Checklist of living elasmobranchs**. In: HAMLETT, W. C. *Sharks, skates, and rays: the biology of elasmobranch fishes*. London: JHU Press, 1999.

COMPAGNO, L. J. V. **Sharks of the world**: an annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Roma: Food & Agriculture Org., 2001.

COMPAGNO, L. J. V. **Sharks of the order Carcharhiniformes**. New Jersey: The Blackburn Press, 2003.

COMPAGNO, L. J. V. Checklist of living Chondrichthyes. In: HAMLETT, W. C. **Reproductive biology and phylogeny of Chondrichthyes**: sharks, batoids and chimaeras. United States: Science Publishes, Inc. 2005. p. 501-548.

COOMBS, S.; FINNERAN, J. J.; CONLEY, R. A. Hydrodynamic image formation by the peripheral lateral line system of the Lake Michigan mottled sculpin, *Cottus bairdi*. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B**: biological sciences, v. 355, n. 1401, p. 1111-1114, 2000.

CUNHA, M. R. da; GOMES, U. L. Estudo comparativo da morfologia dos órgãos copuladores de *Rhizoprionodon lalandi* (Valenciennes, 1861) e *Rhizoprionodon porosus* (Poey, 1861) (Elasmobranchii: Carcharhinidae). **Revista Brasileira Biologia**, v. 54, n. 4, p. 575-586, 1994.

DA SILVA CASAS, A. L.; INTELIZANO, W.; CASTRO, M. F. S.; MARIANA, A. N. B. Nerves of the mandibular musculature of the sand tiger shark *Carcharias taurus* (Rafinesque, 1810) (Chondrichthyes: Odontaspidae). **International Journal of Morphology**, v. 23, n. 4, p. 387-92, 2005.

DANIEL, J. F. **The elasmobranch fishes**. California: University of California Press, 1934.

DE IULIIS, G.; PULERA, D. **The dissection of vertebrates**: a laboratory manual. New York: Academic Press, 2006.

DEMSKI, L. S.; FIELDS, R. D.; BULLOCK, T. H.; SCHREIBMAN, M. P.; MARGOLIS-NUNNO, H. **The terminal nerve of sharks and rays**. New York: Academy of Sciences, 1987. p. 15-32.

DENTON, E. J.; GRAY, J. Mechanical factors in the excitation of clupeid lateral lines. **Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences**, v. 218, n. 1210, p. 1-26, 1983.

DIJKGRAAF, S. Über die reizung des ferntastsinns bei fischen und amphibien. **Experientia**, v. 3, n. 5, p. 206-208, 1947.

DIJKGRAFF, S. The function and significance of the lateral-line organs. **Biological Reviews**, v. 38, n. 1, p. 51-105, 1962.

EDDY, S.; OLIVER, C. P.; TURNER, J. P. **Atlas of outline drawings of the dogfish shark**. London: John Wiley & Sons, 1947.

FIGUEIREDO, J. L. de; MENEZES, N. A. **Manual de peixes marinhos do sudeste do Brasil**. São Paulo: Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, 1977.

FISHELSON, L.; BARANES, A. Distribution, morphology, and cytology of ampullae of Lorenzini in the Oman shark, *Iago omanensis* (Triakidae), from the Gulf of Aqaba, Red Sea. **The Anatomical Record**, v. 251, n. 4, p. 417-430, 1998.

GADIG, O B F. **Tubarões da costa brasileira**. 2001. 343 p. Tese (Doutorado) – Instituto de Biociências de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 2001.

GANS, C.; PARSONS, T. S. **A photographic atlas of shark anatomy**. New York: Academic Press, 1996.

GARDINER, J. M.; ATEMA, J.; HUETER, R. E.; MOTTA, P.J. Multisensory integration and behavioral plasticity in sharks from different ecological niches. **PLoS One**, v. 9, n. 4, p. 1-13, 2014.

GELMAN, S. The mechanosensory lateral line system: morphological physiological, and behavioral study in pre-and post-metamorphic lampreys. **ProQuest**, v. 1, n. 1 p. 72-92, 2007.

GENTEN, F.; TERWINGHE, E.; DANGUY, A. Atlas of fish histology. In: GENTEN, F.; TERWINGHE, E.; DANGUY, A. **Atlas of fish histology**. United States: Science Publishers, 2009. chap. 12.

GOMES, U. L.; SIGNORI, C. M.; GADIG, O. B. F.; SANTOS, H. R. S. **Guia para identificação de tubarões e raias do Rio de Janeiro**. Rio de Janeiro: Technical Books, 2010.

GROGAN, E.; LUND, R. Biology of sharks and their relatives: the origin and relationships of early chondrichthyes. In: CARRIER, J.; MUSICK, J.; HEITHAUS, M. **Biology of sharks and their relatives**. Washington: CRC Press, 2004. p. 3–31.

HAMLETT, W. C. **Sharks, skates, and rays: the biology of elasmobranch fishes**. Baltimore, Maryland: JHU Press, 1999.

HARDER, W. **Anatomy of fishes**. Stuttgart: E. Schweizerbartsche; Verlagsbuchhandlung, 1975. pt. 1.

HEILIGENBERG, W. Central processing of sensory information in electric fish. **Journal of Comparative Physiology A**, v. 161, n. 4, p. 621-631, 1987.

HOFER, B. Studien über die Hautsinnesorgane der Fische I. Die Funktion der Seitenorgane bei den Fischen. **Ber Kgl Bayer Biol Versuchsstation München**, v. 1, p. 115-168, 1908.

HOFFMANN, M. H. **Sharks, skates, and rays: nervous system.** In: HAMLETT, W. C. *Sharks, skates and rays: the biology of elasmobranch fishes.* Baltimore, Maryland: The John Hopkins University Press, 1999. p. 273-328.

HUETER, R. E.; MANN, D. A.; MARUSKA, K. P.; SISNEROS, J. A.; DEMSKI, L. S. *Biology of sharks and their relatives: sensory biology of elasmobranchs.* In: CARRIER, J.; MUSICK, J.; HEITHAUS, M. **Biology of sharks and their relatives.** Washington: CRC Press, 2004. p. 325-368.

ITO, H.; YOSHIMOTO, M.; SOMIYA, H. External brain form and cranial nerves of the megamouth shark, *Megachasma pelagios*. **Copeia**, v. 1999, n. 1, p.210-213, 1999.

JORDAN, L. K.; KAJIURA, S. M.; GORDON, M. S. Functional consequences of structural differences in stingray sensory systems. Part I: mechanosensory lateral line canals. **Journal of Experimental Biology**, v. 212, n. 19, p. 3037-3043, 2009.

JUNQUEIRA, L. C.; CARNEIRO, J. **Histologia básica: texto & atlas.** 12th ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2013. p. 149-175.

KAJIURA, S. M. Head morphology and electrosensory pore distribution of carcharhinid and sphyrnid sharks. **Environmental Biology of Fishes**, v. 61, n. 2, p. 125-133, 2001.

KAJIURA, S. M.; CORNETT, A. D.; YOPAK, K. E. Sensory adaptations to the environment: electroreceptors as a case study. In: CARRIER, J. C.; MUSICK, J. A.; HEITHAUS, M. R. **Biology of sharks and their relatives.** Washington: CRC Press, 2004. v. 2, p. 393-434.

KALMIJN, A. J. The electric sense of sharks and rays. **Journal of Experimental Biology**, v. 55, n. 2, p. 371-383, 1971.

KALMIJN, A. J. **Bioelectric fields in sea water and the function of the ampullae of Lorenzini in elasmobranch fishes.** [California]: Scripps Institution of Oceanography, 1972.

KAPPERS, C. U. A.; HUBER, G. C.; CROSBY, E. C. The comparative anatomy of the nervous system of vertebrates including man. **The Journal of Nervous and Mental Disease**, v. 84, n. 6, p. 709-711, 1936.

KEMPSTER, R. M.; MCCARTHY, I. D.; COLLIN, S. P. Phylogenetic and ecological factors influencing the number and distribution of electroreceptors in elasmobranchs. **Journal of Fish Biology**, v. 80, n. 5, p. 2055-2088, 2012.

KOTRSCHAL, K.; VAN STAADEN, M. J.; HUBER, R. Fish brains: evolution and environmental relationships. **Reviews in Fish Biology and Fisheries**, v. 8, n. 4, p. 373-408, 1998.

KROESE, A. B. A.; SCHELLART, N. A. M. Velocity-and acceleration-sensitive units in the trunk lateral line of the trout. **Journal of Neurophysiology**, v. 68, p. 2212-2212, 1992.

LESSA, R. Premieres observations sur la biologie reproductive de *Rhizoprionodon lalandei* (Valenciennes, 1839)(Pisces, Carcharhinidae) de la cote nord du Bresil–Maranhao. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 48, n. 4, p. 721-30, 1988.

LESSA, R.; SANTANA, F. M.; HAZIN, F. H. Age and growth of the blue shark *Prionace glauca* (Linnaeus, 1758) off northeastern Brazil. **Fisheries Research**, v. 66, n. 1, p. 19-30, 2004.

LESSA, R. P.; SANTANA, F. M.; ALMEIDA, Z. S. Age and growth of the Brazilian sharpnose shark, *Rhizoprionodon lalandii* and Caribbean sharpnose shark, *R. porosus* (Elasmobranchii, Carcharhinidae) on the northern coast of Brazil (Maranhão). **Pan-American Journal of Aquatic Sciences**, v. 4, n. 4, p. 532-544, 2009.

LIMA, M. C.; GOMES, U. L.; SOUZA-LIMA, W.; PARAGO, C. Estudo anatomico comparativo da região cefálica pre-branquial de *Sphyrna lewini* (Griffith & Smith) e *Rhizoprionodon lalandii* (Valenciennes) (Elasmobranchii, Carcharhiniformes) relacionados com a presença do cefalofolio em *Sphyrna* Rafinesque. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 14, n. 2, p. 347–370, 1997.

LISNEY, T. J.; COLLIN, S. P. Brain morphology in large pelagic fishes: a comparison between sharks and teleosts. **Journal of Fish Biology**, v. 68, n. 2, p. 532-554, 2006.

LISNEY, T. J.; YOPAK, K. E.; MONTGOMERY J. C.; COLLIN, S. P. Variation in brain organization and cerebellar foliation in chondrichthyans: batoids. **Brain, Behavior and Evolution**, v. 72, n. 4, p. 262-282, 2007.

LITVINOV, F. F. On the role of dense aggregations of males and juveniles in the functional structure of the range of the blue shark *Prionace glauca*. **Journal of Ichthyology**, v. 46, n. 8, p. 613-624, 2006.

MACHADO, M. R. B.; DA SILVA, Z. A.; DE CASTRO, A. C. L. Estudo da biologia reprodutiva de *Rhizoprionodon porosus* Poey, 1861 (Condichthyas: Carcharhinidae) na plataforma continental do estado do Maranhão, Brasil. **Boletim do Laboratório de Hidrobiologia**, v. 13, n. 1, p. 51-65, 2000.

MARSHALL, L. J. **The fin blue line**: quantifying fishing mortality using shark fin morphology. 2001. 150 p. Tese (Doutorado) - University of Tasmania, Tasmania, 2001.

MARUSKA, K. P. Morphology of the mechanosensory lateral line system in elasmobranch fishes: ecological and behavioral considerations. **Environmental Biology of Fishes**, v. 60, p. 47-75, 2001.

MATTOS, S. M. G.; BROADHURST, M. K.; HAZIN, F. H. V.; JONNES, D. M. Reproductive biology of the Caribbean sharpnose shark, *Rhizoprionodon porosus*, from northern Brazil. **Marine Freshwater Research**, v. 52, n. 5, p. 745–752, 2001.

MELLO, W. C. de. **Relações filogenéticas dos tubarões-martelo (Elasmobranchii: Sphyrnidae) com ênfase em morfologia**. 2011. 159 p. Tese (Doutorado) - Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2011.

MENDONÇA, F.F.; HASHIMOTO, D.T.; PORTO-FORESTI, F.; OLIVEIRA, C.; GADIG, O.B.F.; FORESTI, F. Identification of the shark species *Rhizoprionodon lalandii* and *R. porosus* (Elasmobranchii, Carcharhinidae) by multiplex PCR and PCR-RFLP techniques. **Molecular Ecology Resources**, v. 9, n. 3, p. 771-773, 2009.

MENNI, R. C., LESSA, R. P. T. The chondrichthyan community off Maranhão (northeastern Brazil). II. Biology of species. **Acta Zoológica Lilloana**, v. 44, n. 1, p. 69-89, 1998.

METCALF, H. E. The ampullae of Lorenzini in *Acanthias vulgaris*. Transactions of the **American Microscopical Society**, v. 34, n. 2, p. 131-148, 1915.

MEYER, W.; SEEGER, U. Basics of skin structure and function in elasmobranchs: a review. **Journal of Fish Biology**, v. 80, n. 5, p. 1940-1967, 2012.

MIRJANY, M.; FABER, D. S. Characteristics of the anterior lateral line nerve input to the Mauthner cell. **The Journal of Experimental Biology**, v. 214, n. 20, p. 3368-3377, 2011.

MODRELL, M. S.; BAKER, C. V. H. Evolution of electrosensory ampullary organs: conservation of *Eya4* expression during lateral line development in jawed vertebrates. **Evolution & Development**, v. 14, n. 3, p. 277-285, 2012.

MONTGOMERY, J.; COOMBS, S.; JANSSEN, J. Form and function relationships in lateral line systems: comparative data from six species of Antarctic notothenioid fish. **Brain, Behavior and Evolution**, v. 44, n. 6, p. 299-306, 1994.

MONTGOMERY, J.; COOMBS, S.; HALSTEAD, M. Biology of the mechanosensory lateral line in fishes. **Reviews in Fish Biology and Fisheries**, v. 5, n. 4, p. 399-416, 1995.

MONTGOMERY, J.; SKIPWORTH, E. Detection of weak water jets by the short-tailed stingray *Dasyatis brevicaudata* (Pisces: Dasyatidae). **Copeia**, v. 1997, n. 4, p. 881-883, 1997.

MONTGOMERY, J.; CARTON, G.; VOIGT, R.; BAKER, C.; DIEBEL, C. Sensory processing of water currents by fishes. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: biological sciences**, v. 355, n. 1401, p. 1325-1327, 2000.

MORRISON, J. Fish histology and histopathology: normal histology. In: MUMFORD, S.; HEIDEL, J.; SMITH, C.; MORRISON, J.; MACCONNELL, B.; BLAZER, V. **Fish histology and histopathology**. United States: US Fish and Wildlife Service's National Conservation Training Center, 2007. p. 32-56.

MOTTA, F. S. **A pesca artesanal e a reprodução de *Rhizoprionodon lalandii* (Elasmobranchii-Carcharhinidae) no litoral sul do estado de São Paulo.** 2001. 88 p. Dissertação (Mestrado) - Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Rio Claro, 2001.

MOTTA, F. S.; GADIG, O. B. F.; NAMORA, R. C.; BRAGA, F. M. S. Size and sex compositions, length–weight relationship, and occurrence of the Brazilian sharpnose shark, *Rhizoprionodon lalandii*, caught by artisanal fishery from southeastern Brazil. **Fisheries Research**, v. 74, n. 1, p. 116-126, 2005.

MOTTA, F. S.; NAMORA, R. C.; GADIG, O. B. F.; BRAGA, F. M. S. Reproductive biology of the Brazilian sharpnose shark (*Rhizoprionodon lalandii*) from southeastern Brazil. **ICES Journal of Marine Science: journal du conseil**, v. 64, n. 9, p. 1829-1835, 2007.

MOTTA, F. S.; MOURA, R. L.; FRANCINI-FILHO, R. B.; NAMORA, R. C. Notas sobre a biologia reprodutiva e alimentar de elasmobrânquios no Parque Estadual Marinho Parcel Manoel Luís, Maranhão-Brasil. **Pan-American Journal of Aquatic Sciences**, v. 4, n. 4, p. 593-598, 2009.

MÜNZ, H. Functional organization of the lateral line periphery. In: CAHN, P. H. The mechanosensory lateral line: Neurobiology and Evolution. New York: Springer New York, 1989. p. 285-297.

MURRAY, R. W. Evidence for a mechanoreceptive function of the Ampullae of Lorenzini. **Nature**, v. 179, p. 106-107, 1957.

MURRAY, R. W. The response of the ampullae of Lorenzini of elasmobranchs to mechanical stimulation. **Journal of Experimental Biology**, v. 37, n. 2, p. 417-424, 1960.

MURRAY, R. W. The ampullae of Lorenzini. In: BULLOCK, T. H.; FESSARD, A.; HARTLINE, P. H.; KALMIJN, D. J.; LAURENT, P.; MURRAY, R. W.; SCHWARTZ, E.; SZABO, T. **Electroreceptors and other specialized receptors in lower vertebrates**. Berlin: Springer Berlin Heidelberg, 1974. p. 125-146

NAKANO, H. Age, reproduction and migration of blue shark in the North Pacific Ocean. **Bulletin of the National Research Institute of Far Seas Fisheries**, n. 31, 141–256, 1994.

NAKANO, H.; NAGASAWA, K. Distribution of pelagic elasmobranchs caught by salmon research gillnets in the north Pacific. **Fisheries Science**, v. 62, n. 6, p. 860-865, 1996.

NELSON, J. S. **Fishes of the world**. 4. ed. New Jersey: John Wiley & Sons, 2006.

NELSON, J. S.; GRANDE, T. C.; WILSON, M. V. H. Fishes of the world: filo Chordata. In: NELSON, J. S.; GRANDE, TC; WILSON, MVH. **Fishes of the world**. 5. ed. Hoboken, New Jersey: John Wiley & Sons, 2016. p. 13- 93.

NEW, J. G.; FEWKES, L. A. ; KHAN, A. N. Strike feeding behavior in the muskellunge, *Esox masquinongy*: contributions of the lateral line and visual sensory systems. **Journal of Experimental Biology**, v. 204, n. 6, p. 1207-1221, 2001.

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. Brain organization in the cartilaginous fishes. In: HODGSON, E. H.; MATHEWSON, R. F. **Sensory. biology of sharks, skates, and rays**. Washington DC: [s.n.], 1978. p. 117-193.

NORTHCUTT, R. G. Distribution and innervation of lateral line organs in the axolotl. **Journal of Comparative Neurology**, v. 325, n. 1, p. 95-123, 1992.

O'NEILL, P.; MCCOLE, R. B.; BAKER, C. V. H. A molecular analysis of neurogenic placode and cranial sensory ganglion development in the shark, *Scyliorhinus canicula*. **Developmental Biology**, v. 304, n. 1, p. 156-181, 2007.

PEACH, M. B.; MARSHALL, N. J. The pit organs of elasmobranchs: a review. **The Royal Society**, v. 355, p. 1131-1134, 2000.

PEACH, M. B. Inter-and intraspecific variation in the distribution and number of pit organs (free neuromasts) of sharks and rays. **Journal of Morphology**, v. 256, n. 1, p. 89-102, 2003.

PEACH, M. B.; MARSHALL, N. J. The comparative morphology of pit organs in elasmobranchs. **Journal of Morphology**, v. 270, n. 6, p. 688-701, 2009.

PINHAL, D.; ARAKI, C. S.; GADIG, O. B. F.; MARTINS, C. Molecular organization of 5S rDNA in sharks of the genus *Rhizoprionodon*: insights into the evolutionary dynamics of 5S rDNA in vertebrate genomes. **Genetics Research**, v. 91, n. 1, p. 61-72, 2009.

PLATT, C. J.; BULLOCK, T. H.; CZÉH, G.; KOVACENIC, N.; KONJEVIC, D. J.; GOJKOVIC, M. Comparison of electroreceptor, mechanoreceptor and optic evoked potentials in the brain of some rays and sharks. **Journal of Comparative Physiology**, v. 95, n. 4, p. 323-355, 1974.

PRADA, I. **Neuroanatomia funcional em medicina veterinária com correlações clínicas**. Jaboticabal: Terra Molhada, 2014.

PRATT, H. L. Reproduction in the blue shark, *Prionace glauca*. **Fishery Bulletin**, v. 77, n. 2, p. 445-470, 1979.

RASCHI, W. **Anatomical observations on the ampullae of Lorenzini from selected skates and galeoid sharks of the western North Atlantic**. 1984. [116] p. Tese (Doutorado) - College of William and Mary, Williamsburg, 1984.

RASCHI, W. A morphological analysis of the ampullae of Lorenzini in selected skates (Pisces, Rajoidei). **Journal of Morphology**, v. 189, n. 3, p. 225-247, 1986.

RASCHI, W.; ADAMS, W. H. Depth-related modifications in the electroreceptive system of the eurybathic skate, *Raja radiata* (Chondrichthyes: Rajidae). **Copeia**, v. 1, n. 1, p. 116-123, 1988.

RASCHI, W.; TABIT, C. Functional aspects of placoid scales: a review and update. **Marine and Freshwater Research**, v. 43, n. 1, p. 123-147, 1992.

REECE, W. O. **Functional anatomy and physiology of domestic animals**. Iowa: John Wiley & Sons, 2009.

REIF, W. E. **Squamation and ecology of sharks**. Frankfurt: Cour Forsch Inst Senckenberg, 1985. p. 1-255.

RIVERA-VICENTE, A. C.; SEWELL, J.; TRICAS, T. C. Electrosensitive spatial vectors in elasmobranch fishes: implications for source localization. **PLoS One**, v. 6, n. 1, p. 1-15, 2011.

ROSA, R. S.; GADIG, O. B. F.; MOTTA, F. S.; NAMORA, R. C. **Rhizoprionodon lalandii**. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.3. 2004. Disponível em: <www.iucnredlist.org>. Acesso em: 23 May 2015.

SHELLART, N. A. M.; WUBBELS, R. J. The auditory and mechanosensory lateral line system. In: EVANS, D. H. **The physiology of fishes**. 2. ed. New York: CRC Press, 1997. p. 283-312.

SMEETS, W. J. A. J. The secondary olfactory connections in two chondrichthians, the shark *Scyliorhinus canicula* and the ray *Raja clavata*. **Journal of Comparative Neurology**, v. 218, n. 3, p. 334-344, 1983.

THEISS, S. M.; COLLIN, S. P.; HART, N. S. Morphology and distribution of the ampullary electroreceptors in wobbegong sharks: implications for feeding behaviour. **Marine Biology**, v. 158, n. 4, p. 723-735, 2011.

TRICAS, T. C. The neuroecology of the elasmobranch electrosensory world: why peripheral morphology shapes behavior. **Environmental Biology of Fishes**, v. 60, n. 4 p. 77-92, 2001.

WALTMAN, B. Electrical properties and fine structure of the ampullary canals of Lorenzini. **Acta physiologica Scandinavica. Supplementum**, v. 264, p. 1-60, 1965.

WUERINGER, B. E.; PEVERELL, S. C.; SEYMOUR, J.; SQUIRE, L. J.; KAJIURA, S. M.; COLLIN, S. P. Sensory systems in sawfishes. 1. The ampullae of Lorenzini. **Brain, Behavior and Evolution**, v. 78, n. 2, p. 139-149, 2011.

YOPAK, K. E.; LISNEY, T. J.; COLLIN, S. P.; MONTGOMERY, J. C. Variation in brain organization and cerebellar foliation in Chondrichthyans: sharks and holocephalans. **Brain Behavior and Evolution**, v. 69, n. 4, p. 280–300, 2007.

YOPAK, K. E.; FRANK, L. R. Brain size and brain organization of the whale shark, *Rhincodon typus*, using magnetic resonance imaging. **Brain, Behavior and Evolution**, v. 74, n. 2, p. 121-142, 2009.